



N° d'ordre : 4170

THÈSE

PRÉSENTÉE A

L'UNIVERSITÉ BORDEAUX 1

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS

Par M^{elle} **Flora SALVO**

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR

SPÉCIALITÉ : BIOGÉOCHIMIE ET ÉCOSYSTÈMES

**Approche comparée des populations naturelles et cultivées
d'huître japonaise *Crassostrea gigas* dans une lagune macro-
tidale (Bassin d'Arcachon) : cycle biologique, relations
trophiques et effets sur le benthos**

Soutenue le : 14 décembre 2010

Devant la commission d'examen formée de :

M. Christian HILY , Chargé de recherche CNRS, Université de Bretagne Occidentale	Rapporteur
M. Chris McKINDSEY , Professeur adjoint, Pêches et Océans Canada & Université du Québec à Rimouski	Rapporteur
M. Guy BACHELET , Directeur de recherche CNRS, Université Bordeaux 1	Directeur de thèse
M. Pierre CHARDY , Professeur, Université Bordeaux 1	Examineur
M. Dominique DAVOULT , Professeur, Université Paris 6	Examineur
M. Christophe LUCZAK , Maître de conférences, Université Lille 1	Examineur
M. Stéphane POUVREAU , Cadre de recherche, IFREMER, Argenton	Examineur
M. Benoît SAUTOUR , Professeur, Université Bordeaux 1	Co-directeur de thèse

Membre invitée :

Mme Yolanda DEL AMO , Maître de conférences, Université Bordeaux 1	Co-directrice de thèse
---	------------------------

REMERCIEMENTS

Ces travaux ont été réalisés au sein du laboratoire EPOC (UMR 5805, CNRS, Université Bordeaux I) à la Station Marine d'Arcachon. Mes remerciements vont en premier lieu aux Professeurs Pierre Chardy, Antoine Grémare et Philippe Bertrand pour m'avoir accueillie dans ce laboratoire et dans cette équipe de recherche.

Je tiens également à remercier M. Christian Hily, et M. Chris MacKindsey, d'avoir accepté de juger ce travail, dans de courts délais.

Je remercie aussi Messieurs Pierre Chardy, Dominique Davoult, Christophe Luczak et Stéphane Pouvreau d'avoir accepté de faire partie du jury et de leur sympathie.

Mes remerciements vont aussi à mes directeurs de thèse, sans qui ces travaux n'auraient pu être ni réalisés ni financés, Guy Bachelet, Yolanda Del Amo et Benoît Sautour. Je les remercie également pour leur contribution et leur aide à la réalisation de ce travail de thèse surtout lors des derniers moments, les soirées étaient tardives.

Ma gratitude va tout d'abord vers Guy Bachelet, que j'ai beaucoup sollicité pour les échantillonnages, pour la rédaction, et qui s'est beaucoup investi dans la dernière partie de cette thèse. De longues nuits de corrections et votre aide restent dans mon cœur inestimables. Vous avez également su être le pilier de la direction de ce travail et supporter mes sautes d'humeur. Je crois même vous avoir déteint un peu dessus, râleriez-vous plus ? Vous avez également su faire face à mon invasion, dans votre bureau, avec mon petit (plutôt gros) fatras. Il n'est pas toujours aisé de partir avec ces directeurs en congrès, pourtant j'ai passé des moments très agréables en votre compagnie, à la découverte de Brest et des crêpes bretonnes ou encore partir visiter la belle ville de Québec. Merci pour tout ... Ces quelques lignes ne suffiront pas à exprimer la gratitude et tout le plaisir que j'ai eu à travailler sous votre direction.

Yolanda, merci de votre disponibilité et gentillesse durant ces quatre années mais également de m'avoir supportée, dans les deux sens du terme. Je vous remercie également de m'avoir soutenue quand je ne croyais plus en moi et dénigrais le travail que j'avais effectué. Mon éternel doute

...

Benoît, merci également de votre investissement ponctuel (il faut prendre rdv un mois à l'avance vu votre planning ! (rires)), et de votre encouragement face aux contributions des présentations orales, qu'elles soient scientifiques ou vulgarisées, ce n'est pas un exercice facile, mais obligatoire : il force à prendre sur soi et du recul sur les données et permet de valoriser son travail.

Ces travaux ont été menés en collaboration avec Aldo Sottolichio, Jean-Charles Massabuau, Jean-Claude Duchêne, Nicolas Savoye et Antoine Grémare.

Aldo, je te remercie pour ta disponibilité, ton investissement sur la thèse qui n'était pas prévu au départ mais tu as su arranger ton emploi du temps pour me fournir les données nécessaires et programmer les appareils. Merci également de ta participation sur le terrain, tout comme Florian. Tu as su me faire apprécier la physique du milieu et il est toujours dommage de n'avoir pu exploiter à fond toutes les données récoltées.

Jean-Charles, je n'aurai jamais imaginé tout ce que peut appréhender la valvométrie sans nos longues conversations sur le sujet ! Merci à vous aussi pour l'investissement dont vous avez fait

preuve pour mettre en place les sondes sur les huîtres alors que ce n'était pas prévu et à l'ingéniosité de vos manipulateurs.

Jean-Claude, tu es tombé à pic ! Je ne savais pas comment exploiter les images prises et je pense que sans ton aide, l'indice gonadique n'aurait pas vu le jour. Je te remercie fortement du temps que tu as investi ainsi que d'avoir aidé mon étudiant dans cette lourde tâche.

Nico, l'homme aux blagounettes, merci d'avoir passé tout ce temps pour m'expliquer de fond en comble les isotopes. Dommage que cette partie n'apparaisse pas dans la thèse, mais j'espère qu'on en fera quelque chose tout de même !

Antoine, malgré votre emploi du temps de ministre, vous avez toujours ouvert la porte à mes tergiversations, qu'elles soient du domaine technique (le tunnel), d'encadrement de stagiaires, de présentations orales ou d'ordre statistique. Je vous remercie pour votre intérêt et votre aide. Merci également d'avoir pris part aux expériences sur le terrain de longues heures durant. Et je n'oublie pas pour une future mission : Coca et Bordeaux Cheysnel !

Merci également à L'IFREMER d'Arcachon et notamment à Isabelle Auby, Martin Plus et Danièle Maurer avec qui j'ai passé de bons moments (merci Isa pour ton soutien lors des présentations orales !) et partagé de nombreuses idées...

Enfin, je remercie la Région Aquitaine pour avoir financé ce projet.

Cependant, les expérimentations en tunnels benthiques ont demandé beaucoup de personnels de tous horizons, malgré le froid, la tempête, les courtes nuits. Alors je ne peux, même si ces quelques lignes sont trop minces pour exprimer ma gratitude, ne pas dire un grand merci à l'ATELIER, constructeur officiel des tunnels benthiques et de la mise au point stratégique. MERCI Loulou, Henri, Chrichri. Merci de m'avoir également soutenu dans les moments difficiles et pour les bons moments passés ensemble. On ne répètera pas les surnoms de bord. Mais Pascal, je n'oublie pas le coup de la panne en pleine nuit sur les pignots ! Laurent, thanks pour les petits plats lors de mes repas à l'atelier !

Le capitaine du bateau Planula IV ne peut être oublié après une semaine de sorties par expérience tunnel et nos sorties hebdomadaires pendant presque deux ans !! Performances parfaites atteintes, les prélèvements d'eau étaient très minutés et efficaces, arrivé sur site le temps du café ! Prélèvements coordonnés en deux temps trois mouvements !!! Je ne raconte pas les frayeurs, quand tu étais absent et que le temps était à la tempête... J'eu peur... MERCI Francis !!!

Il ne faut pas oublier de remercier le fournisseur officiel des petites bêtes, notre ami ostréiculteur, Joël Deville, qui, avec joie, sympathie et bonne humeur, a participé à l'ensemble des expériences en tunnels benthiques en plus d'avoir fourni le parc et les huîtres !

Merci également à toutes les personnes ayant aidé à la mise en place des tunnels et à la réalisation des manipulations à bord du bateau : Mimi, Michel, Pascal, Ika, Virginie, Gaëlle, Sarah, Gauthier, Fred, Antoine, Guy, Yolanda, Sabrina, l'atelier, Benoît (le grand), Nico (le grand), Benoit (le petit), Aldo, Florian et Christelle.

Pascal et Michel merci de votre aide sur les tunnels et aux préparations d'échantillons...

De nombreuses personnes ont également participé au recueillement de données, de nombreux stagiaires et CDD :

Sophie, Merci de ton aide et de ton amitié, je garde en mémoire des photos de magazine au cœur des parcs à huîtres et des après-midi pétage de plomb au dessus des bassins de tri ou de

broyage d'huîtres. Je suis même allée jusqu'à te perdre au fin fond de mon pays d'origine où on ne comprend pas les gens quand ils parlent, surtout pendant les concours de pétanque !

Gauthier, mon premier stagiaire, a subi mes humeurs mais a toujours été présent et son rapport nous a coûté à lui autant qu'à moi !!! Des nuits entières nous y avons passé. Nous avons appris autant l'un que l'autre, mais maintenant, arrête de m'appeler Chef !

Sarah, Emilie, Hugo merci à vous d'avoir participé à l'aventure !!!

Et merci à Cécile et Matthias, pour avoir su avec bonne humeur, survivre à la grande charge de travail que je leur ai donné et de m'avoir gentiment rassurée sur mes compétences d'encadrement...

Merci Gaëlle et Virginie pour leur participation aux sorties tunnels avec tout mon stress.... Merci encore Gaëlle (je te félicite pour tes combats personnels) et Claire d'avoir passé tous ces échantillons de plancton !!! ca ne vous a pas rendu planctonophobes puisque vous les regardez encore ! Et je souhaite une bonne thèse à Virginie !!!

Merci aussi à Marie-Claude et Marie-Claude pour avoir les courses pour les manips, leur sympathie, leur aide et leur bonne humeur. MC, merci aussi de m'avoir accueillie chez toi, de tous ces repas offerts et de tout ce que tu as fait pour moi.

Merci à Momo pour le café toujours prêt à être servi ! Et merci à Florence, Cathy, Agnès Céline et Violetta pour assurer tout confort de vie ou de recherches bibliographiques ! Et enfin pour les documents et divers PDF, merci Sandrine et Sandrine F. pour son soutien !

Christelle, merci d'avoir épongé mes pleurs, ouvert mes milliers de tubes (c'était devenu une habitude !) et noter des milliers d'autres. Tu as su répondre à mes nombreux appels, pendant les manips, trouver le refuge d'un petit café quand le labo est déserté et ta présence me rassurait quand j'étais là le weekend à bosser. Tu m'as laissé la porte ouverte quand je rédigeais jusque tard le soir. Un grand merci, j'ai trouvé ici une vraie amie avec un grand cœur !

Sabrina, ma chimiste préférée, ma confidente de labo, que je suis venue polluer en habitant juste à côté. Merci pour ton oreille, de toujours avoir été présente sur les manips et de m'avoir aidé dans toute mes chimisteries. Nos petits cours de TAISO, sport que personne ne connaît, me manquent déjà beaucoup trop ! Merci encore, avec ta petite famille, je me sentais un peu comme dans la mienne.

Ika k ouète, ma copine, ma coloc, mon ex-coloc... Suis contente que l'on se soit soutenues et suivies au cours de nos thèses présentées en cette même année !!! Grâce à toi j'ai des envies de soleil et de sable, de palmier... D'aller à Tahiti quoi !!! Enfin, deux caractères comme nous, ca marque de présence dans les murs de la station marine !!!

Cécile... Et son chauffage en hiver.... Et les soldes Banana Moon....Et ses chats... Tout un phénomène ! Ma cops de bureau... Partie rejoindre le pays des kangourous mais sans qui je ne connaîtrai pas aussi bien la vie des chats, la marque GUESS et le patinage sur vase en plein été par 40° pour ramasser trois palourdes !!!! Et non, tu n'es pas si tyrannique avec tes stagiaires ! Merci de m'avoir supporté avec mes sautes d'humeur et tout et tout...

Maman (Béa) et Corinne, devenues inséparables... maman m'a tout appris pour manipuler sur la colonne d'eau et Corinne comment affronter la rédaction de thèse... j'ai apprécié nos diverses conversations et votre humour grinçant !

Merci aussi à Cerise, Lilou et Laeti pour tous ces bons moments passés ensemble...A Cerise pour son soutien, à Lilou pour sa folie et ses délires et à Laeti, pour les étiquettes et ne pas m'avoir laissée comme seule représentante audoise dans la place !

Nico L., Guillaume B. et petit Benoit. Merci à vous trois de m'avoir supporté et encouragé, de m'avoir rassuré aux moments clés. Merci Nico pour ton oreille attentive et tes aides de tous ordres (photos, plans, biblio). Merci Guillaume B. pour ton travail déjà de M2, tes aides sous Primer et ton soutien moral ! Merci petit Benoit pour ton dévouement sur le terrain, tes aides magiques sur excel et d'avoir essayé de m'empêcher de râler mais d'avoir encaissé mes râleries quand même (xy don't forget !).

Hubert et Jean-Michel, les hommes tapis dans l'ombre mais qui veillent au bon fonctionnement des thèses... J'ai cru tout avoir perdu et ils m'ont sauvé l'ordi des attaques virales, sauvegardé les données et ma boîte mail aussi vite cassée que réparée.... Merci les gars !!!

Fredounet et ces blagues, Nathalie et ses bactéries, Florence et son football, Xavier et ses parasites (et son rock endiablé !), Hugues et sa vasouille qui gargouille (et ses blagues de benthologues)!!!

Les pauses clopes thanks to Emilie et Mag, les soirées, l'aide réactionnelle, les conversations de migration et de philosophie de la vie : Isa. Et aux balades nocturnes de Sancho avec Alicia !

Les autres personnes du labo, qu'il est impossible de citer tous, merci de l'ambiance conviviale que vous offrez et des petits bonjours quotidiens, qui veillent à la bonne humeur du labo !

Les parties de belotes et les petites soirées sympathiques merci à Guillaume, Cindy, Fanfan, Loic et Déborah !

Enfin à tous les gens qui ont croisés ma route lors de ma vie ces quelques années dans la région. Je pense à mes amis de voisinage, Delf et les soirées détentes, Christelle, Hans et Fabien. Pour le défoulement, merci encore à tous les membres du Judo Club Biganos, qui m'ont appris comment pouvait se dérouler la vie associative...

Pour finir, merci à toute ma famille et à Jordi, pour leur soutien, m'avoir remonté le moral dans les plus bas instants. Ils ont été très présents, tout au long de ma thèse et ont réussi à me remonter quand le cable était prêt à lâcher. Merci Papa, Maman, Milie...Merci mes grand-parents chéris...Spéciale dédicace à ma petite sœur pour la mise en page !!!

Merci à mes amis de près ou de loin également qui, même si je me suis éloigné d'esprit, sont restés avec moi jusqu'au bout.

Une petite note personnelle pour la fin de cet éloge de compliments ! La thèse est quelque chose de très fort, qui prend beaucoup d'énergie. Il y a des hauts et des bas, rien n'est facile. Mon éternelle insatisfaction l'a sans doute rendue encore plus difficile. Ces quatre années, ont été chargées en émotions, personnelles, professionnelles mais restent tout de même magiques. Je comprends maintenant, malgré mes moultes râleries, à quel point il est difficile de quitter un lieu et des personnes, avec qui j'ai partagé un quotidien intense.

SOMMAIRE

Remerciements	3
Introduction générale	19
PARTIE 1 : Huître et Environnement.....	27
Chapitre I : Les modèles et le contexte d'étude	29
1. Le modèle biologique : l'huître creuse <i>Crassostrea gigas</i>	29
1.1 Systématique	29
1.2 Morphologie et anatomie	29
1.3 La reproduction	31
1.4 Aire de répartition, extension et invasion	32
1.5 L'huître creuse dans le Bassin d'Arcachon	33
1.6 Huîtres cultivées vs récifs naturels	35
2. Le modèle géographique : le Bassin d'Arcachon.....	37
2.1 Le Bassin d'Arcachon.....	37
2.2 Le site de suivi et d'expérimentation : « Les Hosses »	39
3. Le contexte climatique	42
3.1 Outils analytiques	43
3.1.1 Données utilisées	43
3.1.2 Représentation des données	44
3.2 Caractérisation des années d'étude 2007-2008	44
3.2.1 Contexte climatique	44
3.2.2 Contexte hydrobiologique	48
3.3 Discussion.....	51
3.3.1 Contexte climatique	51
3.3.2 Contexte hydrobiologique	52
Chapitre II : Conditions environnementales saisonnières sur le site d'échantillonnage	55
1. Introduction	55
2. Matériel et méthodes.....	57
2.1 Stratégie d'échantillonnage des masses d'eau	57
2.2 Caractérisation des masses d'eau	57
2.2.1 Contexte hydrologique.....	57
2.2.2 Composante particulaire	57
2.2.3 Composante biologique	60
a. Fraction inférieure à 15 µm (pico- et nanoplancton)	60
b. Fraction supérieure à 20 µm	62
3. Résultats.....	65
3.1 Contexte hydrologique	65
3.1.1 Salinité	65
3.1.2 Température de l'eau.....	65
3.2 Paramètres descripteurs de la matière particulaire en suspension	65
3.2.1 Matières en suspension.....	66
3.2.2 Pigments chlorophylliens	66
3.2.3 Azote et carbone organiques particuliers	66

3.2.4	Paramètres descripteurs de la qualité des matières en suspension.....	68
3.3	Composante biologique.....	69
3.3.1	Organismes inférieurs à 15 µm.....	69
3.3.2	Les organismes supérieurs à 15 µm.....	73
4.	Discussion.....	87
4.1	Paramètres hydrologiques.....	87
4.2	Quantité et qualité des matières en suspension.....	88
4.2.1	Quantité de MES.....	88
4.2.2	Qualité des MES.....	90
4.3	Composante biologique.....	90
5.	Conclusion.....	95

Chapitre III : Dynamique comparée de deux populations, naturelle et cultivée, de *Crassostrea gigas*

	<i>Crassostrea gigas</i>	97
1.	Introduction.....	97
2.	Matériel et méthodes.....	98
2.1	Echantillonnage.....	98
2.2	Biométrie.....	99
2.3	Caractérisation de la population d'huîtres sauvages.....	99
2.4	Croissance linéaire de la coquille.....	100
2.5	Indice de condition.....	100
2.6	Indice gonadique.....	101
2.7	Parasitisme.....	101
2.8	Analyses biochimiques.....	102
2.8.1	Conditionnement des huîtres.....	102
2.8.2	Dosage des lipides.....	103
2.8.3	Dosage des glucides.....	103
2.8.4	Dosage des protéines.....	104
3.	Résultats.....	106
3.1	Variations d'abondance et de biomasse des populations.....	106
3.2	Comparaison biométrique des huîtres cultivées et sauvages.....	106
3.2.1	Hauteur de la coquille.....	107
3.2.2	Largeur et épaisseur de la coquille.....	108
3.2.3	Poids de chair et poids total.....	108
3.2.4	Poids de la coquille.....	108
3.2.5	Relations biométriques.....	108
3.3	Croissance linéaire et pondérale des huîtres cultivées et des huîtres sauvages.....	111
3.3.1	Huîtres cultivées.....	111
3.3.2	Huîtres sauvages.....	114
3.4	Reproduction.....	115
3.4.1	Indice de condition.....	115
3.4.2	Indice gonadique.....	119
3.4.3	Sex ratio.....	120
3.5	Composition biochimique.....	123
3.6	Mise en relation des indices de condition et gonadique et des paramètres physiologiques et biochimiques.....	128
3.7	Parasitisme.....	128
4.	Discussion.....	131
4.1	Densité et biomasse.....	131
4.2	Croissance.....	132
4.3	Reproduction.....	134
4.3.1	Comparaison inter-annuelle et inter-population du cycle de reproduction.....	134

4.3.2	Apports et intérêt de l'indice gonadique	137
4.4	Composition biochimique	138
4.4.1	Les glucides	139
4.4.2	Les lipides	139
4.4.3	Les protéines	140
4.4.4	Cas particuliers des jeunes huîtres	140
4.4.5	Défaut de croissance et réserves.....	141
4.5	Conséquences énergétiques du retard de ponte en 2007	141
4.6	Parasitisme	142
5.	Conclusion	143

Synthèse de la Partie 1 : Influence des conditions environnementales sur la physiologie et la réponse biochimique des deux populations d'huîtres 145

1.	Introduction	145
2.	Matériel et méthodes.....	147
2.1	Comparaison des variables biochimiques et physiologiques des huîtres cultivées et sauvages.....	147
2.2	Relations entre variables environnementales et indices physiologiques	147
3.	Résultats.....	149
3.1	Comparaison des variables biochimiques et physiologiques des huîtres cultivées et sauvages.....	149
3.2	Relations entre variables environnementales et indices physiologiques	150
4.	Discussion	153
4.1	Différences entre populations sauvages et cultivées	153
4.2	Relations entre variations physiologiques et biochimiques des huîtres et variations des conditions environnementales.....	155
4.2.1	Effet de la charge globale en MES sur les huîtres	155
4.2.2	Effet des conditions climatiques sur les huîtres : la température.....	156
4.2.3	Effet des conditions climatiques sur les huîtres : la salinité (par les précipitations du bassin versant).....	158
4.2.4	Effet de la ressource trophique sur les huîtres	159
4.2.5	NOP, COP et qualité de la MOP	162
5.	Conclusion	164

PARTIE 2 : Huître et Flux trophiques 167

Chapitre IV : Evaluation des flux trophiques *in situ* au sein des écosystèmes à huîtres (cultivées et naturelles) par la méthode des tunnels benthiques..... 169

1.	Introduction	169
2.	Matériel et méthodes.....	172
2.1	Le dispositif : Tunnels benthiques	172
2.2	Site d'étude	173
2.3	Mesures / Prélèvements.....	175
2.3.1	Courants.....	175
2.3.2	Température et salinité	175
2.3.3	Comportement valvaire des huîtres	175
2.3.4	Prélèvements d'eau.....	177

2.3.5	Echantillonnage et analyse des compartiments dissous et particulaires ...	177
	
a.	Compartiment dissous : l'ammonium (NH ₄)	177
b.	Compartiment particulaire	178
c.	Compartiment biologique	178
2.3.6	Détermination des biomasses d'huîtres en récif et de la macrofaune benthique	179
2.3.7	Calculs de flux	180
2.3.8	Calculs des taux d'éclaircissement	182
2.3.9	Coefficient d'électivité	183
3.	Résultats	184
3.1	Caractéristiques des périodes d'expérimentation	184
3.1.1	Comparaison avec le suivi saisonnier de la colonne d'eau	184
3.1.2	Comparaison des conditions lors des expériences en tunnel benthique ...	189
	
3.2	Courantologie	192
3.2.1	Cinétique des courants à proximité des tunnels	192
3.2.2	Cinétique simulée des courants	193
3.2.3	Caractéristiques des courants au sein du tunnel	196
3.3	Valvométrie	199
3.4	Caractérisation des masses d'eau	204
3.4.1	Paramètres physiques	204
3.4.2	Compartiment dissous : l'ammonium (NH ₄)	204
3.4.3	Les paramètres particuliers	208
3.4.4	Composantes biologiques	220
3.5	Calculs de flux et de taux d'éclaircissement	237
3.5.1	Les indicateurs de qualité des masses d'eau	237
3.5.2	Le compartiment dissous : l'ammonium	238
3.5.3	Flux et taux d'éclaircissement des descripteurs globaux du matériel particulaire	238
a.	Flux moyens et flux intégrés sur la marée	239
b.	Taux d'éclaircissement individuel moyens (CR) et intégrés sur la marée	242
3.5.4	Composantes biologiques et flux trophiques	244
a.	Procaryotes	244
b.	Pico- et nano-eucaryotes	245
c.	Microphytoplancton	254
d.	Microzooplancton	264
4.	Discussion	271
4.1	Conditions requises pour les expérimentations en tunnels benthiques	271
4.2	Variation marégraphique et influence des apports océaniques	273
4.3	Flux globaux particuliers	274
4.4	Paramètres indicateurs de consommation	275
4.5	Consommation des photo-autotrophes et des procaryotes hétérotrophes ...	277
4.6	Consommation des hétérotrophes	280
4.7	Principales ressources nutritives	280
4.8	Impact sur les communautés de proies	281
4.9	Flux dissous (ammonium) vers la colonne d'eau	282
4.10	Bilan des flux à l'échelle du Bassin d'Arcachon	284
5.	Conclusions	287

PARTIE 3 : Huître et Benthos291

Chapitre V : Effets de la présence d’huîtres cultivées et naturelles sur les caractéristiques sédimentaires	293
1. Introduction	293
2. Matériel et méthodes.....	295
2.1 Echantillonnage.....	295
2.2 Granulométrie	295
2.3 Matière organique totale.....	296
2.4 Carbone et azote organiques particulaires (COP et NOP).....	296
2.5 Chlorophylle <i>a</i>	297
2.6 Analyses statistiques.....	297
3. Résultats.....	298
3.1 Granulométrie	298
3.2 Matière organique totale.....	302
3.3 Chlorophylle <i>a</i>	302
3.4 Phéopigments	304
3.5 Carbone organique particulaire	304
3.6 Caractérisation de la matière organique sédimentaire.....	305
3.7 Résumé des comparaisons des stations	305
4. Discussion	306
5. Conclusions	311

Chapitre VI : Impacts de l’huître creuse sur les peuplements de macrofaune benthique dans le Bassin d’Arcachon	313
1. Introduction	313
2. Matériel et méthodes.....	315
2.1 Procaryotes sédimentaires	315
2.1.1 Echantillonnage	315
2.1.2 Protocole d’extraction et de quantification.....	315
2.2 Macrobenthos	316
2.2.1 Echantillonnage et traitement des échantillons	317
2.2.2 Approches univariées	317
a. Abondance, biomasse et richesse spécifique	317
b. Indices de diversité	318
c. Indices de classification biocénotique.....	318
2.2.3 Approche multivariée	319
2.2.4 Approche basée sur les groupes trophiques.....	320
2.2.5 Approche basée sur les groupes écologiques	321
3. Résultats.....	322
3.1 Les procaryotes.....	322
3.2 La macrofaune benthique.....	324
3.2.1 Analyse univariée	324
a. Abondance	324
b. Biomasse.....	326
c. Richesse spécifique.....	329
d. Indices de diversité	331
3.2.2 Dynamique saisonnière des assemblages de macrofaune	333
a. Station REF.....	333
b. Station CULT.....	336
c. Habitat SSED.....	339
d. Habitat SEPI.....	342

3.2.3	Caractérisation des assemblages benthiques associés aux différents habitats	345
a.	Définition des grands groupes d'habitats.....	346
b.	Détermination des espèces caractéristiques des dissimilarités entre habitats	348
c.	Les habitats CULT et REF.....	349
3.2.4	Caractérisation des assemblages d'endofaune associés aux différents habitats	351
a.	Définition des groupes d'endofaune	351
b.	Détermination des espèces caractéristiques des dissimilarités entre habitats	354
3.2.5	Approche multivariée trophique	357
3.2.6	Qualité écologique des habitats	359
4.	Discussion	361
4.1	Impact sur les procaryotes	361
4.2	Saisonnalité des peuplements de macrofaune	362
4.3	Caractéristiques distinctives des stations	364
4.4	Groupes trophiques et écologiques	365
4.5	Nouvelles signalisations d'espèces et espèces introduites	368
5.	Conclusions	370

Synthèse de la Partie 3 : Impact des gisements ostréicoles sur le compartiment sédimentaire, les procaryotes et la macrofaune benthique.....371

SYNTHESE GENERALE375

REFERENCES.....387

ANNEXES.....403

ANNEXE 1405

Annexe 1-A : Choix d'un indice de condition.....	407
Annexe 1-B : Indice Polydora	417
Annexe 1-C : Tableaux espèces x abondances par date des taxa phytoplanctoniques du suivi saisonnier (en nombre de cellules par litre)	421
Annexe 1-D : Dates de fortes abondances zooplanctoniques et groupes zoologiques identifiés pour l'étude du compartiment zooplanctonique.....	425
Annexe 1-E : Tableaux espèces x abondances par date des taxa zooplanctoniques évalués dans le cadre du suivi saisonnier (en nombre d'individus par mètre cube)	427
Annexe 1-F : Interface du logiciel Ostreabase (JC. Duchêne, UMR EPOC)	431
Annexe 1-G : Gammes étalons utilisées pour les analyses des lipides, glucides et protéines des huîtres	433

ANNEXE 2435

Annexe 2-A : Distribution Nord et Sud des divers paramètres particuliers lors des expériences préliminaires de mars 2008	437
Annexe 2-B : Taux d'éclaircissement et flux dans les expériences en tunnel benthique	443
Annexe 2-C : Tableaux espèces x abondances des organismes microphytoplanctoniques identifiés lors des expériences en tunnel benthique (en nombre de cellules par litres)	473

Annexe 2-D : Tableaux espèces x abondances par expérience en tunnels benthiques des taxa micro-zooplanctoniques à chaque temps d'échantillonnage (en nombre de cellules par litre)481

ANNEXE 3485

Annexe 3-A : Liste des espèces de macrofaune benthique en fonction des stations487

Annexe 3-B : Tableaux espèces x abondances de macrofaune benthique par date et par station495

Annexe 3-C : Biomasse (g.m^{-2}) de macrofaune benthique par groupe zoologique.....507

Introduction générale

Les environnements côtiers sont des zones d'interface importantes soumises à la fois aux apports continentaux et océaniques. Ces zones, bien que ne représentant que 8% de la surface des océans, soutiennent une forte productivité biologique, équivalente à 20 à 50% de la production totale des océans (Costanza *et al.*, 1997). Cette forte productivité est exploitée par l'Homme, ces zones étant naturellement propices aux activités aquacoles. La France, qui possède au niveau métropolitain 5 500 km de côtes (Miossec *et al.*, 2009), constitue le 4^{ème} producteur ostréicole du monde (FAO, 2010). Les 187 420 t de coquillages produits annuellement en France se répartissent en 107 390 t d'huîtres creuses, 1 650 t d'huîtres plates, 55 220 t de moules de bouchots, 18 000 t de moules de Méditerranée, 2 030 t de palourdes et 1 610 t de coques (FAO, 2010). L'espèce d'huître principalement produite en France est l'huître creuse *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) qui a été introduite dans les années 1970, suite au déclin des populations locales. Originaire du Nord-Ouest Pacifique, cette espèce a également été introduite dans plus de 48 pays dans le monde à des fins aquacoles (Ruesink *et al.*, 2005 ; Miossec *et al.*, 2009), la réussite de ces introductions tenant à la grande plasticité adaptative de l'espèce. Dix-neuf de ces pays ont déjà recensé son établissement à l'état naturel, *i.e.* en dehors des structures d'élevage, à la suite d'au moins une reproduction efficace dans les régions d'introduction. Les pays où le succès de sa reproduction n'est pas effectif sont situés dans des régions soit trop chaudes, soit trop froides (Ruesink *et al.*, 2005). Ces introductions via l'aquaculture ne sont pas sans conséquences sur l'environnement naturel, et *C. gigas* figure dans la liste des 100 espèces les plus invasives dans le monde (<http://www.europe-aliens.org/speciesTheWorst.do>).

L'introduction de *C. gigas* a été un succès en France, notamment dans deux bassins où la reproduction a été effective dès les premières années de mise en place : le Bassin d'Arcachon et Marennes-Oléron. Les autres bassins ostréicoles français sont essentiellement exploités pour la croissance (production) des huîtres. Aujourd'hui, avec le réchauffement des eaux océaniques, permettant certaines années une reproduction naturelle, la viabilité des larves a permis l'installation de populations naturelles, formant des récifs, sur l'ensemble de la côte atlantique européenne (Cognie *et al.*, 2006 ; Nehls et Buttger, 2007 ; Barnes *et al.*, 2010 ; Fey *et al.*, 2010 ; Lejart et Hily, sous presse ; Troost, 2010). Cette extension de l'aire de répartition d'une espèce introduite, qui parvient à s'établir

dans différents écosystèmes, engendre des problèmes via la compétition spatiale avec les espèces indigènes (Dubois *et al.*, 2006 ; Nehls et Buttger, 2007 ; Kochmann *et al.*, 2008 ; Troost, 2010), mais également une compétition trophique avec les espèces locales et celles produites par l'ostréiculture (Miossec *et al.*, 2009).

La production ostréicole dans le Bassin d'Arcachon ne représente que 5,5% de la production d'huîtres creuses au niveau national (FAO, 2010) et l'ostréiculture dans cette baie repose également sur la production de naissain (petites huîtres âgées de moins d'un an). Cette baie fournit 60 à 70% des 4 milliards et demi de jeunes huîtres nécessaires à la production ostréicole globale française (Auby et Maurer, 2004). Du fait du succès de la reproduction de *C. gigas*, le Bassin d'Arcachon abrite à la fois des huîtres en mode de culture et des récifs naturels issus de la reproduction naturelle. En 2004, les stocks de chacune des deux « populations¹ » ont été estimés représenter une biomasse équivalente (Blanchet, 2004). Les populations naturelles (= sauvages) s'y développent sous forme de récifs, les huîtres étant toutes agglomérées les unes aux autres, tandis que les populations d'huîtres cultivées sont isolées dans des poches ostréicoles.

Bien que les conditions environnementales soutiennent une reproduction viable, de nombreuses crises ostréicoles se sont produites dans le Bassin d'Arcachon. Elles ont tout d'abord touché le stock de l'huître plate indigène *Ostrea edulis* (Linné, 1758), puis celui de l'huître portugaise *Crassostrea angulata* (Lamarck, 1819) (introduite à des fins de production), ces deux espèces ayant été décimées par des virus à la fin des années 1960. Puis, la culture s'est tournée vers *C. gigas*, suite au succès de son introduction, dans les années 1970. Quelques temps plus tard, dans les années 1975, l'utilisation du TBT (Tri-butyl-étain) comme produit *anti-fouling* pour les bateaux a provoqué des anomalies du développement larvaire et de la fixation du naissain. Ensuite, les aléas naturels ont entraîné un différentiel de captage et de croissance entre les années, les années exceptionnelles (positives ou négatives) alternant avec les années normales. Ces aléas sont de plus en plus fréquents avec, sur la dernière décennie, des déficits de captage en 1998, 2002, 2005 et des années extrêmement productives en 2003 ou 2006 (Maurer *et al.*, 2007 ; Auby *et al.*, 2008). De plus, les crises sanitaires, dues entre autres au développement de blooms de phytoplancton toxique (*e.g. Dinophysis*), ont une récurrence plus importante ces dernières années dans ce Bassin. Ces « crises » d'origines diverses mettent en danger l'ostréiculture locale. A l'occasion de ces différentes crises, il est apparu un déficit de connaissances scientifiques sur la place de l'huître dans l'environnement du Bassin d'Arcachon, autrement dit sur les interactions existant entre l'espèce et son milieu.

¹ Le terme de population correspond aux conditions différentes physiques de vie des huîtres et non à leurs caractéristiques génétiques.

Ce constat a permis la mise en place d'un projet de recherche collectif ayant pour objectif principal l'acquisition d'une meilleure connaissance générale du fonctionnement du Bassin d'Arcachon, en plaçant l'huître au centre de la problématique. Ce projet de recherche a été coordonné par le RRLA (Réseau de Recherche du Littoral Aquitain) et a été financé par la Région Aquitaine sous le nom d'ASCOBAR (Apports Scientifiques face à la problématique COncylicole du Bassin d'ARcachon). L'un de ses cinq volets de recherche concernait « l'huître dans son environnement », dont le présent travail de thèse constitue l'un des axes.

Comme l'huître creuse à l'état naturel, les espèces dites « ingénieurs d'écosystème », sont des organismes qui peuvent moduler la disponibilité des ressources en modifiant la structure physique biotique ou abiotique du milieu (Jones *et al.*, 1994). Par leurs activités, elles modifient, maintiennent et créent des habitats, facilitant ainsi l'existence d'autres espèces (Jones *et al.*, 1994). Les huîtres, notamment *Crassostrea gigas*, sont dotées d'une grande capacité de filtration et la coexistence de populations naturelles et sauvages dans un même écosystème peut engendrer des problèmes de capacité trophique du milieu, ayant des répercussions sur la croissance des organismes (Héral, 1985 ; Héral *et al.*, 1989). En effet, les huîtres ont un rôle important au sein des écosystèmes et assurent un lien entre les compartiments pélagique et benthique via leur activité alimentaire (Figure 0-1). De plus, la présence de bivalves en grande densité peut également impacter (1) les communautés de proies disponibles pour les autres organismes et (2) les caractéristiques sédimentaires via leurs produits d'excrétion et la constitution de substrats durs dans le cas de récifs naturels. Or, peu d'approches ont été entreprises *in situ* pour caractériser les différences d'interactions entre l'environnement et des populations d'huîtres présentes dans le milieu, d'une part sous forme cultivée (individus isolés, à distance du sédiment, d'âge unique), et d'autre part sous forme naturelle (individus benthiques agglomérés, appartenant à plusieurs classes d'âge, formant des récifs couverts d'épibiontes). Au vu de leurs configurations différentes, il est envisageable que ces deux populations se comportent différemment face aux variations environnementales et qu'elles aient un impact différent sur les communautés pélagiques et benthiques.

L'huître dans son milieu

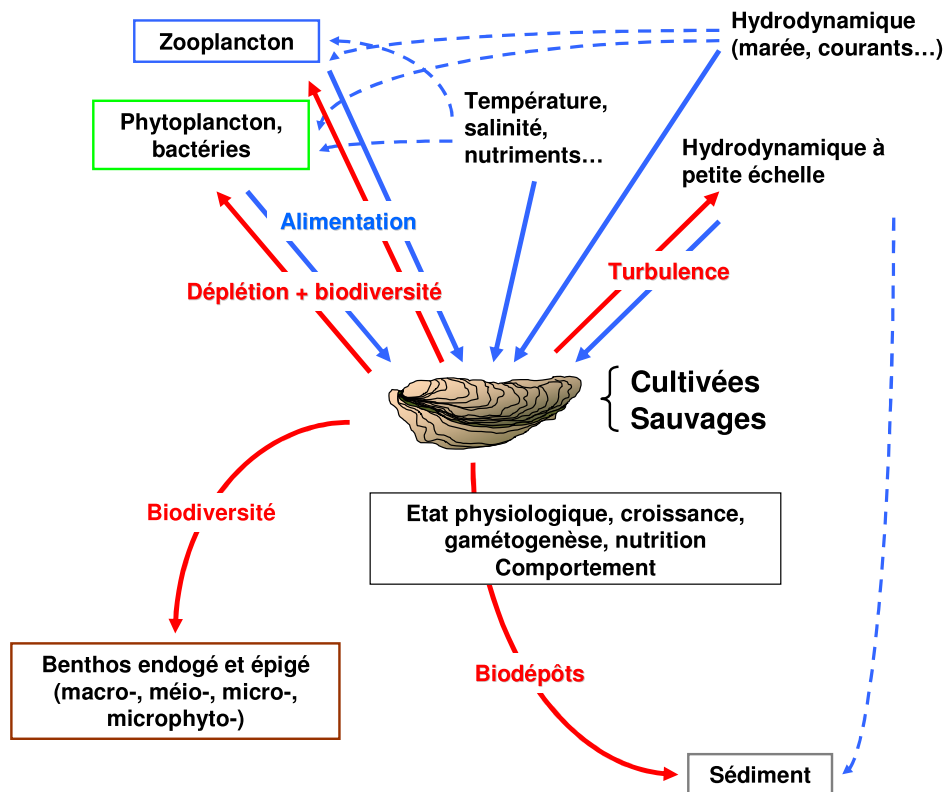


Figure 0-1 : Schéma conceptuel des interactions entre l'huître et l'environnement.

Des lacunes persistant dans la compréhension du rôle et des différents processus associés aux « écosystèmes à huîtres » dans le Bassin d'Arcachon, il est important de développer une approche globale afin d'avoir une meilleure connaissance du fonctionnement et du comportement de l'huître dans son environnement. L'originalité de la présente étude vise donc à travailler *in situ* et au niveau de l'écosystème, en privilégiant **une approche comparative entre populations d'huîtres cultivées et d'huîtres sauvages**. Le choix d'un site atelier unique a été privilégié à une étude spatiale afin de caractériser l'ensemble des processus mis en jeu sur un site donné, en tenant compte notamment de la dynamique saisonnière.

Les objectifs développés dans le présent travail sont :

- (1) de définir la réponse physiologique des huîtres appartenant aux deux populations, cultivées et sauvages, face aux variations des conditions environnementales ;
- (2) de quantifier les flux trophiques et l'impact des populations d'huîtres sur les communautés planctoniques ;
- (3) de déterminer la réponse fonctionnelle des communautés benthiques à la présence des huîtres sous leurs deux configurations.

Le premier objectif vise à établir la dynamique (saisonnaire ou inter-annuelle) des populations (naturelles et cultivées) et la cinétique des paramètres physiologiques des huîtres, puis de les confronter aux variations des conditions environnementales.

Le **Chapitre I** est consacré à la **présentation du modèle biologique, du modèle géographique et du contexte climatique**. Il décrit entre autre, l'évolution de l'espèce *Crassostrea gigas* dans le monde et ses caractéristiques, la configuration du Bassin d'Arcachon, et les variations saisonnières météorologiques, climatiques et hydro-biologiques interannuelles dans le Bassin d'Arcachon, afin de caractériser la représentativité des deux années d'étude, 2007 et 2008, dans un contexte climatique global.

Dans le **Chapitre II**, les **conditions environnementales et trophiques** durant les deux années d'échantillonnage sont présentées de manière plus détaillée. En effet, la physiologie des huîtres est en étroite relation avec les conditions saisonnières de température et de ressources trophiques. Pour relier ces différents processus et les comprendre, les paramètres de la colonne d'eau ont été évalués. Le pas d'échantillonnage (15 jours) ne permet pas de décrire précisément la dynamique spécifique des compartiments suivis (productivité élevée, succession rapide des communautés planctoniques, forte hydrodynamique temporelle en zone littorale), mais permet d'avoir un aperçu des variations saisonnières majeures du milieu et de caractériser la dynamique saisonnière des compartiments pélagiques.

Le **Chapitre III** vise à comparer les populations d'huîtres sous leurs deux configurations et leurs variations en fonction du cycle saisonnier. **Le cycle de reproduction, le taux de croissance et la cinétique de la composition biochimique** des organismes ont été étudiés et comparés entre populations sauvages et cultivées, à partir d'un échantillonnage bimensuel réalisé sur une période d'un an et demi, recouvrant les périodes de ponte de 2007 et 2008.

Enfin, dans la **Synthèse** de la Partie 1, la dynamique temporelle de la composante biochimique et physiologique des huîtres est comparée entre les deux populations et en réponse aux variations saisonnières du milieu. Une discussion est apportée sur la réponse physiologique des huîtres face aux contraintes environnementales.

Le deuxième objectif constitue la seconde partie de ce travail (**Chapitre IV**), dont le but est d'**estimer les flux trophiques et particulières entre les huîtres et leur environnement par une approche *in situ***, et ainsi évaluer leur impact sur les communautés de proies planctoniques. Travailler *in situ* permet d'étudier les populations dans leur ensemble, d'intégrer les variations des contraintes environnementales et de

développer une approche écosystémique. Une approche expérimentale en tunnel benthique (Dame *et al.*, 1984) a donc été choisie. Des tunnels benthiques ont été déployés, durant un cycle de marée, à une station où les huîtres étaient sous forme naturelle (récifs) et une station où elles étaient en mode de culture, afin de quantifier les flux de matières. Ces expériences ont été réitérées à trois périodes du cycle physiologique des huîtres.

Le troisième objectif est de caractériser l'impact de la présence d'huîtres sous forme récifale naturelle ou en mode de culture sur la dynamique du compartiment benthique (caractéristiques sédimentaires, communautés de macrofaune). En effet, l'activité alimentaire des huîtres produit des biodépôts qui peuvent modifier les caractéristiques sédimentaires du site où elles se trouvent. De plus, les récifs constituent un substrat dur qui n'existait pas précédemment dans le Bassin d'Arcachon, complexifiant le substrat et favorisant l'installation d'organismes benthiques autres que les huîtres. Par un échantillonnage adapté, l'effet des huîtres sur la dynamique saisonnière des sédiments (**Chapitre V**) et de la macrofaune (**Chapitre VI**) a été comparé entre une station située sous une table ostréicole, une station établie au sein d'un récif naturel d'huîtres et une station de référence non soumise à l'action des huîtres.

Une stratégie d'échantillonnage adaptée à chacun des objectifs a été appliquée, et est résumée dans la Figure 0-2.

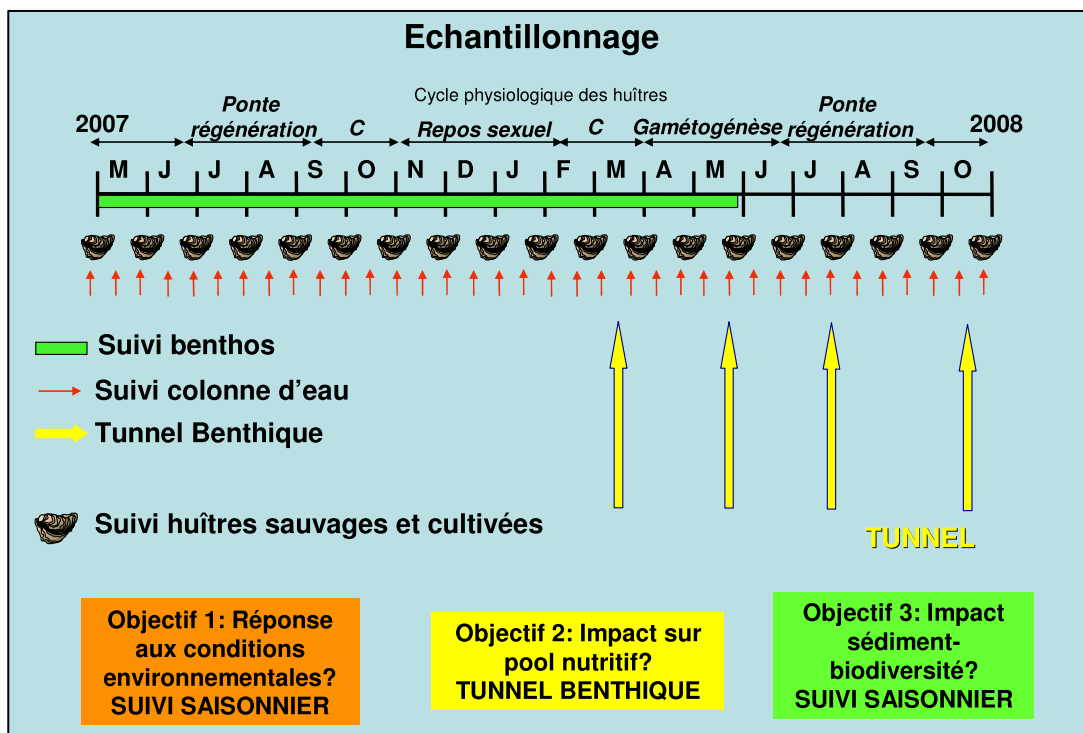


Figure 0-2 : Schéma récapitulatif de la stratégie d'échantillonnage adoptée en fonction des objectifs (C = croissance).

PARTIE 1 : HUITRE ET ENVIRONNEMENT



Chapitre I : Les modèles et le contexte d'étude

1. Le modèle biologique : l'huître creuse *Crassostrea gigas*

La description de la biologie de l'huître, son fonctionnement physiologique et l'histoire de l'ostréiculture dans le Bassin d'Arcachon ont été synthétisés à partir des sources suivantes : Labrid (1969), Marteil (1979), Auby et Maurer (2004), Deltreil (2006), FAO (2010) (http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Crassostrea_gigas/fr).

1.1 Systématique

L'huître creuse *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) est originaire du Japon (Pacifique Nord-Ouest) et est connue sous divers noms : huître creuse, huître japonaise, ou encore huître du Pacifique. Elle appartient à la famille des Ostreidae (Tableau I-1).

Tableau I-1: Position systématique de l'huître *Crassostrea gigas* selon le site de l'European Register of Marine Species (<http://www.marbef.org/data>).

Royaume	Animalia
Phylum	Mollusca
Classe	Bivalvia
Sous-classe	Pteriomorphia
Ordre	Ostreoida
Famille	Ostreidae
Genre	<i>Crassostrea</i>
Espèce	<i>gigas</i>

1.2 Morphologie et anatomie

Les Mollusques Bivalves ont une coquille formée de deux valves, qui les protège de l'environnement extérieur et renferme un corps mou. La croissance de la coquille est continue, mais peut être ralentie ou stoppée dans des conditions de vie non optimales. La coquille est sécrétée par le bord libre du manteau et est constituée de trois feuilletts, de

l'extérieur vers l'intérieur : le périostracum, la conchyoline et la nacre ou calcite-ostracum. La charnière et le ligament, qui permettent l'ouverture et la fermeture des valves, sont situés au niveau du crochet (Figure I-1). La coquille des huîtres est asymétrique, avec une valve supérieure plate et une valve inférieure creuse. Chez le genre *Crassostrea*, la plus grande dimension est perpendiculaire à l'axe de la charnière.

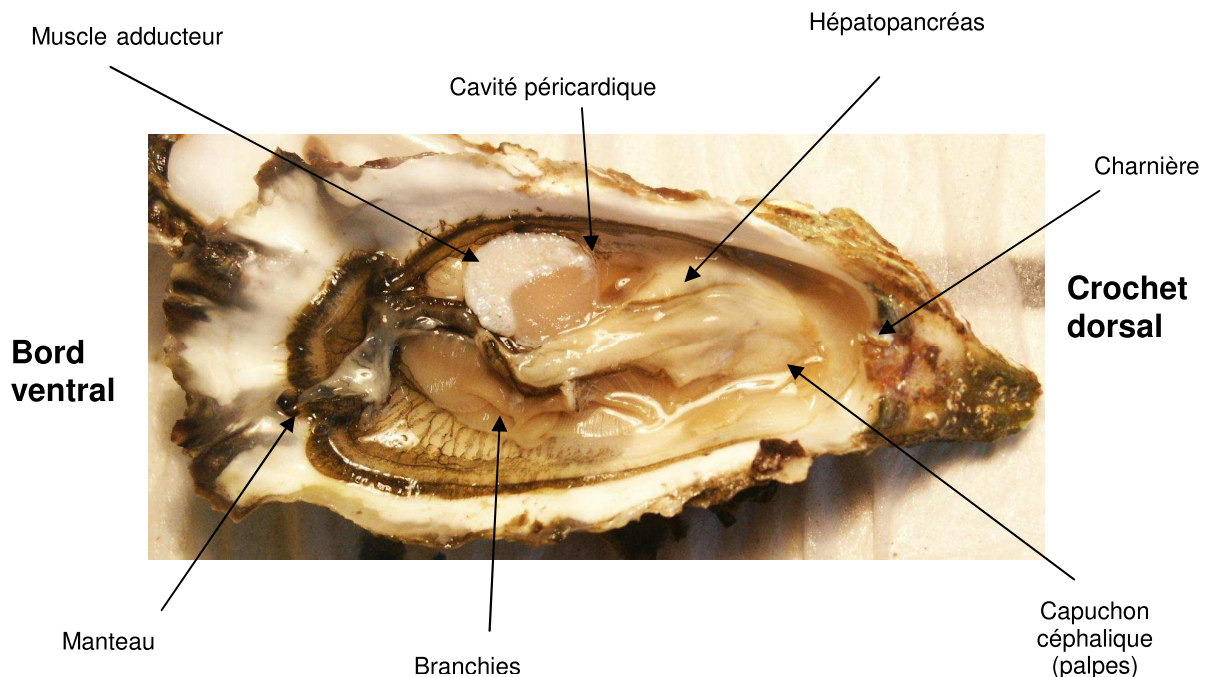


Figure I-1 : Anatomie de l'huître creuse *Crassostrea gigas*.

Le manteau sécrète la coquille en utilisant le calcium contenu dans l'eau de mer, mais peut également avoir un rôle de stockage énergétique (lipides, glucides). Le manteau constitue la partie extérieure du corps mou de l'organisme et est en contact direct avec la coquille. Ce tégument est constitué de deux lobes et se termine par un capuchon céphalique recouvrant bouche et palpes labiaux. Les bords du manteau sont libres sur la face ventrale. L'espace entre les deux lobes est la cavité palléale qui renferme les différents organes de reproduction et d'excrétion de l'huître (Figure I-1).

Le muscle adducteur permet l'ouverture et la fermeture des valves. Les mouvements saccadés du muscle aident à l'expulsion des pseudofèces et des gamètes. Le rôle respiratoire est assuré par deux paires de branchies. L'huître est un bivalve filtreur, se nourrissant de particules en suspension dans la colonne d'eau. Les branchies ont aussi un rôle dans l'alimentation en retenant les particules alimentaires de la colonne d'eau et en les agglomérant dans du mucus. Elles constituent un filtre qui transporte les aliments jusqu'à la

bouche. Les particules non sélectionnées sont rejetées sous forme de pseudofèces. Au niveau de la bouche, les palpes labiaux assurent un second tri des particules, avant le passage des aliments dans un petit œsophage, puis dans l'hépatopancréas ou glande digestive. Les fèces sont rejetées dans la chambre exhalante à proximité du muscle adducteur et de la cavité péricardique.

Le système reproducteur des huîtres est peu visible en période de repos sexuel et se développe lors de la gamétogénèse en une masse diffuse de couleur blanchâtre entourant l'hépatopancréas. Dans les latitudes tempérées nord, la phase de repos sexuel s'étend généralement de la fin de l'automne au printemps suivant, où est initiée la gamétogénèse.

L'huître possède un système circulatoire composé de vaisseaux et d'un cœur qui permet la distribution de l'oxygène dans l'ensemble du corps. Le système nerveux est peu développé chez ces organismes, avec deux ganglions, un cérébro-pleural et un viscéral.

1.3 La reproduction

L'huître creuse a des sexes distincts et une sexualité alternative (hermaphrodisme) irrégulière. Elle est gonochorique protandre : elle change de sexe au cours de sa vie. C'est le sexe mâle qui paraît en premier dans des conditions de milieu riches en nourriture. La quantité de mâles et de femelles dépend des conditions environnementales : de bonnes conditions entraînent une augmentation de la quantité de femelles avec l'âge. La gonade change d'aspect et de forme en fonction de sa maturation, ces différences visuelles étant souvent utilisées pour le suivi des stades de maturation dans l'étude de populations. La gonade est composée de follicules et d'acini au sein desquels se développent les cellules germinales lors de la gamétogénèse. Ces cellules subissent de nombreuses transformations au cours de la gamétogénèse qui débute généralement au printemps sur la côte Nord-Atlantique. D'un point de vue biochimique, le cycle reproducteur se caractérise par une accumulation de glucides au printemps, qui sont métabolisés en lipides peu de temps avant la ponte et qui sont alors dirigés vers la gonade (Maurer et Borel, 1986). La ponte, chez *C. gigas*, nécessite une température de l'eau stable à plus de 18°C (Mann, 1979a). L'espèce est très féconde, les femelles de 8-15 centimètres de longueur produisant entre 50 et 200 millions de gamètes.

A Arcachon, plusieurs phases de ponte et de rematuration sont observées durant l'été, après une première ponte synchrone et totale des organismes (Maurer *et al.*, 2007; Auby *et al.*, 2008). De petites pontes peuvent cependant avoir lieu à partir de juin. Les gamètes mâles et femelles sont expulsés dans le milieu, la fécondation étant externe. Dans les régions où les températures ne permettent pas la ponte, les gamètes résiduels sont

résorbés par phagocytose ou atresie. Dans la colonne d'eau, les gamètes fusionnent et la survie des larves planctonotrophes nécessite des températures supérieures à 20°C pendant plusieurs jours. La phase larvaire pélagique dure en moyenne 21 jours (durée variable en fonction des conditions environnementales) et le recrutement des larves requiert un substrat dur.

1.4 Aire de répartition, extension et invasion

Crassostrea gigas colonise principalement la zone intertidale, mais peut descendre jusqu'à 40 m de profondeur. Sa grande plasticité d'adaptation lui permet de vivre dans une large gamme de salinité (entre 10 et 35 PSU) et à des températures allant de 2 à 35°C. Elle a été introduite dans de nombreuses régions à des fins aquacoles au XX^e siècle (Ruesink *et al.*, 2005 ; Miossec *et al.*, 2009), car elle peut s'adapter à des conditions écologiques variables. Son introduction a été réalisée dans plus de 73 pays (Ruesink *et al.*, 2005) (Figure I-2). Le réchauffement climatique et des étés plus chauds ont entraîné une expansion de l'espèce à l'état naturel, notamment en Europe du Nord-Ouest, où l'aire de répartition s'étend maintenant du Portugal jusqu'au Nord de l'Allemagne et au Danemark (Cognie *et al.*, 2006 ; Cardoso *et al.*, 2007), ainsi qu'en Suède (Miossec *et al.*, 2009). L'établissement de nouvelles populations naturelles à forte biomasse suscite des interrogations quant à la capacité trophique des milieux et la compétition avec les communautés biologiques autochtones (Ruesink *et al.*, 2005 ; Miossec *et al.*, 2009).

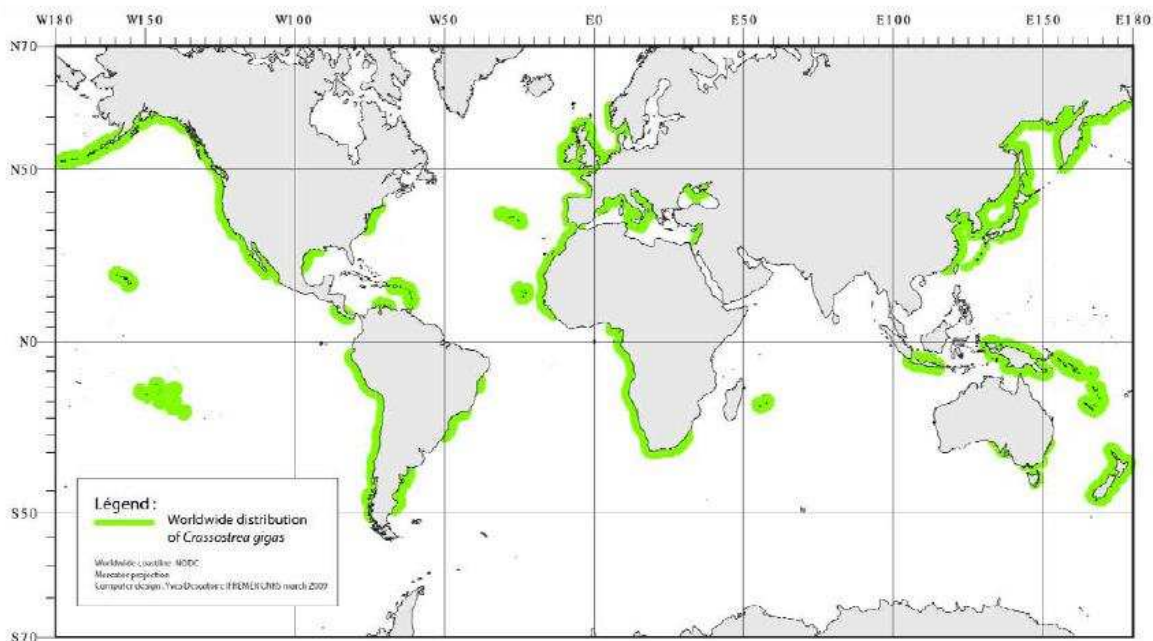


Figure I-2 : Aire de répartition de l'huître creuse *Crassostrea gigas* (extrait de Miossec *et al.*, 2009).

1.5 L'huître creuse dans le Bassin d'Arcachon

La France constitue le quatrième producteur mondial d'huître creuse et sa production en 2003 a atteint 115 000 t (FAO, 2010). L'ostréiculture a un poids économique et social important, notamment dans certaines régions comme le Bassin d'Arcachon. Celui-ci constitue le berceau de l'ostréiculture française et la culture de l'huître y est traditionnelle. C'est dans ce bassin, qui connaît aujourd'hui bien des crises, que se sont forgées les bases de l'ostréiculture, du développement des engins de pêche aux méthodes d'élevage, et même le développement de politiques intégrées de gestion.

Au cours de l'histoire, plusieurs crises ont entraîné le déclin des stocks d'huîtres et l'introduction de nouvelles espèces, dans le Bassin d'Arcachon comme dans toute l'Europe occidentale. L'espèce native, l'huître plate ou gravette, *Ostrea edulis* (Linné, 1758), a périclité au début du XX^e siècle entre la surpêche et un défaut de captage récurrent. La faible productivité et la diminution des stocks d'*O. edulis* ont suscité des essais d'introduction d'espèces d'huîtres cultivables. Après une tentative infructueuse d'acclimatation de l'espèce américaine *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1971) entre 1861 et 1863, l'ensemencement des huîtres portugaises *Crassostrea angulata* (Lamarck, 1819) a débuté en provenance de Lisbonne avec l'apport de 343 000 huîtres dans le Bassin d'Arcachon (Fischer, 1865). L'installation de cette espèce aurait été favorisée par le délestage d'une cargaison de *C. angulata* d'un bateau qui avait trouvé refuge lors d'une tempête dans l'estuaire de la Gironde (Barber, 1997). Un siècle plus tard, la production de cette nouvelle espèce était cinq fois plus élevée que celle de l'espèce native (Deltreil, 2006). Cependant, cette nouvelle espèce cultivée a subi deux épisodes intenses de mortalité assez rapprochés : à la fin des années 1960, dû à la maladie des branchies, et au début des années 1970, dû à la maladie hémocytaire (Figure I-3). Ces maladies ont entraîné une diminution importante du stock de *C. angulata* et abouti à la quasi disparition d'*O. edulis* (Deltreil, 2006). A la même période, des tests de croissance sur *Crassostrea gigas* étaient réalisés et montraient une résistance de l'espèce aux maladies. *Crassostrea gigas* a alors été introduite sur la côte française à partir de géniteurs et de naissain provenant de Colombie Britannique et du Japon. De 1971 à 1975, des importations massives d'adultes en provenance de Colombie Britannique ont débuté, en Baie de Bourgneuf (20 t), dans la région de La Rochelle (88,5 t), dans le bassin de Marennes-Oléron (256 t), dans l'estuaire de la Gironde (60 t) et dans le Bassin d'Arcachon (137,5 t). De 1971 à 1977, du naissain a également été importé du Japon, en Méditerranée (556,5 t), à Arcachon (1176 t), à Marennes-Oléron (4574 t), à La Rochelle et

en Vendée (1909 t) et en Bretagne (1859,5 t) (Grizel et Héral, 1991). Aujourd'hui, *C. gigas* est la seule espèce d'huître cultivée dans le Bassin d'Arcachon.

Certains auteurs considèrent que *C. angulata* et *C. gigas* sont une seule et même espèce (Huvet *et al.*, 2002), et que *C. angulata* correspond à une introduction d'individus d'Extrême-Orient au Portugal au XVI^{ème} siècle. Les différences morphologiques et physiologiques proviendraient du fait que les populations de *C. angulata*, fondées sur un petit nombre d'individus, ne représenteraient qu'une petite partie de la variabilité génétique de *C. gigas* (Boudouresque, 1994). Des haplotypes de *C. angulata* sont étroitement reliés, mais non identiques, à *C. gigas* du Japon. Les données mitochondriales montrent que *C. angulata* est génétiquement distinct d'échantillons de *C. gigas*. Les analyses phylogénétiques indiquent une introduction récente de *C. angulata* en Europe, soit à partir d'une population source asiatique (mais non située au Japon), soit à partir d'une population source japonaise déplacée par la suite (O'Foighil *et al.*, 1998).

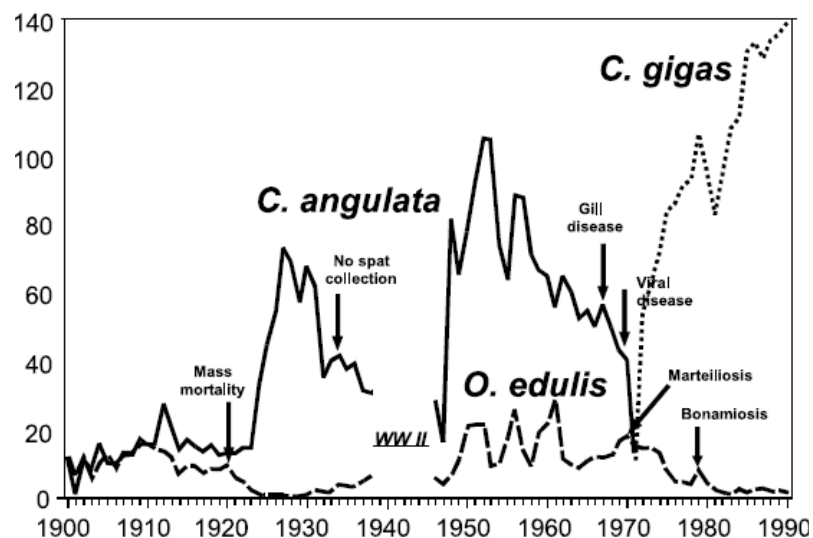


Figure I-3 : Evénements historiques de la production d'huîtres en France (Buestel *et al.*, 2009).

Une étude comparative entre les trois espèces *O. edulis*, *C. angulata* et *C. gigas* a mis en évidence que *C. gigas* était plus adaptée en France que les deux autres espèces. Cependant, cette dernière a subi des anomalies de croissance coquillière en lien avec les facteurs environnementaux ou des malformations dues à des pollutions chimiques (Héral *et al.*, 1981) ainsi que des épisodes de mortalités, montrant les limites de son adaptation (Soletchnik *et al.*, 2002).

En France, il existe deux zones, Marennes-Oléron et Arcachon, où les températures permettent une reproduction naturelle privilégiée, c'est-à-dire tous les ans et non liée au réchauffement des eaux océaniques comme en Europe du Nord (*cf* 1.4). C'est pourquoi

dans ces zones, une partie de l'activité économique est tournée vers le captage de naissain. Le naissain est ensuite distribué vers d'autres bassins ostréicoles pour la production d'huîtres. Ainsi, des conditions environnementales favorables ont permis l'installation de gisements naturels importants en zone intertidale avec un apport régulier de recrues.

Le recrutement des larves nécessite une surface solide pour l'établissement de populations naturelles. Or, à l'inverse de la Bretagne, le Bassin d'Arcachon est une lagune totalement sableuse ; c'est pourquoi les populations naturelles s'établissent généralement sur des structures ostréicoles, ou sur des débris coquilliers, voire même sur toute surface solide. Elles constituent ensuite des surfaces à forte biomasse en zone intertidale. Le stock d'huîtres à l'état naturel dans le Bassin d'Arcachon a été estimée à 40 000 t en poids frais, soit une biomasse équivalente au stock cultivé (Blanchet, 2004).

1.6 Huîtres cultivées vs récifs naturels

Il est rare de trouver dans un même milieu la même espèce présente sous deux configurations de vie différentes. Les huîtres en culture sont disposées, séparées les unes des autres, dans des poches ostréicoles (Figure I-4). Leur densité dans chaque poche est régulée par l'ostréiculteur, en fonction de leur âge. Elles sont conditionnées pour avoir le même âge dans chaque poche et sur une même table ostréicole. Les tables ostréicoles sont surélevées à environ 40 cm du sol. Ce mode de culture est préféré dans le Bassin d'Arcachon à la culture au sol, qui y était autrefois pratiquée, ou encore aux élevages sur filières comme en Méditerranée ou au Canada.

A l'état naturel, les huîtres créent des récifs biogènes de substrat dur qui constituent un habitat remarquable sur de vastes étendues de sédiment meuble (Ruesink *et al.*, 2005). Les récifs naturels forment des agrégats d'huîtres dont la taille, l'âge et la forme sont très hétérogènes. Ils sont le résultat de plusieurs années de recrutements successifs (Figure I-4). Supportant une épifaune abondante, ces récifs font de l'huître creuse une espèce « ingénieur d'écosystème », c'est-à-dire une espèce qui module directement ou indirectement la disponibilité aux ressources pour les autres espèces en causant des changements d'état physique du matériel biotique et abiotique, créant et maintenant ainsi des habitats (Jones *et al.*, 1994). Dame et Patten (1981) ont conceptualisé les récifs d'huîtres *Crassostrea virginica* (formant des récifs proches de *C. gigas*) comme un système d'organismes interagissant avec eux-mêmes et leur environnement : ils influent sur le remaniement des particules en suspension tout en produisant une forte biomasse (huîtres). De plus, la structure formée par les récifs fournit un habitat à de nombreux organismes (Dame et Patten, 1981). En Amérique, des récifs d'huîtres ont même été reconstitués

(Walters et Coen, 2006) pour leurs propriétés de maintien de la biodiversité, en permettant le support à la vie de nombreux organismes et en leur fournissant un rôle protecteur et de refuge (Soniati *et al.*, 2004). L'utilisation de récifs artificiels vise bien sûr à la restauration du milieu et non à l'introduction de nouveaux organismes. De ce point de vue, le récif naturel constitue un écosystème à lui seul qui augmente localement la biodiversité.

Aujourd'hui encore, l'ostréiculture arcachonnaise doit faire face périodiquement à des mortalités d'origine diverse, des problèmes sanitaires ou encore des défauts de croissance. Aucune étude sur le rôle et le fonctionnement des populations naturelles d'huîtres n'a été réalisée dans le Bassin d'Arcachon, les nombreuses données acquises concernant plus généralement les organismes cultivés.



Figure I-4 : Récif naturel d'huîtres sur une table ostréicole abandonnée (à gauche) et poches d'huîtres sur des tables ostréicoles (à droite) sur le site des Hosses dans le Bassin d'Arcachon.

2. Le modèle géographique : le Bassin d'Arcachon

2.1 Le Bassin d'Arcachon

Le Bassin d'Arcachon (44°40'N, 1°10'W) est une lagune semi-fermée de 180 km² située sur la côte atlantique française dans le sud du Golfe de Gascogne (Figure I-5). Ce bassin est une lagune macro-tidale ouverte sur l'océan. Les échanges d'eau avec l'océan se font au sud-ouest de la lagune par deux passes principales, la passe nord et la passe sud, qui constituent une embouchure de 2 à 3 km de large. En vives-eaux, le volume d'eau oscillant à chaque marée est d'environ 400.10⁶ m³, pour seulement 200.10⁶ m³ en mortes-eaux. C'est au niveau des passes que la vitesse des courants est maximale avec 1,75 m.s⁻¹, alors que ceux-ci atteignent rarement 1 m.s⁻¹ dans la lagune. Le marnage varie entre 0,9 et 4,5 m selon la localisation et les coefficients de marée (IFREMER, 1997). La circulation résiduelle générale est dirigée de la Baie vers l'océan ouvert (Figure I-6) avec une dominance du jusant notamment dans les grands chenaux (Teychan et Ferret), et une dominance du flot dans le chenal de Piquey (Plus *et al.*, 2009).

La basse mer découvre 115 km² d'estrans, couverts sur 70 km² par des herbiers de zostères (IFREMER, 1997) qui sont par ailleurs en régression assez importante ces dernières années (Plus *et al.*, 2010). Des chenaux principaux se divisent en un réseau d'« esteys » de plus petite taille en bordure des platiers sablo-vaseux. Les chenaux sont peu profonds (20 m au maximum).

Le Bassin reçoit des apports d'eau douce de son principal affluent, la Leyre au sud-est, et d'autres petits canaux (83%), par les précipitations (11%) et par la nappe phréatique (6%) (IFREMER, 1997). Le volume d'eau douce entrant dans le Bassin est estimé à 1,25.10⁹ m³ par an, soit 3,45.10⁶ m³ en moyenne par jour, c'est-à-dire 100 fois moins que le volume oscillant à chaque marée (IFREMER, 1997).

Le volume d'eau contenu à marée basse (*i.e.* dans les chenaux) est de 270.10⁶ m³ ; le volume total à pleine mer atteint 460.10⁶ m³ (Auby, 1991).

L'entrée d'eau marine et le seuil d'entrée au niveau des passes génèrent une stratification horizontale des masses d'eau. Bouchet (1968) a distingué, selon un gradient est-ouest, trois types de masses d'eau présentant des caractéristiques halines et thermiques distinctes :

- des eaux néritiques externes : amplitude thermique moyenne de 13°C (9 à 22°C) et salinité stable (34-35 PSU) ;

- des eaux néritiques moyennes : amplitude thermique moyenne de 17°C (6 à 23°C) et salinité peu variable (27 à 33 PSU) ;

- des eaux néritiques internes : amplitude thermique de 24°C (1-25°C) et salinité variable (22 à 32 PSU).

La zone intertidale est soumise à d'importantes variations annuelles de température, tant au niveau de l'eau (6 - 23°C) que du sédiment (-3 - 43°C) (de Montaudouin *et al.*, 2003).

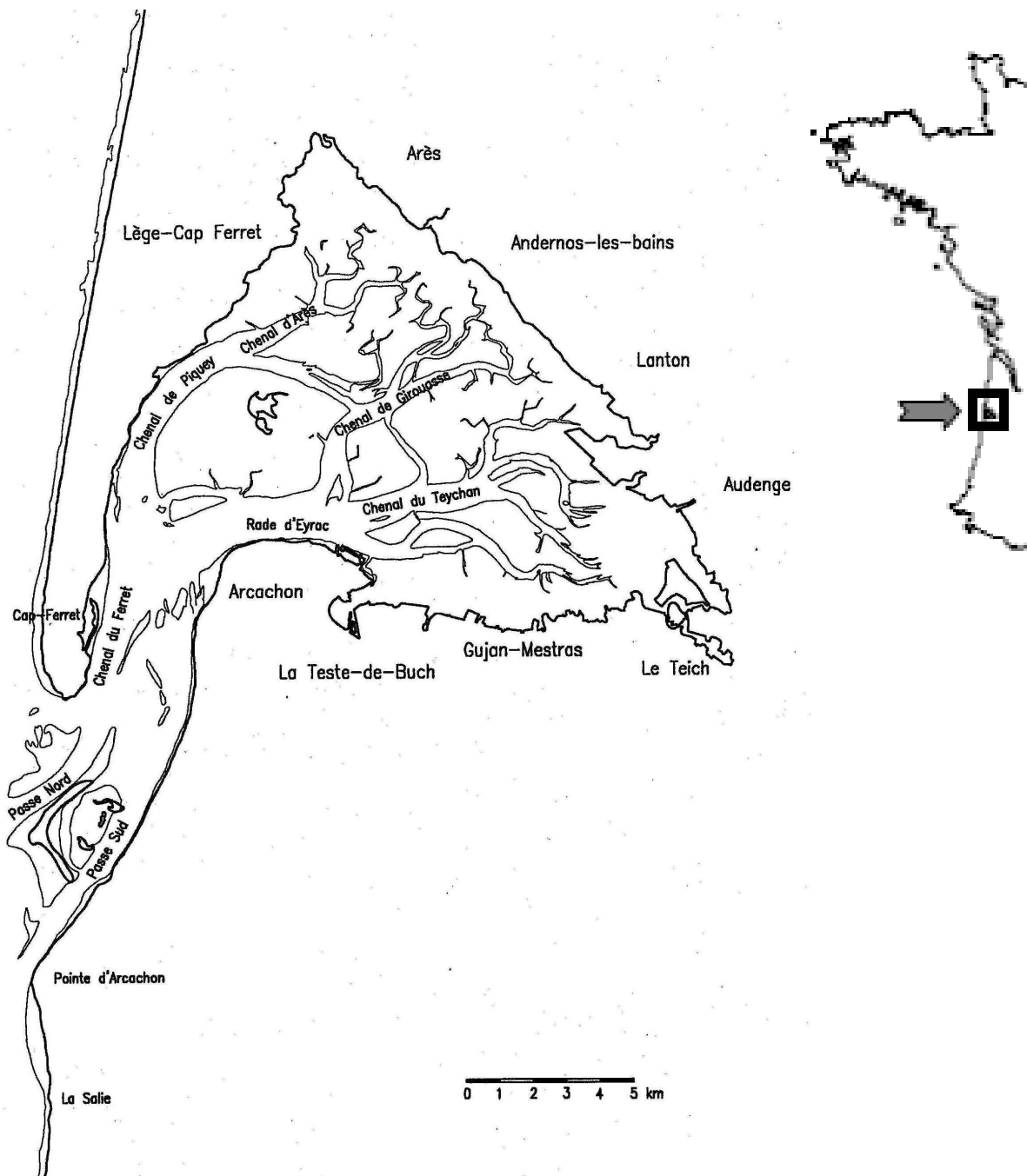


Figure I-5 : Situation générale et toponymie du Bassin d'Arcachon.

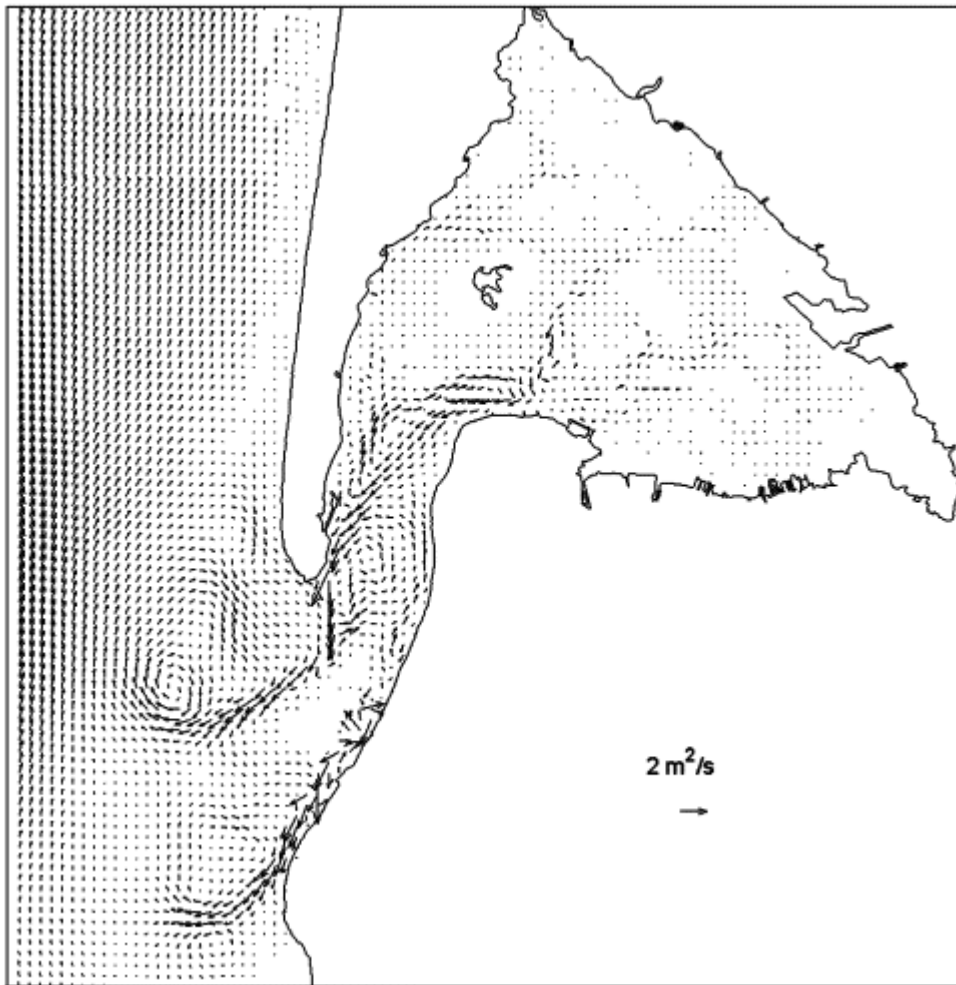


Figure I-6: Flux résiduels des courants dans le Bassin d'Arcachon, par simulation eulérienne pour une marée moyenne (Plus *et al.*, 2009).

2.2 Le site de suivi et d'expérimentation : « Les Hosses »

L'objectif principal de ce travail étant de comparer une population d'huîtres cultivées et une population d'huîtres sauvages (= naturelles), il était primordial que ces deux populations bénéficient des mêmes conditions écologiques, *i.e.* soient localisées à proximité l'une de l'autre et au même niveau hypsométrique, de manière à se situer dans la même masse d'eau et à recevoir les mêmes apports trophiques. Une approche intégrée sur un site-atelier unique a été préférée à l'étude d'un processus particulier sur une échelle spatiale plus large. Ce site-atelier devait répondre aux caractéristiques suivantes :

- (1) localisation centrale dans le Bassin, représentative de conditions « moyennes » de la baie,



Figure I-7 : Site d'échantillonnage des Hosses, sur image Google Earth® (en haut) et sur ArcGIS® (en bas).

(2) présence proche de parcs ostréicoles entretenus (huîtres cultivées), de parcs abandonnés (récifs d'huîtres sauvages) et d'une station de référence (sans huîtres),

(3) orientation des courants dans le sens des tables ostréicoles afin de pouvoir réaliser des expérimentations en tunnels benthiques.

Le site choisi est celui des Hosses (44°40.60 N ; 1°10.30 W), localisé en zone intertidale au sud-est de l'île aux Oiseaux (Figure I-7), à une altitude moyenne de +1,60 m et avec un marnage sur zone de 4 m environ. Il se situe dans les eaux néritiques externes (Bouchet, 1968), en bordure du chenal principal du Teychan (axe ouest-est) et du chenal de Mapouchet (axe nord-sud).

Sur ce site, une zone nue et dépourvue d'huîtres (référence), large d'environ 20 m, sépare des parcs ostréicoles actifs et des concessions abandonnées, couvertes de récifs d'huîtres sauvages (Figure I-8).

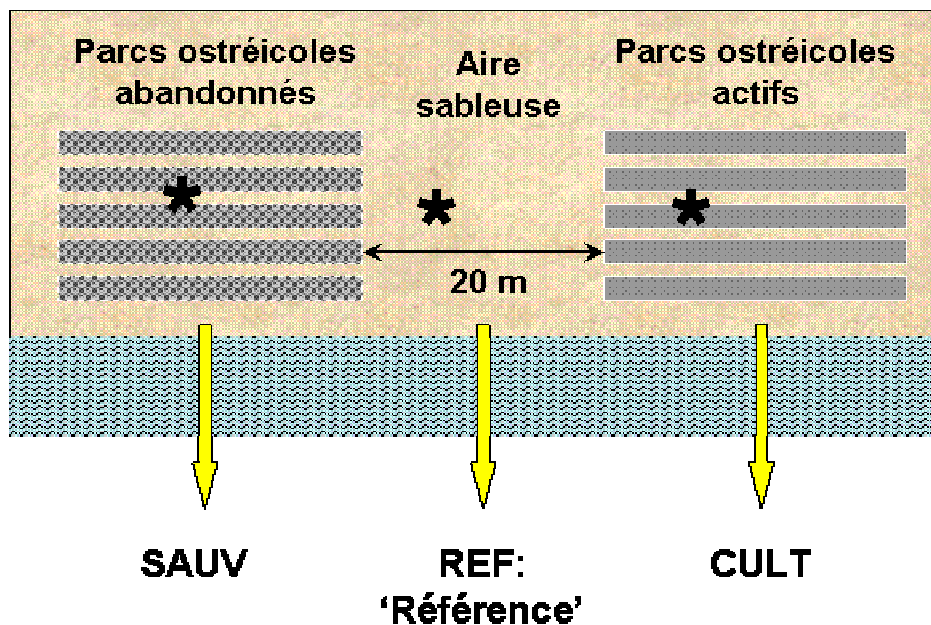


Figure I-8 : Représentation schématique de l'emplacement des trois stations étudiées en bordure de platier, séparées de quelques mètres et soumises aux mêmes contraintes environnementales.

3. Le contexte climatique

Afin de situer les données recueillies lors de cette étude dans un contexte temporel plus large, la position de l'étude dans le contexte hydrologique et climatique sur les dix dernières années a été étudié.

Les conditions météorologiques permettent d'expliquer de nombreux phénomènes concernant l'activité du vivant, de la production primaire à l'activité benthique. Il est reconnu que les phénomènes climatiques à grande échelle modifiant la circulation atmosphérique, comme la NAO (North Atlantic Oscillation) ou l'ENSO (El Niño and Southern Oscillation), influent sur la productivité biologique marine en stimulant notamment les apports en sels nutritifs et en modifiant les patrons classiques de température. Ces modifications climatiques sont cycliques et pluriannuelles et s'appliquent à toute une partie de l'océan mondial. A une plus petite échelle, les écosystèmes côtiers sont influencés par la dynamique locale des masses d'eau et les phénomènes climatiques à l'échelle annuelle, notamment dans les écosystèmes tempérés (Goberville *et al.*, 2010). Le climat régule notamment les apports par :

- les précipitations et les apports d'eau douce, qui influent sur la salinité et sur les apports en sels nutritifs,
- la direction des vents dominants, qui modifie directement les courants de surface (et la température) et impacte surtout les écosystèmes de faible profondeur,
- la température qui régle le mode de vie de nombreux organismes.

Toute modification de ces paramètres a un effet écologique important sur la production du vivant. Le régime des vents, la température de l'air et de l'eau, la salinité, la charge en particules et le rayonnement solaire sont en étroite relation avec la productivité des systèmes et à la base de la production phytoplanctonique (Cloern et Dufford, 2005). La base des réseaux trophiques est donc sous l'influence des conditions climatiques locales.

Dans les lagunes côtières telles que le Bassin d'Arcachon, en plus des conditions météorologiques, l'hydrographie locale influe sur la productivité biologique totale. Ainsi, le mode et l'étendue de la connexion avec l'océan, le phénomène de marée, la dimension du bassin versant ou encore les apports d'eau douce ont des impacts prépondérants sur cette zone d'interface, en conditionnant et modifiant les paramètres physiques et chimiques du milieu à plus ou moins grande échelle (Lucas *et al.*, 1999 ; Newton et Mudge, 2003).

La variabilité du climat à l'échelle annuelle dans ce type de lagune peut engendrer des modifications interannuelles importantes de la production phytoplanctonique et ainsi

impacter l'ensemble du réseau trophique (Glé *et al.*, 2008). L'objectif de cette partie est de décrire le contexte climatique et hydrologique des années d'étude 2007 et 2008 par comparaison aux dix ou vingt dernières années, afin de vérifier que les données recueillies dans cette étude soient représentatives et ne correspondent pas à des années atypiques (*i.e.* canicule de 2003). Ainsi, d'une part la variabilité saisonnière pourra être caractérisée et d'autre part des perturbations climatiques atypiques (en relation avec la variabilité des 10 dernières années) pourront être mises en évidence.

3.1 Outils analytiques

3.1.1 Données utilisées

– *Données météorologiques*

Les données météorologiques sont issues de la base de données de Météo France pour la station du Cap Ferret. Les différents paramètres utilisés sont les précipitations, la température de l'air, la direction et la vitesse moyenne des vents et l'insolation, relevés tous les jours entre 1986 et 2008.

L'évolution de la direction des vents a été représentée à partir des données moyennées par mois aux points de jonction mois-année (Matlab[®], Eric Goberville, UMR EPOC). Les vitesses inférieures à 2 m.s⁻¹ n'ont pas été prises en compte. L'échelle des directions ne commence qu'à 90° et finit à 320° car la composante Nord est très peu présente sur l'ensemble des mesures, et n'ont été considérées que les moyennes des directions mensuelles (Goberville *et al.*, 2010).

– *Débits de la Leyre*

Les débits de la Leyre ont été communiqués par la DIREN (Direction Régionale de l'Environnement) qui mesure en continu les débits du principal affluent du Bassin d'Arcachon, la Leyre. Les débits ont été moyennés mensuellement de 1986 à 2008.

– *Paramètres de la colonne d'eau*

Les données des paramètres physico-chimiques et biologiques sont issues de la base de données du Service d'Observation en Milieu LITtoral (SOMLIT) (<http://somlit.epoc.u>

bordeaux1.fr/fr/) qui assure un suivi bimensuel des masses d'eau du Bassin d'Arcachon à pleine mer. Les paramètres suivants ont été sélectionnés :

- **température de l'eau** (impliquée dans la physiologie des organismes),
- **salinité** (traceur des masses d'eau),
- **matières en suspension** (MES) (paramètre important pour la nutrition des huîtres),
- **chlorophylle a** (Chla) (biomasse des phototrophes, potentiel nutritif des huîtres).

Température et salinité ont été mesurées avec une sonde CTD SEABIRD 25. MES et Chla ont été déterminés à partir de prélèvements d'eau en surface (1 m de profondeur) à l'aide d'une bouteille Niskin.

Les données utilisées sont disponibles à partir de 1998 pour la station d'Eyrac, point représentatif des masses d'eau moyennes du Bassin et proche de notre site d'étude.

3.1.2 Représentation des données

Toutes les données d'intérêt ont été tracées sous forme de boîtes à moustaches (SigmaPlot® 9.0). Elles ont été traitées mensuellement et de manière à représenter les évolutions annuelles de 1986 (ou 1998) à 2006. Les années 2007 et 2008 ont été reportées sur les graphes pour qualifier nos années de mesures. Des diagrammes ombrothermiques, qui permettent de déceler les tendances météorologiques et de définir le type de climat, ont également été réalisés.

3.2 Caractérisation des années d'étude 2007-2008

3.2.1 Contexte climatique

– *Précipitations*

Les précipitations suivent la tendance des zones tempérées avec un minimum en été et des précipitations plus importantes en période hivernale. La médiane évolue entre 50 et 100 mm (Figure I-9, A).

L'année 2007 montre des périodes de plus fortes précipitations (février, mars, mai, juillet et août) et des mois plus secs (avril, octobre et novembre) par comparaison aux deux

décennies précédentes. En 2008, un seul mois sec se dégage (février) et de plus fortes pluviosités sont observées en mars, mai, août, octobre et novembre.

– *Température de l'air*

La température de l'air suit le schéma classique des zones tempérées : un maximum durant l'été ($> 20^{\circ}\text{C}$) et un minimum durant l'hiver ($< 10^{\circ}\text{C}$; Figure I-9, B).

L'année 2007 ressort légèrement du tracé général avec des températures supérieures aux normales mensuelles en janvier-février et, surtout en avril ; de mai à décembre, elles se sont situées plutôt dans les plus faibles valeurs enregistrées lors des deux décennies précédentes. Les mêmes tendances ressortent pour l'année 2008, à l'exception du mois d'avril qui montre des températures en accord avec les normales saisonnières.

– *Courbes ombrothermiques*

Les courbes ombrothermiques traduisent un schéma typiquement océanique avec une asymétrie entre les courbes de température et de précipitations qui sont respectivement maximales et minimales pendant la période estivale (Figure I-9, D). Les années 2007 et 2008 ont été des années relativement atypiques. Les courbes ombrothermiques dévoilent un schéma différent des deux décennies précédentes en 2007 avec des pluies plus soutenues tout au long de l'année, sauf en avril et octobre (Figure I-9, E). En 2008, les pluies ont été plus importantes sur l'ensemble de l'année, avec un régime moins soutenu en juillet (Figure I-9, F). L'interprétation des courbes ombrothermiques traduit une période de sécheresse estivale en 2008, alors qu'en 2007, deux mois de sécheresse sont apparents en avril et octobre, soit en dehors des périodes estivales.

– *Insolation*

Les cumuls mensuels des taux d'insolation répondent au cycle saisonnier classique et sont similaires aux tendances observées pour la température de l'air, soit des maxima en été et des minima hivernaux (Figure I-9, C).

En 2007, le taux d'insolation a globalement été inférieur aux moyennes saisonnières de janvier à août, à l'exception du mois d'avril où il a été supérieur, tout comme pour les quatre derniers mois de l'année. En 2008, l'insolation a suivi des valeurs normales, à l'exception du mois de février qui a bénéficié d'une plus forte insolation.

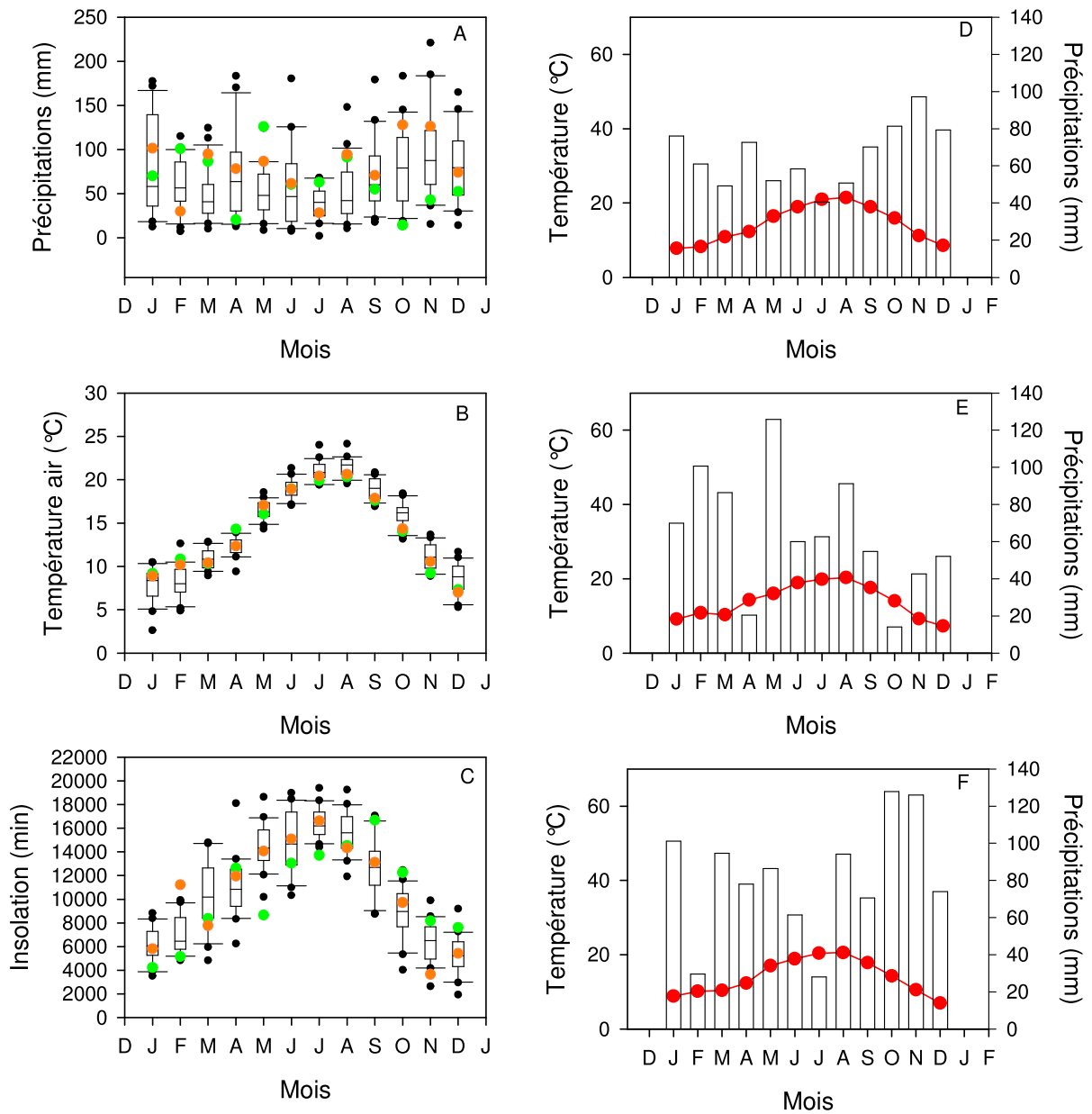


Figure I-9: Comparaison des paramètres climatiques relevés au Cap Ferret en 2007 et 2008 par rapport à la période 1986-2006. A gauche, les boîtes à moustaches représentent (A) les précipitations mensuelles moyennes (mm), (B) la température mensuelle moyenne de l'air (°C) et (C) la durée mensuelle moyenne d'insolation (min) pour la période 1986-2006 ; les moyennes mensuelles des années 2007 et 2008, symbolisées respectivement par les points verts et orange, sont reportées sur ces boîtes. A droite, les courbes ombrothermiques représentent les moyennes mensuelles des températures de l'air (points rouges) et des précipitations (rectangles) pour la période 1986-2006 (D), pour l'année 2007 (E) et pour l'année 2008 (F).

– *Vitesse et direction des vents*

Les moyennes mensuelles de la vitesse maximale des vents (Figure I-10, A) montrent une grande variabilité, et des vents plus importants pendant la période automnale et hivernale atteignant jusqu'à 15 m.s^{-1} . Une diminution de cette variabilité et de la force des vents est à remarquer durant l'été, avec des vitesses moyennes mensuelles comprises entre 7 et 9 m.s^{-1} .

L'année 2007 a montré des vents moyens mensuels plus importants en février, mars et mai, ainsi que pendant les mois d'été. Durant l'automne, l'intensité de ces vents a été moins importante que durant les vingt années précédentes. L'année 2008 a suivi les tendances observées ces vingt dernières années, à l'exception de quelques mois : mars et novembre un peu plus ventés, alors que février, mai et octobre l'ont été moins.

Le graphique des vitesses maximales journalières des vents (Figure I-10, B) indique une fréquence et des vitesses plus intenses durant l'été 2007 (jusqu'à 22 m.s^{-1}), par comparaison aux normales à long terme et à l'année 2008 (pas plus de 15 m.s^{-1}).

La direction des vents est variable au cours de l'année et d'une année à l'autre (Figure I-11). L'hiver et l'automne se caractérisent par des vents de Nord-Est, tandis qu'en été les vents sont d'origine Nord-Ouest et Ouest. Des périodes intermédiaires en mars-avril et septembre-octobre montrent des vents venant de Sud et Sud-Ouest. Les deux années échantillonnées, 2007 et 2008, ne présentent pas de différences avec les directions des vents des vingt dernières années, chaque année ayant ses particularités. Aucune modification importante des directions des vents ne peut être mise en évidence.

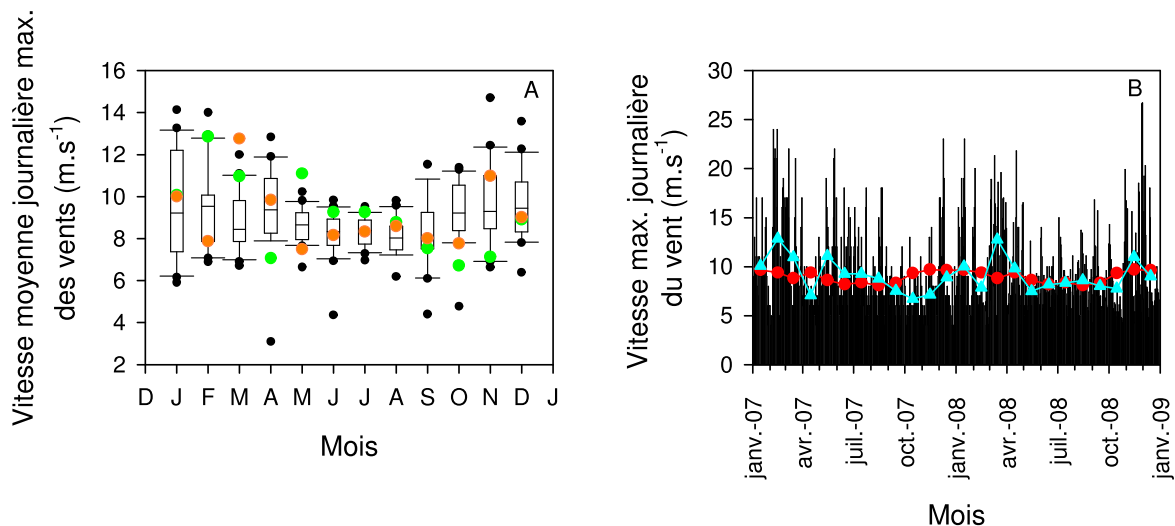


Figure I-10 : Comparaison des vitesses des vents relevées au Cap Ferret en 2007 et 2008 par rapport à la période 1986-2006. (A) Boîtes à moustaches représentant les moyennes mensuelles de l'intensité maximale des vents (m.s^{-1}) pour la période 1986-2006 ; les moyennes mensuelles des années 2007 et 2008, symbolisées respectivement par les points verts et orange, sont reportées sur ces boîtes. (B) Intensité maximale journalière des vents (m.s^{-1}) en 2007 et 2008 ; la courbe bleue représente la moyenne mensuelle de 2007 et 2008 et la courbe rouge la moyenne des 20 années précédentes.

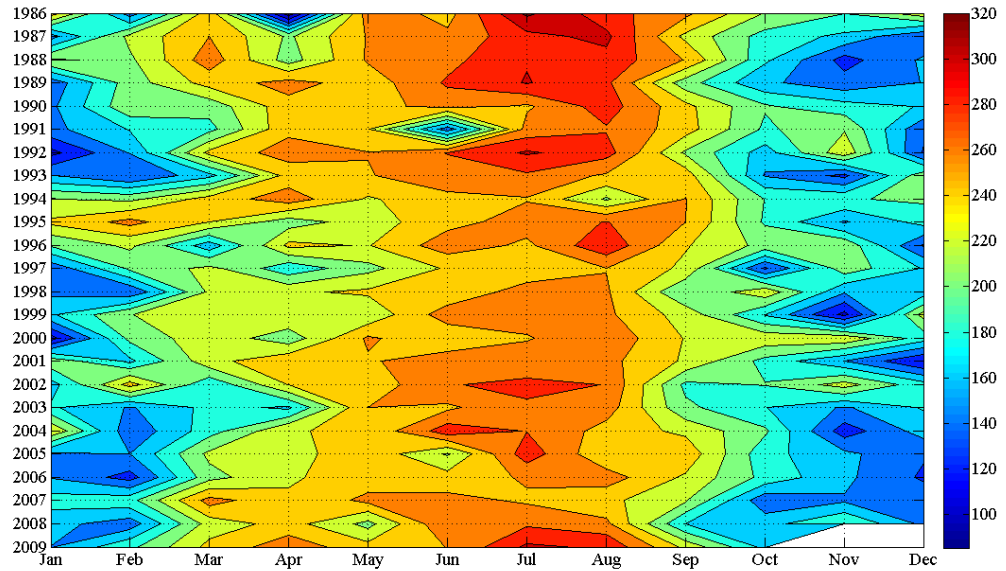


Figure I-11 : Direction des vents au Cap Ferret de 1986 à 2009 (Eric Goberville, comm. pers.). L'échelle de couleur indique la direction (origine du vent), en degrés par rapport à la rose des vents, le 0 constituant le Nord. Le bleu foncé indique que le vent vient du secteur Est, le vert du Sud-Ouest et le rouge du Nord-Ouest.

3.2.2 Contexte hydrologique

– Débit de la Leyre

Le débit de la Leyre est généralement important de décembre à avril. En été, les débits sont inférieurs à $10 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, alors qu'ils peuvent atteindre jusqu'à $60 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en période hivernale (Figure I-12, A). Les deux années 2007 et 2008 se sont situées dans la moyenne des années 1986-2006, avec cependant un débit plus soutenu en mars 2007 et un débit déficitaire de novembre 2007 à février 2008.

– Température de l'eau

Les variations de température de l'eau correspondent aux variations saisonnières de la température de l'air : les minima sont enregistrés en hiver (entre 8 et 10°C en moyenne) et les maxima en été ($> 20^\circ\text{C}$: Figure I-12, B). En 2007, la température de l'eau a été supérieure aux normales mensuelles en février et en avril-mai, et inférieure en octobre. En 2008, seul le mois de mai a présenté une température mensuelle moyenne de l'eau s'écartant (au-dessus) de la médiane des années précédentes.

– *Salinité*

Les variations mensuelles de la salinité moyenne sont comprises entre 28 et 35 PSU sur la série décennale analysée. Les plus grandes variations sont observées en période hivernale (de janvier à avril) et en automne (novembre). La salinité est plus constante (entre 32 et 35 PSU) durant l'été (Figure I-12, C).

En 2007, la salinité a été inférieure aux moyennes mensuelles normales de février à août, avec notamment une très faible valeur en mars. En 2008, deux mois se sont écartés de la normale saisonnière : mai où la salinité a été supérieure, et juin où elle a été inférieure (Figure I-12, C).

– *Matières en suspension (MES)*

La variabilité mensuelle de la teneur moyenne de l'eau en MES (Figure I-12, D) est importante, notamment en périodes automnale et hivernale. Les teneurs en MES varient entre 1,10 et 28,74 mg.L⁻¹. En 2007, ces teneurs sont restées dans la moyenne de la période décennale précédente, avec cependant des valeurs assez faibles en avril et mai. En 2008, les teneurs en MES ont toujours été dans la gamme des valeurs les plus faibles mesurées durant la période 1998-2006.

– *Teneurs en chlorophylle a dans les matières en suspension*

La chlorophylle *a* est le principal indicateur utilisé pour évaluer la biomasse phytoplanctonique. Au cours de l'année, la moyenne mensuelle de la teneur en chlorophylle *a* oscille entre 0,01 et 6,77 µg.L⁻¹ sur les dix dernières années. Deux périodes ressortent comme étant typiques de floraisons phytoplanctoniques : les mois de février à avril et le mois d'août (Figure I-12, E). Les années 2007 et 2008 sont globalement en accord avec les tendances générales : les plus fortes quantités de chlorophylle *a* ont été relevées en mai pour l'année 2007 et en octobre pour l'année 2008. En octobre 2007, la quantité de chlorophylle *a* était cependant inférieure aux normales saisonnières. De janvier à juillet 2007, les concentrations en chlorophylle *a* ont été supérieures à celles mesurées l'année suivante.

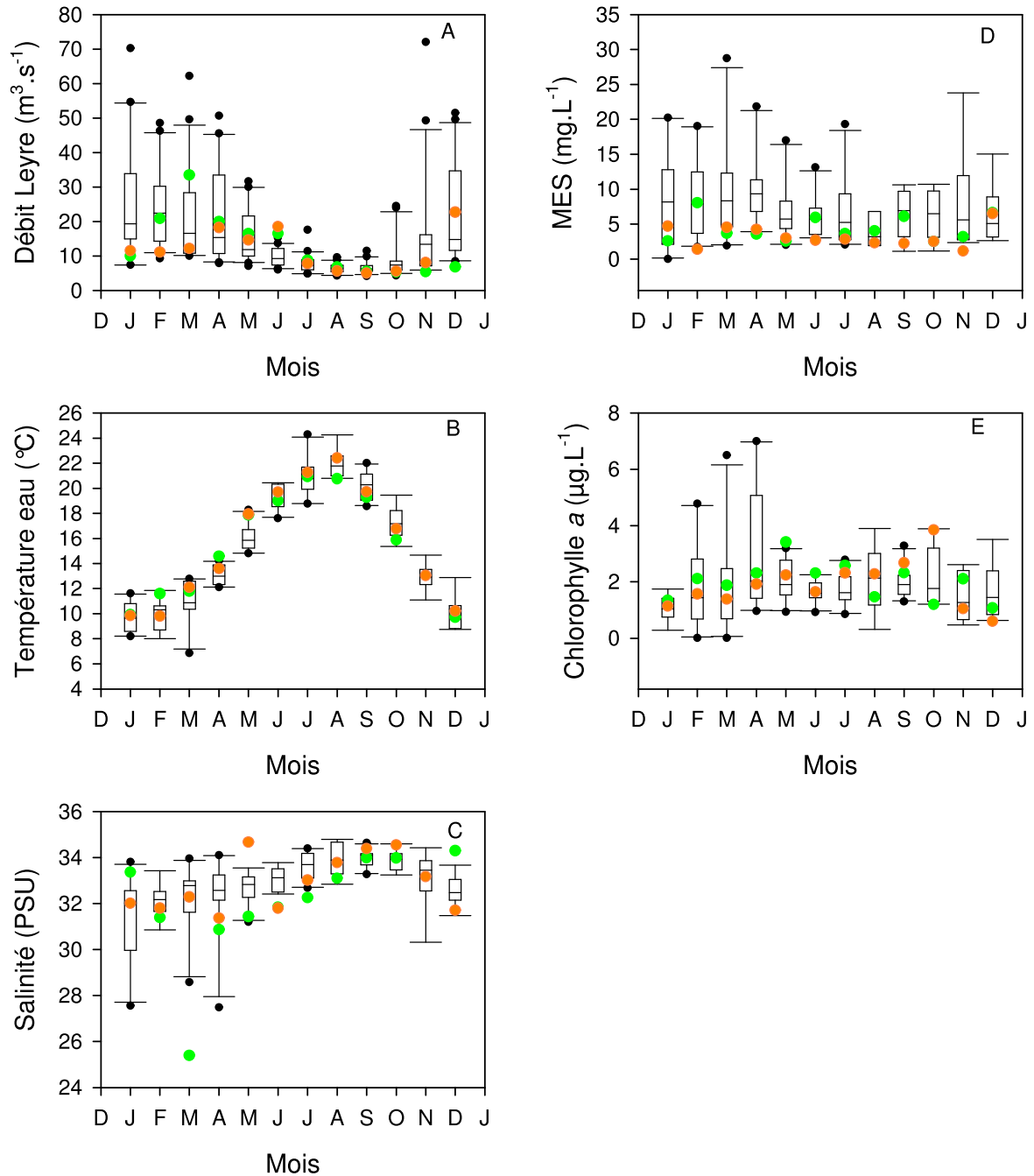


Figure I-12: Comparaison des valeurs moyennes mensuelles des paramètres hydrologiques en 2007 et 2008 par rapport aux années antérieures (période 1986-2006 pour A, période 1998-2006 à Eyrag pour B-E) : débit de la Leyre ($m^3 \cdot s^{-1}$) (A), température ($^{\circ}C$) de l'eau de surface (B), salinité (PSU) (C), quantité de matières en suspension ($mg \cdot L^{-1}$) (D), quantité de chlorophylle a ($\mu g \cdot L^{-1}$) (E). Les moyennes mensuelles des années 2007 et 2008, symbolisées respectivement par les points verts et orange, sont reportées sur les boîtes à moustaches.

3.3 Discussion

Dans le contexte actuel de changement climatique et d'augmentation de la fréquence des perturbations d'ordre météorologique, il apparaît important, quand une étude est réalisée à l'échelle annuelle, de caractériser les périodes d'échantillonnage dans le contexte saisonnier mais aussi, par comparaison aux années précédentes, de « situer » la période d'étude. L'évolution annuelle des températures et des précipitations dans le Bassin d'Arcachon est caractéristique des zones tempérées océaniques, tous les paramètres hydrologiques et climatiques ayant une saisonnalité marquée.

3.3.1 Contexte climatique

- *Année 2007*

A l'exception du mois d'avril, la première moitié de l'année 2007 a été globalement plus ventée et pluvieuse que les deux décennies antérieures. Les vitesses des vents couplées aux fortes précipitations, notamment en période estivale, ont provoqué une diminution des températures de l'air et impacté directement la température de l'eau. En raison d'un hiver relativement doux et pluvieux, le débit de la Leyre a été élevé en mars, d'où une dessalure importante ce même mois (qui s'est prolongée le reste de l'année). Comparativement aux moyennes saisonnières de décennies précédentes, les températures de l'air et de l'eau ont été élevées en avril et mai, à une période clé pour la croissance et l'initiation de la gamétogénèse chez les huîtres du Bassin d'Arcachon (Maurer, 1989). En avril, le taux d'insolation a été également élevé, alors que la période mai-août a montré un taux d'insolation faible. L'été a été caractérisé par des températures de l'air et de l'eau relativement basses, couplées à un régime de vent assez important pour la période. Par exemple, la température de l'eau durant le mois d'août n'a pas dépassé 20°C, température connue pour être un déclencheur de la ponte des huîtres et le seuil de survie des larves (Mann, 1979a). L'automne a ensuite été relativement frais et peu pluvieux, entraînant le retour à des salinités normales.

- *Année 2008*

La température de l'eau a été assez élevée en mai, période où s'initie la gamétogénèse chez l'huître, et l'été a été relativement chaud avec des valeurs plus élevées et plus stables qu'en 2007. Cette année se situe en général dans les moyennes de saison.

Contexte climatique : La règle générale est une saisonnalité marquée des températures avec des étés chauds et des hivers doux et pluvieux. L'année 2007 s'est détachée des caractéristiques saisonnières par :

- **une dessalure importante jusqu'à l'été,**
- **un hiver doux,**
- **un printemps assez chaud,**
- **un été relativement frais et venté,**

tandis que 2008 a montré des caractéristiques climatiques proches des normales saisonnières.

3.3.2 Contexte hydrobiologique

- *Nutriments*

Dans le Bassin d'Arcachon, les apports d'eau douce sont considérés comme relativement faibles, et principalement dus à l'affluent principal, la Leyre ($650 \cdot 10^6 \text{ m}^3 \cdot \text{an}^{-1}$). Les autres apports d'eau douce et les apports dissous associés (sels nutritifs, silice lithogène) sont variables dans le temps et difficiles à estimer (IFREMER, 1997; Glé, 2007).

En 2007 et 2008, les débits annuels moyens de ces apports étaient estimés à, respectivement, 13 et $11,7 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. La période de crue de la Leyre se situe habituellement de décembre à avril, et l'étiage de mai à novembre (Bonjour, 1983) ; cela a été également le cas pendant nos deux années d'échantillonnage.

- MES

Les variations locales des conditions climatiques (précipitations, apports d'eau douce) influent sur la charge en nutriments dans l'eau, ainsi que sur la quantité et la qualité des matières en suspension (Struski et Bacher, 2006). La quantité de MES présente dans le milieu agit sur la capacité de filtration des organismes benthiques (Barillé *et al.*, 1993, 1997) et sur la pénétration de la lumière dans les milieux côtiers, modulant ainsi la production primaire (Struski et Bacher, 2006). Les teneurs en MES dans le Bassin d'Arcachon sont relativement faibles toute l'année (moyenne annuelle voisine de $7 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$), alors que dans d'autres écosystèmes côtiers fortement turbides (*e.g.* le bassin de Marennes-Oléron), la teneur en MES peut atteindre jusqu'à $350 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ (Barillé *et al.*, 1997). Le Bassin d'Arcachon est une zone peu profonde dans laquelle les courants de marée et les vents, par

l'intermédiaire du clapot, sont à l'origine de remises en suspension et à l'origine d'une augmentation de la charge en MES (Auby *et al.*, 1994). Les quantités de MES relevées dans le Bassin en 2007 et 2008 étaient tout à fait dans la gamme des valeurs normales, voire même inférieures. Les relevés bimensuels n'ont pas permis de déceler des périodes de fortes turbidités liées à des phénomènes climatiques importants.

- Chlorophylle *a*

La quantification de la chlorophylle *a* permet d'évaluer la biomasse des micro-organismes autotrophes phytoplanctoniques, source potentielle de nourriture disponible pour les organismes planctonophages. De nombreux organismes benthiques - dont les huîtres - ont un cycle physiologique saisonnier en étroite relation avec les périodes de production primaire planctonique : l'effort de reproduction des huîtres est positivement corrélé avec l'abondance de nourriture disponible en hiver et au printemps (Maurer et Borel, 1986 ; Auby et Maurer, 2004 ; Samain et McCombie, 2007). La courbe des teneurs en chlorophylle *a* durant la décennie précédente (Figure I-11, E) permet de déceler deux périodes typiques de production phytoplanctonique à Arcachon : de février à avril et au mois d'août. **En 2007, la quantité de chlorophylle *a* était dans la normale**, à l'exception d'un léger déficit en octobre et de plus fortes concentrations estivales (mai-août). **En 2008, les quantités de chlorophylle *a* ont été plus faibles qu'en 2007** durant la majeure partie de l'année (entre 2 et 3 $\mu\text{g.L}^{-1}$). Le maximum a été mesuré en octobre 2008 et **aucune efflorescence printanière particulière** n'a été décelée cette année-là, peut-être du fait de la fréquence d'échantillonnage bimensuelle. La quantité de nourriture disponible pour les huîtres et les autres organismes planctonophages a été comprise dans les normales annuelles et n'a donc montré aucun déficit, autant en 2007 qu'en 2008, bien que légèrement plus faible en 2008.

Les deux années d'échantillonnage ont donc été caractérisées par des forçages climatiques différents, l'année 2008 étant plus située dans les normales saisonnières et l'année 2007 ayant été un peu plus perturbée (plus d'apports d'eau douce, plus de précipitations en période estivale et de vents).

Chapitre II : Conditions environnementales saisonnières sur le site d'échantillonnage

1. Introduction

Les conditions hydro-climatiques d'un milieu sont des facteurs structurant la dynamique saisonnière de celui-ci, notamment pour la production biologique. Les zones d'interfaces, telles les lagunes côtières, sont le réceptacle de substances dissoutes (tels les sels nutritifs) ou de matières particulaires de diverses origines (*e.g.* activités du benthos, ruissellement du bassin versant et précipitations) et soumises à une grande variabilité temporelle. La nature de la connexion à l'océan et le régime des marées modulent la productivité biologique en modifiant la structure des masses d'eau. Le régime tidal, à son tour, contrôle le temps de renouvellement des masses d'eau et peut être responsable d'inoculas planctoniques spécifiques (Glé, 2007). A l'échelle locale et notamment en zone intertidale, la vitesse et la direction des vents influent également sur la remise en suspension des particules, qui augmentent la turbidité des milieux (Smaal et Haas, 1997). La dynamique du compartiment sestonique, en particulier sa composante phytoplanctonique, peut donc présenter une forte variabilité spatio-temporelle dépendante de la température, du rayonnement solaire, de la quantité de nutriments disponibles (Cloern *et al.*, 1995) ou encore du temps de résidence des masses d'eau (Glé, 2007). Les conditions climatiques locales qui varient en fonction de la saison structurent ainsi la production des photo-autotrophes et donc l'ensemble de la chaîne trophique. L'utilisation de cette production par les consommateurs pose la question de la capacité trophique du milieu (Héral *et al.*, 1987) dans les environnements où les espèces consommatrices sont développées en populations importantes (*e.g.* huîtres).

La production de bivalves comme les huîtres dans les zones côtières, et notamment les lagunes semi-fermées comme le Bassin d'Arcachon, nécessite que le milieu soutienne une production primaire suffisante pour subvenir aux dépenses énergétiques des consommateurs (Héral, 1985 ; Héral *et al.*, 1986 ; Héral *et al.*, 1987) et pour permettre la croissance des organismes (Samain et McCombie, 2007 ; Bayne, 2009). La demande énergétique dépend de l'état physiologique du bivalve, de la quantité et de la qualité de la

matière organique labile disponible et accessible dans la colonne d'eau, ainsi que de la température (*e.g.* action sur la gamétogénèse et l'activité respiratoire ; Mann, 1979a ; Bougrier *et al.*, 1995 ; Fabioux *et al.*, 2005).

Il est donc important, pour l'étude des communautés d'organismes consommatrices à l'échelle d'un écosystème, de comprendre le fonctionnement de l'écosystème dans lequel elles évoluent – de la qualité de la masse d'eau à la caractérisation du pool de proies disponibles – et de caractériser sa structure saisonnière.

La première étape consiste à décrire la variabilité saisonnière de la composition physique et biologique des masses d'eau sur notre site d'échantillonnage.

2. Matériel et méthodes

2.1 Stratégie d'échantillonnage des masses d'eau

Le site expérimental est le site des Hosses (cf Chapitre I). Afin de caractériser la masse d'eau et le pool nutritif potentiel disponible pour les huîtres, les caractéristiques principales de la masse d'eau ont été suivies par un échantillonnage bimensuel, à pleine mer (PM), de juin 2007 à fin octobre 2008. Pour les prélèvements, le bateau était positionné en bordure de chenal au plus près des parcs à huîtres.

L'eau a été prélevée à l'aide d'une bouteille Niskin de 8 L et à mi-hauteur d'eau (3 à 4 m de profondeur) pour suivre au mieux les conditions proches de celles dans lesquelles évoluent les huîtres.

2.2 Caractérisation des masses d'eau

2.2.1 Contexte hydrologique

La température et la salinité ont été relevées à l'aide d'un thermosalinomètre WTW Tetracon 325 C.

2.2.2 Composante particulaire

Au laboratoire, une pompe à vide a permis de réaliser les filtrations d'eau nécessaires à la mesure des teneurs en MES (et leur signature isotopique), MIP, MOP, COP, NOP, chlorophylle *a* (Chl_a). La pression à vide était réglée (<0,02 bar) de manière à ne pas abîmer le matériel particulaire. L'ensemble des protocoles utilisés sont développés dans l'ouvrage de Aminot et Kérouel (2004).

- *Matières en suspension (MES) et fractions inorganique (MIP) et organique (MOP)*

La quantité de MES présente dans le milieu a été mesurée à partir de filtrations de 2 L d'eau sur des filtres Whatman GF/F de diamètre 47 mm (porosité $\pm 0,7 \mu\text{m}$) préalablement calcinés (4 h, 450°C) et pesés. A la fin de la filtration, les filtres ont été rincés à l'aide d'une solution de formiate d'ammonium à 68 g.L⁻¹ (élimination du sel). Les filtres ont été ensuite

placés à l'étuve à 60°C pendant 48 h, puis à nouveau pesés, afin de déterminer la charge en particules par différence de masse. Pour déterminer au sein des matières en suspension, les teneurs en particules organiques (MOP) et inorganiques (MIP), les filtres ont été brûlés à 450°C pendant 4 h² pour éliminer la fraction organique présente sur le filtre, puis pesés à nouveau. Les différentes fractions ont été calculées de la manière suivante :

$$\text{MasseMES} = \text{MasseMIP} + \text{MasseMOP}.$$

– *Carbone et azote organiques particulaires (COP et NOP)*

La matière organique particulaire a été caractérisée par la mesure des teneurs en COP et en NOP après filtration de 300 mL d'eau au maximum sur des filtres GF/F Whatman de diamètre 25 mm (porosité $\pm 0,7 \mu\text{m}$) préalablement calcinés (4 h, 450°C) et rinçage des tulipes de filtration à l'eau de mer filtrée provenant du site. Des blancs de filtration ont été réalisés de manière à quantifier les concentrations de carbone et d'azote présentes dans l'eau de rinçage, dans le filtre ou encore liées à l'action de filtration.

Les concentrations en carbone et azote particulaires ont été déterminées après décarbonatation des filtres sous vide d'air et aux vapeurs d'HCl fumant, à l'aide d'un analyseur élémentaire CN Flash Elemental Analyser series 1112, ThermoFinnigan. Les filtres ont été pliés dans des nacelles d'argent, puis calcinés à 1020°C dans l'appareil où les gaz formés, CO₂ et N₂, sont séparés, puis quantifiés par chromatographie gazeuse. La gamme d'étalonnage a été réalisée à partir d'un standard d'acétanilide dont le rapport C/N est égal à 7. Les blancs de filtration ont ensuite été soustraits du résultat obtenu. Les résultats sont exprimés en mg.L⁻¹. Les limites de détection de l'appareil étaient de 50 μg pour le COP et 7 μg pour le NOP.

– *Pigments chlorophylliens : chlorophylle a (Chla) et phéopigments*

La mesure en chlorophylle a a été utilisée comme indicateur de la biomasse phytoplanctonique, ce pigment étant le seul présent chez tous les organismes photo-autotrophes (et quelques cyanobactéries). L'eau (200 mL) a été filtrée sur des filtres Whatman GF/F de diamètre 47 mm (porosité $\pm 0,7 \mu\text{m}$) ; les tulipes ont ensuite été rincées à l'eau de mer filtrée. Dès la filtration terminée, les filtres ont été pliés en deux dans du papier aluminium et conservés à -80°C jusqu'à analyse (moins de trois mois) afin d'éviter toute dégradation des pigments liée à la chaleur ou à la lumière. La quantification a été réalisée ensuite par fluorimétrie. Les filtres ont été décongelés lentement à l'obscurité, puis broyés manuellement dans 5 mL d'acétone à l'aide d'une baguette en verre dans des tubes à

² Cette méthode peut être remise en question car si les particules contiennent beaucoup d'argiles, le poids des argiles diffère lors de la crémation par la perte d'eau (Barillé *et al.*, 1997 ; Méléder *et al.*, 2001). Elle reste cependant une approche quantitative valable pour les deux fractions.

centrifuger. Après ajout de 5 mL d'acétone supplémentaires, l'extraction s'est déroulée pendant 12 h à 4°C à l'obscurité. Les échantillons ont ensuite été centrifugés et la lecture du surnageant, avant et après acidification (ajout de 70 µL d'HCl 0,3N), a été réalisée à l'aide d'un fluorimètre Turner Design 700 (calibré régulièrement à l'aide de standard de chlorophylle *a* pure). Les quantités de Chla et de phéophytine totale³ ou phéopigments (pigments dégradés) ont été déterminées grâce aux équations suivantes :

$$Chla = F_a \times \left(\frac{F_0}{F_a \max} \right) \times \left(\frac{F_0/F_a - 1}{F_0/F_a \max - 1} \right) \times \left(\frac{v}{V \times 1000} \right)$$

$$Pheoa = F_a \times \left(\frac{F_0}{F_a \max} \right) \times \left[1 - \left(\frac{F_0/F_a - 1}{F_0/F_a \max - 1} \right) \right] \times \left(\frac{v}{V \times 1000} \right) \times 0.975$$

avec

Chla : concentration de chlorophylle *a* en µg.L⁻¹,

Pheoa : concentration de phéophytine *a* en µg.L⁻¹,

F₀ : fluorescence de l'échantillon avant acidification,

F_a : fluorescence de l'échantillon après acidification,

F₀/F_a max : rapport d'acidification maximale de la chlorophylle *a* de l'appareil,

V : volume d'eau de mer filtrée (mL),

v : volume de l'extrait acétonique utilisé pour la lecture (mL),

(0,975) : rapport des poids moléculaires Phéophytine *a* / Chlorophylle *a*.

– Descripteurs de la qualité de la matière organique

Les rapports COP/NOP (mol/mol) et COP/Chla (g/g) ont été calculés. Ces indicateurs particuliers permettent d'évaluer la composition principale des masses d'eau et de caractériser « l'état » ou la « fraîcheur » de la matière organique présente (dominance des autotrophes, hétérotrophes, ...) avec comme valeur de référence le rapport de Redfield pour le C/N. En effet, le rapport COP/NOP est variable en fonction des organismes et est un marqueur de leur mode d'assimilation du carbone. Le rapport COP/NOP est un descripteur de la MOP sans distinction de source, mais les proportions de C et de N varient en fonction du type de MOP. Les hétérotrophes ont un rapport COP/NOP inférieur à celui du phytoplancton : il est de 3,5 à 6,5 pour le zooplancton et les bactéries (organismes hétérotrophes), de 5 à 10 pour le phytoplancton (photo-autotrophes), et généralement supérieur à 12 pour les végétaux terrestres. Cependant, il faut également considérer que la

³ La quantité de phéophytine représente la quantité de pigments chlorophylliens dégradés, soit la fraction de photo-autotrophes en état de dégradation dans le milieu.

matière organique en état de dégradation a un rapport COP/NOP qui augmente, car le NOP est plus rapidement reminéralisé que le carbone (Redfield *et al.*, 1963). Le rapport COP/NOP varie par exemple pour le phytoplancton marin en fonction des conditions de croissance (Cloern *et al.*, 1995).

La concentration de COP représente le carbone de l'ensemble du pool de matière organique, tandis que la chlorophylle *a* donne une indication de la fraction de COP composée par les autotrophes et les mixotrophes. Le rapport COP/Chla permet ainsi (1) de déterminer l'importance relative des autotrophes et mixotrophes (photo-autotrophes) par rapport aux hétérotrophes (bactéries, détritus, matière algale terrestre, petit zooplancton, etc.), et (2) de caractériser l'état de fraîcheur ou de dégradation des autotrophes (car la chlorophylle *a* se dégrade plus vite que le COP). Les valeurs obtenues par ce rapport permettent de déterminer par quel régime est dominé le système (Cifuentes *et al.*, 1988). Selon la valeur de ce rapport en milieu marin, il est admis que le système est dominé par du phytoplancton frais (rapport compris entre 20 et 140), ou par du phytoplancton (rapport < 200), ou par du phytoplancton dégradé, des mixotrophes ou hétérotrophes (rapport > 200). Ce rapport prend des valeurs assez variables pour du phytoplancton frais et dépend de nombreux paramètres tels que la composition spécifique, le taux de croissance, la température, l'insolation, et la quantité de nutriments (Cloern *et al.*, 1995). Il permet entre autre, dans les conditions de laboratoire, d'évaluer la condition physiologique algale et le taux de croissance (Cloern *et al.*, 1995).

Le rapport Chla/ phéophytine est également un descripteur de la fraction de photo-autotrophes non dégradés sur la quantité de photo-autotrophes dégradés ne considérant pas la fraction d'hétérotrophes présents dans le milieu.

2.2.3 Composante biologique

a. Fraction inférieure à 15 µm (pico- et nanoplancton)

Les échantillons ont été analysés à l'Observatoire Océanologique de Banyuls-sur-mer, avec l'aide de Claude Courties et Laetitia Bariat.

– *Les procaryotes et eucaryotes photo-autotrophes*

Sur le terrain, 2 mL d'eau de mer ont été fixés dans du formol préalablement filtré sur 0,22 µm. Ils ont ensuite été stockés à -80 °C. Les compartiments pico- et nanoplanctoniques ont été quantifiés par cytométrie en flux, comme décrit dans Marie *et al.* (1999).

Les échantillons ont été décongelés lentement à 4°C avant d'être analysés par un cytomètre en flux FACSCan® (Becton Dickinson, San José, Californie) pourvu d'un laser Argon (35 mW, 488 nm). Les cellules ont des propriétés de diffraction différentes en fonction de leur taille et de leurs propriétés cellulaires. La cytométrie en flux permet de quantifier les cellules, de les discriminer en fonction de leur taille et de leur fluorescence naturelle, dans le rouge (FL3) qui détecte la présence de chlorophylle *a* (soit tous les photo-autotrophes) et dans l'orange (FL2) qui détecte la présence de phycoérythrine (soit les cryptophycées et les cyanobactéries du genre *Synechococcus*). Des billes de 1 µm ont été ajoutées aux échantillons comme standard de taille.

Afin de définir au mieux les groupes et leur taille, les échantillons, une fois analysés, ont été poolés et filtrés en cascade de taille (filtrations différentielles) (Figure II-1) :

- Groupement PE : pico-eucaryotes (< 2 µm) ;
- Groupement N1 : petits nano-eucaryotes de petite taille (< 5 µm) autres que les cryptophycées ;
- Groupement N2 : nano-eucaryotes de taille moyenne (5 - 8 µm) autres que les cryptophycées ;
- Groupement N3 : nano-eucaryotes de grande taille (> 8 µm) autres que les cryptophycées ;
- Cryptophycées : nano-eucaryotes avec phycoérythrine ;
- Cyanobactéries : bactéries pico-procaryotes autotrophes.

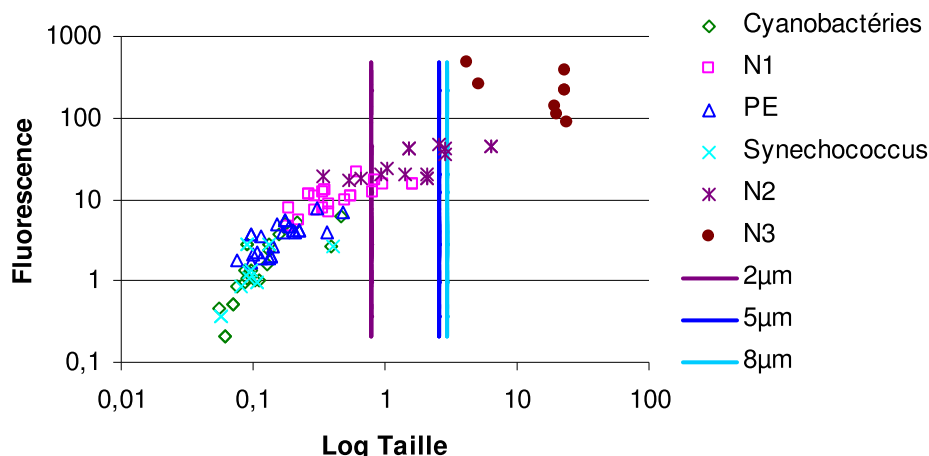


Figure II-1 : Distribution de taille des groupes ayant une fluorescence naturelle en cytométrie de flux par filtration en cascade (2, 5 et 8 µm) des échantillons analysés.

Les cyanobactéries du genre *Prochlorococcus* n'ont pas été différenciées car elles sont peu présentes dans le Bassin d'Arcachon (Glé, 2007) et leur groupement était confondu avec le bruit de fond de l'appareil de mesure sur nos échantillons (Claude Courties, Observatoire Océanologique de Banyuls, comm. pers.).

– *Les procaryotes hétérotrophes*

Depuis peu (Park *et al.*, 2005), il est admis que la cytométrie en flux ne permet pas de discriminer le groupe des Archées des bactéries ; nous assimilerons donc les procaryotes hétérotrophes à l'ensemble bactéries + Archées. La méthodologie d'échantillonnage, la conservation et l'appareil analytique sont les mêmes que décrits précédemment pour les procaryotes et eucaryotes photo-autotrophes. Après décongélation et avant leur analyse, 10 μ L de Sybergreen (solution mère 10 000X diluée au 1/100) ont été ajoutés aux échantillons afin de marquer l'ADN bactérien (à l'exception des cyanobactéries). Le fluorochrome fluoresce à 512 nm. Le niveau de fluorescence étant proportionnel à la quantité d'ADN présente dans la cellule, leur niveau d'activité peut être décelé. Deux groupes principaux de procaryotes hétérotrophes ont été discriminés : les procaryotes HNA (High Nucleic Acid), c'est-à-dire les procaryotes en phase « active », et les procaryotes LNA (Low Nucleic Acid), procaryotes faiblement actifs. Les cyanobactéries, bactéries autotrophes à pigment chlorophyllien, ne sont pas comptabilisées dans les procaryotes HNA et LNA, mais comme une entité distincte, et elles ont été discriminées avec le nanoplancton. Le terme de procaryote utilisé dans la suite de ce mémoire regroupera l'ensemble des bactéries (procaryotes hétérotrophes) et des Archées, mais sans le groupe des cyanobactéries (procaryotes autotrophes).

L'information contenue dans les résultats ne montre pas la diversité des populations bactériennes, mais tient compte de leur niveau d'activité, les deux groupes étant généralement composés de la même diversité spécifique. Les communautés bactériennes ont une grande hétérogénéité de statuts physiologiques au sein d'une même population (Servais *et al.*, 2003).

b. Fraction supérieure à 20 μ m

i. Echantillonnage

– *Microphytoplankton (> 20 μ m)*

Des échantillons de 150 mL d'eau de mer, issus de la bouteille Niskin, ont été fixés avec 150 μ L du lugol basique (5 g iode bisublimé, 10 g iodure de potassium, 20 mL acide acétique glacial qsp 100 mL d'eau milliQ) et conservés à l'obscurité et au frais. La détermination qualitative et quantitative a été réalisée par microscopie optique inversée (Zeiss Axiovert, à différents grossissements de 200x à 400x) et a été réalisée par Claire Barbier et Gaëlle Paulhiac. L'identification des organismes a été faite au niveau de l'espèce, du genre ou de la classe. Les cellules et colonies ont été mesurées afin de classer les organismes dans différentes catégories de taille (<20, 20-50, 50-100, 100-150, 150-200 et >200 μ m) et d'évaluer les groupements susceptibles d'être sélectionnés par les huîtres. Pour

l'observation, les échantillons lugolés ont été homogénéisés à température ambiante, puis mis à sédimenter une nuit à l'obscurité dans des cuves de sédimentation (Utermöhl, 1958). La distinction a également été faite entre l'origine tycho-pélagique-benthique ou pélagique des organismes microphytoplanctoniques. Les cuves de sédimentation utilisées étaient de 10, 25 ou 50 mL en fonction de la densité cellulaire des échantillons. Un minimum de 200 cellules [incertitude de comptage 13% (Lund *et al.*, 1958)⁴] a été compté sur deux diamètres au minimum, demi-cuve ou cuve entière, puis la concentration spécifique a été rapportée au volume total d'échantillon et ramenée au litre d'eau.

Les ouvrages de détermination utilisés ont été ceux de Sournia (1986), Ricard (1987) et Tomas (1997).

– Zooplancton

Au même niveau de prélèvement que la bouteille Niskin et aux mêmes dates, 1 m³ d'eau a été prélevé à l'aide d'une moto-pompe et déversé dans un filet de 63 µm. Les espèces zooplanctoniques ont ensuite été concentrées à la base du filet et conservées dans du formol (4% en solution finale) jusqu'à détermination par grands groupes zooplanctoniques à la loupe binoculaire (Zeiss, grossissement entre 10 à 100). Les échantillons ont été colorés au Rose Bengale, puis rincés à l'eau douce sur un tamis de maille 63 µm. Les échantillons ont été dilués dans un bécher de V (mL). Une fraction (v') du volume homogénéisé a été ensuite pipetée et placée dans une cuve de Dollfus à 200 cases (NbCases_{Totales}). Le principe était de compter au minimum 200 individus de l'espèce la plus représentée dans l'échantillon avec un minimum de 50 cases (NbCases_{Comptées}). Le nombre d'individus (NbInd) total dans l'échantillon de chaque groupe identifié a été calculé par la formule suivante (volume prélevé = 1 m³) :

$$NbInd_{Total} = \left(\frac{NbInd_{Compté} \times \frac{NbCases_{Comptées}}{NbCases_{Totales}} \times \frac{V}{v'}}{Volume_{prélevé}} \right)$$

Les groupes ont été identifiés et classés comme présenté en Annexe 1-D. Les groupes zooplanctoniques ont été classés en fonction (1) de leur taille, (2) de leur comportement alimentaire (prédateurs, microphages) et (3) des adultes et des larves au sein du groupe de copépodes.

⁴ De plus, des tests sur deux échantillons ont montré une erreur de comptage inférieure à 5% dans l'utilisation de deux diamètres par comparaison à une demi-cuve.

ii. Analyse de la structure saisonnière des composantes zooplanctoniques et microphytoplanctoniques

Les variabilités saisonnières de la composition du zooplancton et du phytoplancton ont été étudiées à partir de l'analyse des similarités des compositions taxinomiques à chaque date d'échantillonnage. L'analyse a été conduite en mode direct selon le protocole proposé par Field *et al.* (1982). Cette approche comprend trois étapes :

- 1) la transformation des abondances par la fonction $\sqrt{\sqrt{\quad}}$ afin de réduire l'effet des espèces les plus dominantes ;
- 2) le calcul des similarités entre les compositions taxinomiques de tous les couples possibles de dates d'échantillonnage. Cette étape a été réalisée en utilisant le coefficient de similarité de Bray-Curtis ;
- 3) l'analyse et l'interprétation de l'information contenue dans la matrice de similarité ainsi obtenue par des analyses de groupements hiérarchiques (*cluster analysis* en anglais).

Lorsque les groupes de dates d'échantillonnage successives ont pu être déterminés, les espèces responsables des différences entre groupes ont été identifiées à partir de leur contribution aux dissimilarités des compositions entre groupes. Cette procédure est connue sous le nom de Similarity Percentage Analysis (ou SIMPER).

Les facteurs environnementaux responsables des variations de composition en zooplancton et phytoplancton ont été identifiés sur la base de la combinaison de facteurs, dont la matrice de corrélation était la mieux corrélée avec la matrice de similarité issue du tableau taxinomique. Cette procédure est appelée BIOENV. L'ensemble de ces traitements a été réalisé à l'aide du logiciel Primer 6[®]. Ces méthodes sont développées dans Clarke et Warwick (2001) et Clarke et Gorley (2006).

Des analyses en composantes principales (ACP) ont également été réalisées à l'aide du logiciel Statistica[®] afin de confronter les composantes biologiques aux paramètres environnementaux.

Pour les analyses (ACP, projection de données et groupements hiérarchiques), les données en sels nutritifs du Service d'Observation du Milieu Marin LITtoral (SOMLIT : <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr/>) au site Eyrac ont été utilisées, aux dates les plus proches de nos dates d'échantillonnage.

L'ensemble des données est représentée par dates en abscisses : les unités des mois représentent le premier de chaque mois.

3. Résultats

3.1 Contexte hydrologique

3.1.1 Salinité

La salinité lors des prélèvements a varié entre 30 et 35 PSU, avec un événement marquant en août 2007 à 26 PSU (Figure II-2, A).

3.1.2 Température de l'eau

La température de l'eau mesurée à marée haute a suivi une évolution saisonnière classique. Elle a été supérieure à 20°C du début de l'échantillonnage (juin 2007) jusqu'à septembre 2007, et a diminué ensuite, pour atteindre son point le plus bas, à 7°C, en décembre 2007 (Figure II-2, B). L'accroissement des températures en 2008 a été interrompu en mars. Dès fin juin 2008, elle a été supérieure à 22°C à pleine mer jusqu'à la mi-septembre, avant de diminuer progressivement jusqu'à la fin de l'année.

La température de l'eau montre bien un cycle saisonnier, ainsi que la salinité. Les températures estivales ont été plus faibles en 2007 qu'en 2008.

3.2 Paramètres descripteurs de la matière particulaire en suspension

Pour l'ensemble des descripteurs de la matière organique et l'ensemble des paramètres particuliers mesurés, les cycles saisonniers sont très peu marqués.

3.2.1 Matières en suspension

Les teneurs en MES ont été variables tout au long de l'année avec des valeurs comprises entre 2 et 90 mg.L⁻¹. Des pics importants (> 60 mg.L⁻¹) mais ponctuels ont été décelés en juillet 2007, mai, septembre et octobre 2008. Hormis ces pics, les concentrations en MES ont été inférieures à 40 mg.L⁻¹ et ont été relativement stables autour de 25 mg.L⁻¹ de septembre 2007 à février 2008 (Figure II-2, C).

Les matières en suspension peuvent être décomposées en fractions organique (MOP) et inorganique (MIP) (Figure II-2, E). Les pics de MES en 2008 ont été étroitement liés à des contenus inorganiques qui représentaient en moyenne sur l'année 72% de la masse de MES. Seules exceptions, les pics observés en juin 2007 et juillet 2008 semblent avoir une nature plutôt organique, avec une fraction de MOP atteignant jusqu'à 50% des MES. Le reste de l'année, la fraction organique des MES était relativement faible (28% en moyenne) et peu variable, avec des valeurs inférieures à 10 mg.L⁻¹.

3.2.2 Pigments chlorophylliens

Le cycle saisonnier a mis en évidence des valeurs hivernales plus faibles et des périodes de floraisons successives et peu intenses le reste de l'année. Trois pics supérieurs à 3 µg.L⁻¹ ont été recensés fin juillet 2007 et 2008, et en avril 2008 (Figure II-2, F). Le reste de l'année, la concentration de pigments chlorophylliens a évolué en dents de scie, alternant entre 1 et 2,5 µg.L⁻¹. La quantité de phéopigments était toujours inférieure à la quantité de chlorophylle *a*, traduisant une composante autotrophe peu dégradée, à l'exception des mois de décembre 2007 et mars-avril 2008, où les phéopigments ont été plus importants (Figure II-2, F).

3.2.3 Azote et carbone organiques particuliers

Les concentrations de NOP (Figure II-3, A) ont été inférieures à 0,2 mg.L⁻¹ durant les deux années échantillonnées, à l'exception d'un pic important en juillet 2007 à 0,4 mg.L⁻¹.

La quantité de COP (Figure II-3, B) évolue de la même façon que le NOP. Les valeurs étaient généralement comprises entre 0,2 et 0,7 mg.L⁻¹ à l'exception de deux pics en décembre 2007 et en avril 2008 (légèrement supérieurs), et durant l'été 2007 avec des concentrations bien plus importantes (entre 1 et 1,4 mg.L⁻¹).

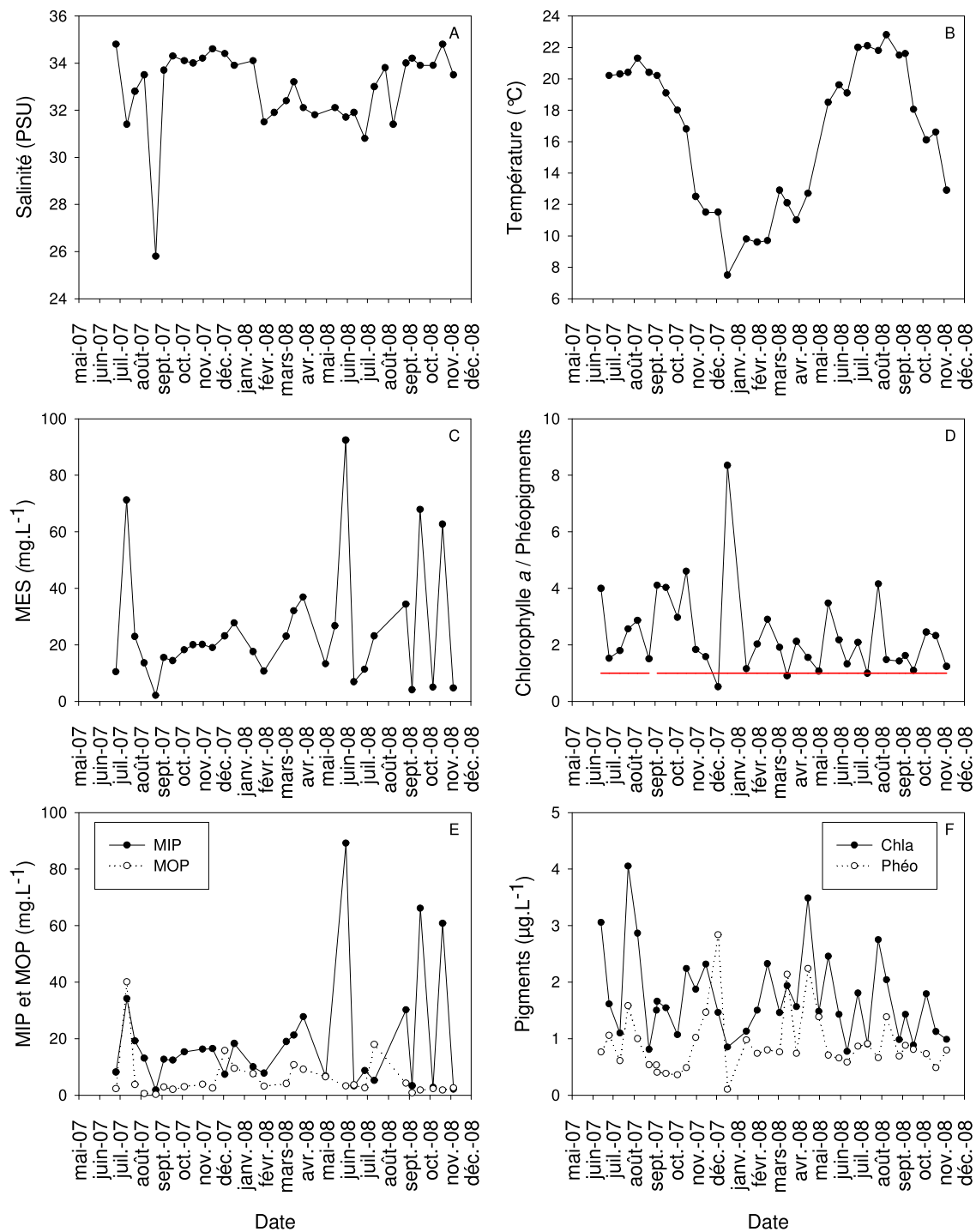


Figure II-2 : Variations entre juin 2007 et novembre 2008 de la salinité (A), de la température de l'eau (B), des concentrations de matières en suspension (C) et des fractions organique (MOP) et inorganique (MIP) de ces matières (E), des rapports (D : la ligne rouge représente un rapport de 1) et concentrations de chlorophylle a et phéophytine (F).

3.2.4 Paramètres descripteurs de la qualité des matières en suspension

La majorité des valeurs du rapport COP/NOP (Figure II-3 C) étaient supérieures au rapport de Redfield de 6,6 (mol/mol). Pour quelques dates (juin, début septembre et octobre 2007, janvier, juillet et septembre 2008), le rapport a été inférieur, traduisant une composante hétérotrophe plus importante.

Le rapport COP/Chla (Figure II-3, D) était majoritairement supérieur à 200 sur les deux années. Certaines périodes (8 dates) ont montré des valeurs inférieures : octobre (161) et novembre (145) 2007, le printemps (66) et septembre (42) 2008.

Le rapport Chla/phéopigments était rarement inférieur à 1, traduisant une composante autotrophe peu dégradée. Seules trois dates ont eu un rapport inférieur à 1 (décembre 2007, mars et juillet 2008) (Figure II-2, D).

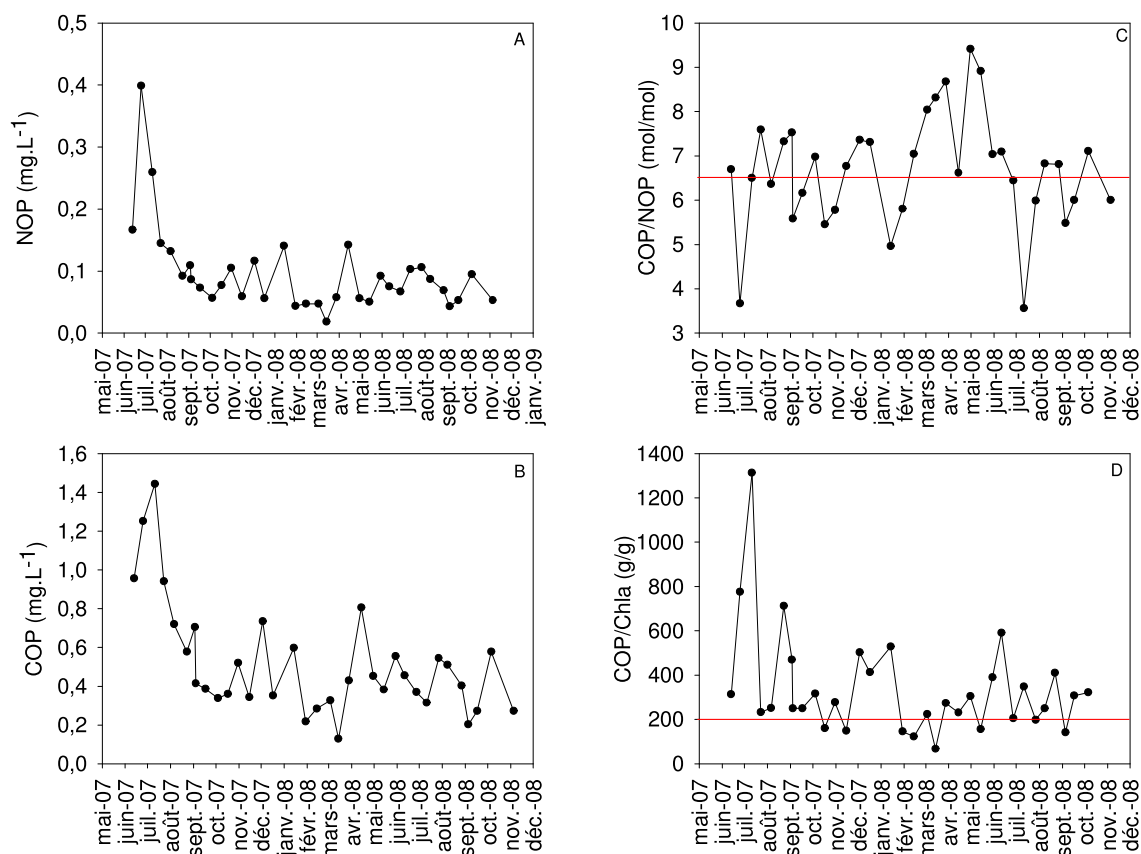


Figure II-3 : Variations entre juin 2007 et novembre 2008 de divers paramètres descripteurs de la matière organique particulaire : NOP (A), COP (B), rapport COP/NOP (C), rapport COP/Chla (D). Les lignes rouges représentent respectivement le rapport de Redfield (C) et la limite supérieure de la dominance des autotrophes sur les hétérotrophes (D).

La variabilité de la qualité des matières en suspension, à majorité inorganique, montre un schéma saisonnier très peu marqué. Les concentrations en chlorophylle a n'ont pas mis en évidence de périodes notables d'efflorescence particulière, avec cependant de plus faibles concentrations en décembre 2007 et janvier 2008, soit en période hivernale. La composante de photo-autotrophes domine rarement le système (COP/Chla < 200) à l'exception du début du printemps, bien que le rapport Chla/phéopigments atteste de la présence de pigments peu dégradés tout au long de l'année.

3.3 Composante biologique

3.3.1 Organismes inférieurs à 15 µm

– *Les procaryotes hétérotrophes*

L'abondance totale de procaryotes hétérotrophes était généralement plus forte en période estivale, avec un maximum centré sur les mois de septembre en 2007 ($1,5 \cdot 10^6$ cell.mL⁻¹) et 2008 ($2,2 \cdot 10^6$ cell.mL⁻¹) (Figure II-4, B). En 2007, le pic de fin d'été était principalement composé de procaryotes hétérotrophes actifs (HNA), tandis qu'en 2008, les concentrations en procaryotes hétérotrophes actifs et inactifs (LNA) étaient du même ordre de grandeur et ont évolué de manière similaire (Figure II-4, A). Bien qu'un effet saisonnier soit apparent avec des maxima estivaux à l'été 2008 et une tendance à l'étalement de l'été vers l'automne 2007, les concentrations bactériennes ont peu varié, car du même ordre de grandeur toute l'année (10^6).

Les HNA (Figure II-4, A) ont suivi la même tendance générale que l'abondance totale avec des abondances plus faibles en hiver et plus fortes en été.

L'abondance de LNA (Figure II-4, A) était inférieure à celle des HNA. Elle est restée faible et relativement stable du début du suivi jusqu'à août 2008 pour atteindre ensuite les mêmes niveaux que les HNA.

Les abondances de procaryotes hétérotrophes HNA et LNA étaient du même ordre de grandeur. Un schéma saisonnier a été observé pour les abondances totales essentiellement composées de procaryotes de type HNA, avec des maxima centrés en septembre. La dynamique des procaryotes LNA a montré des abondances estivales plus fortes en 2008 qu'en 2007.

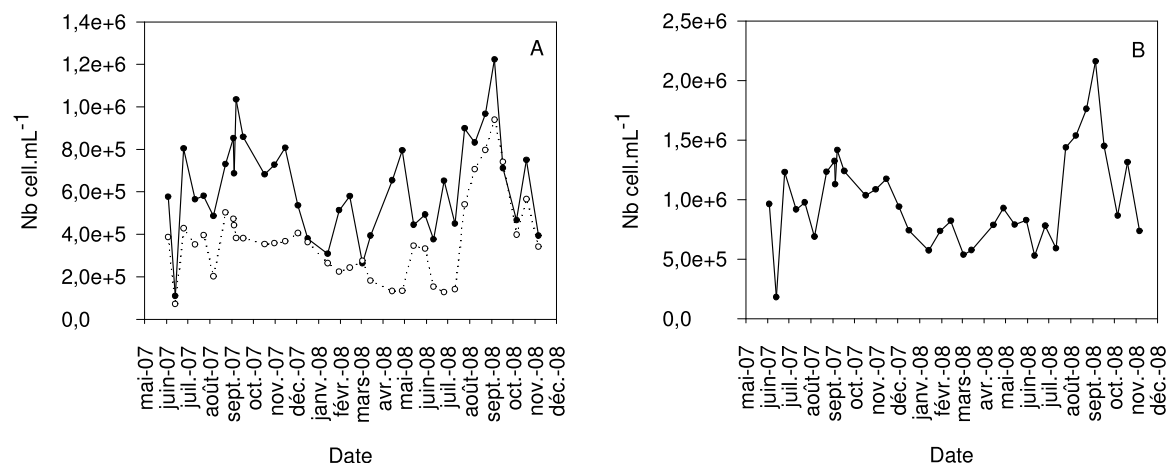


Figure II-4 : Variation entre juin 2007 et novembre 2008 des abondances de procaryotes HNA (trait plein) et LNA (trait pointillé) (A) et de l'abondance totale de procaryotes hétérotrophes (HNA+LNA) (B).

– *Les procaryotes photo-autotrophes*

Les abondances de cryptophycées ont été très faibles tout au long de l'année ($< 7 \cdot 10^1$ cell.mL⁻¹) (Figure II-5, A). Seuls trois pics importants ($> 7 \cdot 10^1$ cell.mL⁻¹) ont été notés en septembre 2007, avril et juillet 2008. Cependant, ces abondances se trouvent à la limite de détection de comptage de l'appareil qui est de 100 cell.mL⁻¹ (C. Courties, comm. pers.).

La saisonnalité a été marquée concernant l'évolution des pico-eucaryotes (PE) (Figure II-5, B), avec des minima hivernaux à $1,96 \cdot 10^3$ cell.mL⁻¹ (décembre 2007 et janvier 2008) et des pics d'abondance en fin d'hiver (février), au printemps (avril, maximum) et en été (août-septembre). En été, ils étaient plus étalés dans le temps, avec des abondances supérieures à $3 \cdot 10^4$ cell.mL⁻¹. Les floraisons de fin d'été en 2007 ont été plus longues et moins intenses que celles observées en 2008.

Le groupement des nano-eucaryotes $< 5 \mu\text{m}$ (N1) a suivi un schéma saisonnier semblable à celui des pico-eucaryotes (Figure II-5, C), avec cependant une abondance estivale légèrement plus importante en 2007 ($1,4 \cdot 10^4$ cell.mL⁻¹) qu'en 2008 ($1 \cdot 10^4$ cell.mL⁻¹), centrée fin septembre en 2008. Les valeurs maximales ont été mesurées au printemps.

L'évolution des nano-eucaryotes de la catégorie de taille moyenne (N2) ne montre pas les mêmes tendances en 2007 et 2008 (Figure II-5, D). L'abondance maximale a été observée en août-septembre 2007 à $3,5 \cdot 10^3$ cell.mL⁻¹, et les plus faibles à l'automne 2007 et en janvier 2008. Les valeurs ont oscillé ensuite de manière assez aléatoire entre $3 \cdot 10^2$ et $17 \cdot 10^2$ cell.mL⁻¹.

Le groupement des grands nano-eucaryotes (N3) est proche de la limite du bruit de fond du cytomètre. Sa concentration a évolué avec une saisonnalité marquée, et avec les mêmes tendances que le groupement N2 (Figure II-5, E). Les valeurs sur la période échantillonnée ont oscillé entre 134 et 1504 cell.mL⁻¹. Une première floraison a été observée

en octobre 2007 alors qu'en 2008, trois maxima ont été observés en mai, juillet et août. Les abondances les plus faibles ont également été enregistrées en période hivernale.

L'évolution des abondances de cyanobactéries (*Synechococcus* spp.) a suivi un schéma saisonnier classique (Figure II-5, F). Les concentrations étaient faibles de mai à août 2007, inférieures à 1.10^4 cell.mL⁻¹. Une augmentation importante a été notée entre septembre et novembre 2007, avec des valeurs comprises entre 5 et 9.10^4 cell.mL⁻¹. Le nombre de cyanobactéries a diminué ensuite progressivement, pour se stabiliser à 1.10^4 cell.mL⁻¹ de décembre 2007 à juillet 2008. En 2008, la floraison automnale a été moins intense qu'en 2007, mais plus précoce et plus longue jusqu'à la fin de l'échantillonnage avec des valeurs aux alentours de 4.10^4 cell.mL⁻¹.

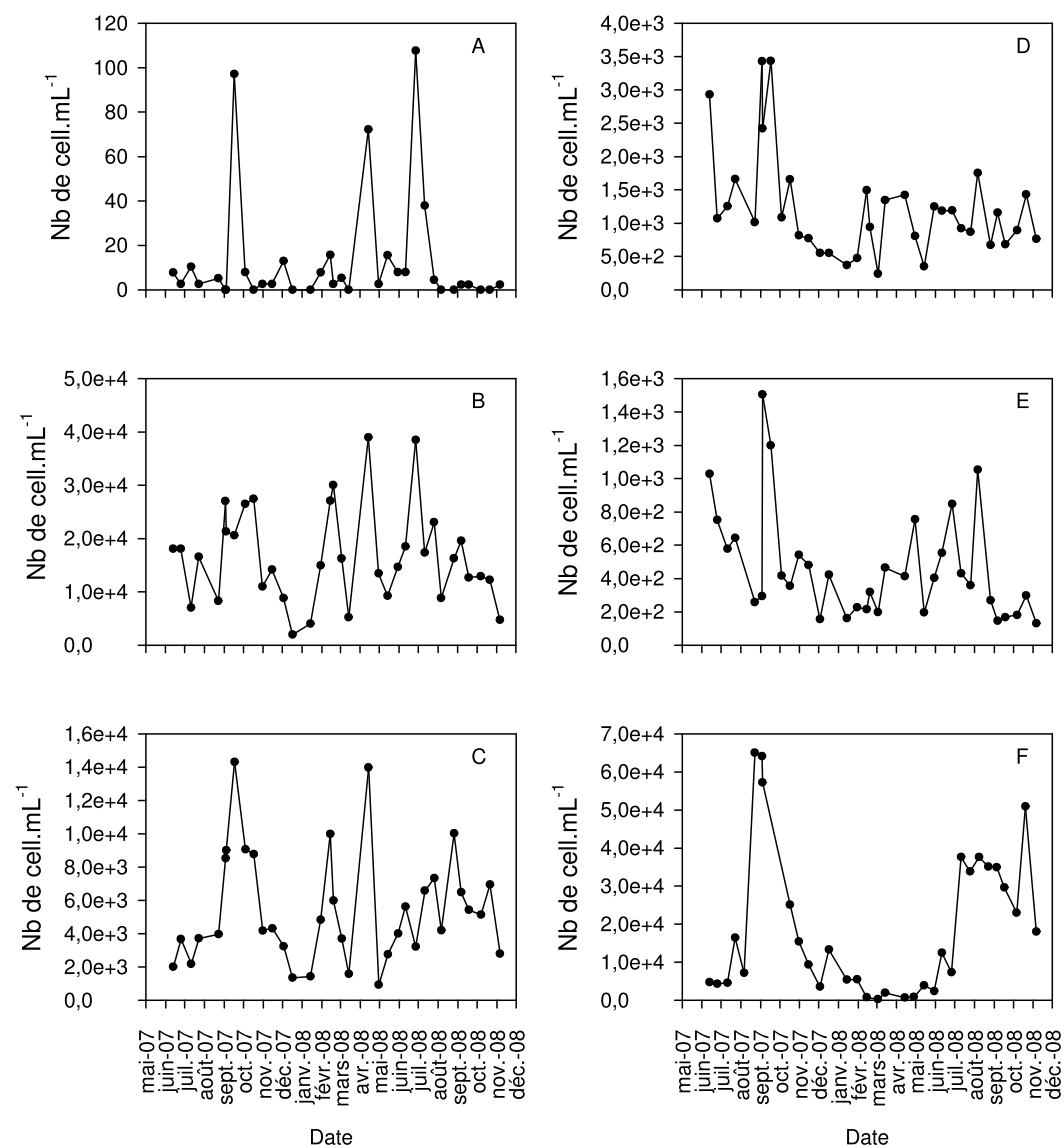


Figure II-5 : Variation entre juin 2007 et novembre 2008 de l'abondance des organismes eucaryotes inférieurs à 15 µm : (A) Cryptophycées, (B) pico-eucaryotes, (C) nanoplancton de petite taille (N1), (D) nanoplancton de taille moyenne (N2), (E) nanoplancton de grande taille (N3) et (F) cyanobactéries (*Synechococcus*).

La fraction dominante des organismes photo-autotrophes détectés par cytométrie en flux (< 20 µm) était constituée majoritairement toute l'année par les organismes pico-planctoniques (pico-eucaryotes et cyanobactéries) (Figure II-6). Les pico-eucaryotes étaient dominants, avec des abondances pouvant dépasser 70% en période printanière en 2008. Les cyanobactéries se sont imposées tout de même périodiquement à plus de 50% en période post-estivale en 2007 et 2008. Les grands et moyens nano-eucaryotes détectés en cytométrie représentaient une faible proportion du pool de pico- et nano-eucaryotes autotrophes, alors que les cryptophycées représentaient moins de 0,13%. Les nano-eucaryotes petits (N1), moyens (N2) et grands (N3) représentaient entre 1,4 et 17%.

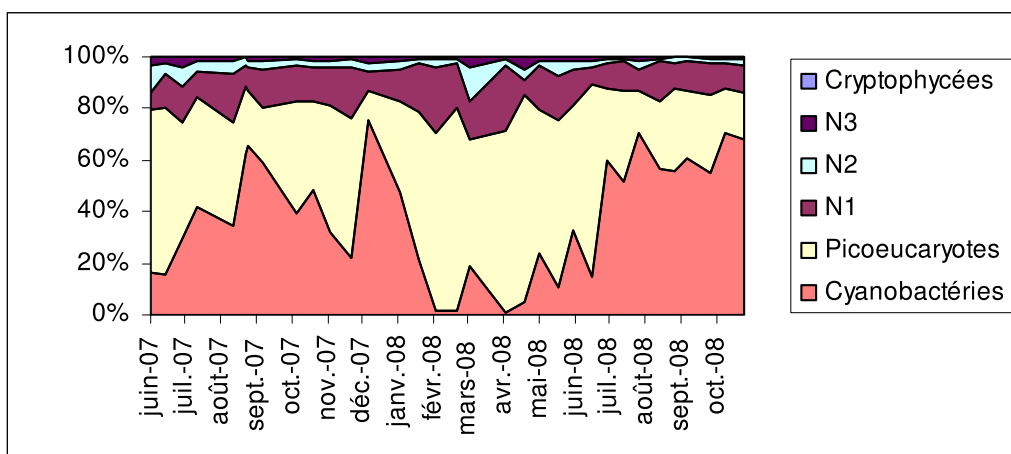


Figure II-6 : Variation des proportions des micro-organismes photo-autotrophes déterminées par cytométrie de flux entre juin 2007 et novembre 2008. N1, N2 et N3 sont, respectivement, les petits, moyens et grands nano-eucaryotes.

Les pico et nano-organismes ont montré un patron saisonnier avec des maxima estivaux, pour l'ensemble des composantes à l'exception des pico-eucaryotes et des nano-eucaryotes de petite taille (N1) qui sont plus abondants au printemps et des cyanobactéries au début de l'automne.

A l'exception des pico-eucaryotes, les autres groupements présentaient des floraisons plus longues et de moindre amplitude en 2008 qu'en 2007. L'été 2007 présente des pics plus étalés qu'en 2008.

3.3.2 Les organismes supérieurs à 15 µm

– *Microphytoplankton* (> 15 µm)

Les tableaux d'abondance des taxa par date sont en Annexe 1-C.

Les communautés microphytoplanctoniques, quelque soit la période de l'année considérée, sont dominées par les diatomées pélagiques (Figure II-7, A). Sept périodes ont montré des abondances s'élevant au-dessus des valeurs de base, et pouvant être considérées comme des floraisons. Celles-ci sont globalement répercutées sur la courbe des concentrations en chlorophylle *a* (Figure II-8). En juin 2007, il a été détecté une fin de bloom composé d'espèces des genres *Leptocylindrus*, *Chaetoceros* et *Asterionella* (diatomées). Un second pic de très faible amplitude est apparu en août 2007, constitué de l'ensemble des communautés, puis un bloom de *Pseudonitzschia* (diatomées) a fait augmenter l'abondance totale mi-novembre 2007 avec des valeurs > 10⁶ cell.L⁻¹. Au cours du suivi de 2008, les abondances n'ont pas dépassé 2.10⁵ cell.L⁻¹, et les pics successifs observés étaient dus à des développements d'espèces particulières. Les abondances des diatomées benthiques et tychopélagiques (moyenne annuelle de 17%) étaient inférieures à l'abondance des diatomées pélagiques (moyenne annuelle de 75%), mais elles étaient toujours présentes. Les autres groupements (dinoflagellés, phytoflagellés, etc.) étaient faiblement représentés tout au long de l'année avec des abondances de l'ordre de 10³ à 10⁴ cell.L⁻¹. Ce sont les variations dans les communautés des diatomées pélagiques qui expliquent les variations d'abondances totales.

Entre janvier et juin 2008, les organismes entre 50-100 µm étaient dominants, alors qu'en période estivale, durant les deux années, c'est la fraction < 20 µm qui dominait (Figure II-7, B). La fraction de taille 20-50 µm était la plus représentée à certaines périodes, en fin d'été généralement, et notamment lors du bloom de *Pseudonitzschia* en novembre 2007. Les cellules > 100 µm étaient plus importantes au printemps, mais ne représentaient qu'une faible fraction de la population tout le reste de l'année.

Les analyses en composantes principales (ACP) montrent un schéma saisonnier de l'abondance totale en microphytoplankton dirigée principalement par la salinité et à l'opposé des sels nutritifs (Figure II-9). L'abondance totale semble être indépendante de la température. Les sels nutritifs phosphatés n'évoluent pas de la même manière que l'abondance totale, alors que les sels nutritifs azotés évoluent en sens inverse de l'abondance totale de phytoplankton.

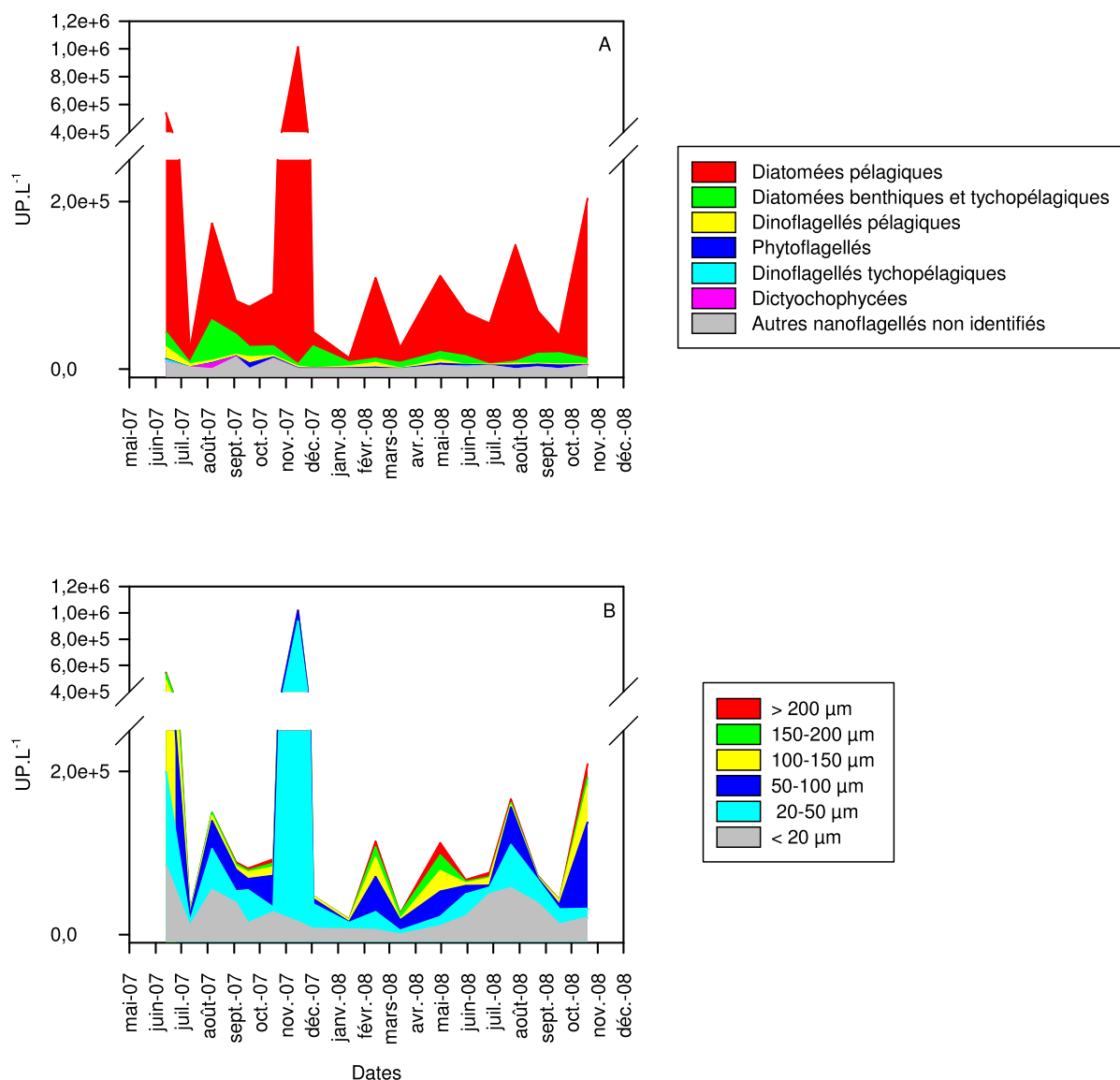


Figure II-7 : Variation de l'abondance du phytoplancton (abondance cumulée) en unités particulières (une colonie = une particule (UP)) par groupe taxonomique (A) et par classe de taille (B) entre juin 2007 et novembre 2008.

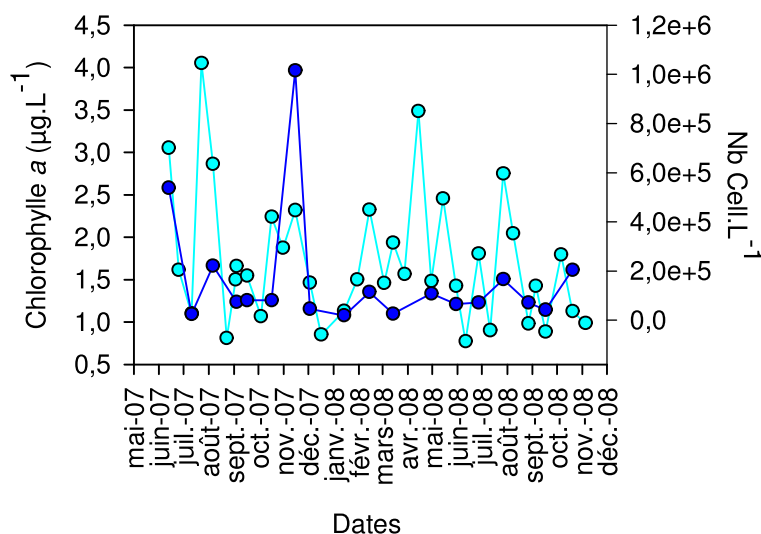


Figure II-8 : Comparaison de l'abondance totale de microphytoplancton (bleu foncé) (nb cell.L⁻¹) et de la concentration de chlorophylle a (bleu clair) contenue dans l'eau entre juin 2007 et octobre 2008.

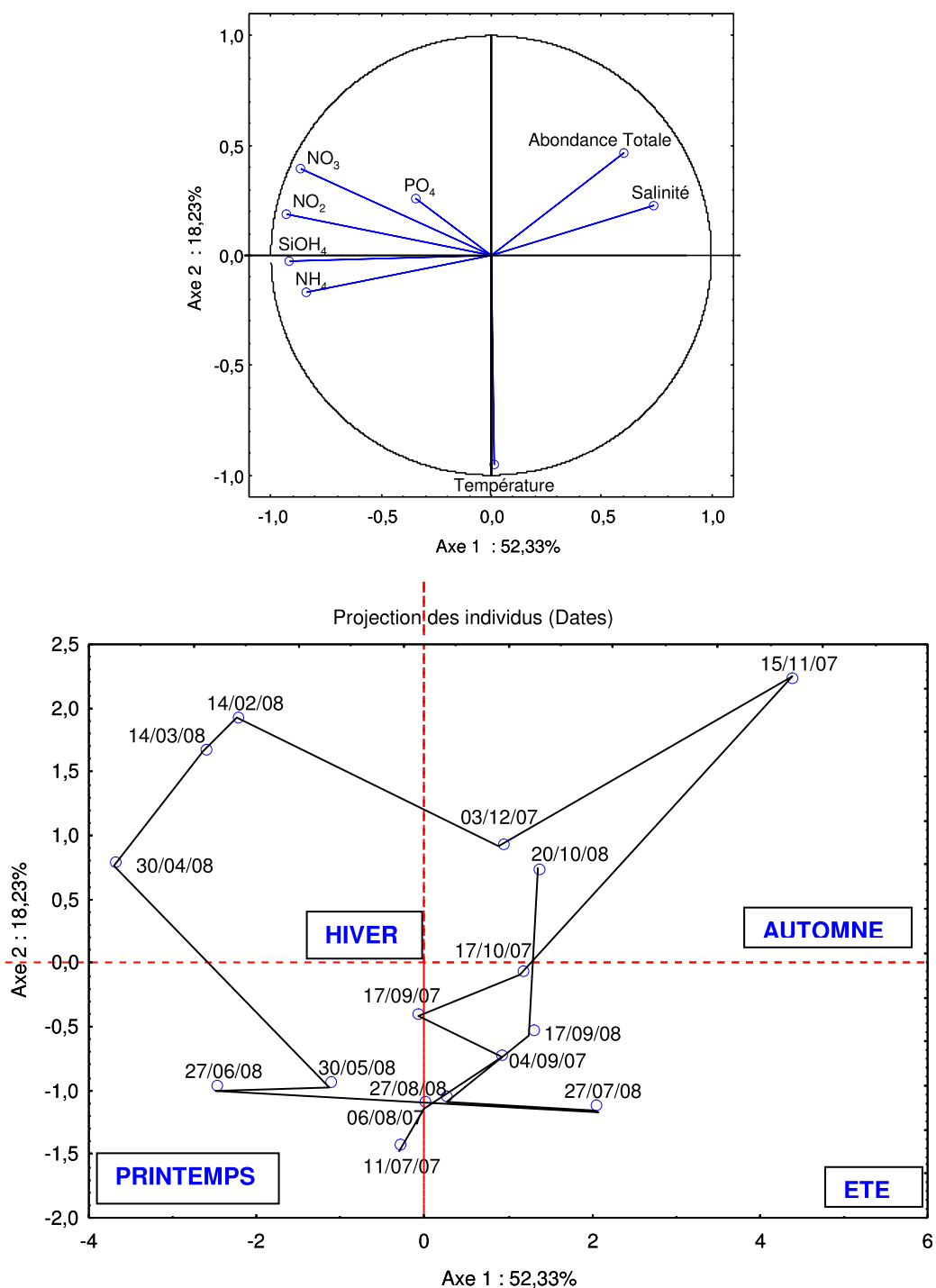


Figure II-9 : ACP et projection des individus (dates) des différents paramètres environnementaux mesurés au site des Hosses (température, salinité, abondance microphytoplanctonique) et au site d'Eyrac (sels nutritifs) aux mêmes périodes de l'année entre juillet 2007 et octobre 2008.

Afin de mieux cerner cette variabilité saisonnière des communautés microphytoplanctoniques, en intégrant la diversité spécifique, des analyses de similarité ont été réalisées. Il faut cependant rester prudent sur l'interprétation des données qui restent indicatrices, car l'échantillonnage s'est déroulé à l'échelle bi-mensuelle et ne correspond donc pas à l'étude propre des successions phytoplanctoniques (qui est plutôt d'ordre journalier).

Cette analyse (Figure II-10) est résumée dans la classification hiérarchique de l'abondance totale en phytoplancton. Elle a mis en évidence de nombreux groupements avec un découpage à 50% de similarité et notamment le groupement estival. En effet, les étés 2007 et 2008 (groupe 2) ressortent totalement indépendants des autres dates d'échantillonnage. Ils se distinguent également entre eux (a et b) à l'exception d'une date en août 2007 qui est regroupée avec l'été 2008. Les analyses de dissimilarité ont montré l'absence de certains genres en 2008 : *Dactyliosolen*, *Thalassionema* et *Alexandrium* (apparu à une date en juillet 2008, mais n'a pas été formellement identifié⁵). A l'été 2007, ce sont les organismes du genre *Cerataulina* et l'espèce *Rhizosolenia setigera* qui étaient absents. Les périodes les plus hivernales ont également été discriminées (groupe 3). La classification met également en évidence 3 périodes transitoires (groupes 1, 4 et 5). Ces groupes se différencient également par des différences de présence/absence de certains genres phytoplanctoniques. Les analyses de dissimilarités entre groupes (SIMPER, non présentés ici) indiquent que certains groupes semblent être associés par leur composition taxonomique, mais également par leur forte abondance.

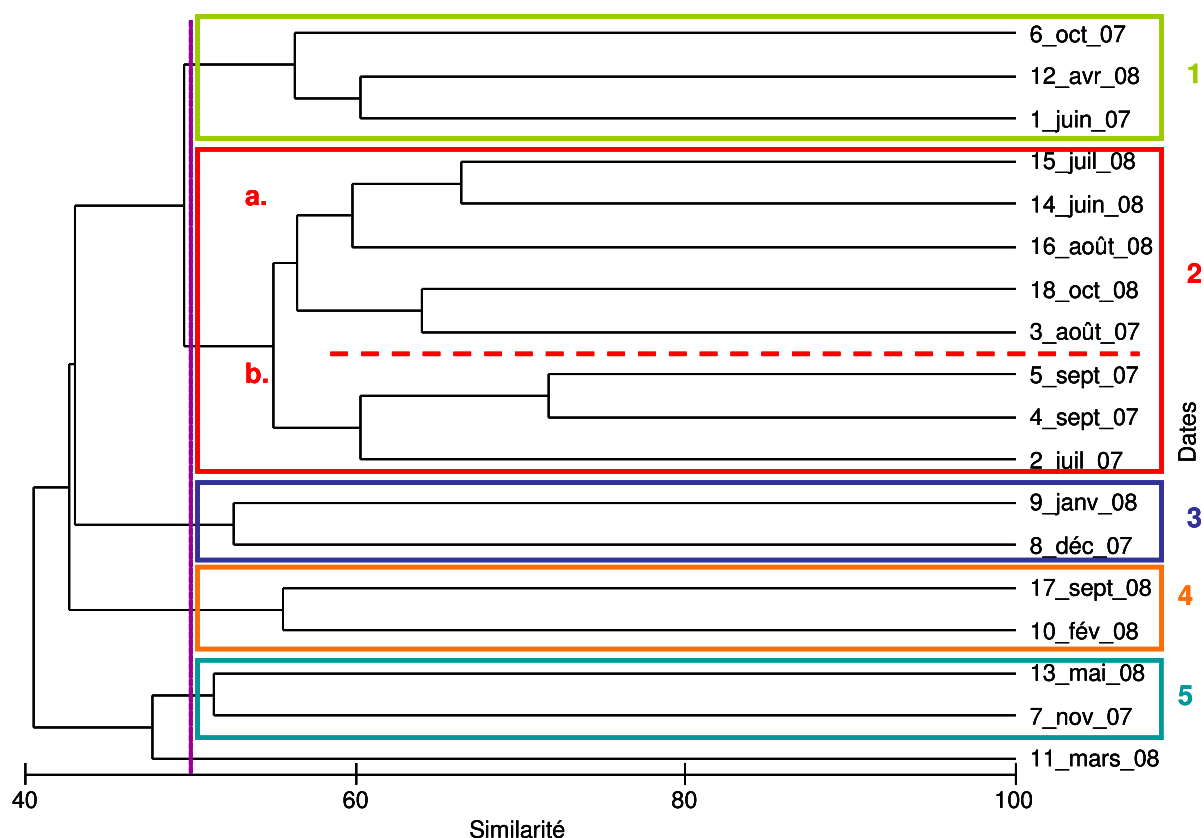


Figure II-10 : Classification hiérarchique par la distance de Bray-Curtis des dates d'échantillonnage de l'abondance totale en phytoplancton avec une coupure à 50% de similarité (barre verticale violette).

⁵ Nécessite des analyses plus performantes

Afin de minimiser l'influence de la variation d'abondance pouvant jouer sur la répartition des groupes, et comme nous travaillons à l'échelle saisonnière, une autre analyse hiérarchique a été réalisée en utilisant, non pas l'abondance totale des organismes, mais leur proportion relative de contribution à l'abondance totale (%).

En s'affranchissant de cet effet (Figure II-11), la structure hiérarchique n'a presque pas été modifiée. Seule la date de mai 2008 est allée rejoindre le groupe des périodes intermédiaires. Les deux dates se retrouvant isolées dans cette nouvelle configuration sont celles où les *Pseudonitzschia* ont une importance relative élevée.

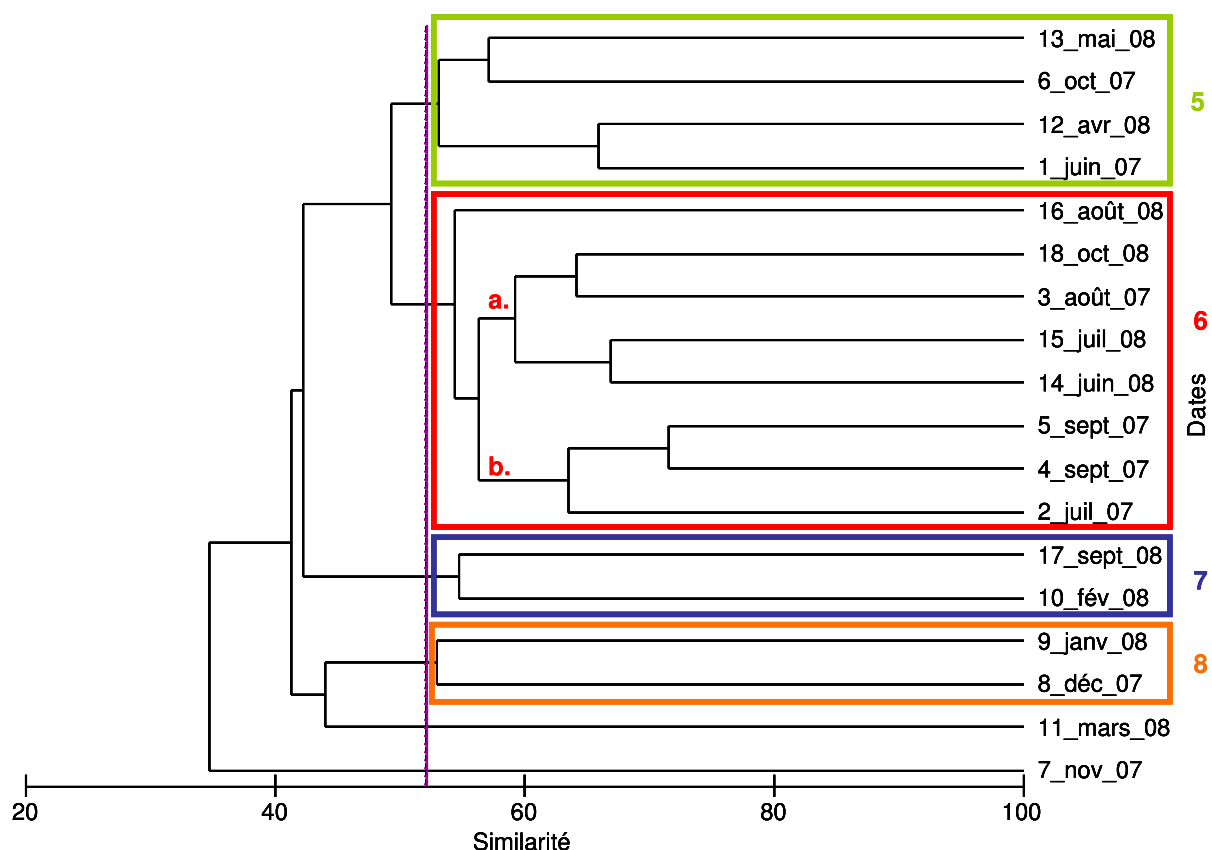


Figure II-11 : Classification hiérarchique par la distance de Bray-Curtis des dates d'échantillonnage de la proportion spécifique de phytoplancton avec une coupure à 53% de similarité (barre verticale violette).

Les étés 2007 et 2008 sont composés de taxa principaux similaires : *Leptocylindrus*, *Lithodesmium*, *Chaetoceros* et les cryptophycées. La période hivernale est également caractéristique, avec l'absence, dans les abondances les plus fortes, de *Chaetoceros* et *Leptocylindrus* et une dominance de cryptophycées et des genres *Navicula*, *Skeletonema* et *Diploneis*.

Les périodes transitoires [(groupes 1, 4 et 5 (Figure II-10) et 5 et 7 (Figure II-11)] sont également marquées par les variations d'abondances de *Chaetoceros* et de *Leptocylindrus*. Par exemple, le groupe 5 se caractérise par une absence d'espèces communes malgré un

bloom de *Pseudonitzschia* en novembre 2007, date qui s'isole avec la normalisation du cluster. La période transitoire (groupe 1) est majoritairement composée de *Pseudonitzschia*, *Asterionellopsis glacialis*, nanoflagellés et *Chaetoceros*. La troisième période (groupe 4) montre les mêmes espèces dominantes, mais à un niveau différent : les diatomées du genre *Asterionellopsis*, *Chaetoceros*, *Thalassiosira* et les cryptophycées.

La structure des communautés présente, tout de même, malgré la faible fréquence d'échantillonnage, une succession des communautés microphytoplanctoniques étroitement liée aux abondances de *Chaetoceros*, *Pseudonitzschia* et *Leptocylindrus*. Les autres espèces n'apparaissent qu'à certaines périodes. Il est également à noter que dans chacun des groupes formés, aucune espèce particulière ne contribue plus qu'une autre à la variabilité du groupe, les pourcentages de contribution relative étant proches.

Afin de définir les variables environnementales pouvant expliquer la formation de ces groupes, l'analyse BIOENV qui permet de comparer la matrice environnementale centrée réduite à la matrice taxonomique, a été réalisée avec les paramètres suivants : MES, température (TEMP), salinité (SAL), chlorophylle a (Chla) et COP, relevés aux Hosses et les sels nutritifs d'Eyrac : NH₄, NO₂, PO₄, Si(OH)₄ en excluant les variables corrélées entre elles au seuil de 80% (soit ici uniquement le NO₃).

Les analyses BIOENV (Tableau II-1) ont montré la température comme facteur influençant le plus la distribution des successions des communautés microphytoplanctoniques.

Tableau II-1 : Résultats du test BIOENV avec l'ensemble et la combinaison des paramètres environnementaux pour le microphytoplancton et $p < 0,02$. Seul le NO₃ a été retiré de l'analyse car corrélé à plus de 80% avec le NO₂ et le Si(OH)₄ (TEMP : température, SAL : salinité).

Nb de variables	Rho	Variables sélectionnées
1	0,498	TEMP
3	0,462	MES, TEMP, NO ₂
3	0,457	MES, TEMP, PO ₄
2	0,452	MES, PO ₄
4	0,451	MES, TEMP, NO ₂ , PO ₄
2	0,449	TEMP, PO ₄
4	0,437	MES, TEMP, PO ₄ , Si(OH) ₄
3	0,431	TEMP, SAL, PO ₄
2	0,428	MES, TEMP
5	0,428	MES, TEMP, NO ₂ , PO ₄ , Si(OH) ₄

Les analyses en composantes principales et les classifications hiérarchiques démontrent la variabilité saisonnière du phytoplancton, avec une succession des communautés entre les périodes estivales et hivernales et des périodes transitoires marquées par le développement de groupes spécifiques. Les genres dominants sont Chaetoceros, Leptocylindrus et Pseudonitzschia (diatomées).

La fraction de taille dominante est la fraction < 50 µm, dominée largement par les diatomées pélagiques. Au printemps, des organismes > 100 µm se développent ponctuellement et l'été est dominé par les organismes de petite taille (< 20 µm). Les diatomées benthiques et tychopélagiques ne représentent que 17% en moyenne annuelle des communautés et sont cependant présentes à chaque date.

Deux blooms ont pu être mis en évidence, l'un en juin et l'autre en novembre 2007, ce dernier lié au développement important de Pseudonitzschia.

La salinité semble jouer un rôle important sur l'abondance totale (ACP), mais c'est la température qui semble expliquer au mieux la succession des communautés (BIOENV).

– *Zooplancton (> 63 µm)*

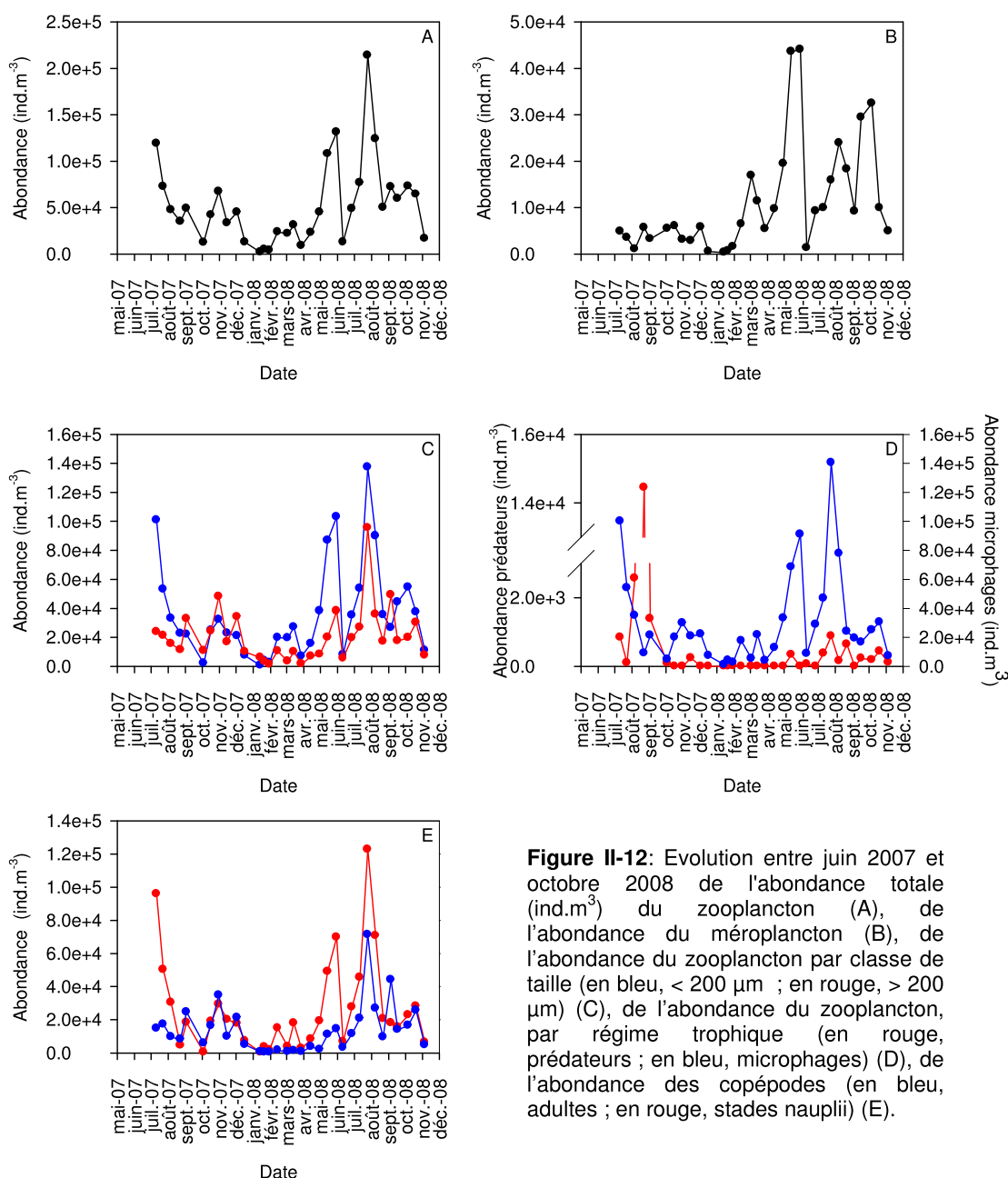
Les tableaux d'abondance des taxa par date sont en Annexe 1-E.

L'abondance totale du zooplancton (Figure II-12, A) montre clairement un cycle saisonnier avec un minimum hivernal à $0,18 \cdot 10^4$ ind.m³ et des maxima estivaux allant jusqu'à $2,14 \cdot 10^5$ ind.m³.

L'abondance des organismes méroplanctoniques (Figure II-12, B) a été bien plus importante en 2008 qu'en 2007. Aucune évolution marquée n'est discernable en 2007 avec des valeurs inférieures à 6000 ind.m⁻³. La quantité de méroplancton était minimale en période hivernale (500 ind.m⁻³), puis quatre pics de différentes amplitudes et progressifs ont été observés en 2008 avec des maxima atteints début mars ($1,6 \cdot 10^4$ ind.m⁻³), mai ($4,4 \cdot 10^4$ ind.m⁻³), fin juillet ($2,4 \cdot 10^4$ ind.m⁻³) et fin octobre ($3,2 \cdot 10^4$ ind.m⁻³).

L'abondance des organismes de taille inférieure à 200 µm⁶, suit la même évolution saisonnière et est du même ordre de grandeur que l'abondance zooplanctonique totale, traduisant une dominance des organismes de petite taille dans l'abondance totale (Figure II-12, C).

⁶ C'est-à-dire susceptibles d'être consommés par les huîtres (Sornin et al., 1988, Deslous-Paoli et al., 1987, Barillé et al., 1993, 1994).



Au niveau trophique, la succession de communautés entre prédateurs et microphages est nettement discernable en 2007 avec une diminution des microphages simultanément à l'augmentation des prédateurs en fin d'été (Figure II-12, D). En 2008, l'abondance des organismes microphages a été similaire à l'évolution de l'abondance totale avec des pics en mai et fin juillet. A ces mêmes périodes, une augmentation de la quantité de prédateurs a été discernable, mais avec des quantités très faibles et inférieures à 880 ind.m⁻³ en 2008, alors qu'elles atteignaient 14.10³ ind.m⁻³ en 2007. Pendant l'automne, l'hiver et jusqu'au printemps, la quantité de prédateurs a été très faible à l'exception des mois de novembre 2007 et mai 2008. Ces mois ont montré un développement de siphonophores, mais également de noctiluques en novembre 2007 et de différents taxa tels que les

chaetognathes, tintinnides et cnidaires en mai 2008. L'été 2008 a été cependant caractérisé par une abondance de prédateurs supérieure aux autres périodes de l'année.

Les copépodes sont les organismes les plus représentés dans l'abondance totale du zooplancton (Figure II-12, E). Ces organismes ont été présents tout au long de l'année et ont évolué de la même façon et avec le même ordre de grandeur que l'abondance totale. En effet, les pics peuvent être associés à la prolifération d'espèces copépodiques (Annexe 1-D). Les abondances observées en mai et août 2008 étaient jusqu'à trois fois supérieures aux pics observés en 2007 en fin d'été et en période automnale. L'évolution des nauplii et des adultes a été similaire avec cependant une plus grande quantité d'adultes en automne 2007 et 2008, alors qu'à la fin du printemps 2007 et 2008 et durant l'été 2008, le stade larvaire a prédominé.

L'ACP entre les variables environnementales et l'abondance totale zooplanctonique montre une corrélation de celle-ci avec la température et la quantité et la qualité (COP, NOP) des matières en suspensions, mais la projection des individus ne permet pas de mettre en évidence, comme pour le microphytoplancton, des variations saisonnières marquées (Figure II-13).

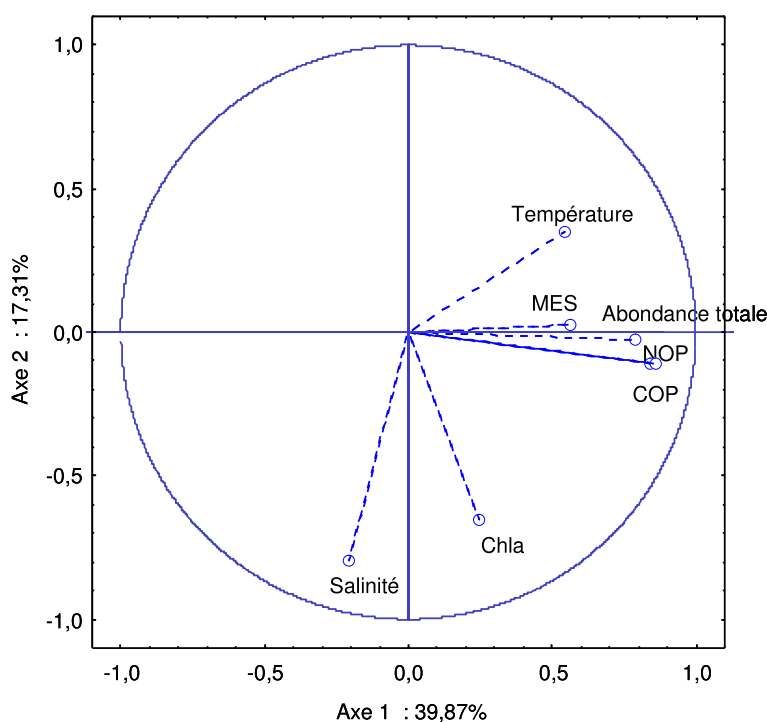


Figure II-13: ACP de l'abondance totale en zooplancton avec les variables environnementales (MES, Chlorophylle a, COP, NOP et température).

L'analyse plus spécifique des communautés a été réalisée par classification hiérarchique afin d'évaluer le comportement saisonnier des groupements taxonomiques identifiés. Quatre groupements ont pu être identifiés à partir de la classification (Figure II-14).

Ces groupements sont associés par saison et englobent des dates qui, en général, se succèdent :

- 1 : août 2007,
- 2 : automnes 2007 et 2008,
- 3 : printemps - été 2008, avec distinction de l'été (a, de mai à octobre) et de la période printanière (b, février à avril),
- 4 : janvier 2008 et une date de juin 2008.

Deux dates se détachent du cluster :

- une en janvier 2008, où les stades nauplii des cirripèdes et des copépodes étaient faiblement représentés, alors que l'abondance des *Oikopleura* était importante comparativement aux autres dates ;
- une en juillet 2008, date où l'abondance totale en zooplancton était la plus forte ($1,28.10^5 \text{ ind.m}^{-3}$).

Les dissimilarités entre les groupes 2 et 3b et entre les groupes 3a et 3b ont été réalisées afin de mieux comprendre le regroupement des dates. Il semble que l'abondance soit un des facteurs structurant le cluster : la principale différence entre les groupes 3a et 3b est l'abondance, le groupe 3a montrant en général une quantité plus grande d'individus par taxon. Les groupes 2 et 3b se différencient par des abondances plus fortes de taxa particuliers dans chacun des groupes.

Les analyses SIMPER réalisées montrent clairement l'effet de l'abondance sur la distribution des dates dans la classification : les dates sont associées majoritairement par l'abondance. Afin d'évaluer l'impact des communautés de taxa sur la répartition des dates, la même méthodologie a été réalisée en normalisant les données, c'est-à-dire en travaillant sur la proportion de chaque taxon. Cette approche sera par la suite appelée approche qualitative car elle permet de se dégager de l'effet de l'abondance, à la différence de la première approche, plus quantitative car étroitement liée à l'abondance.

L'approche qualitative fait ressortir 3 groupes principaux (Figure II-15) :

- 5 : l'été 2007 ;
- 6 : l'automne, avec distinction de l'automne 2007 (b, octobre - décembre) et de l'automne 2008 (a, septembre - novembre) ;
- 7 : la période hiver - été 2008, avec détachement de l'hiver-début du printemps (a, janvier - mai) et de l'été (b, mai - août).

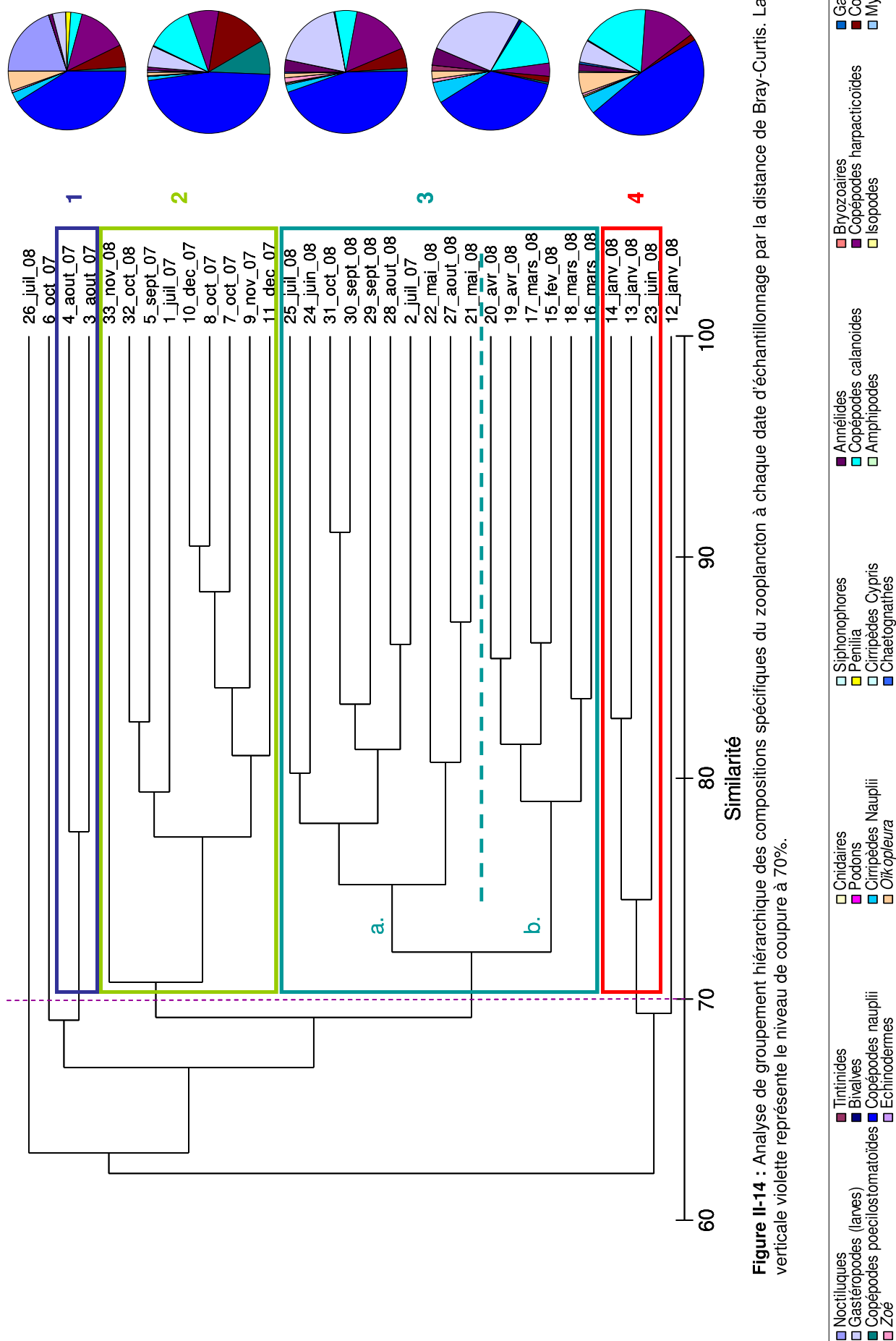


Figure II-14 : Analyse de groupement hiérarchique des compositions spécifiques du zooplancton à chaque date d'échantillonnage par la distance de Bray-Curtis. La barre verticale violette représente le niveau de coupure à 70%.

Deux points sortent de l'analyse :

- une date en janvier 2008 (date où l'abondance totale était la plus faible et où les copépodes calanoïdes étaient les plus représentés avec 72%, alors qu'aux autres dates, ils évoluaient entre 2 et 30%) ;
- une date en octobre 2007 qui était caractérisée par une abondance faible de nauplii de copépodes et une quantité importante de cypris de cirripèdes par comparaison aux autres dates.

Par l'approche qualitative, l'effet des saisons sur la composition des communautés est encore plus marqué. Les périodes automnales de 2007 et 2008 se rapprochent et se retrouvent dans le même groupe. A l'inverse, les étés 2007 et 2008 montrent une certaine divergence.

En combinant les deux analyses, l'interprétation des regroupements devient plus évidente. Le regroupement 4 correspondant à janvier 2008 (échantillons 13 et 14) se détache de la première classification (Figure II-14) et appartient au regroupement printanier dans la seconde classification qualitative (Figure II-15) : son détachement est donc strictement lié à l'abondance, car la composition taxonomique tend à être proche de celle du printemps 2008. La structure des communautés est donc similaire ; seule l'abondance totale en janvier diffère avec les abondances les plus faibles de la série ($4 \cdot 10^3 \text{ ind.m}^{-3}$) (Figure II-12).

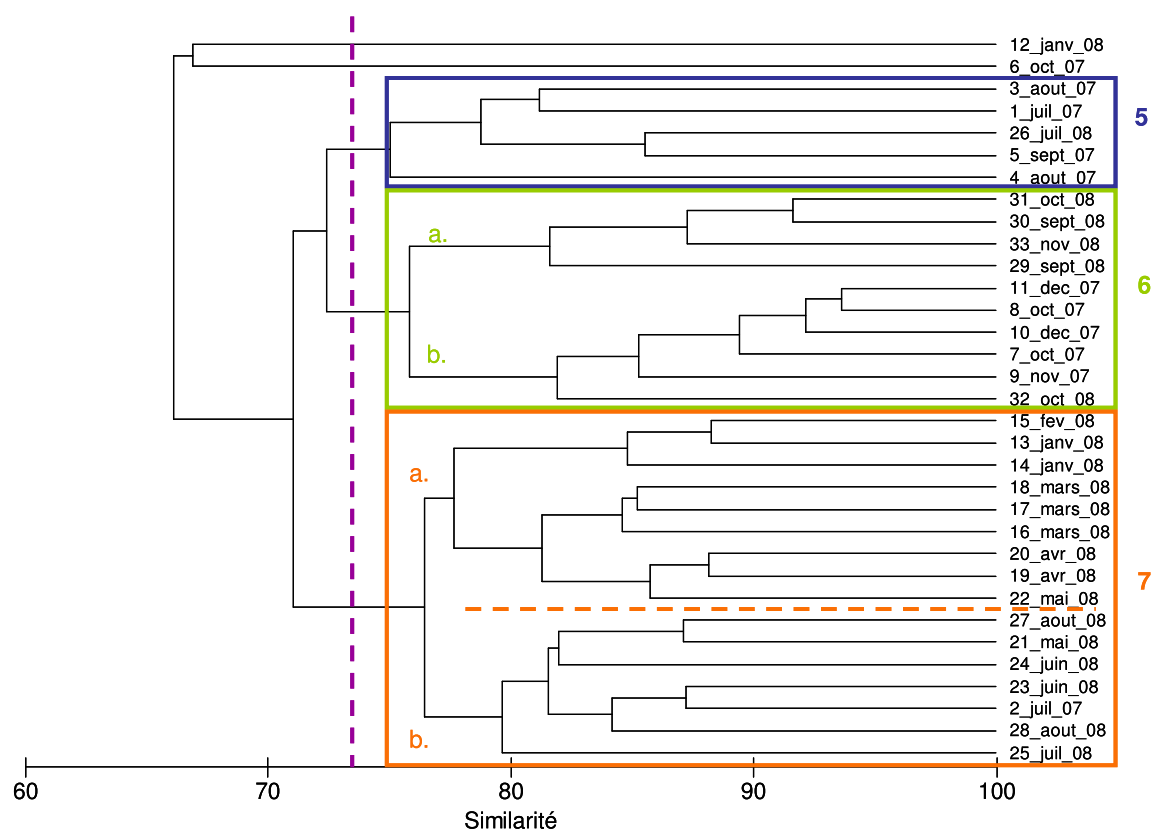


Figure II-15 : Classification de l'abondance en zooplancton normalisée des dates échantillonnées entre juillet 2007 et octobre 2008 (transformation double racine carrée et distance de Bray-Curtis). La barre verticale violette représente le niveau de coupure à 72%.

Le point 23 rejoint également la période estivale. Il n'a donc été écarté dans la première analyse que par une abondance plus faible. Le second phénomène marquant est la ségrégation qualitative des étés 2007 et 2008, notamment liée à la représentativité des cladocères en 2007, plus importante par comparaison à 2008 où ils sont absents. Le renforcement de la période automnale est également évident, mais la ségrégation 2007-2008 est toujours mise en avant.

L'analyse de dissimilarité met en évidence des différences d'abondance dans les taxa les plus représentés. Certains taxa sont présents dans les groupements de l'été 2007 (5) et absents en été 2008 (7b) : Noctiluques, *Penilia*, et réciproquement : Chaetognathes. Le détachement de la période estivale par rapport à l'automne en 2007 est associé à des abondances zooplanctoniques plus faibles mais également à l'absence de larves zoé et de cladocères.

Le passage automne 2007 - hiver 2008 se caractérise par des différences d'abondances et le retour de certains taxa : décapodes (zoés), tintinnides, cypris de cirripèdes, œufs de gastéropodes et Isopodes. La transition printemps - été se traduit par une absence d'œufs de gastéropodes et la présence de nouveaux taxa (chaetognathes et cnidaires), tandis qu'à l'automne, ce sont les cnidaires et les cypris de cirripèdes qui disparaissent.

La différence principale entre les automnes 2007 et 2008 est liée à l'absence de noctiluques et siphonophores en 2008 et d'Isopodes et de décapodes (zoés) en 2007.

Il existe donc un effet saisonnier marqué sur la composition en zooplancton, tant en abondance qu'en composition spécifique. Différentes périodes peuvent se dégager de l'analyse soit :

- les périodes automnales 2007 ou 2008,
- les périodes estivales 2007 et 2008 composées de taxa différents,
- la période hiver – printemps 2008.

L'analyse BIOENV a été réalisée avec les paramètres suivants : MES, température, salinité, Chl_a, COP relevés aux Hosses et les sels nutritifs d'Eyrac : NH₄, NO₂, PO₄, SiOH₄ en excluant les variables corrélées au seuil de 95%. Elle n'a pas fait ressortir de paramètres régissant strictement la variabilité saisonnière. Les variables environnementales pouvant expliquer la distribution zooplanctonique sont la température, la salinité et les nitrates (Tableau II-2). Les corrélations sont moins importantes que pour le microphytoplancton et ne distinguent pas comme facteur unique la température.

Tableau II-2 : Résultats de la procédure BIOENV sur la correspondance des espèces zooplanctoniques aux variables saisonnières avec $p < 0,01$ (TEMP : température et Sal : salinité).

Nombre de variables	Rho	Variables
3	0,334	TEMP, Sal, NO ₂
2	0,329	TEMP, Sal,
4	0,327	TEMP, Sal, NO ₂ , NH ₄
1	0,323	Sal
5	0,322	TEMP, Sal, NO ₂ , NH ₄ , PO ₄
3	0,318	TEMP, NO ₃ , NH ₄
4	0,313	TEMP, Sal, NO ₂ , NH ₄
4	0,300	TEMP, Sal, NO ₃ , PO ₄
5	0,293	TEMP, Sal, NO ₂ , NH ₄ , SiOH ₄
3	0,292	TEMP, NO ₂ , NH ₄

Le compartiment zooplanctonique est majoritairement composé d'organismes inférieurs à 200 µm, essentiellement des copépodes. Les organismes méroplanctoniques sont plus abondants en fin de printemps et durant l'été 2008, les prédateurs étant moins abondants en 2007. Les abondances totales sont maximales en période estivale avec cependant une plus forte abondance à l'été 2008.

La classification ascendante hiérarchique a démontré une succession des espèces zooplanctoniques avec des groupements estivaux spécifiques, bien que les deux étés étudiés se ségrègent, une période hivernale et des périodes transitoires. Ces résultats montrent donc l'effet de la saison sur la composition et l'abondance des groupes zooplanctoniques.

4. Discussion

Ce chapitre a permis d'évaluer plus précisément qu'au chapitre précédent les conditions physiques et biologiques des masses d'eau des années 2007 et 2008. Son objectif avait pour but de décrire la variabilité environnementale saisonnière, à savoir les conditions de vie dans lesquelles les huîtres se développent.

Les conditions environnementales saisonnières sont importantes à la compréhension du fonctionnement des milieux, surtout les milieux lagunaires tempérés qui sont à la fois soumis aux conditions océaniques et continentales. Les apports d'origine terrigène liés aux crues ou ruissellements ont un rôle important dans ces zones d'interface, car, dans les écosystèmes côtiers (Cloern *et al.*, 2002), ils soutiennent la production phytoplanctonique en augmentant la disponibilité en sels nutritifs, autres que ceux issus de la reminéralisation. Bien que la fréquence d'échantillonnage utilisée ici, bimensuelle, ne permette pas de décrire dans le détail la variabilité selon une échelle cohérente pour les compartiments analysés, (échelle d'ordre journalier pour les communautés microphytoplanctoniques par exemple), nous cherchons à caractériser le milieu et les variations des conditions environnementales majeures face à leur répercussion potentielle sur les huîtres, et non à déterminer et comprendre la dynamique à micro-échelle des différents compartiments analysés. Cette échelle de temps permet tout de même de caractériser les grandes variations saisonnières de ce milieu de zone tempérée.

4.1 Paramètres hydrologiques

La salinité a été relativement stable (32 à 34 PSU) au cours de la période échantillonnée, à l'exception d'une valeur très faible en août 2007 (25 PSU) qui était liée à des précipitations fortes le jour de la mesure. Des salinités plus faibles en périodes hivernales et printanières s'expliquent par de fortes précipitations et des débits importants d'eau douce provenant de la Leyre (voir Chapitre I). Ces apports s'accompagnent généralement d'un enrichissement du milieu en sels nutritifs susceptible de soutenir une plus forte production primaire (Glé, 2007). L'ACP (Figure II-9) a d'ailleurs révélé l'importance de la salinité comme facteur explicatif de l'abondance phytoplanctonique totale. La variation de salinité n'a pas de rôle avéré sur le cycle physiologique des huîtres, mais peut expliquer la production planctonique, par une diminution en période de crue et donc un enrichissement en sels nutritifs.

La température de l'eau en 2007 et 2008 sur notre point d'échantillonnage a suivi un schéma classique des zones tempérées, avec cependant des températures plus faibles et moins stables durant l'été 2007 qu'en 2008. Des températures de l'eau et de l'air anormalement élevées en hiver et aux mois d'avril-mai 2007, comparativement aux moyennes à long terme, sont ajoutées à des valeurs mensuelles moyennes plus faibles en période estivale et automnale en 2007 (Chapitre I). Or, la température est un des facteurs principaux structurant la variabilité saisonnière, conditionnant à la fois la production primaire et la diversité des communautés phytoplanctoniques (Cloern *et al.*, 1995) ainsi que l'activité physiologique des bivalves (Mann, 1979a,b). Les conditions assez particulières de température de l'eau (et de l'air) en 2007 peuvent donc avoir eu de nombreuses répercussions sur la dynamique des communautés planctoniques et des bivalves.

4.2 Quantité et qualité des matières en suspension

4.2.1 Quantité de MES

Il est important de connaître la composition et la variation de la quantité des MES car celles-ci influent sur les taux de filtration et l'activité alimentaire des huîtres (Barillé *et al.*, 1993, 1997 ; Ward *et al.*, 2003). Une trop forte teneur en particules détritiques ou inorganiques limite la capacité de filtration et d'absorption des particules alimentaires par les huîtres en augmentant la fraction de production de pseudofèces (Shumway *et al.*, 1985 ; Barillé *et al.*, 1993, 1997 ; Pastoureaud *et al.*, 1995 ; Deslous-Paoli *et al.*, 1987b ; Soletchnik *et al.*, 1996b ; Ward *et al.*, 2003).

La quantité de MES a évolué en fonction des dates considérées entre 4 et 92 mg.L⁻¹ (soit 25,06 ± 21,65 mg.L⁻¹ en moyenne) sur notre site d'échantillonnage. Ces quantités sont relativement faibles par rapport à des écosystèmes côtiers ostréicoles similaires, tel que Marennes-Oléron (Barillé *et al.*, 1997 ; Struski et Bacher, 2006 ; Malet *et al.*, 2008) où les concentrations de MES peuvent atteindre 700 mg.L⁻¹, et dont la moyenne annuelle en surface était estimée à 100 mg.L⁻¹ en 2002-2003 (Malet, 2005). La présence d'herbiers à zostères importants dans le Bassin d'Arcachon constitue un apport direct de matière lors de leur décomposition, mais également un filtre mécanique épurant les MES du système, les particules étant piégées par les réseaux de tiges, racines, rhizomes et feuilles (Auby, 1991).

En toute rigueur, les valeurs de MES mesurées ne sont pas directement comparables aux séries de données connues dans le Bassin, où les prélèvements des séries temporelles ont été réalisés au milieu de chenaux et en surface, et non en bordure de platier et à mi-hauteur d'eau comme dans notre étude. Cependant, il est à noter que les teneurs en MES

de notre suivi sont supérieures (et non corrélées) à celles observées par le SOMLIT (moyenne de la durée d'échantillonnage $8,71 \pm 7,24 \text{ mg.L}^{-1}$). La charge en particules sur les platiers et à proximité du fond (notre étude) est donc plus élevée qu'en surface et au milieu des chenaux (SOMLIT), sans doute à cause de phénomènes de remises en suspension et / ou de l'activité des organismes benthiques (Smaal et Haas, 1997).

Au vu de la fréquence d'échantillonnage, il nous est impossible de corrélérer les fortes teneurs en MES avec les coefficients de marée, débits de la Leyre ou encore précipitations, car elles demandent l'intégration sur plusieurs jours et un plus grand nombre de dates. Nos mesures ayant été instantanées et bimensuelles, elles n'intégraient pas les variations du système à petite échelle temporelle. Néanmoins, il a été admis que les eaux internes du Bassin sont influencées par le débit de la Leyre au niveau de leur charge en sels nutritifs et en MES (IFREMER, 1997 ; Glé, 2007). Différentes études ont montré la grande variabilité de la quantité de MES en fonction du point considéré dans le Bassin : forte charge en particules en zone interne, faible charge en partie externe, et charge intermédiaire dans la partie moyenne où se situe notre site (Bouchet, 1968).

Les MES ne sont pas en corrélation avec la température et la salinité et aucune saisonnalité marquée n'a été mise en évidence, ce qui laisse supposer que des phénomènes de courte durée et de faible amplitude, voire ponctuels, ont été à l'origine des pics de MES. De plus, ces pics étaient principalement composés de matériel inorganique (72%), suggérant que ces apports de MES étaient issus soit de la remise en suspension de particules lithogènes du sédiment, soit des apports terrigènes. Les coups de vent, par exemple, augmentent les particules remises en suspension en zone intertidale (Smaal et Haas, 1997). Les plus fortes quantités de MES peuvent être alors discriminées de tout apport organique lié à l'activité du compartiment pélagique, tels des blooms de microphytoplancton ou microzooplancton.

Par ailleurs, notre site d'échantillonnage étant situé à proximité des parcs, l'hypothèse d'une action des installations ostréicoles, de la structure des récifs et / ou de l'activité des huîtres présentes à forte densité, sur la quantité et la qualité de ces MES peut être émise. En effet, Sornin (1981) a démontré une augmentation de la sédimentation des particules fines liée à la présence des structures surélevées de parcs à huîtres.

Seules deux périodes au cours du suivi ont présenté une contribution plus forte de MOP représentant plus de 50% des MES et correspondant à des blooms microphytoplanctoniques : l'un en novembre 2007 composé quasi-exclusivement de *Pseudonitzschia* et l'autre fin juillet 2008 composé de plusieurs taxa.

Les deux années d'échantillonnage n'ont pas montré de concentrations particulières importantes et se plaçaient même, la plupart du temps, en dessous des normales saisonnières mesurées sur la décennie précédente en surface (Chapitre I).

4.2.2 Qualité des MES

La fraction organique au sein des MES est restée toujours minoritaire au cours du cycle saisonnier. C'est pourtant l'aspect qualitatif de la matière organique présente qui est importante pour caractériser le pool nutritif disponible. Les rapports de certains paramètres biochimiques mesurés dans la colonne d'eau (COP, NOP, Chl a et phéopigments) permettent de distinguer plusieurs périodes de dominance autotrophe et/ou hétérotrophe.

Les rapports COP/NOP montrent quatre périodes à dominante phytoplanctonique faiblement ou pas dégradée (Chl a /phéopigments > 1) : en été et fin d'année 2007, de février à juillet 2008 et d'août à septembre 2008. Les périodes de fin d'hiver - début de printemps 2008 ainsi que l'été 2008 correspondent également à des ratios COP/Chl a relativement proches de 200, venant confirmer la dominance de photo-autotrophes sur les hétérotrophes. Au cours de la période hivernale (décembre 2007 - janvier 2008), en l'absence de floraisons, les organismes hétérotrophes dominent clairement.

Il semble également que, après une légère pause hivernale traduite par de plus faibles concentrations chlorophylliennes et une plus faible abondance totale phytoplanctonique, le système redémarre dès février avec une dominance de photo-autotrophes qui laissent place ensuite à une dominance d'hétérotrophes, sans doute le temps de la mise en place du réseau trophique, à l'exception de certaines dates. En effet, l'ensemble des communautés planctoniques (du pico- au zooplancton) a montré les abondances les plus faibles en hiver et une augmentation progressive d'abondance à partir de la fin d'hiver pour les communautés d'autotrophes, à l'exception des cyanobactéries, alors que les abondances d'hétérotrophes ont augmenté plus tardivement et étaient maximales en fin d'été.

4.3 Composante biologique

La caractérisation de la composante biologique et de son fonctionnement est primordiale afin de définir la variabilité du pool alimentaire des huîtres, notamment car elles représentent leur pool alimentaire majeur.

La biomasse phytoplanctonique, appréciée par la quantité de chlorophylle a , a été relativement faible avec des concentrations maximales de 3 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$, avec une saisonnalité peu marquée notamment lors d'une « pause hivernale » avec des concentrations plus faibles entre décembre et janvier, comme généralement observé dans le Bassin d'Arcachon (Glé, 2007 ; données SOMLIT). Les concentrations de chlorophylle a sont en général relativement faibles dans le Bassin, par comparaison à d'autres écosystèmes ostréicoles comme Marennes-Oléron, où elles atteignent jusqu'à 30 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$ (Malet, 2005 ; Malet *et al.*, 2008). Elles se rapprochent plus des concentrations observées dans des écosystèmes plus au Nord

tels que la Rade de Brest et Roscoff (données SOMLIT ; Del Amo *et al.*, 1997). Smith *et al.* (1999) qualifient de tels écosystèmes de mésotrophes, avec une production primaire modérée (Glé *et al.*, 2008). Dans notre étude, des périodes de production semblent se dessiner au printemps et en fin d'été, voire en début d'automne. Les pics de chlorophylle *a* sont concordants avec les diverses abondances micro- et nanophytoplanctoniques.

Bien que la chlorophylle *a* ne montre pas une évolution saisonnière marquée, l'étude particulière de certains compartiments planctoniques photo-autotrophes rend plus évidente la saisonnalité. Les organismes phototrophes de petite taille (< 15 µm) étaient, par exemple, dominants en période estivale dans notre étude et leurs concentrations minimales en période hivernale ; c'est une des caractéristiques du Bassin d'Arcachon déjà décrite par certains auteurs (Guillocheau, 1988 ; Glé, 2007 ; Phillipine, 2009). Les picoeucaryotes et petits nanoeucaryotes (N1) ont eu des abondances maximales en été avec des pics fugaces en période printanière, alors que les plus grands nanoflagellés (N2 et N3) ont présenté des abondances maximales au printemps et sont restés à des concentrations élevées en été. Seules les cyanobactéries ne se sont pas développées en période printanière et ont atteint leurs abondances maximales en fin d'été. Ces observations sont typiques du Bassin (Anonyme, 1983 ; Glé, 2007).

Les organismes inférieurs à 20 µm constituent le bol alimentaire des larves d'huîtres, ce qui explique le succès de la reproduction et du recrutement de *Crassostrea gigas* en été dans le Bassin d'Arcachon. Les abondances de pico- et de nanoplancton ont été maximales en période estivale dans notre étude, comme traditionnellement observé dans le Bassin (Phillipine, 2009), et ont montré une dynamique différente en 2007 et 2008.

Cependant, ces petites classes de taille (pico et nano-eucaryotes) ne représentent, sur l'année, qu'une faible fraction de production (31%) et de biomasse (33%) (Glé, 2007), alors qu'elles peuvent contribuer à plus de 70% de la biomasse chlorophyllienne dans certains écosystèmes (Bec *et al.*, 2005). En période estivale, ces fractions peuvent tout de même représenter plus de 50% de la production et de la biomasse, alors que les organismes microphytoplanctoniques (> 20 µm) sont moins abondants (Glé, 2007).

Il semble que notre étude fasse apparaître le commencement de la chaîne trophique. En fin d'hiver, se développent des espèces de petite taille (alors que le système est à dominance d'autotrophes), qui soutiennent ensuite des cellules de grande taille (> 100 µm), avant que la chaîne trophique ne se mette en place dès le printemps (Margalef, 1978) : l'augmentation de la fraction hétérotrophique fait disparaître ensuite les plus grands organismes.

Au cours de notre étude, l'abondance microphytoplanctonique est apparue plus forte en période estivale, alors que la période printanière est généralement caractérisée par des abondances assez élevées (Guillocheau, 1988 ; Glé, 2007). Cependant, le pas d'échantillonnage de 15 jours n'était certainement pas suffisant pour mettre en évidence des

blooms phytoplanctoniques ; il permet tout de même d'évaluer les caractéristiques saisonnières, les intensités de floraisons et la composition spécifique saisonnière planctonique (Héral *et al.*, 1987).

Le microphytoplancton est composé principalement de diatomées d'origine pélagique. Peu de diatomées tycho-pélagiques ont été comptabilisées, confirmant, du moins à pleine mer, la faible contribution de la remise en suspension sur la colonne d'eau ou l'importance mineure de ce compartiment dans la composante des masses d'eau. La classe de taille inférieure à 50 μm est apparue en général dominante, comme décrit par Guillocheau (1988) et Glé (2007), avec des pics débutants dès la fin de l'hiver.

Les abondances microphytoplanctoniques étaient supérieures en 2007, avec en particulier un bloom de *Pseudonitzschia* en novembre. Cependant, l'étude des structures des communautés a mis en évidence un rapprochement des dates estivales des deux années, qui sont majoritairement représentées par les mêmes espèces. Les communautés printanières et automnales se distinguent des communautés estivales et hivernales, avec l'apparition de taxa spécifiques, laissant supposer une succession des communautés microphytoplanctoniques dans le Bassin entre l'hiver et l'été. La succession des communautés microphytoplanctoniques traduit généralement un effet saisonnier marqué et contrôlé par les effets conjoints de la température, la turbulence et la disponibilité en sels nutritifs (Margalef, 1978). La comparaison de la dynamique phytoplanctonique avec les conditions environnementales a mis en avant un effet important de la température sur la structure des communautés, alors que la salinité et la quantité de sels nutritifs semblent jouer sur l'abondance totale. L'abondance totale microphytoplanctonique évolue à l'inverse de la quantité de sels nutritifs, traduisant soit leur consommation au cours de la croissance microphytoplanctonique, soit l'effet des inoculas microphytoplanctoniques océaniques (Glé, 2007), ce qui reste en étroite relation avec la salinité.

Les années échantillonnées n'apparaissent donc pas atypiques par comparaison aux résultats obtenus en 2002 et 2003 par Glé (2007) dans le Bassin d'Arcachon. Les périodes transitoires entre été et hiver montrent un développement plus important de taxa particuliers comme *Pseudonitzschia*, qui est présent toute l'année mais explose en période automnale (novembre 2007 et octobre 2008) avec, en novembre 2007, des concentrations de l'ordre de 10^6 cell.L^{-1} . Ce taxon est généralement retrouvé dans les eaux externes du Bassin avec des abondances de l'ordre de $2.10^4 \text{ cell.L}^{-1}$, mais qui atteignent en période de bloom $16.10^4 \text{ cell.L}^{-1}$ en avril dans les eaux internes (Glé, 2007). L'espèce *Asterionellopsis glacialis*, caractéristique des périodes de fin de printemps et de septembre dans le Bassin d'Arcachon (Glé, 2007), est bien retrouvée sur notre site. Cette espèce se développe préférentiellement dans les eaux internes du Bassin, sans doute sous l'influence des apports continentaux et des impulsions de sels nutritifs azotés, alors qu'à l'origine, elle provient d'inoculas océaniques (Glé, 2007). Ces diatomées de petite taille sont les premières à se développer

dans le Bassin dès février et font office de populations pionnières (Glé, 2007). Le genre *Chaetoceros*, important dans les eaux internes, a montré des abondances maximales en été, des abondances moyennes en périodes intermédiaires et est absent en période hivernale. Il peut être favorisé quand les débits de la Leyre sont les plus faibles, c'est-à-dire en période estivale (voir Chapitre I). Le genre *Leptocylindrus*, représentatif de la pénétration des eaux externes dans le Bassin (Glé, 2007), a des abondances plus élevées en milieu typiquement océanique et n'est présent qu'en faible densité sur notre site d'étude.

La distinction également d'un groupe plus hivernal dans la classification hiérarchique est sans doute associée aux températures plus faibles. La faible profondeur et l'importance du régime tidal empêchent la succession diatomées-dinoflagellés qui peut avoir lieu entre le printemps et l'été (Del Amo *et al.*, 1997b ; Glé, 2007). Ce changement de dominance entre diatomées et dinoflagellés est classiquement associé, du moins en partie, à un déficit en silicium dissous pour les diatomées en été, ce qui est rarement le cas dans le Bassin d'Arcachon (Del Amo *et al.*, 1997a ; Glé, 2007). Le Bassin d'Arcachon ne correspond pas au modèle de Margalef, en raison de l'hydrodynamique locale et du régime tidal qui nécessite l'adaptation des espèces planctoniques (Estrada et Berdalet, 1997).

Il existe donc une succession des communautés microphytoplanctoniques dans le Bassin d'Arcachon, avec, durant nos années d'étude, une abondance plus forte en 2007 de l'ensemble des phototrophes par comparaison avec 2008.

La succession des communautés zooplanctoniques est, elle aussi, assez marquée avec une saisonnalité importante : les abondances étaient maximales en périodes estivales, suggérant une pression de broutage plus importante à ces périodes. L'été 2007 a montré une quantité de zooplancton inférieure à celle observée en 2008 et notamment une absence d'espèces prédatrices. Cette différence entre 2007 et 2008 est assez particulière car les abondances microphytoplanctoniques étaient très proches durant les étés 2007 et 2008. L'analyse de structure de communauté met en évidence une distinction entre les deux années échantillonnées par la présence/absence de certains taxa, et notamment une abondance moindre des prédateurs et larves méroplanctoniques en 2007. Par exemple, en été 2008, l'absence des cladocères, caractéristiques des périodes estivales dans le Bassin, peut expliquer ces différences. Ce phénomène n'est pas local, il a également été reporté dans le Golfe de Gascogne par J. d'Elbée (comm. pers.). Par contre, en juin 2007, un bloom de microphytoplancton est observé qui n'atteint pas les niveaux de production observés en 2008, suggérant une disponibilité alimentaire supérieure pour les zooplanctons en 2007 ou un taux de prédation plus faible. Les espèces dominantes sont inférieures à 200 μm et composées principalement de taxa copépodiques. Les larves méroplanctoniques ont des abondances très faibles en 2007 par comparaison à l'été 2008, pouvant traduire un été particulier en 2007. Ces larves se développent surtout en périodes printanière et estivale en

2008, mais notre échantillonnage limite la comparaison aux deux étés. La quantité de pico- et nanoplanctons est importante pour assurer la viabilité des larves méroplanctoniques, notamment celles d'huîtres. Elle était plus importante en 2007 qu'en 2008 alors que les abondances zooplanctoniques associées à une faible abondance de larves d'origine benthique sont plus faibles, ce qui peut traduire une pression de broutage moins importante sur ce compartiment. L'hypothèse d'une absence de prédateur d'origine méroplanctonique sur le compartiment pico-nanoplancton peut être alors émise.

L'année 2007 se distingue également de l'année 2008 dans la dynamique des procaryotes hétérotrophes qui étaient plus abondants en période estivale et très légèrement plus importants en 2008. Les procaryotes hétérotrophes peuvent être rejetés avec les déchets du tractus digestif des organismes et augmentent ainsi avec l'activité biologique. L'association de températures plus élevées et d'une pression de broutage plus importante peut expliquer le développement estival des bactéries libres en lien avec le développement du compartiment zooplanctonique (Vadstein *et al.*, 1989). En effet, ces procaryotes sont présents toute l'année dans notre étude, car ils sont également susceptibles de vivre à partir des exsudats microphytoplanctoniques (Vadstein *et al.*, 1989) ou sur les produits organiques dissous du carbone (Cole *et al.*, 1982). Le pic de HNA en février, faisant suite à la reprise d'activité du compartiment de photo-autotrophes, le confirme. Les procaryotes hétérotrophes se nourrissent des exsudats de phytoplancton dans les océans ouverts ou dans les zones où le carbone allochtone est rare. Ce phénomène est réciproque car le phytoplancton utilise les produits issus de la reminéralisation en nutriments (Hernld et Weinbauer, 2003).

La modification des communautés zooplanctoniques en 2007, marquée par une absence de larves méroplanctoniques, semble se répercuter sur la communauté des procaryotes autotrophes, mais pas des hétérotrophes.

5. Conclusion

Malgré une forte saisonnalité associée aux conditions hydrologiques (température, salinité, apports d'eau douce), la quantité de matières en suspension à proximité des parcs ostréicoles réagit peu en fonction des saisons, mais montre une évolution aléatoire difficile à caractériser. Ses teneurs restent à des niveaux n'influant pas sur l'activité de filtration des huîtres. L'effet saisonnier est par contre nettement visible et caractérisé par des périodes de fortes abondances de microphytoplancton au printemps, puis de pico- et nanoplanctons, cyanobactéries et zooplancton en été, par opposition aux périodes hivernales (décembre-janvier) où elles sont plus faibles. Dès le printemps, l'augmentation de la fraction de photo-autotrophes est visible. Les photo-autotrophes de petite taille (pico- et nano-) dominent en période estivale et montrent des abondances en 2007 supérieures à celles de 2008. Ces différences peuvent s'expliquer par l'absence de larves méroplanctoniques au cours de l'été 2007 et se traduisent par un étalement dans le temps des communautés de petite taille. Les communautés microphytoplanctoniques ont une dynamique temporelle marquée de successions de communautés, dominées par des diatomées pélagiques de taille inférieures à 50 μm . Les organismes microphytoplanctoniques et zooplanctoniques sont majoritairement < 200 μm et donc accessibles pour les huîtres. Ces organismes montrent des structures de communautés similaires au cours des deux périodes estivales étudiées, proches dans leur structure de communauté, avec cependant une ségrégation entre les deux années d'échantillonnage, et des successions montrant des taxa particuliers en périodes transitoires (printemps et automne) caractéristiques des milieux de transition soumis à l'influence d'eau douce. Les huîtres ne sont donc pas sous l'influence d'un pool alimentaire continu et homogène tout au long de l'année, mais celui-ci montre des variations importantes saisonnières et inter-annuelles en termes d'abondance et de diversité.

Chapitre III : Dynamique comparée de deux populations, naturelle et cultivée, de *Crassostrea gigas*

1. Introduction

La présence dans un même milieu de deux populations d'une même espèce, l'une sous sa forme naturelle (*i.e.* non contrôlée par l'Homme) et l'autre sous sa forme cultivée, pose des questions sur la compétition trophique entre les deux populations. Ce point de vue est important au niveau des zones de production ostréicole, car l'augmentation de la charge de bivalves filtreurs dans une baie à faible production phytoplanctonique peut réduire la capacité trophique de ce bassin (Héral *et al.*, 1989). Par ailleurs, les huîtres sauvages des récifs sont positionnées à proximité du sédiment ou sur des structures ostréicoles abandonnées, voire en contact direct avec le sédiment, tandis que les huîtres cultivées sont en position surélevées sur des tables ostréicoles, les deux populations vivant donc à un niveau différent dans la colonne d'eau. Ces deux types de population d'huîtres – cultivées et naturelles – coexistent ainsi dans le même milieu avec des contraintes spatiales différentes. Les huîtres à l'état naturel sont toutes agglomérées, présentent une forte hétérogénéité de taille et une biomasse d'épifaune assez conséquente, tandis que les huîtres en culture sont séparées les unes des autres, issues d'une même cohorte, et avec une densité régulée en fonction de leur taille. L'hypothèse peut donc être émise que ces deux populations d'huîtres n'ont pas accès à la même source alimentaire ou présentent une physiologie différente. Aucune étude n'a en effet été conduite sur l'écologie ou la physiologie de *C. gigas* lorsqu'elle est en situation d'espèce invasive, constructrice de récifs.

Les objectifs de ce chapitre sont de comparer la dynamique des deux populations d'huîtres présentes dans le Bassin d'Arcachon, sous forme cultivée et sous forme naturelle (= sauvage), en termes de croissance, de cycle de reproduction, de charge parasitaire et de composition biochimique.

2. Matériel et méthodes

2.1 Echantillonnage

De juin 2007 à octobre 2008, des huîtres cultivées (**CULT**) et sauvages (**SAUV**) ont été prélevées bimensuellement sur le site des Hosses afin de suivre leur condition physiologique.

Les huîtres CULT, fournies par une entreprise ostréicole (Joël Deville, à Andernos), ont été placées dans des poches en plastique grillagé de 50 x 100 cm, elles-mêmes fixées à 40 cm au-dessus du sol sur des tables ostréicoles en acier. Elles appartenaient à la même cohorte et étaient disposées dans les poches au poids en fonction de leur taille, soit à une densité de 100-150 individus par poche, équivalente à 200-300 par m². Deux lots d'huîtres ont été suivis. Un premier lot de 3 ans d'âge était en place depuis deux ans au début de l'échantillonnage. Pour des raisons techniques (perte de poches), ces huîtres ont été remplacées fin octobre 2007 par des huîtres provenant du Cap Ferret (entrée océanique du Bassin d'Arcachon), âgées de 2,5 ans. Toutes les huîtres étudiées ici étaient issues du naissain naturel du Bassin d'Arcachon et n'ont pas été transférées vers d'autres bassins pour favoriser leur croissance. L'étude de telles classes d'âges est intéressante car le cycle de reproduction est totalement mis en place et cette classe d'âge a été très peu étudiée dans le Bassin d'Arcachon et dans la littérature, bien que présente dans de nombreux bassins ostréicoles.

Toutes les deux semaines, 40 huîtres CULT ont été prélevées au hasard dans différentes poches de la table ostréicole : 30 huîtres ont été utilisées pour déterminer les indices de condition et 10 huîtres ont été collectées en vue de l'analyse des paramètres biochimiques. A la fin du suivi, cinq poches ont été prélevées et les huîtres comptées afin d'estimer la mortalité durant la période d'étude.

Les huîtres SAUV ont été prélevées, le plus souvent par blocs, à différentes positions au sein des récifs (au sol, au centre et en bordure) sur le même site et avec la même fréquence que les huîtres CULT. De retour au laboratoire, toutes ces huîtres agglomérées ont été désatroquées (*i.e.* séparées les unes des autres) sans les abîmer, mélangées, puis sélectionnées en fonction de leur taille. Pour les indices de condition, 30 individus SAUV de hauteur de coquille (H) équivalente à celle des huîtres CULT ont été utilisés. Trente autres huîtres SAUV, de différentes tailles (voir 2.8.1), ont été sélectionnées pour les analyses biochimiques.

2.2 Biométrie

De retour au laboratoire, les huîtres CULT et SAUV (désatroquées) ont été lavées soigneusement. Les coquilles ont été mesurées avec un pied à coulisse à 1 mm près, selon trois dimensions (Figure III-1) :

- la hauteur (H), mesurée depuis le crochet jusqu'au bord ventral (contrairement à la plupart des bivalves, la hauteur représente, chez l'huître adulte, la plus grande dimension de la coquille) ;

- la largeur (l), mesurée selon l'axe antéro-postérieur (chez la plupart des bivalves, cette dimension est appelée « longueur », mais le terme « largeur » a été adopté ici en raison de la morphologie particulière de la coquille des huîtres) ;

- l'épaisseur (ép), mesurée latéralement en prenant en compte les deux valves.

Toutes les mesures ont été réalisées dans leur dimension maximale.

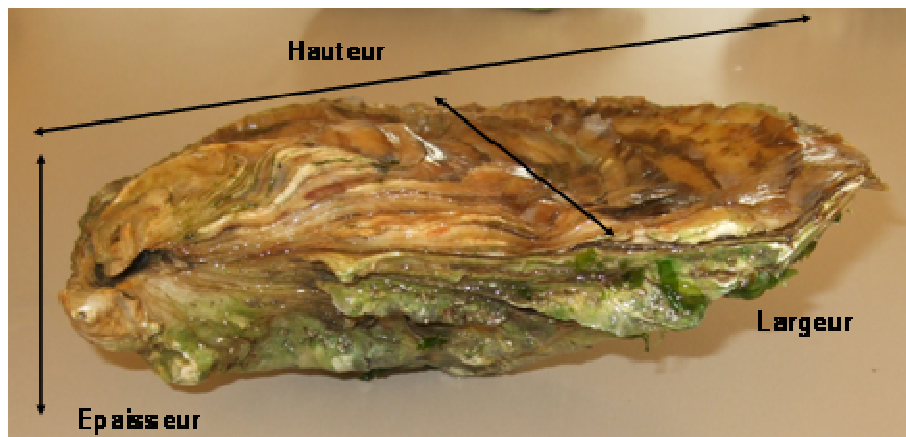


Figure III-1 : Photo d'une coquille d'huître indiquant les différentes dimensions mesurées.

Les huîtres entières ont été pesées au gramme près (Ptot). Elles ont ensuite été ouvertes, leur chair a été égouttée, puis pesée pour la détermination du poids de chair frais (PCF). Elles ont été ensuite placées 48 h à l'étuve (60 °C) afin de déterminer le poids sec de chair (PSC) à 0,001 g près. Les coquilles ont été également conservées et pesées une fois sèches (PCoq) à 0,1 g près.

2.3 Caractérisation de la population d'huîtres sauvages

Pour évaluer la composition de la population des récifs naturels, les huîtres sauvages ont été prélevées sur 0,04 m² au moyen d'un carottier métallique (20 x 20 cm), à raison de 5 réplicats une fois par mois, de mai 2007 à juin 2008.

Toutes les coquilles d'huîtres ont été mesurées selon leur plus grande dimension (hauteur). Afin de déterminer la biomasse d'huîtres sauvages présente, l'un des cinq lots d'huîtres a servi de référence : les huîtres ont été disséquées, classées par groupes de taille de 5 mm, leur poids de chair sec (48 h, 60 °C) déterminé par groupe de taille de manière à tracer une relation allométrique poids-taille.

La relation la plus représentative était de la forme $\log (P_{tot}) = f(\log (\text{taille}))$, ajustée par une régression linéaire. L'équation de la régression a été utilisée pour chaque individu mesuré afin de déterminer son poids sec et de déterminer la biomasse totale de chaque réplicat. Les données ont été ensuite ramenées au m² et moyennées par date.

2.4 Croissance linéaire de la coquille

Les histogrammes de fréquence des tailles (hauteur des coquilles) des deux populations ont été tracés pour les deux populations. Afin d'identifier les différentes cohortes ou classes d'âge au sein des populations sauvages, les histogrammes de fréquence des tailles ont été décomposés grâce au logiciel FISAT II® (<http://www.fao.org/fishery/topic/16072/en>) développé par la FAO.

Des régressions linéaires, dont les coefficients de corrélation ont été validés au moyen du logiciel Statistica®, ont été réalisées entre les différentes dimensions moyennes des huîtres (hauteur, largeur, épaisseur) afin de comparer les deux populations et de définir si la croissance est dirigée selon une dimension particulière.

2.5 Indice de condition

L'indice de condition (**IC**) a été déterminé chez 30 huîtres CULT et 30 huîtres SAUV de hauteur équivalente à celle des huîtres CULT. Le choix de cet indice est développé en annexe (1-A). L'indice de condition employé ici est celui développé par Lawrence et Scott (1982) :

$$IC = \left(\frac{PSC}{P_{tot} - PCoq} \right) \times 1000$$

où PSC est le poids sec de chair, P_{tot} le poids total (= poids de chair + poids de coquille + poids du liquide intervalvaire) et PCoq le poids sec de la coquille. L'indice de condition permet d'évaluer la condition ou l'état physiologique des individus. Son utilisation chez les bivalves permet également de définir les périodes de pontes, une perte de poids importante durant la période connue de reproduction traduisant la libération des gamètes.

En raison des fortes variabilités inter-individuelles observées pour l'IC, un test de rang signés de Wilcoxon sur les moyennes annuelles entre les deux populations et des tests U de Mann-Whitney (où p a été corrigé par le test de Bonferroni) date à date entre les populations CULT et SAUV ont été réalisés..

2.6 Indice gonadique

Lorsque la gonade était discernable, le sexe des huîtres a été déterminé par frottis de gonade observé au microscope (x 60).

Nous avons également développé un indice de biomasse gonadique (**IG**) à l'aide de photographies d'huîtres. A chaque date d'échantillonnage, les huîtres ouvertes (utilisées ultérieurement pour la détermination de l'IC) ont été photographiées à la verticale. A l'aide d'un logiciel de traitement d'image *Ostreabase*[®] développé par Jean-Claude Duchêne (UMR EPOC, Station Marine d'Arcachon), la surface de la gonade a été quantifiée et rapportée à la surface occupée par le manteau. Le logiciel permet, soit de calculer la surface occupée par la gonade identifiée par sa coloration, soit de calculer les surfaces de la gonade et du manteau après que le contour de chacun de ces deux organes ait été délimité à l'aide de la souris. Les surfaces mesurées sont en pixels et calibrées en fonction de la hauteur de coquille de l'individu. L'indice gonadique représente le pourcentage d'occupation de la gonade par rapport à la surface (à priori constante) du manteau, établie à partir d'images 2D (Annexe 1-F).

$$IG = \frac{SurfaceGonade}{SurfaceManteau} \times 100.$$

Des tests de rangs signés de Wilcoxon (Siegel et Castellan, 1988) ont permis de tester la différence entre les valeurs moyennes de l'IC et de l'IG pour les deux populations d'huîtres, sur l'ensemble de la série analysée.

2.7 Parasitisme

Les coquilles des huîtres cultivées et sauvages ont été examinées afin de détecter la présence d'annélides spionidés apparentés au genre *Polydora*. Plusieurs espèces de polydore sont susceptibles d'affecter les huîtres à différentes périodes de leur stade de vie. L'espèce existant dans le Bassin d'Arcachon est *Boccardia semibranchiata* (Chapitre VI). Les polydore creusent des galeries en forme de U dans la coquille des huîtres de l'extérieur

vers l'intérieur, et peuvent même former des varices et des chambres remplies de vase. Afin de prendre en considération le taux d'huîtres parasitées et de comparer les différentes populations d'huîtres, et bien qu'il ne soit que qualitatif, nous avons employé l'Indice Polydora (**IP**) (Fleury et al., 1999) pris en compte dans les suivis saisonniers des populations d'huîtres par IFREMER (<http://www.ifremer.fr/remora/Pages/polydora.htm>) :

$$IP = (p_0 \times 0) + (p_1 \times 0,25) + (p_2 \times 0,5) + (p_3 \times 0,75) + (p_4 \times 1)$$

où p représente le pourcentage d'huîtres infestées en fonction d'un stade numéroté de 0 à 4 (Annexe 1-B) :

- stade 0 : absence de galerie et coquille intacte ;
- stade 1 : présence de vers avec galeries visibles ;
- stade 2 : moins de 2 chambres et de 10% de la coquille attaquée ;
- stade 3 : plus de 2 chambres et surface d'infection <25% ;
- stade 4 : plus de 25% de la coquille infestée.

Cet indice varie de 0 (absence de parasite sur toutes les huîtres) à 1 (infestation complète, à un degré ultime, de tous les animaux observés).

Le nombre d'huîtres parasitées par le champignon schizomycète *Ostracoblabe implexa* a également été noté (**OI**). En effet, de nombreuses huîtres montraient des faiblesses au niveau du muscle adducteur, commençant par un verdissement et se transformant par une calcification importante de la coquille. Ces déformations ont été associées à la « maladie de la coquille » ou « maladie du pied » ou « maladie de la charnière » (Marteil, 1979), mais non vérifiées par des experts. Cette « maladie » entraîne un épaissement de la partie interne des bords des valves et diminue ainsi le volume intervalvaire (Marteil, 1979).

2.8 Analyses biochimiques

2.8.1 Conditionnement des huîtres

La composition biochimique des huîtres en lipides, glucides et protéines a été déterminée sur un ensemble de 10 huîtres CULT à chaque date d'échantillonnage. Afin de représenter la totalité de la population d'huîtres SAUV, cette analyse a été réalisée sur 10 huîtres qualifiées de **grandes** (hauteur > 110 mm), 10 huîtres qualifiées de **moyennes** (tailles équivalentes aux huîtres de culture, soit entre 80 et 110 mm) et 10 huîtres qualifiées de **petites** (< 80 mm).

Tous les individus ont été nettoyés et l'ensemble des paramètres biométriques ont été évalués comme cité précédemment pour les indices de condition : hauteur, largeur, épaisseur, poids total, poids frais de chair d'huître, poids sec de la coquille.

Les chairs totales isolées ont été égouttées, puis pesées. Le même volume d'eau milliQ que le poids de chair frais a été ajouté à l'huître dans un tube Greiner® de 50 mL, de manière à pouvoir broyer la chair de façon homogène, à l'aide d'un broyeur à couteaux en rotation (Janke et Kunkel, Ika Labortechnik, Ultraturax T25, 24 000 t.min⁻¹). Une fois l'huître entièrement broyée, 1 mL de broyat a été placé dans un tube à hémolyse de 5 mL (un tube par analyse + un tube de 4 mL en cas de pertes), puis placé à -20°C. Deux autres mL de ce broyat ont été séchés à 60°C pendant 48 h dans des coupelles en aluminium préalablement pesées afin de rapporter le résultat des analyses au poids sec de broyat des huîtres (qui sera donc exprimé en pourcentage).

2.8.2 Dosage des lipides

Les échantillons de broyat ont été lyophilisés, réduits en poudre à l'aide d'un mortier, puis 10 à 15 mg ont été placés dans un tube à centrifuger en vue de l'extraction lipidique.

La méthode utilisée est adaptée de celle de Barnes et Blackstock (1973). La gamme étalon de cholestérol à 0,8 mg.mL⁻¹ (40 mg pour 50 mL de chloroforme/méthanol) a été réalisée dans un mélange de chloroforme méthanol (2:1) (Annexe 1-G). Cette même solution a été ajoutée au broyat pour un volume de 1,5 mL. Les échantillons ont été agités 20 min et centrifugés 2 min à 1000 rpm. Un mL de surnageant a été prélevé dans de nouveaux tubes en verre.

La gamme étalon, ainsi que les échantillons, ont été évaporés sur une plaque chauffante à 90°C. Après évaporation, 500 µL d'acide sulfurique concentré ont été ajoutés et les tubes bouchés ont été replacés à 90°C pendant 10 min, pour être ensuite refroidis dans de la glace. Afin de réaliser une réaction colorimétrique, 2,5 mL de réactif de vanilline (2 g de vanilline pour 800 mL d'acide orthophosphorique concentré 85% qsp 1000 mL) ont été ajoutés à la gamme et 5 mL aux échantillons (nécessité de diluer). La lecture (en duplicat) a été réalisée sur un spectrophotomètre Shimadzu® UV 1800 à 520 nm après 30 min de réaction. Après lecture du résultat, la quantité de cholestérol a été transformée en équivalent lipides (80 µg de cholestérol = 100 µg de lipides) et en fonction des dilutions effectuées.

2.8.3 Dosage des glucides

L'extraction a été réalisée selon une méthode adaptée de Dubois *et al.* (1956). Une fois le broyat décongelé lentement au réfrigérateur, 1 mL d'acide sulfurique pur a été ajouté

pour homogénéiser l'échantillon, ainsi que 2 mL d'eau milliQ. L'échantillon a été ensuite dilué au deux centième. La gamme étalon a été réalisée à partir d'une solution de glucose à 0,4 mg.mL⁻¹ (Annexe 1-G). La gamme étalon et les échantillons ont été traités de la même manière : ajout de 1 mL de phénol à 5% et, après 10 min, de 2,5 mL d'acide sulfurique concentré (les volumes d'eau, d'échantillon et d'acide ont été ajustés en fonction des dates et des concentrations). Une fois l'acide rajouté, son action exothermique induit de placer l'échantillon immédiatement dans la glace (utilisation d'un tube en verre). La réaction se fait durant 20 min. La lecture de l'absorbance s'est faite ensuite sur un spectrophotomètre Shimadzu® UV 1800 à 490 nm (A490) pour déterminer la quantité de glucides présente et à 600 nm (A600) pour évaluer l'intensité de l'activité bactérienne pouvant dégrader les glucides. La formule utilisée ensuite est la suivante :

$$DO = A490 - 1,5 \times (A600 - 0,003) .$$

2.8.4 Dosage des protéines

Les échantillons ont été dosés selon la méthode de Lowry *et al.* (1951). Après décongélation lente au réfrigérateur, 2 mL de soude (NaOH) 2N ont été ajoutés au 1 mL de broyat. Une heure plus tard, l'échantillon a été dilué à l'eau milliQ au centième, puis 250 µL de cette solution ont été ajoutés à 2250 µL de soude 0,1N, la gamme étalon de BSA (Albumine Serum Bovine) à 0,5 mg.mL⁻¹ étant préparée dans cette même solution (certains volumes ont été ajustés en fonction des périodes physiologiques) (Annexe 1-G).

La réaction a été ensuite induite dans des cuves de spectrophotomètre de 1 cm de diamètre par 500 µL de broyat ou d'étalon et de 1 mL de réactif de Lowry [5 ml de sulfate de cuivre 1%, 5 mL de tartrate de NaK 2% pour 100 mL de tampon carbonate (18 g de soude et 90 g de carbonate de sodium qsp 1 L)] pendant 10 min. La réaction colorimétrique s'est faite ensuite en ajoutant 1 mL de réactif de Folin (solution commerciale diluée au tiers) pendant 1h30. La lecture a été faite au spectrophotomètre Shimadzu® UV 1800 à 750 nm.

Les résultats n'étant pas homogènes (test de Cochran) et ne répondant pas aux conditions d'utilisation des ANOVA paramétriques à deux facteurs, des tests non paramétriques tels que l'ANOVA de Kruskal-Wallis et des comparaisons de rangs multiples (Statistica®) ont permis de comparer en général sur l'année, la composition de chacun des paramètres biochimiques, en fonction des populations et des différentes tailles d'organismes.

Le Tableau III-1 résume les paramètres biologiques suivis sur chaque lot d'huîtres.

Tableau III-1 : Récapitulatif des caractéristiques évaluées sur les individus échantillonnés en vue des différentes analyses physiologiques (IC : indice de condition ; CULT : huîtres cultivées ; SAUV : huîtres sauvages).

	Huîtres utilisées pour l'IC	Huîtres utilisées pour analyses biochimiques
Nombre d'individus	30 CULT + 30 SAUV (taille équivalente)	10 CULT + 10 SAUV moyennes + 10 SAUV grandes + 10 SAUV petites
Indice de condition	X	
Indice gonadique	X	
Indice Polydora	X	
<i>Ostracoblabe implexa</i>	X	
Sex ratio	X	X
Composition biochimique		X
Etude de croissance	X	
Paramètres biométriques	X	

3. Résultats

(NB : Dans les graphiques comportant des mois en abscisses, les marques verticales sur l'axe des abscisses représentent le 1^{er} jour du mois.)

3.1 Variations d'abondance et de biomasse des populations

Chez les huîtres CULT, le nombre d'individus (adultes) par poche était de 100 à 150 (le remplissage initial des poches par les ostréiculteurs se fait au poids), soit une densité de 200 à 300 ind.m⁻². Un faible taux de mortalité a été observé, estimé à moins de 7% par poche sur l'ensemble de la période d'échantillonnage. La biomasse de la population d'huîtres CULT (Figure III-2, A) a augmenté de juin à fin août 2007 (833 g sec.m⁻²), avant de chuter et de se stabiliser entre 400 et 500 g sec.m⁻² de fin octobre 2007 jusqu'à la fin de l'échantillonnage. La forte chute de biomasse au cours du mois d'octobre 2007 a coïncidé avec le changement de lot ; la décroissance de biomasse avait cependant été entamée le mois précédent pour le lot initial.

La biomasse de la population d'huîtres SAUV était bien plus importante que celle de la population CULT, en moyenne deux à trois fois supérieure (max. : 2174 g sec.m⁻² ; min. : 1025 g sec.m⁻²) (Figure III-2, B). La densité d'huîtres SAUV était également très supérieure (max. : 15001 ind.m⁻² ; min. : 5271 ind.m⁻²) à celle des huîtres CULT, les récifs étant constitués par des individus appartenant à plusieurs classes d'âge. Dans cette population (SAUV), une nette tendance à la diminution d'abondance et de biomasse a été observée entre le début et la fin de la période d'échantillonnage.

Les huîtres SAUV sont présentes à des densités et biomasses nettement supérieures à celles des huîtres CULT. La biomasse de ces deux populations a diminué au cours du suivi.

3.2 Comparaison biométrique des huîtres cultivées et sauvages

La description biométrique et la comparaison entre les deux populations CULT et SAUV ont été réalisées sur les huîtres utilisées pour l'IC. La comparaison a été effectuée avec des huîtres SAUV de taille (hauteur) similaire aux huîtres CULT.

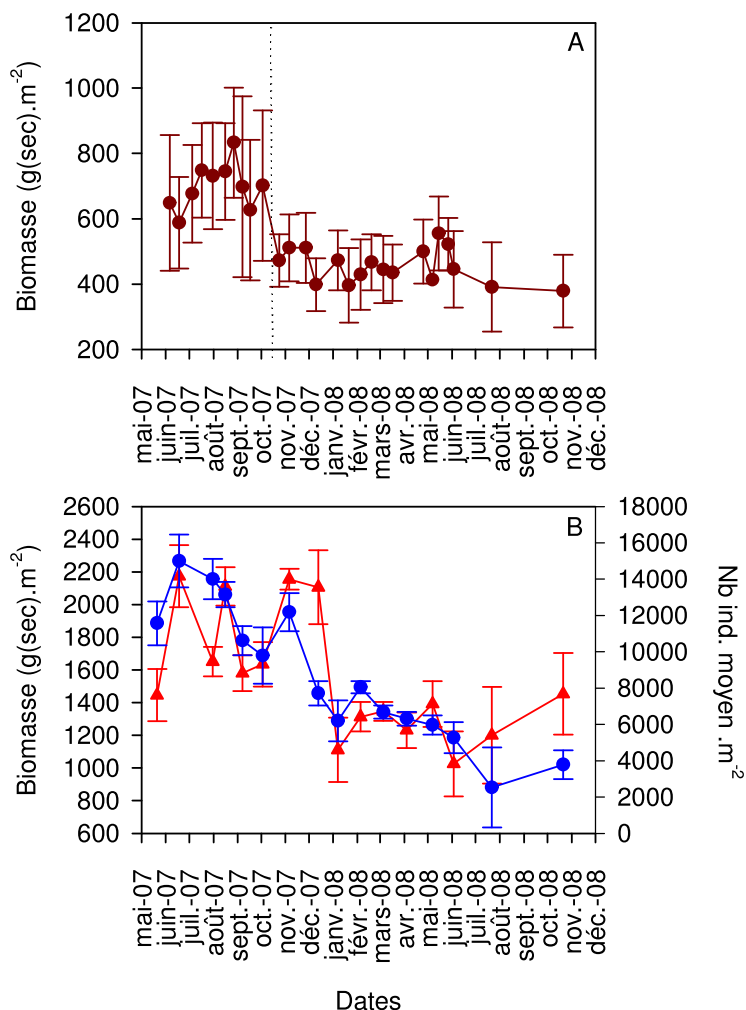


Figure III-2 : Variation de la biomasse moyenne de la population d'huîtres cultivées (A) et de la biomasse (triangles) et de la densité (ronds) moyennes de la population d'huîtres sauvages (B) entre mai 2007 et juin 2008. Les barres verticales représentent l'erreur-standard et la ligne pointillée indique le moment de changement de lot chez les huîtres cultivées.

3.2.1 Hauteur de la coquille

La hauteur des coquilles d'huîtres CULT a constitué, à chaque date d'échantillonnage, le critère dimensionnel de sélection des spécimens SAUV ; il est donc normal que les variations temporelles de ce paramètre soient relativement parallèles chez les populations CULT et SAUV, et que les écarts-types par rapport aux hauteurs moyennes des deux populations se chevauchent (Figure III-3, A). L'analyse de l'évolution temporelle de ce paramètre sera détaillée plus dans le paragraphe 3.3.

3.2.2 Largeur et épaisseur de la coquille

La largeur et l'épaisseur (Figure III-3, B et C) ont fluctué au cours du temps sans tendance particulière. Le fait notable est que, alors que la hauteur de coquille était similaire entre huîtres CULT et SAUV pour une date donnée (Figure III-3, A), les courbes (épaisseur et largeur) des huîtres SAUV sont ici presque toujours en dessous de celles des huîtres CULT. Ceci signifie que les coquilles des huîtres CULT sont, pour une hauteur donnée, plus larges que celles des huîtres SAUV (en moyenne sur la période d'échantillonnage, respectivement 48,6 et 43,9 mm) et aussi plus épaisses (29,98 mm et 26,99 mm en moyenne).

3.2.3 Poids de chair et poids total

Les variations temporelles des poids frais (Figure III-3, D) et sec de chair (Figure III-3, E), ainsi que du poids total (Figure III-3, F), suivent le même patron de distribution et sont assez proches de la courbe de variation de la hauteur de coquille (Figure III-3, A). Comme précédemment, les courbes relatives aux huîtres SAUV ont une amplitude de variation très faible et se situent en dessous des courbes relatives aux huîtres CULT, ce qui traduit une biomasse de chair plus forte (*i.e.* un meilleur « remplissage »), pour une hauteur de coquille donnée, chez les huîtres CULT.

3.2.4 Poids de la coquille

Une tendance similaire à celle décrite dans le paragraphe précédent est observée pour le poids de la coquille (Figure III-3, G), signifiant une masse coquillière plus élevée, à taille égale, chez les organismes CULT que chez les individus SAUV.

3.2.5 Relations biométriques

La différence de forme de la coquille entre huîtres CULT et SAUV a été confirmée par des régressions linéaires sur les dimensions biométriques moyennées par lot et par date (Figure III-4). Les trois dimensions de la coquille sont significativement corrélées deux à deux chez les huîtres CULT, alors que seule la corrélation entre épaisseur et largeur est significative pour les coquilles d'huîtres SAUV.

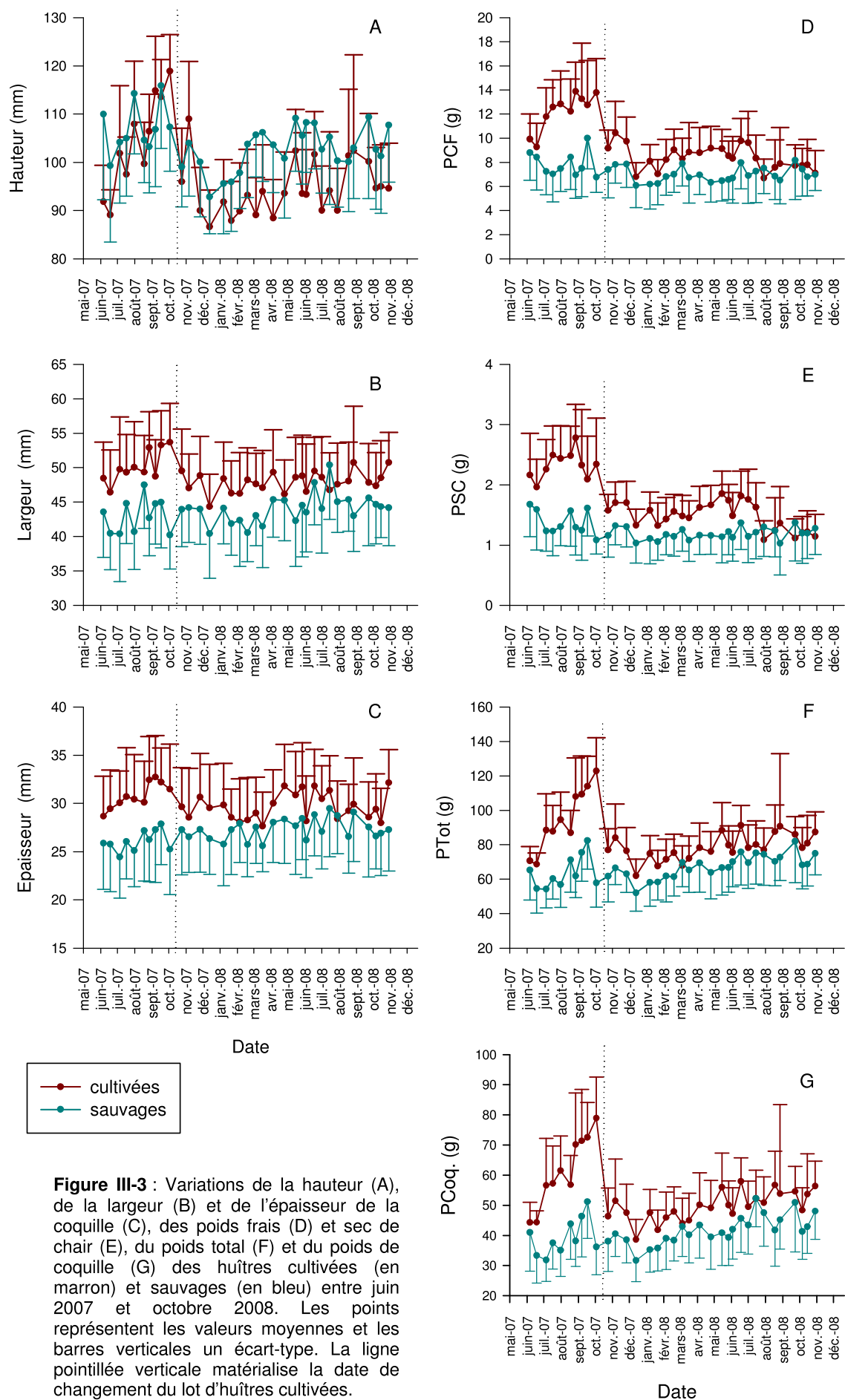


Figure III-3 : Variations de la hauteur (A), de la largeur (B) et de l'épaisseur de la coquille (C), des poids frais (D) et sec de chair (E), du poids total (F) et du poids de coquille (G) des huîtres cultivées (en marron) et sauvages (en bleu) entre juin 2007 et octobre 2008. Les points représentent les valeurs moyennes et les barres verticales un écart-type. La ligne pointillée verticale matérialise la date de changement du lot d'huîtres cultivées.

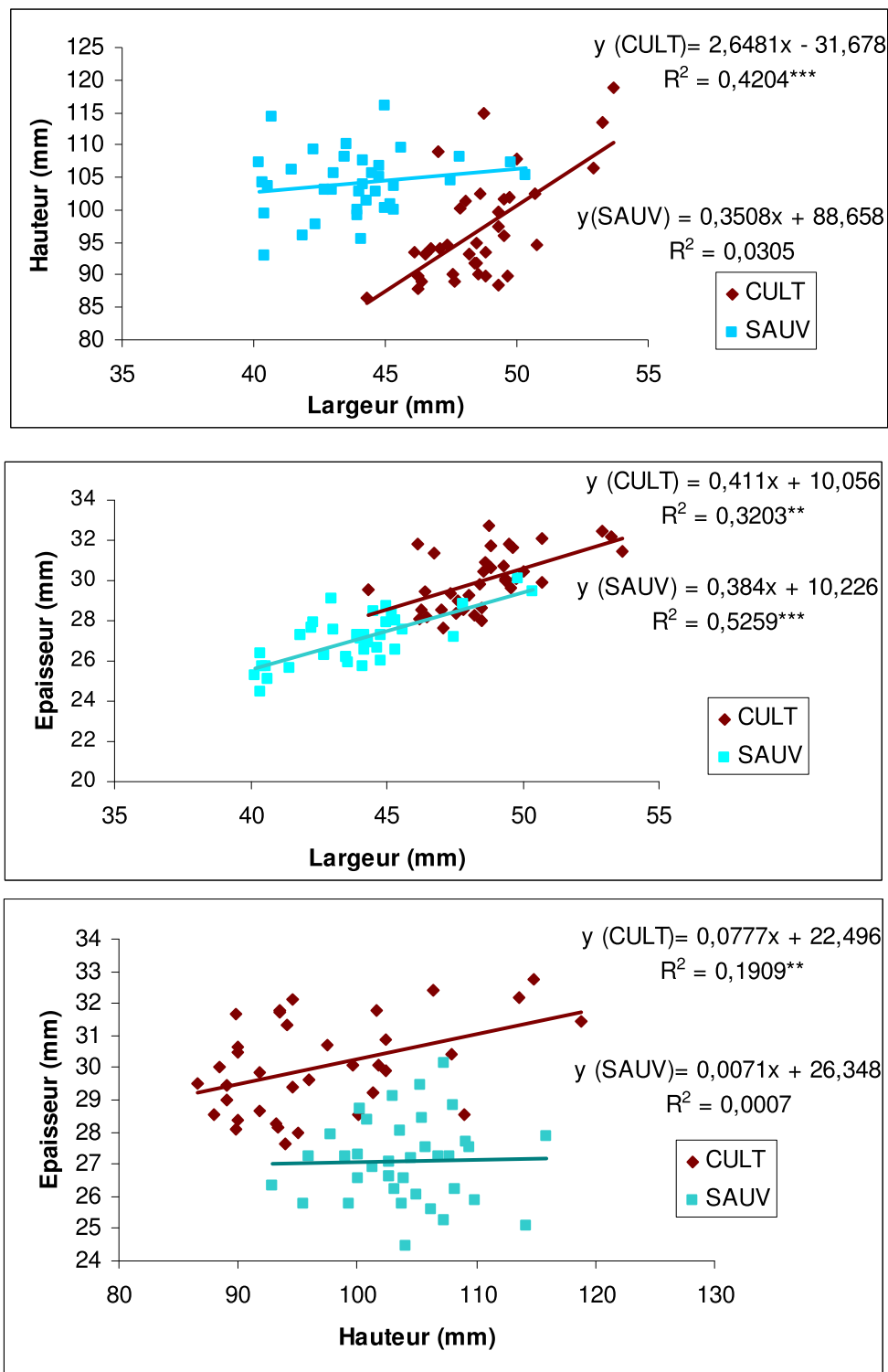


Figure III-4 : Régressions linéaires entre les différentes dimensions de la coquille (de haut en bas : hauteur vs. largeur, épaisseur vs. largeur, épaisseur vs. hauteur) chez les huîtres cultivées (en bleu) et chez les huîtres sauvages (en rose). Chaque point représente la valeur moyenne d'une dimension par date d'échantillonnage. Les équations des régressions sont indiquées, ainsi que le coefficient de corrélation et sa significativité (** = $p < 0,01$; *** = $p < 0,001$; ns = $p > 0,05$).

Pour une hauteur donnée, les coquilles des huîtres SAUV sont plus légères, moins épaisses et moins larges que celles des huîtres CULT. Les trois dimensions de la coquille sont corrélées entre elles chez les huîtres CULT, tandis que seules l'épaisseur et la largeur sont significativement corrélées chez les huîtres SAUV.

3.1 Croissance linéaire et pondérale des huîtres cultivées et des huîtres sauvages

3.1.1 Huîtres cultivées

Les histogrammes de fréquence des tailles (hauteurs des coquilles) des huîtres CULT (Figure III-5) ne montrent pas de croissance évidente au cours de la période d'échantillonnage, mais une composition en taille relativement homogène.

Les variations de la hauteur moyenne des coquilles indiquent une croissance linéaire conséquente de début juin (91 mm) à début octobre 2007 (118 mm) (Figure III-6). Le changement de lot en octobre (huîtres plus jeunes et provenant d'un autre site) a entraîné une chute de la taille moyenne qui, fin novembre, était retournée au niveau des valeurs observées en juin (90 mm). De novembre 2007 jusqu'à fin octobre 2008, la croissance a été extrêmement faible, inférieure à 10 mm en hauteur de coquille.

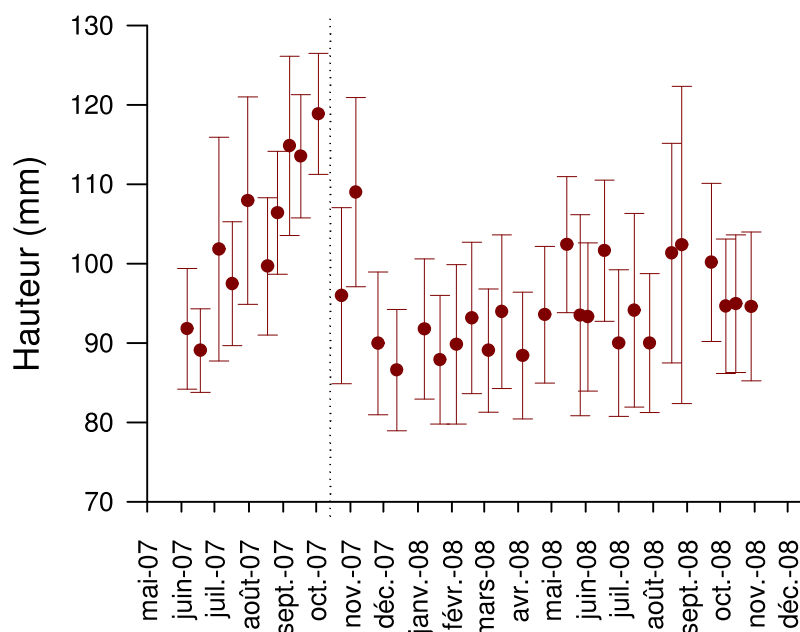
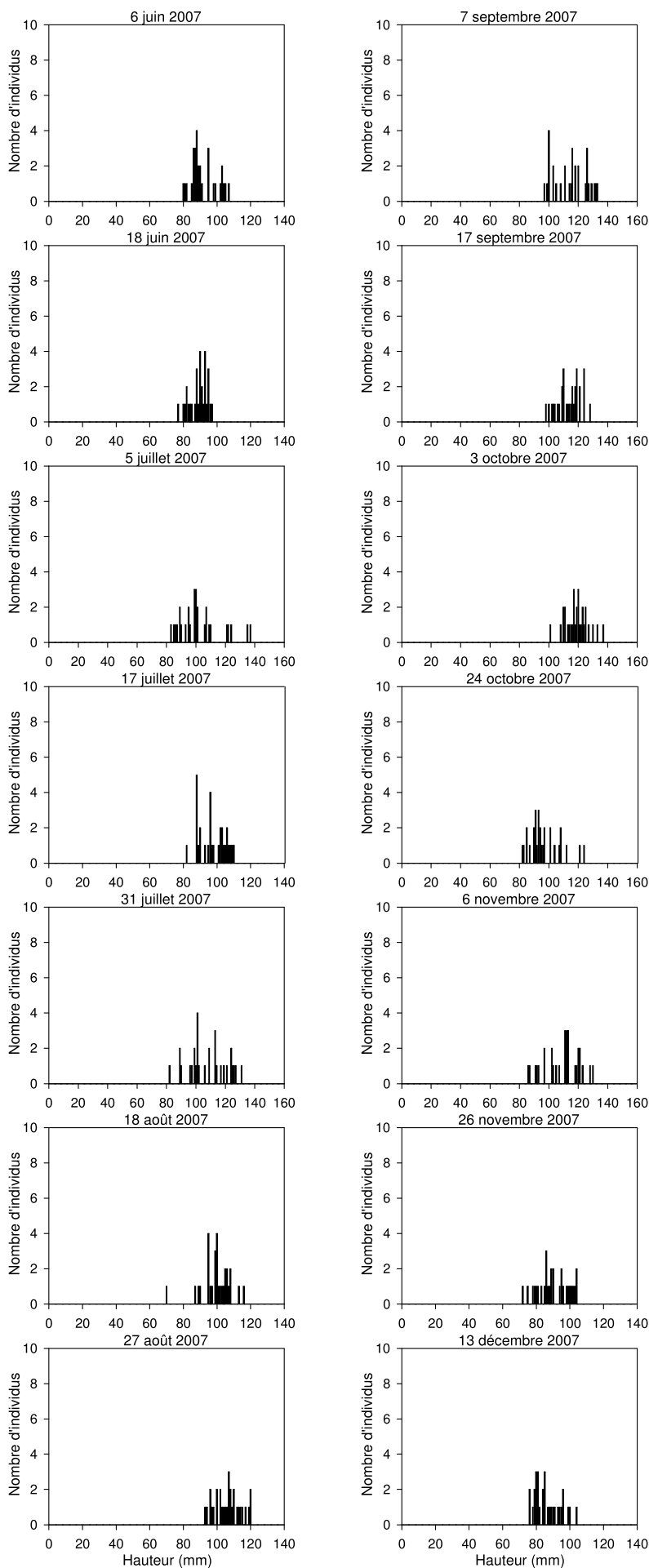


Figure III-6 : Croissance linéaire (hauteur moyenne de la coquille) des huîtres cultivées entre juin 2007 et octobre 2008. Les barres d'erreurs représentent les écart-types et la ligne en pointillés, le changement de lot en octobre 2007.



Figures III-5 (1/2) : Histogrammes de fréquence des tailles (hauteurs de coquille en mm) de la population d'huîtres cultivées (nombre d'individus = 30) entre juin 2007 et octobre 2008. Intervalle des classes de taille : 1 mm.

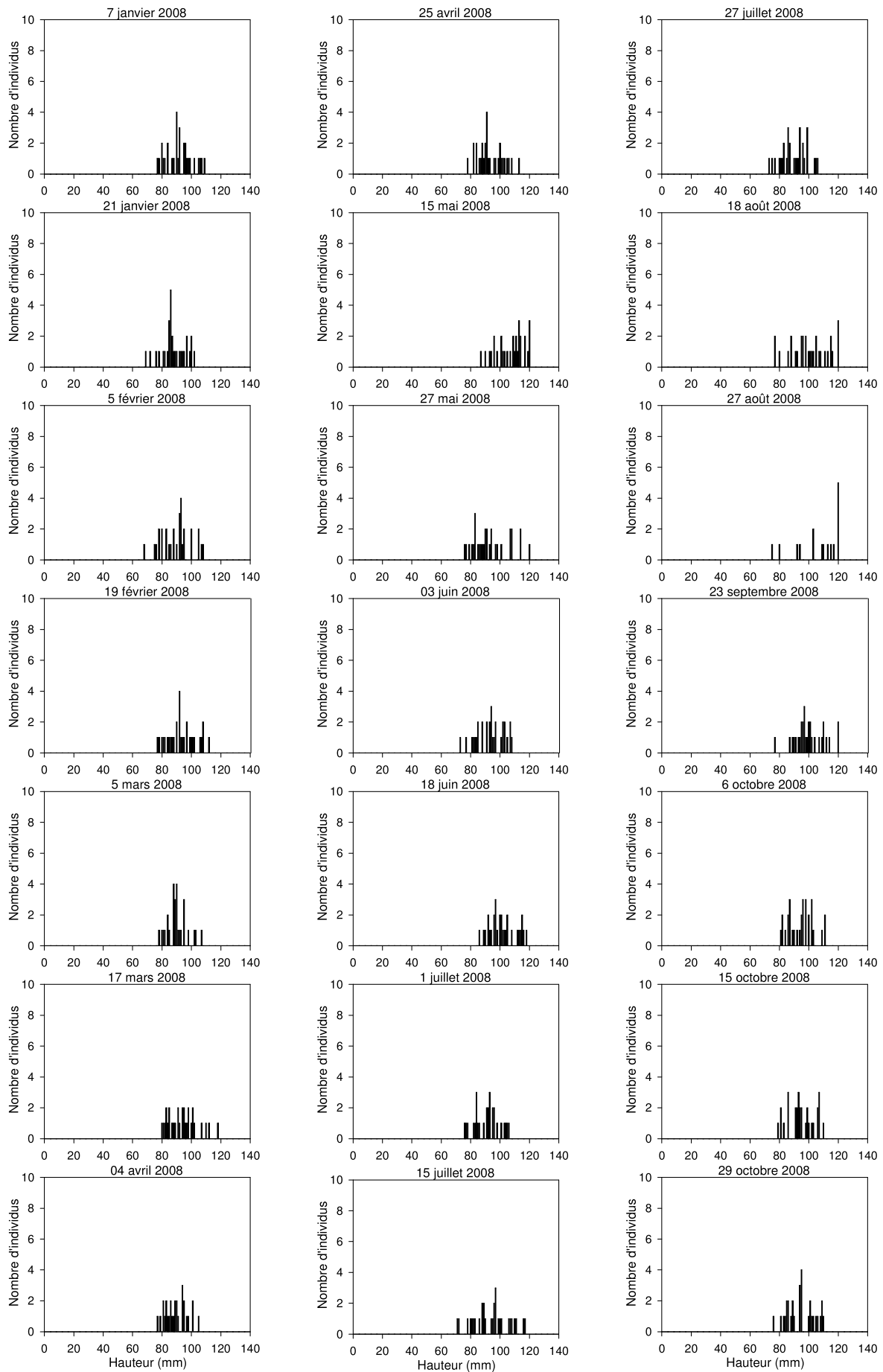


Figure III-5 (2/2)

Les variations du poids sec de chair des huîtres CULT ont suivi dans l'ensemble celles de la taille des coquilles, avec en particulier une croissance pondérale jusqu'au début de l'automne 2007 et une chute de poids lors du changement de lot en octobre 2007 (Figure III-7). Au cours de l'année 2008, la tendance globale a été celle d'un amaigrissement des huîtres cultivées.

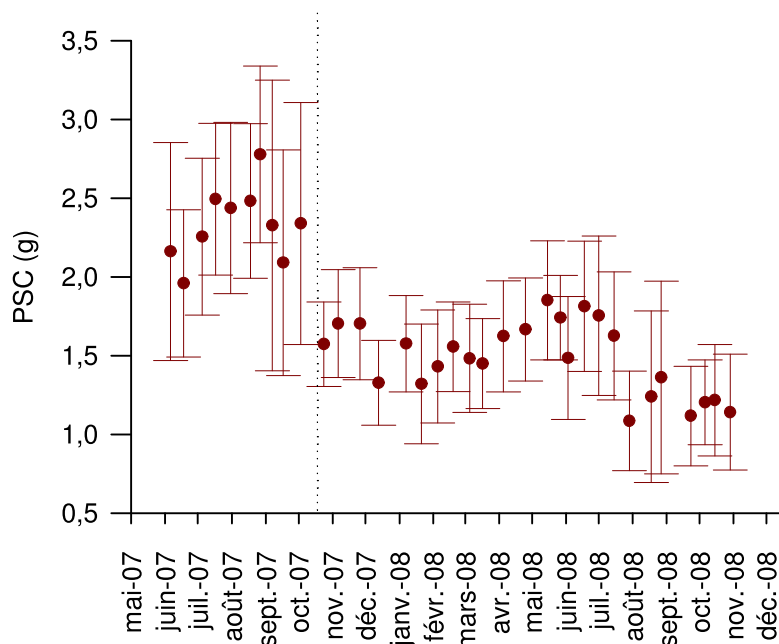


Figure III-7 : Croissance pondérale (poids sec de chair) des huîtres cultivées entre juin 2007 et octobre 2008. Les barres d'erreurs représentent les écart-types et la ligne en pointillés, le changement de lot en octobre 2007.

3.1.2 Huîtres sauvages

La structure en taille des huîtres SAUV (Figure III-8) était caractérisée par la présence constante (1) d'une forte abondance (maximale de mai à août 2007) de jeunes individus de taille < 40 mm (hauteur de coquille) et (2) d'individus sur un large spectre de taille étalé entre 40 et 160 mm, en plus faible abondance.

L'analyse de cohortes réalisée avec le logiciel FISAT® sur les huîtres SAUV n'a pas permis de délimiter clairement des cohortes ou classes d'âge, et de suivre une évolution logique de leur présence ou de leur taille, quel que fut l'intervalle de classe choisi (entre 1 et 5 mm).

Les huîtres SAUV présentent une structure en taille très hétérogène et centrée sur deux catégories de taille principales, tandis que les huîtres CULT ont une taille relativement homogène.

La croissance des huîtres CULT a été extrêmement faible en 2008, par rapport à l'année précédente. Pour la population SAUV, les paramètres de croissance n'ont pu être établis en raison de la complexité des histogrammes de fréquence des tailles.

3.2 Reproduction

3.2.1 Indice de condition

Chez les huîtres CULT, l'indice de condition (IC) a diminué à trois reprises en 2007 : d'abord légèrement en juin (entre le 6 juin et le 5 juillet) et fin juillet (entre le 17 et le 31), puis de manière abrupte entre le 16 août et le 17 septembre, passant alors de 88 à 57 (Figure III-9). Durant l'année 2008, l'IC a très peu augmenté, atteignant une valeur maximale de seulement 61 le 1^{er} juillet, suivie d'une chute à 43 le 29 juillet, la diminution de l'IC se poursuivant jusqu'à fin août (37).

La comparaison des deux années indique que :

- l'IC maximal (pré-ponte) a été notablement plus faible en 2008 ;
- l'IC minimal (post-ponte) a atteint des valeurs plus faibles en 2008 ;
- d'après les variations de l'IC, la ponte principale semble avoir été plus précoce en 2008 (juillet) qu'en 2007 (mi août – mi septembre) ;
- l'effort de reproduction a été moins important en 2008 ($\Delta IC = 24$) qu'en 2007 ($\Delta IC = 37$). Ces valeurs sont à rapprocher de la perte de poids sec associée aux pontes, qui a été de 39% en 2008 contre 46% en 2007 (Figure III-3, E).

L'IC des huîtres SAUV a présenté, en 2007, deux diminutions successives, assez bien marquées : l'une entre le 18 juin (81) et le 17 juillet (54), l'autre entre le 16 août (60) et le 7 septembre (42), soit simultanément aux huîtres CULT dans ce dernier cas.

En 2008, l'IC est resté relativement constant, avec des valeurs de 40 à 50. Une très légère décroissance ou stagnation de l'IC entre le 18 juin et le 1^{er} juillet peut traduire une faible ponte ; une diminution de l'IC un peu plus marquée entre le 29 juillet (49) et le 27 août (38) est interprétable comme un signe de ponte, dans un créneau superposable à celui observé chez les huîtres CULT.

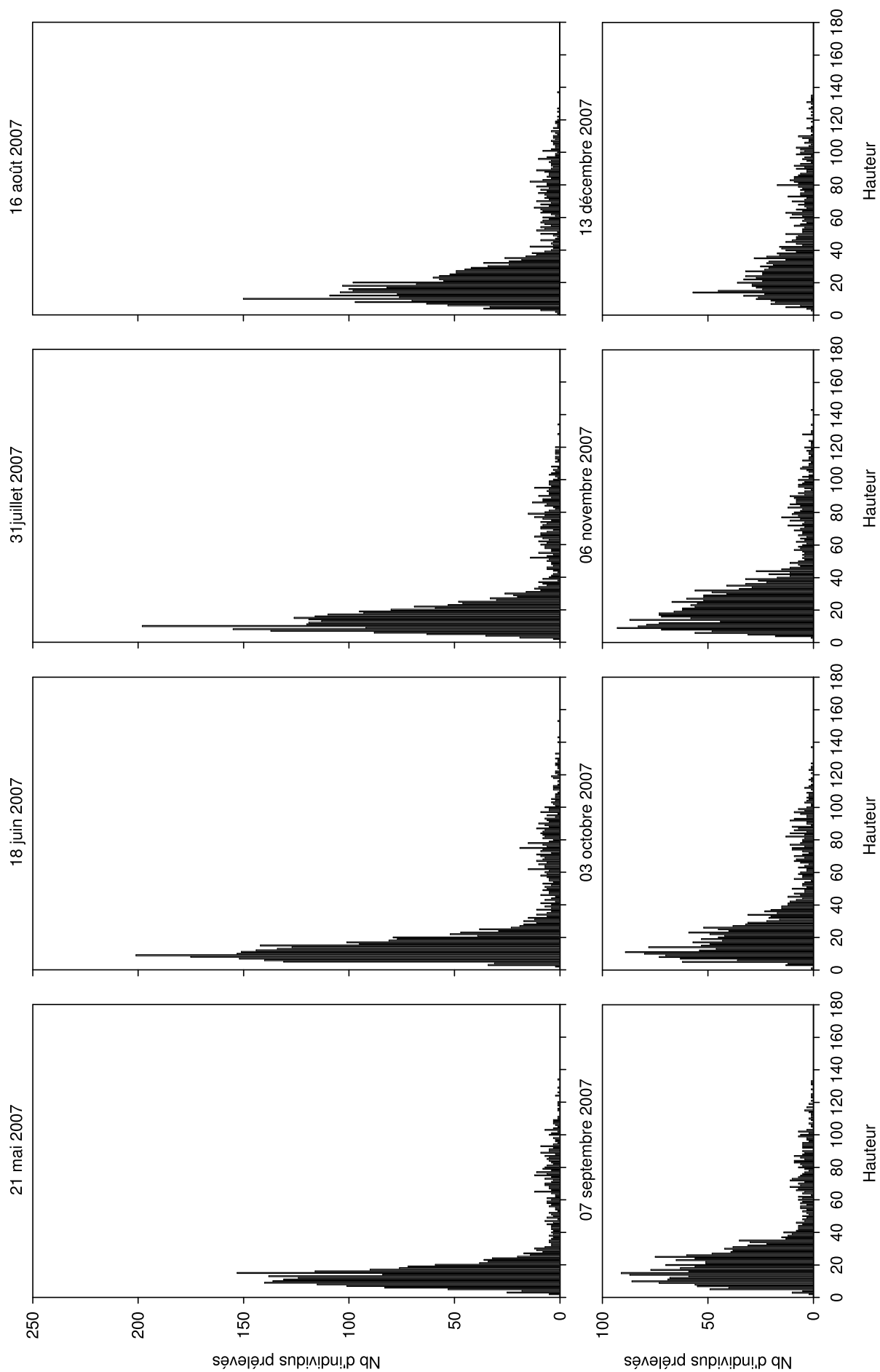
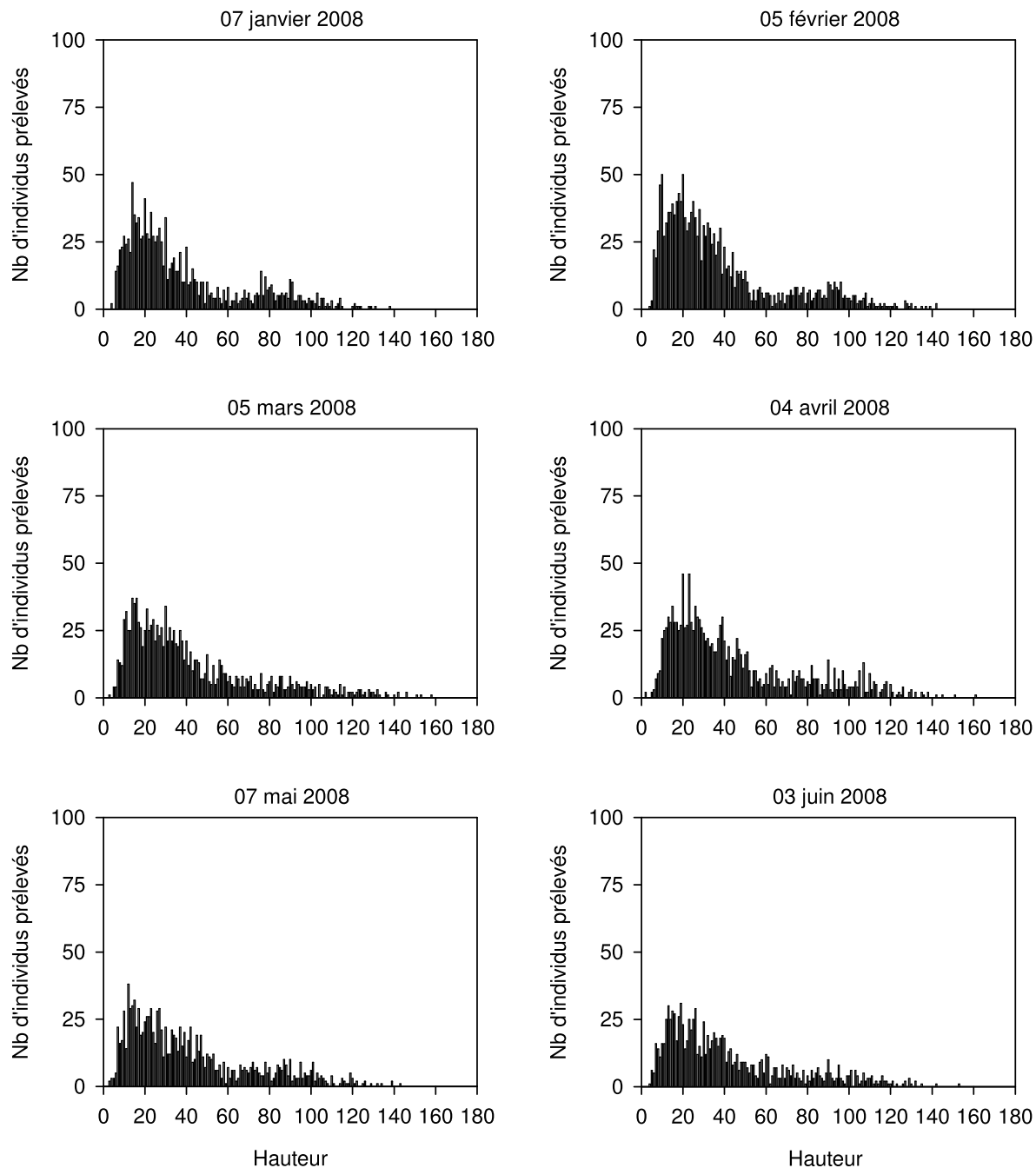


Figure III-8 (1/2)



Figures III-8 (2/2) : Histogrammes de fréquence des tailles (hauteurs de coquille en mm) de la population d'huîtres sauvages (nombre d'individus sur 5 x 0,04 m²) entre mai 2007 et juin 2008. Intervalle des classes de taille : 1 mm.

Hormis le fait que les périodes de ponte soient superposables en 2007 et 2008, la comparaison des deux années conduit, pour les huîtres SAUV, à des conclusions similaires à celles formulées pour les huîtres CULT :

- valeurs maximales et minimales de l'IC plus faibles en 2008 ;
- effort de reproduction moins important en 2008 ($\Delta IC = 11$) qu'en 2007 ($\Delta IC = 39$) (aux périodes de pontes identifiées).

Les huîtres SAUV montrent donc une évolution de l'IC relativement similaire à celle des huîtres CULT, mais avec des valeurs de l'IC plus faibles. Les tests de rangs signés de Wilcoxon ont également confirmé la **tendance générale des huîtres CULT à avoir un indice de condition supérieur aux huîtres SAUV** tout au long du suivi ($p < 0,001^{***}$). La différence d'IC date à date a été significative entre les deux populations pour la majorité des dates (Tableau III-2) ; les périodes où les huîtres CULT et SAUV ont un IC similaire sont concordantes en 2007 et 2008 et sont situées juste après les périodes définies comme des périodes de ponte (à partir de septembre en 2007 et dès juillet en 2008). A noter également une différence significative entre les deux populations dès mars en 2008 (initiation de la gamétogénèse).

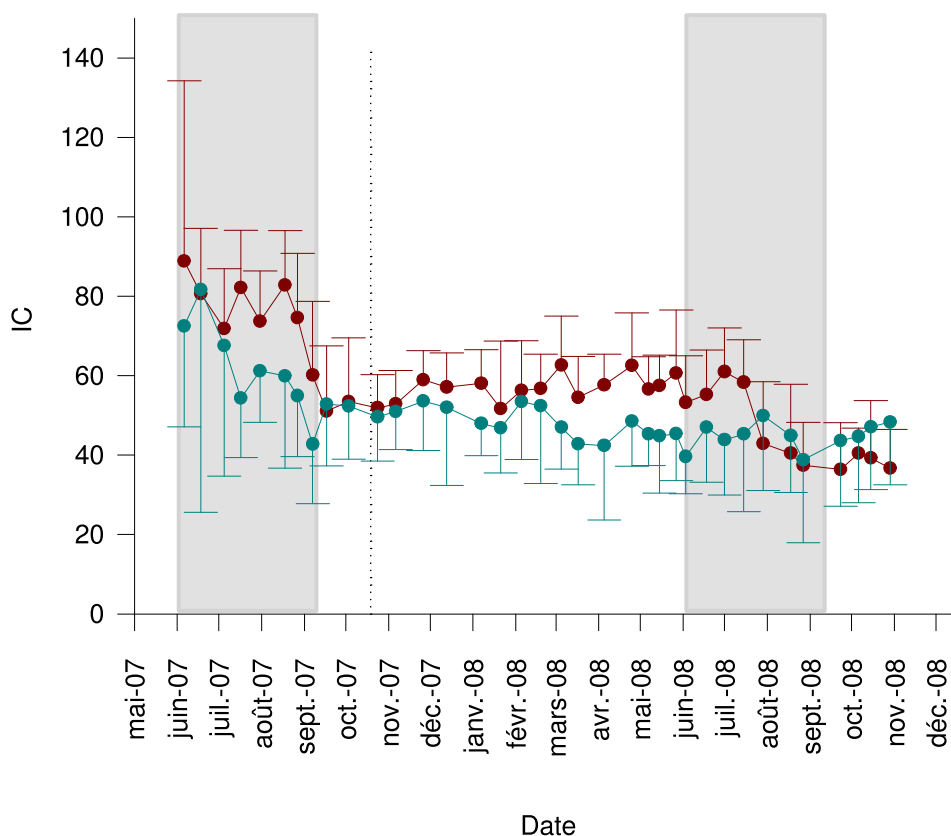


Figure III-9 : Variations de l'indice de condition de Lawrence et Scott (IC) chez les huîtres CULT (en rouge) et SAUV (en bleu) de taille équivalente entre juin 2007 et octobre 2008. Les barres verticales représentent un écart-type. Les zones grisées correspondent aux périodes de ponte habituelles dans le Bassin d'Arcachon (début juin – mi-septembre ; His, 1975). La ligne en pointillés signale le changement de lot d'huîtres cultivées en octobre 2007.

Tableau III-2 : Résultat des tests U de Mann-Whitney comparant l'indice de condition date à date entre huîtres cultivées et sauvages, corrigés par les tests de Bonferroni ($p = \alpha / \text{nombre de dates} (0,005/36) = 0,0013$) (* : significatifs ; ns : non significatif).

Date	Significativité	Date	Significativité	Date	Valeur de p
06.06.2007	ns	26.11.2008	ns	27.05.2008	*
18.06.2007	ns	10.12.2007	ns	03.06.2008	*
05.07.2007	ns	07.01.2008	*	18.06.2008	ns
17.07.2007	*	21.01.2008	ns	01.07.2008	*
31.07.2007	*	05.02.2008	ns	15.07.2008	*
16.08.2007	*	19.02.2008	ns	29.07.2008	ns
27.08.2007	*	05.03.2008	*	18.08.2008	ns
07.09.2007	*	17.03.2008	*	27.08.2008	ns
17.09.2007	ns	05.04.2008	*	23.09.2008	ns
03.10.2007	ns	25.04.2008	*	06.10.2008	ns
24.10.2007	ns	07.05.2008	*	15.10.2008	ns
06.11.2007	ns	15.05.2008	*	29.10.2008	*

3.2.2 Indice gonadique

L'indice gonadique (IG) permet de mettre en évidence l'extension de la gonade par rapport à la surface occupée par le manteau.

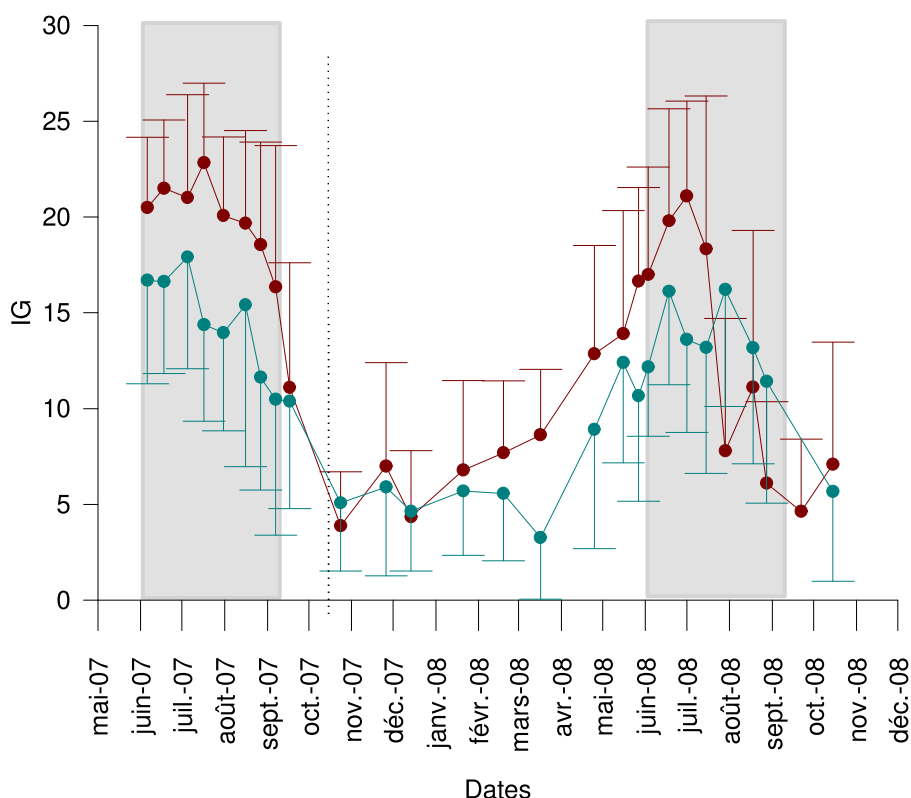


Figure III-10 : Variations de l'indice gonadique (IG) des huîtres CULT (en rouge) et SAUV (en bleu) de même taille (mêmes huîtres que pour les IC) entre juin 2007 et octobre 2008. Les barres verticales représentent un écart-type. Les zones grisées correspondent aux périodes de pontes habituelles dans le Bassin d'Arcachon (début juin – mi-septembre ; His, 1975). La ligne en pointillés signale le changement de lot d'huîtres cultivées fin octobre 2007.

Chez les huîtres CULT, l'IG a atteint, en 2007, sa valeur maximale le 17 juillet (occupation maximale de la gonade), après une légère décroissance durant la deuxième quinzaine de juin, et avant une chute marquée jusqu'en octobre (Figure III-10). Minimal en période hivernale (d'octobre 2007 à mars 2008), l'IG a augmenté à nouveau au printemps pour atteindre, en 2008, sa valeur maximale le 1^{er} juillet, à un niveau similaire à celui de 2007, soit une proportion de gonade de 20-25% ; l'indice a chuté fortement en juillet, décroissant ensuite lentement jusqu'à fin septembre. Une légère remontée de l'IG fin août 2008 pourrait signifier une rematuration des gonades de certains individus ou une maturation plus tardive de certaines huîtres.

Chez les huîtres SAUV, l'IG a été généralement inférieur aux valeurs atteintes par les huîtres CULT, mais a globalement suivi les mêmes tendances que ces dernières. Une légère précocité des maxima par rapport aux huîtres CULT a cependant été observée (5 juillet 2007 et 18 juin 2008). Par ailleurs, les chutes de l'indice ont été moins tranchées chez les huîtres SAUV et se sont produites chaque année en deux épisodes successifs. En période hivernale (janvier-février), les valeurs moyennes de l'IG étaient similaires entre les huîtres CULT et SAUV.

Les tests U de Mann-Whitney et de Kruskal-Wallis ont respectivement permis de mettre en évidence que les facteurs « origine » (CULT ou SAUV) ($p < 0,05$) et « date » ($p < 0,05$) ont un effet significatif sur l'IG. Des tests de rangs signés de Wilcoxon ont montré que **l'IG des huîtres CULT était significativement supérieur à celui des huîtres SAUV** tout au long de la période d'étude ($p < 0,05$).

3.2.3 Sex ratio

La quantité de mâles et de femelles diffère en fonction des populations considérées. En raison d'un nombre d'individus échantillonnés relativement faible, ces observations resteront cependant surtout qualitatives.

Lorsque la maturation des gonades permettait la distinction du sexe, les femelles étaient dominantes chez les organismes CULT (Figure III-11, A). Les mâles représentaient des proportions inférieures à 40% en 2007 et 2008. La quantité d'hermaphrodites a été importante au début de la distinction des sexes en 2008.

Les huîtres SAUV « moyennes » (de taille similaire à celle des huîtres CULT) avaient un sex ratio un peu plus équilibré (proportion de mâles supérieure) que les huîtres CULT (Figure III-11, B). Le taux d'hermaphrodisme a été plus faible que chez ces dernières, mais avec une présence étalée sur toute la période de reproduction en 2008.

Aucun hermaphrodisme n'a été enregistré chez les huîtres SAUV « grandes » et « petites ». La proportion de mâles a été nettement plus importante chez les huîtres SAUV

« petites », atteignant parfois jusqu'à 100% des individus (Figure III-11, D). A l'inverse, les femelles étaient dominantes chez les « grandes » huîtres SAUV (Figure III-11, C).

Des diminutions de la proportion d'individus sexués (soit des augmentations de la proportion d'individus indifférenciés) ont été observées :

- chez les huîtres CULT : de mi-août à fin septembre 2007, et à partir de début juillet 2008 ;
- chez les huîtres SAUV « moyennes » : de mi-août à fin septembre 2007, et en juin et à partir de mi-juillet 2008 ;
- chez les huîtres SAUV « grandes » : en septembre-octobre 2007, et à partir de mi-juillet 2008 ;
- chez les huîtres SAUV « petites » : en septembre-octobre 2007, et pas avant septembre en 2008.

De telles diminutions traduisent des pontes. Dans les deux premiers cas (huîtres CULT et SAUV « moyennes »), elles sont en concordance avec les périodes de ponte déterminées par la chute de l'IC chez les huîtres CULT et SAUV. La diminution du nombre d'organismes sexués a été plus abrupte en 2007 qu'en 2008 chez les huîtres CULT et SAUV « moyennes ». Ce phénomène n'est pas apparent sur les deux autres catégories d'huîtres SAUV, probablement en raison d'un nombre plus faible d'animaux analysés. La détermination des sexes perdure jusqu'à octobre en 2007, tandis qu'en 2008, ils ne sont plus discernables fin août.

D'après le suivi de l'indice de condition (IC), l'effort de reproduction aurait été plus important en 2007 qu'en 2008, et la ponte principale retardée en 2007 (fin août) par comparaison à 2008 (mi-juillet). L'indice gonadique (IG) montre des efforts de reproduction similaires entre 2007 et 2008 et confirme un retard de ponte en 2007. Les huîtres CULT atteignent des valeurs plus importantes de l'IC et de l'IG que les huîtres SAUV, indiquant un effort de reproduction plus intense chez les premières.

Le sex ratio indique une prédominance des mâles chez les huîtres SAUV < 110 mm, et inversement chez les SAUV de plus grande taille et chez les huîtres CULT.

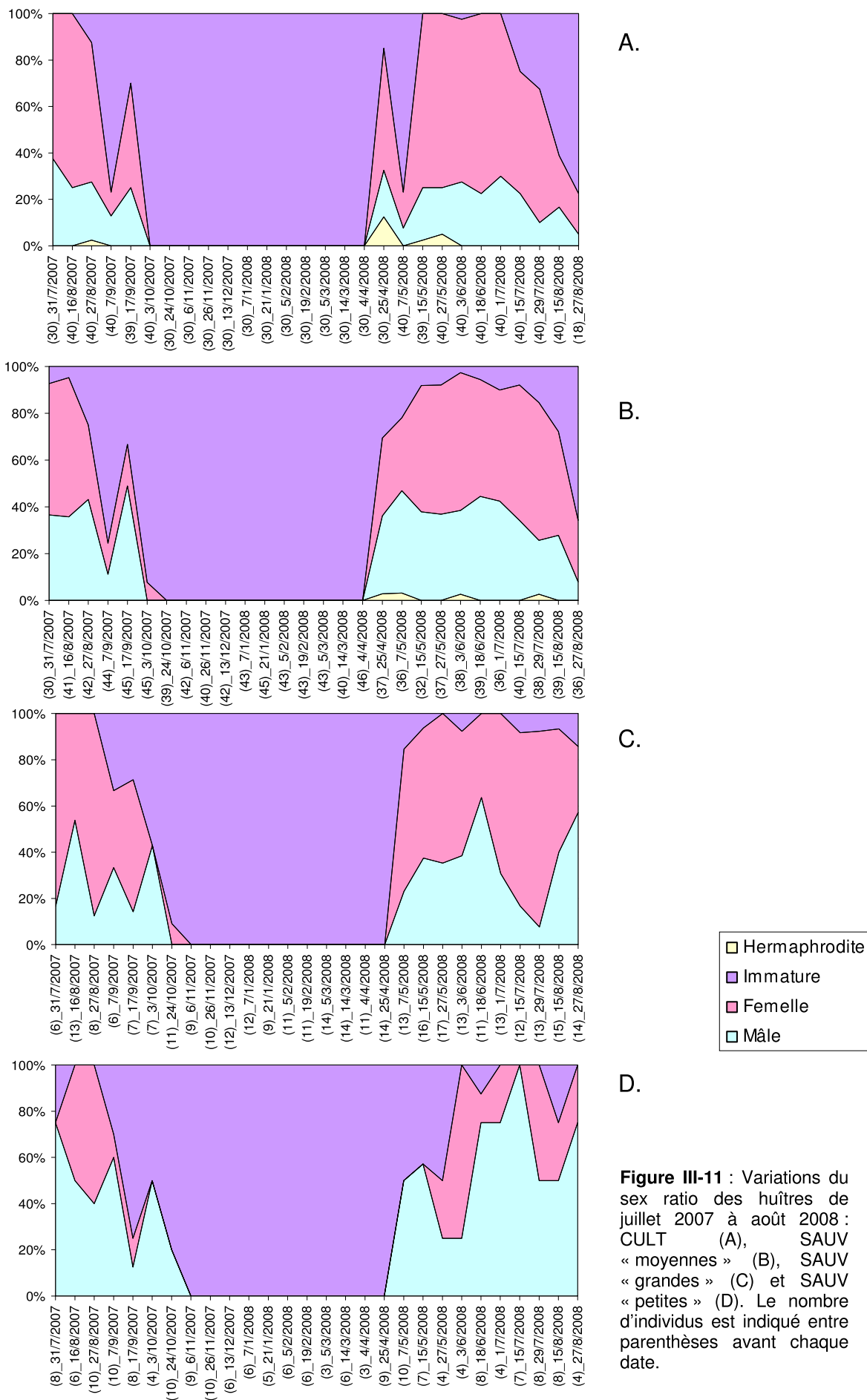


Figure III-11 : Variations du sex ratio des huîtres de juillet 2007 à août 2008 : CULT (A), SAUV « moyennes » (B), SAUV « grandes » (C) et SAUV « petites » (D). Le nombre d'individus est indiqué entre parenthèses avant chaque date.

3.3 Composition biochimique

La variation de la composition glucidique des huîtres (en % du poids de chair sec) a montré une nette tendance saisonnière dans tous les lots, quelle que soit la taille des organismes (Figure III-12, A à D). Durant les deux années 2007 et 2008, les teneurs minimales (< 5%) ont été observées à la même période (juillet). A partir d'octobre 2007, l'accumulation des glucides a été progressive jusqu'à un maximum en mai 2008. Les huîtres SAUV « petites » ont cependant eu un signal moins net et un niveau d'accumulation légèrement inférieur aux autres catégories de tailles analysées. A noter également, chez les huîtres CULT, un pic de glucides en période hivernale (janvier 2008).

Exprimée en poids, la teneur en glucides s'avère moins importante chez les « petites » huîtres SAUV que dans les autres groupes de taille ; cette teneur augmente chez les huîtres SAUV « moyennes » et chez les huîtres CULT et SAUV « grandes », ces deux derniers lots étant très proches (Figure III-14, A).

Les lipides totaux des huîtres, exprimés en % du poids sec, varient de façon erratique sur l'ensemble des lots étudiés au cours de l'année (Figure III-12, E à H). Ramené en quantité par huître (g), trois périodes d'accumulations lipidiques se distinguent : (1) entre juin et fin septembre 2007, (2) en février 2008, et (3) entre juin et mi-juillet 2008 (Figure III-14, B). Les lipides augmentent simultanément dans toutes les populations, mais avec des quantités différentes en fonction des origines (maximum chez les huîtres CULT) et des tailles (minimum chez les petites huîtres SAUV). Ils chutent brutalement juste après les maxima atteints en période estivale.

Les variations de la teneur en protéines sont similaires entre les différents lots d'huîtres (Figure III-13 et III-14). La quantité de protéines ne montre pas de saisonnalité marquée, bien que de faibles valeurs aient été mesurées entre octobre 2007 et janvier 2008.

Le changement de lot en octobre 2007 ne semble pas avoir eu d'incidence sur les paramètres biochimiques des huîtres CULT, aucune rupture dans les courbes n'ayant été observée.

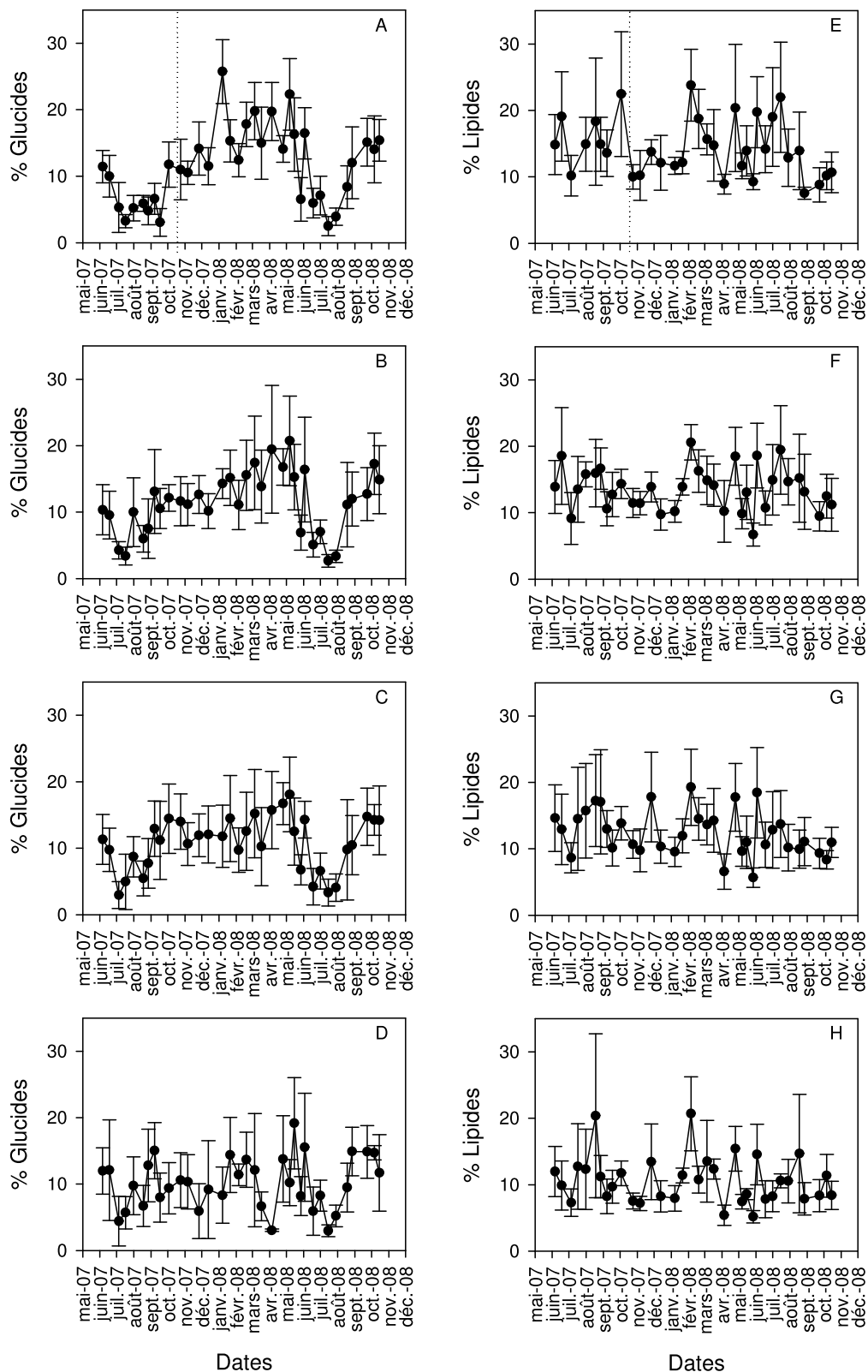


Figure III-12 : Variations de la composition glucidique (à gauche) et lipidique (à droite) (en % du poids de chair sec) des huîtres CULT (A et E), grandes SAUV (B et F), moyennes SAUV (C et G) et petites SAUV (D et H) entre juin 2007 et octobre 2008. La ligne en pointillés signale le changement de lot d'huîtres cultivées en octobre 2007.

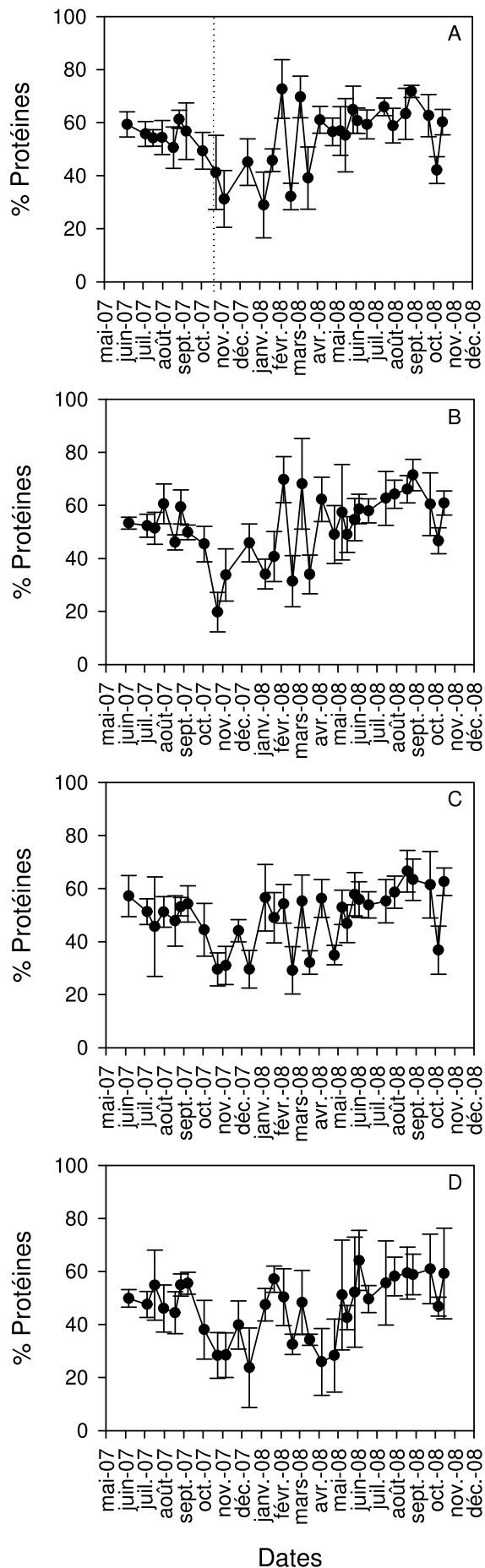


Figure III-13 : Variations de la composition protéique (en % du poids de chair sec) des huîtres CULT (A), grandes SAUV (B), moyennes SAUV (C) et petites SAUV (D) entre juin 2007 et octobre 2008. La ligne en pointillés signale le changement de lot d'huîtres cultivées en octobre 2007.

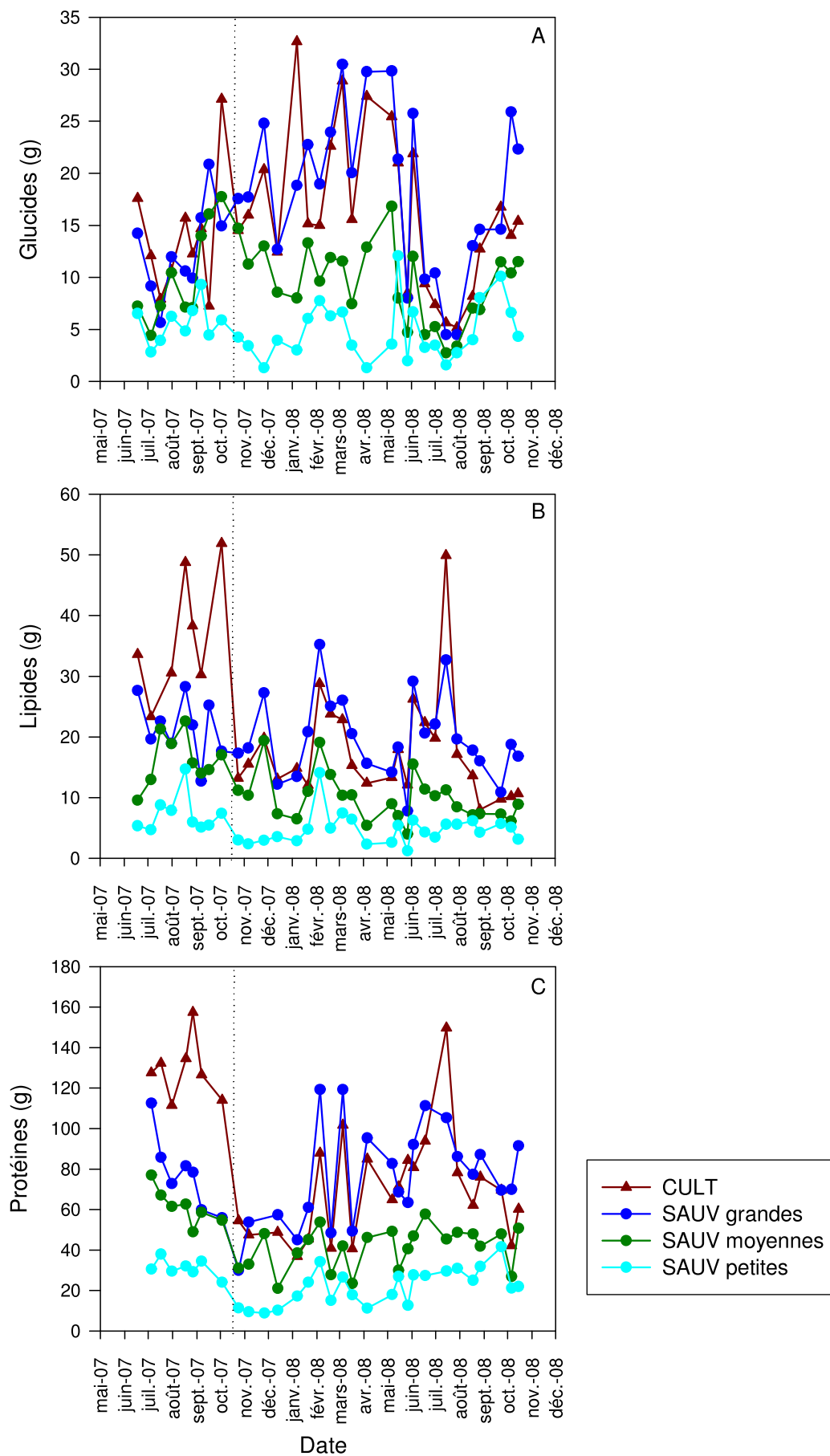


Figure III-14 : Variations de la quantité moyenne de glucides (A), lipides (B) et protéines (C) dans les différentes populations d'huîtres entre juin 2007 et octobre 2008. La ligne en pointillés signale le changement de lot d'huîtres cultivées en octobre 2007.

Tableau III- 3: Résultats des comparaisons de la composition biochimique des différents lots d'huîtres par une ANOVA non paramétrique de Kruskal-Wallis et un test de rangs signés sur l'ensemble des données entre juin 2007 et octobre 2008 (***) = $p < 0,001$; n.s. : non significatif).

Paramètre biochimique	Origine		Huîtres sauvages		
			Moyennes	Grandes	Petites
% lipides <0,001***	Cultivées		n.s.	n.s.	<0,001***
	Sauvages	Moyennes		0,107	<0,001***
		Grandes			<0,001***
% glucides p = 0,070	Cultivées		n.s.	n.s.	0,812
	Sauvages	Moyennes		n.s.	0,615
		Grandes			0,048*
% protéines P <0,001***	Cultivées		n.s.	<0,001***	<0,001***
	Sauvages	Moyennes		<0,001***	<0,001***
		Grandes			n.s.

Les analyses de Kruskal-Wallis (Tableau III-3) permettent d'évaluer la différence entre les lots sans tenir compte des dates et donc en intégrant la variabilité saisonnière. Pour l'ensemble des paramètres biochimiques considérés, un **effet lot** est apparu ($p < 0,001$ ***). Les huîtres CULT et « moyennes » SAUV n'ont montré aucune différence significative dans leur composition biochimique. Les « petites » SAUV ont eu une teneur différente des autres lots ; par contre, elles ne se sont différenciées que des « grandes » huîtres SAUV pour le % de glucides. Les « grandes » et « petites » huîtres SAUV se sont distinguées également dans la teneur protéique par comparaison aux huîtres « moyennes » SAUV et CULT, mais n'étaient pas différentes entre elles pour le % de protéines.

Les lipides et glucides ont un schéma saisonnier qui est retrouvé dans l'ensemble des populations et dans les différentes gammes de taille. Les glucides ont une saisonnalité marquée avec une reprise dès fin septembre 2007 et une progression importante jusqu'à une chute conséquente et simultanée à l'augmentation des lipides en 2008, peu avant l'été. Malgré quelques exceptions, les teneurs en lipides sont maximales en période estivale ; ils chutent mi-juillet en 2008 et fin septembre en 2007.

L'évolution des protéines est assez aléatoire.

3.4 Mise en relation des indices de condition et gonadique et des paramètres physiologiques et biochimiques

Une corrélation significative existe entre les populations d'huîtres CULT et SAUV pour l'IC et l'IG, et entre IC et IG pour chaque population (Tableau III-4, Figure III-15). L'indice gonadique IG développé ici suit donc la même dynamique temporelle que l'indice de condition IC, lui conférant ainsi toute sa validité.

Seul le taux moyen de glucides est corrélé (négativement) à l'IG pour les deux populations CULT et SAUV et est donc marqueur de la gamétogénèse. En revanche, le taux de glucides n'est pas corrélé avec l'évolution des IC ; il semble donc que la prise en compte du poids dans l'IC masque la similarité entre l'évolution générale des glucides et l'évolution de la gamétogénèse. Les teneurs en lipides sont, par ailleurs, corrélées à l'IC et à l'IG chez les huîtres CULT, mais pas chez les huîtres SAUV. Enfin, aucune corrélation n'est mise en évidence en ce qui concerne les teneurs en protéines.

Tableau III-4 : Corrélations (R^2 de Spearman) entre indice gonadique (IG), indice de condition (IC), teneurs en lipides, en glucides et en protéines chez les huîtres sauvages (en bleu), chez les huîtres cultivées (en orange) et entre huîtres sauvages et huîtres cultivées (en jaune) (* : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$; ns : non significatif).

R ²	IG	IC	Lipides	Glucides	Protéines
IG	0,614***	0,578***	0,264*	(-)0,318*	ns
IC	0,197*	0,550***	0,219*	ns	ns
Lipides	ns	ns	ns	ns	ns
Glucides	(-)0,476**	ns	ns	ns	ns
Protéines	ns	ns	ns	ns	ns

Les indices de condition et gonadique sont corrélés entre eux. L'IG est corrélé négativement avec les glucides et positivement avec les lipides, traduisant l'impact ou une évolution parallèle de ces paramètres avec la surface d'occupation de la gonade.

3.5 Parasitisme

L'Indice Polydora était compris entre 0,1 et 0,4 pour les organismes SAUV et CULT (Figure III-16, A). Les courbes sont assez aléatoires et un effet, saisonnier ou de lot, est difficile à discerner.

Le parasitisme par *Ostracoblabe implexa* atteignait de 0 à 20% des huîtres, et était réparti de manière sensiblement égale entre huîtres SAUV et CULT (Figure III-16, B).

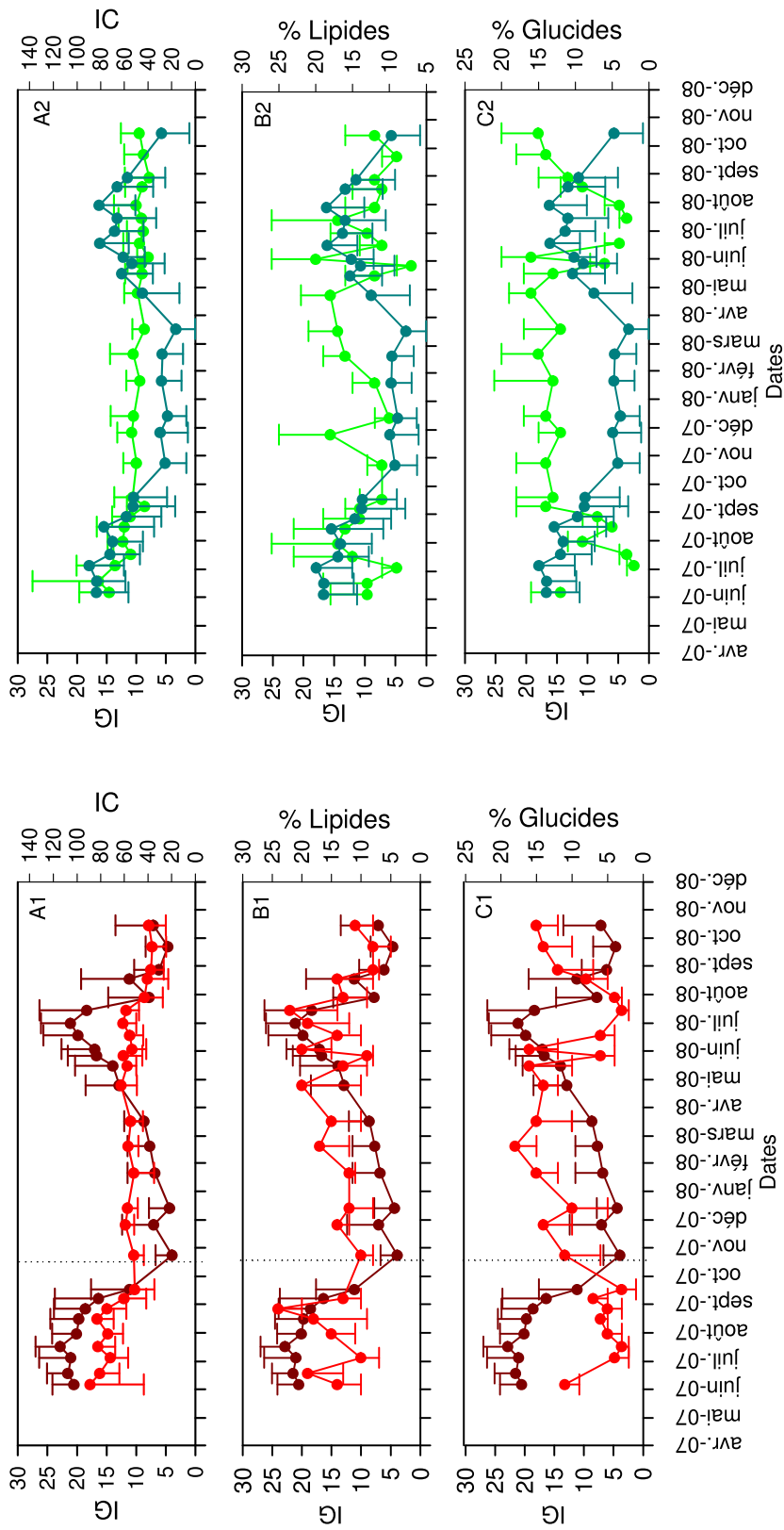


Figure III-15 : Variations de l'indice de condition IC (A), des teneurs en lipides (B) et en glucides (C) en fonction de l'indice gonadique IG chez les huîtres cultivées (1, en brun) et les huîtres sauvages (2, en vert foncé). Les barres verticales correspondent à un écart-type. La ligne en pointillés signale le changement de lot d'huîtres cultivées en octobre 2007.

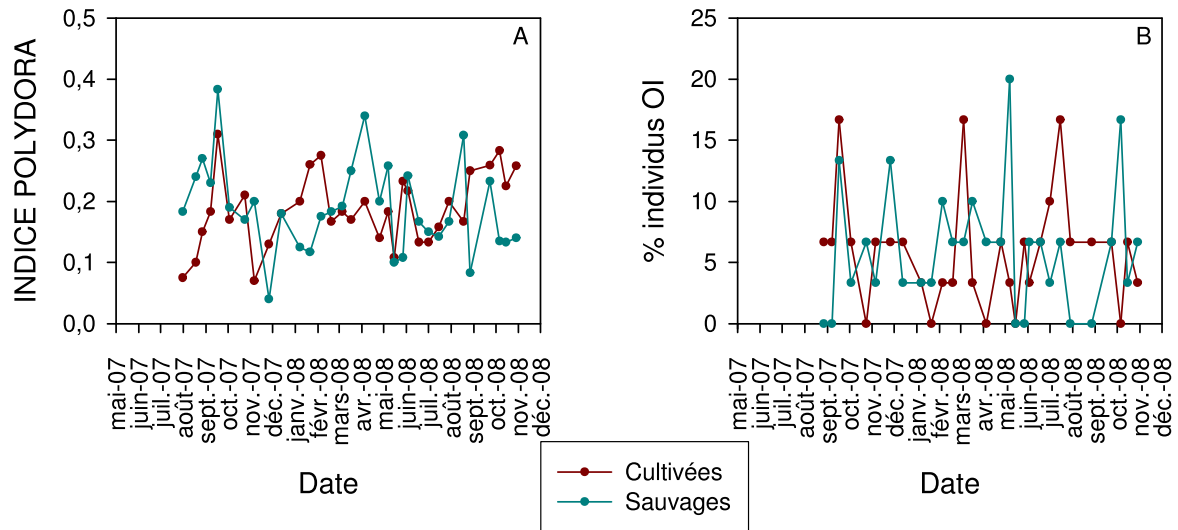


Figure III-16 : Variations de l'Indice Polydora (A) et du pourcentage d'huîtres montrant une maladie liée au parasite *Ostracoblabe implexa* (B) chez les huîtres cultivées (en marron) et sauvages (en bleu) entre août 2007 et octobre 2008.

Le nombre d'individus parasités ne semble pas évoluer en fonction de la saison et ne touche pas particulièrement une des deux populations.

4. Discussion

4.1 Densité et biomasse

Contrairement aux huîtres cultivées, protégées dans les poches ostréicoles, les récifs d'huîtres sauvages ont une densité variable au cours du temps. Seule une mortalité naturelle peut modifier la densité de population des huîtres de culture et elle a été ici de faible amplitude. Les processus de recrutement influencent fortement la densité d'huîtres au sein du récif, les larves d'huîtres se fixant préférentiellement sur leurs congénères (Diederich, 2005) ; leur fixation est favorisée par l'architecture spatiale du récif (Underwood et Anderson, 1994; Soniat *et al.*, 2004) et dépend aussi des espèces résidentes associées (Barnes *et al.*, 2010). Une bonne année de recrutement entraîne donc l'adjonction à une période donnée d'une nouvelle biomasse constituée par des juvéniles et conduit à l'augmentation du nombre d'individus. La variabilité annuelle de la reproduction et du recrutement, y compris la survie des juvéniles (naissain), conditionne donc la structure de taille de la population, le nombre d'individus et la biomasse dans les récifs naturels (Bahr, 1976 ; Dame, 1976). Dans la présente étude, les densités de la population d'huîtres sauvages ont globalement diminué jusqu'en décembre 2007. Entre juin 2007 et juin 2008, la densité est ainsi passée de 15.10^3 à 5.10^3 ind.m⁻². La mortalité naturelle peut être la cause de cette diminution. Une autre explication possible est l'érosion naturelle du récif ; des observations sur le site ont en effet montré que, sous l'effet de tempêtes ou d'épisodes de vent intense et de forte houle, des blocs d'huîtres ont souvent été détachés des récifs et dispersés par les courants, entraînant ainsi une diminution de la densité d'huîtres dans les récifs. La quantité d'individus dans les récifs naturels est cependant très variable en fonction des sites et de la forme des récifs. En effet, dans d'autres sites du Bassin d'Arcachon, des densités plus faibles qu'aux Hosses ont été estimées par de Montaudouin *et al.* en 2002 (356 à 2576 ind.m⁻²) et par B. Gouillieux (IFREMER Arcachon, comm. pers.) en août 2010 (1300 à 1655 ind.m⁻²). Des densités plus faibles ont été également signalées dans les récifs de substrats durs de *C. gigas* en Mer du Nord par Nehls et Buttger (2007 : 1460 ind.m⁻²) et de *C. virginica* en Caroline du Nord par Dame (1976 : 1000 à 4400 ind.m⁻²). En Rade de Brest, Lejart (2009) a noté entre 28 et 687 ind.m⁻² de *C. gigas*.

La biomasse d'huîtres sauvages représente en général sur le site des Hosses près de deux fois la biomasse des huîtres en élevage par unité de surface. Elles ont toutes les deux tendance à diminuer dans le temps. Le changement de lot en octobre 2007 peut expliquer la diminution de biomasse des huîtres cultivées, les nouveaux individus mis en place ayant été plus jeunes et donc de poids plus faible ; cependant, aucun gain de

biomasse n'a été observé au cours de la suite de l'échantillonnage. En Baie de Bourgneuf, les biomasses d'huîtres sauvages ont été estimées à 55 kg.m⁻² en poids frais total (Cognie *et al.*, 2006). Dans notre étude, le poids frais total d'huîtres dans les récifs a été évalué à quelques occasions et représentait une biomasse plus importante, pouvant atteindre jusqu'à 80 kg.m⁻². Dans un autre site du Bassin d'Arcachon, de Montaudouin *et al.* (2002) ont estimé la biomasse d'huîtres dans les récifs à 33 kg.m⁻², valeur qui correspond à des suivis en cours estimant la biomasse d'huîtres en récif à 40 kg.m⁻² (B. Gouillieux, IFREMER Arcachon, comm. pers.). Dans l'estuaire de l'Escaut et en Mer des Wadden, les biomasses de récifs intertidaux ont été estimées entre 30 et 50 kg.m⁻² en fonction des localisations (Nehls et Buttger, 2007).

4.2 Croissance

Le défaut de croissance en taille des huîtres cultivées, mis en évidence sur notre site d'étude en 2008, a également été constaté dans d'autres études sur les huîtres d'Arcachon durant cette même année pour des huîtres âgées de 18 mois (suivi Velyger d'IFREMER www.ifremer.fr/velyger, et Magalie Baudrimont, UMR EPOC, comm. pers.). Ces défauts de croissance n'ont pas été rapportés dans d'autres bassins ostréicoles (Marennes-Oléron, Rade de Brest). Durant les années 1985 à 1988, Maurer (1989) avait estimé une croissance moyenne de 35 mm entre mars et octobre pour des huîtres de 18 mois, présentant une taille initiale de 62 à 80 mm. En 2008, la croissance aux Hosses a été estimée à environ 10 mm seulement, pour une taille initiale de 95 mm (pour le nouveau lot) et des huîtres de 30 mois environ. Même si la croissance est moins rapide pour des huîtres plus âgées, un plus fort taux de croissance que celui mesuré était attendu. Le poids de coquille a, par ailleurs, augmenté très faiblement (de l'ordre de 15 g), ce qui confirme une faible croissance linéaire. Peu d'études sont réalisées sur des huîtres de plus de deux ans d'âge et la forte hétérogénéité spatiale de la croissance intra- et inter-baies (Maurer, 1989 ; Magalie Baudrimont, comm. pers.), due à des durées d'immersion ou des apports trophiques différents, ne permet pas de comparer directement ces défauts de croissance. Cependant, ces problèmes de croissance ont été mis en évidence et confirmés par le modèle DEB en 2008 et 2009 dans le Bassin d'Arcachon (De Kermoisan, 2010).

La croissance de l'huître dépend de la quantité de ressource alimentaire dans le milieu qui doit être excédentaire au coût métabolique de base (Deslous-Paoli, 1982 ; Deslous-Paoli *et al.*, 1982a). En effet, la croissance pondérale est le résultat d'un bilan positif entre les besoins énergétiques et la quantité d'énergie consommée par les individus qui sont sous l'influence de nombreux facteurs exogènes ou endogènes (Deslous-Paoli et Héral, 1988 ; Maurer, 1989). Dans notre étude, le poids sec de chair des individus était plus faible

fin 2008 que lors de la mise en place du nouveau lot en octobre 2007, indiquant que le défaut de croissance observé n'a pas atteint seulement la coquille, mais également la masse viscérale. L'absence ou la faiblesse de croissance coquillière et pondérale laisse supposer une quantité de nourriture trop faible pour assurer à la fois croissance et reproduction en période printanière. Des périodes de ralentissement de croissance ont été observées à Marennes-Oléron (Berthomé et Fernandez-Castro, 1980 ; Héral *et al.*, 1989) et attribuées à une trop forte biomasse d'huîtres, responsable d'un dépassement de la capacité trophique du système.

En ce qui concerne la population d'huîtres sauvages des Hosses, la décomposition des histogrammes de fréquence des tailles n'a pas permis d'identifier des cohortes successives de naissain et de déterminer les paramètres de croissance des juvéniles et des adultes. La hauteur maximale de coquille relevée dans notre site a été de 161 mm, ce qui laisse supposer pour les individus de cette taille un âge d'au moins 4 ans (âge avancé pour les récifs de cette zone par les ostréiculteurs). Toutefois, il est frappant de constater qu'il n'existe aucune donnée dans la littérature sur le taux de croissance des huîtres en récifs. A notre connaissance, seuls Bahr (1976) et Dame (1976), chez *Crassostrea virginica*, ont figuré des histogrammes de taille pour des populations de récifs naturels et, comme dans notre cas, il leur a été impossible d'identifier des cohortes et de mesurer des taux de croissance.

L'impossibilité de distinguer des classes d'âge à partir de la décomposition des histogrammes de taille (hauteur de coquille) en courbes modales provient probablement **d'une croissance non isométrique des coquilles d'huîtres dans les récifs**. Chez les huîtres cultivées, comme chez la plupart des mollusques bivalves, la croissance de la coquille se fait dans les trois dimensions (hauteur, largeur et épaisseur) et dans le cas particulier des huîtres peut se faire indépendamment dans les trois dimensions (Underwood et Anderson, 1994). En revanche, les huîtres sauvages en récifs sont contraintes par la présence de leurs congénères contiguës, et la croissance de leur coquille se fait prioritairement à l'opposé du crochet, c'est-à-dire dans le sens de la hauteur (observations visuelles + Figure III-4). Le point d'attache principal au substrat ou à d'autres coquilles est situé au niveau de la valve inférieure à proximité du crochet, où les contraintes spatiales sont les plus fortes. Chez les huîtres adultes sauvages, la hauteur n'est pas corrélée avec les deux autres dimensions de la coquille, ce qui explique la forme généralement plus allongée de ces huîtres par rapport à leurs congénères cultivées (Figure III-2). Ce cas n'est cependant pas général. En effet, la forme de la coquille peut être extrêmement variable en fonction de la place occupée dans la structure récifale, la croissance étant différente au sein d'un récif et à sa périphérie (Bartol *et al.*, 1999). Il arrive aussi que certaines coquilles soient fortement incurvées dans leur plus grande dimension. Enfin, les coquilles des jeunes huîtres sont souvent plus variables dans leur forme que les adultes, la largeur étant parfois supérieure à

la hauteur, et l'épaisseur représentant même parfois la plus grande dimension. Il est donc vraisemblable que chaque hauteur incorporée dans les histogrammes de taille reflète une histoire de vie individuelle et ne corresponde pas réellement à une donnée populationnelle.

Pour évaluer précisément l'âge et la capacité de croissance des huîtres sauvages, il aurait été nécessaire de procéder à des mesures régulières d'individus marqués, avec la difficulté de la forte hétérogénéité du récif. Des techniques de type imagerie pourraient également être développées pour étudier ces populations sous forme récifale à forte biomasse. Une autre technique de détermination d'âge envisageable est l'étude des stries de croissance du crochet de l'huître par cathodoluminescence (Langlet *et al.*, 2006). Mais l'étude d'une population entière nécessiterait beaucoup de temps en raison de la complexité de distribution des organismes dans les récifs et de la forte hétérogénéité des tailles.

4.3 Reproduction

4.3.1 Comparaison inter-annuelle et inter-population du cycle de reproduction

Traditionnellement dans le Bassin d'Arcachon, les pontes chez les huîtres de culture de 18 mois sont synchrones et totales et ont lieu durant la dernière quinzaine de juillet (Maurer, 1989 ; Maurer *et al.*, 2007 ; Auby *et al.*, 2008), bien que des petites pontes partielles puissent avoir lieu dès juin (His, 1975). **L'année 2007 ne correspond pas au schéma typique.** Deux légères chutes de l'indice de condition (IC) des huîtres cultivées, d'abord courant juin, puis durant la deuxième quinzaine de juillet, laissent suspecter une ponte partielle des organismes à ces périodes. Ces légères diminutions peuvent, toutefois, correspondre également à des carences alimentaires qui obligent l'organisme à puiser dans ses réserves (Brown et Hartwick, 1988a ; Chavez-Villalba, 2001). La chute nette et progressive de l'IC de mi-août à fin septembre, traduisant une ponte massive (Deslous-Paoli, 1982 ; Deslous-Paoli *et al.*, 1982a ; Bodoy *et al.*, 1986), est aussi atypique par son caractère tardif. Les variations de l'indice gonadique (IG) mettent aussi en évidence une ponte partielle fin juin, puis une ponte massive et continue de mi-juillet à au moins mi-septembre. Ces pontes partielles précoces suivies d'une ponte massive tardive et étalée dans le temps (confirmée par la détermination des sexes) suggèrent soit un asynchronisme du cycle de reproduction et de la ponte au sein de la population, soit une rematuration rapide des produits sexuels après une première ponte (Maurer *et al.*, 2007).

La population d'huîtres sauvages montre, quant à elle, deux phases de diminution nette de l'IC, signes de pontes, de mi-juin à mi-juillet, puis de mi-août (voire début août) à début septembre 2007. Les mêmes conclusions peuvent être tirées des variations de l'IG.

Ces périodes de ponte sont relativement synchrones avec celles des huîtres cultivées, quoique légèrement décalées de quelques jours. En revanche, l'intensité de chacune de ces deux pontes (ΔIC) est similaire, contrairement aux huîtres cultivées chez qui deux pontes partielles ont précédé une ponte massive.

Les dénombrements larvaires réalisés par IFREMER (Maurer *et al.*, 2007) (Figure III-17) ont permis d'identifier quatre périodes de présence de larves « petites » dans le Bassin d'Arcachon en 2007 : à la mi-juin (en faible densité), vers le 26 juillet et le 7 août (en densité importante), puis aux alentours du 30 août. Ces périodes concordent avec les périodes de ponte déduites de l'IC, et confirment en particulier l'existence d'une ponte précoce en juin et d'une ponte tardive fin août (Figure III-17). Les abondances de larves étaient assez faibles, qualifiant ainsi l'année en « déficit de ponte ». Les observations de plusieurs professionnels indiquant une rareté des pontes en juillet et août et une ponte importante en septembre lors de l'année 2007 ont constitué un phénomène unique dans le Bassin d'Arcachon depuis le début en 1985 des suivis réalisés par IFREMER (Maurer *et al.*, 2007). La confrontation des différents indices de reproduction (IC, IG) dans les deux populations et les comptages de larves sont indissociables, pour comprendre l'efficacité de la reproduction (différenciation pontes / atrésie) et la validation des périodes de pontes enregistrées. La Figure III-17 résume les deux années de reproduction.

Pour qu'une ponte soit déclenchée, la température de l'eau doit être supérieure à 18°C pendant plusieurs jours (Mann, 1979a). Pour que la gamétogénèse se déroule correctement chez les bivalves, un pool alimentaire conséquent doit être disponible au printemps (Gabbott et Bayne, 1973 ; Maurer *et al.*, 2007). Or, l'été 2007 a été particulièrement frais (Chapitre I), ce qui a pu entraîner un retard dans la ponte. Dutertre *et al.* (2009) estiment qu'il y a atrésie des gamètes pour une température entre 15 et 18°C. En Baie des Veys, le déclencheur de ponte (température) est rarement présent : les huîtres arrivent à maturité sexuelle, pondent partiellement et tardivement en fin d'été pour « nettoyer » les gonades avant l'initiation d'un nouveau cycle de reproduction (Chavez-Villalba, 2001 ; Enriquez-Diaz, 2004 ; Enriquez-Diaz *et al.*, 2009). Les conditions climatiques particulières peuvent expliquer ce retard de ponte en 2007.

A Marennes-Oléron, en 1981, un retard de ponte observé comme en 2007 a entraîné des pontes des organismes en dehors des conditions saisonnières de viabilité des larves, et le peu d'individus captés étaient de faible condition physiologique (50% de mortalité au désatrocage) (Deslous-Paoli *et al.*, 1982b). Ces aléas environnementaux influent donc à la fois sur la physiologie des géniteurs et sur le recrutement, expliquant les différences de réponses observées entre les deux années échantillonnées.

En 2008, l'indice de condition est resté très faible et n'a pas évolué selon le schéma classique, à savoir une augmentation graduelle au printemps, traduisant la croissance

tissulaire et l'initiation de la maturation des gonades, puis une augmentation importante en fin de printemps et en été, révélant les processus de gamétogénèse et la formation de la gonade (Bodoy *et al.*, 1986 ; Maurer, 1989). L'augmentation de l'IC a été de très faible amplitude durant cette année, dans les deux populations étudiées. En se basant sur les (faibles) diminutions de l'IC, la période de ponte des huîtres cultivées semble avoir été continue en juillet et août, et celle des huîtres sauvages s'être produite en deux phases, fin juin et en août. Les variations de l'IG sont, en revanche, nettement mieux marquées et confirment ces dates, à savoir : ponte massive et totale en juillet, puis de mi-août à fin septembre pour les huîtres cultivées traduisant des rematurations. Des pontes partielles fin juin et de mi-juin à mi-juillet, puis une ponte massive en août se sont produites chez les huîtres sauvages, les pontes massives étant ici décalées de quelques jours par rapport aux huîtres de culture. Une autre faible décroissance de l'IC dans les deux populations, fin mai, peut être indicatrice d'une ponte partielle très précoce.

Les comptages de larves « petites » effectués par IFREMER en 2008 (Figure III-17) indiquent une succession de pontes (mi-juin, 17 juillet, 29 juillet, 8 août, 21 août), celles de fin juillet – début août étant les plus significatives (Auby *et al.*, 2008). Ces observations concordent avec les périodes de ponte déduites des variations de l'IC et de l'IG et de périodes de détermination des sexes, et vont dans le sens d'une succession de pontes rapprochées qui auraient pu lisser la courbe d'évolution de l'IC en 2008.

Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer les valeurs anormalement basses de l'IC en 2008. La première est liée au changement de lot d'huîtres cultivées effectué en octobre 2007. Toutefois, l'indice était de valeur similaire dans les deux lots immédiatement avant et après le changement ; celui-ci n'a donc pas entraîné de rupture franche dans l'évolution de l'IC. La seconde hypothèse met en cause des conditions trophiques ne permettant pas une croissance et un gain de poids autre que celui du développement de la gonade.

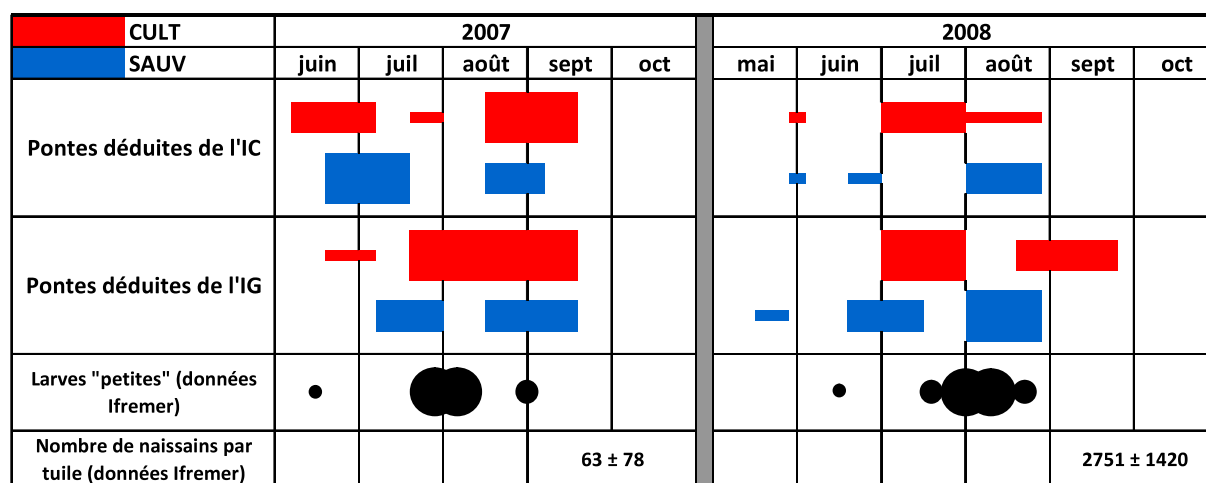


Figure III-17 : Schéma global des pontes déduites des variations de l'IC et l'IG dans notre étude, comparées aux abondances de larves dans la colonne d'eau et fixées.

La comparaison des indices de reproduction entre les deux populations a montré des indices plus forts dans la population cultivée par comparaison aux individus de même taille dans la population sauvage, phénomène accentué en période de gamétogénèse. Ces différences peuvent être attribuées à un remplissage des coquilles moins important et une coquille plus fine chez les populations sauvages. Ces IC plus faibles, peuvent traduire une croissance de coquille plus rapide que la prise de poids de chair comme il a été observé pour des huîtres de moins d'un an (Deslous-Paoli, 1982) et pouvant être la conséquence d'une compétition spatiale importante, notamment hors des périodes de gamétogénèse.

4.3.2 Apports et intérêt de l'indice gonadique

L'indice gonadique (IG) développé ici permet d'évaluer les variations saisonnières du développement de la gonade des individus. Cet indice est fortement corrélé à l'indice de condition, ce qui valide son utilisation dans les processus de suivi de la reproduction, et il permet de s'affranchir des paramètres de croissance de la coquille et de la chair, en utilisant comme référence la surface du manteau. L'IG est également corrélé avec deux marqueurs de reproduction, les lipides et les glucides des huîtres (Berthelin *et al.*, 2000). En effet, un indice de condition, utilisant classiquement des rapports massiques (voir Annexe 1-A), prend en compte la prise de poids liée à la fois au développement gonadique et à la croissance somatique. Ces périodes de gain de poids étant connues pour être concomitantes en période printanière (Maurer, 1989), les signaux dus à la gamétogénèse peuvent être masqués. En 2008, l'interprétation de l'IC chez les huîtres cultivées laisse penser à un effort de reproduction plus faible qu'en 2007 et à une faible proportion gonadique. Or, l'année 2008 est remarquable par un défaut de croissance somatique qui a biaisé le signal. Cette absence de prise de poids peut expliquer la faible amplitude des courbes de l'IC, mais les variations de l'IG montrent que les huîtres ont développé un même niveau de production gonadique en 2007 et 2008. De plus, les phénomènes de rematuration comme ceux observés en 2008 soit plus facilement identifiables par l'IG.

Plus rapide que d'autres méthodes destructrices de tissus, comme la détermination de l'indice de surface gonadique sur des coupes transversales de la gonade-glande digestive scannées (Enriquez-Diaz, 2004 ; Royer *et al.*, 2008) ou la détermination du stade de maturation par inclusion en résine (Fabioux *et al.*, 2005), l'IG développé dans cette étude permet d'avoir une information fiable sur la ponte et le déroulement de la gamétogénèse. La non-destruction des tissus permet de pratiquer d'autres analyses (biochimiques, génétiques, contenus stomacaux, etc.) sur un même individu. L'IG pourrait même être un outil intéressant pour les ostréiculteurs, car, assez facile à mettre en œuvre, il permet de déterminer rapidement les périodes de ponte et ainsi de mettre en place les collecteurs de larves.

L'avantage des méthodes macroscopiques est, certes, la rapidité, mais elles sont moins précises et n'excluent pas certains facteurs subjectifs (Marteil, 1979) ; c'est pourquoi leur utilisation et leur interprétation peut être meilleure lorsque l'état de maturation est également évalué par des coupes histologiques.

L'utilisation des IC ou IG permet de suivre une population ou une cohorte, mais ne permet pas de travailler au niveau de l'individu. Dans ce dernier cas, des techniques non destructrices, type IRM (imagerie par résonance magnétique), sont à envisager (Davenel *et al.*, 2006 ; Pouvreau *et al.*, 2006 ; Dumbault *et al.*, 2009 ; Hatt *et al.*, 2009).

4.4 Composition biochimique

Dans les études sur le statut physiologique des bivalves, les indices dynamiques, telles que les caractéristiques biochimiques des organismes, apportent une information supplémentaire (Brown et Hartwick, 1988b) par rapport aux indices de condition. La composition biochimique des huîtres peut être considérée comme un indicateur de leur état physiologique : le déséquilibre biochimique associé à une faible quantité de réserves accumulées pendant l'hiver influe sur l'intensité de la reproduction, sur la survie des populations, et surtout sur les recrues de l'année (Soletchnik *et al.*, 1996a). Chez les espèces de type ovipare, qui ont une période reproductive courte et de forte intensité (Lubet et Mann, 1987), les apports nutritionnels et la formation de réserves sont primordiaux pour l'intensité de reproduction (Maurer et Borel, 1986 ; Lubet et Mann, 1987 ; Soletchnik *et al.*, 1996a ; Enriquez-Diaz, 2004). La stratégie de reproduction chez les bivalves dépend de la quantité d'énergie mobilisable pour la formation des gonades et la fabrication des gamètes (Gabbott et Bayne, 1973 ; Chavez-Villalba, 2001).

Dans notre étude, les variations saisonnières des lipides, protéines et glucides ont été similaires entre les différents lots étudiés, à l'exception cependant des huîtres sauvages de petite taille qui s'écartent sensiblement des autres lots. Le changement de lot d'huîtres cultivées en octobre 2007 n'a pas eu d'effets, la variabilité inter-annuelle de la composition biochimique étant plus forte que la variabilité inter-site (Maurer, 1989 ; Le Moine et Geairon, 2000).

Les deux principaux composants biochimiques identifiés comme ayant un rôle dans la gamétogénèse sont les glucides et les lipides (Deslous-Paoli *et al.*, 1982a et b ; Deslous-Paoli et Héral, 1988), bien que Chavez-Villalba (2001) et Berthelin *et al.* (2000) supposent un rôle des protéines dans la reproduction.

4.4.1 Les glucides

Les glucides constituent une source énergétique utilisée pour la croissance ou stockée sous forme de réserves généralement en fin de printemps en vue de la maturation des gonades (Deslous-Paoli *et al.*, 1982b ; Maurer et Borel, 1986 ; Deslous-Paoli et Héral, 1988 ; Soletchnik, 1997 ; Berthelin *et al.*, 2000 ; Soletchnik *et al.*, 2006). Ils constituent la source principale d'énergie pour la reproduction (Lubet et Mann, 1987). Dans cette étude, les glucides commencent à être accumulés en période hivernale et atteignent leur teneur maximale au printemps. Ils sont anti-corrélés aux IG, confirmant leur implication dans le cycle de reproduction. L'accumulation de réserves glucidiques a effectivement débuté dès la fin de la ponte de l'année 2007 (traduisant une ressource alimentaire suffisante (Soletchnik *et al.*, 2006)) et s'est accentuée au printemps 2008. La quantité maximale de glucides représentait 20 à 30% du poids sec pour l'ensemble des populations analysées, valeurs représentatives du Bassin d'Arcachon (Anonyme, 1983 ; Maurer, 1989). La chute des teneurs en glucides à la fin du printemps, soit environ un mois avant la ponte, est associée à leur transformation en lipides lors de la maturation sexuelle (Berthelin *et al.*, 2000), alors que la croissance se ralentit (Deslous-Paoli, 1982 ; Deslous-Paoli *et al.*, 1982a et b ; Anonyme, 1983 ; Maurer et Borel, 1986 ; Berthomé *et al.*, 1986 ; Deslous-Paoli et Héral, 1988). La chute des glucides en 2007 comme en 2008 a lieu à la même période, soit fin juin.

Les glucides ont augmenté de manière graduelle dès la ponte en 2007 jusqu'au printemps 2008, alors que traditionnellement cette augmentation est plus nette et franche en fin de printemps dans le Bassin d'Arcachon (Maurer et Borel, 1986 ; Maurer, 1989). Cette augmentation graduelle est généralement observée dans des écosystèmes plus froids et plus riches en microphytoplancton (*e.g.* Baie des Veys) où l'effort de reproduction est plus important (Chavez-Villalba, 2001 ; Costil *et al.*, 2005 ; Enriquez-Diaz *et al.*, 2009). Le défaut de ponte en 2007 et des conditions environnementales particulières ont pu avoir des répercussions sur la mobilisation des ressources énergétiques, la croissance et l'effort de reproduction en 2008 (Deslous-Paoli *et al.*, 1982a ; Deslous-Paoli et Héral, 1988).

4.4.2 Les lipides

Les lipides sont accumulés dans la gonade juste avant la ponte et leur chute traduit la ponte des individus (Deslous-Paoli *et al.*, 1982b ; Soletchnik *et al.*, 1996a), d'où leur étroite relation avec les indices utilisés pour la reproduction (IG et IC).

En 2007, les teneurs en lipides sont restées élevées en période estivale plus longtemps et ont diminué plus graduellement qu'en 2008. La présence continue en été d'un taux de lipides assez élevé confirme, comme remarqué avec l'IG et l'IC, le retard de ponte. A

Marennes-Oléron, où la physiologie des huîtres au niveau de la reproduction est proche de celle d'Arcachon (Chavez-Villalba, 2001), Deslous-Paoli *et al.*, (1982a) et Deslous-Paoli et Héral (1988) avaient associé un retard de maturation en 1981 (ponte décalée au mois d'octobre) à des températures basses en juin et juillet et un déficit de réserves printanières. Dans notre étude, en 2007, le fort taux de lipides en période estivale, associé à la détermination du sexe des individus tardifs, ne suggère pas un retard de maturation, mais plutôt une phase d'attente, comme si le déclencheur de la ponte n'avait pas eu lieu en période estivale, la ponte asynchrone et tardive étant certainement réalisée afin d'initier un nouveau cycle de reproduction.

4.4.3 Les protéines

Certains auteurs pensent que les protéines peuvent également avoir un rôle dans la gamétogénèse et qu'elles constituent une forme de réserve utilisée dans des conditions de carences (nutritives ou énergétiques) (Mann, 1979a ; Ruiz *et al.*, 1992 ; Chavez-Villalba, 2001). Mann (1979b) a observé, chez *Tapes philippinarum* en période de gamétogénèse, une corrélation avec le taux d'excrétion de NH_4 et la température, phénomène associé à la respiration métabolique sur les protéines en période de gamétogénèse, qui mobilise cependant préférentiellement les glucides. La coque est connue pour évoluer comme *Crassostrea gigas* au cours de la reproduction, avec une augmentation de sucres en période de gamétogénèse associée à l'augmentation de températures. Dans notre étude, aucune tendance n'est apparue au cours du suivi - si ce n'est une légère diminution de la quantité protéique en période hivernale - malgré un déficit de croissance en 2008 et des perturbations de pontes en 2007.

4.4.4 Cas particuliers des jeunes huîtres

Les plus petites huîtres des récifs ont un comportement biochimique légèrement différent qui peut s'expliquer par (1) une quantité de mâles plus importante et donc une quantité de lipides moins importante (les femelles étant plus chargées en lipides) (Deslous-Paoli *et al.*, 1982a; Anonyme, 1983 ; Deslous-Paoli et Héral, 1988 ; cette étude) et (2) une gestion différente des réserves énergétiques qui ne met pas plus de priorité sur la reproduction que sur la croissance (Maurer et Borel, 1986 ; Deslous-Paoli et Héral, 1988).

4.4.5 Défaut de croissance et réserves

En 2008, bien que l'accumulation de réserves ait commencé très tôt (dès la ponte de 2007), la croissance fait défaut et laisse supposer (1) un investissement énergétique différent qui est uniquement dirigé vers la gonade après une ponte tardive en 2007 ou (2) une carence alimentaire qui ne permet pas à la fois la croissance et la gamétogénèse, alors que les mêmes quantités de réserves sont présentes durant l'été 2007 et 2008 (Deslous-Paoli, 1982 ; Deslous-Paoli et Héral, 1988). L'absence d'échantillonnage printanier en 2007 ne permet cependant pas de tirer des conclusions sur l'implication des réserves de cette année et de les comparer à 2008.

La composition biochimique des huîtres confirme les observations réalisées avec les IC et IG, d'un retard de ponte en 2007 par rapport à 2008.

Le bon déroulement de la gamétogénèse avec une accumulation conséquente de réserves énergétiques est nécessaire car la ponte constitue un traumatisme important pour les huîtres (Deslous-Paoli, 1982). La perturbation des cycles biochimiques est un potentiel de mortalité, en étroite relation avec la capacité limitante du système générant un déficit énergétique (Soletchnik *et al.*, 2006). Ce dérèglement peut être la conséquence (1) d'une demande énergétique plus forte pour la gamétogénèse ou (2) d'une modification de la qualité de la chlorophylle *a* disponible (Soletchnik *et al.*, 2006).

4.5 Conséquences énergétiques du retard de ponte en 2007

La phase de gamétogénèse où l'huître est mûre mais ne pond pas, et qui s'est étalée sur plus d'un mois en 2007, est assez critique pour les huîtres. De nombreuses études ont montré que la période de pré-ponte était une phase complexe de la vie des organismes, les périodes de mortalités estivales y étant rapportées (Soletchnik *et al.*, 2006 ; Enriquez-Diaz *et al.*, 2009). En effet, en fin de maturation des gonades, le SFG (*Scope For Growth*) des huîtres a un bilan négatif et, associée aux fortes températures, la demande en oxygène augmente avec le poids de l'organisme : il est alors difficile de maintenir une balance énergétique correcte (Bougrier *et al.*, 1995 ; Soletchnik *et al.*, 1997 ; Enriquez-Diaz, 2004) alors qu'à cette période le système de défenses immunitaires est affaibli (Samain et McCombie, 2007). La gonade représente un gain de poids important et est donc très coûteuse en énergie (*i.e.* fabrication de nouveaux tissus, utilisation de réserves) (Maurer, 1989 ; Soletchnik *et al.*, 1997, 2006 ; Samain et McCombie, 2007). Le succès de la gamétogénèse et des géniteurs dépend des conditions trophiques et de leur capacité à

constituer des réserves (Chavez-Villalba, 2001). En 2007, la croissance et la reproduction ayant été effectives en été, montrent que la ressource disponible était supérieure au maintien énergétique de base des organismes.

4.6 Parasitisme

Le parasitisme peut modifier le potentiel de croissance et de survie des organismes, ainsi que leurs capacités physiologiques (Handley et Bergquist, 1997 ; Ruellet, 2004 ; Royer *et al.*, 2006 ; Chambon *et al.*, 2007). Les huîtres sauvages ne montrent pas un taux de parasitisme plus élevé que les huîtres cultivées, alors que la proximité des congénères dans les récifs aurait pu être un facteur de stimulation pour les deux types de parasites observés. Cette partie est plus détaillée en Annexes 1-B.

5. Conclusion

Les huîtres cultivées et sauvages semblent évoluer de manière similaire au cours de l'année (IG, IC, glucides, lipides, parasitisme), mais les huîtres cultivées présentent des indices physiologiques plus forts et un effort de reproduction qui semble supérieur. Les huîtres en récifs semblent grandir selon une dimension privilégiée, alors que les huîtres cultivées poussent dans les trois dimensions. Ces deux populations ont été marquées par une absence de croissance durant l'année 2008, et un retard de la « ponte classique » en 2007. A ce retard de ponte de 2007 est associée une ponte partielle et une constitution de réserves qui débute dès la ponte en 2007. Les indices de condition étaient faibles en 2008, du fait de l'absence de croissance somatique, mais le développement de la gonade (IG) était similaire à 2007, ce qui laisse supposer une carence alimentaire en 2008. L'étude des comportements biochimiques permet de mieux comprendre les processus associés à la gamétogénèse et confirme le comportement atypique des huîtres en 2007, avec des pontes tardives et asynchrones, comportement plus proche d'huîtres d'écosystèmes plus septentrionaux. Enfin, le développement d'un indice gonadique apporte des informations plus nettes que l'indice de condition sur le niveau de reproduction des organismes en s'affranchissant des paramètres liés à la croissance des tissus et de la coquille.

Synthèse de la Partie 1 : Influence des conditions environnementales sur la physiologie et la réponse biochimique des deux populations d'huîtres

1. Introduction

La physiologie de l'huître et ses réponses métaboliques associées dépendent des conditions environnementales du milieu dans lequel elle évolue (Lubet et Mann, 1987). Les deux principaux facteurs influant la physiologie de l'huître ont été clairement identifiés comme étant la température et la disponibilité alimentaire (Mann, 1979a ; Deslous-Paoli *et al.*, 1982a ; Deslous-Paoli et Héral, 1988 ; Lubet et Mann, 1987 ; Brown et Hartwick, 1988a ; Ruiz *et al.*, 1992 ; Chavez-Villalba, 2001 ; Chavez-Villalba *et al.*, 2002 ; Fabioux *et al.*, 2005). Les nombreuses études publiées sur le cycle de reproduction de *Crassostrea gigas* (*e.g.* Mann, 1979a ; Dinamani, 1987 ; Cardoso *et al.*, 2007 ; Dridi *et al.*, 2007) ont mis clairement en évidence l'implication directe de la température sur la gamétogenèse, l'initiation de celle-ci nécessitant plus de 10°C et la ponte étant déclenchée à partir de 18°C (Mann, 1979a ; Chavez-Villalba, 2001). Les conditions trophiques influent non seulement sur la croissance, mais aussi sur l'intensité de la ponte (Chavez-Villalba, 2001 ; Enriquez-Diaz, 2004). De plus, l'intensité de la reproduction dépend de la quantité d'énergie accumulée, de l'âge des organismes et de la durée d'immersion (Goulletquer *et al.*, 1987 ; Berthomé *et al.*, 1986 ; Deslous-Paoli et Héral, 1988 ; Chavez-Villalba, 2001 ; Enriquez-Diaz, 2004). La reproduction et la croissance de l'huître sont donc en étroite relation avec les facteurs environnementaux, notamment la température qui agit de manière directe sur l'activité physiologique et indirecte sur la production phytoplanctonique. Deslous-Paoli et Héral (1988) ont mis en avant l'importance de la balance énergétique, dépendante à la fois de facteurs endogènes (cycle de reproduction, croissance) et exogène (la température via l'activation de fonctions métaboliques).

L'intensité de la reproduction et la viabilité des larves sont plus importantes et régulières dans deux bassins ostréicoles en France : Marennes-Oléron et Arcachon. Dans les autres sites, les huîtres arrivent à maturité sexuelle, mais les pontes sont rarement déclenchées, ou bien les pontes sont partielles et les tissus gonadiques résiduels sont transformés en réserves énergétiques (Enriquez-Diaz *et al.*, 2009). Dans les bassins producteurs de naissain, la principale allocation d'énergie est dirigée vers la gamétogénèse et la croissance n'a lieu que si la ressource alimentaire et les réserves accumulées pendant l'hiver sont conséquentes (Maurer, 1989 ; Chavez-Villalba, 2001). Dans les autres bassins, une production phytoplanctonique importante en période hivernale permet d'accumuler des réserves en plus grande quantité et est à l'origine d'une meilleure production (= croissance) (Chavez-Villalba *et al.*, 2002 ; Costil *et al.*, 2005 ; Enriquez-Diaz *et al.*, 2009).

Dans notre étude, les indices de condition et gonadique, ainsi que les taux de croissance, des huîtres sauvages et cultivées en 2007 et 2008 ont mis en évidence des différences importantes dans le Bassin d'Arcachon :

- des différences entre années, notamment un retard de ponte en 2007 et une faible croissance en 2008 ;
- des différences entre huîtres cultivées et sauvages, en termes d'effort de reproduction, de nombres et de périodes de ponte ;
- une variabilité interindividuelle chez les huîtres sauvages plus importante que chez les huîtres cultivées pour des organismes de même taille.

Ces différences dans la réponse physiologique des huîtres ont eu lieu dans un contexte où l'année 2007 semble aussi avoir été atypique pour certains paramètres climatiques et environnementaux, notamment en période estivale.

Les objectifs de cette synthèse sont :

- i. de caractériser les facteurs environnementaux interagissant avec les facteurs physiologiques et biochimiques,
- ii. de comparer les deux populations entre elles.

2. Matériel et méthodes

2.1 Comparaison des variables biochimiques et physiologiques des huîtres cultivées et sauvages

Les données utilisées dans ce chapitre sont issues du Chapitre II pour les données environnementales de 2007 et 2008 et du Chapitre III pour les données sur les huîtres.

Deux matrices des paramètres physiologiques des huîtres ont été réalisées avec les valeurs moyennes par date. Les paramètres suivants constituent les variables :

- indice de condition (IC),
- indice gonadique (IG),
- teneur en lipides (en g),
- teneur en glucides (en g),
- teneur en protéines (en g).

En cas de valeur manquante pour un paramètre physiologique, celle-ci a été estimée comme la moyenne des valeurs aux dates précédente et suivante.

Les données ont été centrées-réduites, puis l'analyse RELATE dans PRIMER[®] a été réalisée afin d'évaluer les niveaux de ressemblance entre les deux matrices en comparant la distance entre deux paramètres d'une matrice à l'autre, avec 999 permutations. Cette méthode permet de comparer la distribution des paramètres et leur corrélation, et d'évaluer, par des corrélations multiples et en la déstructurant (*i.e.* permutant), si cette distribution est liée au hasard ou à la structure de la matrice. Les résultats des permutations, à savoir les différents *Rho* des 999 permutations, forment un histogramme de distribution. L'histogramme est ensuite confronté au *Rho* théorique qui a pour hypothèse nulle l'absence d'égalité entre les structures spatiales des deux matrices. Le *Rho* théorique est symbolisé par une ligne verticale. Si le *Rho* théorique est situé dans l'histogramme, alors l'hypothèse nulle n'est pas rejetée.

2.2 Relations entre variables environnementales et indices physiologiques

Le couplage des paramètres environnementaux aux variations saisonnières des huîtres est relativement difficile à établir. En effet, les prélèvements bimensuels dans la

colonne d'eau génèrent des données ponctuelles, qui ne sont pas représentatives des processus qui se sont déroulés entre deux prélèvements, mais plutôt indicatrices des grandes variations saisonnières. L'abondance phytoplanctonique, par exemple, très variable dans le temps, montre une saisonnalité dans ses groupements spécifiques plus marquée que l'abondance totale (Chapitre II) (*i.e.* succession saisonnière des communautés).

La procédure BIOENV dans Primer[®] a été utilisée pour relier les variations des paramètres environnementaux à celles des huîtres (avec un maximum de 5 variables). Parallèlement aux matrices physiologiques, une matrice des conditions environnementales par date a été réalisée. Les dates de prélèvement du suivi de la colonne d'eau (Chapitre II) n'étant pas les mêmes que les dates de prélèvement des huîtres (7-10 jours de décalage), les dates précédant l'échantillonnage des huîtres ont été considérées. La variabilité saisonnière a été intégrée sur différentes échelles de temps au-delà de 15 jours : sur le mois et jusqu'à deux mois et demi d'échantillonnage en moyennant les 2 à 5 prélèvements précédents. Les paramètres corrélés à 75% jusqu'à deux mois et demi d'intégration ont été retirés de l'analyse et identifiés grâce à la procédure Draftsman Plot (PRIMER). A partir de trois mois, le nombre de variables environnementales corrélées devient plus important et la variabilité saisonnière est alors lissée sur un temps d'intégration aussi long. De plus, le nombre de dates d'échantillonnage diminue.

Les distances utilisées pour la réalisation des matrices de similarité environnementales et des matrices de similarité de composantes physiologiques et biochimiques des huîtres sont les distances euclidiennes.

Les matrices environnementales ont été normalisées et la comparaison des matrices (environnementale vs physiologique) a été réalisée par 999 permutations avec les coefficients de corrélation de Spearman.

3. Résultats

3.1 Comparaison des variables biochimiques et physiologiques des huîtres cultivées et sauvages

Les ACP mettent en évidence une tendance générale assez similaire entre les variables biochimiques et physiologiques des huîtres CULT et SAUV (Figure S-1). Les variables montrent une opposition nette des facteurs protéines et glucides, alors que les lipides et les glucides apparaissent indépendants entre eux. Dans les deux cas, les lipides se rapprochent des IC et évoluent donc dans le même sens, ce qui confirme la corrélation significative entre IC et lipides chez les huîtres CULT mise en évidence au Chapitre III. Le rapprochement entre l'IG et les protéines pour les huîtres SAUV, qui est moins prononcé chez les huîtres CULT, peut être en lien avec la corrélation négative entre IG et glucides (Chapitre III).

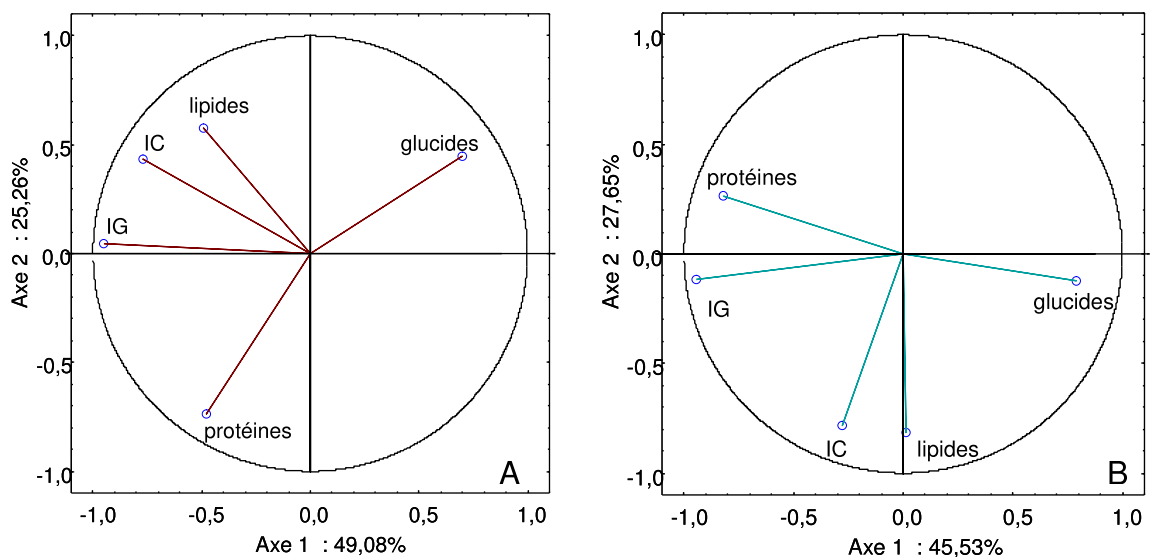


Figure S-1 : ACP des différents paramètres descripteurs de la condition physiologique des huîtres CULT (A) et SAUV (B).

La corrélation entre les variables utilisées pour la description de la physiologie des huîtres montre clairement une dynamique similaire des deux populations (Figure S-2). Le Rho théorique (0,507) est plus fort que les 999 permutations réalisées représentant le hasard (Rho distribué autour de 0). L'hypothèse nulle de non égalité de tendance entre les deux matrices est donc rejetée ($p < 0,001$). Les deux populations suivent donc les mêmes

tendances saisonnières : la distribution saisonnière des variables physiologiques et biochimiques n'est pas liée seulement au hasard entre les deux populations.

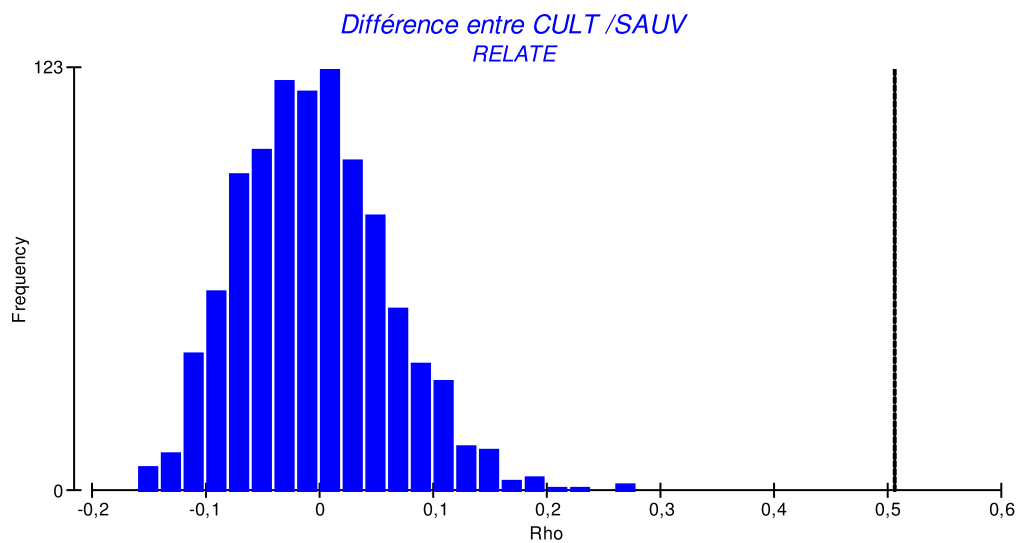


Figure S-2 : Diagramme de distribution des *Rho* entre les matrices des paramètres physiologiques et biochimiques moyens des huîtres CULT et SAUV en 2007 et 2008 par la procédure RELATE de Primer[®]. Le *Rho* théorique est symbolisé par la ligne verticale en pointillés.

3.2 Relations entre variables environnementales et indices physiologiques

Les résultats de la procédure BIOENV (Tableaux S-1 et S-2) ont mis en évidence différentes variables environnementales responsables des variations physiologiques des huîtres, selon les niveaux d'intégration choisis. Le *Rho* le plus élevé est retrouvé dans les populations SAUV (0,519) à 1 mois d'intégration et fait ressortir quatre variables environnementales : N2, NOP, T et Chla. Le plus fort *Rho* chez les huîtres CULT (0,516) apparaît 15 jours plus tard, soit à 1,5 mois d'intégration, avec les variables NOP, S, MES et T. Malgré des niveaux d'intégration différents pour les deux populations d'huîtres, les deux variables apparentes dans les deux matrices sont le NOP et la température, bien qu'elles ne contribuent pas toujours le plus à l'explication de la matrice. Les conditions thermiques et le NOP (caractérisant en partie la quantité et la qualité de la matière organique (voir les paramètres corrélés entre eux, Tableau S-2)) semblent donc effectuer un contrôle sur la réponse physiologique saisonnière des bivalves. Ces facteurs sont récurrents à tous les niveaux d'intégration de chacune des populations. D'autres facteurs montrent une récurrence importante dans les différents niveaux d'intégration, comme la salinité ou la chlorophylle *a*. La contribution de la salinité semble jouer sur la matrice CULT, alors qu'elle est moins présente dans les résultats des différents BIOENV chez les huîtres SAUV.

Néanmoins, à un même niveau d'intégration, le *Rho* maximal fait ressortir les mêmes variables dans les deux populations avec une seule variable de différence, supplémentaire ou manquante. En effet, au niveau du mois, les mêmes variables apparaissent dans les BIOENV dans les populations CULT et SAUV, avec cependant la variable salinité supplémentaire chez les huîtres CULT, alors qu'à 1,5 mois, la différence chez les huîtres SAUV est la présence du facteur MOP.

La difficulté de ce genre d'analyse réside dans la corrélation entre les variables. Par exemple, ici, les variables COP/Chla et COP ont été exclues de l'analyse car elles étaient corrélées avec le NOP, alors que le NOP est le paramètre le plus important (Tableau S-2). La physiologie des huîtres répond à ces différents paramètres au cours du temps et est donc dépendante de la qualité alimentaire. A partir de 2,5 mois, la comparaison entre variables environnementales et matrice physiologique est moins significative (diminution de p et du nombre de variables supérieures au *Rho* théorique).

Tableau S-1 : Abréviations des variables utilisées dans la procédure BIOENV.

Abréviation	Dénomination	Abréviation	Dénomination
MES	Matières en suspension	Chla	Chlorophylle a
MIP	Matière inorganique particulaire	Phéo	Phéopigments
MOP	Matière organique particulaire	PE	Pico-eucaryotes
PHYTO	Abondance phytoplanctonique	N1	Nano-eucaryotes < 5 µm
ZOO	Abondance zooplanctonique	N2	Nano-eucaryotes < 8 µm
Crypto	Cryptophycées	N3	Nano-eucaryotes 8-15 µm
Cyano	Cyanobactéries	Bact	Procarotes hétérotrophes
COP	Carbone organique particulaire	NOP	Azote organique particulaire
T	Température	S	Salinité

Tableau S-2 : Résultats de la procédure BIOENV des 10 variables environnementales principales (voir abréviations dans le Tableau S-1) corrélées à la matrice physiologique des huîtres CULT et SAUV en fonction du niveau d'intégration des variables environnementales. Les valeurs en rouge correspondent au plus fort Rho observé. Les variables corrélées entre elles ont été rejetées de l'analyse : les valeurs entre parenthèses (sous le tableau) correspondent aux paramètres avec lesquels elles étaient corrélées à 75%. Les paramètres en gras sont les premiers sortis de l'analyse, soit ceux étant les plus explicatifs de la distribution de la matrice physiologique. Nb = nombre ; Obs = observation, Th = théorique.

Niveau d'intégration	CULT				SAUV			
	Significativité	Nb variables	Rho	Variables	Significativité	Nb variables	Rho	Variables
15 jours	Nb Rho Obs > Th = 1 ; P = 0,20%	5	0,430	T, Bact, NOP, S, N2	Nb Rho Obs > Th = 0 ; P = 0,10%	4	0,482	NOP, T, N2, Chla
1 mois	Nb Rho Obs > Th = 0 ; P = 0,10%	5	0,514	T, NOP, S, N2, Chla	Nb Rho Obs > Th = 0 ; P = 0,10%	4	0,519	N2, NOP, T, Chla
1,5 mois	Nb Rho Obs > Th = 0 ; P = 0,10%	4	0,516	NOP, S, MES, T	Nb Rho Obs > Th = 0 ; P = 0,10%	5	0,477	NOP, MES, T, S, MOP,
2 mois	Nb Rho Obs > Th = 1 ; P = 0,20%	4	0,503	NOP, T, S, Chla	Nb Rho Obs > Th = 2 ; P = 0,30%	5	0,37	NOP, MES, S, T, MOP,
2,5 mois	Nb Rho Obs > Th = 3 ; P = 0,40%	5	0,448	Chla, NOP, T, S, MES,	Nb Rho Obs > Th = 1 ; P = 0,20%	5	0,391	NOP, PE, MOP, MES, S

Variables exclues

- N3 (N2)
- Crypto (PE)
- Cyano (Bact)
- ZOO (T)
- MIP (MES)
- COP (NOP)
- COP/Chla (COP, NOP)

4. Discussion

L'étude des relations trophiques *in situ* chez les mollusques nécessite une acquisition qui représente le mieux possible l'évolution des populations de mollusques et des facteurs du milieu, ainsi que leur variabilité (Héral *et al.*, 1987). Il est difficile d'aborder les variations temporelles saisonnières conjointes d'un organisme et de l'environnement du fait (a) du temps d'intégration/réaction des organismes (huîtres) et (b) du caractère discret des mesures.

L'approche utilisée ici est très généraliste car :

- la stratégie d'échantillonnage des compartiments de la colonne d'eau (paramètres physico-chimiques et seston) n'est pas à l'échelle de la dynamique des populations de bivalves et de l'hétérogénéité spatio-temporelle des variations liées à l'hydrodynamique ;
- la procédure BIOENV est certes intéressante, mais la corrélation entre certains paramètres environnementaux peut entraîner des difficultés d'interprétation, notamment pour les paramètres qui ont été exclus de l'analyse ;
- bien que conduit sur une durée de 18 mois, le suivi a généré une série de données qui reste cependant courte, et l'utilisation de données moyennées engendre une perte d'information dans les résultats.

Cependant, l'analyse de corrélations de matrices avec permutations multiples est une des rares approches qui permette d'intégrer la variation saisonnière environnementale et la variation des réponses physiologique et biochimique saisonnières d'organismes sur une courte série de données.

4.1 Différences entre populations sauvages et cultivées

L'étude comparative des huîtres cultivées et sauvages de même taille, par l'analyse de corrélation de matrices, conclut que les paramètres physiologiques et biochimiques des deux populations ont des évolutions saisonnières similaires, bien que les huîtres sauvages aient une variabilité interindividuelle plus prononcée et des réponses physiologiques moins intenses que les huîtres de culture (Chapitre III).

Dans les récifs, la compétition trophique entre les huîtres ou avec les organismes qui vivent dans cet habitat épigé, associée à une plus grande proximité du sédiment, pourrait engendrer un comportement totalement différent de celui de la population cultivée.

L'hypothèse d'une compétition trophique plus importante modifiant le fonctionnement métabolique et/ou d'une compétition pour l'espace n'a pas été vérifiée dans notre étude, les matrices de paramètres physiologiques entre huîtres cultivées et sauvages montrant des similarités dans leur comportement. Ces compétitions auraient pu, par exemple, favoriser la croissance plutôt que la reproduction. Dans les récifs, une physiologie différente était attendue car la proximité du sédiment peut entraîner une modification des fonctions enzymatiques (Le Moullac *et al.*, 2007 ; Samain et McCombie, 2007). Cependant, aucune croissance évidente n'a pu être mise en évidence dans les populations sauvages durant les deux années d'observation. Les huîtres sauvages sont néanmoins sous l'influence de la compétition spatiale, car la croissance de leur coquille se fait préférentiellement dans le sens de la hauteur (*i.e.* vers l'extérieur du récif).

Bien que les huîtres cultivées aient des indices physiologiques (IG et IC) plus forts, l'évolution de ces indices est globalement similaire dans les deux populations d'huîtres. Cependant, les deux populations, en récif ou en culture, favorisent la reproduction à la croissance. Le conditionnement physiologique des huîtres et leur état de « reproduction » ou leur composition biochimique ne sont donc pas générés par leur positionnement dans la colonne d'eau ou dans l'espace, mais leur réponse physiologique, du moins dans le Bassin d'Arcachon, est influencée principalement par le cycle saisonnier. Bien que les paramètres les plus explicatifs (première occurrence, Tableau S-2) soient différents entre les stations en fonction du niveau saisonnier intégré, les mêmes paramètres environnementaux ressortent, et la matrice de similarité n'évalue pas de différence entre les caractéristiques physiologiques et biochimiques saisonnières. Deux des paramètres explicatifs de cette variation saisonnière sont le NOP et la température pour les deux populations et la salinité, les MES pour les huîtres CULT. Les huîtres SAUV ont un temps de réaction qui semble plus court que les huîtres CULT et présentent des caractéristiques d'ordre plus trophique : le N2 et la chlorophylle *a*, pouvant signifier une contrainte environnementale différente.

Le test montre que les indices de reproduction (IC, IG) ou de composition biochimique varient les uns par rapport aux autres de la même façon : la physiologie de base de l'huître n'est pas modifiée par son habitat mais ses réponses face aux variations des facteurs climatiques et trophiques auxquels elle est soumise sont différentes et plus ou moins intenses.

4.2 Relations entre variations physiologiques et biochimiques des huîtres et variations des conditions environnementales

La difficulté des analyses BIOENV telles qu'elles ont été menées ici, réside dans le fait que, malgré la mise à l'écart de variables corrélées entre elles pour l'analyse (dans la construction de la matrice des variables), la majorité des composantes mesurées ne sont pas clairement indépendantes. De plus, la saisonnalité des abondances de certains planctontes peut être associée à la réponse physiologique des huîtres alors qu'elles évoluent juste dans le temps de façon similaire à un troisième facteur (*e.g.* l'abondance de procaryotes hétérotrophes, fraction non consommée par les huîtres, est maximale en période estivale et peut être associée à la production biologique des zooplanctontes, maximale en été, et non avec la ponte ou l'activité alimentaire des huîtres par exemple (Deslous-Paoli *et al.*, 1987a ; Dupuy *et al.*, 2000 a, b ; Kach et Ward, 2008).

4.2.1 Effet de la charge globale en MES sur les huîtres

Les MES regroupent les fractions organique et inorganique de la charge en particules et ne sont pas un indicateur de qualité, mais de quantité. Il est donc difficile d'attribuer un lien entre un paramètre aussi intégrateur de la colonne d'eau et la réponse physiologique des huîtres.

Lors de notre suivi en 2007 et 2008, les taux de MES enregistrés bimensuellement étaient faibles (limite basse de la variabilité saisonnière enregistrée durant les dix années précédentes avec une charge particulaire plus variable en 2007 qu'en 2008), principalement composés de MIP et non limitant pour la filtration des organismes ($< 40 \text{ mg.L}^{-1}$, Barillé *et al.*, 1993). Bien que la charge en particules inorganiques soit importante dans les MES (72% en moyenne), elle peut être un stimulus à la capacité de rétention de particules (Soletchnik *et al.*, 1996b ; Méléder *et al.*, 2001). En effet, les huîtres peuvent adapter leur surface de branchies et de palpes labiaux en fonction de la charge en particules du milieu (Barillé *et al.*, 1993, 2000 ; Honkoop *et al.*, 2003 ; Beninger *et al.*, 2008). Par ailleurs, la limite basse de la taille de particules retenues par les huîtres augmente avec la charge en particules, l'huître modifiant les interstices de captage au niveau des branchies (Barillé *et al.*, 1993). Les huîtres sont capables de retenir les particules entre 4 et 150 μm (*e.g.* protistes flagellés, dinoflagellés, ciliés) (Deslous-Paoli *et al.*, 1987b ; Barillé *et al.*, 1993). Ainsi, les nano-eucaryotes inférieurs à 4 μm (à des concentrations en MES de 65 mg.L^{-1}) ne sont plus retenus (Barillé *et al.*, 1993). Seule la fraction de MOP contenue dans les MES peut être impliquée dans la réponse physiologique des bivalves (traduisant l'importance de la fraction

organique présente dans le milieu, donc une source alimentaire potentiellement disponible), mais aucun lien direct ne peut être mis en évidence entre la charge en MES ou la MOP et la réponse physiologique des huîtres. La seule conséquence de la charge en MES (fractions organique et inorganique confondues) dans le milieu est la capacité de réponse des huîtres à filtrer les particules (« saturation » des organes).

4.2.2 Effet des conditions climatiques sur les huîtres : la température

La température apparaît comme un facteur important dans l'évolution saisonnière de l'état physiologique des huîtres, tant pour les populations sauvages que cultivées (forte récurrence dans les BIOENV), ainsi que dans l'évolution des compartiments phytoplanctoniques et zooplanctoniques (Chapitre II). Chez les bivalves, elle conditionne, entre autres, l'initiation de la gamétogénèse, la ponte, ainsi que la survie des larves et la durée du développement larvaire (Mann, 1979a ; Lucas, 1982 ; Lubet et Mann, 1987 ; Chavez-Villalba, 2001). La température a également un rôle prépondérant sur l'activité enzymatique et les processus métaboliques, car les huîtres sont poïkilothermes. En effet, l'augmentation estivale de température entraîne un coût métabolique plus important et donc une demande en oxygène plus grande pour le maintien du fonctionnement de base (Bougrier *et al.*, 1995 ; Enriquez-Diaz, 2004 ; Mao *et al.*, 2006 ; Samain et Mc Combie, 2007).

La température étant le facteur principal mis en cause dans l'émission des gamètes et la survie des larves, les données de température ont été analysées de plus près afin d'appréhender plus précisément le retard de ponte enregistré en 2007 (Chapitre III). Pour ce faire, nous avons utilisé les enregistrements journaliers de température de l'eau par la sonde LER-AR (IFREMER, Arcachon) à Eyrac (Figure S-3). La courbe de température en 2008 a présenté des fluctuations moins brutales comparativement à celle de 2007. Entre janvier et juin 2007, l'augmentation classique des températures a subi une succession de fluctuations rapides (élévations et chutes), avant de se stabiliser autour de 21-22°C en juillet. En 2008, la progression des températures a été, par contre, plus régulière et ni les maxima ni les minima de 2007 n'ont été atteints. L'élévation subite de température enregistrée en avril 2007 (dépassant l'isotherme 20°C) a pu initier précocement la gamétogénèse ou la transformation des gonies en gamètes, voire modifier la structure biochimique avec une allocation énergétique différente (transformation des glucides en lipides via les gamètes). En effet, c'est généralement en février-mars dans le Bassin d'Arcachon, lors des augmentations de température au-delà de 11°C (Mann, 1979a ; Chavez-Villalba, 2001 ; Maurer *et al.*, 2007),

qu'est initiée la gamétogénèse. Dans le cas de l'année 2007, la température de l'eau a dépassé ce seuil dès janvier, puis ensuite au mois de mars.

La fin du printemps 2007 a été également très particulière, avec une stagnation des températures autour de 18°C pendant un mois et demi, de mi-avril à début juin, alors qu'en 2008, le passage de cette isotherme s'est fait de manière très régulière (Figure S-3).

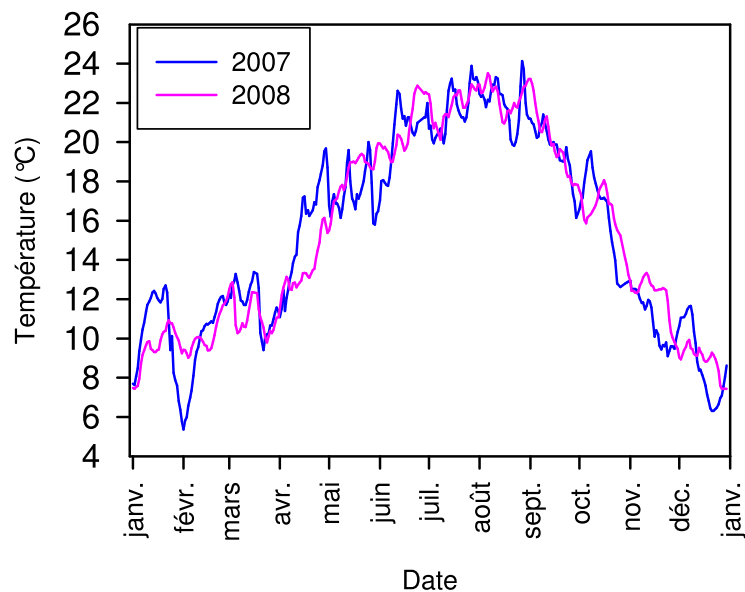


Figure S-3 : Variations de la température journalière de l'eau de surface dans le Bassin d'Arcachon au point Eyrac, relevée par la sonde LER-AR. Source : IFREMER.

En 2007, les reproducteurs étaient matures fin juillet (détermination des sexes, Chapitre III) ; la ponte semble avoir été partielle et retardée à septembre et les produits sexuels restants transformés en matériel somatique. Par ailleurs, la viabilité des larves en 2007 n'a pas été optimale, avec un faible taux de captage de naissain (Maurer *et al.*, 2007). Le compartiment zooplanctonique (Chapitre II) montre aussi en été 2007 une faible représentativité du groupe méroplanctonique, pouvant s'expliquer par une présence faible des larves d'huîtres dans le milieu. Les facteurs mis en cause dans cette anomalie sont, soit une mauvaise qualité des gamètes émis, soit l'absence de conditions optimales en termes de disponibilité alimentaire et/ou de température pour les larves. En effet, ces dernières se nourrissent de particules inférieures à 20 µm et même potentiellement de bactéries adsorbées à la matière particulaire (Lucas, 1982). En fin d'été 2007, la quantité de pico- et nanoplanctons était plus stable et importante qu'en 2008, année où le nombre de recrues a été plus fort (Auby *et al.*, 2008). Il semblerait par conséquent que la composition du pool nutritif (forte abondance de petits photo-autotrophes) ne puisse être mise en cause pour

expliquer le faible captage de 2007. Par contre, lors des pontes de septembre, les températures recommençaient à chuter et n'ont peut-être pas permis d'assurer la viabilité des larves. Il faut en effet, une température supérieure à 20°C à la larve pendant plus de deux semaines avant de se fixer (Lucas, 1982).

Ainsi, le retard de ponte observé en 2007 pourrait avoir altéré la composition gonadique et le potentiel de survie des larves. En résumé, en 2007, le problème de reproduction peut être associé à des températures particulières au moment de la gamétogénèse (températures élevées au printemps) et trop faibles pour avoir suscité le déclenchement de la ponte (été), qui ont eu pour conséquence une limitation de la quantité de larves émises et recrutées.

4.2.3 Effet des conditions climatiques sur les huîtres : la salinité (par les précipitations du bassin versant)

Il semble difficile de trouver une relation directe entre la salinité du milieu et l'évolution physiologique des huîtres, étant donné que, d'une part l'huître supporte une large gamme de salinités (*i.e.* entre 10 et 35 ; FAO, 2010), et d'autre part la variation temporelle de salinité sur notre site est relativement faible.

Les variations annuelles de salinité sont par contre en lien direct avec les débits d'eau douce de la Leyre et les cycles de marée. Ces apports d'eau douce s'accompagnent d'apports de sels nutritifs (Glé, 2007) qui favorisent la production primaire de photo-autotrophes et donc la disponibilité alimentaire pour les huîtres. Les débits plus importants au printemps 2007 (Figure S-4) sont associés à des concentrations en chlorophylle *a* supérieures aux normales saisonnières, une majeure partie de l'année, alors qu'en 2008, la concentration en chlorophylle *a* est restée dans les normales saisonnières, associée à des débits d'eau douce plus faibles. Nos données semblent donc orienter les conclusions vers un probable déficit de nourriture pour les huîtres en 2008 par comparaison à 2007, expliquant les plus faibles IC observés.

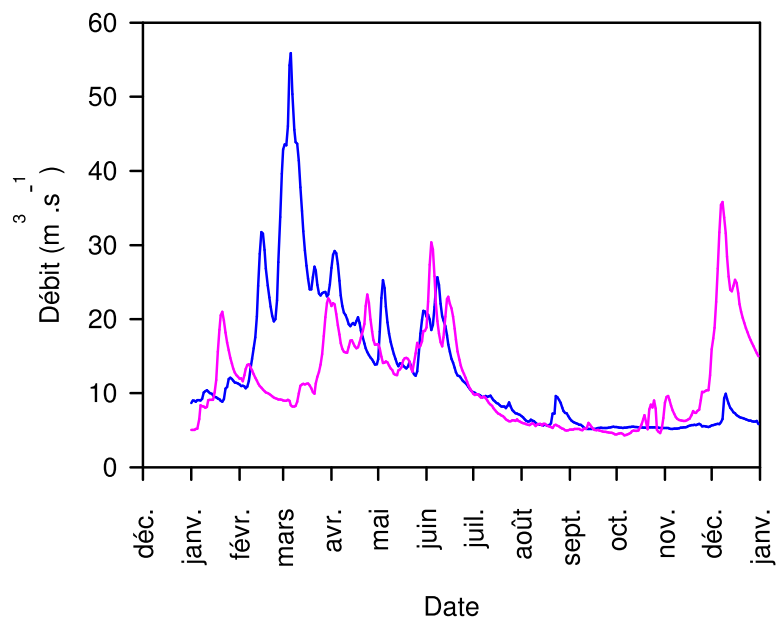


Figure S-4 : Evolution des débits journaliers de la Leyre en 2007 (bleu) et 2008 (rose). Source : DIREN Aquitaine.

4.2.4 Effet de la ressource trophique sur les huîtres

Dans le Bassin d'Arcachon, les périodes au cours desquelles les biomasses phytoplanctoniques sont plus fortes se situent classiquement en fin de période hivernale et début du printemps (février à avril), ainsi qu'en été/automne (août à octobre) (Chapitre I). Les maxima de chlorophylle *a* au cours de notre suivi 2007-2008 ont été enregistrés en ces mêmes périodes, avec cependant une saisonnalité peu marquée, et étant possiblement le résultat du pas d'échantillonnage utilisé, plus lent que les variations des micro-organismes photo-autotrophes (détection de bloom). Néanmoins, l'ACP révèle que les variations de chlorophylle *a* sont en lien avec l'indice de condition des bivalves.

Le printemps est une période de compétition gonado-somatique (Lubet et Mann, 1987). En 2007, les croissances gonadiques et somatiques étaient parallèles et continues en période estivale, et les teneurs en chlorophylle *a* au printemps supérieures aux normales saisonnières. Ainsi, une plus grande disponibilité de proies potentielles pour les huîtres au printemps est susceptible d'être à l'origine d'un continuum de gain de poids à l'été, alors que la ponte n'est pas déclenchée. Typiquement dans le Bassin, les eaux ont des abondances de microphytoplancton plus faibles en été qu'au printemps, forçant le bivalve à diriger l'énergie issue de l'alimentation vers la gonade et au maintien de son métabolisme de base, limitant ainsi la croissance (Deslous-Paoli, 1982 ; Deslous-Paoli *et al.*, 1982a ; Maurer, 1989 ; Soletchnik *et al.*, 1996a) : la croissance est inhibée en fin de gamétogénèse et

dépend de la quantité alimentaire disponible (Deslous-Paoli, 1982). La quantité de nourriture disponible dans le milieu limite la croissance d'autant plus que les besoins énergétiques liés à l'effort de reproduction sont grands (Deslous-Paoli, 1982). Le coût du métabolisme de base est donc plus important à cette période, et correspond à un stress physiologique avec l'augmentation des températures et la prise de poids en gonade. Tant que les conditions trophiques sont bonnes, la gonade continue de se développer jusqu'au déclenchement de la ponte par la température. Si ce déclencheur n'intervient pas, l'huître expulse alors une partie de ses produits génitaux en fin de saison de reproduction afin d'initier un nouveau cycle de reproduction (Enriquez-Diaz *et al.*, 2009), ce qui semble être observé en 2007.

En 2008, les teneurs en chlorophylle *a* au printemps, période de croissance et d'initiation de la gamétogénèse, étaient en meilleur accord avec les normales de saison, mais, au vu des faibles croissances enregistrées, elles ne semblent pas avoir permis de fournir suffisamment d'énergie pour la croissance gonadique et somatique. Ici encore, la croissance gonadique est privilégiée et caractéristique d'une reproduction de type R (Lubet et Mann, 1987). En août 2008, l'IG indiquait une reprise de l'activité gonadique, période correspondant à un pic de chlorophylle *a*. En effet, la rematuration nécessite des conditions trophiques suffisantes (Ruiz *et al.*, 1992).

Cependant, d'autres hypothèses sur les faibles croissances enregistrées en 2008 peuvent être émises. Berthomé et Fernandez-Castro (1980) ont observé à Marennes-Oléron une diminution de la vitesse de croissance de *Crassostrea gigas* et des processus de reproduction importants, 10 ans après la première implantation dans les années 1970, et émis trois hypothèses :

- une charge totale en huîtres trop importante par rapport au potentiel nutritif du bassin (capacité trophique limitante),
- une acclimatation écologique de l'espèce (pouvant devenir plus sensible aux aléas environnementaux, parasitisme, maladies, etc.),
- une dégénérescence génétique.

Ces différentes hypothèses sont applicables au Bassin d'Arcachon où peu d'approches de la capacité trophique ont été réalisées. Glé (2007) étudiait la productivité primaire tandis que Blanchet (2004) s'est limité aux flux trophiques au sein des communautés benthiques. Une surcharge de biomasse associée au développement de récifs naturels, compétiteurs trophiques directs des huîtres cultivées (Cognie *et al.*, 2006) (notamment quand ils sont situés à proximité), peut expliquer le défaut de croissance observé. La dernière estimation des récifs sauvages date de 2002 et comptabilisait déjà la même biomasse entre les populations sauvages et cultivées. Si les conditions nutritives sont effectivement limitantes, les huîtres peuvent, soit favoriser la gamétogénèse aux dépens de

la croissance (Samain et McCombie, 2007), soit stopper la gamétogénèse pour subvenir aux besoins du métabolisme de base (Brown et Hartwick, 1988a ; Chavez-Villaba, 2001).

Par ailleurs, des politiques de réensemencement sont actuellement à l'étude afin d'augmenter la diversité génétique.

Les teneurs en chlorophylle *a*, en tant qu'indice de source de nourriture potentielle pour les huîtres, peuvent donc expliquer l'absence de croissance observée en 2008. En effet, lorsque la disponibilité trophique est suffisante au printemps et en été, elle permet à la fois la maturation des gonades et la croissance, et initie les périodes de rematuration.

La chlorophylle *a* est une estimation de la biomasse de photo-autotrophes. Or, l'importance du bol alimentaire est aussi qualitative et dépend donc de la composition spécifique des communautés de la masse d'eau. Hyun *et al.* (2001) considèrent que la chlorophylle *a* n'est pas un bon indicateur de la qualité alimentaire pour les huîtres, dans les modèles de croissance. En effet, la quantification de la chlorophylle *a* regroupe l'ensemble des photo-autotrophes (et débris) de la colonne d'eau qui est généralement composée de différents taxa appartenant à des classes de tailles variées de micro-, nano- et pico-phytoplancton. De plus, chaque groupe taxonomique possède des valeurs nutritives différentes pour les huîtres (Verity *et al.*, 1992). Barillé *et al.* (1993) ont montré que les huîtres ne sélectionnent pas de manière active les cyanobactéries, ou les pico- et nano-eucaryotes inférieurs à 3-4 μm (ingérés de manière passive), l'efficacité de rétention des particules à 100% étant estimée à 7 μm (Héral, 1985 ; Deslous-Paoli *et al.*, 1987a). En comparant les données de chlorophylle *a* avec celles d'abondances et de tailles du microphytoplancton, les abondances des organismes compris entre 20 et 100 μm semblent être en 2008, plus faibles qu'en 2007 (Chapitre II), ainsi que les abondances totales. De plus faibles abondances phytoplanctoniques en 2008, par comparaison à 2007, peuvent s'expliquer soit par des facteurs limitant (ou inhibant) leur production, tels que les nutriments ou la lumière, soit par une prédation plus forte (Chapitre I). Les prédateurs zooplanctoniques peuvent en effet en être la cause, puisqu'ils étaient plus abondants en 2008 (Chapitre II). La structure des communautés zooplanctoniques d'une part et microphytoplanctonique d'autre part, sont proches en 2007 et 2008 en période estivale, mais toutefois se ségrègent (Chapitre II) et suggèrent une qualité potentielle différente de la source alimentaire entre 2007 et 2008.

Dans la gamme de taille des particules consommées théoriquement par les huîtres (> 7 μm) plusieurs types d'organismes existent comme les protistes flagellés et ciliés, le phytoplancton. Le groupe des nano-eucaryotes de petite taille ($N_2 < 8 \mu\text{m}$) apparaît de manière récurrente dans la comparaison des matrices BIOENV à la station récifale. L'absence de l'étude du compartiment microzooplanctonique (15-63 μm), donc de proies

potentielles pour les huîtres, pourrait constituer un biais. En effet, au sein du microzooplancton se trouvent les ciliés qui sont des prédateurs de petits flagellés de type N2 et sont par conséquent susceptibles de réguler les abondances de ces derniers (Dupuy *et al.*, 2000a).

4.2.5 NOP, COP et qualité de la MOP

Il est difficile d'identifier le meilleur paramètre descripteur de la qualité des masses d'eau. Dans cette étude, le NOP est le paramètre le plus fortement associé à la distribution des matrices physiologiques et biochimiques des huîtres. Toutefois, le NOP est un paramètre corrélé à d'autres paramètres de caractérisation des masses d'eau, comme le COP et le rapport COP/Chla. L'ensemble ou chacune des trois variables peut donc évoluer avec la matrice physiologique des huîtres.

L'utilisation des indicateurs de qualité des masses d'eau, dévoilant une dominance de photo-autotrophes en fin d'hiver, a permis de mettre en évidence le point de départ de la chaîne trophique (Chapitre II). Cette période correspond au moment où les indices gonadique et de condition commencent à augmenter après une période de latence hivernale (Chavez-Villalba, 2001). Il aurait été intéressant de connaître la qualité des masses d'eau printanière et hivernale en 2007 et de la comparer à la croissance et à l'évolution de la gonade afin de comprendre plus précisément l'influence de ces paramètres sur l'évolution physiologique des bivalves.

Le COP est généralement plus abondant que le NOP dans la matière organique et dans la colonne d'eau, et variable au sein des organismes, mais il est plus difficile à caractériser, car il peut être composé autant de matière détritique que de matière fraîche. Le NOP, ou plus précisément l'azote, a une incidence écologique plus importante pour les huîtres, car plus limité dans le milieu et essentiel (*e.g.* synthèse des protéines, rapprochement dans l'ACP du NOP et des protéines). Bien que le carbone (via les glucides) soit le principal substrat de respiration des huîtres (Lubet et Mann, 1987), le catabolisme de l'azote peut être également impliqué dans la respiration métabolique en cas de carence nutritive ou de réserves (Mann, 1979b ; Ruiz *et al.*, 1992 ; Chavez-Villalba, 2001). Ce paramètre peut être cependant tiré par les fortes valeurs enregistrées de NOP et de COP en été 2007 au moment où l'IG et l'IC étaient forts. Une série de données à plus long terme permettrait de confirmer l'ensemble de ces hypothèses.

L'ingestion des aliments passe par l'assimilation de carbone et d'azote particuliers. Les prises alimentaires de carbone et d'azote par *Crassostrea gigas* varient en fonction de la disponibilité alimentaire et de la période de vie (Bayne, 2009). En effet, chaque tissu a un

besoin différent en carbone et en azote en fonction de son rôle physiologique et des saisons où il croît (Berthelin *et al.*, 2000 ; Bayne, 2009). Dans une étude très complète, Bayne (2009) a montré que les huîtres adaptent leur taux d'ingestion en fonction de leurs besoins métaboliques et de la qualité alimentaire disponible, et sélectionnent préférentiellement le carbone ou l'azote, avec par exemple, un besoin en azote supérieur en période de croissance (via les protéines) et un besoin en carbone supérieur en période de gamétogénèse (via les glucides). Il a mis en évidence que les huîtres ont un comportement alimentaire différent, avec des efficacités pré- et post-ingestion différentes qui résultent des variations des rapports C/N de la MOP en fonction des rapports C/N de la demande pour la croissance, mais dans tous les cas la fraction absorbée est supérieure à la demande, l'absorption de l'azote étant privilégiée.

La qualité des masses d'eau influence donc bien le cycle physiologique et biochimique des huîtres et leur comportement alimentaire, avec une importance du carbone et de l'azote disponibles dans la colonne d'eau, dont la demande évolue en fonction du statut physiologique.

5. Conclusion

Les huîtres sont capables de s'adapter à leur milieu et aux variations de la disponibilité alimentaire, quelle que soit la population considérée (cultivée ou sauvage). La qualité alimentaire est importante pour les processus métaboliques des êtres vivants. Dans le cas des huîtres, il ne faut donc pas se limiter à l'étude de la biomasse globale de chlorophylle *a* et de certains hétérotrophes pour qualifier le milieu dans lequel se développent les huîtres, mais tenir compte également des quantités de carbone et d'azote disponibles (via les communautés planctoniques) pour les besoins métaboliques des huîtres dont la demande varie en fonction des saisons. La température joue un rôle essentiel dans le déclenchement de la ponte, l'initiation de la gamétogénèse et la survie des larves, mais influe aussi indirectement sur les composantes biologiques de la colonne d'eau, proies potentielles des huîtres. Les modifications saisonnières de l'environnement, et les conditions climatiques en particulier, influencent ainsi plus la réponse physiologique des huîtres que leur positionnement dans la colonne d'eau, bien que les huîtres de culture montrent une croissance en trois dimensions et une activité de reproduction plus importante que les huîtres sauvages. L'activité de reproduction est privilégiée par rapport à la croissance quand les conditions trophiques sont restreintes, comme il a été observé en 2008.

Différentes explications peuvent être apportées à l'état de latence des gonades matures et au retard de ponte observés à l'été 2007 par comparaison à l'été 2008 :

- un problème thermique durant la gamétogénèse : une initiation précoce de la gamétogénèse (températures élevées) et une altération de la progression graduelle des températures (fluctuations brutales au cours du printemps) ;
- des fluctuations thermiques estivales avec des valeurs moins stables et plus faibles perturbant le déclenchement de la ponte, les pontes partielles observées résultant sans doute de la « purge » des gonades pour l'initiation d'un nouveau cycle de reproduction.

De plus, des apports d'eau douce plus fréquents en 2007 semblent avoir stimulé les floraisons phytoplanctoniques durant la période estivale permettant à la fois la croissance et le maintien de la gonade mûre.

Enfin, l'absence de croissance en 2008 peut s'expliquer par une quantité de nourriture disponible plus faible, bien que l'effort de reproduction ait été maintenu.

PARTIE 2:

HUITRE

ET

FLUX TROPHIQUES



Chapitre IV : Evaluation des flux trophiques *in situ* au sein des écosystèmes à huîtres (cultivées et naturelles) par la méthode des tunnels benthiques

1. Introduction

La présence d'un stock important de bivalves en culture ou à l'état naturel sur un même site soulève la question de la capacité trophique limite qu'offre un écosystème (Héral *et al.*, 1989). Les bivalves filtreurs suspensivores éclaircissent une quantité d'eau importante à des fins nutritives et peuvent épurer l'intégralité de l'eau de baies côtières semi-fermées en quelques jours seulement (Asmus et Asmus, 1993). La notion de capacité trophique des écosystèmes s'est développée avec l'intensification de l'aquaculture dans les zones côtières productives. Héral *et al.* (1989) ont soupçonné une biomasse de bivalves cultivés plus importante que ne peut le supporter le système, en montrant une diminution de la croissance des huîtres avec l'augmentation de la biomasse produite dans le bassin de Marennes-Oléron (Héral, 1985, Héral, 1993). Ce sujet est d'autant plus important dans les baies semi-fermées à productivité modérée dont le renouvellement des eaux est relativement lent et dépendant de la marée, comme le Bassin d'Arcachon.

La capacité importante de filtration de certains bivalves comme les moules ou les huîtres peut impacter la composition de la colonne d'eau, tant en ce qui concerne le compartiment sestonique (Newell et Jordan, 1983 ; Héral, 1985 ; Asmus et Asmus, 1993 ; Le Gall *et al.*, 1997 ; Dupuy *et al.*, 2000a ; Dupuy *et al.*, 2000 b ; Trottet *et al.*, 2008) que le compartiment dissous (Dame *et al.*, 1984 ; Boucher et Boucher-Rodoni, 1988 ; Baudinet *et al.*, 1990 ; Smaal et Prins, 1993 ; Smaal et Zurburg, 1993 ; Richard *et al.*, 2007a,b). Or, alors que les compartiments planctoniques permettent le développement de ces bivalves et

assurent le succès de la reproduction (e.g. Maurer et Borel, 1986 ; Maurer, 1989 ; Samain et McCombie, 2007 ; Maurer *et al.*, 2007, Auby *et al.*, 2008), des consommations excessives peuvent se répercuter le long de la chaîne trophique (modification de l'équilibre proies-prédateurs) (Le Gall *et al.*, 1997 ; Dupuy *et al.*, 2000a).

En plus de la consommation planctonique, les bivalves produisent des biodépôts qui augmentent la sédimentation de particules fines (Haven et Morales-Alamo, 1966), enrichissent les sédiments en matière organique, et impactent les processus de reminéralisation (Dame *et al.*, 1984 ; Boucher et Boucher-Rodoni, 1988 ; Crawford *et al.*, 2003 ; Cranford *et al.*, 2007, 2009).

Il est donc essentiel, en fonction de la dynamique de chaque écosystème et notamment dans les baies semi-fermées, de déterminer l'importance du rôle des bivalves à forte biomasse au sein d'un écosystème et de quantifier leur impact, notamment leur niveau de prédation.

De nombreuses études ont été réalisées afin de définir les taux de filtration des huîtres, mais ces expériences se sont généralement déroulées en laboratoire, utilisant donc rarement la ressource en nourriture du milieu. Lorsqu'elles sont réalisées en milieu fermé, les études sur les taux d'éclaircissement ou les taux de filtration des bivalves marins ne correspondent pas en effet aux conditions de vie réelles des organismes, qui ne sont pas, en outre, présents en densité naturelle (ces taux étant généralement déterminés sur des individus isolés ou à faible densité). De plus, les mesures de taux d'éclaircissement nécessitent un ajout constant de nourriture en mésocosme (Riisgard, 2001) [e.g. choix de proies préférentielles et faible diversité spécifique (Barillé *et al.*, 1993, 1997 ; Kesarcodi-Watson *et al.*, 2001 ; Bougrier *et al.*, 2003)], alors qu'en milieu naturel les organismes sont soumis aux apports alimentaires qualitatifs et quantitatifs variés relatifs à la marée. Or, le régime tidal est une source d'énergie naturelle qui transporte les aliments et disperse les déchets des organismes, ce qui permet aux huîtres, entre autre, de limiter l'envasement local (Dame *et al.*, 1985). De plus, ce type d'approches en milieu contrôlé et les méthodes qui en dépendent font des paramètres mesurés (et évalués dans des conditions spécifiques), des données difficilement applicables aux individus (et aux populations) dans leur écosystème.

Jørgensen (1996) suggère que les taux d'éclaircissement définis *in situ* peuvent être sous-estimés si l'eau filtrée par une huître (par exemple) est filtrée à nouveau par une autre huître et notamment dans les écosystèmes soutenant une forte biomasse. Néanmoins, travailler *in situ* reflète les conditions naturelles et permet de se placer dans une perspective écologique, en privilégiant l'étude au niveau d'une population et non d'un individu.

Selon Fréchette *et al.* (1993), l'étude des flux au moyen de tunnels benthiques est une approche satisfaisante qui présente plusieurs avantages :

- (1) absence de perturbation des animaux et des sédiments,
- (2) quantification des flux sur une grande partie de la population,
- (3) observations directes du comportement des organismes et des autres processus,
- (4) maintien des conditions environnementales (lumière, température, etc.),
- (5) interprétation plus facile des résultats observés.

De plus, les huîtres, considérées comme espèces ingénieurs d'écosystème, ne peuvent pas être étudiées comme des populations isolées dans une approche visant à caractériser leur impact sur les différents compartiments dissous et particulaires du milieu naturel. Ainsi, dans les années 1980, Dame *et al.* (1984) ont développé le concept du *Benthic EcoSystem Tunnel*, qui permet notamment d'évaluer les flux de matière dans les communautés associées aux bivalves en milieu naturel. De nombreux auteurs ont utilisé les tunnels benthiques en vue de la caractérisation des flux de matières ou de nutriments de manière la plus réaliste possible (Dame, 1993) sur des bancs de bivalves, notamment sur des bancs de moules aux Pays-Bas et au Danemark et/ou d'huîtres en Caroline du Nord ou à Marennes-Oléron (Dame *et al.*, 1984 ; Dame et Dankers, 1988 ; Dame *et al.*, 1989 ; Dame *et al.*, 1991 ; Dame *et al.*, 1992 ; Josefsen et Schlüter, 1994 ; Zurburg *et al.*, 1994) ou d'autres organismes comme les Ascidies (Hartl et Ott, 1999). Dame *et al.* (1984) considèrent que les bancs de bivalves filtreurs sont à la base des processus de transformation de la matière dans les écosystèmes estuariens du fait de leur grande capacité de consommation et du remaniement de nutriments de la colonne d'eau vers les sédiments et au sein de leur corps (Dame, 1993). Dans cette étude, l'approche par tunnels benthiques a été appliquée aux deux populations d'huîtres (en culture et sous forme de récif) dans le Bassin d'Arcachon, afin de répondre aux objectifs suivants :

- (1) déterminer les flux trophiques au sein de chaque « écosystème à huîtres » et leur variabilité saisonnière,
- (2) évaluer l'impact de la filtration des huîtres sur les communautés planctoniques des points de vue qualitatif et quantitatif,
- (3) comparer les flux trophiques entre populations cultivées et sauvages d'huîtres.

2. Matériel et méthodes

2.1 Le dispositif : Tunnels benthiques

Des tunnels en polycarbonate transparent (afin de laisser passer la lumière du jour) ont été élaborés, et déployés au-dessus de tables ostréicoles et de récifs naturels d'huîtres (Figure IV-1). Les plaques⁷ ont été incurvées et scellées entre elles, l'étanchéité du tunnel étant assurée par le recouvrement des plaques. De manière à canaliser le flux d'eau et à ancrer le tunnel au sol, les plaques ont été fixées de chaque côté et sur toute la longueur du tunnel à une armature en bois, enfoncée dans le sol pour assurer l'étanchéité latérale, dépassant d'environ 40 cm (Figures IV-1 et IV-2). L'ensemble du tunnel a été solidement amarré par des cordes fixées de chaque côté à une rangée de « pignots »⁸. Ceux-ci ont aussi servi à amarrer une embarcation flottante pouvant suivre les mouvements de la marée, sans perturber le milieu, dans le but de réaliser les prélèvements d'eau.

Les dimensions de chaque tunnel étaient les suivantes :

- longueur : 20 m,
- largeur au sol : 1 m,
- hauteur : 0,9 m (les poches d'huîtres et la partie supérieure des récifs étant situées approximativement à mi-hauteur d'un tunnel),
- surface au sol : 20 m²,
- section verticale : 0,77 m²,
- volume intérieur : 15 m³.

Les tunnels (démontables) étaient mis en place lors de la marée basse précédant les expériences. Chacune de ces expériences s'est déroulée sur un cycle de marée complet (12 h), soit d'une marée basse à la marée basse suivante. Les expériences se sont déroulées en mai, juillet et octobre 2008. A chacune de ces périodes, les expériences (tunnel « huîtres cultivées » et tunnel « huîtres sauvages ») ont été conduites à un jour d'intervalle, de manière à limiter les risques de modifications des caractéristiques physiques, chimiques et biologiques des masses d'eau. Chaque extrémité du tunnel a pris le nom de la direction

⁷ Plaques de 2 m x 3 m de long et de 3 mm d'épaisseur

⁸ Piquets constitués de troncs de jeunes chênes, utilisés traditionnellement par les ostréiculteurs locaux pour délimiter les parcs

géographique dans laquelle il se place : ainsi se distinguent l'extrémité Nord et l'extrémité Sud.

Des expériences préliminaires (mars 2008, Annexe 2-A) avec un premier tunnel benthique de taille et de forme différentes (10 m de longueur, section trapézoïdale), ont permis de tester le dispositif afin d'améliorer (augmentation de la longueur et de la section verticale) et d'éliminer certains paramètres difficiles à contrôler.

La mise en place des tunnels et le déroulement des expériences ont nécessité d'importants moyens humains (10 personnes pour le montage et 12 personnes pour les manipulations) et nautiques (3 embarcations).

2.2 Site d'étude

Les expériences se sont déroulées sur le site des Hosses (Chapitre I) pour les configurations suivantes :

- **CULT** : rangée de tables ostréicoles supportant des poches (40) d'huîtres de culture de 2,5 ans d'âge ;
- **SAUV** : récif naturel d'huîtres développé sur une rangée de tables ostréicoles abandonnées ;
- **TEMOIN** : rangée de tables ostréicoles supportant des poches remplies de coquilles vides d'huîtres, en nombre identique à celui des huîtres en culture.

Chaque tunnel benthique recouvrait l'intégralité d'une table ostréicole ou d'un récif sur une longueur de 20 m sur 1 m de large.

L'expérience TEMOIN a été uniquement réalisée en mai 2008. Les coquilles d'huîtres avaient été préalablement nettoyées et lavées avec de l'eau de javel, de manière à éliminer tous les organismes épibiontes potentiels.

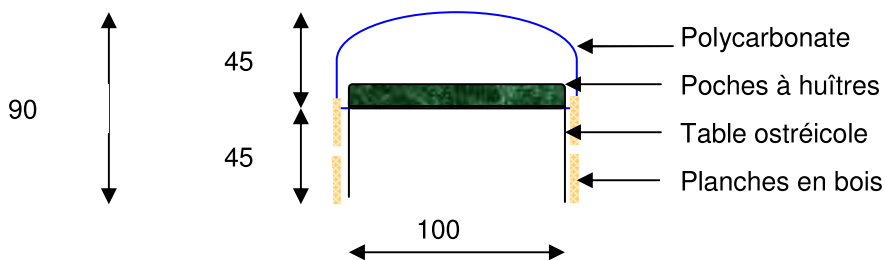


Figure IV-1 : Croquis en section verticale du tunnel sur les parcs ostréicoles. Dimensions en centimètres.



Figure IV-2 : Mise en place des tunnels benthiques au-dessus des récifs d'huîtres sauvages (1, 2, 4 et 5) et des huîtres cultivées sur tables (3). Le Profiler Aquapro est visible au premier plan sur la photographie 3 ; les tubulures du système de prélèvement d'eau sont observables sur les photos 4 et 5.

2.3 Mesures / Prélèvements

Lors de chaque expérience, les prélèvements d'eau débutaient dès que l'eau recouvrait le tunnel, soit environ 1 h après la basse mer. En juillet et octobre, un laps de temps d'un cycle de marée a été laissé entre la mise en place du tunnel et le début des prélèvements, afin d'éviter la remise en suspension de sédiments liée au piétinement lors de l'installation des tunnels.

2.3.1 Courants

A chacune des deux extrémités des tunnels, des Profiler Aquapro[®] (courantomètres) de chez Nortek[®] ont été fixés au sédiment (Figure IV-2), légèrement enfoncés afin que les têtes des profileurs soient au même niveau que le sédiment. Ces profileurs nous ont permis de mesurer la direction et la vitesse des courants ainsi que la hauteur d'eau sur site. Le faisceau acoustique était orienté perpendiculairement à l'unité centrale. La fréquence des appareils était de 2 MHz et réglée sur des cellules de 10 cm de haut, représentant donc 30 cellules au total avec des mesures instantanées toutes les trente secondes. Les Aquapro mesuraient les courants selon trois composantes : en direction du Nord, de l'Est et sur la verticale. La détermination de la vitesse des courants résiduelle (totale) est égale à la racine carrée de la somme de chaque composante élevée au carré. A ces mesures acoustiques de vitesse et de direction, sont associés des capteurs de pression qui mesurent la hauteur de marée à la même fréquence que les courants.

Les données de vitesse ont été moyennées sur des intervalles de 10 min (durée des prélèvements d'eau) et sur la hauteur de la section verticale des tunnels par Aldo Sottolichio (Equipe METHYS, UMR EPOC, Université Bordeaux 1).

2.3.2 Température et salinité

A chaque moment de prélèvement, la température et la salinité ont été relevées à l'aide d'une sonde WTW Tetracon 325 à proximité immédiate du tunnel.

2.3.3 Comportement valvaire des huîtres

Cette technique vise à mesurer *in situ* et à haute fréquence l'écartement des valves de coquilles d'huîtres vivantes au moyen d'électrodes très légères (<1 g), collées sur les

coquilles d'huîtres, qui mesurent à haute fréquence l'écartement entre les valves sans altérer leur mouvement (Figure IV-3).

Une première carte électronique gère les électrodes à proximité des huîtres dans une boîte étanche, et une seconde enregistre les données et gère leur émission. Les données étaient transmises, tous les jours, à marée basse, via GPRS (fréquences téléphoniques) et enregistrées dans une base dès réception du signal au laboratoire. L'échelle de mesure est de 0 à 12 mm avec une précision de 10 μ m. Avec une fréquence de mesure toutes les 0,1 secondes et pour un ensemble de 16 huîtres équipées, chaque animal est interrogé toutes les 1,6 secondes. Une interface mathématique permet ensuite de traiter le signal. Plus d'informations sont disponibles sur le site : http://www.domino.u-bordeaux.fr/molluscan_eye/. La mise en place du système et le traitement des données ont été réalisés par Jean-Charles Massabuau, Pierre Ciret et Gilles Durrieu en collaboration avec Damien Tran (Equipe GEMA, UMR EPOC, Université Bordeaux 1).



Figure IV-3 : Sonde valvométrique (à gauche) et mise en place sur le terrain (à droite) avec le système d'émission.

Durant la manipulation de mai, seules des huîtres sauvages (n=16) ont été équipées d'un système de valvométrie et les données ont été recueillies durant 15 jours. Durant les expériences d'octobre, 16 huîtres cultivées et 16 huîtres sauvages ont été appareillées. Les huîtres sauvages avaient préalablement été désatroquées et nettoyées. Lors de chaque expérience, les huîtres ont été placées dans une poche ostréicole, à plat, au centre du tunnel. La mise en place a été réalisée une semaine avant le début des expériences, de manière à ce que les huîtres aient le temps de se ré-acclimater dans le milieu naturel. En octobre, une des deux stations était équipée d'un système WIFI et les données ouvertures / fermetures étaient disponibles le lendemain sur le site internet. Cet équipement nous a permis de déterminer les périodes d'ouverture et de fermeture des valves d'huîtres, d'évaluer le comportement des huîtres face à la marée et de mieux interpréter les phénomènes ayant lieu dans le tunnel lors des prélèvements.

Toutes les demi-heures, le pourcentage d'huîtres ouvertes a été estimé en tenant compte du nombre d'huîtres ayant une durée de fermeture $< 5 \text{ min.h}^{-1}$. Le comportement en mai de 13 huîtres SAUV (uniquement), a pu être analysé et en octobre celui de 9 huîtres SAUV et 15 huîtres CULT.

2.3.4 Prélèvements d'eau

Les prélèvements d'eau ont été réalisés simultanément à chaque extrémité du tunnel à l'aide d'une pompe à vide placée sur une embarcation. Des tubulures propres ont été utilisées et canalisées dans des tubes plus grossiers à usage électrique. Les prélèvements d'eau étaient effectués à 15 cm de chaque extrémité du tunnel, au milieu de la section verticale entre les poches d'huîtres et le plafond du tunnel.

La pompe était réglée de manière à remplir des bidons de 10 L d'eau en 10 min, avec un débit considéré comme maximal pour l'obtention d'organismes planctoniques intacts. Ces bidons ont été transformés de manière à limiter la turbulence et la formation de bulles lors du pompage d'eau (dommages occasionnés au microzooplancton) et ont été nettoyés préalablement avec de l'HCl 10%. L'eau était prélevée en circuit fermé et ne passait pas par la pompe. Les réceptacles de 10 L étaient laissés en débordement afin d'éviter tout problème lié à une quantité d'air ou d'oxygène trop importante, surtout lors du déplacement des bidons. Une fois pleins, ceux-ci étaient transportés jusqu'à un autre bateau, où étaient réalisés les divers conditionnements (*cf.* 2.3.5).

Les prélèvements ont été réalisés toutes les heures durant le flot et dès le tunnel recouvert, puis toutes les demi-heures durant le jusant jusqu'à ce que le tunnel soit découvert. La durée du prélèvement était de 10 min, intégrant ainsi une partie de la variabilité de la masse d'eau et le temps de transit dans le tunnel même si les mesures sont toujours considérées comme instantanées.

2.3.5 Echantillonnage et analyse des compartiments dissous et particuliers

En dehors du compartiment dissous, les protocoles de la caractérisation de la colonne d'eau sont détaillés au Chapitre II.

a. Compartiment dissous : l'ammonium (NH_4)

Le premier compartiment conditionné, le plus sensible (les gaz étant très facilement contaminables), a été l'ammonium. Cent mL d'eau de mer ont été versés à partir du bidon de

10 L dans des bouteilles en verre de 100 mL, auxquels ont été ajoutés successivement 3 mL de réactifs R1 (phénol-nitroprussiate) et 3 mL de R2 (hypochlorite alcalin) comme décrit par Aminot et Kérouel (2004). Les échantillons ont été conservés à l'obscurité, puis l'absorbance à 630 nm dans une cuve de 5 cm a été mesurée et confrontée à la gamme étalon de manière à définir la concentration en ammonium présente dans l'eau. Des blancs de réactifs et des blancs de turbidité des eaux ont également été réalisés.

Afin d'évaluer la variabilité de la mesure, 5 réplicats ont été effectués à trois temps de l'expérience, lors des premier et dernier temps de prélèvements et aux alentours de la pleine mer (pas de réplicat aux autres temps de prélèvement ; les écart-types représentent donc la moyenne de la variabilité mesurée par expérience sur les différents réplicats).

b. Compartiment particulaire

– *Matières en suspension*

Entre 500 mL et 1 L d'eau ont été homogénéisés et filtrés sur filtres GF/F 47 mm pré-calcinés et rincés au formiate d'ammonium (68 g.L^{-1}) pour éliminer les sels. Les MES, MOP et MIP ont été ensuite quantifiées sur trois réplicats par temps de prélèvement.

– *Carbone et azote organiques particulaires*

Deux réplicats ont été effectués. Le volume d'eau filtré sur GF/F 25 mm calciné était dépendant de la charge en particules présente dans l'eau. Les concentrations de COP et NOP ont été déterminées à l'aide du CN Flash Elemental Analyser 1112, Thermofininingan.

– *Biomasse des autotrophes planctoniques (Chlorophylle a)*

L'eau a été pré-filtrée sur $200 \mu\text{m}$ afin d'éliminer les débris de zostères et de manière à quantifier la fraction de biomasse phytoplanctonique accessible pour les huîtres. Trois réplicats de 500 mL ont été filtrés sur le bateau sur des filtres GF/F 47 mm.

c. Compartiment biologique

– *Procaryotes, picoeucaryotes et nanoeucaryotes*

Deux réplicats de 2 mL pour l'analyse des procaryotes et deux réplicats de 2 mL pour l'analyse des compartiments nano- et pico-planctoniques ont été fixés avec $50 \mu\text{L}$ de formol 37% pré-filtré sur $0,22 \mu\text{m}$. Lors du premier et dernier prélèvement, ainsi qu'à pleine mer, cinq réplicats ont été effectués dans le but de contrôler la variabilité du prélèvement. Les

diverses abondances cellulaires ont été évaluées par cytométrie en flux en distinguant différents groupes (définis au Chapitre II) de nanoflagellés (N1, N2 et N3), les pico-eucaryotes (PE), les cyanobactéries (*Synechococcus*) et les procaryotes hétérotrophes (HNA et LNA).

– *Microphytoplankton*

Pour la détermination⁹ par phylum du phytoplancton, 150 mL d'eau ont été fixés avec 150 µL de lugol acide et déterminés par catégorie de tailles (Chapitre II). En raison des temps de détermination très longs, un seul prélèvement par heure a été analysé.

– *Microzooplancton*

Le micro-zooplancton regroupe les organismes zooplanctoniques de taille inférieure à 200 µm. Ce compartiment, très fragile, a été prélevé après le compartiment dissous.

A partir des bouteilles de prélèvement, 150 mL d'eau ont été prélevés, additionnés de 1 mL de lugol alcalin (Sherr *et al.*, 1989) (10 g de iode, 20 g de potassium iodure, 10 g d'acétate de sodium dans 140 mL d'eau distillée) et placés à l'obscurité et au frais jusqu'à analyse. La détermination⁹ des grands groupes micro-zooplanctoniques a été réalisée au microscope inversé (Zeiss Axiovert, objectif 40) après sédimentation de 100 mL d'eau de 24 à 48 h. Des mesures de taille ont été réalisées sur les organismes, qui ont permis de les classer en classes de tailles (<20 ; 20-50 ; 50-100 ; 100-150 ; 150-200 et > 200 µm). En raison des temps de détermination très longs, seuls 3 prélèvements ont été analysés (un durant la marée montante, un autour de la pleine mer et un durant le jusant, à l'exception des expériences de mai où un échantillon sur deux a été étudié).

Les plus grands organismes zooplanctoniques (comme au Chapitre II) n'ont pas été évalués dans cette étude du fait (1) de leur capacité d'échappement et (2) des difficultés liées au prélèvement d'un grand volume d'eau sans perturber le milieu.

2.3.6 Détermination des biomasses d'huîtres en récif et de la macrofaune benthique

Les modes de prélèvement sont expliqués dans le Chapitre III (huîtres) et dans le Chapitre VI (macrofaune). Cinq réplicats de sédiment de 0,04 m² ont été prélevés pour la macrofaune aux stations CULT (directement sous les tables ostréicoles) et SAUV (directement sous les récifs naturels), et tamisés sur maille carrée de 1 mm. La biomasse

⁹ Les déterminations et dénombrements ont été réalisés par Claire Barbier et Gaëlle Pauillac.

d'huîtres en récifs et de macrobenthos (par phylum) a été déterminée après élimination du test des Mollusques et des Echinodermes, et séchage à l'étuve à 60°C pendant 48 h. Cette opération a été réalisée lors du suivi saisonnier du compartiment sédimentaire (Chapitre VI). Seules les valeurs du mois de mai sont disponibles ; les autres biomasses et abondances calculées correspondent à celles enregistrées aux mêmes périodes l'année précédente.

2.3.7 Calculs de flux

Des tests de rangs signés de Wilcoxon (Siegel et Castellan, 1988) ont été réalisés à partir du moment où le courant était orienté dans l'axe du tunnel pour évaluer la tendance générale des concentrations à être plus importante à une extrémité (Nord ou Sud) qu'à une autre. Ces tests n'ont pas été corrigés par le test de Bonferroni, car les paramètres mesurés sont considérés comme indépendants : les différences Nord-Sud (entrée-sortie) des différents paramètres ne sont pas affectées par le nombre de paramètres mesurés. Ils ont été utilisés de manière « qualitative », pour évaluer la tendance générale sur une marée à la production ou à la consommation de matière. En effet, les huîtres peuvent à la fois, produire et consommer des particules via le système digestif.

Les flux (entrant et sortant du tunnel) ont été calculés pour l'ensemble des paramètres particuliers et dissous à partir de leur concentration. Ils ont été, par ailleurs, calculés seulement quand la vitesse du courant était supérieure à 0,1 m.s⁻¹ afin d'éviter un temps de résidence trop important de la masse d'eau dans le tunnel. Pour cette vitesse, l'eau traverse le tunnel en 3 minutes trente secondes.

Les flux de matière biologique ont été évalués en fonction de leur contenu en carbone théorique (Tableau IV-1). Seules les cryptophycées, déterminées par cytométrie en flux, ont été rejetées des calculs de flux car leurs abondances se situent en dessous de la concentration limite de détermination de l'appareil ; en effet, pour être représentatif, le nombre de cellules comptées doit être supérieur à 100 cell.mL⁻¹ (F. Jude, comm. pers.). Les flux de carbone pour les autres compartiments biologiques évalués par cytométrie en flux (soit les pico- et nano-eucaryotes) ont été déterminés pour toutes les marées.

En ce qui concerne le microphyto- et le microzooplancton, les flux de carbone ont été estimés **quand la différence d'abondance d'un taxon entre les deux extrémités du tunnel est apparue significative**. Le seuil de significativité estimé correspond à une

différence d'individus comptés¹⁰ au microscope entre les deux extrémités supérieure à 10 individus.

Les flux de carbone pour le microphytoplancton ont été évalués par l'estimation des biovolumes des taxa phytoplanctoniques présents à chaque temps d'échantillonnage, en tenant compte de leur taille selon Olenina *et al.* (2006). Les abondances de microzooplancton ont été directement transformées en carbone. La correspondance des biovolumes et/ou des abondances avec les teneurs en carbone a été réalisée grâce à la littérature présentée dans le Tableau IV-1.

Le calcul des flux correspond à la différence de concentration particulaire associée au débit sur la section verticale du tunnel, ramenée à la surface occupée par les huîtres. Les flux sont donc exprimés en quantité par mètre carré et par heure.

$$\text{Flux de consommation instantané } (> 0) = \frac{\text{Section} \times \text{vit.} \times \Delta(\text{entrée} - \text{sortie})}{S_{\text{huîtres}}}$$

avec :

section = section verticale du tunnel (m²),

vit. = vitesse des courants (m.h⁻¹),

$\Delta(\text{entrée} - \text{sortie})$ = différence de concentration entre les points d'entrée et de sortie de l'eau dans le tunnel (quantité.m⁻³),

S_{huîtres} = surface au sol occupée par le banc d'huîtres (m²).

Tableau IV-1 : Facteurs de conversion en carbone des micro-organismes. Cyto : détermination par cytométrie en flux.

Compartiment planctonique	Facteur de conversion carbone	Références
Cyanobactéries (cyto)	115 fg C.cell ⁻¹	Pan <i>et al.</i> (2007)
Bactéries hétérotrophes (cyto)	20 fg C.cell ⁻¹	Pan <i>et al.</i> (2007)
Cryptophycées (cyto)	15300 fg C.cell ⁻¹	Pan <i>et al.</i> (2007)
Picoeucaryotes (cyto)	1500 fg C.cell ⁻¹	Pan <i>et al.</i> (2007)
Nanoeucaryotes (cyto)	4370 fg C.cell ⁻¹	Putt et Stoecker (1989)
Phytoplancton (Autres)	0,17 pg C.µm ⁻³	Pan <i>et al.</i> (2007)
Diatomées	0,287*(vol cellulaire) ^{0,811} pg C.cell ⁻¹	Menden-Deuer et Lessard (2000)
Euglènes	234 pg C.cell ⁻¹	Dupuy <i>et al.</i> (2000b)
Ciliés	0,17 pg C.µm ⁻³	Pan <i>et al.</i> (2007)
Nauplii de Copépodes	0,224 µg C.indiv ⁻¹	Sautour (1991)
Gastéropodes (Larves)	0,6 µg C.indiv ⁻¹	Sautour (1991)

¹⁰ Les erreurs de comptages pour 200 cellules comptées ont été estimées à 13% (Lund *et al.*, 1958).

2.3.8 Calculs des taux d'éclaircissement

En écologie benthique, le taux d'éclaircissement ou *clearance rate* (CR) est défini comme étant le volume d'eau filtré et épuré complètement des particules sestoniques par unité de temps et par unité de poids d'un suspensivore (Wildish et Kristmanson, 1997). Les calculs d'éclaircissement ont été réalisés pour l'ensemble des particules ou groupes de particules dont les conditions de flux sont respectées. Le calcul du taux d'éclaircissement a été adapté de l'équation de Coughlan (1969) et de Smaal et Zurburg (1997) :

– Taux d'éclaircissement dû à la population d'huîtres :

$$CR_{Bed} = \frac{Q \ln\left(\frac{C_{in}}{C_{out}}\right)}{A}$$

avec :

CR_{Bed} : Taux d'éclaircissement de l'ensemble de la zone à huîtres ($m^3 \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$)

Q : Flux d'eau traversant le tunnel au temps t ($m^3 \cdot h^{-1}$)

C_{in} : Concentration à l'entrée du tunnel ($g \cdot m^{-3}$)

C_{out} : Concentration à la sortie du tunnel ($g \cdot m^{-3}$)

A : Surface recouverte par le tunnel (m^2)

– Taux d'éclaircissement rapporté à une huître :

CR_{Ind} est le taux d'éclaircissement rapporté à la biomasse d'huîtres présentes dans le tunnel.

Les flux, taux d'éclaircissement de la population et rapportés à la biomasse d'huîtres ont été calculés pour l'ensemble des composantes particulières et biologiques.

Le calcul des flux et des taux d'éclaircissement repose sur des hypothèses fortes :

- (1) les courants sont distribués de manière homogène au sein du tunnel et
- (2) toute la matière qui entre dans le tunnel en sort.

Le tunnel est considéré comme une boîte noire qui intègre un ensemble de processus (*e.g.* reminéralisation, remise en suspension, sédimentation,...). De plus, les mesures sont instantanées et rapportées à l'ensemble de la marée.

Les taux d'éclaircissement sont ramenés uniquement à la biomasse d'huîtres car celles-ci représentent l'essentiel de la biomasse et, en tant qu'ingénieurs d'écosystème, c'est leur biomasse qui module la présence et l'abondance des espèces associées.

2.3.9 Coefficient d'électivité

L'indice de sélectivité d'Ivlev (1961) ou électivité a été appliqué uniquement aux taxa micro-planctoniques :

$$E_i = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i}$$

avec :

r_i = pourcentage de proies i qui a disparu (nombre d'individus i / nombre total d'individus *100), soit le taux de disparition de l'espèce i au cours de la traversée du tunnel ;

p_i = pourcentage de proies dans l'environnement naturel (soit à l' « entrée »).

Des valeurs de $E_i > +0,25$ traduisent une préférence alimentaire, des valeurs $< - 0,25$ un évitement, et entre les deux une non-sélectivité (Breton, 2000).

Cependant, cet indice n'est qu'indicatif car il dépend fortement de l'abondance considérée et des proies les plus inégalement sélectionnées (Gras et Saint Jean, 1982).

Pour le microphytoplancton, les coefficients d'électivité ont dans un premier temps été évalués en charge particulaire (une colonie = 1 particule), et dans un second temps rapportés à l'individu.

3. Résultats

L'ensemble des résultats est exprimé en fonction de l'heure de pleine mer : le temps 0 considéré est l'heure de pleine mer (**PM**). Les temps (en heures) durant les expériences sont ainsi négatifs durant le flot et positifs durant le jusant. Par exemple, PM+2 signifie deux heures après la pleine mer et PM-2 deux heures avant la pleine mer.

3.1 Caractéristiques des périodes d'expérimentation

3.1.1 Comparaison avec le suivi saisonnier de la colonne d'eau

Afin de situer les conditions d'expérimentation au sein du cycle saisonnier, les données des différents paramètres mesurés à PM lors des expérimentations ont été comparées aux courbes et aux moyennes des paramètres saisonniers encadrant les dates d'expériences¹¹ (Chapitre II) et sont synthétisées dans les Tableaux IV-2 à IV-5.

Chacune des expériences s'est située dans des conditions où i) les concentrations en MES (MIP et MOP compris) étaient toujours inférieures par rapport au suivi saisonnier (< 7 mg.L⁻¹), ii) les concentrations moyennes en chlorophylle étaient du même ordre de grandeur que dans ce suivi.

Les expériences de mai, correspondant à la période de gamétogénèse des huîtres (Chapitre III) se sont déroulées avec des températures de l'eau assez élevées (20°C). Les abondances de pico- et nano-planctonctes (y compris les procaryotes hétérotrophes et les cyanobactéries), notamment les nano-eucaryotes de catégorie de taille N3, et de microphytoplancton étaient également assez fortes. Les concentrations en NOP étaient supérieures durant les expériences en tunnels benthiques par rapport aux conditions saisonnières classiques à PM.

En juillet, les températures étaient plus élevées (20-21°C) et correspondaient aux périodes de pontes typiques des huîtres. Les abondances en nanoflagellés N1 et N2 lors des expériences étaient inférieures aux conditions saisonnières, à l'inverse des procaryotes hétérotrophes (début de période de production) et de picoeucaryotes. Les abondances de photo-autotrophes < 20 µm étaient maximales à ces périodes (surtout les cyanobactéries).

¹¹ A l'exception des données de microzooplancton dont les échantillons du suivi saisonnier n'ont pas été traités.

Enfin en octobre, les cyanobactéries (fin de bloom), nanoflagellés N2, et les rapports C/N et COP/Chla étaient supérieurs dans les expériences en tunnel benthique, alors que la chlorophylle *a*, le NOP, les procaryotes hétérotrophes (fin de période de production) et les N3 étaient inférieurs à ceux observés en pleine mer bimensuellement.

Tableau IV-2 : Valeurs moyennes des paramètres mesurés lors du suivi saisonnier, calculées à partir des dates précédant et suivant les trois expériences en tunnel de mai, juillet et octobre 2008, et relevées à pleine mer (voir Chapitre II Partie 1) (« - » : valeur manquante).

Paramètres	Mai	Juillet	Octobre
Température (°C)	19,05	21,95	16,35
Salinité (PSU)	31,9	33,40	34,35
MES (mg.L ⁻¹)	59,57	23,18	33,86
MOP (mg.L ⁻¹)	-	5,24	2,08
MIP (mg.L ⁻¹)	-	17,94	31,78
Chlorophylle <i>a</i> (µg.L ⁻¹)	1,94	1,83	1,06
Phéopigments (µg.L ⁻¹)	0,68	0,78	0,64
NOP (mg.L ⁻¹)	0,07	0,10	0,09
COP (mg.L ⁻¹)	0,47	0,43	0,58
COP/NOP	7,98	4,77	7,10
COP/Chla	272,21	272,88	322,04
Chl <i>a</i> /phéopigments	2,82	2,57	1,78
Cyanobactéries (cell.mL ⁻¹)	3166	35708	36919
HNA (cell.mL ⁻¹)	468586	673777	607481
LNA (cell.mL ⁻¹)	339100	339892	481250
PE (cell.mL ⁻¹)	11932	20208	12560
N1 (cell.mL ⁻¹)	3384	6954	6042
N2 (cell.mL ⁻¹)	798	895	1162
N3 (cell.mL ⁻¹)	300	395	239
Cryptophycées (cell.mL ⁻¹)	12	21	0
Microphytoplancton (cell. L ⁻¹)	89709	120806	125312
Zooplancton (ind. m ⁻³)	130244	156846	71637

Tableau IV-3 : Expérimentation de mai 2008 : description des paramètres autour de PM dans les expériences SAUV, TEMOIN et CULT aux points Nord (N) et Sud (S) des tunnels benthiques.

MAI Paramètres	SAUV		CULT		TEMOIN	
	PM		PM		PM	
	N	S	N	S	N	S
Température (°C)	20		21,7		19	
Salinité (PSU)	32,15		31,3		32,4	
MES (mg.L ⁻¹)	5,23	4,76	5,31	4,04	6,00	5,48
MIP (mg.L ⁻¹)	2,43	2,08	3,53	2,44	3,43	5,32
MOP (mg.L ⁻¹)	1,57	1,80	190	2,44	1,68	1,51
Chlorophylle a (µg.L ⁻¹)	1,57	0,97	1,48	1,21	2,14	2,14
Phéopigments (µg.L ⁻¹)	0,57	0,46	0,57	0,52	0,73	0,7613
COP (g.L ⁻¹)	0,47	0,44	0,54	0,33	0,46	0,37
NOP (g.L ⁻¹)	0,09	0,08	0,10	0,08	0,12	0,08
COP/NOP	6,02	6,15	7,46	6,23	4,51	5,57
COP/Chl a	360	560	450,6	446,39	216,73	174,6
Chl a / phéopigments	2,75	2,16	2,58	2,30	2,59	2,55
Cyanobactéries (cell.mL ⁻¹)	4193	3926	5694	5143	5553	5280
HNA (cell.mL ⁻¹)	580401	657883	668771	476348	481818	412100
LNA (cell.mL ⁻¹)	273175	294151	272761	186464	217182	149400
PE (cell.mL ⁻¹)	16005	16697	19930	21895	13923	13975
N1 (cell.mL ⁻¹)	2884	3105	5784	5606	3540	3700
N2 (cell.mL ⁻¹)	737	543	946	737	794	722
N3 (cell.mL ⁻¹)	395	285	727	630	660	390
Cryptophycées (cell.mL ⁻¹)	10	5	12	10	28	21
Microphytoplancton (cell.L ⁻¹)	138687	116822	228684	289800	272816	287061

Tableau IV-4 : Expérimentation de juillet 2008 : description des paramètres autour de PM dans les expériences SAUV et CULT aux points Nord (N) et Sud (S) des tunnels benthiques.

JUILLET	SAUV		CULT	
	PM		PM	
Paramètres	N	S	N	S
Température (°C)	20,5		21,1	
Salinité (PSU)	33,3		33,5	
MES (mg.L ⁻¹)	6,88	6,64	4,91	6,48
MIP (mg.L ⁻¹)	5	4,72	3,51	4,6
MOP (mg.L ⁻¹)	1,88	2,27	1,39	1,88
Chlorophylle a (µg.L ⁻¹)	1,47	1,27	1,78	1,40
Phéopigments (µg.L ⁻¹)	0,94	0,91	0,92	0,93
COP (g.L ⁻¹)	0,17	0,11	0,41	0,41
NOP (g.L ⁻¹)	0,04	0,03	0,05	0,01
COP/NOP	3,93	3,41	4,62	4,451
COP/Chl a	118,84	95,19	231,10	296,26
Chl a / phéopigments	1,58	1,40	1,93	1,50
Cyanobactéries (cell.mL ⁻¹)	40554	39030	50375	48532
HNA (cell.mL ⁻¹)	730827	802495	1202693	1003580
LNA (cell.mL ⁻¹)	418523	555038	497114	458963
PE (cell.mL ⁻¹)	37647	42098	46874	43005
N1 (cell.mL ⁻¹)	14868	4587	14818	16307
N2 (cell.mL ⁻¹)	1531	914	1802	1640
N3 (cell.mL ⁻¹)	289	259	668	730
Cryptophycées (cell.mL ⁻¹)	6	3	23	4
Microphytoplancton (cell.L ⁻¹)	72802	54902	118600	88100

Tableau IV-5 : Expérimentation d'octobre 2008 : description des paramètres autour de PM dans les expériences SAUV et CULT aux points Nord (N) et Sud (S) des tunnels benthiques.

OCTOBRE	SAUV		CULT	
	PM		PM	
Paramètres	N	S	N	S
T (°C)	16,2		16,5	
S (PSU)	34,6		34,5	
MES (mg.L ⁻¹)	2,63	4,36	2,19	1,46
MIP (mg.L ⁻¹)	1,62	3,10	1,04	0,45
MOP (mg.L ⁻¹)	1,02	1,26	1,15	1,01
Chlorophylle a (µg.L ⁻¹)	1,60	1,15	1,15	0,85
Phéopigments (µg.L ⁻¹)	0,58	0,67	0,59	0,40
COP (g.L ⁻¹)	0,28	0,10	0,25	0,14
NOP (g.L ⁻¹)	0,05	0,01	0,06	0,03
COP/NOP	6,62	6,60	4,57	3,67
COP/Chl a	174,19	91,11	219,70	171,30
Chl a / phéop	2,79	1,73	1,94	2,15
Cyanobactéries (cell.mL ⁻¹)	25375	16687	28950	27159
HNA (cell.mL ⁻¹)	325200	273987	934267	914619
LNA (cell.mL ⁻¹)	159152	239922	666595	660064
PE (cell.mL ⁻¹)	5037	4669	6822	7402
N1 (cell.mL ⁻¹)	4137	3403	4943	5064
N2 (cell.mL ⁻¹)	815	359	562	467
N3 (cell.mL ⁻¹)	168	108	103	81
Cryptophycées (cell.mL ⁻¹)	1	0	4	2
Microphytoplancton (cell.L ⁻¹)	368097	207619	130506	82702

Malgré quelques différences, les données étaient du même ordre de grandeur entre les expérimentations et le suivi saisonnier. Les variations saisonnières étaient plus importantes que la variabilité entre le suivi saisonnier et les expérimentations. Les périodes où les expériences tunnels ont été menées étaient donc caractéristiques des saisons.

3.1.2 Comparaison des conditions lors des expériences en tunnel benthique

– *Caractéristiques météorologiques et marégraphiques*

En mai, les débits de la Leyre étaient supérieurs par comparaison aux autres mois d'expériences. Au cours d'une même expérience cependant, la variabilité journalière des débits était faible (Tableau IV-6).

Les précipitations étaient également plus élevées en mai et principalement lors de l'expérience CULT.

La durée d'insolation était un paramètre variant entre chaque mois et journée d'expérience. De plus, les prélèvements se sont déroulées l'après midi en mai et le matin en juillet et octobre.

La force moyenne des vents et leur vitesse maximale journalière étaient assez constantes entre les périodes et les jours d'expériences, seule leur direction moyenne variait.

Les coefficients de marée différaient légèrement entre les expériences (et les journées de prélèvement) : entre 44 et 81, correspondant aux coefficients moyens du Bassin d'Arcachon (avec un marnage relatif sur site compris entre 1,75 et 2,63 m).

– *Caractéristiques générales des communautés benthiques*

La macrofaune présente dans les récifs naturels était importante (soit autour des huîtres) tandis que la fraction sédimentaire était assez pauvre (Chapitre VI). Le sédiment en dessous des huîtres en forme de récifs renfermait une plus forte abondance de mollusques (Tableau IV-7) que celui sous les tables ostréicoles.

Au sein des récifs, l'essentiel de la biomasse de mollusques (en dehors des huîtres) était constituée par les mytilidés (filtreurs), puis par les gibbules et patelles (brouteurs).

– *Caractéristiques des huîtres*

La biomasse d'huîtres au mètre carré était différente en fonction des saisons (Tableau IV-7) et était maximale en été sur les récifs naturels, et en mai, chez les huîtres de culture. Les indices de condition étaient plus forts en juillet chez les huîtres sauvages ; en effet, il semble que les individus CULT aient frayé autour de la période de l'expérience de juillet alors que les huîtres en récifs ont frayé début août (Chapitre III).

Tableau IV-6 : Conditions environnementales lors des expériences avec des tunnels benthiques (PM : pleine mer ; BM : basse mer). Les valeurs entre parenthèses représentent les données obtenues par le second courantomètre (ici Sud).

Date (2008)	Station	Débit moyen (m ³ .s ⁻¹)	Force moyenne des vents	Vitesse maximale des vents (m.s ⁻¹)	Température moyenne de l'air (°C)	Insolation (min)	Précipitations (mm)	Coefficient de marée (PM)	PM	BM	Marnage sur site (m)	Marnage général (m) (Eyrac)	Heures de prélèvements	Direction moyenne des vents (°) Direction
21 mai	Cultivé	14,2	3,4	7	17,8	718	24	73	19h14 (19h15)	00h44	2,64 (2,75)	4,05	15h30 à 21h50	320 NNO
22 mai	Témoin	13,4	3	8	16,9	367	1,2	71	19h45 (19h47)	01h20	2,63 (2,74)	4,00	16h00 à 23h10	280 NO
23 mai	Sauvage	12,9	3	7	17,4	140	0	66	20h20 (20h23)	01h54	2,52 (2,52)	3,90	16h55 à 22h40	110 SE
22 juillet	Sauvage	6,6	4,4	8,6	20,3	856	0	81	08h45 (08h51)	15h27	2,08 (2,11)	4,15	06h10 à 11h50	340 NNO
23 juillet	Cultivé	6,3	4,2	6,2	24,7	826	0	78	09h23 (09h31)	16h07	2,26 (2,41)	4,10	06h50 à 11h30	60 NE
22 octobre	Cultivé	7,6	3,2	5,6	11,8	206	0	44	12h31 (12h47)	20h00	2,00 (2,01)	3,65	08h45 à 15h45	30 NNE
23 octobre	Sauvage	7,8	2,8	4,8	10,8	547	0	48	13h57 (14h10)	21h06	1,75 (1,74)	3,70	10h45 à 16h30	320 NNO

Tableau IV-7 : Caractéristiques des stations : abondance et biomasse d'huîtres, indice de condition de Lawrence et Scott (avant et après l'expérimentation), biomasse de mollusques et d'épibiontes dans les sédiments et dans les récifs lors des différentes expériences en mai, juillet et octobre 2008 (EPI : épifaune des récifs ; SED : endofaune)

Date (2008)	Station/ Tunnel	Nb huîtres.m ⁻²	Biomasse d'huîtres (g.m ⁻² ± DS)	Indice de condition moyen	Biomasse de mollusques (g.m ⁻² ± DS)	Biomasse de macrobenthos (g.m ⁻² ± DS)
21 mai	Cultivé	300	539	57,49±7,69 60,68±15,91	0,12±0,03	1,86±0,65
22 mai	Témoin	300 coquilles	0	-	0,12±0,03	1,86±0,65
23 mai	Sauvage	5080±1857	1204±512	44,81±14,36 45,41±15,83	<u>EPI</u> 59,29±17,09 <u>SED</u> 1,50±0,83	<u>EPI</u> 145,61±18,93 <u>SED</u> 3,09±1,15
22 juillet	Sauvage	2525±2208	1200±296	45,29±19,52 49,92±18,84	<u>EPI</u> 60,27±12,35 <u>SED</u> 1,19±0,70	<u>EPI</u> 102,88±9,34 <u>SED</u> 1,57±0,94
23 juillet	Cultivé	300	392	58,35±10,73 42,94±15,56	0,29±0,7	1,53±0,52
22 octobre	Cultivé	300	379	39,27±14,47 36,67±9,81	3,32±1,84	7,12±1,61
23 octobre	Sauvage	3783±797	1453±250	37,08±5,84 48,35±15,87	<u>EPI</u> 76,37±4,39 <u>SED</u> 2,12±1,40	<u>EPI</u> 144,61±2,20 <u>SED</u> 6,08±1,98

Le nombre d'individus était supérieur en octobre dans les récifs, alors qu'il était constant dans les expériences des tables de culture. La station TEMOIN de mai avait les mêmes propriétés que l'expérience sur table ostréicole avec les huîtres vivantes car il s'agissait de la même station avec uniquement des coquilles d'huîtres à la même densité.

3.2 Courantologie

3.2.1 Cinétique des courants à proximité des tunnels

Les figures IV-4 et IV-5 présentent la distribution des courants dans la colonne d'eau en fonction de la hauteur d'eau. Ces figures sont extraites d'un travail réalisé par Aldo Sottolichio et Olalla Iglesias Castrillejo. Ce type de représentation n'a été réalisé que pour les Aquapro en position Sud de mai 2008 et au Nord d'octobre 2008.

En mai 2008, la distribution des vitesses de courants selon la composante Nord (u) (Figure IV-4) a montré, durant le flot : de faibles valeurs à 1 m du fond, des valeurs légèrement plus élevées vers la surface ; puis un changement de direction net a été observé à PM, le courant étant extrêmement faible peu de temps avant PM. Les vitesses maximales dans cette direction durant le flot étaient voisines de $0,2 \text{ m.s}^{-1}$, comme durant les deux premières heures au jusant, puis les valeurs ont atteint jusqu'à $0,4 \text{ m.s}^{-1}$ vers PM+2. Au début du flot, le courant était nul dans la direction Nord jusqu'à ce que la hauteur d'eau atteigne 1 m, mais les vitesses de courant étaient toujours faibles à proximité du sédiment pendant toute la marée.

Les vitesses de courants dans la direction Est (v) étaient quasi nulles durant la totalité du flot ($< 0,1 \text{ m.s}^{-1}$) sur l'ensemble de la colonne d'eau et se sont accélérées en fin de jusant où elles atteignaient $0,4 \text{ m.s}^{-1}$. Les vitesses sont réduites sur le premier mètre à partir du fond.

La distribution sur la verticale (w) des courants n'a pas mis en évidence de vitesse dans cette direction, les vitesses étaient inférieures à $0,05 \text{ m.s}^{-1}$.

Enfin, la vitesse totale résultante (intégrée selon les trois directions) indique une vitesse très faible durant le flot sur l'ensemble de la colonne d'eau. Au cours du jusant, la vitesse a atteint $0,6 \text{ m.s}^{-1}$ en surface, mais était plus faible ($0,2$ à $0,3 \text{ m.s}^{-1}$) dans le premier mètre au-dessus du fond. La courbe de hauteur d'eau autour de la PM pour ce jour de coefficient de marée 73 était très symétrique, avec une durée de 4h30 pour le jusant et pour le flot.

Durant les expériences d'octobre 2008 (Figure IV-5), les coefficients plus faibles ont été à l'origine d'une distribution des courants légèrement différente. La hauteur d'eau était un peu moins importante, atteignant seulement 2 m contre 2,75 m en mai. La hauteur d'eau à PM a montré une certaine asymétrie entre le flot et le jusant avec des hauteurs d'eau différentes : le flot a duré plus longtemps (3h30) que le jusant (2h30).

La distribution des directions et des vitesses de courants en octobre 2008 a été similaire à celle observée en mai 2008 sur la verticale (w), mais avec des vitesses plus faibles. La vitesse totale durant le flot a été quasi nulle, a commencé à augmenter une heure avant la PM, s'accéléralant ensuite au milieu du jusant.

Les vitesses de courant sur le site d'expérience étaient donc faibles sur le premier mètre au-dessus du fond jusqu'à 1h avant PM. L'accéléralation des courants commençait à PM-1, quelle que soit l'expérience considérée. En octobre 2008, de plus faibles vitesses de courants (coefficient de marée plus faible) et une distorsion de la marée ont été observées.

Jusqu'à PM-1, les courants entraient dans le tunnel au niveau des deux extrémités (Figure IV-6). Les courants étaient faibles et majoritairement orientés perpendiculairement à l'axe du tunnel. Confirmant nos observations visuelles, durant le flot, l'eau montait de manière assez désordonnée au début du flot, puis de manière verticale, sans direction particulière avec des vitesses $< 0,1 \text{ m.s}^{-1}$.

Au jusant, la vitesse des courants était orientée dans le sens du tunnel et permet de déterminer un courant d'entrée (Nord) et de sortie (Sud) d'eau.

3.2.2 Cinétique simulée des courants

Le courant de marée devait être dirigé dans l'axe du tunnel, pour créer un flux d'eau et permettre d'évaluer les taux de disparition ou de production de particules au travers du tunnel. Après des observations réalisées sur le terrain et grâce aux prévisions du site PREVIMER (<http://www.previmer.org/>), le site choisi en fonction de ses caractéristiques hydrodynamiques, Les Hosses, correspondait à nos attentes pour la réalisation des expérimentations en tunnel.

Le logiciel PREVIMER présente la circulation des courants toutes les heures dans les grands chenaux et en bordure extrême des platiers : les courants sont nettement plus forts au jusant par comparaison à la période de flot et plus importants dans les chenaux. Cependant, en bordure de platier, les caractéristiques hydrodynamiques et la structure des fonds, les micro-chenaux et les formations sédimentaires à petite échelle, lors de la marée

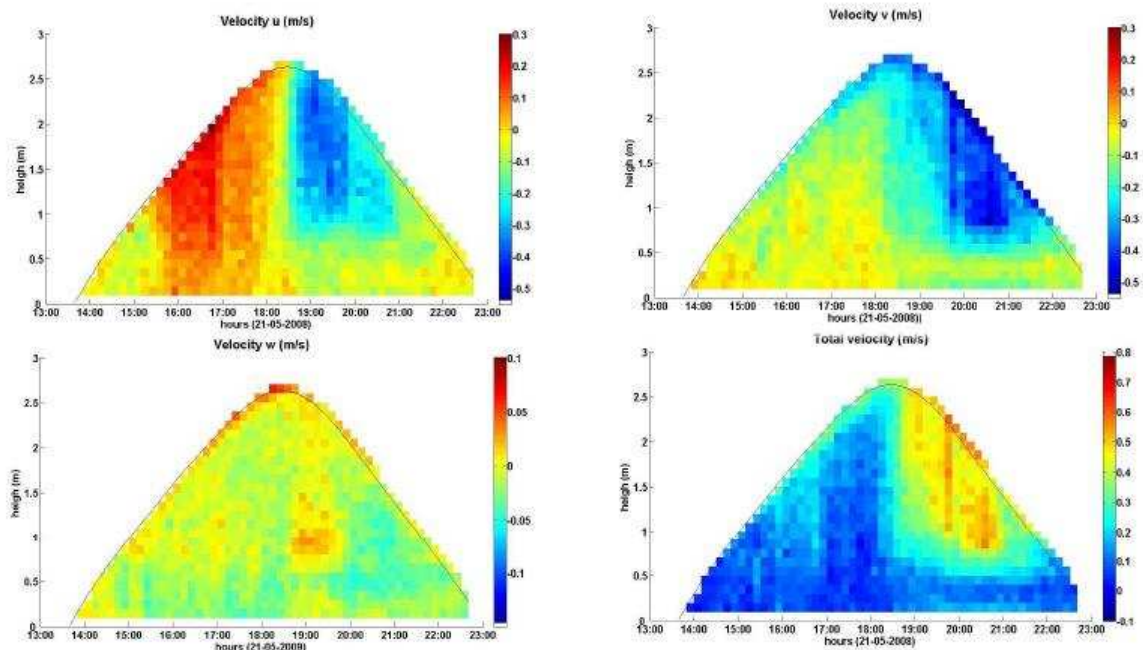


Figure IV-4 : Distribution de la vitesse des courants ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) sur la hauteur totale de la masse d'eau durant l'expérience du 21 mai 2008 (Aquapro disposé au Sud du tunnel). Chaque carré représente la vitesse moyenne sur une hauteur de 10 cm et une durée de 10 min. Sont représentées les vitesses dans les directions Nord (u), Est (v), verticale (w) et intégrée selon les trois dimensions (total). L'onde de marée est figurée par une ligne continue.

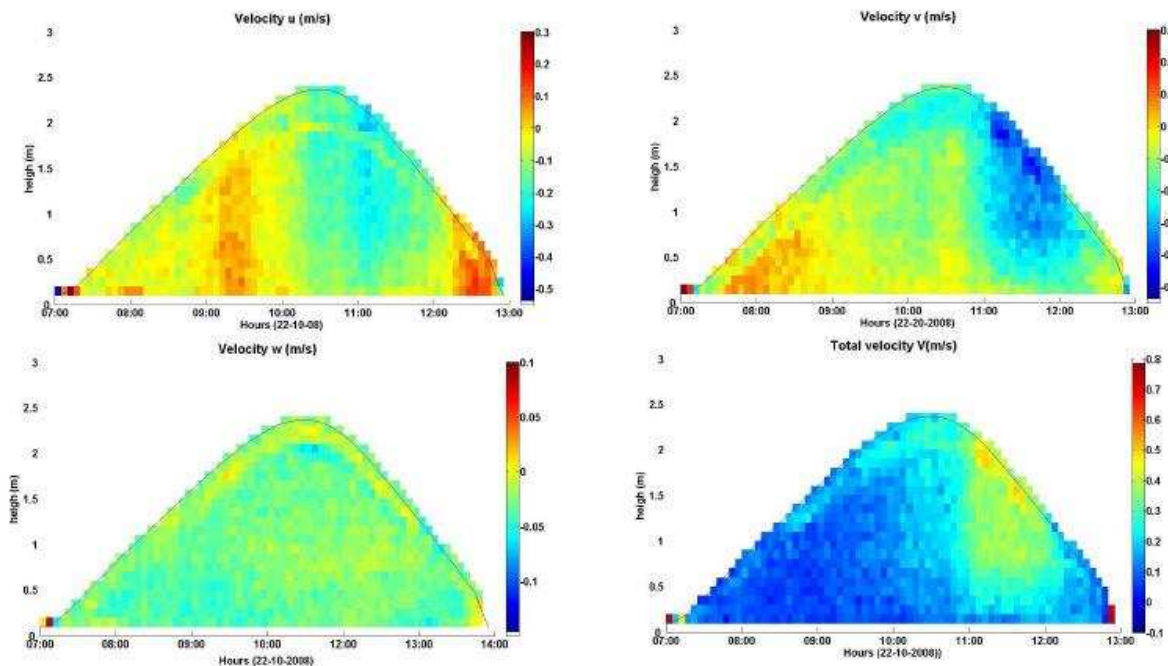


Figure IV-5 : Distribution de la vitesse des courants ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) sur la hauteur totale de la masse d'eau durant l'expérience du 22 octobre 2008 (Aquapro disposé au Sud du tunnel). Chaque carré représente la vitesse moyenne sur une hauteur de 10 cm et une durée de 10 min. Sont représentées les vitesses dans les directions Nord (u), Est (v), verticale (w) et intégrée selon les trois dimensions (total). L'onde de marée est figurée par une ligne continue.

descendante et de la diminution de la hauteur d'eau, peuvent altérer la circulation locale à petite échelle et engendrer des courants locaux différents des courants décrits par le logiciel.

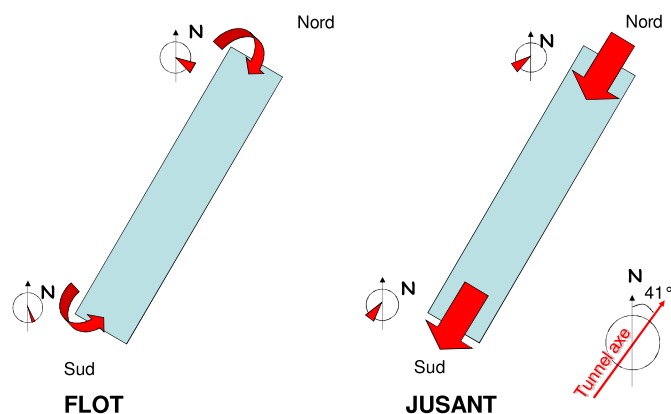


Figure IV-6 : Schéma représentatif de l'orientation des tunnels, des angles des courants sur la rose des vents et des distributions des courants au flot et au jusant aux extrémités Nord et Sud.

L'application du modèle MARS au Bassin d'Arcachon, réalisée par Martin Plus (IFREMER LER Arcachon), a montré une vitesse des courants ralentie en bordure de platier. Le site de prélèvement théorique, utilisé ici, présente bien une cinétique particulière de la distribution des courants au flot notamment, avec une faible vitesse de courants, et des courants plus forts au jusant.

Pour une maille de 65 m de côté, un coefficient standard de marée de 70, sans vent, et avec un point calculé par demi-heure, le modèle simulé a estimé un signal de recouvrement légèrement dissymétrique avec une durée de jusant inférieure de 40 min à la durée du flot, qui augmente avec la diminution des coefficients. Cette observation a été faite par les données des courantomètres sur nos expériences en octobre 2008, pour un coefficient de marée avoisinant 40.

En général, le courant simulé change de direction en fin de flot et s'oriente à 200°SW. La vitesse du courant développé par le modèle a montré deux maxima : 2h30 après le recouvrement du tunnel et en début de jusant. Les vitesses au jusant sont deux fois plus fortes qu'au flot, comme enregistré par les courantomètres (Figures IV-7 et IV-8).

Les données du modèle confirment que les conditions hydrodynamiques des expériences sont représentatives du Bassin d'Arcachon.

3.2.3 Caractéristiques des courants au sein du tunnel

– *Définition de la pleine mer (PM)*

Les hauteurs d'eau, tout comme les moments de PM, varient en fonction de la mesure des courantomètres. L'heure exacte de PM est donc difficile à définir avec les hauteurs d'eau relatives. L'étale de marée est longue, durant presque une heure, nous avons donc choisi de nous référer aux pleines mers calculées par le SHOM sur le guide horaire de marée de 2008. Ces heures ont été vérifiées avec la hauteur d'eau mesurée par les capteurs de pression des courantomètres : elles étaient peu différentes de celles calculées (Tableau IV-6).

– *Vitesse des courants dans les tunnels*

La vitesse des courants au sein des tunnels est décrite à la Figure IV-9. Ces valeurs sont intégrées sur la hauteur du tunnel (1 m), sur 10 min et calculées dans la direction du tunnel.

Dans toutes les expériences, la vitesse du courant de marée était très faible (inférieure à 10 cm.s^{-1}) jusqu'à PM-1 dans le sens du tunnel (Figure IV-9). Le courant s'accélérait ensuite de PM-1 à PM+2, puis ralentissait jusqu'à s'annuler en fin de jusant. La dynamique des vitesses entre les deux Aquapro à chaque extrémité du tunnel montrait un ralentissement des vitesses entre les extrémités Nord et Sud.

Malgré cette légère différence Nord-Sud entre les vitesses de courant, la cinétique au cours de la marée a été la même à toutes les périodes d'expérimentation. La seule différence a été la vitesse maximale observée, supérieure à $0,4 \text{ m.s}^{-1}$ à PM+2 en mai et juillet, et inférieure à $0,3 \text{ m.s}^{-1}$ en octobre où les coefficients de marée étaient plus faibles (Tableau IV-6).

La vitesse des courants était très faible durant le flot au travers du tunnel et accélèrait à partir de PM-1 jusqu'à PM+2 où les vitesses étaient maximales et elles diminuaient ensuite. Les différences Nord-Sud étaient faibles et les périodes de flot et de jusant différaient quelque peu en fonction des expériences. Les données enregistrées correspondent aux modèles établis dans le Bassin d'Arcachon (PREVIMER, MARS).

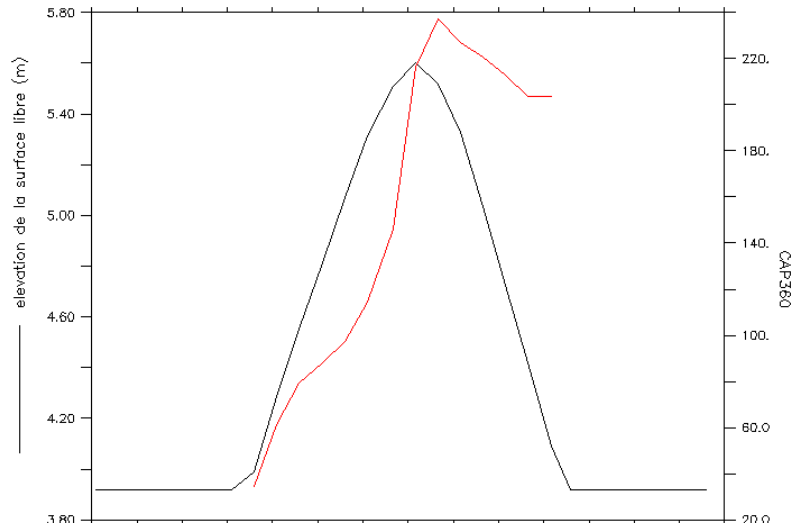


Figure IV-7 : Représentation de la direction des courants (rouge) en fonction de l'onde de marée (noir) simulée par Martin Plus à l'aide du modèle MARS (IFREMER) au point d'échantillonnage des Hosses, sans vent et avec un coefficient de marée moyen de 70.

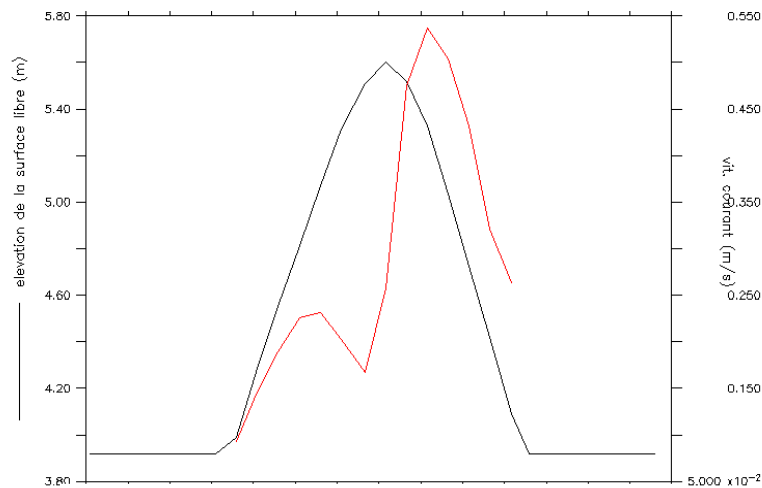


Figure IV-8 : Représentation de la vitesse des courants (rouge) en fonction de l'onde de marée (noir) simulée par Martin Plus à l'aide du modèle MARS au point d'échantillonnage des Hosses, sans vent et avec un coefficient de marée moyen de 70.

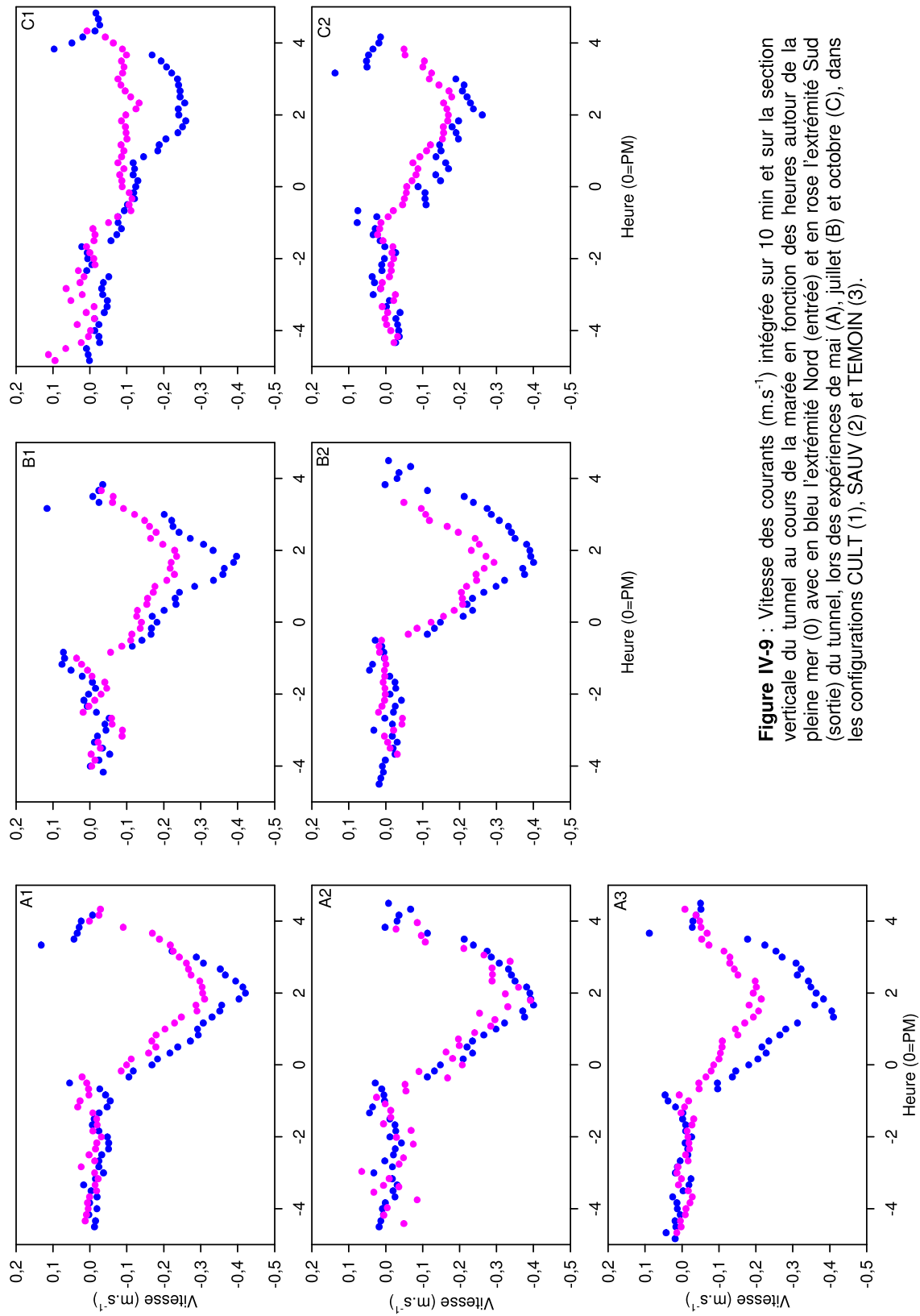


Figure IV-9 : Vitesse des courants (m.s⁻¹) intégrée sur 10 min et sur la section verticale du tunnel au cours de la marée en fonction des heures autour de la pleine mer (0) avec en bleu l'extrémité Nord (entrée) et en rose l'extrémité Sud (sortie) du tunnel, lors des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C), dans les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3).

3.3 Valvométrie

Le cycle journalier des huîtres présentait des périodes d'ouverture et de fermeture plutôt synchrones, que les huîtres soient d'origine CULT ou SAUV. Ces périodes d'ouverture ont été décalées en fonction des jours (Figure IV-10) et notamment en fonction de l'évolution de la hauteur d'eau et donc de la marée.

Les huîtres CULT semblaient s'ouvrir et se refermer simultanément, tandis que les huîtres SAUV ont eu un comportement plus aléatoire avec un plus grand nombre d'huîtres fermées sur une même période (Figure IV-11 et Tableau IV-8), n'atteignant que rarement 100% d'huîtres ouvertes simultanément (temps d'ouverture > 5 min).

Les réponses valvométriques des huîtres CULT (Figures IV-12, IV-13 et IV-14) des expériences d'octobre ont été plus particulièrement analysées, afin de détecter un effet éventuel des prélèvements, lors des expérimentations en tunnel, sur l'activité valvaire des huîtres. Sur les 16 huîtres équipées, 3 d'entre elles ont eu un comportement particulier lors du déroulement des expériences par comparaison aux jours précédents ou suivants. Les autres huîtres ont eu un comportement légèrement différent (amplitudes d'ouverture moins importantes durant le flot) par comparaison aux jours sans expérimentation, mais les amplitudes maximales ont été atteintes comme pour les autres jours d'enregistrement, notamment durant le jusant (Figures IV-12, IV-13 et IV-14). L'ensemble des huîtres ont cependant eu un nombre de micro-fermetures plus important pendant les périodes d'expérimentation en tunnel (Figures IV-13 et IV-14).

Les huîtres s'ouvrent généralement entre PM-6 et PM-4 en fonction des expériences et ne se referment que pour une durée de 3h00 à 3h30 entre deux basses mers. Les huîtres étaient donc ouvertes lors des expériences et leur amplitude d'ouverture était plus importante durant le jusant (Figures IV-13 et IV-14).

Nb de fermetures (> 5min).h⁻¹

État : ouvert/fermé

Onde de marée

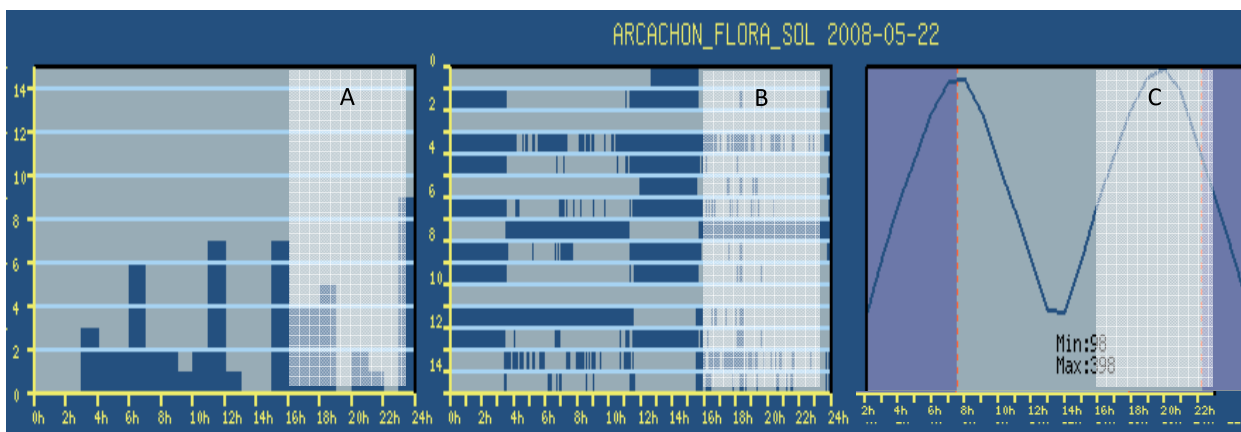


Figure IV-10 : Extrait des résultats de valvométrie (site Oeil du mollusque (http://www.domino.u-bordeaux.fr/molluscan_eye)) du 22 mai 2008 sur les huîtres CULT montrant (A) le nombre d'huîtres fermées (en bleu foncé) pendant plus de 5 minutes sur une durée d'une heure, (B) leurs périodes de fermeture (en bleu foncé) et (C) le cycle de marée. En B, chaque ligne en ordonnée représente une huître équipée. Les zones blanchies correspondent à la période d'expérimentation en tunnel.

Tableau IV-8 : Heures d'ouverture et de fermeture moyennes (déduction graphique à partir des données du site Œil du mollusque : http://www.domino.u-bordeaux.fr/molluscan_eye) pour l'ensemble des huîtres équipées en valvométrie lors des expériences de mai et octobre 2008.

Date	Site	Heure ouverture moyenne	Heure fermeture moyenne	PM
21 mai 2008	Sauvages	15h30	22h45	19h14
22 mai 2008	Sauvages	16h00	00h00	19h45
23 mai 2008	Sauvages	16h30	01h00 (J+1)	20h20
22 octobre 2008	Cultivées	07h30	16h30	13h31
23 octobre 2008	Cultivées	09h00	18h00	13h57
22 octobre 2008	Sauvages	08h00	17h00	13h31
23 octobre 2008	Sauvages	10h00	18h30	13h57

Lors des expérimentations, les huîtres étaient ouvertes. L'amplitude de ces ouvertures était plus importante durant le jusant.

Les huîtres sont synchrones et leur ouverture semble liée à la marée. Une plus forte hétérogénéité dans les temps d'ouverture et de fermeture a été observée à la station SAUV.

Le déroulement des expériences semble dérégler le signal de quelques huîtres seulement.

Le temps d'ouverture n'est pas affecté mais, au flot, l'amplitude d'ouverture semble diminuer et le nombre de micro-fermetures augmenter.

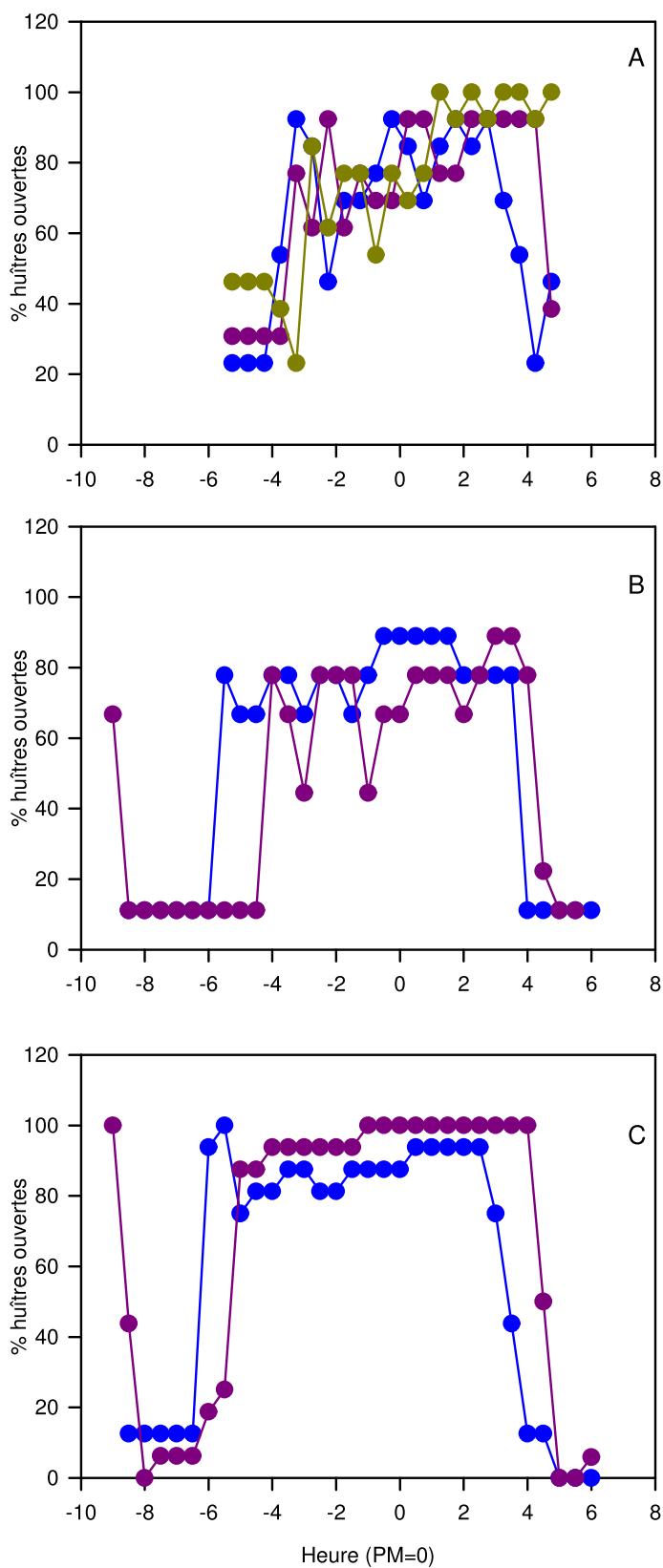
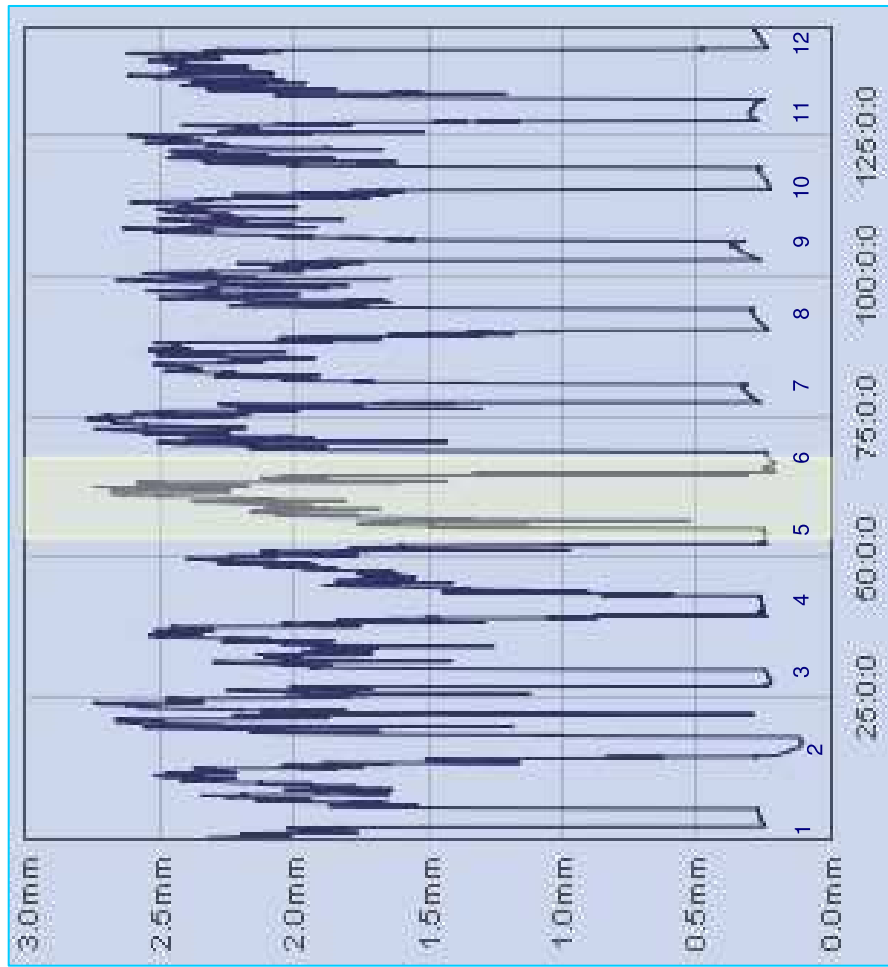


Figure IV-11 : % d'huîtres ouvertes (détermination graphique à partir de la Figure IV-10, Œil du mollusque : http://www.domino.u-bordeaux.fr/molluscan_eye) en fonction du moment de la marée (0=PM), des huîtres : SAUV (A,) les 21 (bleu), 22 (vert) et 23 mai (violet) et des huîtres SAUV (B) et CULT (C) les 22 (bleu) et 23 (violet) octobre 2008.



- 1 : 20/10/2008 : 02h05-05h09 (3h00)
- 2 : 20/10/2008 : 14h30-17h40 (3h40)
- 3 : 21/10/2008 : 02h59-05h50 (3h30)
- 4 : 21/10/2008 : 15h25-19h01 (3h30)
- 5 : 22/10/2008 : 04h22-07h00 (3h00)
- 6 : 22/10/2008 : 17h07-20h40 (3h00)
- 7 : 23/10/2008 : 05h36-08h40 (3h00)
- 8 : 23/10/2008 : 18h27-21h50 (3h30)
- 9 : 24/10/2008 : 06h52-09h47 (3h00)
- 10 : 24/10/2008 : 19h31-23h13 (3h30)
- 11 : 25/10/2008 : 08h22-11h16 (3h00)
- 12 : 25/10/2008 : 20h47

Figure IV-12 : Extrait du site l'Œil du mollusque (http://www.domino.u-bordeaux.fr/molluscan_eye). Dynamique d'ouverture des valves d'une huître (ordonnées en mm) en fonction du temps (abscisses) entre le 20 et le 25 octobre 2008. Les numéros indiquent les périodes de fermeture répertoriées à droite de l'image. La partie blanche correspond à une de nos expériences du 22 octobre.

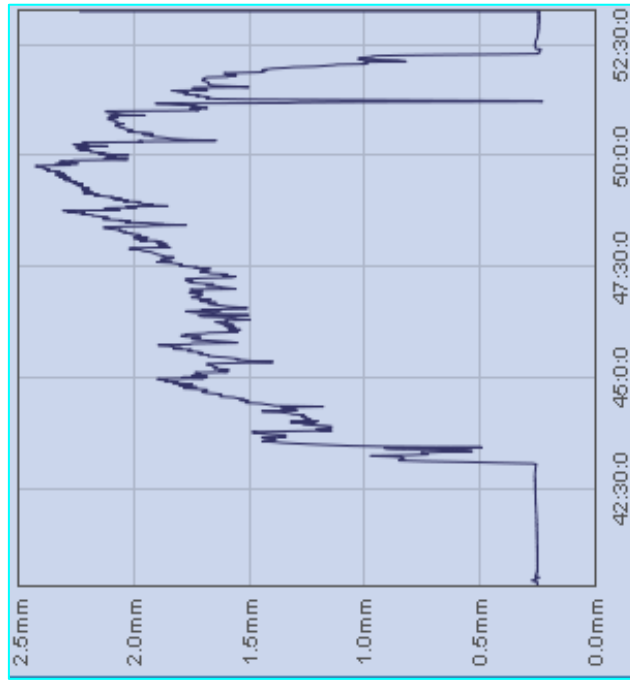


Figure IV-13 : Extrait du site l'Œil du mollusque (http://www.domino.u-bordeaux.fr/molluscan_eye). Dynamique d'ouverture des valves d'une huître (ordonnées en mm) en fonction du temps (abscisses) le 21 octobre 2008, jour sans expérience.

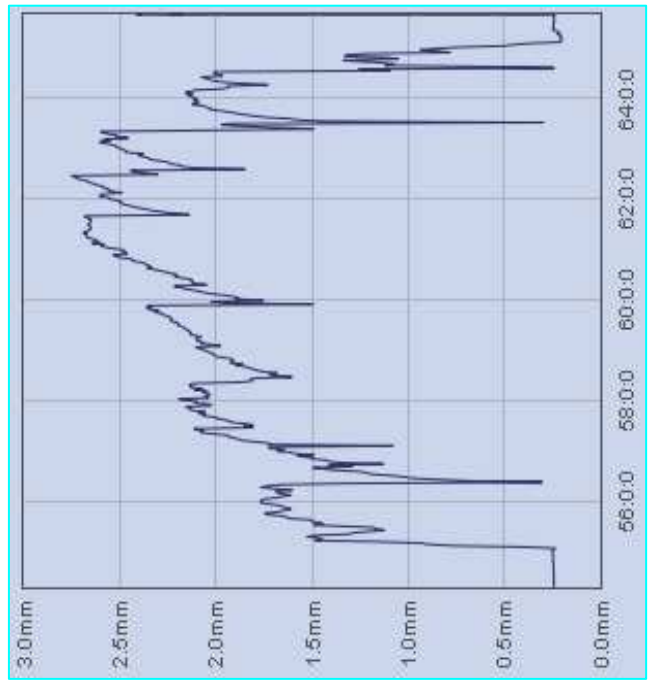


Figure IV-14 : Extrait du site l'Œil du mollusque (http://www.domino.u-bordeaux.fr/molluscan_eye). Dynamique d'ouverture des valves d'une huître (ordonnées en mm) en fonction du temps (abscisses) le 22 octobre 2008, jour d'une expérience.

3.4 Caractérisation des masses d'eau

Les masses d'eau arrivant au niveau du tunnel, et donc l'ensemble des paramètres mesurés lors des expériences, évoluent au cours de la marée. Trois types d'évolutions principales sont observés selon le paramètre :

- des minima en début de flot et fin de jusant et des maxima à PM,
- des maxima en début de flot et fin de jusant et des minima à PM,
- peu d'évolution en fonction de la marée.

3.4.1 Paramètres physiques

L'amplitude des variations de température au cours de la marée a été importante au cours des expériences de mai (4 à 7°C) et très faible en juillet (< 2°C) et en octobre (1°C). Les températures étaient maximales autour de PM en octobre, tandis qu'elles étaient minimales à ce moment de la marée en mai et juillet (Figure IV-15).

Comme pour les températures, l'amplitude des variations de la salinité a été maximale en mai (3,3 PSU en moyenne) et minimale (0,5 PSU) en octobre. Les plus fortes salinités ont toujours été enregistrées entre PM et PM+1 (Figure IV-16).

Au cours des trois expérimentations, les salinités étaient maximales autour de PM, tout comme la température au mois d'octobre. En revanche, au cours des expériences de mai et de juillet, les plus faibles températures ont été mesurées autour de PM. Pour ces deux paramètres, les amplitudes de variation étaient très faibles en octobre mais assez importantes en mai et en juillet.

3.4.2 Compartiment dissous : l'ammonium (NH₄)

L'ammonium (Figure IV-17) a montré des variations en fonction de la marée, avec des valeurs minimales autour de PM et maximales au début du flot et en fin de jusant. Les valeurs pour l'ensemble des expériences oscillaient entre 1 et 6 µmol.L⁻¹. Les plus fortes amplitudes de variation et concentrations ont été enregistrées au mois de mai quelle que soit la station considérée, et les plus faibles au mois de juillet 2008.

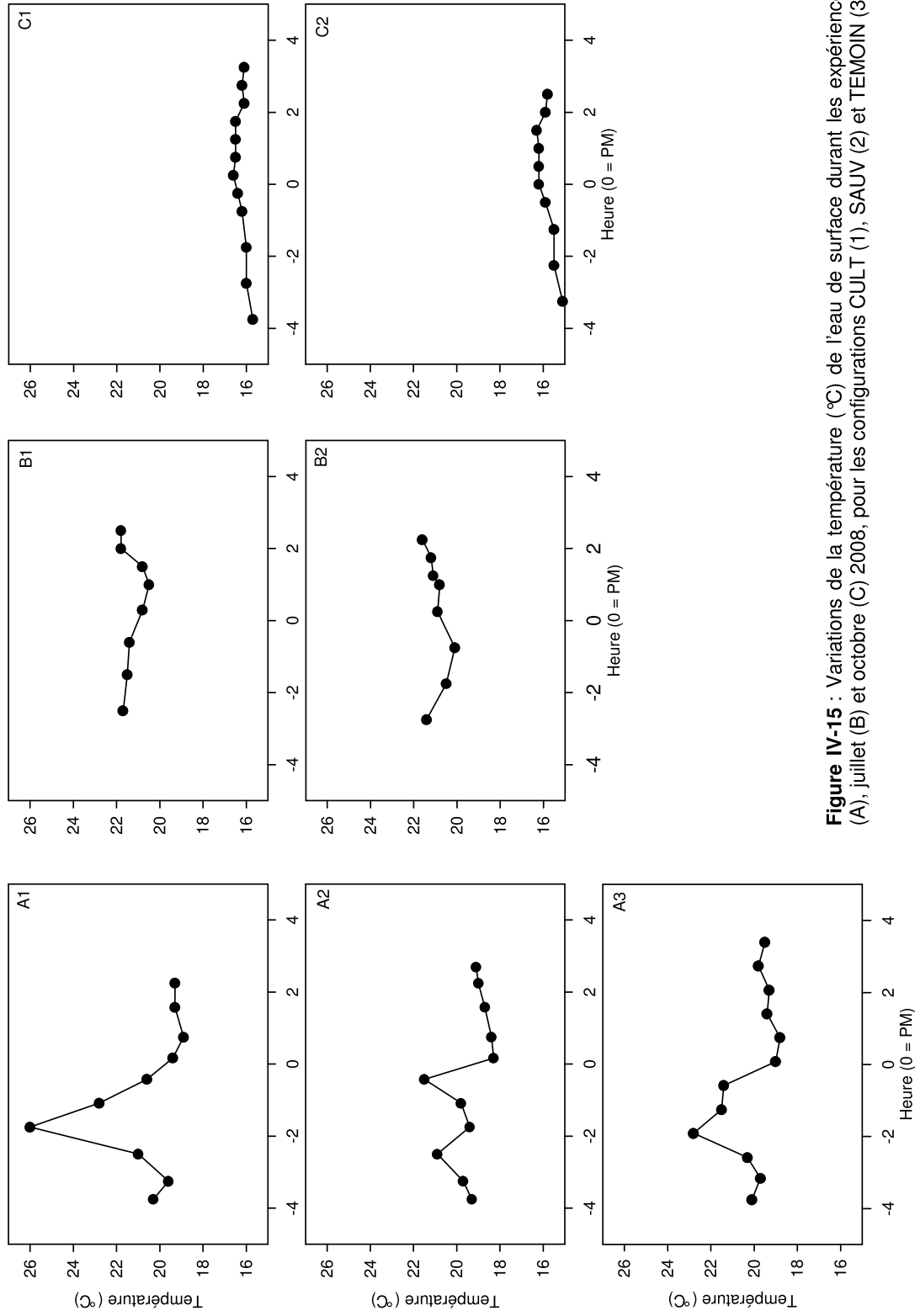


Figure IV-15 : Variations de la température (°C) de l'eau de surface durant les expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3).

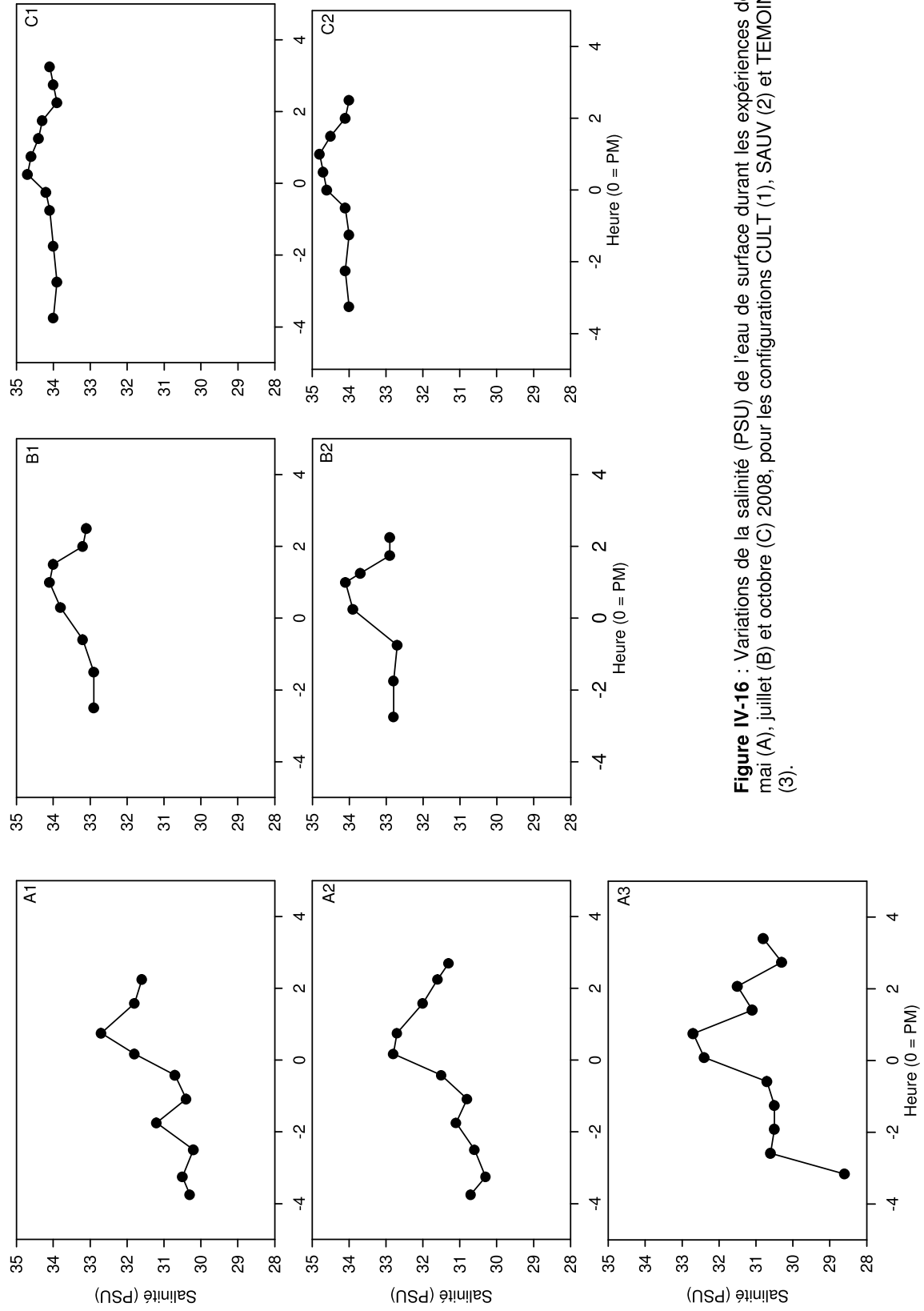


Figure IV-16 : Variations de la salinité (PSU) de l'eau de surface durant les expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3).

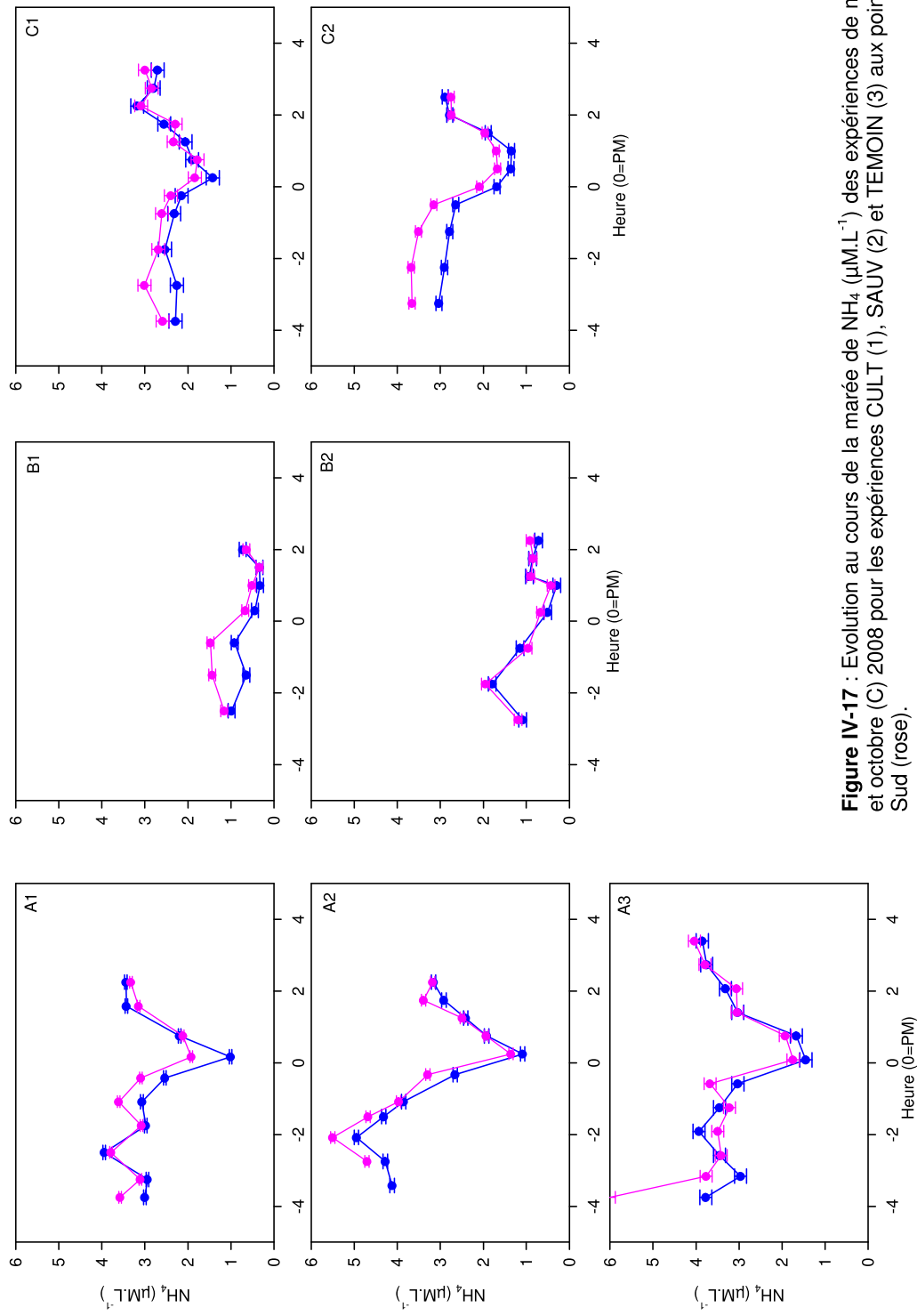


Figure IV-17 : Evolution au cours de la marée de NH_4 ($\mu\text{M.L}^{-1}$) des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008 pour les expériences CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

L'ammonium diminuait avec le flot et augmentait à nouveau au jusant. Ses concentrations étaient minimales en juillet et maximales en mai.

3.4.3 Les paramètres particuliers

– *Matières en suspension (MES, MIP et MOP)*

L'effet du moment de marée était visible sur la variation des teneurs en MES au cours des expériences. Pour toutes les dates et configurations, les quantités de MES, MIP et MOP étaient plus faibles aux alentours de PM et plus importantes au tout début du flot (Figures IV-18, IV-19 et IV-20). Les concentrations étaient à chaque expérience généralement inférieures à 15 mg.L^{-1} , à l'exception de certains points en début de flot lors des expériences de mai, probablement en raison du piétinement lors de la mise en place des tunnels à marée basse (forte remise en suspension au point Sud). En octobre, ont été mesurées les concentrations les plus faibles de particules.

La fraction de MIP au sein des MES était majoritaire (Figures IV-19 et IV-20).

– *Pigments : chlorophylle a et phéopigments*

D'une manière générale, les concentrations en chlorophylle *a* et en phéopigments étaient minimales à PM-1 (Figures IV-21 et IV-22). Leur quantité diminuait pendant le flot, jusqu'à PM-1 (minimum). Ensuite, les concentrations de chlorophylle augmentaient de manière abrupte jusqu'à leur maximum entre PM et PM+1 tandis que celle des phéopigments s'élevait durant le jusant de manière progressive avec un maximum atteint en fin de jusant.

Les concentrations de pigments chlorophylliens et de phéopigments étaient plus faibles durant l'expérience d'octobre qu'au cours des expériences de mai ou juillet, avec des valeurs inférieures à $1,5$ et $1 \mu\text{g.L}^{-1}$ respectivement.

– *Carbone et azote organiques particuliers (COP et NOP)*

Les concentrations de COP et de NOP (Figures IV-23 et IV-24) étaient en général plus importantes au début du flot et en fin de jusant et les plus faibles à PM. En mai, les concentrations de NOP et de COP au début du flot étaient plus importantes que dans celles de juillet ou octobre 2008.

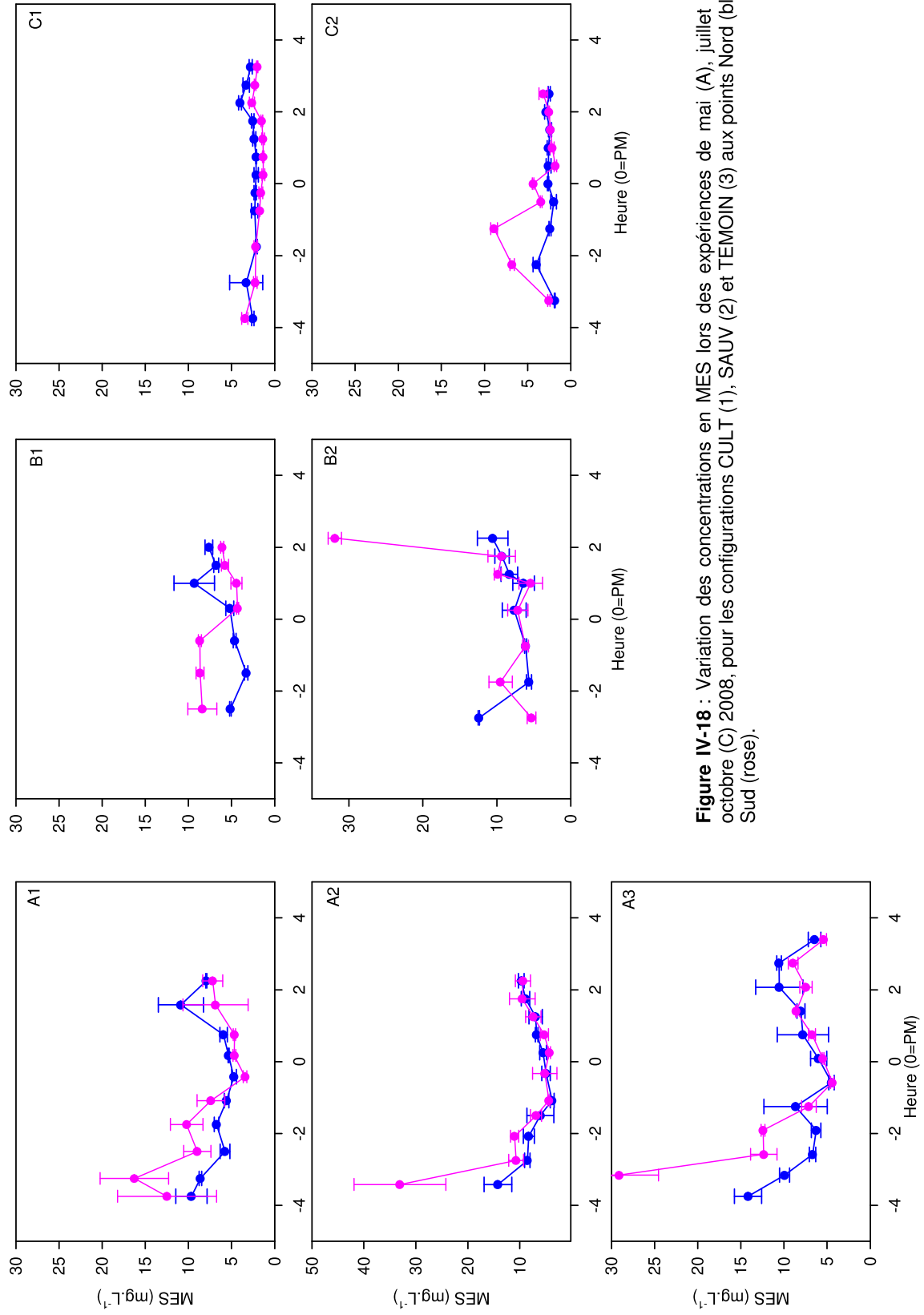


Figure IV-18 : Variation des concentrations en MES lors des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

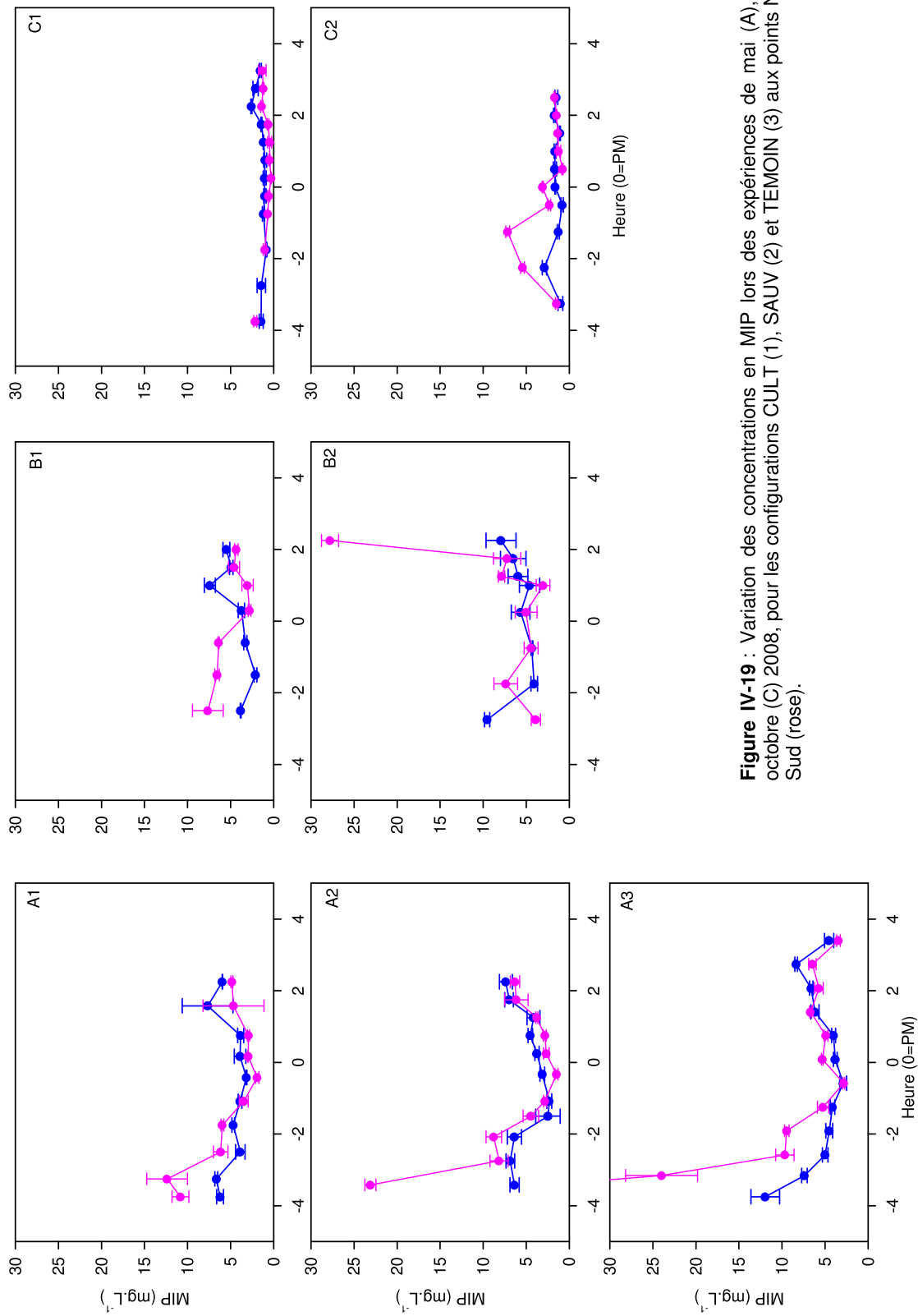


Figure IV-19 : Variation des concentrations en MIP lors des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

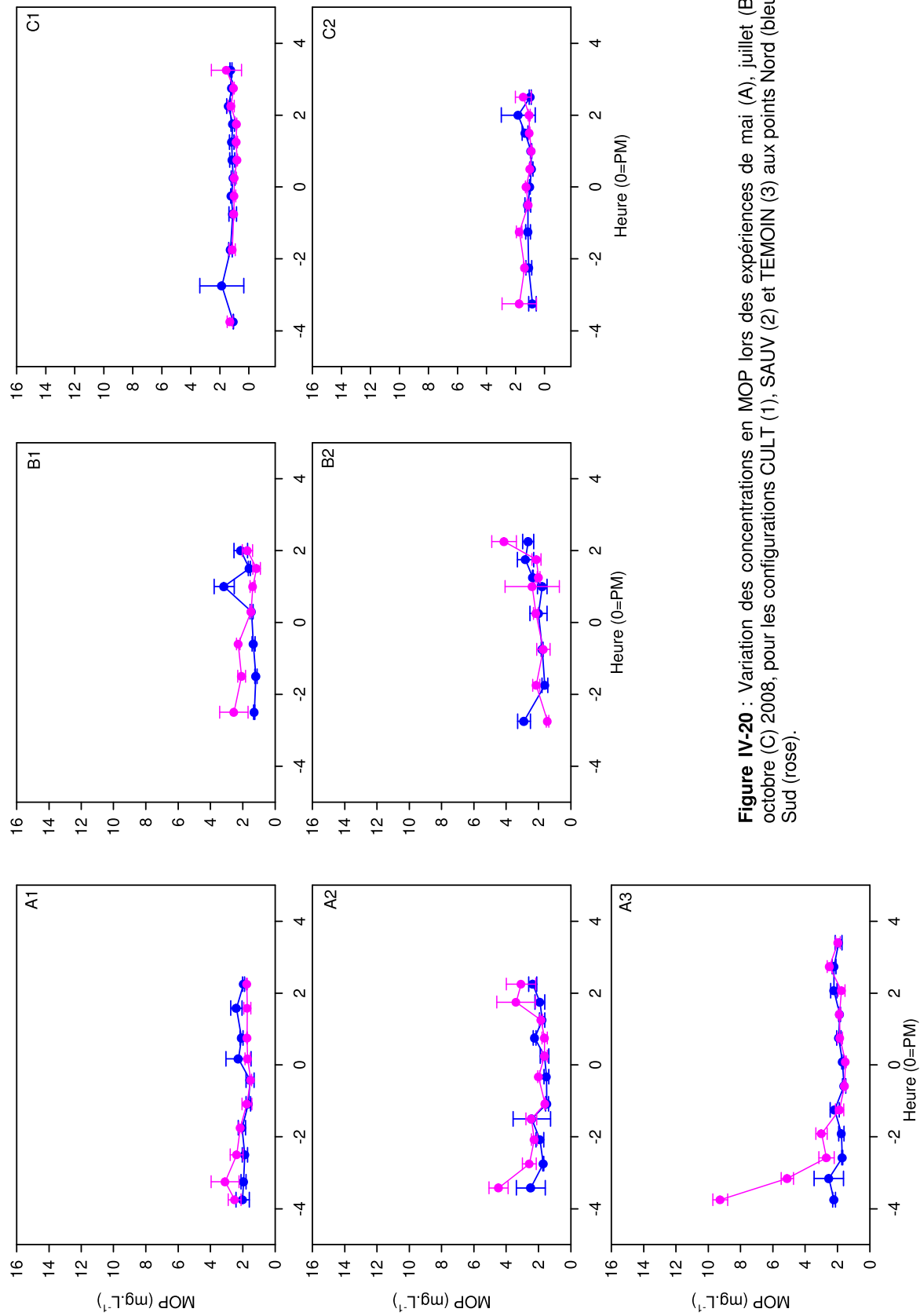


Figure IV-20 : Variation des concentrations en MOP lors des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

L'amplitude des variations du COP durant la marée était relativement faible (entre 0,1 et 0,6 mg.L⁻¹), et plus importante en mai (entre 0,2 et 1,1 mg.L⁻¹). Concernant le NOP, l'amplitude de variation sur la marée était encore plus réduite quelle que soit l'expérience considérée, avec des concentrations variant entre 0,05 et 0,2 mg.L⁻¹.

– *Les rapports descripteurs de qualité de la MOP*

L'ensemble des expériences a montré des rapports Chl_a/phéopigments rarement inférieurs à 1, traduisant une dominance de photo-autotrophes sains en général sur l'ensemble des expérimentations. Les plus faibles proportions de pigments dégradés ont été retrouvées autour de PM avec des rapports de Chl_a/phéopigments compris entre 2 et 3 sur l'ensemble des stations et des expériences (Figure IV-25).

Le rapport COP/Chl *a* (Figure IV-26) confirme la dominance des photo-autotrophes sur l'ensemble des expérimentations. Ces rapports présentaient les valeurs minimales, généralement < 200, aux alentours de PM. Comparativement, la fraction de photo-autotrophes semblait être plus importante en juillet.

Les valeurs du rapport COP/NOP étaient comprises entre 6 et 8 durant les expériences de mai, entre 4 et 6 pour celles de juillet, et entre 3 et 7 (CULT) ou entre 5 et 10 (SAUV) pour celles d'octobre (Figure IV-27).

• *L'ensemble des paramètres mesurés évoluent au cours de la marée en fonction de la dynamique des masses d'eau : les concentrations de MES (composées principalement de MIP), COP et NOP diminuent avec le flot et sont minimales à PM. Les concentrations en chlorophylle et phéopigments adoptent une évolution différente avec des valeurs qui chutent avec le flot et sont les plus faibles à PM. Le maximum de chlorophylle était toutefois atteint juste après PM et ses concentrations restaient élevées jusqu'à PM+2. Les phéopigments quant à eux augmentaient à partir de PM jusqu'à la fin du jusant.*

• *L'ensemble des descripteurs de la qualité de la MOP ont montré pour l'ensemble des expériences « tunnel » une composante autotrophe peu dégradée plus importante dans les masses d'eau peu de temps après PM.*

• *Les concentrations en phéopigments, MES, NOP et COP étaient plus importantes en mai et plus faibles en octobre, tandis que celle de la chlorophylle a était minimale en octobre.*

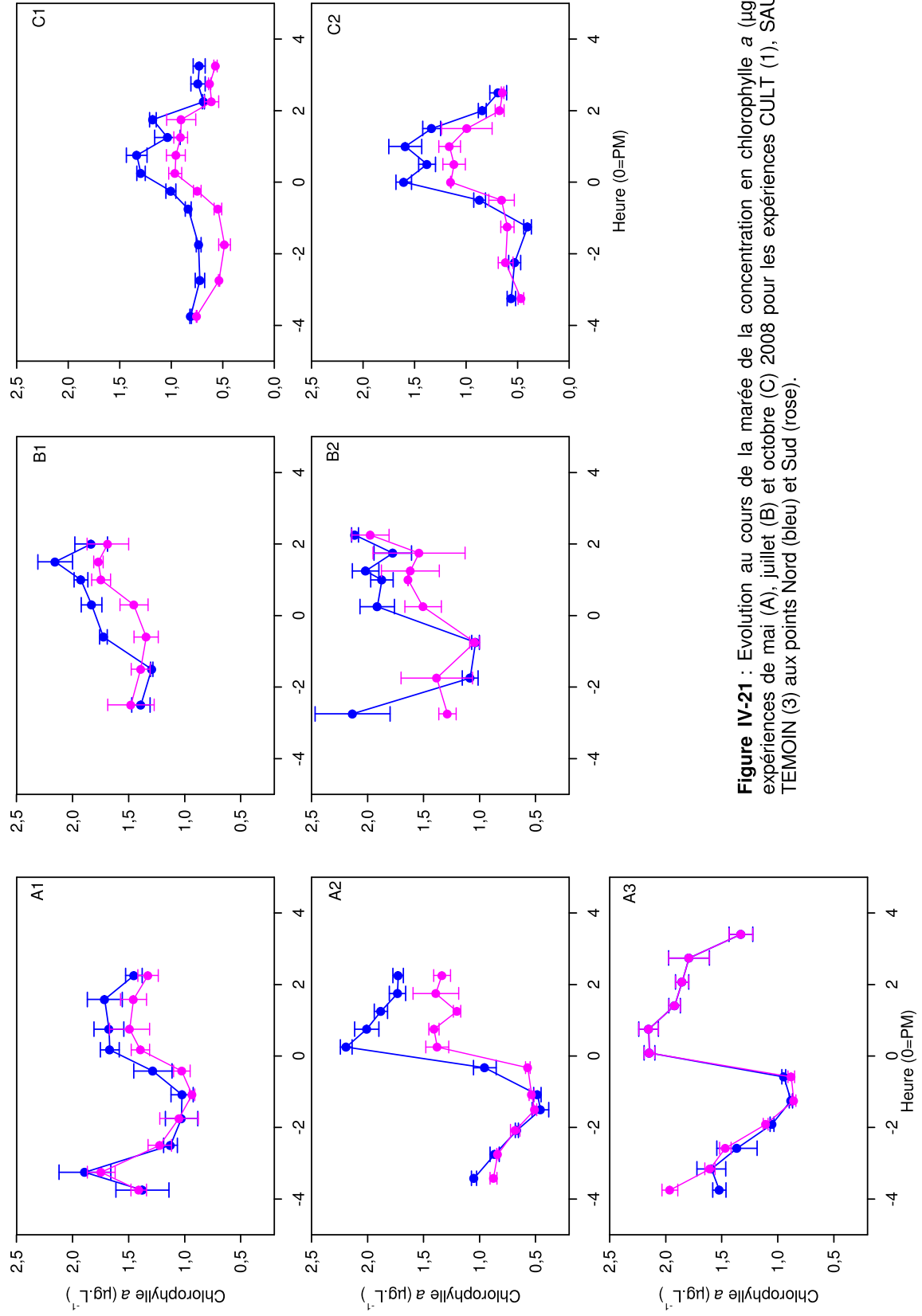


Figure IV-21 : Evolution au cours de la marée de la concentration en chlorophylle a ($\mu\text{g.L}^{-1}$) des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008 pour les expériences CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

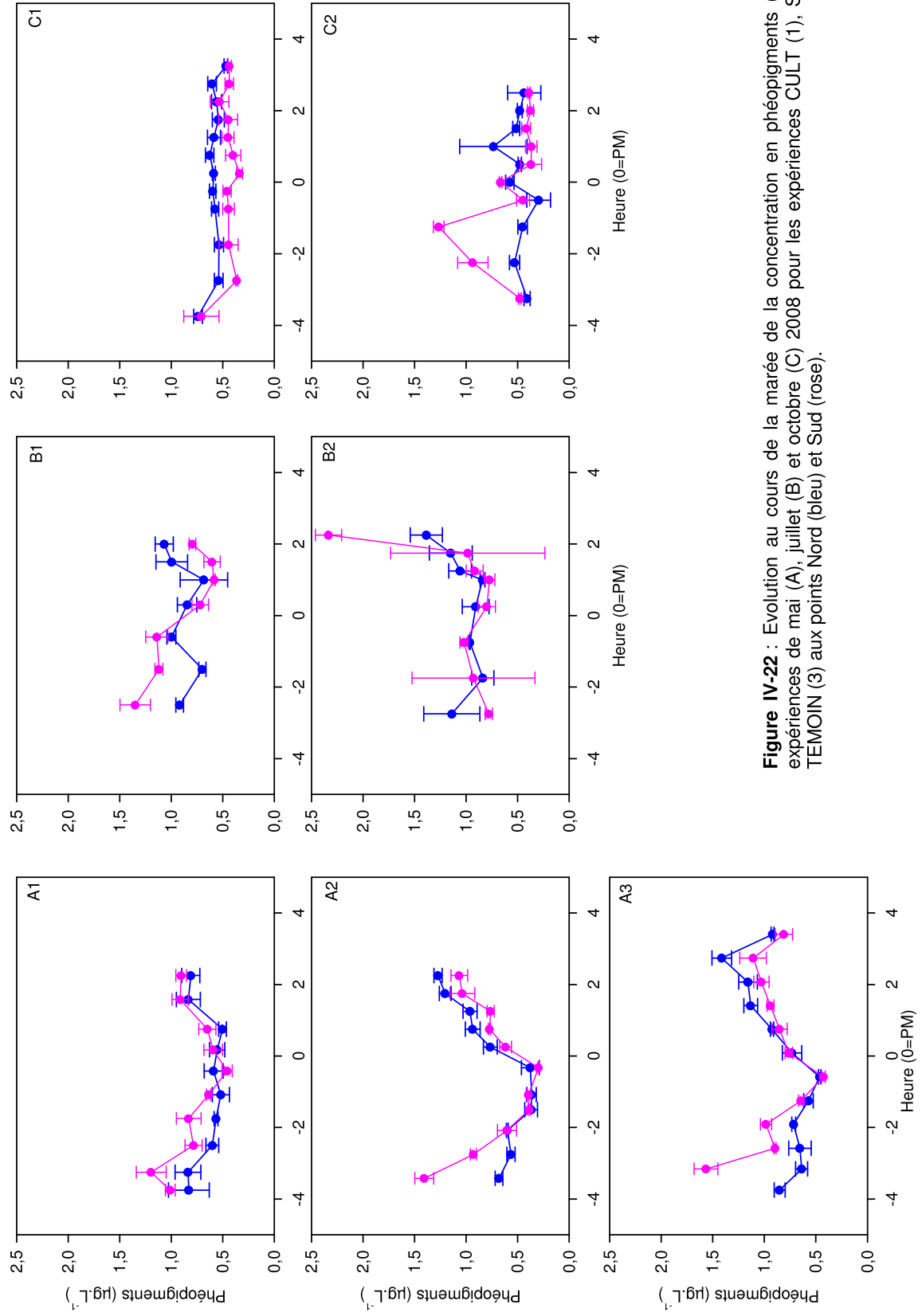


Figure IV-22 : Evolution au cours de la marée de la concentration en phéopigments ($\mu\text{g.L}^{-1}$) des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008 pour les expériences CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

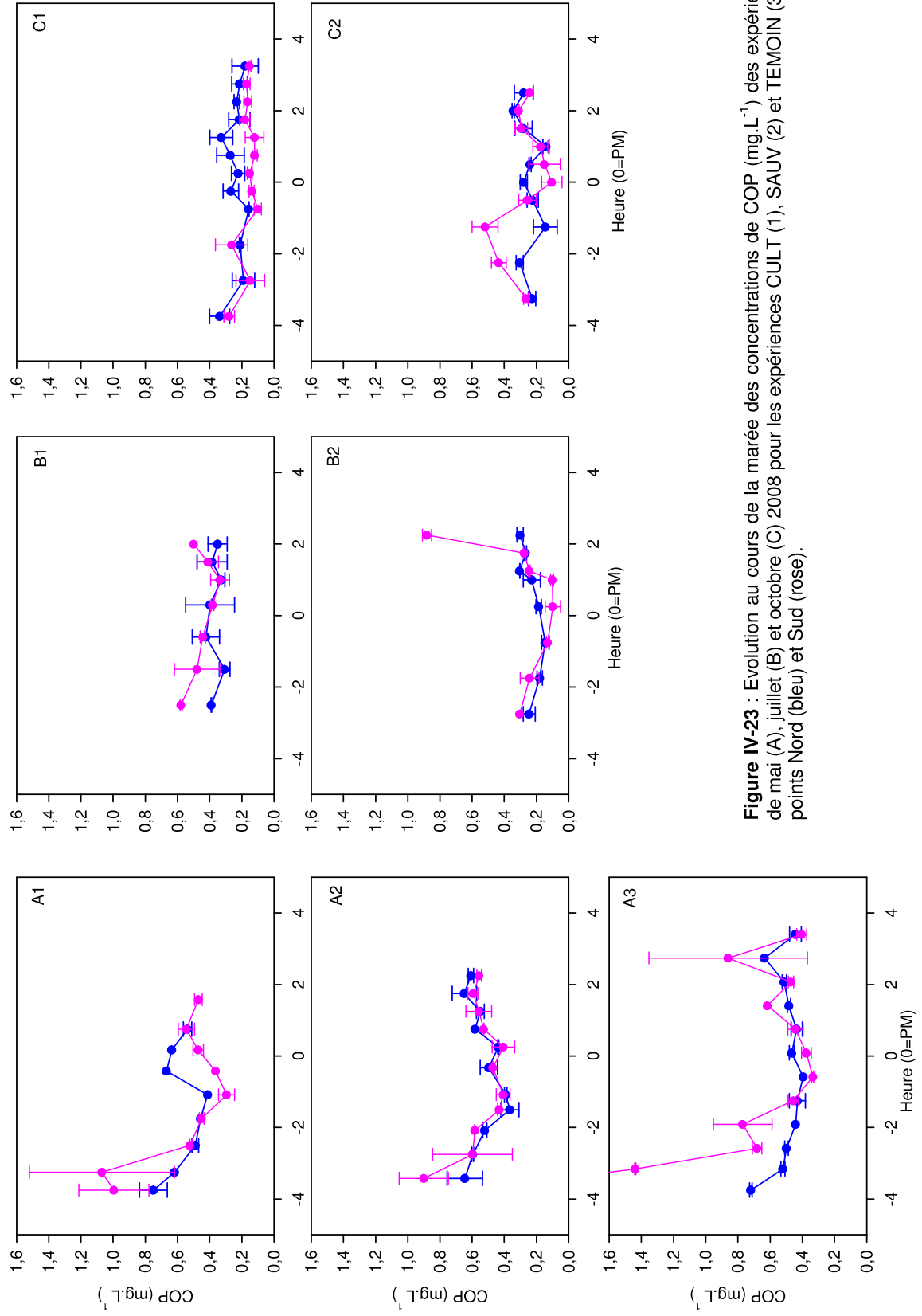


Figure IV-23 : Evolution au cours de la marée des concentrations de COP (mg.L⁻¹) des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008 pour les expériences CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

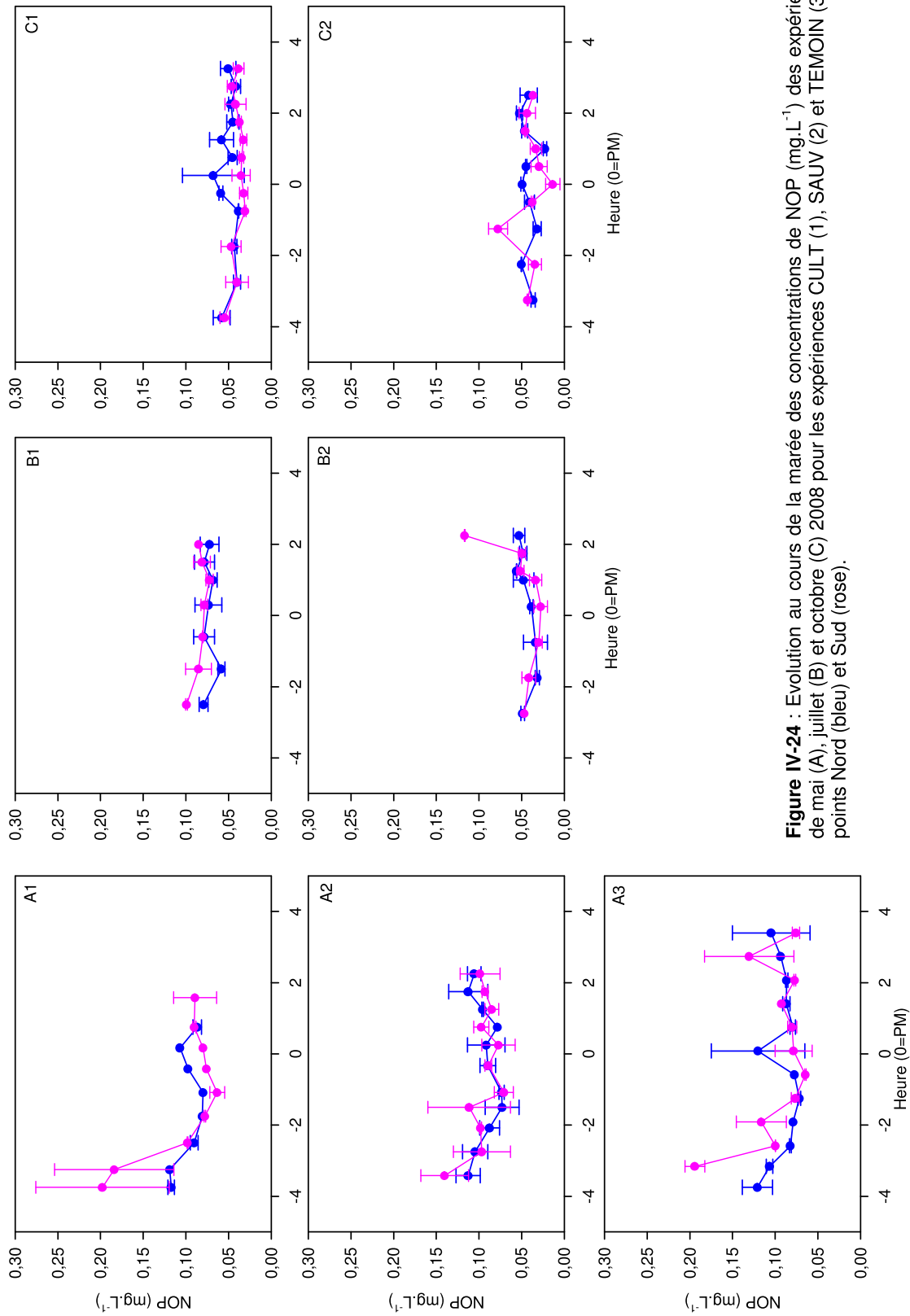


Figure IV-24 : Evolution au cours de la marée des concentrations de NOP (mg.L⁻¹) des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008 pour les expériences CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

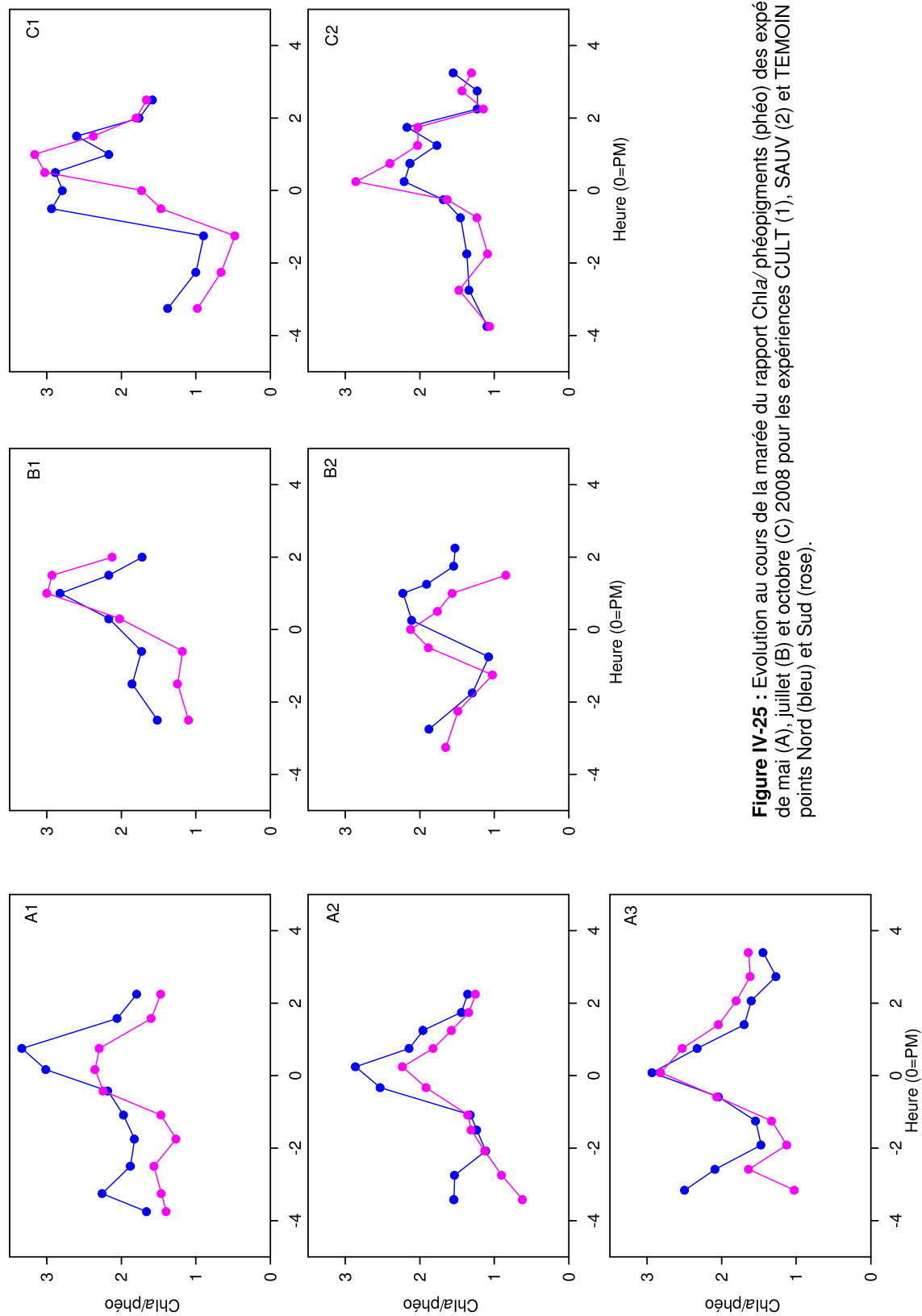


Figure IV-25 : Evolution au cours de la marée du rapport Chla/ phéopigments (phéo) des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008 pour les expériences CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

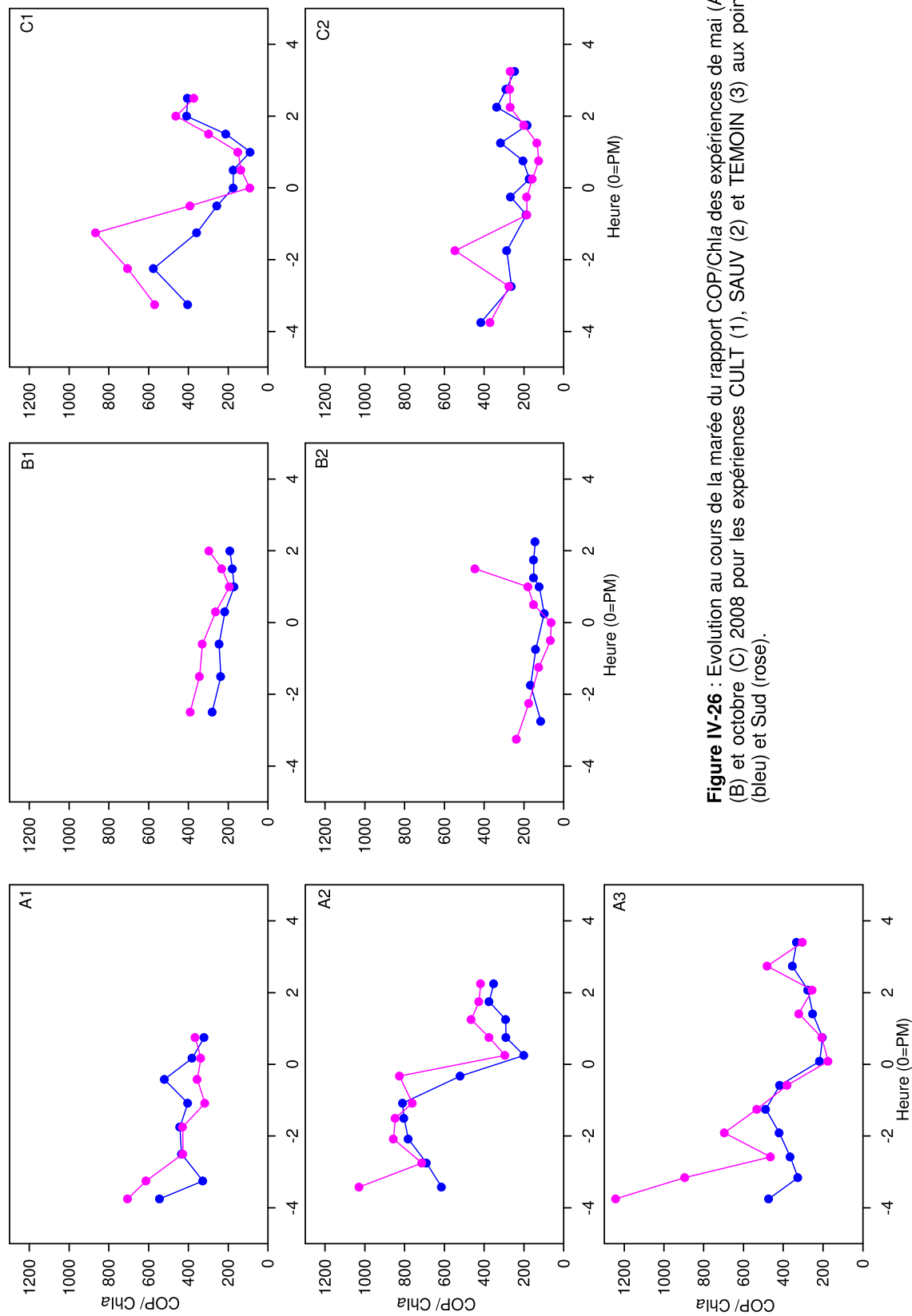


Figure IV-26 : Evolution au cours de la marée du rapport COP/Chla des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008 pour les expériences CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

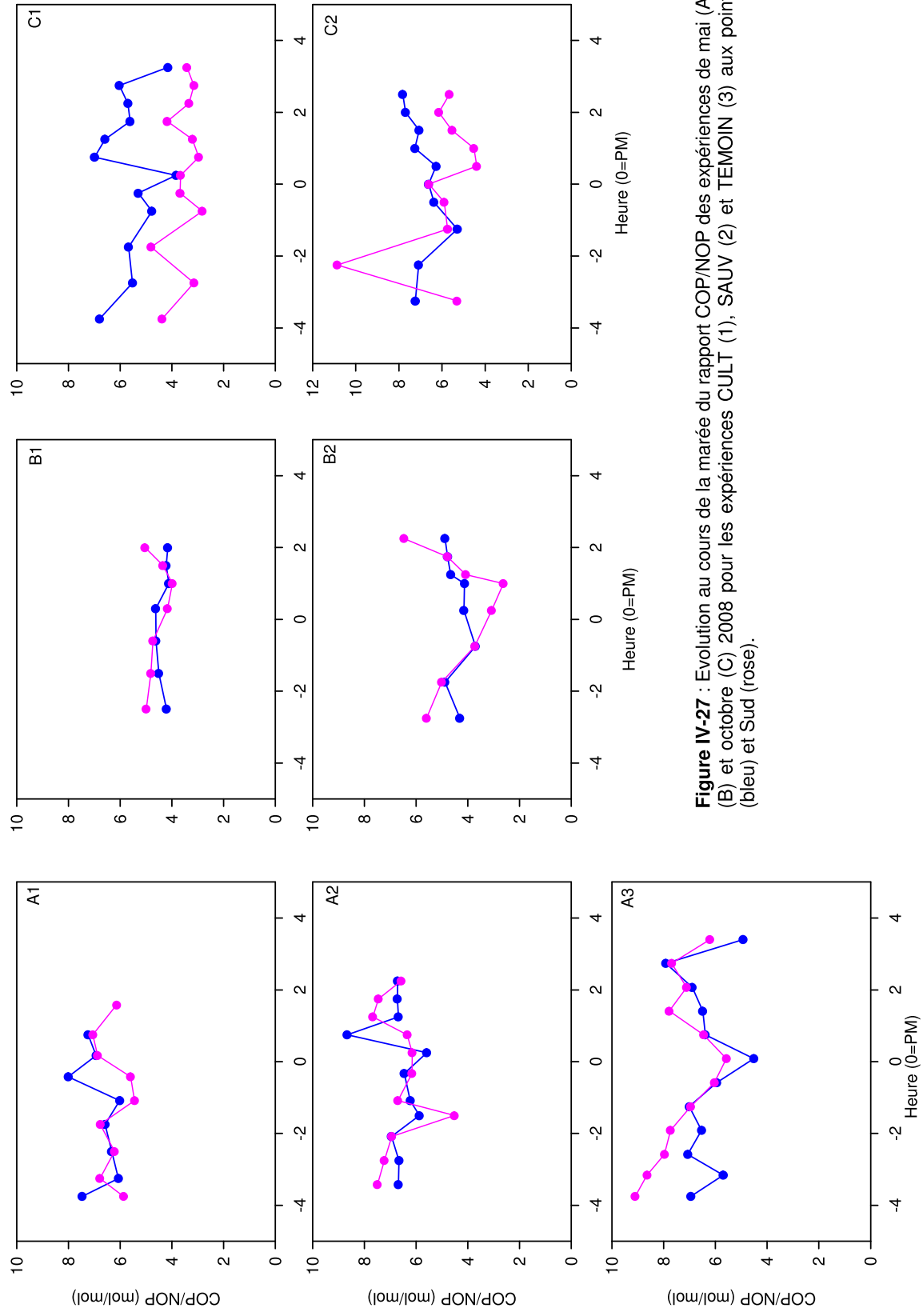


Figure IV-27 : Evolution au cours de la marée du rapport COP/NOP des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008 pour les expériences CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

3.4.4 Composantes biologiques

- *Pico- et nano-plancton*

L'évolution au cours de la marée des cyanobactéries (Figure IV-28) présentait une forte asymétrie : augmentation forte précédant la PM où elles atteignent leur maximum et décroissance progressive au jusant. A l'inverse, les procaryotes hétérotrophes (HNA et LNA) présentaient un maximum autour des BM (Figures IV-29 et IV-30).

Les abondances des pico- et nano-eucaryotes (PE, N1 et N2) augmentaient légèrement en début de flot pour diminuer ensuite graduellement jusqu'au PM et augmenter à nouveau durant le jusant (Figures IV-31, IV-32 et IV-33). Les abondances du groupe de nano-eucaryotes N3 diminuaient également pendant le flot pour être minimales autour de PM, puis atteignaient rapidement leur maximum entre PM et PM+1 (Figures IV-34). Les cryptophycées étaient peu abondantes et à la limite du seuil de fiabilité de mesure du cytomètre. Leur abondance semblait diminuer avec le flot et être maximale à PM+2 (Figure IV-35).

Au cours de chaque période d'expérimentation, les abondances de ces organismes sont marquées par le cycle saisonnier. Sont observées particulièrement : au mois d'octobre les valeurs minimales pour les pico- et nano-eucaryotes, au mois de mai les valeurs minimales des cyanobactéries, et au mois de juillet les plus fortes abondances de cyanobactéries et pico-eucaryotes.

- *Microphytoplancton*

Pour toutes les expériences, le phytoplancton était plus abondant entre PM et PM+1, en abondances cellulaires (Figure IV-36) ou en unités de particules microphytoplanctoniques (Figure IV-37). Quelle que soit la période ou même l'expérience considérée, ce sont les diatomées pélagiques (les organismes benthiques et tycho-pélagiques étant faiblement représentés) (Figure IV-38) et les organismes microphytoplanctoniques compris entre 20 et 50 μm (Figure IV-39) qui dominaient dans le système et étaient les plus représentés à PM. La fraction 50-100 μm était plus importante en mai sur les stations CULT et TEMOIN et sur la station SAUV en octobre par comparaison aux autres expérimentations. Les abondances microphytoplanctoniques étaient minimales en été et plus importantes en mai et octobre. La quantité de micro-organismes sous forme de colonies était plus importante en octobre notamment par la présence en fortes abondances des genres *Asterionellopsis* et *Chaetoceros*.

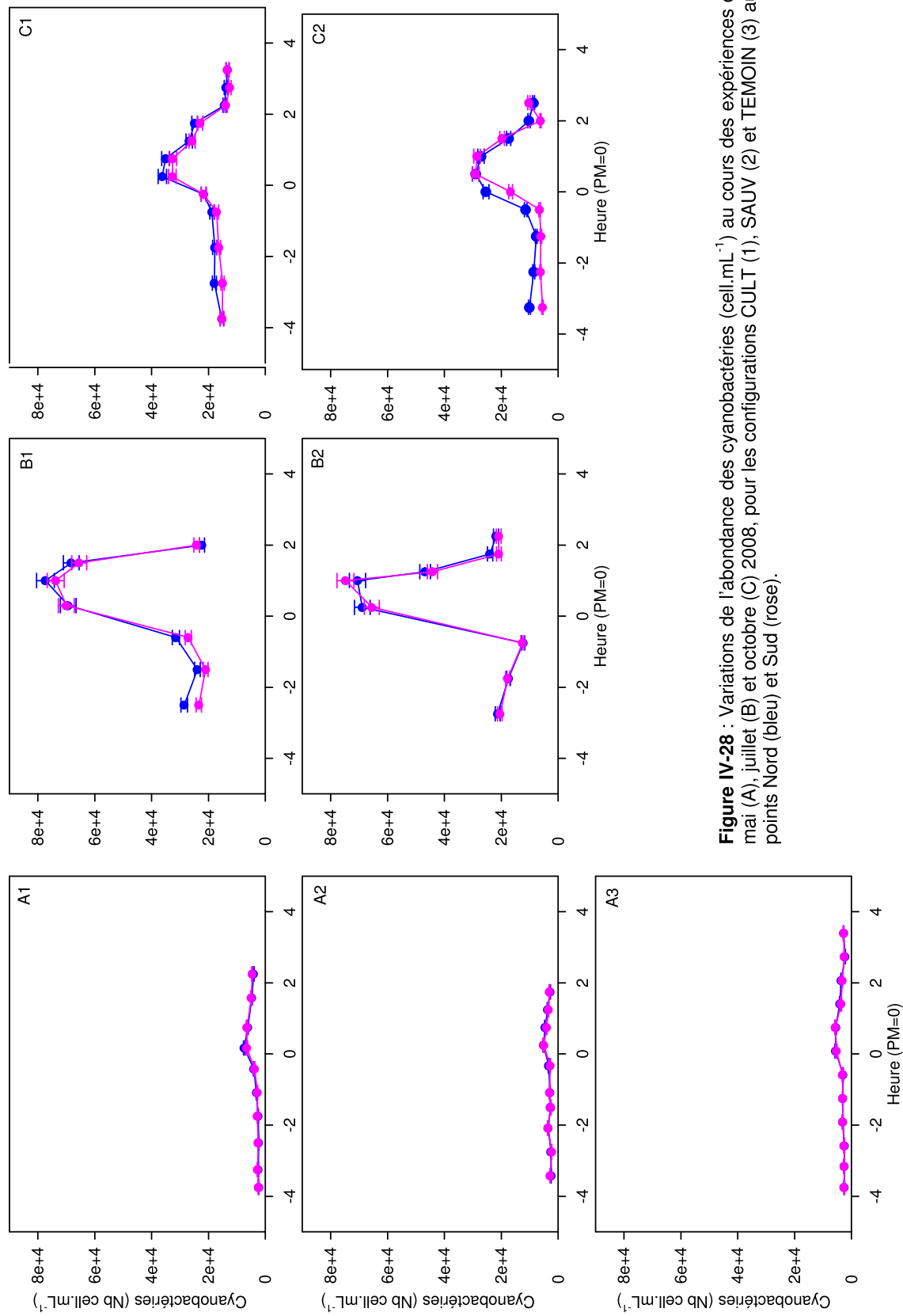


Figure IV-28 : Variations de l'abondance des cyanobactéries (cell.mL⁻¹) au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

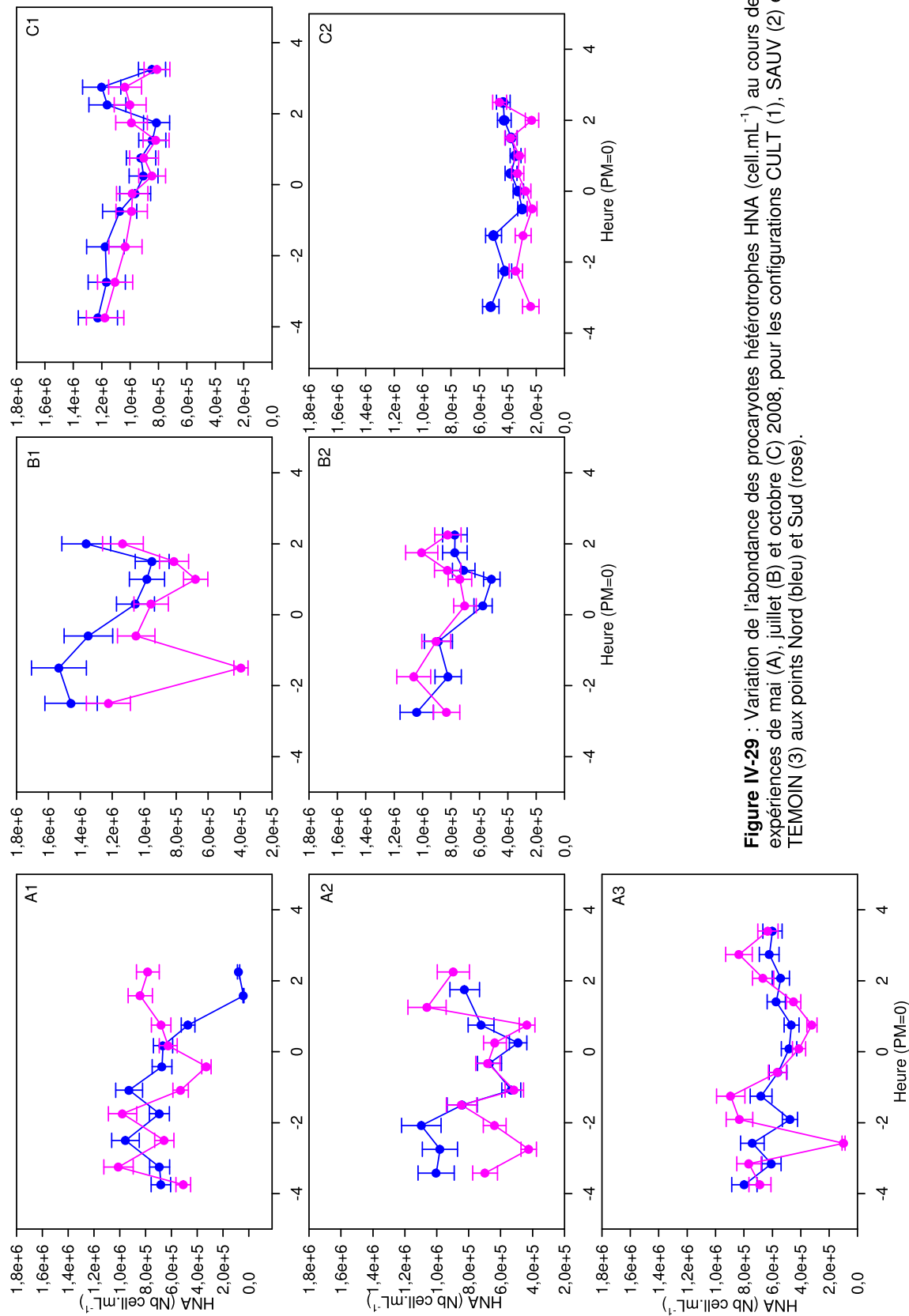


Figure IV-29 : Variation de l'abondance des procaryotes hétérotrophes HNA (cell.mL⁻¹) au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

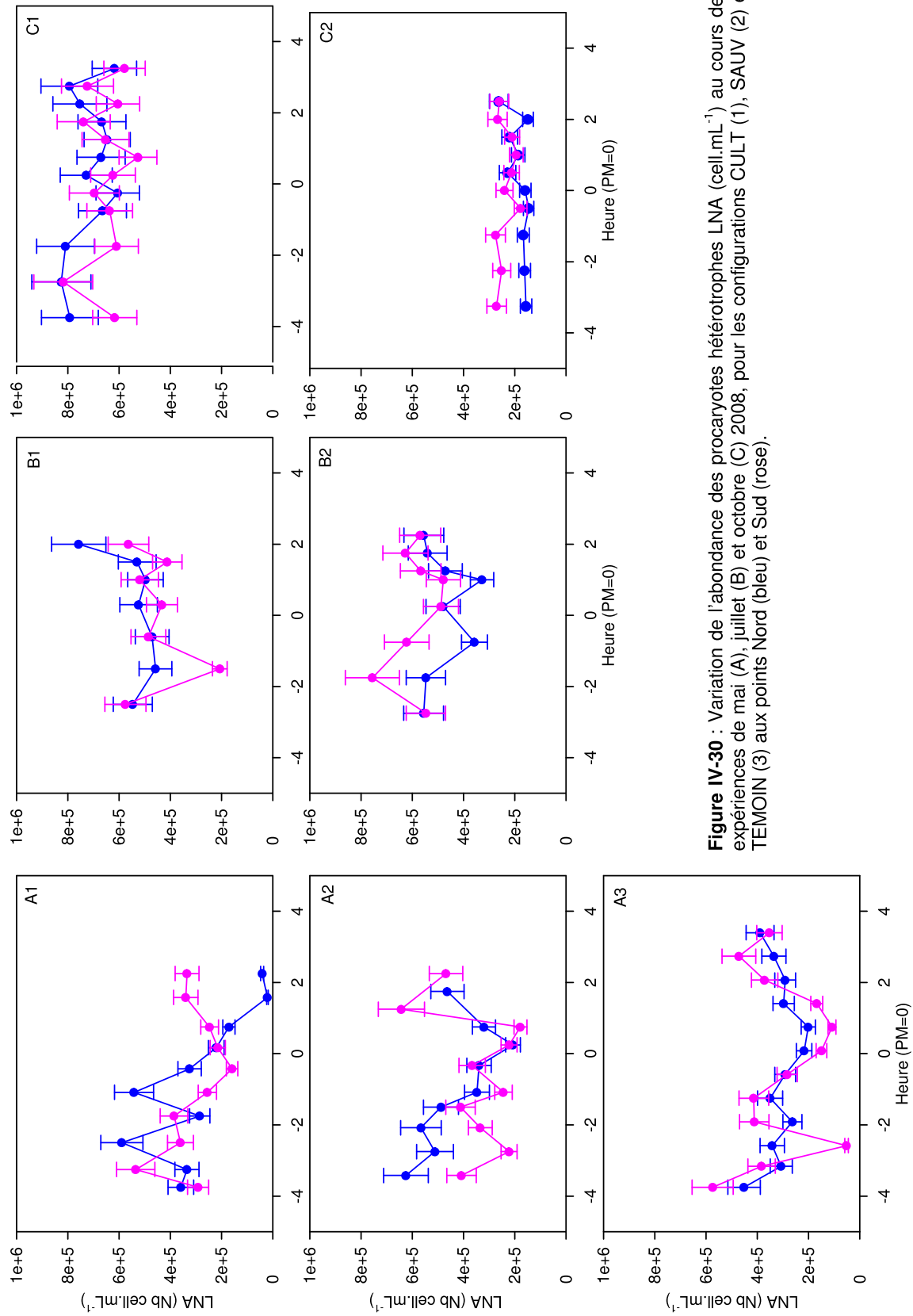


Figure IV-30 : Variation de l'abondance des procaryotes hétérotrophes LNA (cell.mL⁻¹) au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

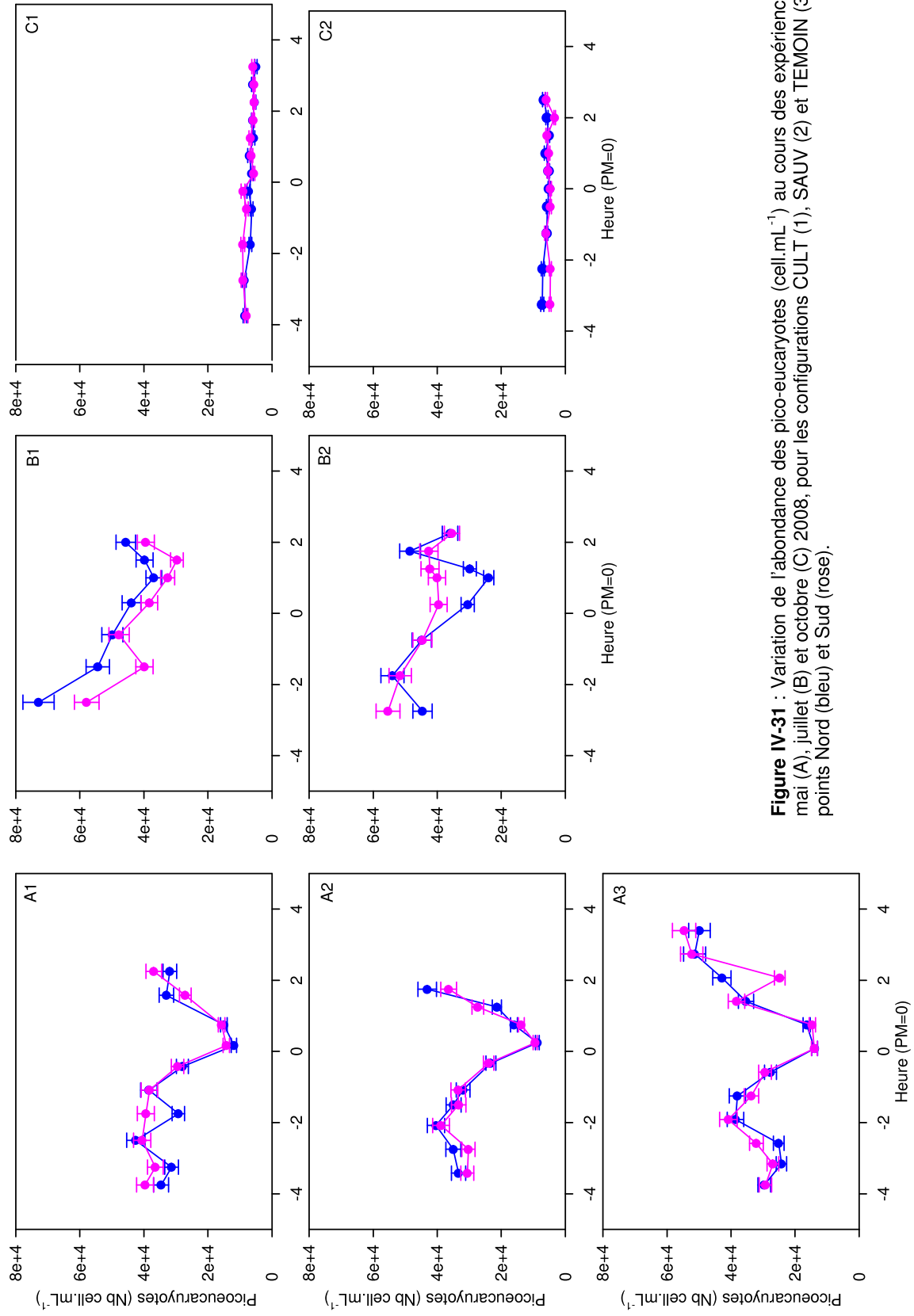


Figure IV-31 : Variation de l'abondance des pico-eucaryotes (cell.mL⁻¹) au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

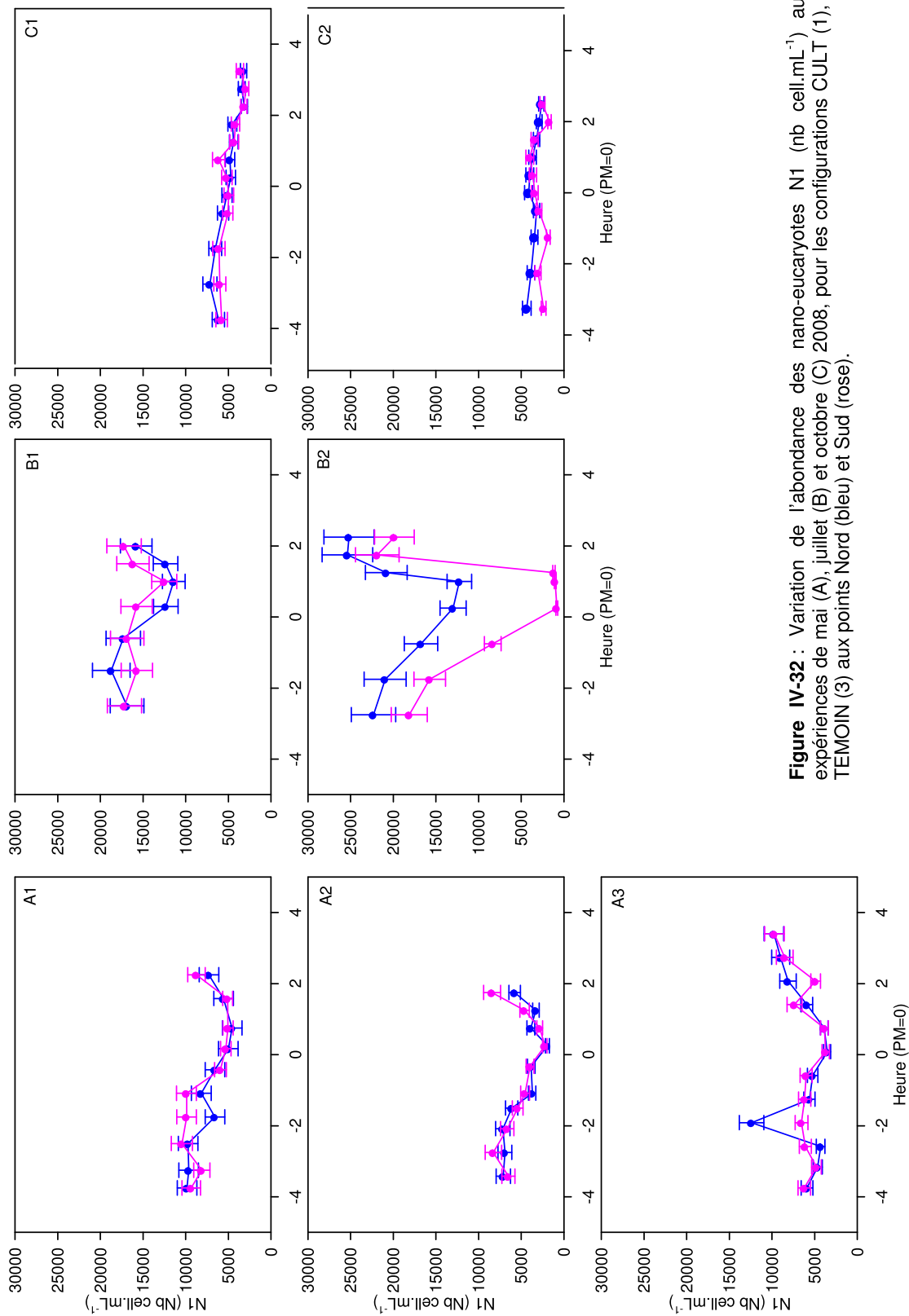


Figure IV-32 : Variation de l'abondance des nano-eucaryotes N1 (nb cell.mL⁻¹) au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

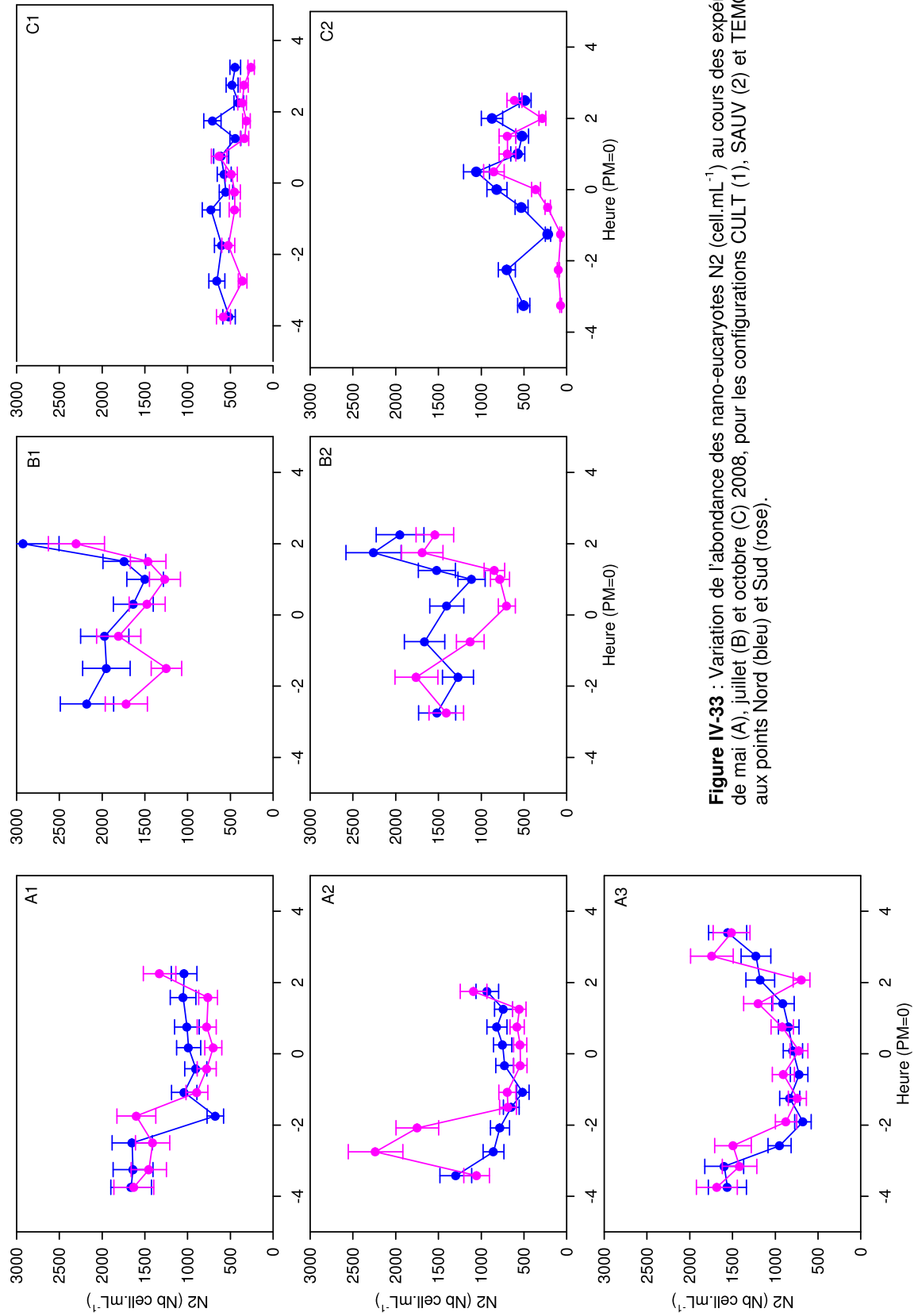


Figure IV-33 : Variation de l'abondance des nano-eucaryotes N2 (cell.mL⁻¹) au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

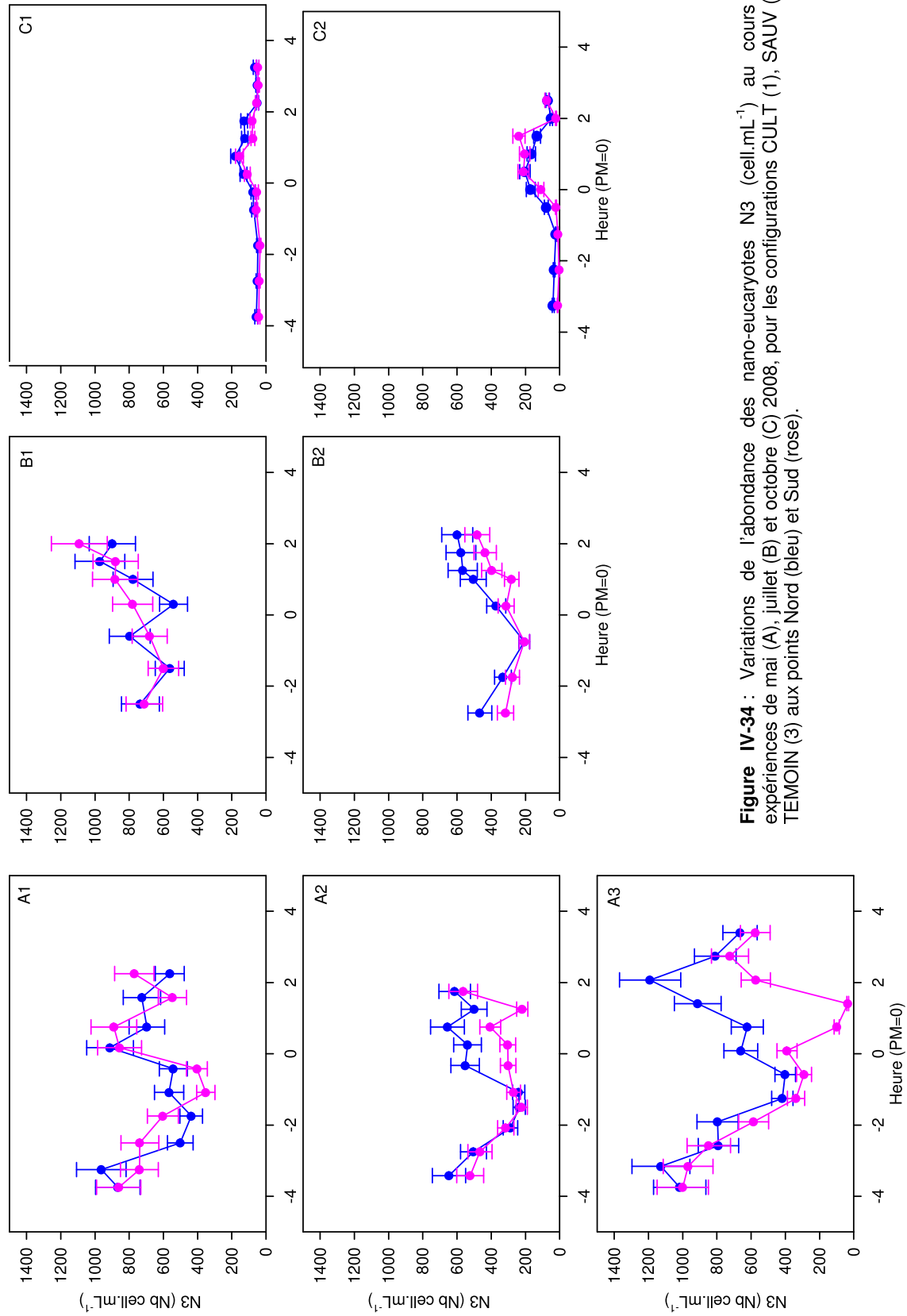


Figure IV-34 : Variations de l'abondance des nano-eucaryotes N3 (cell.mL⁻¹) au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

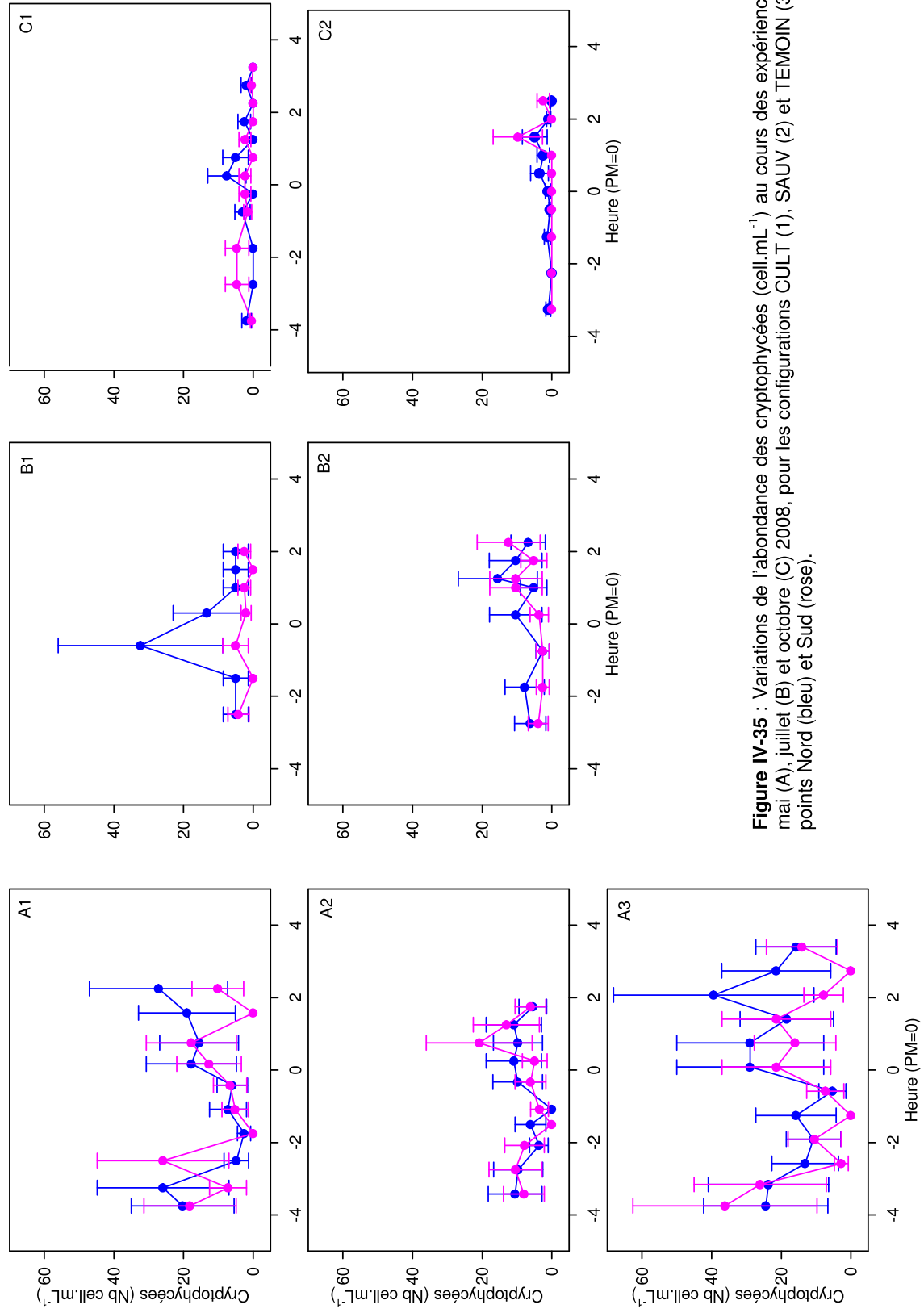


Figure IV-35 : Variations de l'abondance des cryptophycées (cell.mL⁻¹) au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

– *Microzooplancton*

Les plus fortes abondances ont été observées aux alentours de PM (Figure IV-40) et lors des expériences estivales.

Les ciliés constituaient la principale composante du microzooplancton sur l'ensemble des expériences et, parmi les métazoaires, les appendiculaires et les nauplii de copépodes étaient légèrement plus abondants en été (Figure IV-41).

Les organismes micro-zooplanctoniques étaient généralement d'assez petite taille, avec une dominance du groupe $< 50 \mu\text{m}$ (Figure IV-42). Les groupes 20-50 μm , bien que moins importants en été, dominaient au printemps et en automne. En été, les organismes étaient majoritairement de plus petite taille ($< 20 \mu\text{m}$).

- *Les organismes pico- et nano-planctoniques présentaient des abondances minimales à PM, à l'exception des cyanobactéries et des nanoflagellés de grande taille qui montraient un schéma inverse dont l'abondance maximale était décalée à PM+1.*
- *Le microphytoplancton était plus abondant à PM : il diminuait durant le flot, puis augmentait ensuite de manière abrupte autour de PM. Il était essentiellement composé d'organismes $< 100 \mu\text{m}$ et de diatomées pélagiques. Les organismes $< 20 \mu\text{m}$ étaient les plus abondants en juillet ; les minima ont été relevés en mai pour les procaryotes hétérotrophes et en octobre pour les pico- et nano-phototrophes.*
- *Le microzooplancton était principalement composé de ciliés de petite taille ($< 50 \mu\text{m}$) dont l'abondance était maximale autour de PM. La proportion d'organismes entre 20 et 50 μm était plus importante en octobre comparée aux autres périodes étudiées. Les autres types d'organismes microzooplanctoniques étaient très faiblement représentés (nauplii, appendiculaires par exemple).*

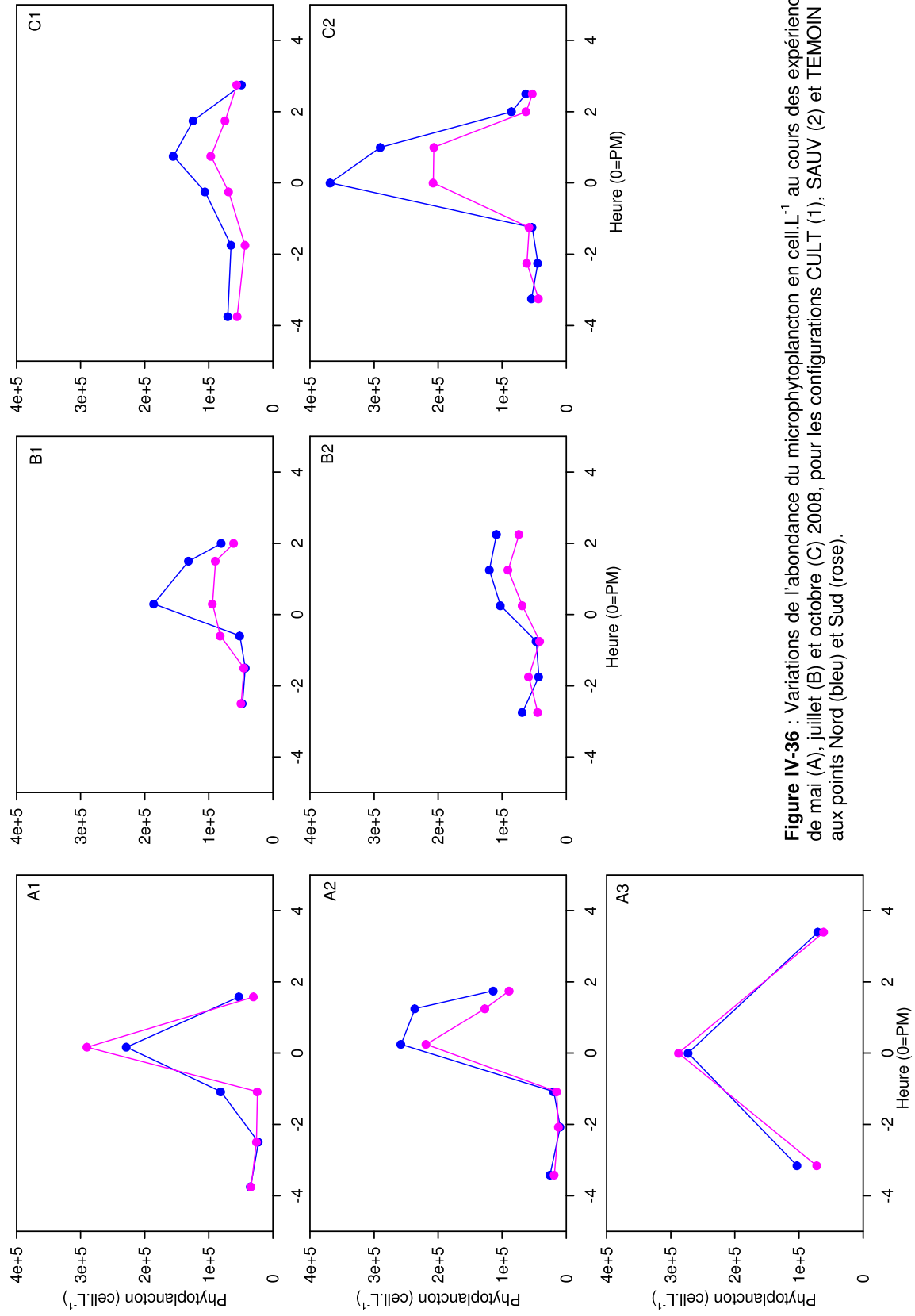


Figure IV-36 : Variations de l'abondance du microphytoplancton en cell.L⁻¹ au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

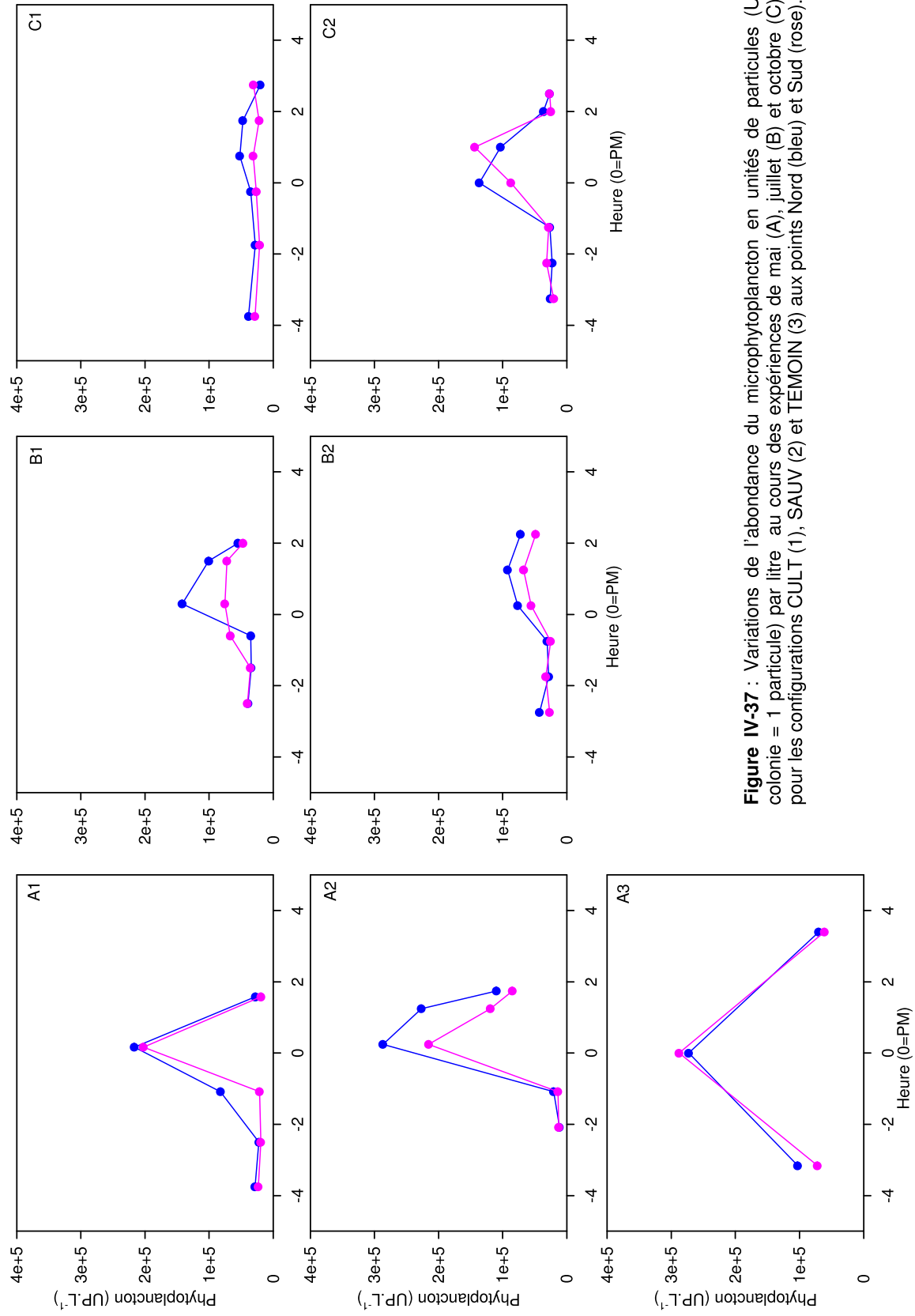


Figure IV-37 : Variations de l'abondance du microphytoplancton en unités de particules (UP = 1 colonie = 1 particule) par litre au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).

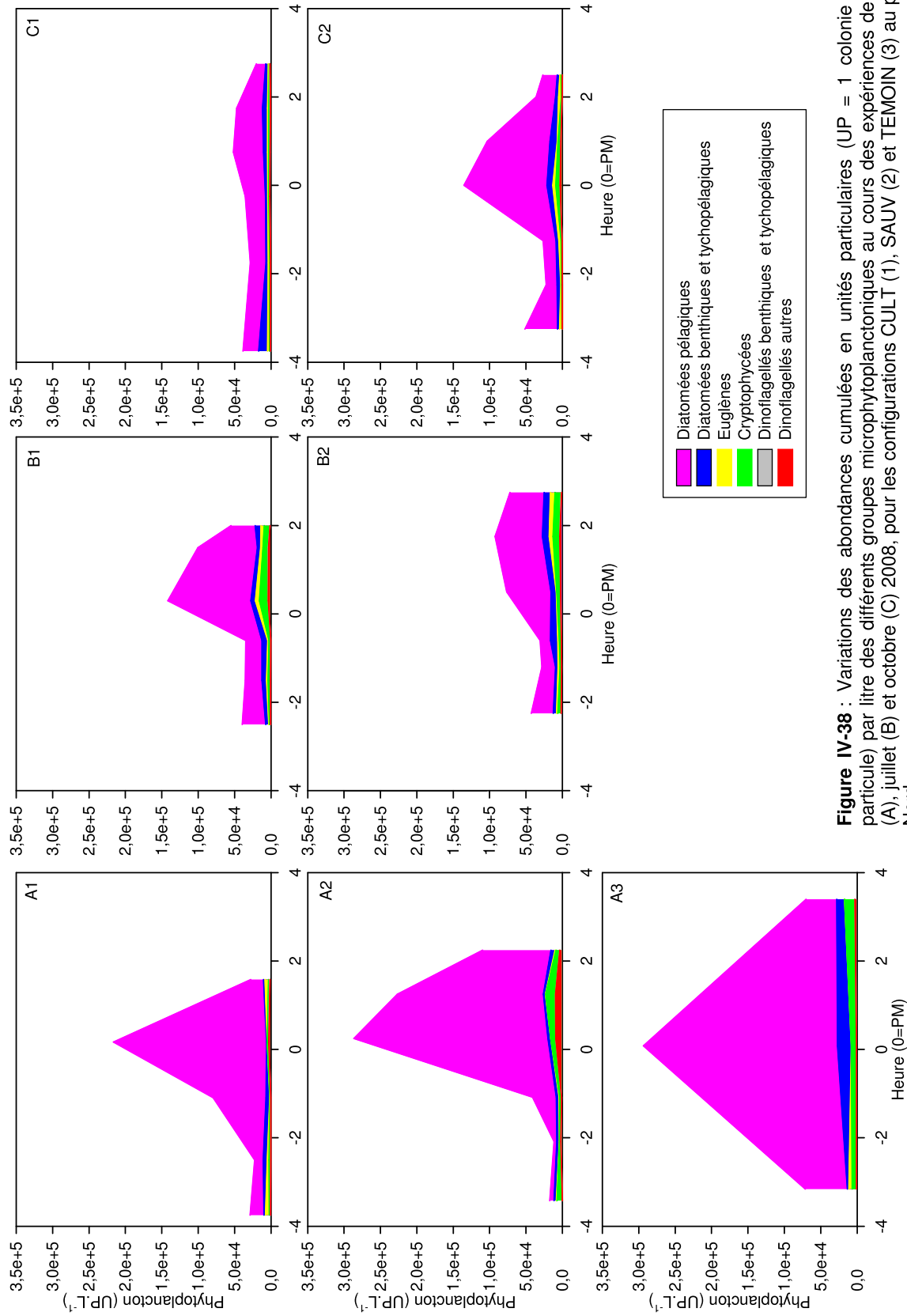


Figure IV-38 : Variations des abondances cumulées en unités particulières (UP = 1 colonie = 1 particule) par litre des différents groupes microphytoplanctoniques au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) au point Nord.

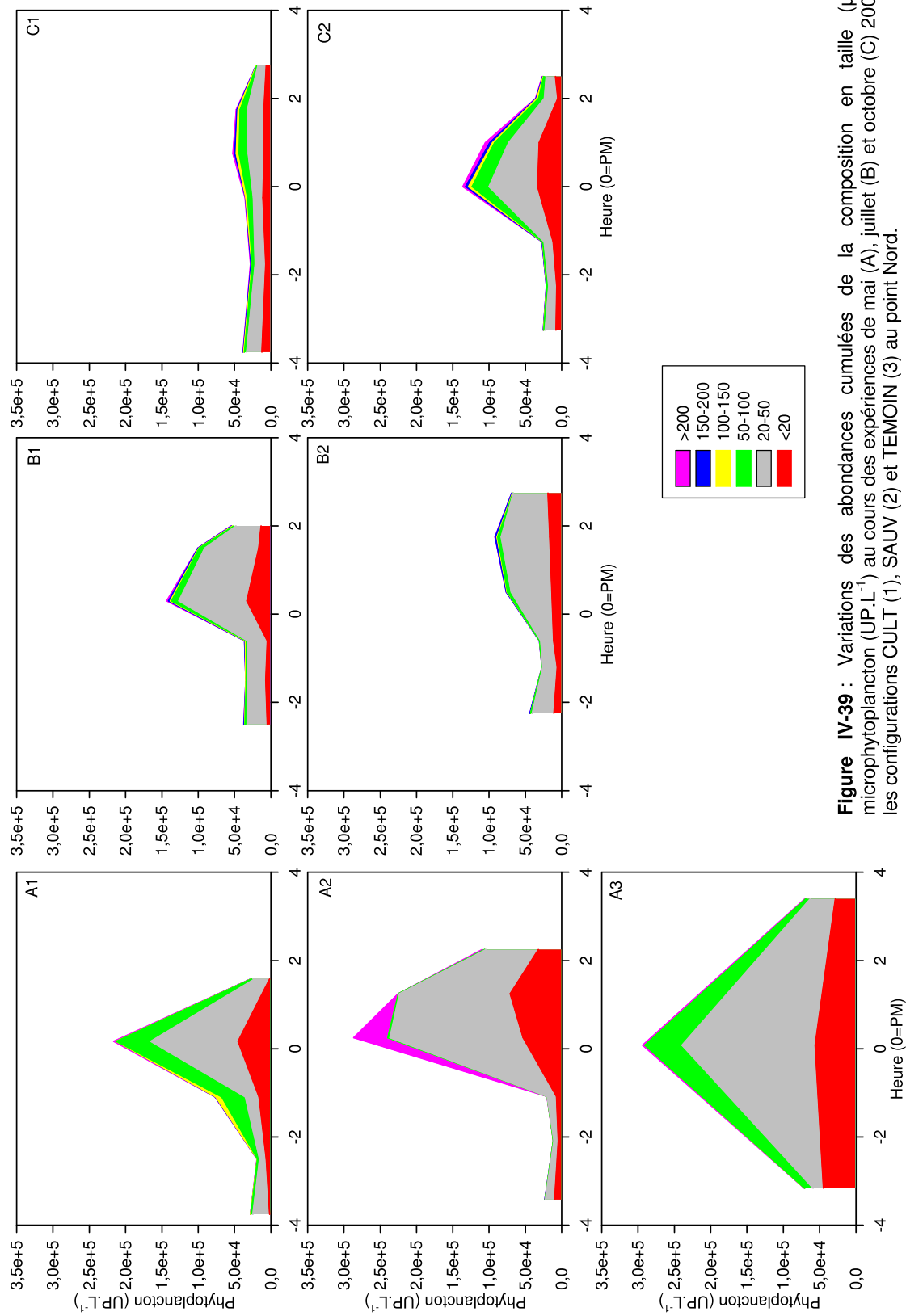


Figure IV-39 : Variations des abondances cumulées de la composition en taille (μm) du microphytoplancton (UP.L^{-1}) au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) au point Nord.

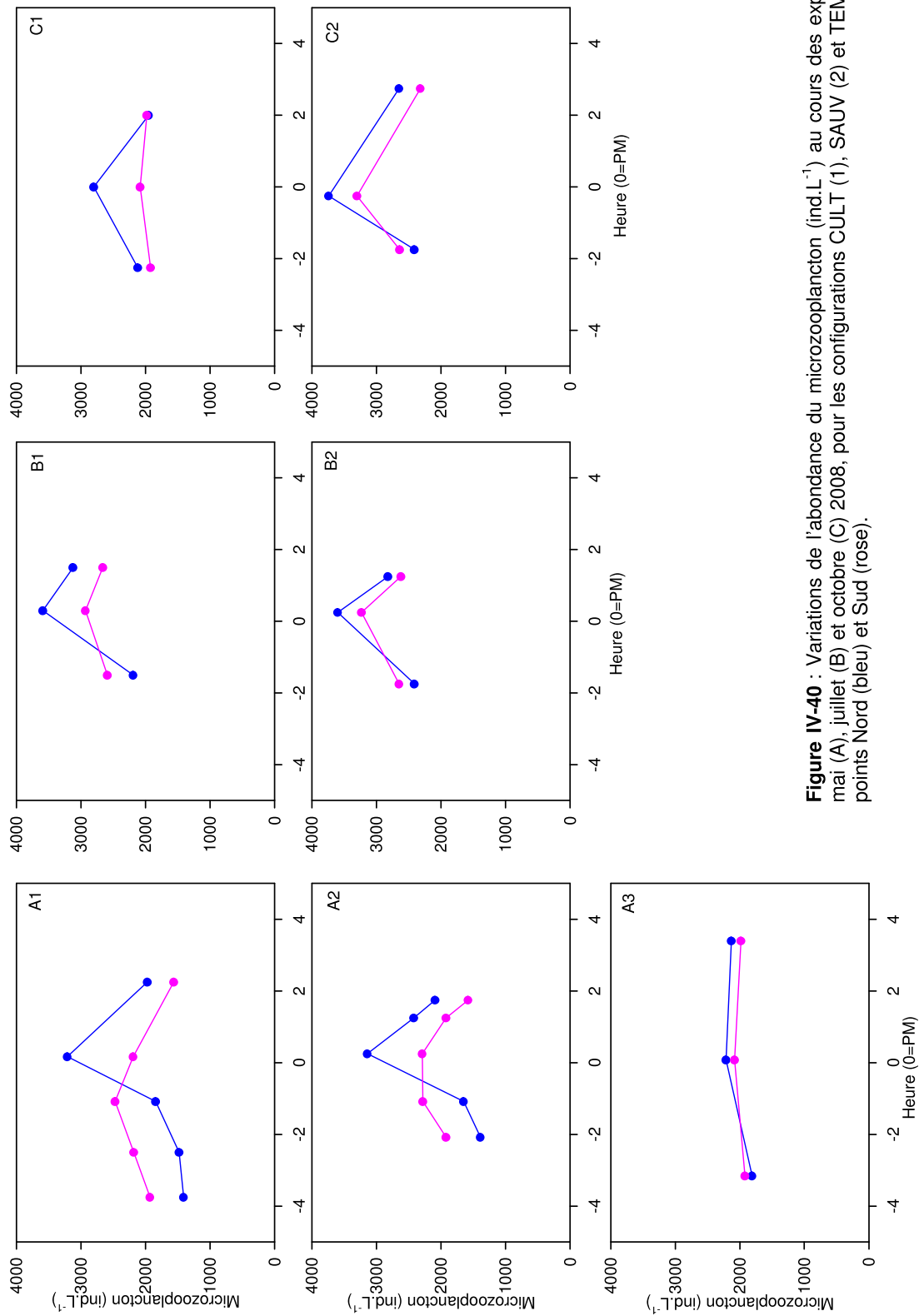
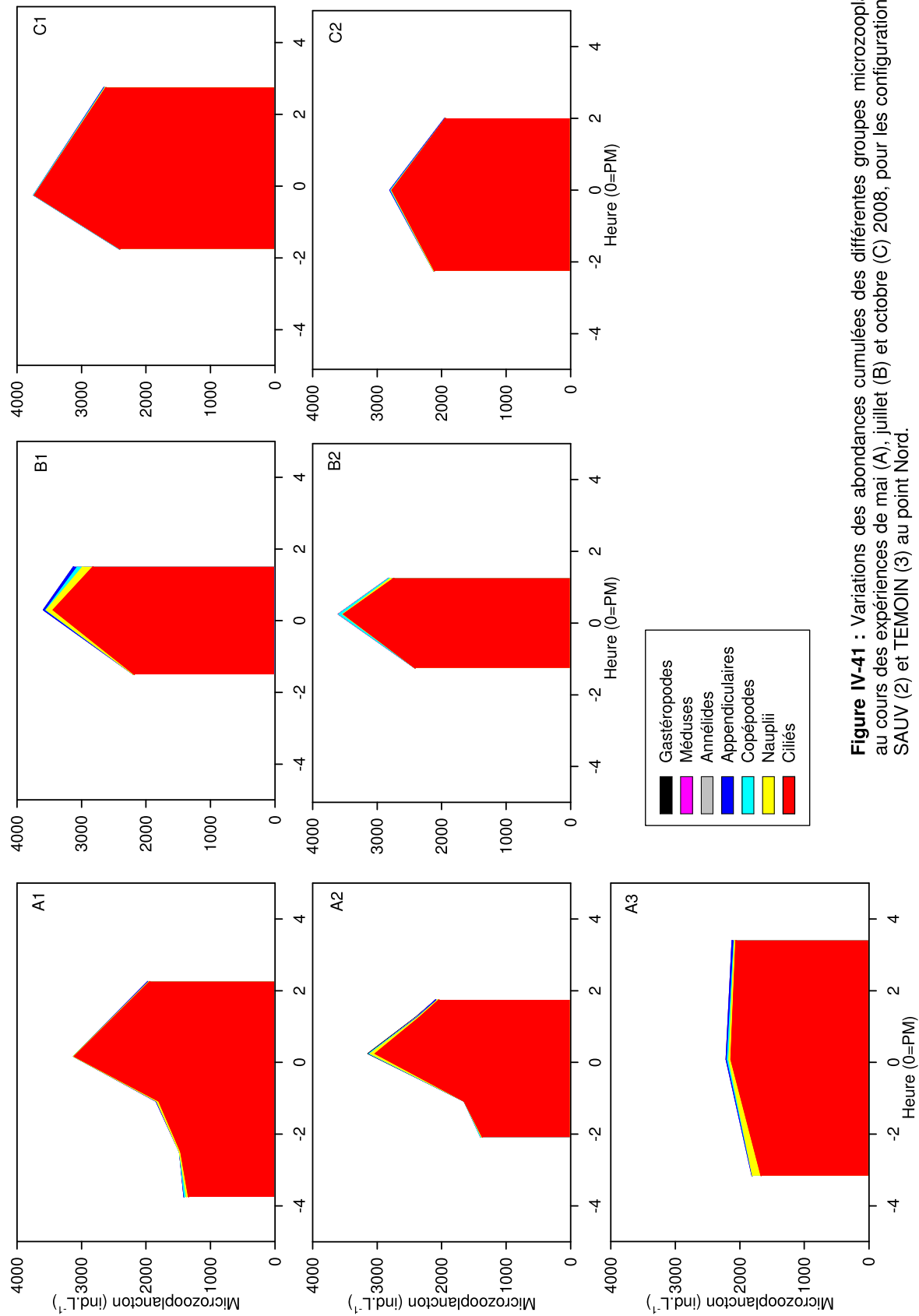
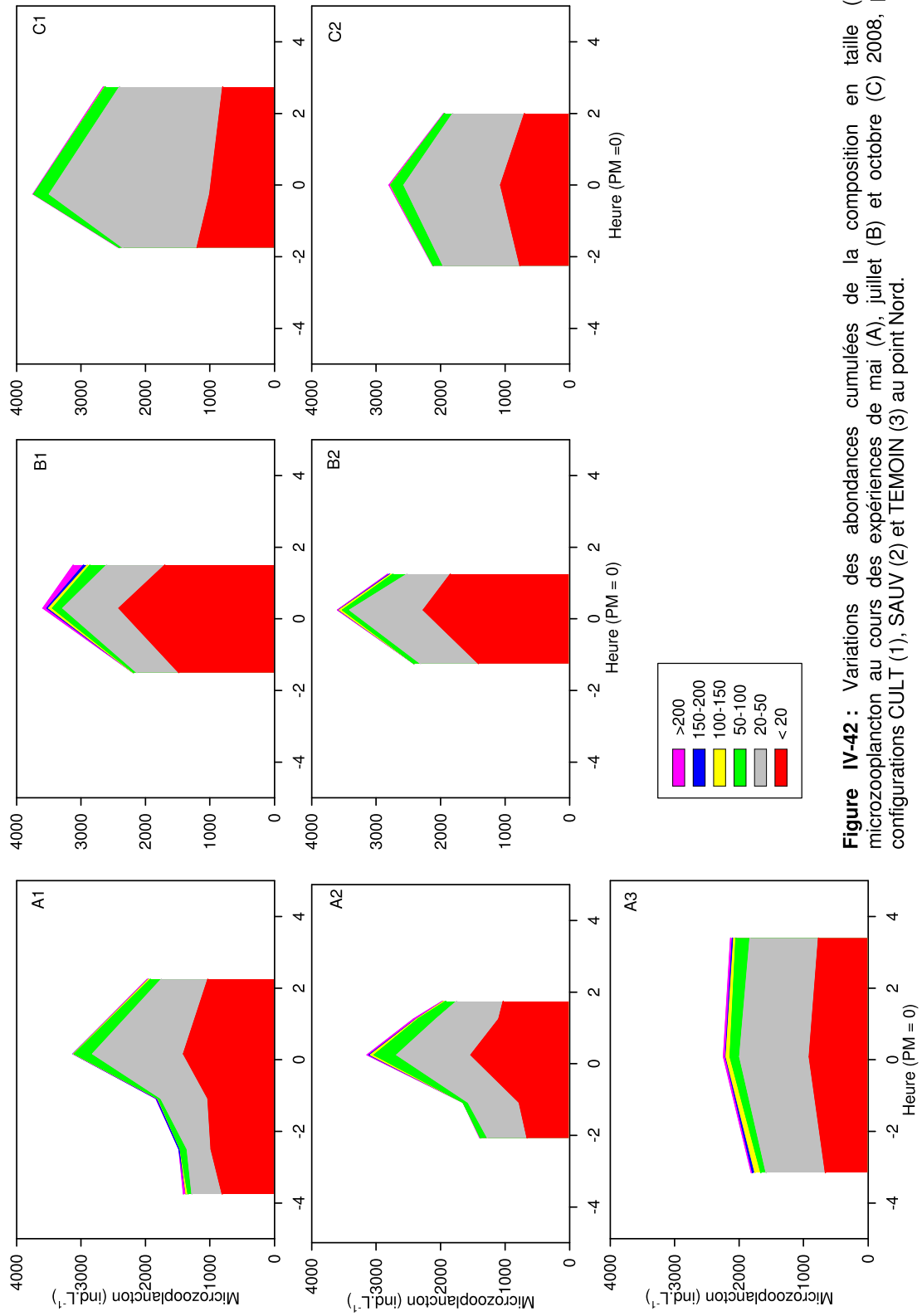


Figure IV-40 : Variations de l'abondance du microzooplancton (ind.L⁻¹) au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) aux points Nord (bleu) et Sud (rose).





3.5 Calculs de flux et de taux d'éclaircissement

En se fixant une **limite à 10 cm.s⁻¹**, il paraît raisonnable de calculer des flux de matière, soit à partir de PM-1. Considérant que les courants permettent de déterminer une entrée et une sortie du tunnel entre PM-1 et la fin du jusant, les tests de rangs signés de Wilcoxon n'ont été réalisés que pour ces périodes sur l'ensemble des particules échantillonnées. Ce test indique si, en moyenne, une des deux extrémités (Nord ou Sud) présente une tendance à être toujours supérieure à l'autre.

3.5.1 Les indicateurs de qualité des masses d'eau

Il existait de légères différences du rapport Chla/phéopigments entre le Nord et le Sud à partir de PM avec un décalage des courbes, alors que dans le TEMOIN, les courbes étaient plus proches (Figure IV-25). La traversée de l'eau dans le tunnel entraînerait donc une modification de la fraction de chlorophylle par une augmentation de sa dégradation et qui serait accentuée par la présence d'huîtres (expériences SAUV et CULT).

Le rapport COP/Chla (Figure IV-26) était supérieur au Sud à partir de PM+1. La qualité des masses d'eau et la quantité de chlorophylle *a* ont donc diminué au cours de la traversée dans le tunnel. L'expérience TEMOIN confirme que ces différences sont à associer à l'activité des huîtres car la différence Nord-Sud était très faible à cette station.

Comme pour le rapport des pigments, la tendance pour le rapport COP/NOP (Figure IV-27) à être plus important au Nord qu'au Sud autour de PM+1, traduit une modification de la qualité des eaux traversant le tunnel. Seules les expériences d'octobre ont montré un COP/NOP significativement supérieur au Nord (Tableau IV-9).

Il y a donc une modification de la qualité de la MOP entre l'entrée et la sortie du tunnel, traduisant un impact sur la colonne d'eau lors de sa traversée dans le tunnel avec une qualité moindre en sortie de tunnel.

3.5.2 Le compartiment dissous : l'ammonium

Les faibles différences entre le Nord et le Sud des courbes de NH_4 (Figure IV-17) sont amplifiées par le calcul des flux. Les flux sont négatifs traduisant de la production d'ammonium. Les flux étaient inférieurs à $7 \mu\text{M}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ (Tableau IV-10; Annexe 2-B : Figure B.15.) et les plus faibles ont été enregistrés à la station TEMOIN, bien que les flux moyens des autres expériences en soient proches. Les flux étaient en moyenne plus importants à la station SAUV, à l'exception du mois de juillet.

Les bilans à l'échelle de la marée n'ont pas mis en évidence de production nette à la station CULT (Tableau IV-11) avec des productions plus faibles qu'à la station TEMOIN, tandis qu'à la station SAUV la production a été évaluée jusqu'à 5 fois plus importante que dans l'expérience TEMOIN ($29,77 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$).

Les taux d'éclaircissement de l'ammonium étaient toujours négatifs. La station TEMOIN a enregistré les valeurs les plus faibles sur l'ensemble de la surface couverte par les huîtres (CR_{Bed}) (Tableau IV-12), ces valeurs étant équivalentes à celles relevées à la station CULT en octobre. Aucune période de production ne se distingue plus que les autres avec des valeurs comprises entre $0,86$ et $4,74 \text{ m}^3\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$. Par contre, rapportés à la biomasse individuelle, les CR_{ind} étaient maximaux en été à la station CULT ($11 \text{ L}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$) et assez stables (autour de $2 \text{ L}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$) pour les autres stations et mois d'expériences (Tableau IV-13, Annexe 2-B : Figure B.16.).

L'ammonium présentait toujours des bilans négatifs avec des flux plus importants au niveau des stations SAUV, mais les CR_{ind} étaient plus importants à la station CULT, notamment en juillet.

3.5.3 Flux et taux d'éclaircissement des descripteurs globaux du matériel particulaire

L'ensemble des paramètres particuliers peut être, en théorie (*i.e.* si la durée de passage le permet), produit ou consommé lors de leur traversée dans le tunnel en relation avec les temps d'expériences : moment de marée, station ou saison considérée. Un seul paramètre montre une nette consommation : la biomasse phytoplanctonique (chlorophylle *a*), à l'exception de l'expérience TEMOIN. Les calculs de flux et de CR étaient en général maximaux à PM+2, soit quand les vitesses de courants étaient les plus fortes (Figures en Annexe 2-B).

Tableau IV-9 : Résultats des tests de rangs signés de Wilcoxon entre le Nord et le Sud appliqués quand les vitesses de courants étaient supérieures à 0,1 m.s⁻¹ (* : p<0,05 ; ** : p<0,01).

Paramètres	Significativité (p)						
	Mai			Juillet		Octobre	
Expérience	CULT	SAUV	TEMOIN	CULT	SAUV	CULT	SAUV
Site	CULT	SAUV	TEMOIN	CULT	SAUV	CULT	SAUV
N	6	7	8	5	6	7	8
MES	0,1563	0,0195*	0,4727	0,2188	0,1484	0,0020**	0,1914
MIP	0,0156*	0,0234*	0,5273	0,5000	0,2188	0,0020**	0,4063
MOP	0,0156*	0,1094	0,1563	0,3125	0,4219	0,3710	0,4219
Chlorophylle <i>a</i>	0,0156*	0,0156*	n.s.	0,0313*	0,0313*	0,0020**	0,0195*
Phéopigments	0,1563	0,0156*	0,0391*	0,1563	0,3438	0,0020**	0,4219
COP	0,4063	0,5273	0,1914	0,0938	0,2813	0,0020**	0,4219
NOP	0,1250	0,2734	0,1094	0,0313*	0,4063	0,0820	0,2734
COP/NOP	0,3125	0,2891	0,0546	0,5000	0,4219	0,0020**	0,0117*
PE	0,2813	0,5000	0,4727	0,0313*	0,0742	0,2852	0,0742
N1	0,2813	0,1094	0,1914	0,0625	0,0313*	0,5000	0,0469*
N2	0,1094	0,0781	0,3203	0,0313*	0,0742	0,0039**	0,0742
N3	0,4219	0,0313*	0,0039**	0,1188	0,4219	0,0039**	0,4219
Cryptophycées	0,1094	0,4219	0,0391*	0,2734	0,0313*	0,1563	0,3203
Cyanobactéries	0,4219	0,1563	0,3711	0,2355	0,1563	0,0059**	0,2305
HNA	0,3438	0,1563	0,2334	0,0313*	0,0156*	0,0820	0,0195*
LNA	0,3438	0,1876	0,4219	0,0156*	0,1563	0,1250	0,0977
NH ₄	0,1563	0,0078**	0,2118	0,1563	0,2344	0,0820	0,0273*
COP/Chl <i>a</i>	0,5000	0,0156*	0,3203	0,0313*	0,5000	0,0488*	0,0977
Chl <i>a</i> /phéo	0,0313*	0,0195*	0,0977	0,5000	0,0313*	0,2857	0,2305

a. Flux moyens et flux intégrés sur la marée

Les flux de MES calculés étaient très variables en fonction (1) des périodes de marée considérées et (2) des expériences (Annexe 2-B, Figures B.1, B.3 et B.5), ne montrant aucune tendance globale. En moyenne sur la marée (Tableau IV-9), le TEMOIN présentait une disparition de matériel. L'ensemble des autres expériences ont montré aussi des flux de disparition à l'exception de la station SAUV en juillet. Les flux moyens étaient plus importants dans la station CULT (bien que proche du TEMOIN) et maximaux en juillet.

A l'échelle de la marée (Tableau IV-11), les MES étaient majoritairement « consommées ¹² » par le système à la station CULT à un niveau équivalent au TEMOIN. Ces flux étaient chargés en MIP tandis que la station SAUV présentait un bilan de production en juillet et octobre de MIP et uniquement en été de MOP. Les deux expériences montrant une tendance de disparition homogène de matière sur la marée étaient en juillet à la station SAUV et en octobre à la station CULT (Annexe 2-B, Figures B.1, B.3 et B.5).

¹² Le terme de consommé est utilisé dans le sens de disparu au sein de l'écosystème et est employé en ce sens dans l'ensemble de cette partie.

Intégrées sur la marée (Tableau IV-11), les MES étaient majoritairement « consommées » par le système à la station CULT, à un niveau équivalent au TEMOIN. Ces flux étaient chargés en MIP, tandis que la station SAUV présentait un bilan de production en juillet et octobre de MIP et uniquement en été de MOP.

Les flux de chlorophylle *a* (Tableau IV-10 ; Annexe 2-B : Figure B.7) étaient toujours positifs et traduisaient donc une « consommation » nette lors du passage de l'eau dans le tunnel. Aucun flux n'a pu être évalué sur le TEMOIN. Les flux maximaux mesurés coïncident avec des vitesses de courant maximales, soit autour de PM+2. Les flux observés à la station SAUV étaient généralement plus importants qu'à la station CULT avec des valeurs moyennes de $16,23 \text{ mg.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ atteintes en mai. En moyenne, les flux de consommation étaient maximaux en mai à la station SAUV, tandis qu'ils étaient équivalents entre les expériences de mai et d'octobre à la station CULT (Tableau IV-10).

Ces disparitions, tout au long de la marée, de la chlorophylle *a* sont confirmées par les tests de rangs signés de Wilcoxon (Tableau IV-9) : ils sont significatifs lors de chaque expérience (hors TEMOIN). Les bilans sur la marée amènent aux mêmes conclusions avec une disparition jusqu'à 454 mg.m^{-2} de chlorophylle par marée (Tableau IV-11).

Les phéopigments au cours de la marée avaient une tendance à être plus consommés que produits (Tableau IV-10 ; Annexe 2-B : Figure B.9). Seule l'expérience de mai à la station CULT a montré de la production de phéopigments tout au long de l'expérience (Tableau IV-9), phénomène retrouvé également en fin de flot en juillet à la station SAUV et avant la PM. Contrairement à la chlorophylle, de la disparition est enregistrée sur l'expérience TEMOIN. Bien que du même ordre de grandeur, les flux de phéopigments se sont révélés inférieurs à ceux de la chlorophylle. La quantité de phéopigments remaniés sur la marée était assez importante sur le TEMOIN ($109,78 \text{ mg.m}^{-2}$) et ne différait pas beaucoup entre les périodes échantillonnées à la station CULT, à l'exception du mois de mai, où la production de phéopigments dominait et représentait une production de 42 mg.m^{-2} (Tableau IV-11).

Les flux de carbone organique particulaire (Tableau IV-10 ; Annexe 2-B : Figure B.11) étaient en général $< 5 \text{ g.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ et étaient compris en moyenne sur la marée entre $-1,88$ et $1,60 \text{ mg.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. La tendance générale était à la disparition de COP en mai aux stations CULT et SAUV, et en octobre à la station CULT. La station TEMOIN de mai a montré un bilan résultant de périodes de production et de disparition. En moyenne sur la marée (Tableau IV-11), les flux traduisent une production de COP en juillet et une consommation en

mai et octobre des deux stations CULT et SAUV avec une consommation plus importante en mai à la station CULT et en octobre à la station SAUV.

Les flux d'azote organique particulière étaient plus faibles et notamment le TEMOIN avec un flux moyen sur la marée de consommation de $0,07 \pm 0,66 \text{ mg.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Les flux de NOP (Tableau IV-10 ; Annexe 2-B : Figure B.13) étaient en général inférieurs à $2 \text{ g.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Chaque site et saison ont montré des caractéristiques différentes. La station CULT présentait généralement des flux négatifs (production) à l'exception du mois d'octobre et les flux de disparition étaient constants dans la station SAUV ($0,13$ à $0,23 \text{ g.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ en moyenne). Cependant sur la marée, l'intégration des flux a dévoilé une disparition nette de NOP (max. CULT octobre $8,6 \text{ g.m}^{-2}$) à l'exception de juillet qui était producteur aux deux stations (Tableau IV-11).

Tableau IV-10 : Moyenne (\pm écart-type) sur la marée des flux de matière lors des expériences en tunnel benthique (valeurs maximales et minimales entre parenthèses).

Stations	Dates	Chlorophylle a ($\text{mg.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$)	Phéopigments ($\text{mg.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$)	MES ($\text{mg.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$)	COP ($\text{mg.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$)	NOP ($\text{mg.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$)	NH ₄ ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$)
CULT	TEMOIN (Mai)	0	3,43 \pm 3,98 (-0,59 - 9,48)	25,77 \pm 43,32 (-25 - 117,7)	-1,25 \pm 3,77 (-7,05 - 1,8)	0,07 \pm 0,66 (-1,15 - 0,83)	-1,8 \pm 5,38 (-6,8 - 9,81)
	Mai	3,91 \pm 1,58 (2,14 - 6,58)	-1,78 \pm 1,74 (-4,15 - 0,26)	31,59 \pm 45,03 (-6,13 - 118,4)	1,04 \pm 1,54 (-0,16 - 3,35)	-0,41 \pm 1,26 (-2,63 - 0,55)	-0,9 \pm 9,62 (19 - 8,34)
	Juillet	6,84 \pm 5,14 (-0,1 - 15,58)	5,02 \pm 6,83 (-1,98 - 15,77)	36,19 \pm 71,5 (-56,5 - 156,1)	-1,21 \pm 2,31 (-5,84 - 5,36)	-0,15 \pm 0,18 (-0,5 - -0,02)	-2,71 \pm 4,26 (-7,87 - 3,38)
	Octobre	3,93 \pm 1,50 (-2,08 - 6,59)	2,35 \pm 1,15 (-0,73 - 3,8)3	18,2 \pm 9,11 (7,23 - 36,1)	1,60 \pm 1,13 (0,59 - 4,16)	0,24 \pm 0,2 (-0,11 - 0,52)	-1,78 \pm 4,45 (-6,46 - 6,31)
SAUV	Mai	16,23 \pm 9,64 (-0,18 - 28,98)	6,98 \pm 4,93 (-0,1 - 12,78)	5,39 \pm 28,5 (-32,5 - 49,5)1	1,14 \pm 1,26 (-0,4 - 2,87)	0,23 \pm 0,5 (-0,63 - 1,02)	-6,9 \pm 8,81 (-24 - 0,4)
	Juillet	8,55 \pm 5,32 (-0,03 - 14,75)	-2,6 \pm 15,49 (-33,8 - 7,43)	-1,73 \pm 34,82 (-57,6 - 43,44)	-1,88 \pm 9,37 (-20,6 - 4,91)	0,21 \pm 1,03 (-2,27 - 0,55)	-1,7 \pm 3,12 (-5,9 - 1,24)
	Octobre	4,84 \pm 2,59 (1,17 - 8,25)	1,82 \pm 2,74 (-1,63 - 6,64)	2,73 \pm 14 (-24 - 14,11)	0,58 \pm 1 (-1,43 - 1,76)	0,128 \pm 0,19 (-0,19 - 0,36)	-2,66 \pm 3,57 (-6,43 - 3,84)

Tableau IV-11 : Flux totaux de matière intégrés sur une marée (4 heures d'expérience) au cours des expériences en tunnel benthique. Significativité des tests de rangs signés de Wilcoxon (* : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$).

Stations	Paramètres	Chlorophylle a (mg.m^{-2})	Phéopigments (mg.m^{-2})	COP (g.m^{-2})	NOP (g.m^{-2})	MES (g.m^{-2})	MIP (g.m^{-2})	MOP (g.m^{-2})	NH ₄ (mg.m^{-2})
CULT	TEMOIN	0	109,78*	-34,89	2,09	824,52	159,80*	53,54*	-666,9
	MAI	94,99*	-42,09	16,72	2,26	758,22	727,9	192,35	-557,28
	JUILLET	164,21*	120,5	-28,93	-3,61*	868,63	684,65	303,32	-1169,46
	OCTOBRE	141,49**	84,76*	57,70*	8,6	665,13*	485,98	93,77	-1156,14
SAUV	MAI	454,47*	195,35*	31,97	6,31	893,43*	150,98*	-407,53	-2977,56*
	JUILLET	205,17*	-62,33	-45,9	-5,12	-96,33	-34,69	-150,1	-1033,38
	OCTOBRE	132,50*	38,66	10,52	2,9	-175,42	-135,79	42,66	-1532,34*

b. Taux d'éclaircissement individuel moyens (CR) et intégrés sur la marée

En moyenne, les CR sur les MES étaient positifs dans les expériences sur les huîtres CULT et négatifs sur les huîtres SAUV à l'exception du mois de mai. Les valeurs calculées au niveau des bancs d'huîtres (CR_{Bed}) oscillent entre -6,29 et 8,25 $m^3.m^{-2}.h^{-1}$ (Tableau IV-12 ; Annexe 2-B : Figure B.2). Rapportées à la biomasse d'huîtres par unité de surface (CR_{Ind}), les valeurs maximales de consommation ont toujours été observées en octobre à la station CULT avec 2 $L.h^{-1}.g^{-1}$ (Tableau IV-13). Entre les stations CULT et SAUV, les variations étaient importantes entre production et rejets, et saisonnièrement avec des CR_{Ind} maximaux en octobre chez les huîtres CULT et minimaux en mai.

Les taux d'éclaircissement (CR_{Bed}) de la chlorophylle a étaient minimaux au mois de mai chez les huîtres CULT, maximaux à la même période en SAUV, et équivalents entre les deux stations en juillet et octobre (Tableau IV-12 ; Annexe 2-B : Figure B.8). Les taux d'éclaircissement rapportés à la biomasse (CR_{Ind}) ont dévoilé un plus fort taux de filtration des huîtres cultivées face aux sauvages en été et automne avec des valeurs doublées (10 $L.h^{-1}.g^{-1}$ pour les huîtres CULT et autour de 5 $L.h^{-1}.g^{-1}$ en moyenne pour les SAUV (Tableau IV-13). Seul le mois de mai présentait un taux de filtration plus important à la station SAUV par individu (CR_{Ind}).

Pour les phéopigments, en moyenne sur la marée, les CR_{Bed} étaient maximaux en même temps et à la même station que la chlorophylle, soit en mai à la station SAUV (Tableau IV-12 ; Annexe 2-B : Figure B.10). Les mêmes taux d'éclaircissement ont été observés entre les deux stations en octobre et étaient presque nuls en juillet à la station SAUV.

En juillet, il n'y a pas eu de consommation de phéopigments en moyenne sur la marée (Tableau IV-13) à la station SAUV, alors que le taux d'éclaircissement sur les phéopigments était très important en CULT à cette même période. En octobre, les volumes d'eau par unité de temps prélevées étaient proches entre chlorophylle a et phéopigments pour les deux stations échantillonnées.

Le CR_{Bed} était maximal pour le COP en octobre à la station de culture comme pour les MES et le NOP et différait des deux autres périodes échantillonnées (Tableau IV-12 ; Annexe 2-B : Figures B.12 et B.14). Le comportement du banc SAUV était stable avec des volumes d'eaux filtrés moyens compris entre 2 et 3 $m^3.m^{-2}.h^{-1}$. Les mêmes tendances générales ont été observés pour les CR_{Ind} avec des volumes filtrés minimum -7,41 $L.h^{-1}.g^{-1}$

maximum à 22 L.h⁻¹.g⁻¹ en juillet et octobre CULT respectivement, et des valeurs moyennes entre 1,96 et 2,60 L.h⁻¹.g⁻¹ (Tableau IV-13).

Tableau IV-12 : Moyenne (± écart-type) sur la marée des taux d'éclaircissement par les populations d'huîtres (CR_{Bed}) des différents paramètres lors des expériences en tunnel benthique (valeurs maximales et minimales entre parenthèses).

Stations	Dates	Chlorophylle a (m ³ .m ⁻² .h ⁻¹)	Phéopigments (m ³ .m ⁻² .h ⁻¹)	MES (m ³ .m ⁻² .h ⁻¹)	COP (m ³ .m ⁻² .h ⁻¹)	NOP (m ³ .m ⁻² .h ⁻¹)	NH ₄ (m ³ .m ⁻² .h ⁻¹)
TEMOIN	Mai	0	3,20±3,48 (-0,79 - 6,69)	3,15±4,84 (-3,02 - 13,2)	-1,30±5,91 (-11,5 - 4,32)	1,18±6,50 (-10,4 - 8,52)	-0,96±2,22 (-3,78 - 3,08)
CULT	Mai	2,65±1,89 (0,31 - 4,78)	-2,46±2,43 (-5,74 - 0,50)	4,29±5,12 (-0,95 - 13,59)	1,03±2,8 (-0,3 - 1,6)	-1,58±2,99 (-0,85 - 5,94)	-1,54±5,01 (-13,2 - 2,54)
	Juillet	3,86±2,66 (-0,07 - 7,96)	6,35±8,23 (-1,85 - 20,13)	5,66±10,9 (-8,77 - 23,79)	-2,91±5,49 (-13,9 - 0,91)	-1,96±2,25 (-6,36 - -0,27)	-4,38±7,09 (-14,57 - 5,95)
	Octobre	4,51 - 1,16 (2,64 - 6,37)	4,73±2,38 (1,40 - 7,97)	8,25±3,00 (3,61 - 12,76)	8,44±5,24 (3,55 - 20)	5,41±4,36 (-2,53 - 11,72)	-0,86±2,01 (-3,71 - 2,61)
SAUV	Mai	10,87±5,77 (-0,35 - 19,12)	6,62±3,30 (-0,26 - 9,86)	1,23±4,46 (-3,52 - 8,27)	2,03±2,1 (-0,72 - 4,62)	2,27±5,33 (-7,13 - 9,93)	-2,79±3,1 (-7,74 - -0,10)
	Juillet	4,86±3,10 (-0,03 - 8,15)	-0,074±9,44 (-18,6 - 6,99)	-6,29±16,69 (-39,3 - 6,29)	3,12±23,57 (-38,1 - 31,8)	-0,38±14,73 (-28,10 - 13,64)	-4,74±6,54 (-11,42 - 1,21)
	Octobre	4,50±2,03 (1,75 - 7,15)	3,81±5,59 (-4,45 - 12,54)	-0,53±5,35 (-6,66 - 6,54)	2,66±5,22 (-3,99 - 9,90)	3,42±6,27 (-6,97 - 19,98)	-1,60±2,03 (-4,25 - 1,37)

Tableau IV-13 : Moyenne (± écart-type) sur la marée des taux d'éclaircissement individuels (CR_{ind}) des différents paramètres lors des expériences en tunnel benthique (valeurs maximales et minimales entre parenthèses).

Stations	Dates	Chlorophylle a (L.h ⁻¹ .g ⁻¹)	Phéopigments (L.h ⁻¹ .g ⁻¹)	MES (L.h ⁻¹ .g ⁻¹)	COP (L.h ⁻¹ .g ⁻¹)	NOP (L.h ⁻¹ .g ⁻¹)	NH ₄ (L.h ⁻¹ .g ⁻¹)
CULT	Mai	4,91±3,57 (0,57 - 8,80)	-4,57±4,51 (-10,6 - 0,22)	7,95±9,5 (-1,77 - 25,20)	3,77±5,19 (0,55 - 11,32)	2,94±5,55 (-1,62 - 11,01)	-2,85±10,79 (-24,4 - 4,71)
	Juillet	9,83±6,78 (-0,18 - 20,13)	16,2±21 (-4,72 - 51,35)	14,45±27,8 (-22,4 - 60,69)	-7,41±14,01 (-35,04 - 2,33)	-5,00±5,73 (-16 - -0,70)	-11,17±18,08 (-37,15 - 12,62)
	Octobre	11,90±3,05 (6,97 - 16,79)	12,49±6,29 (3,70 - 21,04)	21,76±7,94 (9,54 - 33,66)	22,26±13,83 (9,38 - 52,78)	14,29±11,50 (-6,67 - 30,93)	-2,26±5,31 (-9,78 - 6,90)
SAUV	Mai	9,03±4,79 (-0,29 - 15,88)	5,00±2,74 (-0,22 - 8,19)	1,02±3,74 (-2,93 - 6,87)	1,69±1,74 (-0,6 - 9,84)	1,88±4,42 (-5,92 - 8,24)	-2,32±2,57 (-6,43 - -0,09)
	Juillet	4,05±2,59 (-0,03 - 6,79)	0,06±7,87 (-15,50 - 5,82)	-5,24±13,9 (-32,8 - 5,40)	2,60±19,64 (-31,8 - 25,98)	-0,32±12,27 (-23,4 - 11,37)	-3,95±5,45 (-11,77 - 0,97)
	Octobre	3,10±1,40 (1,20 - 4,92)	2,62±3,85 (-3,06 - 8,63)	-0,37±3,68 (-4,58 - 4,50)	1,83±3,59 (-2,74 - 6,82)	2,35±4,35 (-4,80 - 8,94)	-1,10±1,40 (-2,92 - 0,94)

- Les flux quantifiés sur la marée étaient maximaux pour les MES et présentaient successivement des consommations et des productions sans schéma apparent entre les deux populations. Les CR étaient positifs pour les huîtres de culture (max. en octobre) et négatifs pour les SAUV (max. en juillet). Aucun comportement particulier n'a été décelé pour les flux de COP et de NOP qui varient entre chaque population et chaque station.
- Les flux de chlorophylle a étaient toujours positifs, indiquant donc toujours une consommation de matière. Au niveau du banc de bivalves, les taux d'éclaircissement sont restés relativement stables à la station CULT, et étaient plus importants à la station SAUV.
- Rapportées à la biomasse d'organismes (CR_{Ind}), ces tendances s'effacent avec des taux d'éclaircissement plus forts à la station CULT à l'exception de mai. Les phéopigments étaient alternativement produits ou consommés et pouvaient parfois atteindre des taux d'éclaircissement équivalents (mais négatifs) à ceux de la chlorophylle a.
- L'ensemble des paramètres évoluaient différemment en fonction des saisons, des temps et de la station expérimentée.

3.5.4 Composantes biologiques et flux trophiques

Pour l'ensemble des concentrations d'organismes déterminés en cytométrie en flux, les quantités négatives de carbone n'ont pas été prises en compte ; nous ne nous sommes intéressés qu'au bilan de consommation.

a. Procaryotes

Les abondances des cyanobactéries étaient maximales à PM, quand les vitesses étaient maximales, puis ont diminué en même temps que la vitesse des courants (Figure IV-28). En fonction des expérimentations, les cyanobactéries étaient tantôt produites, tantôt consommées. Très peu de différences positives ont été observées entre l'entrée et la sortie du tunnel, dans toutes les expériences et elles étaient de faible amplitude (Tableau IV-14 1/7). Le test de Wilcoxon (Tableau IV-9) a identifié des abondances au Nord supérieures par rapport au Sud uniquement en octobre à la station CULT. En bilan sur la marée, la consommation de C associée était maximale sur l'expérimentation CULT en octobre ($1,85 \cdot 10^{-6} \text{ g C.L}^{-1}$) et minimale à cette même station en mai ($0,055 \cdot 10^{-6} \text{ g C.L}^{-1}$).

Aux autres périodes, les valeurs négatives (production) renforcent l'idée d'une faible contribution des cyanobactéries au bol alimentaire des huîtres.

Les procaryotes hétérotrophes HNA montraient peu de différences d'abondance entre l'entrée et la sortie au cours de la marée, avec un minimum entre PM-1 et PM. Comme pour les cyanobactéries, en fonction de l'expérience, les courbes d'abondance étaient très différentes (Figure IV-29). Elles étaient très proches entre le Nord et le Sud et la différence d'abondance prenait des valeurs positives ou négatives, mais peu de différences étaient supérieures à $1.10^1 \text{ cell.mL}^{-1}$, ce qui limite la représentativité de cette différence. Les tests de rang signés de Wilcoxon (Tableau IV-9) ont révélé durant le jusant une dominance des HNA au Nord pour les expériences aux stations CULT en juillet et SAUV en octobre (disparition), et au Sud à la station SAUV en juillet (production) (Tableau IV-9).

Les LNA (Figure IV-30) suivaient la même évolution que les HNA, avec des concentrations similaires en juillet et plus faibles que les HNA en mai et octobre. Par contre, seule l'expérience de juillet à la station CULT a montré en général des concentrations au jusant plus importantes au Nord qu'au Sud (Tableau IV-9).

La quantité de C consommée au cours de la marée due à la disparition des procaryotes hétérotrophes est apparue faible : $< 3.10^{-5} \text{ g C.L}^{-1}$ pour les HNA et $< 8.10^{-6} \text{ g C.L}^{-1}$ pour les LNA (Tableau IV-14 2/7 et 3/7). Le CR_{ind} des HNA était cependant élevé (pour les valeurs positives = consommation) notamment au mois de juillet dans la population CULT (valeurs négatives en SAUV). Ces valeurs oscillent entre 1 et $30 \text{ L.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$. Les mêmes niveaux d'éclaircissement ont été enregistrés aux mêmes périodes pour les LNA.

Néanmoins, la faible amplitude de différences d'abondances et les valeurs de consommation obtenues dans le TEMOIN ne permettent pas d'affirmer une disparition des procaryotes hétérotrophes lors de leur passage dans le tunnel.

b. Pico- et nano-eucaryotes

La concentration en pico-eucaryotes était minimale autour de PM (Figure IV-31) et maximale au début de flot et en fin de jusant. Dans toutes les expériences, les courbes Nord-Sud étaient globalement confondues. Seules les concentrations moyennes au jusant étaient significativement supérieures au Nord en juillet à la station CULT (Tableau IV-9). Dans les autres cas, les différences entre le Nord et le Sud étaient cependant très faibles et n'apparaissent qu'à quelques points ; il semble donc qu'il n'y ait pas eu de disparition homogène au cours de la marée de pico-eucaryotes au cours de la traversée du tunnel (Tableau IV-14 4/7).

Les plus fortes quantités de C disparues associées au picoeucaryotes ont été enregistrées à la station TEMOIN avec $20,62 \text{ g C.L}^{-1}$ sur la marée et à la station CULT avec $42,51 \text{ g C.L}^{-1}$ en juillet, avec un CR_{ind} maximal supérieur à $30 \text{ L.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$.

Globalement, les abondances des plus petits nanoflagellés (N1) ont montré les mêmes tendances au cours de la marée que celles des pico-eucaryotes (Figure IV-32). Les tests de Wilcoxon ont fait ressortir l'extrémité Nord par rapport au Sud comme ayant des concentrations globalement supérieures lorsque le courant est dirigé dans l'axe du tunnel (Tableau IV-9) lors des expériences SAUV de juillet et octobre. Ainsi sur la marée, le bilan de C disparu via les abondances de N1 correspondait à $26,3.10^{-5} \text{ g.L}^{-1}$ en juillet sur les SAUV et $9,43.10^{-6} \text{ g.L}^{-1}$ en octobre, tandis que sur le TEMOIN il ne représentait que $3,69.10^{-6} \text{ g.L}^{-1}$ (Tableau IV-14 5/7). Les taux d'éclaircissement correspondent, comme pour les procaryotes hétérotrophes et les picoeucaryotes, à des taux d'éclaircissement maximaux proches de $30 \text{ L.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$.

Le groupement des nano-eucaryotes moyens (N2) présentait, lors des deux expériences CULT de juillet et octobre, des quantités au Nord significativement supérieures par rapport au Sud (Figure IV-33, Tableau IV-9). Les calculs de carbone consommé ont été estimés sur l'ensemble de la marée entre 5 et $7.10^{-6} \text{ g C.L}^{-1}$ pour les expériences à la station CULT en juillet et octobre, les taux d'éclaircissement étant assez élevés en fin de jusant (23 et $31 \text{ L.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$) (Tableau IV-14 6/7). Les consommations les plus fortes enregistrées sur la marée correspondent à la station SAUV en juillet avec $14.10^{-6} \text{ g C.L}^{-1}$.

Les grands nano-eucaryotes (N3) étaient plus abondants en période printanière qu'en automne (Figure IV-34). L'ensemble des courbes sont confondues, à l'exception du mois de mai, où les concentrations au jusant étaient plus importantes au Nord dans les expériences TEMOIN et SAUV (Tableau IV-9) et en octobre à la station CULT. Cependant, l'amplitude des différences ne permet pas de porter un jugement pertinent, étant donné que la plus grande différence apparaît dans l'expérience TEMOIN. En effet, la quantité de carbone sur la station TEMOIN sur l'ensemble de la marée a été estimée à $1,16.10^{-5} \text{ g C.L}^{-1}$, alors que les consommations sur les huîtres SAUV en mai et CULT en octobre représentaient des valeurs respectives de $0,86.10^{-6}$ (octobre) et $4,60.10^{-6} \text{ g C.L}^{-1}$ (mai) (Tableau IV-14 7/7). Les taux d'éclaircissement étaient cependant assez élevés, notamment en octobre avec des CR_{ind} proches de $30 \text{ L.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$.

Tableau IV-14 (1/7) : Quantité de carbone consommé par les cyanobactéries et flux de carbone associé. Les CR sont calculés à partir des abondances.

CYANOBACTERIES								
Temps (h)	Abd Nord (nb cell.mL ⁻¹)	Abd Sud (nb cell.mL ⁻¹)	Différence entre Nord et Sud	% de disparition	Calcul de C (10 ⁶ g.L ⁻¹)	Flux mg.m ² .h ⁻¹	CR _{Bed} m ³ .m ⁻² .h ⁻¹	CR _{Ind} L.h ⁻¹ .g ⁻¹
SAUVAGES MAI								
-1,08	2868	2991	-123	-4,28	-0,014	-0,05	-0,15	-0,12
-0,33	3311	2822	489	14,76	0,056	1,07	3,03	2,52
0,25	5076	5026	50	0,99	0,006	0,15	0,26	0,22
0,75	4568	4072	496	10,86	0,057	1,90	3,83	3,18
1,25	3705	3422						
1,75	2833	3081						
Total					0,105			
CULTIVE MAI								
-1,086	3084	2764	321	10,40	0,037	0,12	0,37	0,68
-0,42	4034	3772	262	6,50	0,030	0,06	0,13	0,25
0,17	7354	6516	839	11,40	0,096	1,97	2,47	4,59
0,75	6164	6437	-273	-4,43	-0,031	-0,70	-0,97	-1,80
1,58	4709	4899	-190	-4,03	-0,022	-0,64	-1,16	-2,16
2,25	4098	4580	-482	-11,76	-0,055	-2,48	-4,98	-9,23
Total					0,055			
TEMOIN MAI								
-1,25	3020	3034	-14	-0,46	-0,002	0,00		
-0,583	3005	3108	-102	-3,41	-0,012	-0,11		
0,083	5553	5281	272	4,91	0,031	0,63		
0,75	5527	5626	-99	-1,79	-0,011	-0,30		
1,41	4071	3674	397	9,76	0,046	2,13		
2,07	3580	3247	332	9,28	0,038	1,46		
2,74	2249	2516	-267	-11,88	-0,031	-0,96		
3,4	2756	2761	-5	-0,19	-0,001	-0,01		
Total					0,059			
SAUVAGES JUILLET								
-0,75	12261	12541	-280	-2,28	-0,032	-0,16	-0,11	-0,09
0,25	68846	65520	3327	4,83	0,383	11,22	1,45	1,21
1	70559	74786	-4227	-5,99	-0,486	-18,87	-2,26	-1,88
1,25	46787	44199	2587	5,53	0,298	11,00	2,10	1,75
1,75	23938	20850	3088	12,90	0,355	16,03	6,24	5,20
2,25	21840	20909	931	4,26	0,107	3,81	1,55	1,29
Total					0,624			
CULTIVE JUILLET								
-0,6	31453	27081	4372	13,90	0,503	7,05	2,10	5,37
0,3	69297	69983	-686	-0,99	-0,079	-1,81	-0,23	-0,58
1	77315	73712	3603	4,66	0,414	13,23	1,52	3,90
1,5	68230	65454	2776	4,07	0,319	12,88	1,68	4,29
2	22287	24139	-1852	-8,31	-0,213	-8,33	-3,12	-7,98
Total					0,944			
SAUVAGE OCTOBRE								
-0,5	11395	6501	4894	42,95	0,563	6,10	6,08	4,18
0	25375	16687	8688	34,24	0,999	10,08	4,23	2,91
0,5	28949	29051	-102	-0,35	-0,012	-0,21	-0,06	-0,04
1	27104	28499	-1395	-5,15	-0,160	-2,91	-0,91	-0,63
1,5	17362	19691	-2329	-13,42	-0,268	-6,47	-3,04	-2,09
2	10226	6211	4015	39,26	0,462	13,83	14,94	10,28
2,5	8641	10281	-1640	-18,98	-0,189	-5,23	-4,82	-3,32
Total					1,395			
CULTIVE OCTOBRE								
-0,75	22413	17103	5309	23,69	0,611	7,53	3,34	8,80
-0,25	21670	21664	6	0,03	0,001	0,01	0,00	0,01
0,25	36229	32654	3576	9,87	0,411	5,93	1,50	3,95
0,75	35053	32517	2536	7,24	0,292	4,30	1,11	2,92
1,25	26768	25750	1019	3,81	0,117	2,36	0,78	2,06
1,75	24851	22879	1972	7,93	0,227	5,45	1,99	5,25
2,25	14320	13935	385	2,69	0,044	1,16	0,71	1,88
2,75	13833	12527	1305	9,44	0,150	3,46	2,29	6,04
3,25	13306	13327	-22	-0,16	-0,002	-0,05	-0,04	-0,09
Total					1,850			

Tableau IV-14 (2/7) : Quantité de carbone consommé par les organismes hétérotrophes HNA et flux de carbone associé. Les CR sont calculés à partir des abondances.

HNA									
Temps (h)	Abd Nord (10 ³ nb cell.mL ⁻¹)	Abd Sud (10 ³ nb cell.mL ⁻¹)	Différence entre Nord et Sud (10 ³)	% de disparition	Calcul de C (10 ⁻⁶ g.L ⁻¹)	Flux mg.m ² .h ⁻¹	CR _{Bsd} m ³ .m ² .h ⁻¹	CR _{Ind} L.h ⁻¹ .g ⁻¹	
SAUVAGES MAI									
-1,08	534	515	19	3,5	0,37	1,29	0,12	0,10	
-0,33	670	680	-10	-1,6	-0,21	-3,95	-0,29	-0,24	
0,25	491	636	-145	-29,4	-2,89	-75,42	-6,73	-5,59	
0,75	722	435	288	39,8	5,76	191,93	16,95	14,08	
1,25		1061							
1,75	825								
Total		897							3,03
CULTIVE MAI									
-1,086	927	528	399	43,0	7,98	26,71	1,88	3,49	
-0,42	673	328	344	51,2	6,89	13,56	1,41	2,62	
0,17	665	625	40	6,1	0,81	16,48	1,28	2,37	
0,75	470	679	-209	-44,3	-4,17	-93,23	-8,20	-15,22	
1,58	41	841	-800	-1955,1	-16,00	-471,23	-89,03	-165,18	
2,25	79	783	-704	-886,8	-14,07	-629,90	-102,49	-190,14	
Total									-18,56
TEMOIN MAI									
-1,25	679	893	-214	-31,4	-4,27	-2,27			
-0,583	560	564	-4	-0,7	-0,08	-0,70			
0,083	482	412	70	14,5	1,39	27,83			
0,75	465	321	144	30,9	2,87	75,65			
1,41	573	450	123	21,4	2,45	114,66			
2,07	540	665	-125	-23,1	-2,50	-95,16			
2,74	621	835	-213	-34,3	-4,26	-132,98			
3,4	599	631	-32	-5,4	-0,65	-14,31			
Total									-5,03
SAUVAGES JUILLET									
-0,75	888	903	-15	-1,7	-0,31	-1,52	-0,08	-0,07	
0,25	574	702	-128	-22,3	-2,56	-75,03	-5,90	-4,92	
1	513	737	-224	-43,7	-4,49	-174,13	-14,08	-11,73	
1,25	710	823	-113	-15,9	-2,25	-83,33	-5,44	-4,54	
1,75	773	1006	-233	-30,1	-4,66	-210,25	-11,89	-9,91	
2,25	772	821	-49	-6,4	-0,99	-35,13	-2,21	-1,84	
Total									-15,25
CULTIVE JUILLET									
-0,6	1350	1050	299	22,2	5,99	83,97	3,52	8,99	
0,3	1056	957	99	9,4	1,97	45,22	2,25	5,75	
1	983	678	304	31,0	6,09	194,45	11,84	30,28	
1,5	951	813	138	14,5	2,75	111,01	6,31	16,13	
2	1363	1134	229	16,8	4,57	178,74	7,18	18,36	
Total									21,38
SAUVAGE OCTOBRE									
-0,5	298	227	70	23,6	1,40	15,20	2,91	2,00	
0	325	274	51	15,7	1,02	10,33	1,73	1,19	
0,5	377	330	47	12,6	0,95	16,97	2,40	1,65	
1	344	317	27	8,0	0,55	9,96	1,51	1,04	
1,5	375	379	-4	-1,0	-0,08	-1,85	-0,24	-0,17	
2	424	230	194	45,8	3,88	116,24	18,34	12,62	
2,5	431	457	-27	-6,2	-0,53	-14,73	-1,66	-1,14	
Total									7,20
CULTIVE OCTOBRE									
-0,75	1073	989	85	7,9	1,69	20,88	1,01	2,67	
-0,25	963	985	-21	-2,2	-0,43	-6,81	-0,35	-0,92	
0,25	905	845	61	6,7	1,21	17,47	1,00	2,64	
0,75	923	901	22	2,3	0,43	6,39	0,35	0,92	
1,25	843	817	26	3,1	0,52	10,49	0,63	1,67	
1,75	813	989	-176	-21,7	-3,53	-84,79	-4,72	-12,45	
2,25	1160	999	161	13,8	3,21	84,09	3,90	10,29	
2,75	1200	1035	164	13,7	3,29	75,85	3,40	8,97	
3,25	846	810	36	4,2	0,72	15,80	0,95	2,52	
Total									7,12

Tableau IV-14 (3/7) : Quantité de carbone consommé par les organismes hétérotrophes LNA et flux de carbone associé. Les CR sont calculés à partir des abondances.

LNA									
Temps (h)	Abd Nord	Abd Sud	Différence entre		Calcul de C (10^{-6} g.L $^{-1}$)	Flux mg.m $^{-2}$.h	CR bed m 3 .m $^{-2}$.h $^{-1}$	CR ind L.h $^{-1}$.g $^{-1}$	
	(10^3 nb cell.mL $^{-1}$)	(10^3 nb cell.mL $^{-1}$)	Nord et Sud (10^3)	% de disparition					
SAUVAGES MAI									
-1,08	347	244	103	29,61	2,06	7,13	1,22	1,01	
-0,33	339	366	-27	-7,91	-0,54	-10,18	-1,44	-1,20	
0,25	207	222	-15	-7,31	-0,30	-7,89	-1,84	-1,53	
0,75	320	178	142	44,44	2,85	94,95	19,60	16,28	
1,25		643							
1,75	463								
Total		469			4,06				
CULTIVE MAI									
-1,086	541	255	286	52,8	5,722	19,15	2,52	4,67	
-0,42	325	159	166	51,2	3,327	6,55	1,41	2,62	
0,17	221	214	6	2,8	0,125	2,55	0,59	1,09	
0,75	171	247	-76	-44,4	-1,518	-33,95	-8,22	-15,25	
1,58	21	339	-319	-1536,0	-6,374	-187,74	-82,31	-152,72	
2,25	41	334	-293	-712,0	-5,862	-262,45	-93,76	-173,95	
Total					-4,581				
TEMOIN MAI									
-1,25	350	414	-64	-18,3	-1,282	-0,68			
-0,583	291	283	8	2,8	0,164	1,48			
0,083	217	149	68	31,2	1,356	27,06			
0,75	201	108	93	46,1	1,854	48,82			
1,41	297	168	129	43,4	2,579	120,44			
2,07	291	371	-80	-27,5	-1,601	-61,04			
2,74	335	472	-136	-40,6	-2,724	-84,94			
3,4	389	353	37	9,4	0,731	16,22			
Total					1,077				
SAUVAGES JUILLET									
-0,75	17	8	8	50,2	0,168	-25,97	-2,72	-2,27	
0,25	13	1	12	93,6	0,243	-5,38	-0,56	-0,46	
1	12	1	11	91,7	0,224	-117,27	-14,72	-12,26	
1,25	21	1	20	94,3	0,393	-71,18	-6,88	-5,73	
1,75	25	22	3	13,8	0,070	-78,11	-6,71	-5,59	
2,25	25	20	5	21,1	0,106	-9,85	-0,88	-0,73	
Total					1,205				
CULTIVE JUILLET									
-0,6	471	485	-15	-3,1	-0,292	-4,09	-0,43	-1,09	
0,3	523	432	91	17,4	1,818	41,62	4,37	11,17	
1	497	519	-23	-4,6	-0,454	-14,50	-1,43	-3,65	
1,5	529	412	118	22,2	2,351	94,83	10,13	25,91	
2	757	563	194	25,6	3,872	151,38	11,55	29,53	
Total					7,295				
SAUVAGE OCTOBRE									
-0,5	146	177	-31	-21,4	-0,624	-6,76	-2,10	-1,44	
0	159	240	-81	-50,8	-1,615	-16,29	-4,14	-2,85	
0,5	228	212	16	6,9	0,316	5,66	1,29	0,88	
1	186	194	-8	-4,2	-0,156	-2,83	-0,74	-0,51	
1,5	219	210	9	4,3	0,187	4,51	1,05	0,72	
2	148	267	-119	-80,2	-2,379	-71,29	-17,65	-12,15	
2,5	262	260	2	0,7	0,036	1,01	0,19	0,13	
Total					-4,236				
CULTIVE OCTOBRE									
-0,75	665	637	28	4,2	0,559	6,89	0,53	1,40	
-0,25	605	696	-91	-15,0	-1,818	-29,09	-2,24	-5,90	
0,25	728	624	104	14,3	2,080	29,98	2,22	5,86	
0,75	670	526	144	21,5	2,875	42,39	3,56	9,40	
1,25	646	653	-7	-1,0	-0,130	-2,62	-0,20	-0,53	
1,75	667	738	-71	-10,7	-1,430	-34,38	-2,45	-6,46	
2,25	753	604	148	19,7	2,970	77,79	5,76	15,19	
2,75	794	723	70	8,9	1,409	32,51	2,14	5,66	
3,25	618	579	40	6,4	0,790	17,42	1,46	3,84	
Total					7,303				

Tableau IV-14 (4/7) : Quantité de carbone consommé par les pico-eucaryotes de taille <5 µm et flux de carbone associé. Les CR sont calculés à partir des abondances.

PICOEUCARYOTES								
Temps (h)	Abd Nord (nb cell.mL ⁻¹)	Abd Sud (nb cell.mL ⁻¹)	Différence entre Nord et Sud	% de disparition	Calcul de C (10 ⁻⁶ g.L ⁻¹)	Flux mg.m ² .h ⁻¹	CR _{Bed} m ³ .m ⁻² .h ⁻¹	CR _{Ind} L.h ⁻¹ .g ⁻¹
SAUVAGE MAI								
-1,08	31955	33458	-1502	-4,7	-2,253	-7,81	-0,16	-0,13
-0,33	23269	23942	-673	-2,9	-1,010	-19,16	-0,54	-0,45
0,25	8743	9453	-710	-8,1	-1,065	-27,79	-2,04	-1,69
0,75	16039	13786	2253	14,0	3,379	112,68	5,05	4,19
1,25	21369	27346						
1,75	43099	36436						
Total					-0,949			
CULTIVE MAI								
-1,086	38419	38292	127	0,3	0,191	0,64	0,01	0,02
-0,42	27964	29493	-1529	-5,5	-2,293	-4,51	-0,10	-0,19
0,17	11896	14298	-2402	-20,2	-3,602	-73,54	-3,75	-6,96
0,75	15032	15762	-730	-4,9	-1,095	-24,49	-1,06	-1,97
1,58	32977	27106	5871	17,8	8,806	259,37	5,77	10,71
2,25	31909	36904	-4995	-15,7	-7,493	-335,43	-6,51	-12,08
Total					-5,486			
TEMOIN MAI								
-1,25	38021	33643	4378	11,5	6,566	3,49		
-0,583	27647	29389	-1743	-6,3	-2,614	-23,55		
0,083	13924	13976	-52	-0,4	-0,078	-1,56		
0,75	16376	14655	1721	10,5	2,581	67,97		
1,41	35338	38294	-2956	-8,4	-4,435	-207,13		
2,07	42828	24767	18061	42,2	27,091	1032,58		
2,74	51336	52259	-922	-1,8	-1,384	-43,15		
3,4	49879	54614	-4735	-9,5	-7,103	-157,52		
Total					20,625			
SAUVAGE JUILLET								
-0,75	44828	44640	188	0,4	0,283	1,39	0,02	0,02
0,25	30467	39557	-9090	-29,8	-13,635	-399,89	-7,66	-6,38
1	23922	40054	-16132	-67,4	-24,198	-939,06	-20,00	-16,67
1,25	29829	42273	-12444	-41,7	-18,666	-689,99	-12,89	-10,74
1,75	48494	42613	5881	12,1	8,821	398,21	5,84	4,86
2,25	36017	35418	599	1,7	0,899	31,98	0,60	0,50
Total					-46,496			
CULTIVE JUILLET								
-0,6	49848	47729	2119	4,3	3,179	44,56	0,61	1,56
0,3	43902	38281	5620	12,8	8,430	193,06	3,14	8,02
1	36891	32606	4285	11,6	6,428	205,32	3,94	10,09
1,5	39756	29666	10090	25,4	15,135	610,53	11,81	30,20
2	45652	39426	6226	13,6	9,340	365,16	5,73	14,66
Total					42,512			
SAUVAGE OCTOBRE								
-0,5	5577	4693	884	15,9	1,326	14,37	1,87	1,29
0	5038	4669	368	7,3	0,552	5,57	0,77	0,53
0,5	5229	5432	-203	-3,9	-0,305	-5,47	-0,68	-0,47
1	6138	5157	981	16,0	1,471	26,67	3,16	2,17
1,5	5233	5753	-520	-9,9	-0,780	-18,82	-2,29	-1,57
2	5746	3310	2436	42,4	3,653	109,45	16,52	11,37
2,5	6685	5979	706	10,6	1,059	29,36	3,09	2,13
Total					6,977			
CULTIVE OCTOBRE								
-0,75	6354	7954	-1600	-25,2	-2,400	-29,61	-2,77	-7,31
-0,25	7335	9050	-1715	-23,4	-2,572	-41,14	-3,36	-8,87
0,25	6310	5754	555	8,8	0,833	12,01	1,33	3,50
0,75	7111	6482	629	8,8	0,943	13,91	1,37	3,60
1,25	5758	6725	-967	-16,8	-1,451	-29,18	-3,12	-8,24
1,75	5990	5835	154	2,6	0,232	5,57	0,63	1,66
2,25	5441	5606	-165	-3,0	-0,248	-6,49	-0,78	-2,07
2,75	6050	5653	398	6,6	0,596	13,76	1,57	4,14
3,25	5022	5927	-905	-18,0	-1,358	-29,92	-3,65	-9,64
Total					-5,424			

Tableau IV-14 (5/7) : Quantité de carbone consommé par les nano-eucaryotes de taille <5 µm et flux de carbone associé. Les CR sont calculés à partir des abondances.

NANOFLAGELLES TAILLE 1								
Temps (h)	Abd Nord (nb cell.mL ⁻¹)	Abd Sud (nb cell.mL ⁻¹)	Différence entre Nord et Sud	% de disparition	Calcul de C (10 ⁻⁶ g.L ⁻¹)	Flux mg.m ² .h ⁻¹	CR _{Bed} m ³ .m ⁻² .h ⁻¹	CR _{Ind} L.h ⁻¹ .g ⁻¹
SAUVAGE MAI								
-1,08	3710	4555	-845	-22,8	-3,691	-12,79	-0,71	-0,59
-0,33	3833	3969	-136	-3,5	-0,595	-11,28	-0,66	-0,55
0,25	1936	2242	-305	-15,8	-1,334	-34,79	-3,82	-3,17
0,75	3883	2834	1049	27,0	4,586	152,94	10,51	8,73
1,25	3278	4608						
1,75	5769	8423						
Total					-1,033			
CULTIVE MAI								
-1,086	8176	9903	-1727	-21,1	-7,547	-25,26	-0,64	-1,19
-0,42	6565	5924	641	9,8	2,801	5,51	0,20	0,38
0,17	5003	5289	-286	-5,7	-1,251	-25,54	-1,14	-2,11
0,75	4557	5036	-479	-10,5	-2,094	-46,82	-2,24	-4,15
1,58	5562	5079	483	8,7	2,111	62,17	2,68	4,96
2,25	7268	8735	-1467	-20,2	-6,410	-286,97	-8,23	-15,27
Total					-12,391			
TEMOIN MAI								
-1,25	5608	6171	-563	-10,0	-2,459	-1,31		
-0,583	5233	5997	-764	-14,6	-3,338	-30,07		
0,083	3535	3701	-166	-4,7	-0,724	-14,45		
0,75	3879	3858	21	0,5	0,091	2,40		
1,41	5905	7364	-1458	-24,7	-6,373	-297,65		
2,07	8129	4884	3245	39,9	14,179	540,42		
2,74	8985	8506	479	5,3	2,093	65,28		
3,4	9769	9718	51	0,5	0,223	4,94		
Total					3,692			
SAUVAGE JUILLET								
-0,75	16748	8342	8406	50,2	36,733	180,74	3,43	2,86
0,25	12990	832	12158	93,6	53,129	1558,16	80,59	67,16
1	12243	1020	11224	91,7	49,047	1903,43	96,46	80,38
1,25	20823	1177	19646	94,3	85,854	3173,55	106,21	88,51
1,75	25369	21874	3494	13,8	15,270	689,33	6,69	5,58
2,25	25190	19887	5303	21,1	23,174	824,49	8,41	7,01
Total					263,207			
CULTIVE JUILLET								
-0,6	17307	16859	449	2,6	1,960	27,48	0,37	0,94
0,3	12331	15757	-3426	-27,8	-14,971	-342,84	-5,61	-14,36
1	11399	12500	-1102	-9,7	-4,814	-153,77	-2,95	-7,54
1,5	12352	16176	-3824	-31,0	-16,711	-674,09	-10,88	-27,83
2	15804	17224	-1420	-9,0	-6,205	-242,61	-3,36	-8,60
Total					-40,741			
SAUVAGE OCTOBRE								
-0,5	3212	2928	284	8,9	1,243	13,46	1,00	0,69
0	4137	3404	733	17,7	3,205	32,33	1,97	1,35
0,5	3996	3633	362	9,1	1,583	28,35	1,70	1,17
1	3676	3996	-320	-8,7	-1,398	-25,33	-1,51	-1,04
1,5	3196	3434	-238	-7,5	-1,042	-25,15	-1,74	-1,20
2	2902	1683	1219	42,0	5,328	159,64	16,33	11,24
2,5	2640	2523	117	4,4	0,512	14,20	1,26	0,87
Total					9,432			
CULTIVE OCTOBRE								
-0,75	5615	5053	562	10,0	2,456	30,29	1,30	3,43
-0,25	5159	4948	211	4,1	0,921	14,74	0,67	1,76
0,25	4728	5182	-454	-9,6	-1,984	-28,60	-1,32	-3,49
0,75	4798	6125	-1327	-27,6	-5,797	-85,50	-3,60	-9,50
1,25	4370	4313	57	1,3	0,251	5,05	0,27	0,70
1,75	4529	4174	355	7,8	1,552	37,32	1,96	5,18
2,25	3128	3182	-53	-1,7	-0,234	-6,12	-0,44	-1,17
2,75	3430	2940	490	14,3	2,140	49,39	3,56	9,38
3,25	3222	3636	-414	-12,9	-1,810	-39,88	-2,66	-7,03
Total					-2,504			

Tableau IV-14 (6/7) : Quantité de carbone consommé par les nano-eucaryotes de taille <8 µm et flux de carbone associé. Les CR sont calculés à partir des abondances.

NANOFLAGELLES TAILLE 2								
Temps (h)	Abd Nord (nb cell.mL ⁻¹)	Abd Sud (nb cell.mL ⁻¹)	Différence entre Nord et Sud		Calcul de C (10 ⁻⁶ g.L ⁻¹)	Flux mg.m ² .h ⁻¹	CR _{Bed} m ³ .m ⁻² .h ⁻¹	CR _{Ind} L.h ⁻¹ .g ⁻¹
SAUVAGE MAI								
-1,08	513	694	-181	-35,2	-0,790	-2,74	-1,05	-0,87
-0,33	725	542	183	25,2	0,798	15,14	5,51	4,58
0,25	750	544	206	27,5	0,900	23,48	8,38	6,96
0,75	816	580	236	28,9	1,031	34,39	11,38	9,45
1,25	739	554						
1,75	929	1089						
Total					1,940			
CULTIVE MAI								
-1,086	1039	890	148	14,3	0,649	2,17	0,52	0,96
-0,42	903	775	128	14,2	0,560	1,10	0,30	0,56
0,17	988	699	289	29,2	1,262	25,76	7,06	13,10
0,75	1007	775	231	23,0	1,011	22,61	5,84	10,84
1,58	1051	760	291	27,7	1,272	37,46	9,55	17,72
2,25	1040	1327	-287	-27,6	-1,255	-56,19	-10,92	-20,25
Total					3,499			
TEMOIN MAI								
-1,25	830	740	91	10,9	0,396	0,21		
-0,583	720	905	-185	-25,7	-0,808	-7,28		
0,083	794	722	72	9,0	0,314	6,26		
0,75	844	917	-73	-8,7	-0,321	-8,46		
1,41	909	1198	-289	-31,7	-1,261	-58,89		
2,07	1175	692	483	41,1	2,109	80,38		
2,74	1225	1741	-516	-42,1	-2,254	-70,29		
3,4	1556	1509	47	3,0	0,205	4,54		
Total					-1,620			
SAUVAGE JUILLET								
-0,75	1661	1128	533	32,1	2,331	11,47	1,91	1,59
0,25	1402	700	701	50,0	3,066	89,91	20,35	16,96
1	1113	780	332	29,9	1,453	56,38	13,78	11,48
1,25	1519	844	674	44,4	2,947	108,92	21,70	18,08
1,75	2259	1689	570	25,2	2,490	112,40	13,12	10,93
2,25	1949	1541	409	21,0	1,786	63,53	8,37	6,97
Total					14,071			
CULTIVE JUILLET								
-0,6	1969	1806	162	8,2	0,710	9,95	1,21	3,09
0,3	1635	1473	162	9,9	0,710	16,25	2,40	6,13
1	1496	1265	231	15,5	1,010	32,26	5,36	13,71
1,5	1740	1461	279	16,0	1,217	49,10	7,04	18,00
2	2922	2300	622	21,3	2,717	106,24	9,36	23,93
Total					6,364			
SAUVAGE OCTOBRE								
-0,5	528	222	306	58,0	1,338	14,50	9,40	6,47
0	816	359	457	56,0	1,996	20,13	8,28	5,70
0,5	1056	851	205	19,4	0,895	16,03	3,86	2,66
1	571	693	-121	-21,2	-0,530	-9,60	-3,49	-2,40
1,5	520	693	-173	-33,2	-0,755	-18,23	-6,93	-4,77
2	872	284	587	67,4	2,566	76,87	33,56	23,10
2,5	487	610	-123	-25,3	-0,539	-14,93	-6,26	-4,31
Total					4,972			
CULTIVE OCTOBRE								
-0,75	724	449	275	38,0	1,203	14,84	5,90	15,55
-0,25	552	447	104	18,9	0,456	7,29	3,35	8,85
0,25	572	487	85	14,9	0,372	5,36	2,32	6,13
0,75	607	630	-23	-3,8	-0,102	-1,50	-0,56	-1,47
1,25	441	334	107	24,3	0,468	9,41	5,60	14,77
1,75	708	311	397	56,1	1,736	41,75	19,81	52,27
2,25	401	362	39	9,7	0,170	4,46	2,68	7,08
2,75	480	338	142	29,5	0,619	14,29	8,08	21,32
3,25	442	256	186	42,1	0,814	17,93	12,05	31,79
Total					5,736			

Tableau IV-14 (7/7) : Quantité de carbone consommé par les nano-eucaryotes de taille <15 µm et flux de carbone associé. Les CR sont calculés à partir des abondances.

NANOFLAGELLES TAILLE 3									
Temps (h)	Abd Nord (nb cell.mL ⁻¹)	Abd Sud (nb cell.mL ⁻¹)	Différence entre		Calcul de C (10 ⁻⁶ g.L ⁻¹)	Flux mg.m ² .h ⁻¹	CR _{Bed} m ³ .m ⁻² .h ⁻¹	CR _{Ind} L.h ⁻¹ .g ⁻¹	
			Nord et Sud	% de disparition					
SAUVAGE MAI									
-1,08	239	269	-30	-12,5	-0,131	-0,45	-0,41	-0,34	
-0,33	552	301	251	45,5	1,098	20,84	11,53	9,57	
0,25	538	303	235	43,7	1,026	26,76	14,97	12,43	
0,75	656	406	250	38,1	1,092	36,42	16,00	13,29	
1,25	500	219							
1,75	614	563							
Total					3,085				
CULTIVE MAI									
-1,086	566	352	214	37,9	0,937	3,14	1,59	2,95	
-0,42	542	403	139	25,6	0,605	1,19	0,58	1,08	
0,17	912	856	56	6,1	0,244	4,97	1,29	2,39	
0,75	696	889	-193	-27,7	-0,844	-18,86	-5,47	-10,15	
1,58	725	547	178	24,5	0,778	22,91	8,29	15,39	
2,25	562	770	-208	-37,0	-0,909	-40,68	-14,09	-26,14	
Total					0,811				
TEMOIN MAI									
-1,25	418	337	81	19,3	0,352	0,19			
-0,583	401	291	110	27,5	0,482	4,35			
0,083	660	390	269	40,8	1,177	23,49			
0,75	623	99	524	84,1	2,290	60,29			
1,41	912	35	877	96,2	3,833	179,05			
2,07	1191	572	618	51,9	2,701	102,95			
2,74	810	723	86	10,6	0,376	11,74			
3,4	665	575	89	13,4	0,390	8,64			
Total					11,601				
SAUVAGE JUILLET									
-0,75	207	206	1	0,5	0,004	0,02	0,02	0,02	
0,25	371	313	59	15,8	0,256	7,50	5,03	4,20	
1	505	281	224	44,4	0,978	37,97	22,76	18,97	
1,25	567	396	170	30,0	0,743	27,48	13,20	11,00	
1,75	577	435	142	24,6	0,620	27,98	12,74	10,62	
2,25	599	481	117	19,6	0,513	18,25	7,76	6,47	
Total					3,115				
CULTIVE JUILLET									
-0,6	796	680	116	14,6	0,508	7,12	2,21	5,66	
0,3	540	779	-239	-44,2	-1,044	-23,91	-8,38	-21,44	
1	777	882	-105	-13,6	-0,460	-14,69	-4,06	-10,38	
1,5	971	879	91	9,4	0,400	16,12	3,99	10,21	
2	898	1091	-192	-21,4	-0,841	-32,87	-7,59	-19,40	
Total					-1,437				
SAUVAGE OCTOBRE									
-0,5	78	21	57	72,9	0,249	2,70	14,14	9,73	
0	169	109	60	35,7	0,264	2,66	4,46	3,07	
0,5	203	211	-8	-4,1	-0,036	-0,65	-0,71	-0,49	
1	166	204	-38	-23,2	-0,168	-3,05	-3,78	-2,60	
1,5	132	238	-107	-81,1	-0,466	-11,25	-14,33	-9,86	
2	49	21	28	57,6	0,124	3,72	25,73	17,71	
2,5	70	75	-5	-7,4	-0,023	-0,63	-1,98	-1,36	
Total					-0,056				
CULTIVE OCTOBRE									
-0,75	72	57	15	20,9	0,066	0,81	2,89	7,63	
-0,25	76	53	22	29,5	0,097	1,56	5,58	14,73	
0,25	131	109	22	16,8	0,096	1,39	2,66	7,01	
0,75	179	155	24	13,2	0,103	1,52	2,08	5,50	
1,25	123	76	47	38,0	0,205	4,13	9,63	25,40	
1,75	128	81	47	36,9	0,207	4,98	11,06	29,17	
2,25	50	53	-3	-5,8	-0,013	-0,33	-1,48	-3,90	
2,75	51	45	6	12,5	0,028	0,65	3,08	8,13	
3,25	65	49	16	25,0	0,071	1,56	6,33	16,69	
Total					0,860				

c. Microphytoplancton

Les organismes phytoplanctoniques ont été déterminés au niveau du genre quand l'analyse le rendait possible. Lorsque la différence du nombre de cellules comptées entre les deux points d'échantillonnage était > 10 individus, des calculs de consommation ont été réalisés. Le tableau IV-15 synthétise ces calculs : % de disparition, électivité, taux de carbone disparu, flux de carbone et taux d'éclaircissement par la population d'huîtres (CR_{Bed}) ou par individu sur chaque taxon phytoplanctonique (CR_{Ind}). Ces valeurs, intégrant les taux d'éclaircissement et de flux, sont conditionnées par l'hypothèse forte selon laquelle seules les huîtres (représentant une forte biomasse) ont une action sur le pool alimentaire disponible, les autres organismes étant négligeables.

Les particules consommées lors de la traversée dans le tunnel étaient inférieures à $100 \mu m$, fraction de taille dominante au sein des abondances totales du microphytoplancton (Figure IV-39) et correspondaient principalement à des diatomées d'origine pélagique, les taxa d'origine benthique étant peu représentés et rarement consommés.

En fonction des périodes échantillonnées, les taxa dominants n'étaient pas les mêmes et notamment au cours de la marée avec des abondances maximales à PM : *Leptocylindrus* avait des abondances maximales autour de PM dans les expérimentations de mai, *Lithodesmium* en été et *Asterionellopsis* en automne. Le genre *Chaetoceros* était présent lors de toutes les expériences avec des abondances maximales à PM et des concentrations qui évoluaient en fonction de la saison, avec des maxima en mai (sous forme individuelle) et des minima en octobre (sous forme coloniale). Les espèces microphytoplanctoniques qui présentaient des différences entre l'entrée et la sortie du tunnel étaient plus nombreuses en septembre par comparaison à juillet où elles étaient plus faibles.

Dans la majorité des cas, ce sont les espèces les plus abondantes qui ont un taux de disparition plus important (Tableaux IV-15 à IV-20). L'utilisation des unités particulières pour les calculs d'électivité et de taux d'éclaircissement minimise les taux de disparition.

Quand il est présent, *Leptocylindrus* était un taxon consommé à plus de 25 %, à l'exception de la période autour de la PM en mai dans la configuration CULT (Tableaux IV-15 et IV-16). Son taux d'électivité variait en fonction des expériences et traduisait un évitement en mai ($< -0,25$) et une sélection préférentielle en juillet ($> 0,25$). Les espèces sélectionnées (électivité) étaient en général *Pseudonitzschia* et, avec moins de récurrence, *Leptocylindrus* et *Chaetoceros* sur les deux configurations. Les cryptophycées (comptage au microscope) présentes en fin de flot étaient également sélectionnées.

En juillet, *Leptocylindrus* ne montrait des différences importantes qu'à la station CULT (Tableau IV-17) et représentait une faible abondance dans la station SAUV (Tableau IV-18). A cette période, l'espèce dominante était *Lithodesmium* qui représentait près de 50% de la composition phytoplanctonique totale. Cette dernière espèce était consommée au même niveau que *Chaetoceros*, mais les indices de sélectivité ne permettent pas de considérer une sélection préférentielle de *Lithodesmium*. Les genres sélectionnés (électivité) préférentiellement à au moins un temps d'expérience et à une station étaient : *Chaetoceros*, *Leptocylindrus* et *Navicula* et à nouveau les Cryptophycées.

En octobre, *Lithodesmium* était toujours présent, avec de plus faibles abondances, et n'a montré une différence marquée qu'à un seul temps d'échantillonnage (Tableaux IV-19 et IV-20). Le taxon dominant à cette période était sous forme coloniale : il s'agit d'*Asterionellopsis* avec des abondances maximales autour de PM représentant entre 10 et 40% de l'abondance totale, mais ce taxon n'a pas montré pour autant de sélectivité marquée. Les principaux genres préférentiellement consommés étaient toujours les mêmes, soit *Chaetoceros*, *Pseudonitzschia* et *Navicula* avec une électivité supérieure à 0,25.

Quatre autres taxa apparaissent à des moments particuliers, et ne sont pas privilégiés dans la consommation : leur abondance était faible (< 10%). Il s'agit de *Rhizosolenia*, *Thalassionema*, *Nitzschia* (appartenant aux diatomées), et des euglènes.

En général, les maxima de consommation en carbone associée à la disparition des espèces microphytoplanctoniques se situaient entre PM et PM+1 et évoluaient entre 1,42 (octobre station SAUV) et 80 mg C.L⁻¹ (juillet station CULT ; présence de *Lithodesmium* à forte charge carbonée). Les quantités de C consommées étaient assez proches entre les deux stations à l'automne et étaient maximales en juillet à la station CULT. En mai, la plus forte disparition de C a été associée aux huîtres SAUV.

Les flux de C rapportés par unité de surface au sol d'huîtres (CR_{Bed}), variaient entre 14 et 1400 mg.m⁻².h⁻¹ de C consommé. Les flux étaient supérieurs en mai à la station SAUV, proches entre les deux stations en juillet et très faibles en octobre à la station SAUV.

Les CR_{Bed} totaux (Tableau IV-21) présentaient le même schéma général, mais les taux d'éclaircissement individuels montraient clairement, en dehors du mois de mai, des valeurs plus importantes. Au niveau spécifique, les CR_{Ind} étaient parfois très élevés (jusqu'à 160 L.h⁻¹.g⁻¹) et ne peuvent être réalistes. L'utilisation de cette formule n'est peut être pas adaptée à notre étude mais elle permet en restant qualitatif, de déterminer si une espèce

'semble' avoir été consommée préférentiellement (volume d'eau épuré plus important). Ainsi, les espèces présentant un CR_{Ind} plus fort sont celles déjà décrites par l'indice d'électivité et évoluent en fonction des marées et de leur composition.

En couplant les deux approches (éclaircissement et électivité), une classification de préférence alimentaire peut être suggérée et appliquée aux deux populations :

- *Pseudonitzschia* est préférentiellement consommée avec des CR supérieurs aux autres taxa dans un même temps d'échantillonnage et des indices d'électivité montrant une consommation préférentielle ;
- *Leptocylindrus* était également favorisé en présence de *Chaetoceros* mais semblait moins sélectionné que *Pseudonitzschia* en mai ;
- *Chaetoceros* paraît être consommé plus facilement que *Lithodesmium*, et présentait des CR toujours élevés ;
- Les autres taxons sont plus difficiles à caractériser car ils sont moins abondants et leur disparition moins fréquente (*Rhizosolenia*, *Navicula*, Cryptophycées, euglènes).

Si le même comportement alimentaire des huîtres avait été observé lors de chaque expérience ou temps d'expérience, le même taux d'éclaircissement ou d'électivité aurait été enregistré pour un même taxon. Ces variations traduisent donc un comportement différent du système pouvant être associé à la composition spécifique du pool alimentaire microphytoplanctonique variant avec la marée et saisonnièrement.

Tableau IV-15 : Caractéristiques des taxa microphytoplanctoniques ayant disparu au cours des expérimentations en tunnels benthiques de mai à la station CULT, électivité et quantité de carbone consommée. Les valeurs en italiques (*UP.L⁻¹*) sont les abondances exprimées en unités particulières (1 particule = 1 colonie).

Temps	Taxa	Abondance		Différence Nord-Sud (nb cell.L ⁻¹) (<i>UP.L⁻¹</i>)	Taux de disparition (%)	% au NORD (abondance spécifique / abondance totale)	Electivité	Taille (µm)	Biovolume (µm ³)	C consommé (10 ⁻⁶ g.L ⁻¹)
		au Nord (nb cell.L ⁻¹) (<i>UP.L⁻¹</i>)	au Sud (nb cell.L ⁻¹) (<i>UP.L⁻¹</i>)							
PM-1	<i>Thalassionema</i>	55600	10200	45400	47,69	44,06	0,04	50-100	917,00	3,29
		12400	600	11800	19,41	15,09	0,73			
	<i>Leptocylindrus</i>	30600	3100	27500	28,89	24,25	0,09	<100	1294,00	2,64
		30600	3100	27500	45,23	37,23	0,10			
	<i>Chaetoceros</i>	21200	5400	15800	16,60	16,80	-0,01	<50	1690,50	1,88
		21200	5400	15800	25,99	25,79	0,00			
	<i>Pseudonitzschia</i>	7600	1300	6300	6,62	6,02	0,05	50-100	1417,00	0,65
		7600	1300	6300	10,36	9,25	0,06			
	Euglènes	3000	1100	1900	2,00	2,38	-0,09	<50	1890,00	0,84
		3000	1100	2890	4,75	3,65	0,73			
	Total	126200	31000	95200						6,01
		82200	21400	60800						
PM+0,17	<i>Chaetoceros</i>	72144	39078	33066	49,25	26,77	0,30	<50	1690,50	3,94
		70140	39078	31062	221,43	32,56	0,74			
	<i>Pseudonitzschia</i>	42084	16032	26052	38,81	15,61	0,43	50-100	1417,00	2,69
		40084	16032	24052	171,46	18,61	0,80			
	TOTAL	269538	202404	67134						
		215430	201402	14028						

Tableau IV-16 : Caractéristiques des taxa microphytoplanctoniques ayant disparu au cours des expérimentations en tunnels benthiques de mai à la station SAUV, électricité et quantité de carbone consommée. Les valeurs en italiques (*UP.L⁻¹*) sont les abondances exprimées en unités particulières (1 particule = 1 colonie).

Temps	Taxa	Abondance au Nord		Abondance au Sud		Différence Nord - Sud (nb cell.L ⁻¹) (UP.L ⁻¹)	Taux de disparition (%)	% au NORD (abondance spécifique / abondance totale)	Électricité	Taille (µm)	Biovolume (µm ³)	C consommé (10 ⁻⁶ g.L ⁻¹)
		(nb cell.L ⁻¹) (UP.L ⁻¹)	(nb cell.L ⁻¹) (UP.L ⁻¹)	(nb cell.L ⁻¹) (UP.L ⁻¹)	(nb cell.L ⁻¹) (UP.L ⁻¹)							
SAUV MAI												
PM+0,25	<i>Leptocylindrus</i>	137274	125250	12024	17,70	47,90	-0,46	1294,00	1,15			
	<i>Chaetoceros</i>	137274	125250	12024	16,90	47,90	-0,48	1690,50	4,17			
	<i>Rhizosolenia</i>	53106	18096	35010	51,55	18,53	0,47	74000,00	7,68			
	TOTAL	53106	48096	5010	7,04	18,53	-0,45					
		5015	2004	3011	4,43	1,75	0,43					
	47094	2004	45090	63,38	16,43	0,59						
	286572	218654	67918						13,00			
	286572	215430	71142									
PM+1,25	<i>Leptocylindrus</i>	111200	50000	61200	55,99	47,10	0,09	1294,00	5,87			
	<i>Chaetoceros</i>	111200	50000	61200	57,20	49,07	0,08	1690,50	2,71			
	<i>Pseudonitzschia</i>	65800	43000	22800	20,86	27,87	-0,14	1417,00	1,77			
	<i>Cryptophycées</i>	65800	43000	22800	21,31	29,04	-0,15	150,07	0,16			
	TOTAL	19000	1800	17200	15,74	8,05	0,32					
	19000	1800	17200	16,07	8,38	0,31						
	13800	7400	6400	5,86	5,84	0,00						
	13800	7400	6400	5,98	6,09	-0,01						
	236100	126800	109300						10,52			
	226600	119600	107000									
PM+1,75	<i>Leptocylindrus</i>	43800	25200	18600	74,40	38,42	0,32	1294,00	1,78			
	<i>Chaetoceros</i>	43800	25200	18600	75,00	39,96	0,30	1690,50	0,08			
	<i>Cryptophycées</i>	38000	39800	-1800	-7,26	33,33	0,00	150,07	0,08			
	TOTAL	5200	2200	3000	12,00	4,56	0,45					
		5200	2260	2940	11,85	4,74	0,43					
	114000	89000	25000						1,86			
	109600	84800	24800									

Tableau IV-17 : Caractéristiques des taxa microphytoplanctoniques ayant disparu au cours des expérimentations en tunnels benthiques de juillet à la station CULT, électricité et quantité de carbone consommée. Les valeurs en italiques (*UP.L⁻¹*) sont les abondances exprimées en unités particulières (1 particule = 1 colonie).

Temps	Taxa	Abondance au Nord (nb cell.L ⁻¹) (<i>UP.L⁻¹</i>)	Abondance au Sud (nb cell.L ⁻¹) (<i>UP.L⁻¹</i>)	Différence Nord – Sud (nb cell.L ⁻¹) (<i>UP.L⁻¹</i>)	JUILLET CULT				C consommé (10 ⁶ g.L ⁻¹)	
					Taux de disparition (%)	% au NORD (abondance spécifique / abondance totale)	Électivité	Taille (µm)		Biovolume
PM-0,6	<i>Chaetoceros</i>	23200	8600	14600	48,03	28,36	0,26	<50	1690,50	1,74
		9000	2200	6800	21,38	13,47	0,23			
	<i>Euglènes</i>	3600	1800	1800	5,92	4,40	0,15	<50	1890,00	0,80
		3600	1800	1800	5,66	5,39	0,02			
	<i>Lithodesmium</i>	37000	19400	17600	57,89	45,23	0,12	<50	58388,00	37,06
		36400	18600	17800	55,97	54,49	0,01			
	TOTAL	81800	51400	30400						39,59
	66800	35000	31800							
PM+0,3	<i>Lithodesmium</i>	76600	40600	36000	39,39	41,23	-0,02	50-150	58388,00	75,80
		71400	38800	32600	49,10	50,35	-0,01			
	<i>Chaetoceros</i>	53800	23200	30600	33,48	28,96	0,07	<50	1690,50	3,64
		29800	10800	19000	28,61	21,02	0,15			
	<i>Leptocylindric</i>	15200	3200	12000	13,13	8,18	0,23	<50	1294,00	1,15
		15200	3200	12000	18,07	10,72	0,26			
	<i>Cryptophycées</i>	12200	6400	5800	6,35	6,57	-0,02	<20	150,07	0,15
	7000	6400	600	0,90	4,94	-0,69				
TOTAL	185800	94400	91400						80,74	
	141800	75400	66400							
PM+1,5	<i>Lithodesmium</i>	62400	48600	13800	32,55	47,34	-0,19	50-150	58388,00	29,06
		58800	45400	13400	47,52	58,57	-0,10			
	<i>Chaetoceros</i>	33400	15400	18000	42,45	25,34	0,25	<50	1690,50	2,14
		13800	6600	7200	25,53	13,75	0,30			
	<i>Leptocylindric</i>	15200	3200	12000	28,30	11,53	0,42	<50	1294,00	1,15
		3200	1000	2200	7,80	3,19	0,42			
	<i>Cryptophycées</i>	7200	3600	3600	8,49	5,46	0,22	<20	150,07	0,09
	7200	3600	3600	12,77	7,17	0,28				
TOTAL	131800	89400	42400						32,44	
	100400	72200	28200							
PM+2	<i>Chaetoceros</i>	25200	12200	13000	67,01	31,34	0,36	<50	1690,50	1,55
		10200	5000	5200	66,67	18,61	0,56			
	<i>Lithodesmium</i>	19000	17400	1600	8,25	23,63	-0,48	50-150	58388,00	3,37
		18200	14600	3600	46,15	33,21	0,16			
	TOTAL	80408	61008	19400						4,92
	54800	47000	7800							

Tableau IV-18 : Caractéristiques des taxa microphytoplanctoniques ayant disparu au cours des expérimentations en tunnels benthiques de juillet à la station SAUV, électricité et quantité de carbone consommée. Les valeurs en italiques (*U.P.L⁻¹*) sont les abondances exprimées en unités particulières (1 particule = 1 colonie).

Temps	Taxa	Abondance		Différence Nord-Sud (nb cell.L ⁻¹) (<i>U.P.L⁻¹</i>)	Taux de disparition (%)	% au NORD (abondance spécifique / abondance totale)	Électricité	Taille (µm)	Biovolume	C consommé (10 ⁻⁶ g.L ⁻¹)
		(nb cell.L ⁻¹) (<i>U.P.L⁻¹</i>)	Abondance au Sud (nb cell.L ⁻¹) (<i>U.P.L⁻¹</i>)							
JULLET SAUV										
PM+0,5	<i>Lithodesmium</i>	42800	30600	12200	35,68	41,63	-0,08	50-150	58388,00	25,69
	<i>Chaetoceros</i>	41200	30000	11200	53,85	53,93	0,00	<50	1690,50	2,67
	TOTAL	102800	68604	34196	40,38	17,80	0,39			28,36
PM+0,75	<i>Lithodesmium</i>	50600	35200	15400	53,10	42,23	0,11	50-150	58388,00	32,43
	<i>Cryptophycées</i>	9200	6200	3000	51,66	52,38	-0,01	<20	150,07	0,08
	TOTAL	119808	90808	29000	9,93	9,96	0,00			32,50
PM+1,75	<i>Chaetoceros</i>	51600	33600	18000	68,70	70,11	-0,01	<50	1690,50	2,14
	<i>Lithodesmium</i>	19800	12000	7800	27,27	25,65	0,03	<50	58388,00	0,11
	<i>Cryptophycées</i>	15600	16800	-1200	-4,58	21,20	-1,55	<50	150,07	0,22
TOTAL	73600	47400	26200	8,39	4,66	0,29			2,47	

Tableau IV-19 : Caractéristiques des taxa microphytoplanctoniques ayant disparu au cours des expérimentations en tunnels benthiques d'octobre à la station CULT, électricité et quantité de carbone consommée. Les valeurs en italiques (*U.P.L⁻¹*) sont les abondances exprimées en unités particulières (1 particule = 1 colonie).

Temps	Taxa	Abondance au Nord (nb cell.L ⁻¹) (U.P.L ⁻¹)		Abondance au Sud (nb cell.L ⁻¹) (U.P.L ⁻¹)		Différence Nord – Sud (nb cell.L ⁻¹) (U.P.L ⁻¹)	Taux de disparition (%)	% au NORD (abondance spécifique / abondance totale)	Electivité	Taille (µm)	Biovolume (µm ³)	C consommé (10 ⁻⁶ g.L ⁻¹)
OCTOBRE CULT												
PM+0,25	Asterionellopsis	42800	18200	24600	66,12	40,45	0,24	1544,00	2,72			
		5800	2000	3800	55,92	16,48	0,54					
	Chaetoceros	38600	31600	7000	18,82	36,48	-0,32	1690,50	0,83			
		13800	11600	2200	32,37	39,20	-0,10					
	Pseudonitzschia	3600	1400	2200	5,91	3,40	0,27	1417,00	0,23			
	3600	1400	2200	32,37	10,23	0,52						
	TOTAL	105808	68604	37204								3,78
		35200	28404	6796								
PM+0,75	Asterionellopsis	62600	41400	21200	36,18	40,33	-0,05	1544,00	2,35			
		8000	4400	3600	16,98	15,33	0,05					
	Chaetoceros	50200	36800	13400	22,87	32,34	-0,17	1690,50	1,60			
		15200	13600	1600	7,55	29,12	-0,59					
	Lithodesmium	5000	2600	2400	4,10	3,22	0,12	58388,00	5,05			
		3800	200	3600	16,98	7,28	0,40					
	Pseudonitzschia	4800	1600	3200	5,46	3,09	0,28	1417,00	0,33			
		1800	1400	400	1,89	3,45	-0,29					
	Rhizosolenia	2800	400	2400	4,10	1,80	0,39					
		2800	400	2400	11,32	5,36	0,36					
	TOTAL	155204	96600	58604								9,32
		52200	31000	21200								
PM+1,75	Chaetoceros	45200	24000	21200	42,56	36,39	0,08	1690,50	2,52			
		15200	8600	6600	25,98	32,07	-0,10					
	Asterionellopsis	42400	32800	9600	19,27	34,14	-0,28	1544,00	1,06			
		6200	3000	3200	12,60	13,08	-0,02					
	Pseudonitzschia	6000	600	5400	10,84	4,83	0,38	1417,00	0,56			
		4800	600	4200	16,54	10,13	0,24					
	Nitzschia	4000	0	4000	8,03	3,22	0,43	348,00	0,13			
		400	0	400	1,57	0,84	0,30					
	Navicula	3000	600	2400	4,82	2,42	0,33	1218,00	0,22			
		3000	600	2400	9,45	6,33	0,30					
Thalassionema	300	400	-100	-0,20	0,24	0,05	917,00					
	3400	1400	2000	7,87	7,17							
	TOTAL	124212	74400	49812								4,49
		47400	22000	25400								

Tableau IV-20 : Caractéristiques des taxa microphytoplanctoniques ayant disparu au cours des expérimentations en tunnels benthiques d'octobre à la station SAUV, électivité et quantité de carbone consommée. Les valeurs en italiques (*UP.L⁻¹*) sont les abondances exprimées en unités particulières (1 particule = 1 colonie).

Temps	Taxa	Abondance au Nord		Abondance au Sud		Différence Nord – Sud (nb cell.L ⁻¹) (UP.L ⁻¹)	Taux de disparition (%)	% au NORD (abondance spécifique / abondance totale)	Electivité	Taille (µm)	Biovolume (µm ³)	C consommé (10 ⁻⁶ g.L ⁻¹)
		(nb cell.L ⁻¹) (UP.L ⁻¹)	(nb cell.L ⁻¹) (UP.L ⁻¹)	(nb cell.L ⁻¹) (UP.L ⁻¹)	(nb cell.L ⁻¹) (UP.L ⁻¹)							
OCTOBRE SAUV												
PM-1,25	Chaetoceros	151453	91273	60180	37,50	41,14	-0,05	<100	1690,50	7,17		
		55165	33079	22086	42,35	40,44	0,02					
	Asterionellopsis	128384	61184	67200	41,87	34,88	0,09	50-150	1544,00	7,43		
TOTAL		14042	9027	5015	9,62	10,29	-0,03			14,60		
		368097	207619	160478								
		136408	84261	52147								
PM	Chaetoceros	121363	62186	59177	71,09	41,87	0,26	<100	1690,50	7,05		
		50150	27081	23069	-57,50	48,54						
	Asterionellopsis	110330	88264	22066	26,51	38,06	-0,18	50-150	1544,00	2,44		
TOTAL		13039	69207	-56168		12,62				9,49		
		289865	206618	83247								
		103309	143429	-40120								
PM+2	Chaetoceros	31000	22200	8800	38,94	36,38	0,03	<100	1690,50	1,05		
		11600	8600	3000	25,42	31,87	-0,11					
	Pseudonitzschia	4200	600	3600	15,93	4,93	0,53	<150	1417,00	0,37		
TOTAL		3400	600	2800	23,73	9,34	0,44			1,42		
		85200	62600	22600								
		36400	24600	11800								
PM+2,75	Chaetoceros	34400	30200	4200	41,16	54,60	-0,14	<100	1690,50	0,50		
		13800	11400	2400	40,00	51,49	-0,13					
	TOTAL	63004	52800	10204						0,50		
		26800	20800	6000								

Tableau IV-21 : Flux de carbone consommé ($\text{mg.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) et taux d'éclaircissement C_{bed} ($\text{m}^3.\text{m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) et CR_{ind} ($\text{L.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$) calculés à partir de l'abondance par taxon microphytoplanctonique sur l'ensemble des expériences en tunnels benthiques.

Temps	MAI CULT			JUILLET CULT			OCTOBRE CULT		
	Taxa	Flux	CR_{bed}	CR_{ind}	Temps	Taxa	Flux	CR_{bed}	CR_{ind}
PM-1	<i>Leptocylindrus</i>	8,77	7,62	14,13	PM+0,6	Euglènes	11,15	9,71	24,78
	<i>Chaetoceros</i>	6,26	4,55	8,44		<i>Lithodesmium</i>	519,27	9,05	23,08
	<i>Pseudonitzschia</i>	2,16	5,87	10,90		<i>Chaetoceros</i>	24,36	13,91	35,47
	Euglènes	2,80	3,34	6,19		TOTAL	554,79	6,51	16,61
	<i>Thalassionema</i>	10,95	5,64	10,47					
	Total	19,98	4,67	8,66					
PM+0,17	<i>Leptocylindrus</i>	80,71	12,57	23,32	PM+0,3	<i>Leptocylindrus</i>	26,31	35,63	90,90
	<i>Chaetoceros</i>	55,11	19,78	36,70		<i>Lithodesmium</i>	1733,48	14,52	37,04
	<i>Pseudonitzschia</i>					<i>Chaetoceros</i>	83,32	19,24	49,07
	TOTAL	135,82	5,87	10,89		<i>Cryptophycées</i>	3,38	14,75	37,64
						TOTAL	1846,50	15,49	39,50
				PM+1,5	<i>Leptocylindrus</i>	46,40	62,84	160,32	
					<i>Lithodesmium</i>	1171,94	10,08	25,72	
					<i>Chaetoceros</i>	86,44	31,23	79,66	
					<i>Cryptophycées</i>	3,70	27,96	71,32	
					TOTAL	1308,49	15,66	39,94	
				PM+2	<i>Lithodesmium</i>	131,67	3,44	8,77	
					<i>Chaetoceros</i>	60,50	28,35	72,33	
					TOTAL	192,18	10,79	27,53	
PM+0,25	<i>Leptocylindrus</i>	30,04	2,39	1,98	PM+0,5	<i>Lithodesmium</i>	797,52	10,42	8,68
	<i>Chaetoceros</i>	108,62	28,05	23,30		<i>Chaetoceros</i>	82,81	30,80	25,67
	<i>Rhizosolenia</i>	200,20	23,90	19,85		TOTAL	880,33	12,56	10,46
	TOTAL	338,86	7,05	5,85					
PM+1,25	<i>Leptocylindrus</i>	250,45	34,12	28,34	PM+0,75	<i>Cryptophycées</i>	3,30	17,01	14,18
	<i>Chaetoceros</i>	115,89	18,16	15,08		<i>Lithodesmium</i>	1397,70	15,64	13,04
	<i>Pseudonitzschia</i>	75,77	100,60	83,56		TOTAL	1401,00	11,95	9,96
	<i>Cryptophycées</i>	6,97	26,60	22,10					
	TOTAL	449,08	26,54	22,04					
PM+1,17	<i>Leptocylindrus</i>	91,69	28,42	23,61	PM+1,75	<i>Navicula</i>	7,77	38,98	32,48
	<i>Cryptophycées</i>	3,94	44,23	36,74		<i>Lithodesmium</i>			0,00
	TOTAL	95,62	12,73	10,57		<i>Cryptophycées</i>	3,80	24,59	20,49
						<i>Chaetoceros</i>	76,05	15,22	12,68
						TOTAL	87,62	15,61	13,01
				PM+2,75	<i>Chaetoceros</i>	14,97	3,90	2,68	
					TOTAL	14,97	3,90	2,68	

d. Microzooplancton

Les abondances de microzooplancton étaient maximales autour de PM et la communauté était majoritairement représentée par des organismes $< 100 \mu\text{m}$ (Figures IV-40 et IV-42). La structure des communautés à PM était variable entre chaque expérience (Figure IV-43) avec une dominance de ciliés dont les taxa *Strobilidium*, *Strombidium*, *Myrionecta* et *Mesodinium*. Les tintinnides, bien que toujours présents, étaient plus nombreux en période automnale.

Les espèces les plus abondantes ne semblent pas être les plus consommées (Tableaux IV-22 à IV-24). Les calculs d'électivité étaient rarement positifs et ont montré de faibles valeurs, avec cependant une forte récurrence des *Strombidium* et *Strobilidium* avec des coefficients plus élevés suggérant, par périodes, une consommation préférentielle de ces organismes. La disparition importante de nauplii en juillet à la station CULT autour de PM est marquée également d'un fort coefficient d'électivité (0,58) par comparaison aux autres périodes, sans doute car les abondances de larves étaient faibles. Les *Myrionecta* semblent disparaître davantage à la station CULT en mai et juillet qu'à la station SAUV.

Les quantités de carbone consommées au cours de la traversée dans le tunnel (correspondant aux organismes microzooplanctoniques consommés) étaient plus importantes à PM en général et plus faibles en fin de jusant. Elles étaient principalement causées par la fraction de ciliés, représentaient entre $1,03$ et $6,61 \cdot 10^{-6} \text{ g C.L}^{-1}$ et étaient maximales en mai autour de la PM à la station CULT. En mai, les principaux apports de carbone étaient liés à *Strobilidium* aux deux stations, tandis qu'en juillet les deux stations se différencient par une 'consommation' des taxa *Strobilidium*, *Myrionecta* et de nauplii à la station CULT et des taxa *Strombidium* et *Mesodinium* à la station SAUV. En octobre, les quantités de C disparues sont associées à l'ensemble des espèces à la station CULT et principalement à *Strobilidium* dans l'autre station.

Les flux de C consommés (Tableau IV-25) sont représentatifs du taux de carbone disparu estimé avec des valeurs maximales en juillet à la station CULT de $438,25 \text{ mg C.m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (associées à une forte abondance de nauplii) et minimales en octobre à cette même station. Les flux de C estimés sont proches entre les deux stations en mai et octobre et plus importants en juillet à la station CULT.

Les taux d'éclaircissement (Tableau IV-25) au niveau des bancs (CR_{bed}) étaient globalement inférieurs à $10 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ et les valeurs au sein d'un même temps d'expérience entre les espèces étaient assez proches. Par contre, il existe des différences notables entre les CR_{Bed} calculés pour chaque expérience.

Les taux d'éclaircissement au niveau de l'individu suivent ces mêmes tendances et ne permettent pas de dégager une sélection préférentielle sur certaines espèces, car elles ne disparaissent pas toutes au même moment et les volumes épurés sont relativement constants. Le taux d'éclaircissement individuel (CR_{Ind}) était maximal à la station CULT en général et en mai aux deux stations pour être minimal à l'automne.

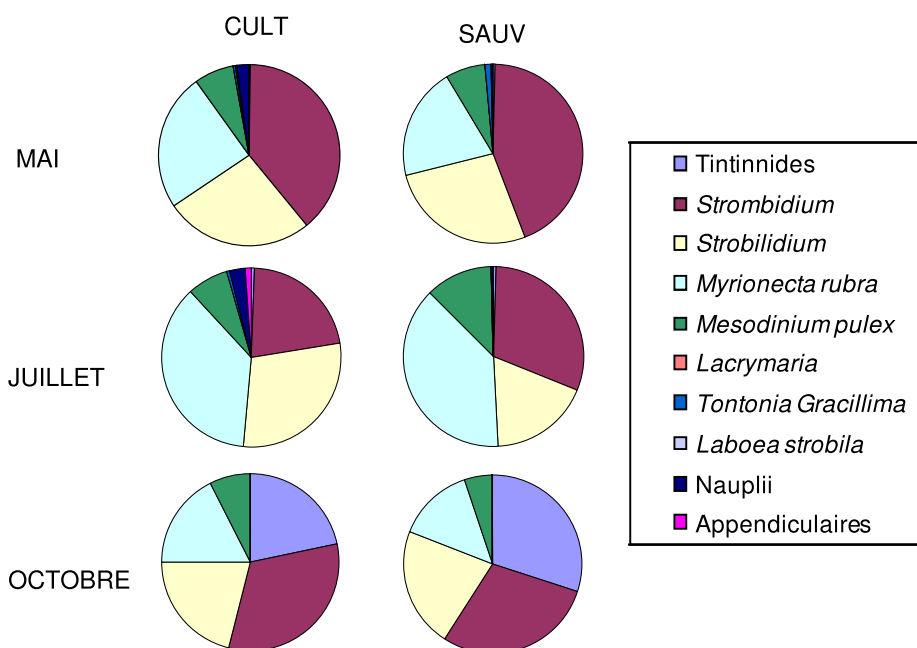


Figure IV-43 : Distribution à pleine mer des différents taxa de microzooplancton identifiés lors des expériences en tunnels benthiques au point Nord.

- *Les organismes pico- et nano-planctoniques semblent contribuer de manière sporadique (non régulière) au bol alimentaire des huîtres, mais représentent toutefois un apport supplémentaire de carbone au système. Les quantités de C fournies par les procaryotes hétérotrophes HNA notamment en juillet, et de N3 en mai, paraissent importantes. La contribution des picoeucaryotes, nanoflagellés de petite taille (N1) et des cyanobactéries a été écartée.*
- *Le pool alimentaire disponible (diversité et abondance) évolue avec la marée et change en fonction des saisons. Les abondances pour le microphytoplancton, les nanoeucaryotes N3 et le microzooplancton étaient toujours maximales entre PM et PM+1.*
 - *Les taxons les plus abondants se sont révélés les plus consommés.*
 - *Les quantités de carbone apportées par chaque organisme sont différentes : les taxa les plus abondants n'apportent pas forcément le maximum de carbone.*
 - *La consommation maximale en quantité de carbone se situe entre PM et PM+1.*
 - *Des taxa abondants comme Lithodesmium et Asterionellopsis ne semblent pas être sélectionnés de manière active, mais plutôt passivement et ne contribuent au bol alimentaire que par leurs fortes abondances.*
- *L'électivité dépend des conditions de milieu pour un même taxon, tandis que certains taxa sont toujours consommés sans sélectivité alors qu'ils représentent de fortes abondances comme Lithodesmium. Les taxa qui sont les plus électifs sont : Navicula, Pseudonitzschia, Rhizosolenia, Chaetoceros, Leptocylindrus ainsi que les cryptophycées.*
- *Les taux d'éclaircissement individuels permettent de proposer un classement de préférence alimentaire des huîtres en fonction des diversités taxonomiques à chaque période.*
- *Les microzooplanctontes étaient peu abondants, dominés par des ciliés de petites taille. Leur contribution à la quantité de C disparue au cours des expériences est apparue moindre que le microphytoplancton, mais de la consommation, sans niveau électif marqué au niveau taxonomique, était toujours présente.*

Tableau IV-22 : Caractéristiques des taxa microzooplanktoniques ayant disparu au cours des expérimentations en tunnels benthiques de mai, électricité et quantité de carbone consommée.

Temps	Taxa	Abondance Nord (ind.L ⁻¹)	Abondance Sud (ind.L ⁻¹)	Différence Nord -Sud (ind.L ⁻¹)	% au NORD (abondance spécifique / abondance totale)	% disparition	Taille des organismes (µm)	Électricité	Biovolume (µm ³)	Quantité de C disparue (10 ⁻⁶ g.L ⁻¹)
PM+0,17	<i>Strombidium</i>	1370	900	470	43,91	50,00	<100	0,06	15000	1,20
	<i>Strobilidium</i>	840	590	250	26,92	26,60	<100	-0,01	36500	1,55
	<i>Myrionecta rubra</i>	630	410	220	20,19	23,40	<50	0,07	17500	0,65
	Total Ciliés	3110	2170	940	99,68	100,00		0,00		3,40
	Total	3120	2190	930	100,00	29,81				6,81
PM +2,25	<i>Strombidium</i>	790	540	250	40,10	60,98	<100	0,21	15000	0,64
	<i>Strobilidium</i>	580	480	100	29,44	24,39	<100	-0,09	36500	0,62
	Total Ciliés	1940	1540	400	98,48	97,56		0,00		1,26
	Total	1970	1560	410	100,00	20,81				2,52
	SAUV MAI									
PM +0,25	<i>Strombidium</i>	1200	970	230	38,22	27,06	<100	-0,17	15000	0,59
	<i>Strobilidium</i>	820	620	200	26,11	23,53	<100	-0,05	36500	1,24
	<i>Myrionecta rubra</i>	760	470	290	24,20	34,12	<50	0,17	17500	0,86
	<i>Mesodinium pulex</i>	220	170	50	7,01	5,88	<50	-0,09	28500	0,24
	Total Ciliés	3030	2250	780	96,50	91,76		-0,03		2,93
Total	3140	2290	850	100,00	100,00				5,87	
PM+1,25	<i>Strombidium</i>	980	790	190	40,50	35,19	<100	-0,07	15000	0,48
	<i>Strobilidium</i>	660	450	210	27,27	38,89	<100	0,18	36500	1,30
	<i>Myrionecta rubra</i>	460	380	80	19,01	14,81	<50	-0,12	17500	0,24
	Total Ciliés	2350	1810	540	97,11	100,00		-0,63		2,03
	Total	2420	1920	540	100,00	20,66				4,05
PM+1,75	<i>Strombidium</i>	840	580	260	40,19	50,98	<100	0,12	15000	0,66
	<i>Strobilidium</i>	510	460	50	24,40	9,80	<100	-0,43	36500	0,31
	<i>Myrionecta rubra</i>	490	360	130	23,44	25,49	<50	0,04	17500	0,39
	Total Ciliés	2040	1570	470	97,61	92,16		-0,03		1,36
	Total	2090	1580	510	100,00	24,40				2,72

Tableau IV-23 : Caractéristiques des taxa microzooplanctoniques ayant disparu au cours des expérimentations en tunnels benthiques de juillet, électivité et quantité de carbone consommée.

Temps	Taxa	Abondance Nord (ind.L ⁻¹)	Abondance Sud (ind.L ⁻¹)	Différence Nord -Sud (ind.L ⁻¹)	% au NORD (abondance spécifique / abondance totale)	Taille des organismes (µm)	Électivité	Biovolume (µm ³)	Quantité de C disparue (10 ⁻⁶ g.L ⁻¹)
CULT JUILLET									
PM+0,3	<i>Strombidium</i>	790	640	150	22,01	<100	0,02	15000	0,38
	<i>Strobilidium</i>	1030	950	80	28,69	<100	-0,41	36500	0,50
	<i>Myrionecta rubra</i>	1310	1020	290	36,49	<50	0,09	17500	0,86
	Total Ciliés	3440	2880	560	95,82		-0,06		1,74
	Nauplii	100	30	70	2,79	50-200	0,58		15,68
Total		3590	2930	660	100,00				19,16
PM + 1,5	<i>Strombidium</i>	680	590	90	21,79	<100	-0,05	15000	0,23
	<i>Strobilidium</i>	700	580	120	22,44	<100	0,08	36500	0,74
	<i>Myrionecta rubra</i>	1120	1030	90	35,90	<50	-0,29	17500	0,27
	Total Ciliés	2820	2450	370	90,38		-0,06		1,24
	Total	3120	2660	460	14,74				2,48
SAUV JUILLET									
PM+0,25	<i>Strombidium</i>	1080	810	270	30,00	<100	0,42	15000	0,69
	<i>Mesodinium pulex</i>	430	300	130	11,94	<50	0,49	28500	0,63
	Total Ciliés	3520	3200	320	97,78		-0,06		1,32
	Total	3600	3230	370	10,28				2,64
PM+1,25	<i>Strombidium</i>	660	580	80	23,40	<100	0,26	15000	0,20
	<i>Strobilidium</i>	550	500	50	19,50	<100	0,12	36500	0,31
	Total Ciliés	2740	2590	150	97,16		-0,13		0,51
	Total	2820	2620	200	100,00	7,09			1,03

Tableau IV-24 : Caractéristiques des taxa microzooplanctoniques ayant disparu au cours des expérimentations en tunnels benthiques d'octobre, électricité et quantité de carbone consommée.

Temps	Taxa	Abondance Nord (ind.L ⁻¹)	Abondance Sud (ind.L ⁻¹)	Différence Nord-Sud (ind.L ⁻¹)	% au NORD		Taille des organismes (µm)	Electricité	Biovolume (µm ³)	Quantité de C disparue (10 ⁻⁶ g.L ⁻¹)
					(abondance spécifique / abondance totale)	% disparition				
CULT OCTOBRE										
PM+0,25	Tintinnidés	1120	910	210	29,95	46,67	20-100	0,22	8102	0,29
	<i>Strombidium</i>	1080	1000	80	28,88	17,78	<100	-0,24	15000	0,20
	<i>Myrionecta rubra</i>	530	450	80	14,17	17,78	<50	0,11	17500	0,24
	Total Ciliés	3730	3280	450	99,73	100,00				0,73
	Total	3740	3300	450	100,00	11,76				1,46
PM+2,75	Tintinnidés	750	680	70	28,30	23,33	20-100	-0,10	8102	0,10
	<i>Strombidium</i>	760	690	70	28,68	23,33	<100	-0,10	15000	0,18
	<i>Strobilidium</i>	530	480	50	20,00	16,67	<100	-0,09	36500	0,31
	<i>Myrionecta rubra</i>	410	350	60	15,47	20,00	<50	0,13	17500	0,18
	<i>Mesodinium pulex</i>	150	120	30	5,66	10,00	<50	0,28	28500	0,15
	Total Ciliés	2620	2320	300	98,87	100,00		0,01		0,91
Total	2650	2320	300	100,00	12,45				1,82	
SAUV OCTOBRE										
PM	Tintinnidés	470	360	110	16,79	20,00	20-100	0,09	8102	0,15
	<i>Strombidium</i>	760	560	200	27,14	36,36	<100	0,15	15000	0,51
	<i>Strobilidium</i>	960	720	240	34,29	43,64	<100	0,12	36500	1,49
	Total Ciliés	2770	2240	530	98,93	96,36		-0,01		2,15
	Total	2800	2250	550	100,00	19,64				4,30
PM+2	Tintinnidés	320	260	60	16,41	22,22	20-100	0,15	8102	0,08
	<i>Strombidium</i>	620	530	90	31,79	33,33	<100	0,02	15000	0,23
	<i>Strobilidium</i>	550	430	120	28,21	44,44	<100	0,22	36500	0,74
	Total Ciliés	1940	1670	270	99,49	100,00		0,00		1,06
	Total	1950	1690	260	100,00	13,33				2,11

Tableau IV-25 : Flux de carbone consommé ($\text{mg.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) et taux d'éclaircissement C_{bed} ($\text{m}^3.\text{m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) et CR_{ind} ($\text{L.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$) calculés à partir de l'abondance par taxon microzooplanctonique sur l'ensemble des expériences en tunnels benthiques.

Temps	Taxa	CULT MAI			CULT JUILLET			CULT OCTOBRE						
		Flux ($\text{mg.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$)	CR bed $\text{M}^3.\text{m}^{-2}.\text{h}^{-1}$	CR ind $\text{L.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$	Temps	Taxa	Flux ($\text{mg.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$)	CR bed $\text{m}^3.\text{m}^{-2}.\text{h}^{-1}$	CR ind $\text{L.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$	Temps	Taxa	Flux ($\text{mg.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$)	CR bed $\text{m}^3.\text{m}^{-2}.\text{h}^{-1}$	CR ind $\text{L.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$
PM+0,17	<i>Strombidium</i>	24,47	8,58	15,91	PM+0,3	<i>Strombidium</i>	8,75	4,82	12,28	PM+0,25	Tintinnides	4,61	3,31	8,73
	<i>Strobilidium</i>	31,67	7,21	13,38		<i>Strobilidium</i>	11,35	1,85	4,72		<i>Strombidium</i>	3,25	1,23	3,24
	<i>Myrionecta rubra</i>	13,36	8,77	16,27		<i>Myrionecta rubra</i>	19,73	5,72	14,60		<i>Myrionecta rubra</i>	3,79	2,61	6,88
	Total Ciliés	69,50	7,35	13,63		Total Ciliés	39,83	4,06	10,37		Total Ciliés	11,66	2,05	5,41
	Total	139,00	7,23	13,41		Total	358,59	27,53	70,24		Total	23,31	1,99	5,26
PM +2,25	<i>Strombidium</i>	32,07	9,91	18,39	PM + 1,5	<i>Strombidium</i>	9,26	5,73	14,61	PM+2,75	Tintinnides	2,31	2,35	6,20
	<i>Strobilidium</i>	31,22	4,93	9,15		<i>Strobilidium</i>	30,03	7,58	19,35		<i>Strombidium</i>	4,28	2,32	6,11
	Total Ciliés	63,29	6,02	11,16		<i>Myrionecta rubra</i>	10,80	3,38	8,62		<i>Strobilidium</i>	7,44	2,38	6,27
	Total	126,58	6,08	11,28		Total Ciliés	50,09	5,67	14,47		<i>Myrionecta rubra</i>	4,28	3,79	10,01
						Total	100,17	6,43	16,41		<i>Mesodinium pulex</i>	3,49	5,35	14,12
PM +0,25	<i>Strombidium</i>	15,28	5,54	4,60	PM+0,25	<i>Strombidium</i>	21,38	8,93	7,44	PM	Tintinnides	1,53	2,70	1,86
	<i>Strobilidium</i>	32,34	7,29	6,05		<i>Mesodinium pulex</i>	19,55	11,18	9,31		<i>Strombidium</i>	5,16	3,09	2,13
	<i>Myrionecta rubra</i>	22,48	12,52	10,40		Total Ciliés	40,93	2,96	2,47		<i>Strobilidium</i>	15,07	2,91	2,00
	<i>Mesodinium pulex</i>	6,31	6,72	5,58		Total	81,86	3,37	2,81		Total Ciliés	21,76	2,15	1,48
	Total Ciliés	76,41	7,76	6,44		Total	172,94	6,83	5,01		Total	43,52	2,21	1,52
PM+1,25	<i>Strombidium</i>	20,68	9,20	7,64	PM+1,25	<i>Strombidium</i>	7,24	4,58	3,82	PM+2	Tintinnides	1,50	3,77	2,59
	<i>Strobilidium</i>	55,63	16,35	13,58		<i>Strobilidium</i>	11,01	3,38	2,82		<i>Strombidium</i>	4,17	2,85	1,96
	<i>Myrionecta rubra</i>	10,16	8,16	6,77		Total Ciliés	18,25	2,00	1,66		<i>Strobilidium</i>	13,52	4,47	3,08
	Total Ciliés	86,47	11,15	9,26		Total	36,49	2,61	2,18		Total Ciliés	19,19	2,72	1,87
	Total	172,94	6,03	5,01							Total	38,37	2,60	1,79
PM+1,75	<i>Strombidium</i>	34,09	19,04	15,82	PM+1,75	<i>Strombidium</i>	34,09	19,04	15,82	PM+1,75	<i>Strombidium</i>	34,09	19,04	15,82
	<i>Strobilidium</i>	15,95	5,31	4,41		<i>Strobilidium</i>	15,95	5,31	4,41		<i>Strobilidium</i>	15,95	5,31	4,41
	<i>Myrionecta rubra</i>	19,89	15,85	13,17		<i>Myrionecta rubra</i>	19,89	15,85	13,17		<i>Myrionecta rubra</i>	19,89	15,85	13,17
	Total Ciliés	69,93	13,47	11,18		Total Ciliés	69,93	13,47	11,18		Total Ciliés	69,93	13,47	11,18
	Total	139,86	14,38	11,95										

4. Discussion

4.1 Conditions requises pour les expérimentations en tunnels benthiques

Les expériences en tunnels benthiques permettent de quantifier les flux de particules en milieu naturel. Ainsi, ils offrent la possibilité d'étudier les populations au sein de l'écosystème, de conserver leur intégrité et de mesurer leur réponse face aux modifications des conditions environnementales liées au cycle de marée (Dame *et al.*, 1984, 1985, 1989 ; Josefsen et Schlüter, 1994 ; Zurburg *et al.*, 1994 ; Prins *et al.*, 1996).

Dame *et al.* (1984) préconisent trois conditions nécessaires à la représentativité des mesures réalisées par les expérimentations en tunnel benthique :

- (1) un flux d'eau continu et homogène au travers du tunnel pour l'évaluation exacte des flux (*i. e.* orienté dans le sens du courant ; Fréchette *et al.*, 1993),
- (2) l'échantillonnage de la même masse d'eau aux extrémités des tunnels,
- (3) une biomasse suffisante d'organismes dans le système pour que celle-ci ait un effet significatif sur la masse d'eau.

Les hypothèses concernant les expérimentations en tunnels benthiques sont relativement fortes et soutiennent entre autre, une répartition homogène des courants au sein de la section verticale des masses d'eau. Il est cependant difficile de vérifier l'écoulement et la distribution verticale des courants au sein du tunnel (Fréchette *et al.*, 1993).

Dans la distribution générale des courants sur notre site, le courant était ralenti sur le premier mètre à partir du fond et était relativement homogène. Le courant a été mesuré légèrement à l'extérieur des tunnels et a été intégré sur la surface verticale du tunnel de façon à prendre en considération la distribution verticale des courants, afin de respecter au mieux les conditions d'homogénéité requises pour les expérimentations en tunnels benthiques.

Les conditions de courants sur le site des Hosses, liées à la topographie locale, sont assez particulières. La vitesse du courant de marée sur ce site, situé en bordure de platier et en zone intertidale, est très faible jusqu'à la pleine mer. Durant la majeure partie du flot, les tunnels benthiques tendent à se remplir lentement par leurs deux ouvertures (*i.e.* horizontalement). Les courants commencent à s'accélérer une heure avant la pleine mer et atteignent des vitesses maximales environ deux heures après la pleine mer. Ces cinétiques

de vitesses au cours de la marée sont retrouvées dans l'ensemble des expériences réalisées et sont confirmées par le modèle hydrodynamique MARS du Bassin d'Arcachon.

Durant le flot, le courant n'est pas dirigé dans un sens particulier et s'oriente du Nord vers le Sud une heure avant la pleine mer. Généralement, la réverse de marée se réalise à pleine mer. Les courbes de température et de salinité confirment cette dynamique locale des masses d'eau avec des maxima ou minima correspondant à l'entrée d'eau océanique, légèrement décalée après PM. Dans l'ensemble des expériences réalisées, entre chaque extrémité du tunnel benthique (Nord et Sud) et au jusant, les courants mesurés montrent un ralentissement qui peut être la résultante du frottement des tables ostréicoles ou des récifs (Soniati *et al.*, 2004 ; Bertin *et al.*, 2005 ; Kervella *et al.*, 2010).

Compte tenu de l'orientation du tunnel et de la distribution des courants, les flux n'ont été quantifiés qu'à partir d'une heure avant la pleine mer, de façon à répondre à la première condition requise concernant un flux d'eau dirigé dans l'axe du tunnel (Dame *et al.*, 1984 ; Fréchette *et al.*, 1993).

Considérer le tunnel comme une « boîte noire » entraîne un certain nombre d'incertitudes. En effet, le flux de sortie calculé est un flux résultant de la somme des processus qui peuvent se produire au cours de la traversée de la masse d'eau dans le tunnel : prédation, excrétion, sédimentation, remise en suspension, reminéralisation, advection, etc. Afin de limiter l'effet de la sédimentation des particules, les courants inférieurs à une vitesse de $0,1 \text{ m.s}^{-1}$ n'ont pas été considérés ici, limitant le temps de résidence de l'eau dans le tunnel à moins de 4 minutes (et limitant également les processus à micro-échelle). Cet intervalle de temps relativement court permet de dire que « les particules qui rentrent peuvent sortir » (Dame et Dankers, 1988 ; Prins *et al.*, 1996). La vitesse limite de $0,1 \text{ cm.s}^{-1}$ appliquée dans des expériences similaires n'était pas applicable ici du fait de la longueur du tunnel ; le temps d'écoulement de l'eau dans le tunnel aurait été supérieur à trente minutes. Les prélèvements étant réalisés simultanément aux deux extrémités du tunnel, la quantité d'eau prélevée pendant 10 minutes permet de supposer que la « même » masse d'eau est échantillonnée en entrée et sortie de tunnel.

Enfin, le volume d'eau échantillonné ici paraît suffisant par comparaison à la biomasse d'huîtres, puisqu'il existe des différences significatives entre la composition de l'eau qui entre et sort du tunnel (notamment au niveau particulaire). En effet, bien que variable dans le temps, la quantité d'huîtres présente sous les tunnels benthiques paraît suffisante pour calculer des flux. Leur quantité et leur biomasse varient en fonction des saisons échantillonnées, et en relation avec leur cycle physiologique (*i. e.* mai gamétogénèse, juillet : ponte et octobre : repos sexuel). De plus, des expériences préliminaires à l'aide d'un tunnel aux caractéristiques différentes ont permis d'évaluer que 10 m de tunnel était insuffisants

pour observer des différences au vu de la grande section verticale. Les tunnels utilisés dans cette étude ont donc été allongés à 20 m.

Par ailleurs, l'équipement des huîtres par un système de valvométrie avait comme principal objectif de déterminer si les huîtres étaient ouvertes ou non durant les expériences, et à quel(s) moment(s) de la marée. La valvométrie est un système de mesure à haute fréquence, non invasif, qui permet de mettre en évidence des différences de comportement par des modifications de l'activité valvaire des bivalves soumis à des stress (parasitisme, algues toxiques, etc.) (Chambon *et al.*, 2007 ; Tran *et al.*, 2010). Les huîtres équipées de ce dispositif, en place durant 15 jours, n'ont pas montré de comportement différent aux deux saisons où le système était en place. Les huîtres ont eu un comportement synchrone, en particulier les individus cultivés, et avec un patron d'ouverture fortement associé à la marée ; les huîtres sauvages ont eu un comportement un peu plus aléatoire (il était rare que toutes les huîtres fussent ouvertes en même temps). Bien que lors de certaines expériences, l'amplitude d'ouverture des huîtres ait été légèrement inférieure à celle observée les autres jours, avec un nombre de micro-fermetures plus fréquent durant le flot, l'écartement entre les valves a cependant été maximal durant le jusant, période qui correspond aux vitesses de courants plus importantes (flux d'eau traversant le tunnel) et où les calculs de flux ont été réalisés. Les huîtres ont donc eu un comportement « normal » d'ouverture / fermeture pendant les expérimentations avec les tunnels. Les résultats de valvométrie indiquent que les huîtres étaient ouvertes et donc susceptibles d'agir sur la colonne d'eau via leurs activités de filtration et d'excrétion.

L'ensemble de ces considérations permettent donc de répondre aux principales conditions jugées nécessaires afin d'obtenir des mesures de flux représentatifs de l'écosystème étudié par l'approche des tunnels benthiques.

4.2 Variation marégraphique et influence des apports océaniques

L'ensemble des paramètres étudiés montrent au cours du suivi une saisonnalité marquée. Cependant, ils évoluent également en fonction du cycle tidal avec des minima ou des maxima autour de PM. Cette dynamique est la signature de la pénétration des eaux océaniques à PM, confirmée par les descripteurs des masses d'eau (COP/NOP, COP/Chla, Chla/ phéopigments), ainsi que la température et la salinité. Au cours des expérimentations en tunnel benthique, les masses d'eau à PM présentent de plus fortes abondances de photo-autotrophes de tailles variées selon la saison (N3 et microphytoplancton au printemps, cyanobactéries et pico-eucaryotes en été), ainsi que de microzooplancton.

variations de la qualité du matériel particulaire au cours de la marée montre l'importance de l'entrée d'eau océanique, qui représente un apport de proies potentielles important à certaines périodes de l'année. La qualité du matériel particulaire au début du montant et à la fin du descendant, dont la composante détritique et organique dégradé est plus forte, peut être le résultat de remises en suspension à partir du sédiment ou de l'action de filtration par les bivalves sur une couche d'eau plus mince en début et fin de marée (Prins *et al.*, 1996 ; Smaal et Haas, 1997). Il semble donc que la disponibilité alimentaire pour les huîtres ainsi que pour l'ensemble des suspensivores du Bassin, soit sous l'influence directe des entrées d'eau océaniques (Glé *et al.*, 2008) et de la saison, et non uniquement liée à la productivité phytoplanctonique autochtone du Bassin. Par ailleurs, **les coefficients de marée, déterminant la durée d'immersion et donc la durée potentielle de filtration, conditionnent l'apport alimentaire disponible pour les huîtres.**

4.3 Flux globaux particuliers

La variabilité observée dans les flux (de consommation et de production) de MES au cours de la marée et entre expériences n'est peut-être le résultat que des faibles teneurs en MES caractérisant nos trois périodes d'expérimentations en tunnel. Ces concentrations sont en effet parmi les plus faibles rencontrées au cours du suivi saisonnier et ne dépassent ici pas 7 mg.L^{-1} . Néanmoins, une disparition de MES peut être associée à une consommation par les huîtres. En effet, les huîtres filtrent l'eau et en retiennent les particules nécessaires à l'ingestion, les particules inorganiques et organiques non utilisées étant rejetées sous forme de pseudofèces entourées de mucus. Cette transformation a cependant tendance à privilégier la sédimentation de ces rejets (Sornin, 1981). Les MES étant majoritairement composées de MIP, leur disparition peut être expliquée par l'activité alimentaire. En effet, Sornin *et al.* (1983) ont mis en évidence une corrélation positive entre la concentration de MIP dans la colonne d'eau et la quantité de pseudofèces produits.

Les processus associés à la production ou consommation de MOP sont difficiles à caractériser car la MOP représente la fraction organique totale de la colonne d'eau et pas uniquement la fraction labile (Soletchnik *et al.*, 1996b). Les faibles flux de MOP mesurés et leur importante variabilité (consommation et/ou production) peuvent s'expliquer de deux manières :

- la fraction de MOP absorbée par le système n'est pas significative par rapport au pool alimentaire disponible,
- la quantité de produits organiques rejetés (production de biodépôts) est équivalente à la fraction consommée (ou remise en suspension équivalente à la consommation).

Ces deux hypothèses rejoignent la théorie d'échappement décrite par Soletchnik *et al.* (1996b). La fraction composant la MOP n'est pas entièrement consommée, la fraction labile disponible ou non détritique étant plus importante que la fraction consommable dans la colonne d'eau. Il est donc difficile de déterminer l'origine de différences sur un paramètre aussi intégrateur. De plus, la méthode par perte au feu de détermination des concentrations est délicate pour ce genre d'interprétation, car les quantités mesurées changent en fonction de la fraction d'argiles présente sur le filtre (modification du poids avec la chaleur ; Soletchnik *et al.*, 1996b).

Les flux de MES totaux sur l'ensemble de la marée (depuis une heure avant la pleine mer jusqu'au découverture du tunnel pour notre étude) étaient ici plus faibles que ceux obtenus selon la même technique des tunnels benthiques par Zurburg *et al.* (1994) sur *Crassostrea gigas* à Marennes-Oléron, mais légèrement plus forts que ceux obtenus sur des récifs de moules par Prins *et al.* (1996) aux Pays-Bas et par Dame et Dankers (1988) en Mer des Wadden sur des biomasses d'huîtres et de moules plus faibles, notamment par comparaison aux récifs naturels étudiés ici (< 250 g.m⁻²).

Par ailleurs, ces mesures nous permettent de vérifier que les quantités de MES tout au long des expériences n'ont pas dépassé la capacité limite de rétention de particules par *C. gigas*. L'effectivité de sélection et les taux de filtration peuvent en effet être modulés par la charge en particules (Soletchnik *et al.*, 1991, 1996b ; Barillé *et al.*, 1993, 1997).

4.4 Paramètres indicateurs de consommation

Les flux de chlorophylle *a* sont toujours positifs sur l'ensemble des expériences réalisées à l'exception du témoin où ils sont nuls, traduisant une consommation nette de chlorophylle liée à la présence d'huîtres sous forme de récifs ou en culture, et qui témoignent, du moins pour les huîtres cultivées, d'une absence d'effet mesuré de l'endofaune sur les flux de chlorophylle *a*. Ces disparitions ne sont donc associées qu'à la biomasse d'huîtres présente. Cette absence de flux atteste également d'une faible sédimentation de particules phytoplanctoniques au sein du tunnel.

L'étude des taux de disparition des pigments chlorophylliens constitue donc un meilleur indicateur de consommation par les huîtres (toujours positifs) par comparaison aux autres compartiments particuliers analysés. Il est important de noter que dans chacune des expériences, les maxima de chlorophylle *a* et d'abondance phytoplanctonique étaient situés peu après PM, les plus forts taux d'éclaircissement étant rapportés à ces périodes. En effet, comme dit plus haut, l'entrée d'eau d'origine côtière du système adjacent apporte une source alimentaire supplémentaire (pics importants de chlorophylle et d'abondance microphytoplanctonique). Les taux d'éclaircissement calculés ont été plus importants au

cours du mois de mai sur les récifs naturels, alors que la même concentration en biomasse chlorophyllienne était disponible en juillet, ce qui atteste donc d'un comportement variable selon la saison. Ce comportement variable des populations peut être aussi bien associé à une physiologie différente des huîtres qu'à la variabilité saisonnière de la composition taxonomique en photo-autotrophes (Chapitre II). En effet, une saisonnalité des taux de filtration a déjà été notée dans la littérature en lien avec le cycle reproducteur des bivalves (Deslous-Paoli *et al.*, 1987a).

Les taux d'éclaircissement et les flux de chlorophylle *a* étaient en général plus importants pour les récifs naturels que pour les huîtres cultivées lorsque l'ensemble de la population présente à l'intérieur du tunnel a été considérée. Les huîtres cultivées ont cependant un taux d'éclaircissement légèrement supérieur (à l'exception du mois de mai) lorsque ce taux est ramené à l'individu. Les taux d'éclaircissement individuels des huîtres des récifs étaient maximaux en mai (plus fortes abondances de microphytoplancton et N3) et minimaux en automne (biomasse faible, et plus petites classes de taille des huîtres) alors que la relation inverse est observée dans la population cultivée. Ces plus forts taux d'éclaircissement des populations de culture traduisent une capacité plus importante de « filtration » et / ou de « prédation » des huîtres cultivées. Les récifs naturels sont composés d'une plus forte biomasse, constituée d'une diversité en taille et en âge des huîtres, et ont une biomasse associée de macrofaune plus importante (Chapitre VI), dont la dynamique peut expliquer la différence de comportement au niveau des taux d'éclaircissement.

Les flux enregistrés ici sont équivalents à ceux évalués à Marennes-Oléron sur les récifs (autour de $15 \text{ mg.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; Zurburg *et al.*, 1994) et sont maximaux à la même saison (mai). Les différences de concentrations en chlorophylle *a* (Nord et Sud) sont du même ordre de grandeur que celles mesurées dans les récifs de *C. virginica* par Dame *et al.* (1984) en Caroline du Sud. Les études réalisées sur des récifs de moules montrent, comme dans cette étude, un patron saisonnier, avec des taux d'éclaircissement plus forts au printemps et plus faibles à d'autres périodes de l'année (Dame et Dankers, 1988 ; Josefsen et Schlüter, 1994 ; Prins *et al.*, 1996).

Les flux de phéopigments (pigments chlorophylliens dégradés) étaient plus faibles que ceux observés pour la chlorophylle *a*, et parfois négatifs. Cette consommation ou production de phéopigments peut être associée au mode d'ingestion des organismes : les débris de micro-phytoplanctontes rejetés avec les fèces ou les pseudofèces peuvent contenir une plus grande proportion de phéopigments (Soletchnik *et al.*, 1996b). Lors du tri pré-ingestion sur les palpes labiaux ou les branchies, les photo-autotrophes non consommés sont enrobés dans du mucus, ce qui entraîne une accumulation des phéopigments dans les pseudofèces de bivalves (Newell et Jordan, 1983 ; Shumway *et al.*, 1985 ; Navarro et Thompson, 1997), favorisant leur présence lors de remises en suspension du sédiment superficiel. Les flux de

phéopigments montrant de la production sont rares et n'apparaissent constants sur l'ensemble de la marée qu'au mois de mai à la station cultivée. Lors d'expériences de prédation, Dupuy *et al.* (2000a) ont observé une augmentation des phéopigments liée à la consommation de phytoplancton et ont associé cette production à la dégradation des cellules chlorophylliennes par l'activité alimentaire. L'acidification dans le tube digestif des bivalves entraîne aussi une dégradation des particules de chlorophylle *a* générant des phéopigments (Soletchnik *et al.*, 1996b). De plus, les pseudofèces peuvent être « refiltrées » par d'autres individus (Héral *et al.* 1984).

Ces productions et consommation de phéopigments peuvent donc être le résultat de l'activité de broutage / filtration des organismes ou de remises en suspension en fin de marée (fortes vitesses de courant) (Deslous-Paoli *et al.*, 1987b).

4.5 Consommation des photo-autotrophes et des procaryotes hétérotrophes

Les différences saisonnières du taux d'éclaircissement en chlorophylle *a* correspondent également à des différences de la composition spécifique en photo-autotrophes. Concernant les bilans biologiques, nous ne nous sommes intéressés qu'aux consommations.

Les pico- et nano-eucaryotes ainsi que les procaryotes montrent un comportement saisonnier évident ; seuls quelques compartiments de nanoflagellés (N2 et N3) entre 5 et 20 μm et les procaryotes hétérotrophes semblent être régulièrement consommés. Néanmoins, les expériences TEMOIN montrent de la consommation, ce qui rend difficile l'interprétation des résultats. La significativité des différences d'abondance Nord-Sud a montré que dans l'ensemble et de façon non régulière (entre mois et jours d'expériences), les compartiments de cyanobactéries, N2, N3 et les procaryotes hétérotrophes disparaissaient. Seule l'expérience de juillet a dégagé un comportement particulier au niveau des procaryotes hétérotrophes et une plus forte concentration de carbone consommée, sans doute du fait de leurs plus fortes abondances à cette période. Concernant les organismes $< 10 \mu\text{m}$, il est difficile d'estimer une réelle prise alimentaire ; la tendance n'est pas régulière et varie saisonnièrement à l'exception du mois de juillet dans les récifs naturels où la consommation de procaryotes hétérotrophes, pico- et nano-eucaryotes apparaît plus importante.

En octobre, l'ensemble de ces compartiments disparaît significativement, période où l'abondance de la macrofaune augmente (Chapitre VI). Dans les récifs, cependant, la macrofaune et les huîtres juvéniles peuvent s'alimenter sur ce pool de particules de petite taille, ainsi que sur les procaryotes hétérotrophes, et diminuer ainsi leur abondance. En effet,

la fraction picoplanctonique est rarement consommée par les huîtres adultes qui ne sélectionnent en général que les particules $> 5 \mu\text{m}$ avec une efficacité optimale à $7 \mu\text{m}$ (Deslous-Paoli *et al.*, 1987a ; Barillé *et al.*, 1993). Les huîtres peuvent également modifier la limite basse de capture des particules en fonction des caractéristiques du milieu (Barillé *et al.*, 1993 ; 2000 ; Honkoop *et al.*, 2003). Ces deux facteurs, une gamme de taille minimale de prédation et des adaptations en fonction de la disponibilité alimentaire, peuvent être des explications aux variations saisonnières observées sur les nano-eucaryotes. Par contre, les procaryotes hétérotrophes quantifiés ici comme disparus sont libres dans la colonne d'eau et représentent une taille qui n'est pas retenue efficacement par les huîtres : seuls quelques procaryotes peuvent être consommés sur des agrégats de matière (Kach et Ward, 2008) par les bivalves suspensivores, mais ceux-ci ne sont pas dénombrés dans nos expériences. De plus, ces procaryotes représentent une faible proportion de carbone pour les huîtres (Dupuy *et al.*, 2000b).

Les quantités de carbone consommées et estimées à partir de la disparition des cellules microphytoplanctoniques sont plus importantes. Les proies les plus consommées sont $< 100 \mu\text{m}$ et sont constituées majoritairement par les diatomées, qui sont en proportion les plus abondantes dans la colonne d'eau. Bougrier *et al.* (1995) ont montré la préférence des huîtres pour les diatomées. Malgré cela, certaines espèces benthiques comme *Navicula* disparaissent à quelques temps de manière importante, mais restent à des concentrations relativement faibles, alors qu'en fin de jusant une augmentation de l'abondance de diatomées benthiques était attendue.

Dans ce travail, le compartiment microphytobenthique strict n'a pas été évalué, mais l'origine des organismes a été prise en compte dans la détermination spécifique des organismes ; la remise en suspension de ces organismes a ainsi pu être prise en compte. Les groupements microphytobenthiques étaient faiblement représentés par comparaison aux organismes microphytoplanctoniques pélagiques et n'ont montré que rarement des différences significatives entre les deux points d'échantillonnage du tunnel. En début de flot et fin de jusant, des remises en suspension de microphytobenthos étaient attendues. Leur absence suggère une origine alimentaire différente sur notre site (faible production locale) par comparaison à d'autres écosystèmes comme à Marennes-Oléron (Riera, 1998 ; Malet, 2005) ou en zone estuarienne (Riera et Richard, 1996).

Les taux d'éclaircissement pour les communautés microphytoplanctoniques au niveau du genre évoluent en fonction du cycle de marée. Selon les périodes, les taux d'éclaircissement calculés sur certaines espèces peuvent dépasser fortement les valeurs de la littérature [$5,5 \text{ L}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$ pour du plancton estuarien à Marennes-Oléron (Deslous-Paoli *et al.*, 1987a) ; $4,8 \text{ L}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$ (Bougrier *et al.*, 1995) ; $8 \text{ L}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$ (Dupuy *et al.*, 1999)]. Les modes

de calcul utilisés ne sont peut-être pas adaptés à notre étude. En effet, dans les expériences en tunnels benthiques, ces formules ont été utilisées sur du matériel particulaire ou dissous (Smaal et Zurburg, 1997), mais jamais à l'échelle taxonomique. Sur la chlorophylle *a*, les taux d'éclaircissement moyens sur une marée dans cette étude sont cependant du même ordre de grandeur que ceux présentés dans la littérature et évoluent entre 3 et 12 L.h⁻¹.g⁻¹. L'utilisation des taux d'éclaircissement individuels calculés pour des genres de microphytoplancton dans cette étude restera donc qualitative. Ainsi, sur l'année, le taux d'éclaircissement moyen sur le microphytoplancton (principale source de carbone piégée par les deux configurations d'huîtres) peut être estimé à partir des données de chlorophylle *a* à 8,88 L.h⁻¹ par unité de poids sec de chair (g) d'huître CULT et 5,33 L.h⁻¹ par unité de poids sec de chair (g) d'huître SAUV.

L'analyse du taux d'électivité et, en parallèle, du taux d'éclaircissement a permis d'identifier les taxa les plus consommés de manière active apparente, soit *Pseudonitzschia*, *Navicula*, *Leptocylindrus*, *Chaetoceros* et les Cryptophycées. Ces taxa ont des formes assez particulières, principalement longilignes ou ovoïdes, à l'exception de *Chaetoceros*. D'autres genres comme *Lithodesmium*, présents en grande quantité en juillet, semblent être consommés de manière passive, tout comme *Asterionellopsis* en octobre, sans doute du fait de leurs plus fortes abondances. Bien que *Rhizosolenia* ait montré en octobre à la station CULT une électivité importante, la taille des cellules > 200 µm (et pouvant atteindre jusqu'à 600 µm) dans cette étude ne correspond pas en théorie aux tailles de particules qui sont consommées par les huîtres. Néanmoins, sa consommation a déjà été recensée dans une autre étude (Dupuy *et al.*, 2000a, b).

La sélection préférentielle de certaines proies est discutée dans la littérature. Bien que Jørgensen (1996) ait émis des doutes sur les processus sélectifs des bivalves sur leur pool alimentaire, de nombreuses études démontrent la consommation préférentielle de certains taxa microphytoplanctoniques, comme dans notre étude (Fiala-Medioni *et al.*, 1983 ; Kjørboe et Møhlenberg, 1981 ; Cognie *et al.*, 2001 ; Mugg-Pietros et Rice, 2003). Même si les cellules microphytoplanctoniques ne sont pas toutes consommées, mais peuvent être rejetées sous forme de pseudofèces, elles ne font plus partie du pool de proies disponibles dans la colonne d'eau. Si les différents taxa avaient été sélectionnés au même niveau, les différents taux d'éclaircissement (CR) auraient dû être similaires, tout comme les taux de disparition et les taux d'électivité quasi nuls.

4.6 Consommation des hétérotrophes

Les micro-organismes hétérotrophes, tels les ciliés et les petits zooplanctontes, constituent également des proies ($< 200 \mu\text{m}$) pour les huîtres. Ils sont certes moins abondants dans la colonne d'eau, mais leur contenu en carbone calculé est supérieur aux microphytoplanctontes. La sélectivité mesurée sur les ciliés a été faible dans notre étude, mais un taux de consommation relativement constant a été remarqué pour les taxa les plus abondants, malgré une variabilité saisonnière assez marquée (plus faible en automne). Les autres espèces zooplanctoniques ont montré une certaine consommation, surtout les nauplii, mais leur faible représentativité dans la fraction échantillonnée laisse un doute sur leur réelle capacité à être intégrées au régime trophique des huîtres. La consommation de ciliés a déjà été enregistrée sur la côte Atlantique par Paulmier (1972) par leur présence dans les contenus stomacaux d'huîtres, en milieu naturel dans différents écosystèmes (Dupuy *et al.*, 1999, 2000a, 2000b), et même directement sur une culture de ciliés (Le Gall *et al.*, 1997). Les ciliés peuvent soutenir la production d'huîtres quand ils dominent la communauté planctonique et peuvent représenter une source de carbone jusqu'à 4 fois supérieure à celle du microphytoplancton (Dupuy *et al.*, 1999). Dans notre étude, l'abondance de ciliés est faible, comparée aux écosystèmes atlantiques où ces études ont été réalisées (d'un facteur 10) et comparables aux valeurs basses enregistrées dans le Bassin d'Arcachon par Vincent (2002). Les taux d'éclaircissement sont cependant les mêmes que ceux enregistrés par Dupuy *et al.* (2000a) en Méditerranée, et par Dupuy *et al.* (1999) en Charente, soit entre 0 et $20 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Les ciliés constituent donc également une source trophique pour l'huître, mais ils sont peu abondants dans le Bassin d'Arcachon et semblent être consommés de manière passive.

4.7 Principales ressources nutritives

Les huîtres adaptent leur taux de filtration et leur efficacité de rétention en fonction de leurs besoins alimentaires, de leur cycle physiologique (Deslous-Paoli *et al.*, 1987a) et de la quantité de particules présentes (Deslous-Paoli *et al.*, 1987a, b ; Barillé *et al.*, 1993 ; Soletchnik *et al.*, 1996b). Les taux d'éclaircissement sont généralement plus forts dans des conditions oligotrophes (Fiala-Medioni *et al.*, 1983) et, quand les quantités de seston sont faibles, les bivalves peuvent augmenter leur capacité de filtration (Deslous-Paoli *et al.*, 1987a). De plus, la quantité alimentaire nécessaire au maintien du métabolisme de base des huîtres évolue en fonction de l'état physiologique des individus, notamment en fonction des besoins en carbone et azote (Bayne, 2009). Nos résultats démontrent que les espèces les

plus consommées ne sont pas forcément celles qui contiennent le plus de carbone. Il a été montré que leur composition azotée peut jouer un rôle sur les taux de consommation (Dame *et al.*, 1984, 1985 ; Asmus et Asmus, 1993), mais n'a pas été évaluée dans cette étude.

Les huîtres sélectionnent préférentiellement certaines espèces phytoplanctoniques plutôt que les ciliés. La fraction estimée de carbone consommé au sein de chaque compartiment en fonction du moment de marée est illustrée à la Figure IV-44. La principale source de carbone utilisée par les huîtres est le microphytoplancton, avec un 'piégeage maximal' en juillet à la station CULT. Les autres groupements contribuent de façon moins intense et plus sporadique à l'alimentation des huîtres. Cette consommation préférentielle, associée à des taux d'éclaircissement importants, peut avoir un impact sur l'ensemble de l'écosystème en diminuant la diversité et l'abondance phytoplanctonique et ainsi modifier l'ensemble de la chaîne trophique (Asmus et Asmus 1993 ; Mugg-Pietros et Rice, 2003).

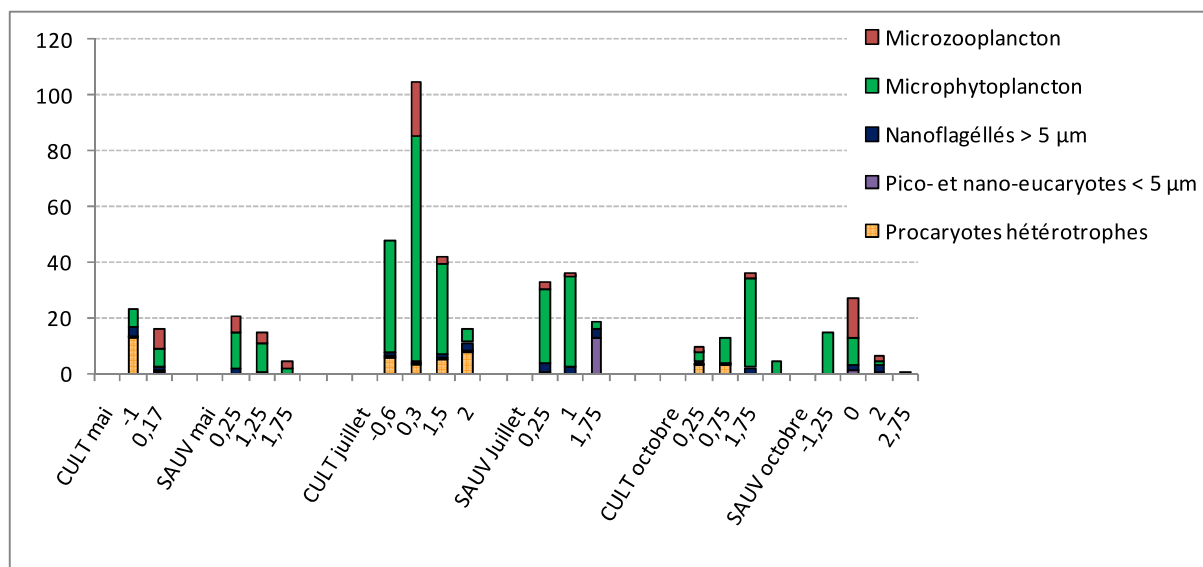


Figure IV-44 : Contribution des différents groupements planctoniques au pool de carbone consommé (en 10^{-6} g.C.L $^{-1}$) en fonction des temps de prélèvement et des jours d'expériences (NB : le microzooplancton n'a pas été prélevé lors de chaque temps d'expérience). Les valeurs négatives n'ont pas été prises en compte dans les bilans de consommation.

4.8 Impact sur les communautés de proies

Par leur activité alimentaire sur le compartiment microphytoplanctonique, les huîtres ont longtemps été considérées comme exerçant un contrôle sur l'eutrophisation des milieux (Boucher et Boucher-Rodoni, 1988 ; Pomeroy *et al.*, 2006 ; Crawford *et al.*, 2007), en

réduisant la biomasse de phytoplancton. L'impact des huîtres sur les communautés dépend de différentes échelles spatiales, de la surface occupée par une population de bivalves, de la surface de la baie ou de la distance de la population à l'océan qui réalimente le système (Smaal et Prins, 1993). Smaal et Prins (1993) estiment que sur 1 m² de bivalves présents à forte biomasse, les bivalves consomment entre 11 à 16 fois la production locale par jour. Les bivalves retiennent donc une grande partie des organismes planctoniques. Newell et Jordan (1983) ont démontré également un effet vertical sur la colonne d'eau de la distribution des organismes micro-planctoniques, liée à la prédation par des bivalves sur ces communautés. Les écosystèmes à faible temps de renouvellement et soutenant une forte biomasse de bivalves peuvent être ainsi fortement impactés (Héral, 1985 ; Héral *et al.*, 1986). Dans certains écosystèmes qui soutiennent une faible production microphytoplanctonique, la consommation excessive de ciliés peut jouer à la fois sur leur abondance, mais également sur l'ensemble de la chaîne trophique. En effet, en tant que prédateurs d'organismes < 5 µm, les ciliés constituent le lien trophique entre les procaryotes hétérotrophes et des petits photo-autotrophes ne rentrant pas dans la gamme de taille retenue par les huîtres, et les huîtres (Le Gall *et al.*, 1997 ; Dupuy *et al.*, 2000a, 2000b ; Trottet *et al.*, 2008). L'activité microbienne est alors contrôlée par l'activité alimentaire du filtreur. La forte prédation des huîtres sur le compartiment planctonique, relevée dans cette étude, pose donc de nombreuses questions. Les huîtres, par leur forte consommation et adaptation à de nombreuses sources de nourriture, constituent un puits de carbone assimilé et piégé important (Asmus et Asmus, 1993) pour le milieu.

4.9 Flux dissous (ammonium) vers la colonne d'eau

Les flux d'ammonium étaient généralement négatifs et variaient en fonction des marées et des stations échantillonnées, les taux de production oscillant entre 0,9 et 6,9 mmol.m⁻².h⁻¹ en moyenne sur la marée. La plus forte production mesurée était en mai sur les récifs, période qui coïncide avec la plus forte concentration de chlorophylle *a* consommée. L'ammonium peut être considéré comme un produit d'excrétion de la synthèse protéique chez les bivalves (Mann, 1979a, b) et donc associé à l'activité alimentaire. La production naturelle, estimée par l'expérience TEMOIN de cette étude, était de 1,8 mmol.m⁻².h⁻¹, traduisant également une activité du compartiment sédimentaire sur la dynamique du NH₄. En Méditerranée, Mazouni *et al.* (1996) qui comparaient les sédiments sous les parcs à huîtres avec une zone témoin, avaient également observé des rejets d'ammonium dans leur expérience témoin. La production sur la marée du TEMOIN est similaire à celle enregistrée à Marennes-Oléron sur une population d'huîtres (Zurburg *et al.*, 1994). Les flux de NH₄

mesurés sont plus importants qu'en Caroline du Sud (Dame *et al.*, 1984) du même ordre de grandeur que sur les moulières de Marennes-Oléron (Smaal et Zurburg, 1997). Boucher et Boucher-Rodoni (1988) avaient quantifié des flux de NH_4 moins importants que dans cette étude, en bordure de parcs ostréicoles. Ils ont mesuré les flux émanant du sédiment et des huîtres de manière dissociée ; dans les deux cas, les flux montraient un patron saisonnier, avec au sol l'influence des températures sur la reminéralisation, et l'influence des contraintes physiologiques des huîtres sur la production, et avec dans les deux cas des maxima estivaux. Richard *et al.* (2007a et b) ont mis en évidence des rejets dissous de sels nutritifs (nitrites, nitrates et phosphates) à la fois dans les communautés de bivalves pélagiques (en cages : moules et pétoncles) et au niveau des sédiments sous-jacents (sous l'influence des biodépôts) : les niveaux de production dépendent des communautés de bivalves étudiées et de la température. Dans notre étude, les flux étaient différents selon les saisons et les populations, et ne marquaient pas principalement des rejets plus importants en période estivale. L'ammonium peut être produit par (1) les organismes (en fonction de leur cycle physiologique et de la quantité alimentaire disponible) et (2) la reminéralisation de la matière organique (dont pseudofèces et fèces) sédimentée associée (Boucher et Boucher-Rodoni, 1988). Chapelle *et al.* (2000) ont également mis en évidence, par un modèle, l'importance de l'excrétion des huîtres sur le recyclage de l'azote dans l'étang de Thau et sa disponibilité pour la production primaire.

Certains auteurs ont d'ailleurs mesuré des flux de phosphates dans les écosystèmes à huîtres (Dame et Libes, 1983 ; Sornin *et al.*, 1983, Dame *et al.*, 1988). Ces productions de sels nutritifs suggèrent que la forte consommation en chlorophylle *a* et la diminution importante de biomasse phytoplanctonique par l'action des huîtres sont « compensées » par un apport important en sels nutritifs favorisant le développement de phytoplancton (Dame et Libes, 1983 ; Dame et Dankers, 1988). Il a été montré que la reminéralisation de sels nutritifs est étroitement liée à la production de pseudofèces et plus particulièrement de fèces (Cognie et Barillé, 1999 ; Arzul *et al.*, 2001) et qu'elle est plus rapide que pour la fraction sestonique naturellement sédimentée (Asmus et Asmus, 1993). Le contenu des pseudofèces a un rôle important sur la composition des sédiments et notamment leur solubilisation qui entraîne des échanges de composés dissous avec la colonne d'eau (Deslous-Paoli et Jousset, 1987). Les récifs d'huîtres favoriseraient donc la reminéralisation de la matière organique en sels nutritifs par les produits de l'activité alimentaire, celle-ci étant sous influence du pool alimentaire disponible. Dame et Libes (1983) soutiennent même que dans les zones estuariennes, l'activité alimentaire de *C. virginica* n'impacte pas le pool phytoplanctonique (même valeur de chlorophylle car la production de sels nutritifs engendrée par la dégradation des rejets alimentaires des bivalves permet le renouvellement des communautés phytoplanctoniques) ; sans elle, cette production locale ne serait pas possible du fait du régime tidal. Ainsi, les récifs d'huîtres ont un contrôle bottom-up par l'action alimentaire

(broutage) et top-down par le relargage de nutriments utilisables par les communautés phytoplanctoniques (Dames et Libes, 1983).

4.10 Bilan des flux à l'échelle du Bassin d'Arcachon

Les tunnels benthiques ont permis d'aborder les flux trophiques *in situ* au sein même des écosystèmes et de mettre en évidence un échange de matière avec l'environnement et notamment les flux de carbone et d'azote particulaires.

Le carbone et l'azote organiques particulaires représentent l'ensemble du carbone et de l'azote contenus dans la fraction organique des MES. Ces flux de consommations sont différents selon la période de l'année et ne sont pas constants au cours du cycle de marée et leurs bilans par expérience peuvent être positifs ou négatifs. L'expérience TEMOIN montre également au cours de la marée des flux de production et de consommation laissant supposer une possible activité du compartiment benthique ou de la sédimentation sur ce matériel particulaire (COP et NOP). Dame *et al.* (1984, 1989) avaient déjà remarqué sur des récifs d'huîtres en Mer des Wadden de la production de COP pendant le jusant, alors que Zurburg *et al.* (1994) à Marennes-Oléron n'ont mis en évidence qu'une consommation de COP avec des ordres de grandeur similaires à ceux quantifiés dans cette étude. Les flux de NOP sont rarement quantifiés dans ce genre d'approche ; seuls Zurburg *et al.* (1994) ont mis en évidence des flux de consommation avec des valeurs semblables à celles quantifiées sur les huîtres sauvages en mai, soit $1,14 \text{ g.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ en moyenne sur la marée. Le rôle de l'état physiologique des huîtres sur les flux est difficile à estimer au vu des variabilités de production et de consommation entre stations et entre dates. Cependant, dans les deux stations (CULT et SAUV), les productions de COP en juillet correspondaient à la période où les huîtres sont en fin de gamétogénèse, soit quand la demande énergétique des huîtres est très forte (Samain et McCombie, 2007). En effet les huîtres peuvent moduler leur alimentation en fonction de leur statut physiologique et de leurs besoins énergétiques (Bayne, 2009).

Cependant, la forte consommation de matière, associée à la disparition de chlorophylle *a* a été confirmée par les différences d'abondances planctoniques. Ces observations générales de flux et de taux d'éclaircissement du matériel particulaire ont déjà été recensées dans d'autres études menées sur des récifs de moules ou d'huîtres (Dame *et al.*, 1984, 1989 ; Dame et Dankers, 1988 ; Asmus *et al.*, 1990 ; Zurburg *et al.*, 1994 ; Prins *et al.*, 1996).

Les expériences menées de façon saisonnière ne permettent pas d'évaluer de différence importante de consommation ou de production (en dehors de la chlorophylle *a*) entre les deux configurations d'huîtres et par date, mais permettent d'intégrer la variabilité saisonnière de réponse face à une physiologie différente des huîtres. Les biomasses d'huîtres cultivées et sauvages ont été estimées équivalentes dans le Bassin d'Arcachon à 40 000 t en 2002 (Blanchet, 2004). Les taux d'éclaircissement et les flux permettent d'évaluer le temps qu'il faut à chaque population pour épurer le volume d'eau total de la baie et la quantité de matière consommée annuellement¹³) (Tableau IV-26). Les temps d'épuration sont estimés entre 2 et 8 jours pour les deux populations en fonction des paramètres considérés, et renforcent l'idée de l'importance de l'entrée de masses d'eau océanique côtières adjacentes chargées en plancton pour l'alimentation des bivalves. Zurburg *et al.* (1994) ont montré que les bivalves en baie de Marennes-Oléron pouvaient filtrer la totalité de la baie en moins de 2,8 jours avec un taux d'éclaircissement moyen de 1,8 m³.m⁻² par jour, en considérant à la fois la biomasse de moules et d'huîtres. Or, le renouvellement des eaux dans le Bassin d'Arcachon est estimé à 5 jours pour les eaux externes et jusqu'à 20 jours pour les eaux les plus internes (Plus *et al.*, 2006) ; l'entrée d'eau d'origine marine ne semble donc pas pouvoir régénérer les eaux assez rapidement, sans tenir compte de la production locale. Enfin, pour une consommation annuelle équivalente en chlorophylle *a*, les huîtres cultivées constituent un filtre de carbone et d'azote organiques particuliers plus important que les huîtres sauvages, avec un piégeage de carbone estimé à 11,5.10³ t et 3,9.10³ t par an (pour un total de 15,4 t), respectivement. Glé (2007) a estimé la production phytoplanctonique maximale à 93,2 mg de C.m⁻³.j⁻¹ dans le Bassin d'Arcachon, soit 15,3.10³ t de C par an, soit sensiblement la même quantité de COP qui est retenue uniquement par l'ensemble des communautés d'huîtres (et espèces associées) présentes dans le bassin d'Arcachon, minimisant ainsi la ressource nutritive disponible pour les autres organismes filtreurs.

Concernant les flux d'ammonium, en bilan annuel, la production des huîtres sous forme de culture ou récifales est équivalente et estimée à 572 g, relarguée dans la colonne d'eau.

¹³ Les calculs de matières consommées annuellement (flux) et les temps de consommation (CR_{ind}) ont été estimés en considérant une biomasse de 20 000 t d'huîtres cultivées et sauvages (poids vivants transformés en poids sec à partir de régressions linéaires des données du suivi saisonnier (Chapitre II) et un volume d'eau dans le Bassin de 400.10³ m³. Les flux (ou les CR) ont été intégrés sur les 4 heures de prélèvement de jusant pour constituer une marée entière et la moyenne des trois saisons échantillonnées appliquée à deux marées par jours et 365 jours. Les temps de consommation totaux sont calculés en utilisant la moyenne des 6 prélèvements et la somme des biomasses sèches des deux populations.

Ces bilans pour l'ensemble du Bassin restent une estimation qui a pu être sur- ou sous-évaluée, en fonction :

- (1) de l'âge des huîtres, qui se nourrissent sur un pool alimentaire différent ou avec des taux de consommations différents,
- (2) du pool alimentaire disponible (hétérogénéité spatiale de la ressource dans le Bassin en fonction de la distance à l'océan),
- (3) du comportement des autres formes de récifs (*e.g.* récif au sol),
- (4) de la quantité d'huîtres estimées présentes dans le Bassin,
- (5) de la spontanéité des mesures réalisées (prélèvements non continus, trois saisons, cycle tidal, cycle diurne).

Cependant, ils représentent des valeurs moyennes pour le Bassin avec des coefficients de marée moyens, une position centrale et un âge d'huître « en pousse ». Ces données devraient être comparées à d'autres sites dans notre zone d'étude. Elles peuvent être cependant intégrées à un modèle d'étude de capacité trophique du Bassin d'Arcachon, en prenant compte à la fois un modèle dynamique des masses d'eau et l'importance des compartiments biologiques simulée, bien que généralement l'une des deux approches soit favorisée (Héral, 1991).

Tableau IV-26 : Estimation du temps d'éclaircissement de l'ensemble de la baie par les huîtres et quantité annuelle de consommation par les deux configurations d'huîtres dans le Bassin d'Arcachon.

Paramètre	Quantité consommée annuellement			Temps de consommation (jours)		
	Cultivé	Sauvage	Total	Cultivé	Sauvage	Total
Chlorophylle <i>a</i>	79,94 t	100,62 t	180,56 t	2 à 3	2 à 3	1,43
NOP	1627 t	821 t	2248 t	4 à 5	8	2,88
COP	11,5.10 ³ t	3,9.10 ³ t	15,4.10 ³ t	2 à 3	4 à 5	1,76
NH ₄	-572,0.10 ³ g	-572,4.10 ³ g		3 à 4	6	2,28

5. Conclusions

La dynamique des courants avec des vitesses nulles durant le flot n'a permis de quantifier des flux qu'entre une heure avant la pleine mer et la fin du jusant. Les vitesses augmentent graduellement et sont maximales deux heures après la pleine mer. Le système de valvométrie a permis de confirmer que les huîtres étaient ouvertes durant les expériences et donc susceptibles d'interagir avec la masse d'eau.

L'ensemble des paramètres mesurés ont une saisonnalité marquée et évoluent avec le cycle de marée. Les abondances de microphytoplanctons, microzooplanctons et nano-eucaryotes $> 8 \mu\text{m}$ sont plus fortes à pleine mer. A pleine mer en général, les communautés de photo-autotrophes sont dominantes. L'entrée d'eau océanique augmente donc la qualité des eaux et la quantité de nourriture disponible pour les huîtres par un apport d'organismes planctoniques.

Les huîtres consomment préférentiellement des particules comprises entre 5 et 100 μm et notamment parmi le microphytoplancton, les diatomées pélagiques, ainsi que les ciliés. Les huîtres semblent être capables de sélectionner préférentiellement certaines diatomées, tandis que les ciliés semblent être consommés de manière passive. A certaines périodes, les procaryotes hétérotrophes contribuent au bol alimentaire des huîtres, tout comme les nanoflagellés de taille $> 5 \mu\text{m}$. La chlorophylle *a* et la quantité de phytoplancton qui disparaissent montrent l'impact que peuvent avoir les écosystèmes de bivalves sur leur communauté de proies. Les huîtres en mode de culture semblent consommer plus que les huîtres en récifs naturels par unité de poids, mais pas par unité de surface. Les maxima de consommation sont évalués une heure après la pleine mer avec l'arrivée de la masse d'eau océanique. Les huîtres cultivées et sauvages constituent une biomasse importante qui, par leur activité alimentaire, sont des puits de carbone assimilés importants.

L'activité alimentaire de l'huître associée à l'activité sédimentaire bactérienne, est également une source de production de NH_4 . Les produits d'excrétion des huîtres (ammonium) sont susceptibles de relancer la production de phytoplancton en cas de limitation nutritive de celui-ci, particulièrement en période estivale.

Les bilans effectués ont permis d'estimer qu'il faut à la biomasse totale d'huîtres du Bassin d'Arcachon moins de 3 jours pour épurer la chlorophylle *a* de l'ensemble de son volume, ce qui est inférieur au temps de renouvellement des masses d'eau, et soulève la question de la capacité limite trophique du milieu et du maintien de fortes biomasses d'huîtres dans cet écosystème.

PARTIE 3 :

HUITRE ET BENTHOS



Chapitre V : Effets de la présence d'huîtres cultivées et naturelles sur les caractéristiques sédimentaires

1. Introduction

La présence d'une activité aquacole entraîne généralement une pollution d'origine organique. Les animaux étant concentrés sur une surface ou un volume délimité, leurs produits d'excrétion provoquent un enrichissement du milieu en matière organique, en particulier au niveau du sédiment, qu'il s'agisse de bivalves ou de poissons (Castel *et al.*, 1989 ; Baudinet *et al.*, 1990 ; Nugues *et al.*, 1996 ; Pereira *et al.*, 2004 ; Forrest et Creese, 2006 ; Bouchet, 2007 ; Carvalho *et al.*, 2007 ; Kochmann *et al.*, 2008 ; Ysebaert *et al.*, 2009). Bien que la culture de bivalves ne nécessite pas d'ajout de nourriture comme dans les élevages piscicoles, ce sont des organismes qui ont une capacité de filtration importante (Dame et Allen 1996) et qui transforment la matière qu'ils filtrent (Cranford *et al.*, 2003). Dans le cas des huîtres, le tri sélectif des particules augmente la fraction rejetée sous deux formes, une forme excrétée, les fèces, issues de la digestion, et les pseudofèces qui sont un agglomérat de particules non digérées. Les taux de sédimentation de ces particules et l'hydrodynamisme local conditionnent les apports de matière organique à l'interface sédimentaire (Sornin, 1981 ; Cranford *et al.*, 2003 ; Hartstein et Rowden, 2004). Ces apports peuvent être dégradés par l'activité bactérienne et être à l'origine de périodes d'anoxie par consommation d'oxygène lors de leur dégradation dans certains écosystèmes (Sornin *et al.*, 1983 ; Mazouni *et al.*, 1996 ; Pereira *et al.*, 2004). Les huîtres ne retiennent pas que les particules alimentaires, mais l'ensemble des particules supérieures à 5 μm , et favorisent leur sédimentation ; elles augmentent également la sédimentation de particules fines inorganiques (Sornin *et al.*, 1988 ; Barillé *et al.*, 1993, 1997).

La densité de bivalves et leur condition physiologique modulent les apports de matière organique vers le sédiment. Leur activité trophique détourne ainsi une partie de la production primaire et des flux d'énergie des réseaux trophiques planctoniques vers les réseaux benthiques (Cranford *et al.*, 2003).

Dans le Bassin d'Arcachon, la production aquacole est tournée vers l'huître creuse *Crassostrea gigas*, qui est également présente sous sa forme naturelle récifale. Or, la présence d'huîtres, en élevage sur table ostréicole ou en récifs naturels, entraîne des modifications des vitesses et directions des courants à micro-échelle (Sornin, 1981 ; Kervella *et al.*, 2010) et facilite ainsi la sédimentation des biodépôts. De plus, l'huître creuse n'est pas une espèce indigène du Bassin et peut, par son activité alimentaire, altérer les processus sédimentaires en modifiant à la fois la structure physique et la composition du sédiment, ayant des répercussions à plus grande échelle sur le biota.

Ce chapitre a pour objectif de déterminer l'impact des huîtres sur les paramètres sédimentaires particuliers, en comparant la variabilité temporelle de ces derniers dans trois configurations : (i) des huîtres présentes sous forme de récifs, (ii) des huîtres cultivées sur tables, et (iii) en l'absence d'huîtres.

2. Matériel et méthodes

L'échantillonnage s'est déroulé à marée basse sur le même site que dans les chapitres précédents, le site des Hosses. Trois stations (Figure V-1) ont été définies sur ce site au même niveau hypsométrique, séparées seulement d'une vingtaine de mètres :

- SAUV : station au sein de récifs sauvages,
- CULT : station sous des tables ostréicoles,
- REF : station dépourvue d'huîtres et considérée comme référence.



Figure V-1 : Sédiments de la station de référence (REF, à gauche), sous les tables ostréicoles (CULT, au centre) et dans les récifs naturels sauvages (SAUV, à droite).

2.1 Echantillonnage

Durant un an (de mai 2007 à juin 2008) et avec une fréquence bimensuelle, trois réplicats de sédiment par station ont été prélevés à l'aide d'un carottier de 40 mm de diamètre et sur 40 mm de profondeur, puis groupés. Les échantillons ont été congelés à -20°C pour être conservés jusqu'à lyophilisation. Les sédiments ont été ensuite tamisés et homogénéisés sur une maille de 500 µm, de manière à retirer les débris divers, coquilles ou végétaux. L'ensemble des paramètres suivants ont été analysés à partir de ces sédiments lyophilisés.

2.2 Granulométrie

La répartition en taille des particules a été caractérisée grâce à un microgranulomètre laser Malvern de type Mastersizer, analysant les grains d'une taille de 50 nm à 900 µm. Les particules diluées dans l'eau dévient l'axe principal du laser. La quantité de lumière déviée et l'angle de déviation permettent de mesurer la taille du grain grâce à la théorie de Fraunhofer (les particules sont assimilées à des disques plats et opaques). Les résultats sont présentés

par fractions de taille entre 0,06 et 500 μm (la fraction supérieure à 500 μm étant négligeable (< 5%)) et exprimés, pour chaque fraction, en % du volume total de particules. Ces pourcentages ont été regroupés en classes de taille traditionnellement utilisées en écologie (Bachelet *et al.*, 1997) : sables moyens (250-500 μm), sables fins (125-250 μm), sables très fins (63-125 μm), et pélites (< 63 μm), ces dernières subdivisées en fractions 15-63 μm et <15 μm . La fraction < 63 μm permet de définir l'envasement des stations.

Ni la matière organique, ni les petits débris coquilliers (< 500 μm) n'ont été éliminés au préalable des échantillons, car ils ont été considérés comme des modifications du milieu engendrées par les huîtres et les communautés d'organismes vivants en relation avec elles.

2.3 Matière organique totale

La quantité de matière organique (MO) a été évaluée par perte au feu (calcination pendant 4 h à 450 °C) de 10 à 15 g de sédiment préalablement lyophilisé puis séché 48 h à 60 °C. Les analyses ont été réalisées en triplicats de mesure.

2.4 Carbone et azote organiques particuliers (COP et NOP)

Pour qualifier la matière organique, les quantités de COP et de NOP ont été mesurées à partir des sédiments lyophilisés, grâce à un CHN Analyseur CN Thermofinnigan Flash EA1112[®]. Les limites de détection de l'appareil sont de 50 μg pour le COP et 7 μg pour le NOP. Le standard utilisé est l'acétanilide dont le rapport C/N est connu. Les sédiments ont été préalablement décarbonatés (acidification en cascade par ajout successif de 50 μL d'HCl 0,2N jusqu'à arrêt du bullage, puis séchage à 60 °C ; adaptation de la méthode de Nieuwenhuize *et al.*, 1994) avant d'être analysés pour le carbone. Cependant, les mesures d'azote pour la plupart des échantillons et de carbone pour quelques échantillons, ont donné des valeurs proches de, ou inférieures à, la limite de détection de l'appareil, principalement dans les sédiments les plus sableux. En effet, les grains de sables étant plus volumineux, la fraction organique contenue dans les sables est plus faible et la quantité de sédiment pouvant être insérée dans le passeur automatique de l'appareil de mesure est limitée. Les résultats sont exprimés en pourcentage de poids sec des sédiments. Compte tenu du peu de résultats valides concernant l'azote particulaire, les données d'azote n'ont pas été traitées. Les mesures ont été réalisées en duplicats.

2.5 Chlorophylle a

La chlorophylle *a* et les phéopigments ont été mesurés par fluorimétrie (fluorimètre Turner Design 10-AU). L'extraction a été réalisée à partir de 100 mg de sédiment lyophilisés dans 8 mL d'acétone à 90% (méthode adaptée de Aminot et Kérouel, 2004). Les échantillons ont été analysés en duplicats. La suite du protocole est identique à celui décrit pour la quantification de la chlorophylle *a* dans les MES de la colonne d'eau (Chapitre II), avec des calculs adaptés.

2.6 Analyses statistiques

Des tests de rangs signés de Wilcoxon et des ANOVA de Kruskal-Wallis ont été réalisés sur l'ensemble des paramètres sédimentaires à l'aide des logiciels Statgraphics® et Statistica® afin de comparer les trois stations d'étude, les données ne répondant pas aux conditions des ANOVA à facteurs multiples.

3. Résultats

3.1 Granulométrie

La distribution des particules à chaque station était bimodale (Figure V-2, A), avec une présence importante de sables (75 à 555 μm) et une abondance plus faible de pélites.

Les particules fines (< 63 μm) représentaient une fraction importante du sédiment des stations CULT et SAUV, avec des valeurs moyennes de 22% et 30% respectivement, et étaient en proportion significativement plus faible à la station REF (13%) (Figure V-3, Tableau V-1). Le sédiment de la station REF était composé majoritairement de sables fins (près de 50%) et de sables très fins (33%). Aux stations CULT et SAUV, les sables très fins ne constituaient que 10% du sédiment, mais les sables fins et les sables moyens y représentaient chacun plus de 30%. Le sédiment des stations CULT et SAUV était donc plus envasé que celui de la station REF, et, paradoxalement, comportait aussi une fraction grossière (sables moyens) importante.

Les tests de Wilcoxon sur la médiane granulométrique, qui indiquent des différences significatives entre la station REF et les deux autres stations en moyenne sur l'année, confirment la dominance générale de particules moins fines à la station REF, et l'absence de différence entre les stations CULT et SAUV (Tableau V-2). Les ANOVA présentent les mêmes résultats (Tableau V-3) en moyenne sur la comparaison des stations.

La granulométrie des sédiments n'a pas montré de saisonnalité marquée, tant en ce qui concerne la proportion des différentes fractions de taille des grains (Figure V-3), que la valeur de la médiane (Figure V-2, B) ou le pourcentage de pélites (Figure V-2, C).

Les sédiments sont plus grossiers à la station de référence qu'aux stations où les huîtres sont présentes ; toutefois, la proportion de sables moyens à ces dernières stations est plus importante. Un envasement croissant est également remarqué de la station REF à la station SAUV avec en position intermédiaire la station CULT.

Tableau V-1 : Moyenne annuelle et écart-type de la proportion des différentes fractions de particules sédimentaires aux stations REF, CULT et SAUV.

	<15 µm	15 – 63 µm	63 – 125 µm	125 – 250 µm	> 250 µm	Sables	Vases
REF	7±3	6±3	33±6	49±10	5±2	87±6	13±6
CULT	11±5	10±5	15±6	27±3	37±12	76±9	22±15
SAUV	16±7	14±6	10±3	30±4	30±12	70±11	30±11

Tableau V-2 : Comparaison des stations deux à deux par un test de rang signé de Wilcoxon pour les paramètres sédimentaires : médiane (D50), teneur en matière organique totale (MO), teneur en chlorophylle a (Chla) et phéopigments, rapport COP/Chla et teneur en carbone organique particulaire (COP) (* : p<0,05 ; ** : p<0,01 ; *** : p<0,001).

	REF/CULT	REF/SAUV	CULT/SAUV
D50 (µm)	<0,001***	<0,001***	0,125
MO (%)	<0,001***	<0,001***	0,155
Chla	0,021*	0,112	0,179
Phéopigments	<0,001***	<0,001***	0,609
COP/Chla	0,027*	0,005**	0,048*
COP (%)	<0,001***	<0,001***	0,275

Tableau V-3 : Comparaison des caractéristiques sédimentaires entre stations évalués par des ANOVA de Kruskal Wallis et des tests de comparaison multiple des rangs moyens (** : p<0,01 ; *** : p<0,001).

	Moyenne ± écart-type			Différences entre stations	
	REF	CULT	SAUV	ANOVA de Kruskal-Wallis	Comparaison multiple des rangs moyens de tous les groupes
Matière organique (%)	0,0074 ±0,006	0,0112 ±0,072	0,0168 ±0,007	p<0,001***	Différence SAUV et CULT avec REF
COP (%)	1,83 ±0,80	6,91 ±3,44	4,17 ±2,66	p<0,001***	Différence SAUV et CULT avec REF
Chlorophylle a (µg.g ⁻¹)	5,97 ±1,67	7,92 ±3,11	7,15 ±2,19	p<0,001***	Différence entre toutes les stations
Phéopigments (µg.g ⁻¹)	2,84 ±3,52	7,40 ±11,42	10,03 ±8,57	p<0,001***	Différence SAUV et CULT avec REF
Pélites (%)	12,95 ±5,87	22,11 ±9,16	28,79 ±11,42	p<0,001***	Différence SAUV et CULT avec REF

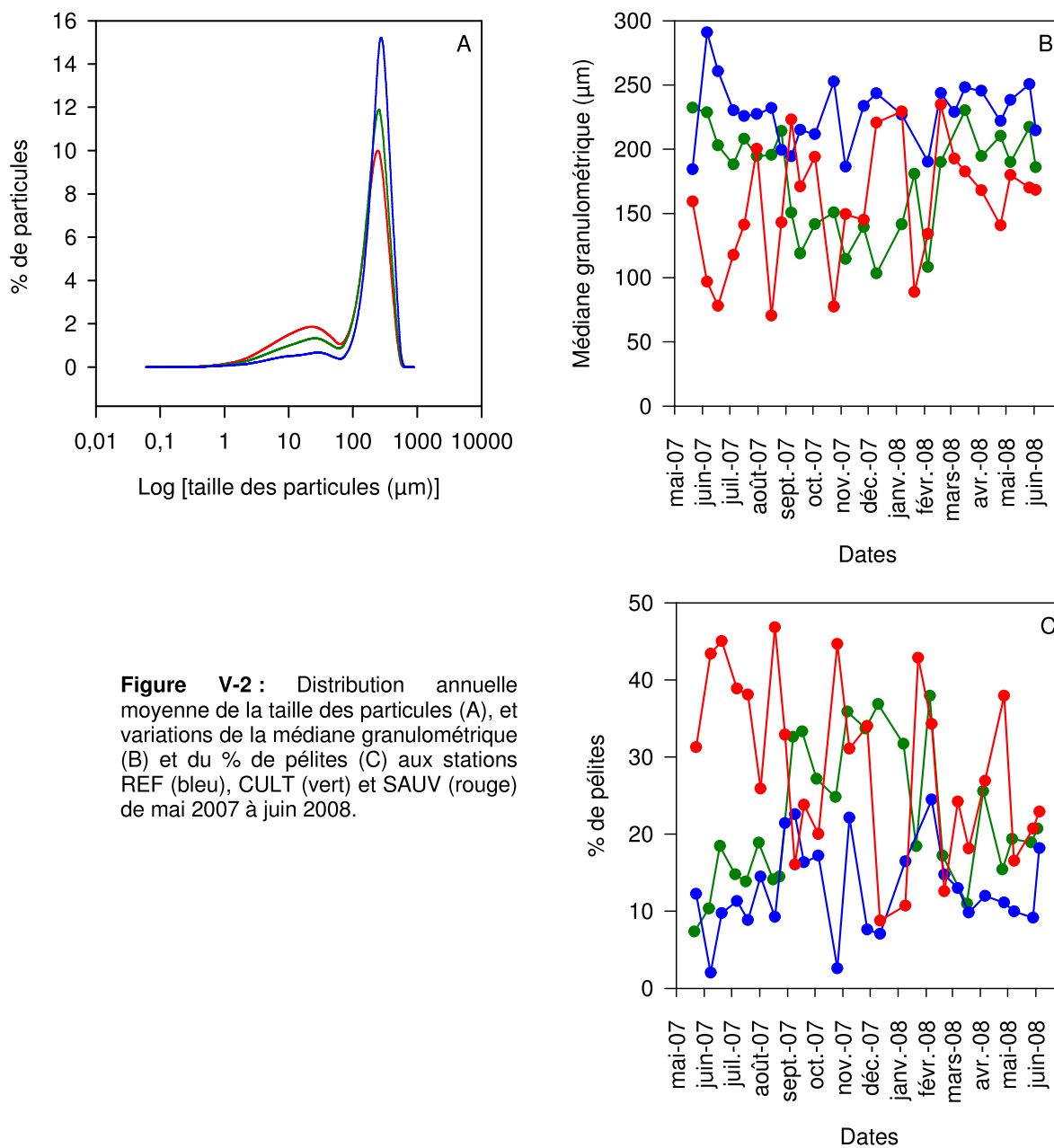


Figure V-2 : Distribution annuelle moyenne de la taille des particules (A), et variations de la médiane granulométrique (B) et du % de pélites (C) aux stations REF (bleu), CULT (vert) et SAUV (rouge) de mai 2007 à juin 2008.

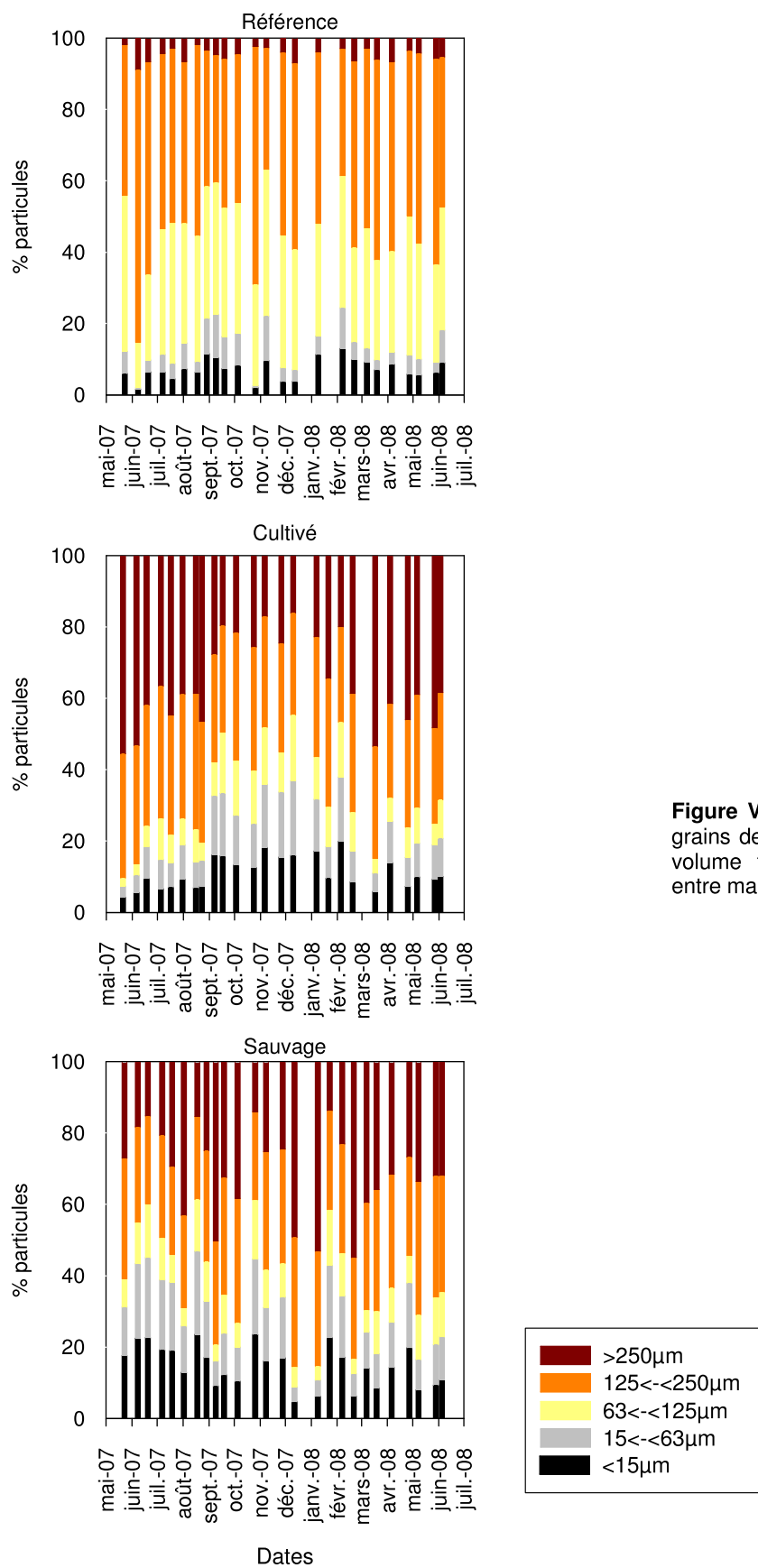


Figure V-3 : Distribution de la taille des grains de sédiment (% des particules du volume total) à chacune des stations entre mai 2007 et juin 2008.

3.2 Matière organique totale

Les teneurs en matière organique du sédiment étaient inférieures à 4% du poids sec de sédiment, et significativement plus élevées dans les stations CULT et SAUV qu'à la station REF (0,5 à 1,5%) et peu différentes entre les stations CULT et SAUV (Tableaux V-2 et V-3). Alors que ces teneurs sont restées stables à la station REF, elles ont fortement fluctué à la station SAUV et montré une variabilité saisonnière assez marquée à la station CULT, avec un maximum hivernal et des minima printaniers (Figure V-4, A).

La station REF comporte moins de matière organique que les deux autres stations et seule la station CULT présente un schéma saisonnier.

3.3 Chlorophylle a

La quantité de chlorophylle a contenue dans le sédiment a été extrêmement variable (entre 2 et 18 $\mu\text{g.g}^{-1}$), temporellement et d'une station à l'autre (Figure V-4, B). Seule la teneur de chlorophylle a à la station CULT s'est avérée significativement plus élevée qu'à la station REF (Tableaux V-2 et V-3). Le seul fait notable dans les variations de ce paramètre est l'occurrence, à la station CULT, de pics en novembre 2007 et en juin des deux années (Figure V-4, B). Comme pour la matière organique totale, la saisonnalité était marquée par des maxima hivernaux à cette station.

La quantité de chlorophylle a contenue dans les sédiments a évolué différemment dans chacune des stations et présentait des variations importantes au cours de l'année. Seul le sédiment de la station CULT a enregistré des concentrations clairement supérieures au sédiment de la station REF et montré une augmentation de concentration en période hivernale.

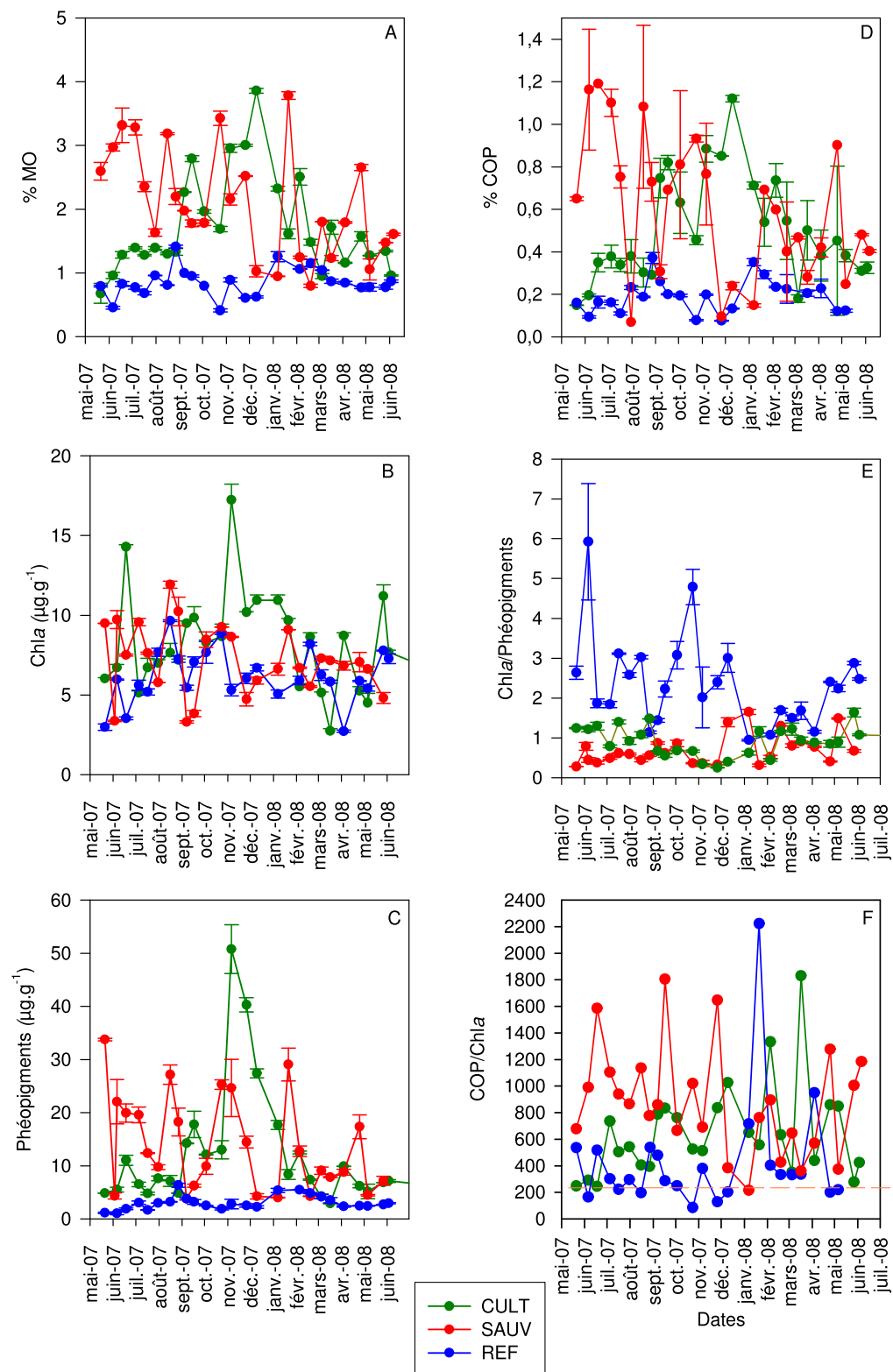


Figure V-4 : Variations des teneurs en matière organique (% de poids sec) (A), en chlorophylle a ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) (B), en phéopigments ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) (C) et en COP (% de poids sec) (D), et des rapports chlorophylle a / phéopigments (E), et COP / chlorophylle a (F) des sédiments des stations / REF (bleu), CULT (vert) et SAUV (rouge) entre mai 2007 et juin 2008. Les barres verticales indiquent les écarts-types de mesure.

3.4 Phéopigments

La quantité de phéopigments a évolué saisonnièrement de la même façon que la chlorophylle *a*, avec des valeurs très importantes dans les stations CULT et SAUV (Figure V-4, C) par comparaison au sédiment de la station REF (plus de deux fois supérieures en moyenne sur l'année). Les quantités dans les sédiments de REF étaient très faibles avec $3,06 \pm 1,33 \mu\text{g.g}^{-1}$ en moyenne sur la période échantillonnée et se différenciaient des deux autres stations en général (Tableau V-2) et en moyenne sur l'année (Tableau V-3) ($p < 0,001$). A nouveau, la station CULT a présenté des valeurs maximales en hiver.

Les sédiments de référence étaient composés d'une plus faible fraction de phéopigments que les sédiments où les huîtres étaient présentes.

3.5 Carbone organique particulaire

L'évolution de la quantité de COP a suivi globalement celle de la quantité de matière organique totale pour chacune des stations (Figure V-4, D). Les teneurs en COP étaient significativement plus élevées aux stations CULT et SAUV qu'à la station REF (Tableau V-2).

La station REF est composée d'une moindre quantité de COP que les deux autres stations. Encore une fois, la saisonnalité semble être plus marquée à la station CULT.

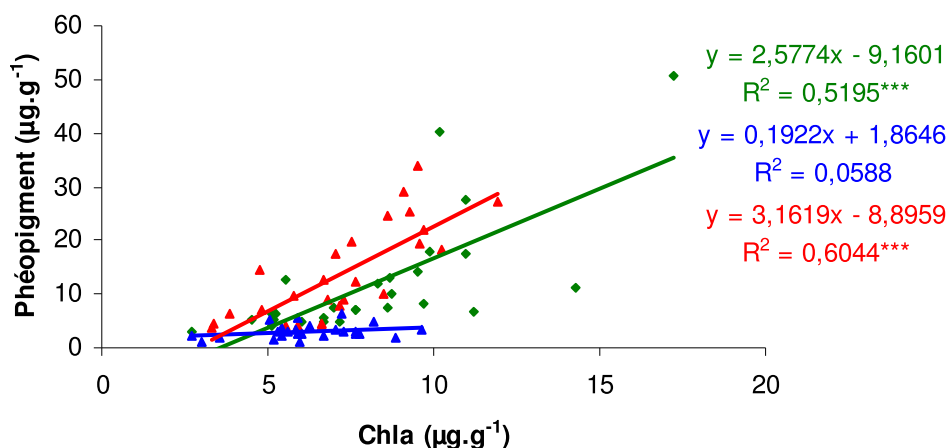


Figure V-5 : Régressions linéaires entre chlorophylle *a* et phéopigments contenus dans les sédiments des stations CULT (vert), SAUV (rouge) et REF (bleu) (***) : $p < 0,001$..

3.6 Caractérisation de la matière organique sédimentaire

La quantité de chlorophylle *a* était corrélée avec les phéopigments dans les stations CULT ($R^2=0,52$; $p < 0,001$) et SAUV ($R^2=0,60$; $p < 0,001$), mais pas dans la station REF ($R^2=0,06$; $p = 0,24$) (Figure V-5).

Le rapport chlorophylle *a* / phéopigments ne montre pas de schéma saisonnier bien marqué (Figure V-4, E). A la station REF, le rapport a été très élevé avec des valeurs toujours supérieures à 1 et même majoritairement supérieures à 2 (en moyenne $2,36 \pm 1,15$) ; il était maximal en période hivernale à cette station. Les valeurs étaient toujours inférieures à 2 aux deux autres stations étudiées SAUV et CULT.

Le rapport COP / chlorophylle *a* était significativement différent entre les trois stations (Tableau V-2). Toujours supérieur à 200 aux stations SAUV et CULT (Figure V-4, F), ce rapport était plus faible à la station REF, avec des valeurs inférieures à 200 aux périodes où le rapport chlorophylle *a* / phéopigments était supérieur à 3.

La qualité de la matière organique approchée par les rapports COP/Chla et Chla/phéopigments indique une dégradation de la matière organique plus importante dans les zones de culture et dans les récifs.

3.7 Résumé des comparaisons des stations

Il existe un effet station pour chacun des paramètres analysés (Tableau V-3). Le sédiment n'est pas différent entre les stations CULT et SAUV pour la matière organique totale, le COP, les phéopigments et les pélites, mais diffère du sédiment de la station REF. La quantité de chlorophylle *a* était, quant à elle, significativement différente entre les trois stations.

Les tests de Wilcoxon (Tableau V-2) soulignent une différence significative entre REF et CULT pour chacun des paramètres évalués avec une plus forte proportion dans les sédiments CULT. Les stations REF et SAUV se différencient également, à l'exception de la quantité de chlorophylle *a*. Les stations CULT et SAUV se distinguent donc nettement de la station REF ; cependant, les stations CULT et SAUV ne diffèrent entre elles que pour le rapport COP / Chla.

4. Discussion

Quelque soit la période de l'année, le sédiment où les huîtres étaient présentes a montré une teneur en pélites supérieure à celle du sédiment de la station de référence, leur proportion augmentant avec la biomasse d'huîtres (CULT : 0,51 kg.m⁻² ; SAUV : 1,6 kg.m⁻² en moyenne sur l'année, cf. Chapitre III). De nombreux auteurs ont signalé des augmentations de la fraction de silts dans différents milieux soumis à l'activité des huîtres (Nugues *et al.*, 1996 ; Forrest et Creese, 2006 ; Kochmann *et al.*, 2008). Ces augmentations ont déjà été recensées dans le Bassin d'Arcachon (Castel *et al.*, 1989) avec des proportions 5 à 7 fois plus élevées dans les parcs ostréicoles que dans des sédiments proches. Dans notre étude, le pourcentage de pélites est resté assez élevé, autour de 13% en moyenne annuelle, à la station de référence.

L'augmentation de la fraction de pélites au niveau du sédiment peut avoir deux explications.

La première est liée à une modification de l'hydrodynamisme local par la présence des tables ostréicoles ou des récifs. Sornin (1981) a démontré à Marennes-Oléron que la présence de tables ostréicoles modifie l'hydrodynamisme local en altérant la conformation des sédiments sableux sous les tables, qui subissent un exhaussement des fonds. Les tables peuvent réduire la vitesse des courants de moitié, et ainsi limiter la capacité de transport des eaux, augmentant leur turbidité à pleine mer. Les particules sédimentent à proximité directe des parcs, favorisant la formation de buttes et micro-chenaux (Sornin, 1981). En effet, les tables ostréicoles entraînent à micro-échelle un développement asymétrique des couches limites créant des zones préférentielles de sédimentation sous les tables (Kervella *et al.*, 2010). Bertin *et al.* (2005) ont montré que le régime tidal à Marennes-Oléron pouvait être réduit de 35% en présence de fermes ostréicoles. Grâce à une table ostréicole chargée seulement de coquilles d'huîtres vides, Sornin (1981) a estimé que l'exhaussement du sol lié uniquement à la structure était dû à une augmentation en vase de 1,5 kg.j⁻¹ (PS). De plus, une partie importante de la colonne d'eau est affectée par la présence de la structure : une large zone de fragmentation est créée juste face aux poches ostréicoles et joue un rôle sur le comportement des particules en suspension (Kervella *et al.*, 2010). Cette altération est également dépendante de l'action des vents, du sens des courants et de l'orientation de la zone de culture des mollusques (Sornin, 1981) ou, en d'autres termes, de l'hydrodynamisme local (Chamberlain *et al.*, 2001).

Pour ce qui est des récifs naturels, peu d'études ont été menées concernant l'altération des courants en leur présence. Cependant, dans une étude sur le recrutement des larves chez *Crassostrea virginica*, Soniat *et al.* (2004) ont mis en évidence une réduction de la vitesse des courants autour des coquilles d'huîtres et en association avec la disposition des coquilles dans les récifs. Les courants peuvent donc être également altérés par les récifs, en favorisant la sédimentation des particules.

La production de biodépôts par les huîtres peut également expliquer une fraction de pélites plus importante aux stations habitées par les huîtres. La biodéposition chez les filtreurs est à la base de la relation entre les compartiments benthique et pélagique (Haven et Morales-Alamo, 1966). Les biodépôts sont le résultat de la sélection des particules alimentaires de la colonne d'eau. Les produits qui en résultent sont les fèces issues de la digestion et les pseudofèces issues du tri pré-ingestif qui rejette les particules non ingérées entourées de mucus, y compris les particules inorganiques. Les biodépôts de mollusques ont une vitesse de sédimentation plus rapide que les matières en suspension (Haven et Morales-Alamo, 1966 ; Sornin, 1981). Leur vitesse est corrélée à leur taille et ils ne sédimentent pas dans les zones de forts courants (Jaramillo *et al.*, 1992 ; Hartstein et Rowden, 2004 ; Hartstein et Stevens, 2005 ; Callier *et al.*, 2006). La sédimentation des pelotes fécales est donc favorisée dans les zones de culture de mollusques à faible hydrodynamisme (Sornin, 1981 ; Chamberlain *et al.*, 2001 ; Callier *et al.*, 2006 ; Richard *et al.*, 2007b). Les tables ostréicoles et les récifs réduisant l'hydrodynamisme, les pelotes fécales sédimentent plus facilement dans ces zones.

Cependant, l'hydrodynamisme local, les forts coefficients de marée ou les tempêtes peuvent chasser les accumulations de particules fines et donner au sédiment une caractéristique plus sableuse, pouvant expliquer la variabilité temporelle de la granulométrie observée dans nos stations. Les sédiments plus grossiers à la station de référence laissent supposer un hydrodynamisme local plus important. Toutefois, la proportion de sables moyens est supérieure aux stations sous l'influence de l'activité des huîtres. Une étude plus complète de profils de carottes ou de bioturbation aurait pu valider les hypothèses d'un remaniement sédimentaire différent entre les stations (bioturbation) ou une stabilisation des sédiments sous l'effet de l'accumulation des biodépôts (le mucus et les particules fines limitant l'érodabilité du sédiment superficiel ; Sornin, 1981).

Ces deux mécanismes, production importante de biodépôts par les huîtres et réduction de la vitesse des courants par les structures associées à leur présence, favorisent la sédimentation de particules fines.

Cette augmentation de la quantité de particules fines a été également associée à des augmentations des teneurs en matière organique totale, en COP et en pigments dans cette étude. La présence d'huîtres modifie donc les caractéristiques organiques des sédiments sous-jacents.

Les teneurs en matière organique totale sont plus variables en période hivernale dans le sédiment des stations REF et SAUV, à l'inverse du sédiment de la station CULT, station où la teneur en particules fines est maximale à cette période. Les fluctuations de la teneur en COP sont similaires aux tendances générales observées pour la matière organique totale. La reminéralisation de la matière organique accumulée sous les parcs à huîtres pourrait être contrôlée par le réchauffement saisonnier (Bouchet *et al.*, 2008) qui faciliterait la dégradation de composés en période estivale, mais uniquement dans les zones des tables (station CULT), traduisant une dynamique différente de la matière organique entre les stations étudiées. Dans les sédiments de la station SAUV, les variations de la teneur en matière organique sont importantes, mais sans schéma saisonnier apparent. Certains auteurs ont cependant montré que, dans les concessions de *Crassostrea (gigas* ou *virginica)*, les sédiments sous les tables ostréicoles ne montrent pas d'enrichissement de matière organique (Mallet *et al.*, 2006), alors que d'autres auteurs ont clairement mis en évidence une zone d'accumulation de COP (Castel *et al.*, 1989), d'acide humique ou fulvique (Feuillet-Girard *et al.*, 1994) ou de matière organique (Nugues *et al.*, 1996 ; Forrest et Creese, 2006 ; Kochmann *et al.*, 2008).

Les variations saisonnières de l'apport en matière organique peuvent avoir différentes origines :

- (1) une augmentation des MES contenues dans la colonne d'eau et une augmentation des vitesses de sédimentation de ces particules ;
- (2) une augmentation du taux de biodéposition lié au cycle d'activité des organismes filtreurs ;
- (3) une utilisation ou non-utilisation par le compartiment benthique.

Chez les mollusques, la quantité de biodépôts produite dépend de nombreux paramètres, dont les conditions physiologiques des animaux, la composition des communautés planctoniques, la température de l'eau, la fraction de particules inorganiques contenue dans l'eau (Deslous-Paoli *et al.*, 1987b ; Soletchnik *et al.*, 1996), ainsi que la structure hydrographique des courants (Haven et Morales-Alamo, 1966). La quantité de MES présente dans la colonne d'eau modifie le potentiel de filtration des animaux et favorise la production de biodépôts liée à l'activité de sélection des particules alimentaires (Barillé *et al.*, 1993, 1997 ; Soletchnik *et al.*, 1996). Le contenu des biodépôts peut modifier le contenu

des sédiments et leur dégradation influencer ainsi la composition dissoute de la colonne d'eau (Deslous-Paoli et Jousset, 1987).

La production de biodépôts est également dépendante de la taille des organismes : elle est plus importante chez les mollusques de petite taille que chez ceux de plus grande taille quand elle est rapportée à la biomasse individuelle (Tsuchiya, 1980 ; Sornin, 1981 ; Callier *et al.*, 2006). Cette différence montre qu'il peut exister un mécanisme d'apports différents dans les récifs, où la quantité d'individus de petite taille est supérieure (*cf.* Chapitre III), par comparaison aux huîtres cultivées, ces dernières ayant une taille assez homogène et ne constituant qu'une seule classe d'âge.

La production de biodépôts par les huîtres peut donc, par une structure de taille différente entre récifs sauvages et tables de culture, associée aux altérations de l'hydrodynamisme, expliquer la variabilité des apports en particules fines et en matière organique entre les stations.

La présence importante de chlorophylle *a* dans le sédiment des stations où les huîtres sont présentes (CULT et SAUV), a déjà été observée dans d'autres études (Nugues *et al.*, 1996) et peut être le résultat, soit d'une accumulation de biodépôts piégeant les diatomées non-assimilables, soit d'une production locale de diatomées benthiques. En effet, les fèces sont composées de débris et de frustules de diatomées (Sornin, 1981 ; Pastoureaud *et al.*, 1995 ; Navarro et Thompson, 1997). Les pseudofèces sont, quant à elles, constituées de particules fines agglomérées dans un mucus et renfermant des diatomées entières (Sornin, 1981).

La station REF présente une quantité de chlorophylle *a* relativement faible, mais des pigments dégradés en moindre quantité : le rapport Chl*a*/phéopigments *y* est toujours supérieur à 1, traduisant un état peu dégradé des organismes phytoplanctoniques par comparaison au sédiment sous les huîtres. De plus, le rapport COP/Chl*a* est plus faible et inférieur à 200 seulement à la station REF, pouvant traduire une certaine fraîcheur de la matière organique du sédiment de cette station (Cifuentes *et al.*, 1989). Ce phénomène peut être expliqué soit par une production locale de microphytobenthos, soit par un hydrodynamisme local important ne permettant pas aux particules phytoplanctoniques, dégradées ou non, de sédimenter.

Dans les sédiments soumis à l'activité des huîtres, les quantités importantes de chlorophylle *a* peuvent être le reflet des particules sédimentées dans les pseudofèces (ayant des valeurs importantes de phéopigments) et le faible rapport Chl*a*/phéopigments peut être la conséquence de la dégradation des biodépôts, soit au niveau du sédiment, soit en liaison avec les processus alimentaires. Les valeurs faibles de ce rapport traduisent l'action de broutage des huîtres sur le compartiment phytoplanctonique (le transit digestif dégrade les

cellules de chlorophylle ; Deslous-Paoli *et al.*, 1987b ; Soletchnick *et al.*, 1996) (Dahlback et Gunnarsson, 1981) ou encore l'augmentation de la sédimentation de débris végétaux liée aux modifications des vitesses de courant engendrées par les structures. Dans le Bassin d'Arcachon, Castel *et al.* (1989) et Relexans *et al.* (1992) ont noté des quantités de chlorophylle *a* plus importantes, un rapport Chl*a*/phéopigments supérieur, et une augmentation de la sédimentation de particules fines dans les parcs ostréicoles par comparaison avec un site sans huîtres, comme dans notre étude.

Un rapport Chl*a*/phéopigments supérieur à 1 peut donc être expliqué par (1) l'intense broutage par l'ensemble des organismes benthiques, (2) la diminution naturelle des quantités de phytoplancton sous des conditions défavorables ou (3) une sédimentation de phytoplancton dégradé (Grémare *et al.*, 1997). Seule la station REF semble évoluer avec la biomasse chlorophyllienne du compartiment pélagique et montre donc bien l'effet des huîtres sur le compartiment sédimentaire.

L'augmentation de la quantité de matière organique dans les sédiments, issue de la production de biodépôts, peut avoir de nombreuses conséquences. C'est à l'interface eau-sédiment qu'ont lieu les échanges entre les compartiments benthique et pélagique et la reminéralisation des sels nutritifs. Un apport massif ou trop important de matière organique peut déstabiliser le système et entraîner une anoxie partielle des sédiments avec le développement de communautés microbiennes spécifiques. L'apport de biodépôts peut amener des conditions de réduction (Mirto *et al.*, 2000) et la production de rejets sulfatés peut, par la suite, limiter la croissance même des coquillages de manière directe (sulfate) ou indirecte (reminéralisation des sels nutritifs, croissance phytoplanctonique ; Chamberlain *et al.*, 2001). Il peut également y avoir un impact direct sur les communautés benthiques associées (Mirto *et al.*, 2000 ; Richard *et al.*, 2007a, b).

Il est donc nécessaire de caractériser les espèces associées et vivant dans les sédiments, dans le but de déterminer l'état de dégradation du système avec la disparition de communautés ou l'apparition d'espèces benthiques opportunistes, pouvant tamponner l'apport massif de matière et maintenir le système viable.

5. Conclusions

L'ensemble des modifications sédimentaires observées sont caractéristiques des zones soumises à l'activité des huîtres en mode de culture et sont le reflet à la fois des modifications de l'hydrodynamisme et de l'activité des bivalves par la production de biodépôts. Les biodépôts altèrent la composition des sédiments (Richard *et al.*, 2007a, b), et sont à l'origine d'une forte production de matière organique dégradée (faible quantité de phéopigments) et d'un envasement des sédiments superficiels dans les zones où les huîtres représentent une importante biomasse. Les stations CULT et SAUV ne se différencient que par une saisonnalité marquée des caractéristiques sédimentaires de la station de culture, traduisant néanmoins une dynamique du compartiment sédimentaire différente entre elles.

Chapitre VI : Impacts de l'huître creuse sur les peuplements de macrofaune benthique dans le Bassin d'Arcachon

1. Introduction

En tant qu'ingénieurs d'écosystème, les huîtres sont susceptibles d'influer fortement le fonctionnement des écosystèmes dans lesquels elles s'établissent, en modifiant le substrat et les ressources disponibles pour les autres organismes (Jones *et al.*, 1994, 1997). L'introduction à des fins aquacoles de l'huître creuse *Crassostrea gigas* n'est pas sans conséquences sur le sédiment, avec en général une augmentation de la fraction fine et un enrichissement en matière organique des sédiments sous-jacents (Sornin, 1981 ; Castel *et al.*, 1989 ; Nugues *et al.*, 1996 ; Bouchet, 2007 ; Chapitre V) provoqués à la fois par l'activité alimentaire des huîtres et par une réduction de l'hydrodynamisme local (Sornin, 1981 ; Soniat *et al.*, 2004).

D'après les données de la littérature, l'effet des huîtres sur les communautés de macrofaune benthique est variable et dépend notamment des conditions hydrodynamiques locales et de la biomasse de filtreurs présentes sur le site. Certains travaux ont montré une augmentation ou une diminution de l'abondance de l'endofaune, associées ou non à une plus forte diversité (Castel *et al.*, 1989 ; Nugues *et al.*, 1996 ; Carvalho *et al.*, 2007), tandis que d'autres n'ont quantifié qu'un faible impact sur les communautés benthiques (De Grave *et al.*, 1998 ; Bouchet, 2007 ; Bouchet et Sauriau, 2008 ; Forrest et Creese, 2006). Ces modifications se traduisent généralement par une plus forte abondance d'espèces opportunistes ou marqueuses d'un enrichissement en matière organique. Quelques études sont disponibles sur les récifs naturels de *Crassostrea gigas*, notamment du fait du développement de l'espèce en Mer des Wadden et de sa compétition spatiale avec la moule bleue (Diederich *et al.*, 2005, 2006 ; Nehls et Buttger, 2007). En règle générale, quand les huîtres forment des récifs, elles entraînent un accroissement de l'abondance et de la biomasse d'organismes, ainsi qu'une augmentation de la biodiversité (Meyer et Townsend,

2000 ; de Montaudouin *et al.*, 2002 ; Nehls et Buttger ; 2007 ; Kochmann *et al.*, 2008 ; Markert *et al.*, 2010). En effet, les récifs naturels ont une forme très complexe offrant refuge et support à de nombreux organismes sessiles ou vagiles (Kochmann *et al.*, 2008 ; Buschbaum *et al.*, 2009 ; Summerhayes *et al.*, 2009 ; Koivisto et Westerbom, 2010).

Dans le Bassin d'Arcachon, en dehors des herbiers de zostères caractéristiques des substrats meubles, peu d'espèces capables de modifier le milieu sont présentes à une densité aussi forte que les huîtres. Les conséquences du développement des récifs sous leur forme naturelle dans cette baie ostréicole n'ont pas été évaluées, notamment en ce qui concerne leur impact sur les communautés benthiques natives.

Le but de cette étude est donc de déterminer la réponse fonctionnelle des communautés benthiques (procaryotes et macrofaune) en réponse aux modifications des caractéristiques sédimentaires liées à la présence et à l'activité des huîtres, présentes soit sous forme cultivée, soit sous forme sauvage, *i.e.* en récifs naturels, en tenant compte à la fois de l'épifaune et de l'endofaune des récifs.

2. Matériel et méthodes

L'échantillonnage s'est déroulé à marée basse, de mai 2007 à juin 2008, sur le site des Hosses, aux trois stations définies dans le chapitre précédent :

- SAUV : station au sein des récifs sauvages¹⁴,
- CULT : station sous des tables ostréicoles,
- REF : sédiment dépourvu d'huître.

2.1 Procaryotes sédimentaires

2.1.1 Echantillonnage

Toutes les deux semaines, des échantillons de 20 cm³ de sédiment (soit les 3 cm superficiels) ont été prélevés à l'aide d'un carottier de diamètre 3 cm. Dix réplicats d'échantillon ont été prélevés selon la norme AFNOR X 31-100¹⁵. à chaque station, puis regroupés dans un contenant stérile : ce mode d'échantillonnage permet d'intégrer la variabilité spatiale. De retour au laboratoire, les échantillons ont été conservés à 4 °C jusqu'à analyse (dans un délai maximal de 24 h).

2.1.2 Protocole d'extraction et de quantification

De manière stérile, les échantillons ont été homogénéisés, puis 2 g ont été pesés pour l'évaluation du poids sec après 48 h dans une étuve 60 °C. Dans un deuxième temps, trois réplicats de 1 g de sédiment par station ont été analysés. L'extraction a été réalisée dans un tube stérile par ajout de 1,7 mL d'eau de mer filtrée (Anodisc 0,2 µm) naturelle stérilisée. Le solvant utilisé pour l'extraction était du Tween 80 dilué au dixième. Après ajout de 300 µL de solvant, les tubes ont été vortexés pendant 10 min (extraction mécanique), puis centrifugés 10 min à 1000 rpm. Le surnageant contenant les procaryotes a été dilué en cascade avec de l'eau de mer stérile et filtrée. Les échantillons ont ensuite été filtrés sur filtre

¹⁴ A partir de juin 2007 pour la macrofaune à cette station (problème de conservation des échantillons)

¹⁵ Deux échantillons à chaque extrémité de table ostréicole ou des récifs, deux en position centrale et quatre aléatoirement. A la station de référence, de manière totalement aléatoire (aucune démarcation).

ANODISC 25 mm Whatman de porosité 0,2 µm. Puis les échantillons ont été marqués par une solution de fluorochrome, le LIVE/DEAD® BacLight Bacterial™ Viability Kit (L13152). Le fluorochrome est composé de Syto 9 (1X), dont les longueurs d'onde d'excitation et d'émission sont respectivement de 480 nm et 500 nm, et de iodure de propidium (2X), dont les longueurs d'onde d'excitation et d'émission sont respectivement de 490 nm et 635 nm. Le marquage a duré 30 min à l'obscurité.

La lecture entre lame et lamelle s'est faite à l'aide d'un microscope à épifluorescence Olympus BH2-RFCA avec objectif à immersion Dplan APO (x 100, filtre d'excitation BP490) et par comptage d'au moins 100 cellules bactériennes et d'un minimum de 30 champs. La formule de quantification est la suivante :

$$UC = \frac{SF \times NT}{SM \times VE \times NC}$$

avec :

UC = nombre d'unités cellulaires / mL d'échantillon,
SF = surface utile de la membrane de filtration (201 mm²),
NT = nombre total d'unités cellulaires dénombrées,
NC = nombre de champs comptés,
SM = surface d'un champ (0,02 mm²),
VE = volume filtré.

Les unités cellulaires ont ensuite été rapportées au poids sec de sédiment et les résultats exprimés en unités cellulaires par gramme de poids sec de sédiment.

2.2 Macrobenthos

Les stations et la faune associée ont été définies et abrégées comme suit :

- REF : endofaune de la station de référence,
- CULT : endofaune de la station sous les tables ostréicoles (huîtres cultivées),
- SAUV : station établie au sein des récifs d'huîtres sauvages, avec une macrofaune répartie dans trois habitats (voir photographie illustrant la Partie 3) :
 - SSED (pour Sauvages-SEDiment) : endofaune des récifs naturels, présente dans le sédiment directement sous les récifs,
 - SEPI (pour Sauvages-EPIgée) : épifaune des récifs naturels,
 - STOT (pour Sauvages-TOTAL) : faune totale présente dans les récifs naturels (= SSED+SEPI).

2.2.1 Echantillonnage et traitement des échantillons

Cinq réplicats de sédiment ont été prélevés à l'aide d'un carottier de 20 cm × 20 cm (0,04 m²) sur une profondeur d'environ 15 cm à chacune des stations (REF, CULT et SSED). Dans le cas des récifs d'huîtres sauvages, le sédiment a été prélevé sous les récifs. Les récifs eux-mêmes ont été échantillonnés sur toute leur hauteur au-dessus de la surface du sédiment, également à raison de 5 réplicats de 0,04 m² (SEPI).

Le sédiment a été tamisé sur une maille carrée de 1 mm et le refus du tamis fixé dans du formaldéhyde à 4% additionné de Rose Bengale (colorant de la matière organique).

Les amas d'huîtres constituant les échantillons de récifs ont été désagrégés, puis les huîtres ont été grattées avec précaution et lavées sur un tamis de maille carrée de 1 mm, de manière à récolter l'ensemble des organismes présents sur les huîtres et dans les interstices entre les huîtres. Les refus de tamis ont été fixés et colorés comme précédemment.

Les organismes ont été identifiés jusqu'au niveau taxonomique le plus bas possible (généralement, jusqu'à l'espèce)¹⁶ et dénombrés, à l'exception des spongiaires (qui n'ont été pris en compte que pour leur biomasse) et des balanes (trop nombreuses).

Les biomasses ont été déterminées par groupe zoologique (Actinies, Némertes, Annélides, Mollusques, Arthropodes, Echinodermes, Spongiaires + Ascidies), après séchage à l'étuve à 60°C pendant 48 h. Pour les Annélides Polychètes, les spécimens les plus grands ont été ouverts afin d'éliminer au maximum leur contenu digestif, souvent riche en sédiment. Les Mollusques et Echinodermes ont subi une décalcification préalable par dissolution des tests dans une solution d'HCl 10%. Les biomasses sont donc exprimées en poids sec décalcifié.

2.2.2 Approches univariées

a. Abondance, biomasse et richesse spécifique

La macrofaune des différentes stations a été caractérisée par son abondance, sa biomasse et sa richesse spécifique. Les huîtres *Crassostrea gigas* (échantillonnées uniquement dans les récifs) n'ont pas été incluses dans ces paramètres quantitatifs. Les indices biotiques ont été comparés entre les stations à l'aide de tests de Kruskal-Wallis (les

¹⁶ La détermination a été réalisée par Guy Bachelet et Guillaume Bernard.

données n'étant pas homogènes ; tests de Cochran) et de tests de rangs multiples à l'aide de Statistica®.

b. Indices de diversité

L'indice de Shannon-Wiener (H') prend en compte le nombre d'espèces et la proportion de chaque espèce dans l'échantillon et est calculé selon la formule :

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \times \log_2(p_i)$$

où p_i est la proportion de l'espèce i dans une station donnée et S le nombre total d'espèces dans cette station. H' augmente avec le nombre d'espèces et/ou lorsqu'il y a équi-répartition des espèces. Il varie entre 0 et $\log_2(S)$, 0 signifiant qu'une seule espèce est présente et $\log_2(S)$ que toutes les espèces ont la même abondance.

L'indice d'équirépartition de Pielou (J') indique l'équitabilité dans la répartition des individus entre espèces. Il a été déterminé grâce à la relation :

$$J' = \frac{H'}{H_{\max}} \text{ avec } H_{\max} = \log_2(S)$$

J' est compris entre 0 (dominance d'une espèce) et 1 (équirépartition des individus entre les espèces).

c. Indices de classification biocénotique

Les indices de constance et de fidélité des espèces ont été calculés pour chaque situation ou assemblage. Ces indices permettent de qualifier l'importance de chaque espèce dans la composition faunistique moyenne de chaque assemblage. Ils ont été calculés sur la moyenne des répliqués par date.

L'indice de constance (C_{ij}) est défini par :

$$C_{ij} = (N_{ij} / N_j) \times 100$$

où C_{ij} est l'indice de constance d'une espèce i pour l'assemblage j , N_{ij} le nombre total de stations où i est présente et N_j le nombre total de stations dans l'assemblage j (Dajoz, 1975). A partir des valeurs de C_{ij} , les espèces sont qualifiées de « rares » (0 à 12%), « peu communes » (13 à 25%), « communes » (26 à 50%), ou « constantes » (51 à 100%).

L'indice de fidélité F_{ij} indique l'affinité d'une espèce i pour les stations d'un assemblage j par rapport aux autres assemblages. Il est déterminé par :

$$F_{ij} = \left(\frac{C_{ij}}{\sum_{j=1}^k C_{ij}} \right)$$

où C_{ij} est la constance de l'espèce i dans l'assemblage j et k le nombre total d'assemblages considérés. L'indice de fidélité permet de qualifier les espèces d'« accidentelles » (0 à 10%), « occasionnelles » (11 à 33%), « accessoires » (34 à 50%), « préférantes » (51 à 66%), « électives » (67 à 90%), et ou « exclusives » (91 à 100%).

2.2.3 Approche multivariée

L'étude des peuplements a été abordée dans un premier temps sur les abondances d'espèces pour évaluer la dynamique des stations et leur similitude (analyse en mode direct) et ensuite sur les stations afin d'identifier les espèces responsables de différences entre groupes d'habitats (analyse en mode inverse).

A partir des tableaux espèces x abondances, l'analyse des peuplements a été réalisée à différents niveaux :

- (1) au niveau saisonnier pour chaque station ;
- (2) entre les différents habitats, en considérant l'ensemble des peuplements, puis en ciblant sur l'endofaune.

Cette approche nécessite la transformation des données afin de réduire l'importance des espèces dominantes. Dans cette étude, la transformation utilisée a été la transformation racine carrée.

Après transformation, la distance de Bray-Curtis a été utilisée pour réaliser des matrices de similarité. A partir de ces matrices, des analyses à dimensions multiples (MDS) (représentant la distance entre stations dans un espace à N dimensions) ou des analyses en ascendance hiérarchique (CAH) (regroupant les **stations** les plus proches sous forme d'un dendrogramme dont la longueur des branches représente la distance entre les groupes, c'est-à-dire le pourcentage de similarité) ont été réalisées. Cette approche constitue le « mode direct ».

Dans un deuxième temps, l'approche inverse a été effectuée (« mode indirect »). Les espèces rares (seules les espèces > 5% à au moins une station à une date donnée ont été considérées) ont été exclues des tableaux espèces x abondances. Les données ont été ensuite normalisées (divisées par l'abondance totale par station et par date) pour atténuer les phénomènes de dominance et pouvoir comparer les patrons de distribution des **espèces**. Ces nouveaux tableaux espèces x abondances ont subi les mêmes transformations qu'en mode direct pour accéder aux représentations MDS et CAH en mettant en valeur les espèces et non plus les stations.

L'ensemble de ces analyses a été réalisée à l'aide du logiciel PRIMER® 6.0.

Enfin, la mise en évidence de différences entre certains habitats a été réalisée à l'aide de la procédure ANOSIM. L'ANOSIM permet à partir des distances de Bray-Curtis de déterminer un niveau de différence entre plusieurs groupes et évalue si la différence inter-groupe est supérieure ou non à la différence intra-groupe à partir du calcul de la statistique R (Clarke et Warwick, 2001 ; Clarke et Gorkey, 2006). Différentes permutations sont réalisées afin d'obtenir un diagramme de distribution des ressemblances et comparées au R théorique.

Pour l'analyse en mode direct, la caractérisation de chaque assemblage a été résumée dans des tableaux où figurent les abondances des 10 espèces les plus représentées, la biomasse, la richesse spécifique et les espèces caractérisant ces assemblages par les indices biocéniques. Figurent aussi les caractéristiques sédimentaires caractérisées au Chapitre V.

Les analyses en mode indirect ont été examinées à l'aide de la procédure SIMPER (SIMilarity PERcentage), permettant de déterminer la contribution de chaque espèce à la formation de chaque assemblage par date/station.

2.2.4 Approche basée sur les groupes trophiques

Les différentes espèces ont été classées en fonction de leur groupe trophique, déterminé à partir de diverses sources bibliographiques (G. Bachelet et H. Blanchet, comm. pers.) :

- omnivores,
- carnivores,
- nécrophages,
- dépositores de surface,
- dépositores de subsurface,
- brouteurs (herbivores inclus),
- suspensivores.

Les mêmes analyses que pour les habitats ont été réalisées en remplaçant les espèces par les groupes trophiques, le tableau groupes trophiques x abondances étant ensuite normalisé pour obtenir la même forme de représentation en CAH ou MDS.

2.2.5 Approche basée sur les groupes écologiques

L'indice biotique AMBI (AZTI Marine Biotic Index ; Borja *et al.*, 2000) a également été calculé pour les peuplements de l'endofaune (REF, CULT, SSED). Cet indice est basé sur le paradigme de Pearson et Rosenberg (1978) qui stipule que l'enrichissement du milieu en matière organique modifie la structure des communautés de macrofaune en changeant la biomasse, la diversité et la composition spécifique en fonction de la tolérance des espèces à cette perturbation. Dans cette approche, les espèces sont réparties dans 5 groupes écologiques de polluo-sensibilités différentes, définis par Hily (1984) d'après la sensibilité/tolérance des espèces envers un gradient d'enrichissement organique :

- GI : espèces sensibles à une hypertrophisation,
- GII : espèces indifférentes à une hypertrophisation,
- GIII : espèces tolérantes à une hypertrophisation,
- GIV : espèces opportunistes de second ordre,
- GV : espèces opportunistes de premier ordre.

Le calcul de l'AMBI consiste à pondérer la proportion de chaque groupe écologique par le poids de sa contribution dans la représentation du niveau de perturbation, selon la formule :

$$AMBI = \{(0 \times \%GI) + (1,5 \times \%GII) + (3 \times \%GIII) + (4,5 \times \%GIV) + (6 \times \%GV)\} / 100$$

L'AMBI a été calculé à partir du logiciel disponible sur <http://ambi.azti.es/>.

Selon la valeur de l'AMBI, un statut de qualité écologique (EcoQ) est attribué, qualifié de « très bon » pour une valeur d'AMBI de 0 à 1,2, « bon » (1,2 à 3,3), « moyen » (3,3 à 4,3), « mauvais » (4,3 à 5,5) ou « très mauvais » (> 5,5) (Muxika *et al.*, 2005). Cet indice a été validé dans de nombreux milieux (Borja *et al.*, 2004) et notamment utilisé dans le cadre de la Directive Cadre Européenne sur l'Eau (DCE) pour définir la qualité écologique des environnements côtiers. Il a cependant quelques inconvénients dont ceux d'associer une espèce pouvant avoir divers régimes trophiques à une catégorie fixe et de l'absence d'une connaissance réellement argumentée du régime trophique ou de la polluo-sensibilité de plusieurs espèces (Rosenberg, 2001 ; Borja *et al.*, 2004 ; Carvalho *et al.*, 2006).

La méiofaune a également été échantillonnée mais le manque de temps n'a pas permis de traiter les échantillons.

3. Résultats

3.1 Les procaryotes

La quantité de procaryotes, exprimée en unités cellulaires (UC) par gramme (poids sec) de sédiment, était inférieure d'au moins un ordre de grandeur dans les sédiments REF par rapport aux sédiments CULT et SAUV, ce qui traduit une abondance bactérienne plus élevée dans les sédiments sous influence directe des huîtres (Figure VI-1).

Dans toutes les stations, la fraction de procaryotes inactifs était nettement inférieure à celle des procaryotes actifs.

Le schéma saisonnier montre des pics d'abondance en juin 2007 (le plus important) et en février et avril-mai 2008 simultanément dans les trois stations, et d'autres pics légèrement décalés selon les stations entre juillet et octobre 2007. Malgré des périodes d'abondances plus fortes aux stations CULT et SAUV, un niveau de base est maintenu toute l'année avec des valeurs minimales estimées à $2,71.10^6$, $4,19.10^6$, et $2,26.10^8$ UC.g⁻¹ dans les stations REF, CULT et SAUV respectivement. Les valeurs les plus faibles ont été quantifiées en période hivernale.

L'abondance des procaryotes (totaux, actifs et inactifs) sur l'année est significativement différente entre les trois stations (SAUV > CULT > REF) (Tableau VI-1).

Tableau VI-1 : Résultats de l'ANOVA de Kruskal-Wallis et de la comparaison des rangs multiples moyens pour l'abondance des procaryotes des différentes stations (* : p<0,05 ; ** : p<0,01 ; *** : p<0,001 ; n.s. : p>0,05).

Paramètre	Station	CULT	SAUV
Bactéries totales P ANOVA <0,001***	REF	***	***
	SAUV	*	-
Bactéries actives P ANOVA <0,001***	REF	***	***
	SAUV	*	-
Bactéries inactives P ANOVA <0,001****	REF	**	***
	SAUV	n.s.	-

La quantité de procaryotes ne montre pas de saisonnalité marquée bien qu'elle soit minimale en période hivernale. Ils sont plus abondants dans les sédiments des récifs, puis des huîtres de culture, et enfin dans les sédiments de référence.

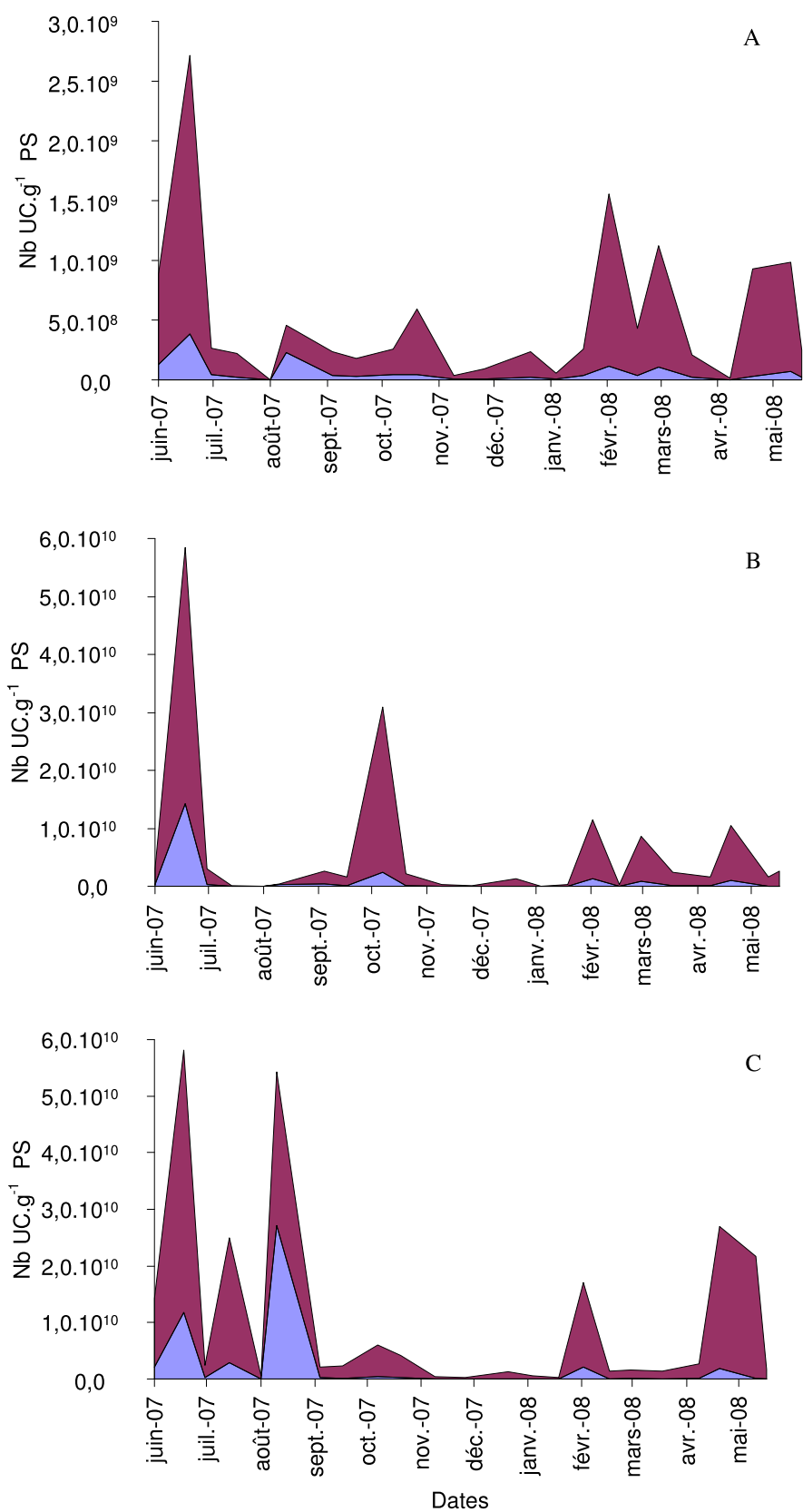


Figure VI-1 : Variations de l'abondance moyenne cumulée (en unités cellulaires par gramme sec de sédiment) des procaryotes hétérotrophes actifs (en violet) et inactifs (en bleu) aux stations REF (A), CULT (B) et SAUV (C) entre juin 2007 et juin 2008. Noter l'échelle des ordonnées différente en A.

3.2 La macrofaune benthique

3.2.1 Analyse univariée

a. Abondance

L'abondance maximale de macrofaune a été relevée, à chaque date d'échantillonnage, dans la station des huîtres sauvages (STOT (non représentée ici)), variant entre un maximum automnal de 48667 ind.m⁻² (novembre 2007) et un minimum hivernal de 25158 ind.m⁻² (mars 2008). Cette dynamique saisonnière est clairement marquée par la composante épifaunique des récifs (SEPI), dont les abondances extrêmes (43817 et 16683 ind.m⁻² ; Figure VI-2) étaient concomitantes avec celles de la faune totale des récifs.

L'abondance de l'endofaune (REF, CULT, SSED) n'a jamais dépassé 8000 ind.m⁻² durant l'année d'échantillonnage (Figure VI-3). Les variations d'abondance au sein du sédiment ont suivi un patron relativement régulier, avec toutefois un décalage temporel assez marqué des maxima entre les stations : septembre 2007 à la station REF (4217 ind.m⁻²), octobre 2007 dans l'habitat SSED (7770 ind.m⁻²) et décembre 2007 à la station CULT (6255 ind.m⁻²).

Sur l'année, l'abondance de l'épifaune des récifs (SEPI ; 25834 ind.m⁻²) était significativement plus élevée que celle de l'endofaune de chaque station (Tableau VI-2). Pour l'endofaune, l'abondance de la station REF (1775 ind.m⁻²) était significativement inférieure à celles des stations CULT et SSED, alors que les abondances de ces dernières (respectivement 3651 et 3059 ind.m⁻²) n'étaient pas significativement différentes entre elles ($p > 0,05$) (Tableau VI-2).

Tableau VI-2 : Comparaison de l'abondance du macrobenthos entre les différentes stations par une ANOVA de Kruskal-Wallis et comparaison multiple de rangs moyens de tous les groupes (***) : $p < 0,001$; n.s. : non significatif).

P ANOVA <0,001***	REF	CULT	SSED	SEPI
CULT	***			
SSED	***	n.s.		
SEPI	***	***	***	
STOT	***	***	***	n.s.

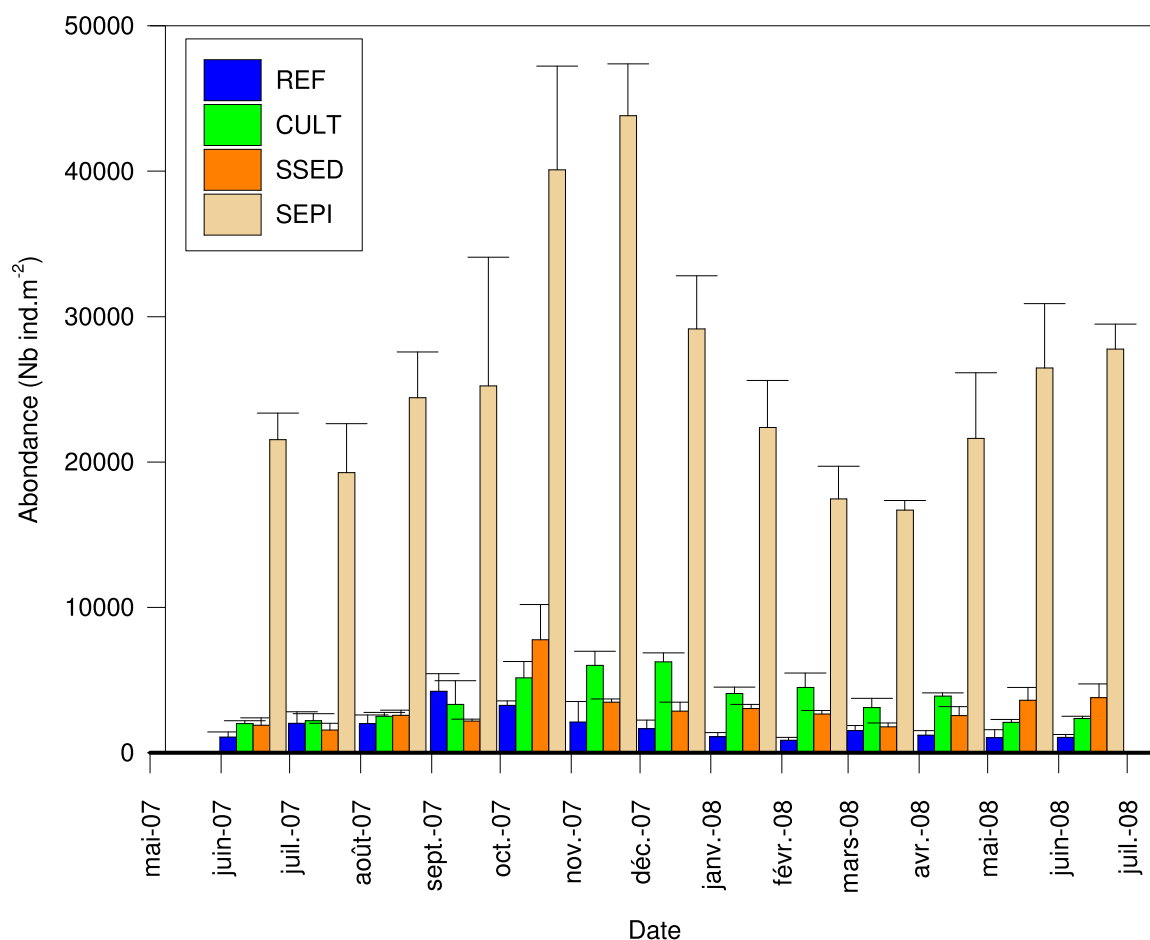


Figure VI-2 : Variations de l'abondance moyenne du macrobenthos dans les différentes stations entre juin 2007 et juin 2008. Les barres verticales représentent les erreurs-standards.

Les Annélides Polychètes constituaient le groupe zoologique dominant, en terme d'abondance relative, dans toutes les stations (Figure VI-4). Venaient ensuite, à parts sensiblement égales, les Mollusques et les Arthropodes (Crustacés essentiellement), sauf à la station SSED où les Mollusques étaient plus abondants ; dans cette dernière, les Annélides Oligochètes représentaient également une part relativement importante de l'abondance. Enfin, à la station SEPI, apparaissaient des groupes peu représentés ou absents dans l'endofaune : Cnidaires, Sipunculien, Ascidies et Echinodermes.

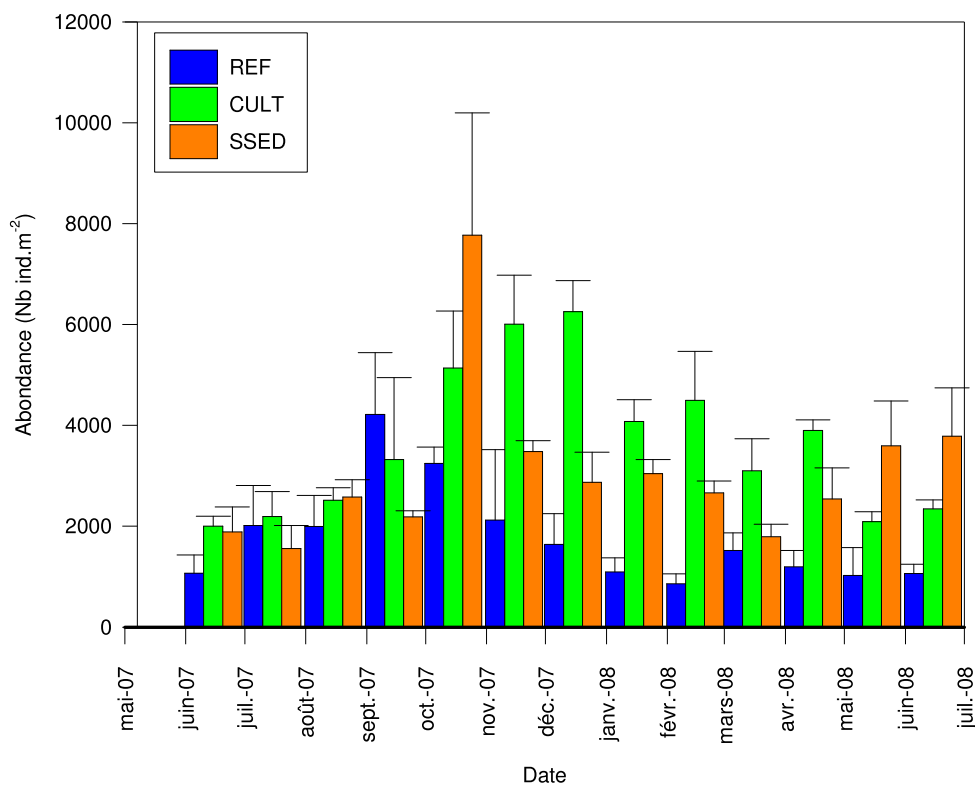


Figure VI-3 : Variations de l'abondance moyenne de l'endofaune des stations REF, CULT et SSED entre juin 2007 et juin 2008. Les barres verticales représentent les erreurs-standards.

b. Biomasse

La biomasse du macrobenthos était, comme pour l'abondance, la plus élevée à la station STOT, comprise entre 104 et 174 g sec.m⁻² durant la majeure partie de l'année, et atteignant des pics très élevés en mars-avril (315 g sec.m⁻² en mars 2008) (Figure VI-5). Ici encore, les variations de biomasse à cette station étaient essentiellement gouvernées par l'épifaune (SEPI).

La biomasse de l'endofaune était, pour la plupart des dates d'échantillonnage, inférieure à 20 g sec.m⁻² (Figures VI-5 et VI-6). Aucune tendance saisonnière nette n'a pu être mise en évidence pour la biomasse de l'endofaune, en raison de la présence aléatoire d'organismes de grande taille, parfois en nombre unique, qui augmentait fortement la biomasse totale dans les échantillons unitaires.

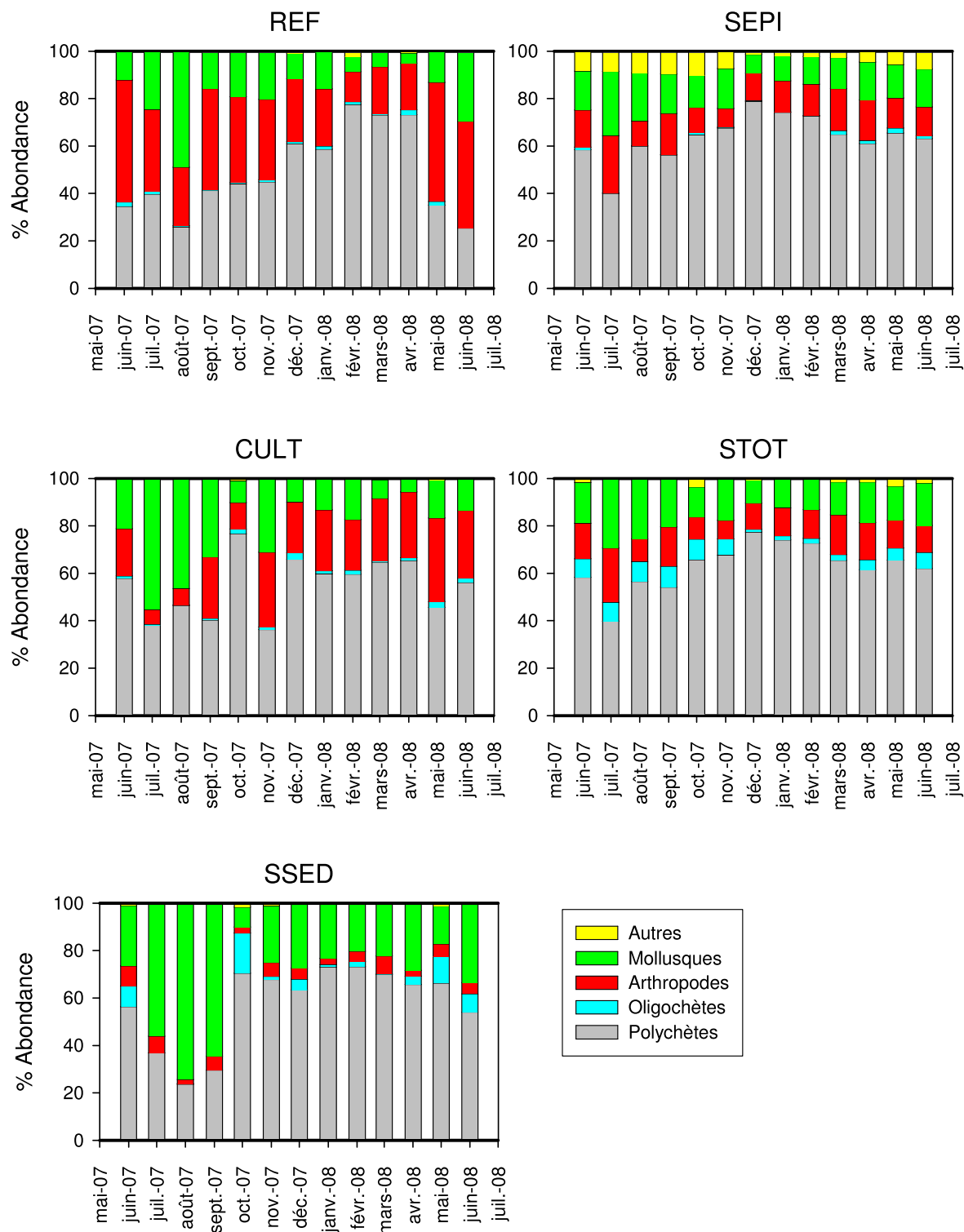


Figure VI-4 : Variations de l'abondance relative des principaux groupes zoologiques de la macrofaune dans chaque station entre juin 2007 et juin 2008.

Les biomasses annuelles à la station comportant des huîtres sauvages (STOT ; 155,86 g sec.m⁻²) et celles de sa composante épifaunique (SEPI : 151,13 g sec.m⁻²) étaient similaires entre elles et significativement supérieures à la biomasse moyenne des stations endofauniques (Tableau VI-3). Les biomasses moyennes de l'endofaune n'étaient pas

significativement différentes entre elles au seuil de 5% (REF : 9,93 g sec.m⁻²; CULT : 6,52 g sec.m⁻²; SSED : 4,73 g sec.m⁻²).

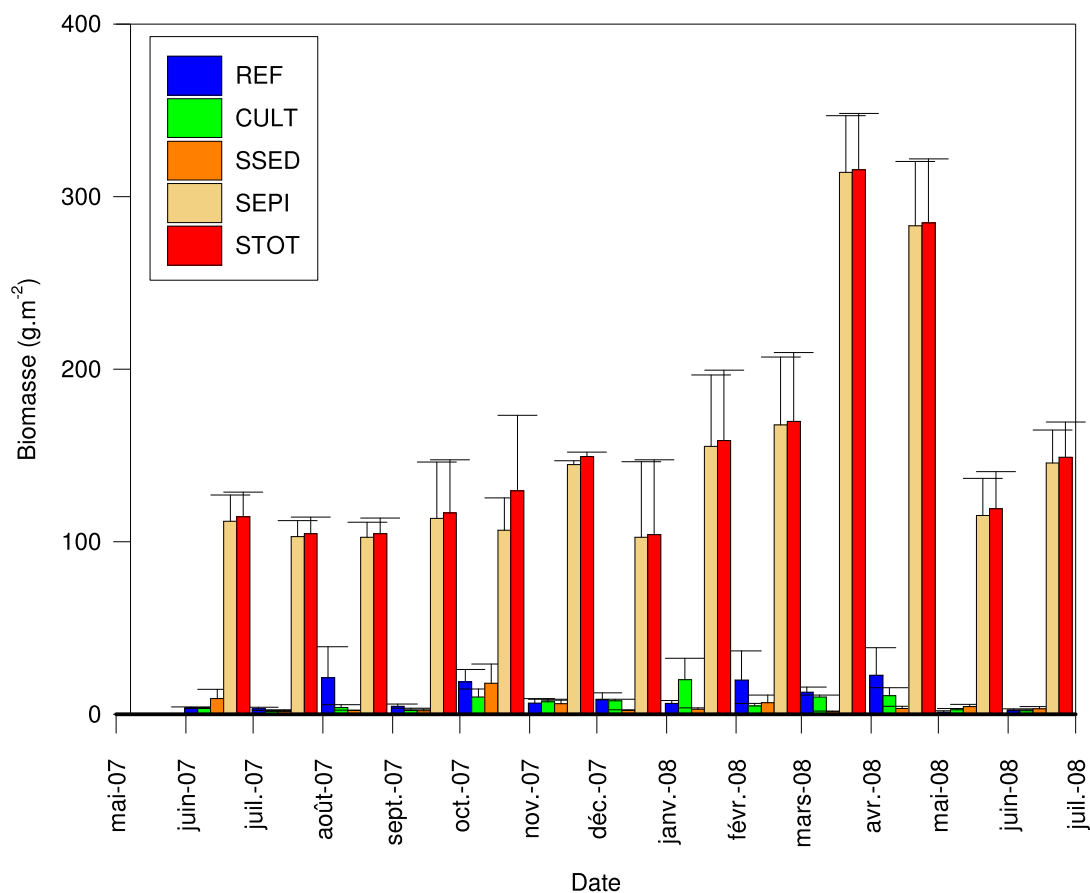


Figure VI-5 : Variations de la biomasse moyenne du macrobenthos dans les différentes stations entre juin 2007 et juin 2008. Les barres d'erreur représentent les erreurs-standards.

Au sein de l'endofaune (stations REF, CULT et SSED), le groupe dominant en terme de biomasse était celui des Annélides, suivis par les Mollusques, puis par les Arthropodes (Figure VI-7). Des dominances de ce dernier groupe sont apparues ponctuellement aux trois stations d'endofaune, dues uniquement à la présence de crabes adultes en faible densité ; un cas similaire est celui des Némertes à deux reprises à la station REF (rectangle « Autres » sur la Figure VI-7). En ce qui concerne l'épifaune (station SEPI), deux groupes dominaient la biomasse, les Mollusques (essentiellement grâce à la moule *Mytilus galloprovincialis*) et les Arthropodes (essentiellement grâce au crabe *Pachygrapsus marmoratus*), loin devant les Annélides.

Tableau VI-3 : Comparaison de la biomasse du macrobenthos entre les différentes stations par une ANOVA de Kruskal-Wallis et comparaison multiple de rangs moyens de tous les groupes (***) : $p < 0,001$; n.s. : non significatif).

P ANOVA ($p < 0,001$ ***)	REF	CULT	SSED	SEPI
CULT	n.s.			
SSED	n.s.	n.s.		
SEPI	***	***	***	
STOT	***	***	***	n.s.

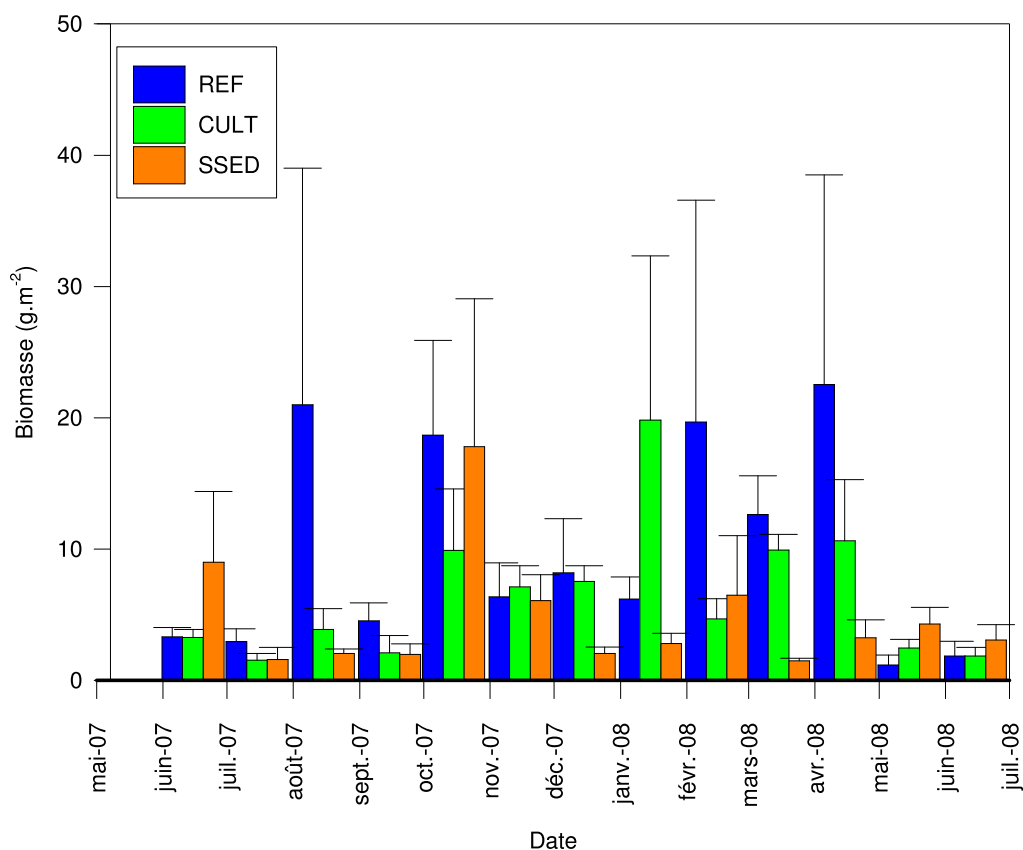


Figure VI-6 : Variations de la biomasse moyenne de l'endofaune des stations REF, CULT et SSED entre juin 2007 et juin 2008. Les barres d'erreur représentent les erreurs-standards.

c. Richesse spécifique

Au total, 146 taxa (*Crassostrea gigas* exclus) ont été identifiés dans l'ensemble des stations, appartenant aux phylums des Annelida (50 taxa, dont 48 Polychaeta), Mollusca (49 taxa), Arthropoda (40 taxa, dont 38 Crustacea), Sipunculida (2 taxa), Echinodermata (2 taxa), Tunicata, Cnidaria et Nemertea (1 taxon chacun). La richesse spécifique totale (nombre de taxa identifiés sur toute la durée de l'échantillonnage) par station a été de 96 pour SEPI, 77 pour REF et pour CULT, 66 pour SSED ; 111 taxa ont été échantillonnés dans les récifs d'huîtres sauvages (SEPI + SSED).

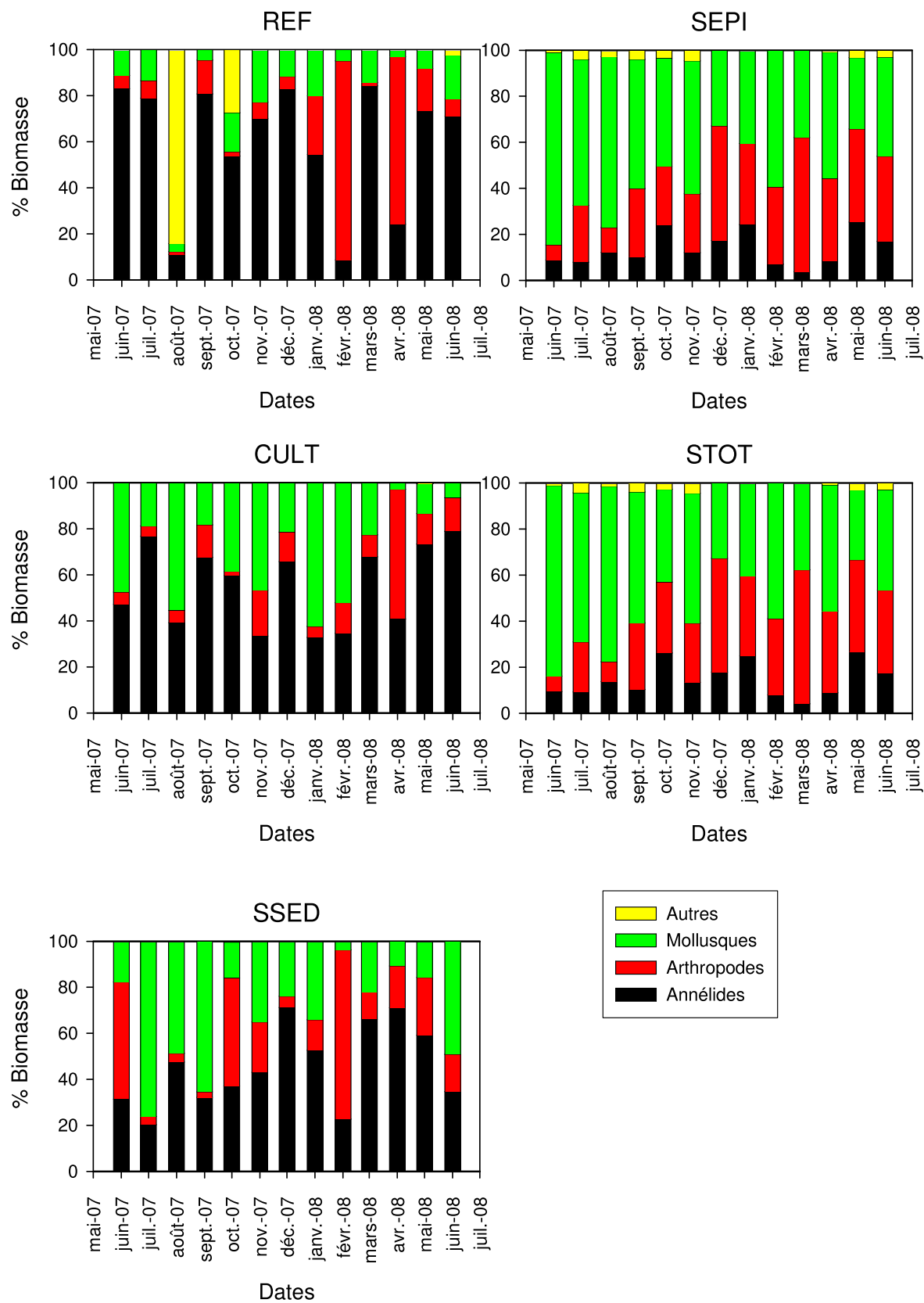


Figure VI-7 : Variations de la biomasse relative des principaux groupes zoologiques de la macrofaune dans chaque station entre juin 2007 et juin 2008.

Les richesses spécifiques moyennes (nombres moyens de taxa par réplicat à chaque date) et totales (nombres totaux de taxa à chaque date) par station n'ont pas montré de saisonnalité bien marquée (Figure VI-8). Le nombre d'espèces a été toutefois maximal en octobre 2007 pour toutes les stations d'endofaune (REF, CULT et SSED), et en novembre 2007 et mai 2008 pour la station d'épifaune (SEPI).

La richesse spécifique était significativement plus élevée à la station SEPI (et STOT) qu'aux stations d'endofaune. Celle des stations REF et SSED, similaires entre elles, était significativement inférieure à la richesse spécifique moyenne de la station CULT (Tableau VI-4).

Tableau VI-4 : Comparaison de la richesse spécifique moyenne du macrobenthos entre les différentes stations par une ANOVA de Kruskal-Wallis et comparaison multiple de rangs moyens de tous les groupes (* : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$; *** : $p < 0,001$; n.s. : non significatif).

P ANOVA (<0,001***)	REF	CULT	SSED	SEPI
CULT	*			
SSED	n.s.	**		
SEPI	***	***	***	
STOT	***	***	***	n.s.

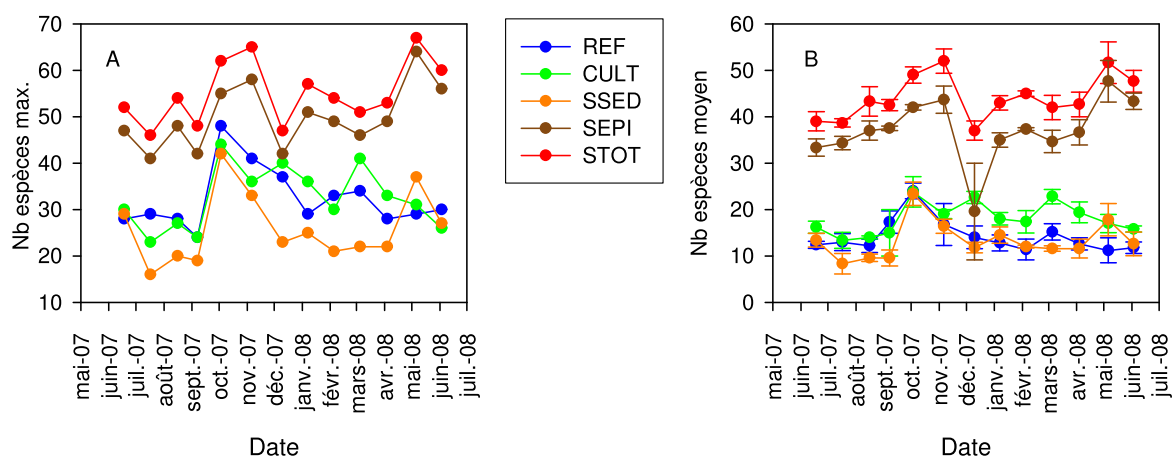


Figure VI-8 : Variations de la richesse spécifique totale (A) et moyenne (B) du macrobenthos dans les différentes stations entre juin 2007 et juin 2008. En B, les barres verticales représentent l'erreur-standard.

d. Indices de diversité

L'indice de Shannon n'a pas montré une saisonnalité uniforme pour l'ensemble des stations et habitats (Figure VI-9 A). En moyenne, l'indice de diversité le plus fort a concerné l'habitat SEPI, et le plus faible l'habitat SSED ; seules les stations CULT et REF ont présenté

un indice de diversité similaire (Tableau VI-5). L'équitabilité la plus élevée a été relevée à la station REF (Figure VI-9 B) où elle était supérieure à celle des habitats de la station SAUV ; ceux-ci avaient également une équitabilité significativement inférieure à celle de la station CULT (Tableau VI-6).

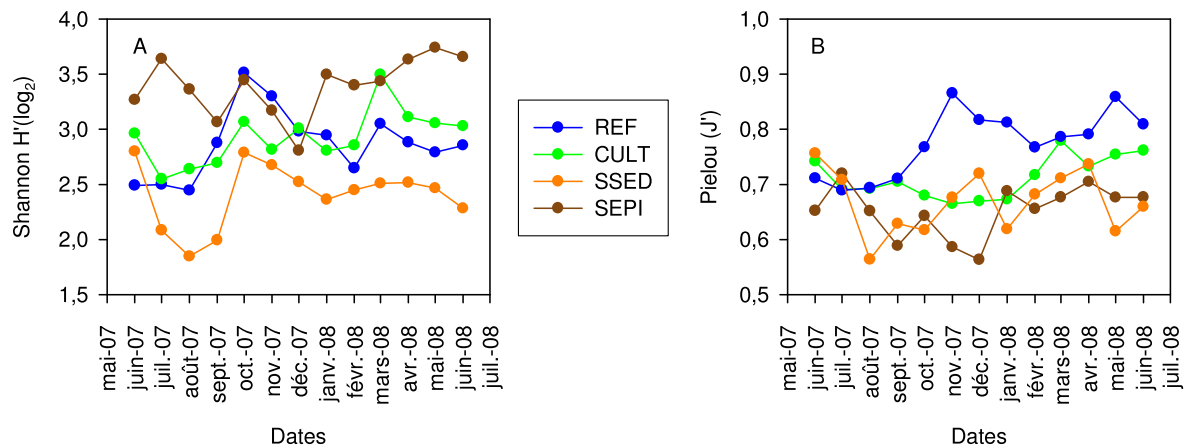


Figure VI-9 : Variations de l'indice de diversité de Shannon (A) et de l'équitabilité de Pielou (B) dans les peuplements macrobenthiques des différentes stations entre juin 2007 et juin 2008. Les barres verticales ont été retirées à des fins de visibilité

Tableau VI-5 : Comparaison de l'indice de Shannon (H') du macrobenthos entre les différentes stations par une ANOVA de Kruskal-Wallis et comparaison multiple de rangs moyens de tous les groupes (***: p<0,001 ; n.s. : non significatif).

P ANOVA (<0,001***)	REF	CULT	SSED
CULT	n.s.		
SSED	***	***	
SEPI	***	***	***

Tableau VI-6 : Comparaison de l'indice de Pielou (J') du macrobenthos entre les différentes stations par une ANOVA de Kruskal-Wallis et comparaison multiple de rangs moyens de tous les groupes (* : p<0,05 ; ** : p<0,01 ; *** : p<0,001 ; n.s. : non significatif).

P ANOVA (<0,001***)	REF	CULT	SSED
CULT	n.s.		
SSED	***	*	
SEPI	***	**	n.s.

L'habitat SEPI s'est différencié des autres habitats et stations par de plus fortes valeurs d'abondance, de biomasse, de richesse spécifique et d'indice de diversité. Au sein des communautés d'endofaune, les différences étaient moins tranchées : l'abondance était plus élevée dans les stations avec huîtres (CULT et SSED) que dans la station REF, mais les biomasses ne différaient pas entre stations ; la richesse spécifique était, en revanche, la plus forte dans la station CULT, alors que l'indice de diversité H' était le plus élevé aux stations REF et CULT.

3.2.2 Dynamique saisonnière des assemblages de macrofaune

Les tableaux espèces – abondances sont en Annexe 3-D.

a. Station REF

L'analyse ascendante hiérarchique (CAH) (Figure VI-10) et l'analyse multidimensionnelle (MDS) (Figure VI-11) montrent clairement un effet de la saison dans le regroupement des dates et un effet progressif (succession des espèces) sur le graphique MDS des assemblages de macrofaune. Trois groupes principaux se distinguent à 59% de similarité (Figure VI-10), marquant les saisons :

- un groupement de fin de printemps, avec les mois de mai et juin des deux années (en se basant sur le cluster et non sur un niveau de similarité à 59% qui exclurait la date de juin 2008), avec comme espèces dominantes *Ampelisca brevicornis* et *Cerastoderma edule* (Tableau VI-7) ;
- un groupement d'été-automne, avec les dates de juillet à novembre 2007, et les plus fortes abondances d'*A. brevicornis* (Tableau VI-8) ;
- un groupement d'hiver-printemps, avec les mois de décembre 2007 à avril 2008, dominé par *Scoloplos armiger* (Tableau VI-9).

La saisonnalité est marquée du fait des variations d'abondance des principales espèces, mais la structure du peuplement est peu modifiée d'une saison à la suivante, et un petit nombre d'espèces génèrent les différences saisonnières. Les groupements saisonniers sont composés des mêmes espèces dont les plus dominantes sont l'amphipode *Ampelisca brevicornis* et les polychètes *Clymenura clypeata* et *Aphelochaeta marioni*. Aucune espèce caractéristique n'a été identifiée parmi les dix espèces les plus abondantes dans chaque groupement saisonnier.

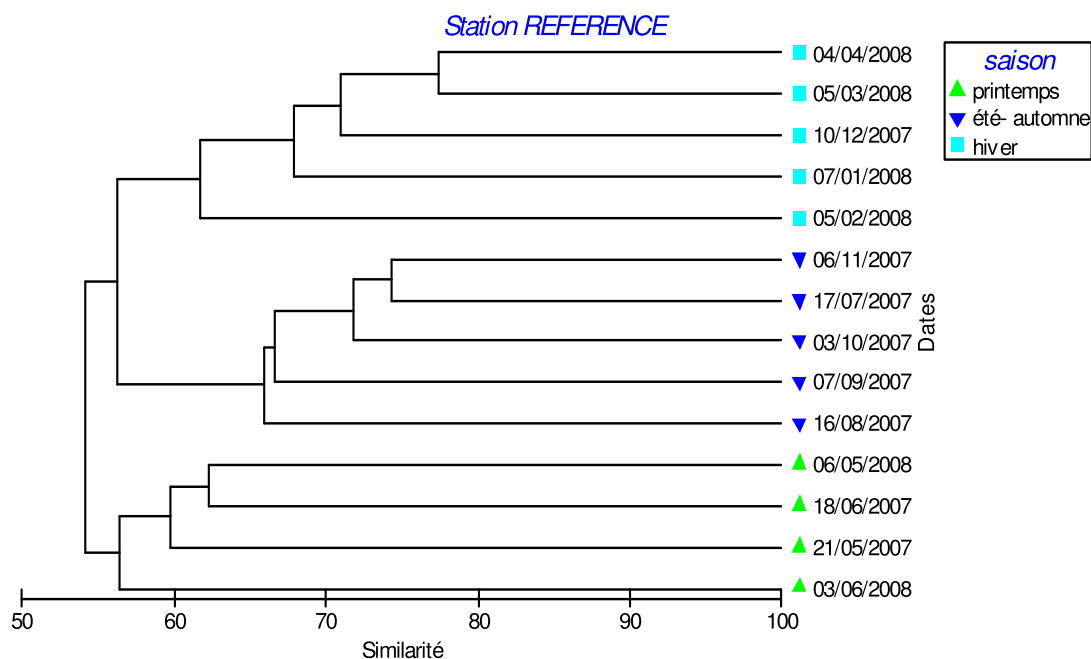


Figure VI-10 : Classification ascendante hiérarchique du peuplement de macrofaune de la station REF en fonction des dates entre mai 2007 et juin 2008.

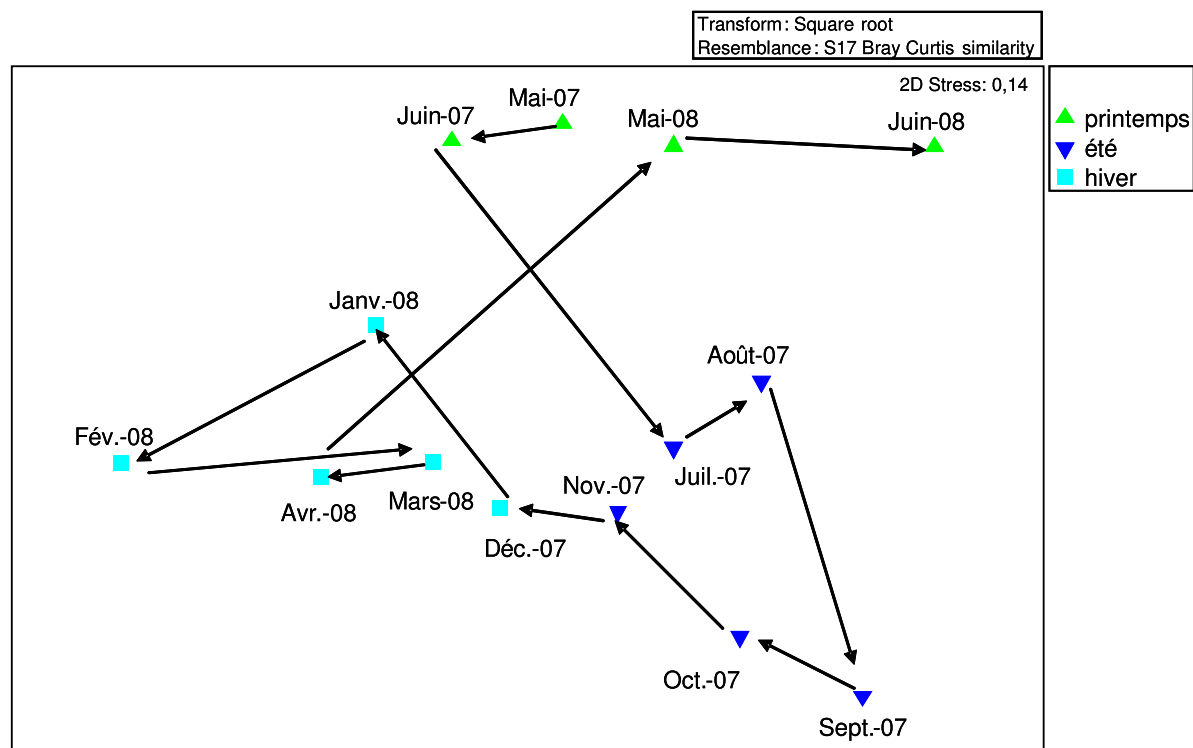


Figure VI-11 : MDS du peuplement de macrofaune de la station REF en fonction des dates entre mai 2007 et juin 2008.

Tableau VI-7 : Assemblage printanier de la station REF (N : abondance moyenne ; ES : erreur-standard ; Const/fid : constance/fidélité).

Assemblage (saison)	Espèces dominantes	N(+/-ES) (ind.m ⁻²)		Espèces caractéristiques	Const/fid
Printemps 4 dates	<i>Ampelisca brevicornis</i>	348	+/- 48		
	<i>Cerastoderma edule</i>	108	+/- 36		
	<i>Clymenura clypeata</i>	93	+/- 31		
	<i>Siphonoecetes sabatieri</i>	56	+/- 17		
	<i>Hydrobia ulvae</i>	49	+/- 26		
	<i>Scoloplos armiger</i>	40	+/- 11		
	<i>Aphelochaeta marioni</i>	36	+/- 8		
	<i>Phylo foetida</i>	35	+/- 14		
	<i>Urothoe grimaldii</i>	35	+/- 33		
	<i>Nephtys hombergii</i>	26	+/- 11		
Médiane granulo : 227±10 µm	Biomasse (g sec.m⁻²)	4,23	+/- 2,17		
MO : 0,97±0,11%	Richesse spécifique	30	+/- 1		
	Abondance (ind.m⁻²)	1115	+/- 62		

Tableau VI-8 : Assemblage estival/automnal de la station REF (N : abondance moyenne ; ES : erreur-standard ; Const/fid : constance/fidélité).

Assemblage (saison)	Espèces dominantes	N(+/-ES) (ind.m ⁻²)		Espèces caractéristiques	Const/fid
Eté/automne 5 dates	<i>Ampelisca brevicornis</i>	846	+/- 233		
	<i>Hydrobia ulvae</i>	510	+/- 95		
	<i>Aphelochaeta marioni</i>	278	+/-		
	<i>Clymenura clypeata</i>	207	+/- 53		
	<i>Pygospio elegans</i>	155	+/- 55		
	<i>Heteromastus filiformis</i>	115	+/- 32		
	<i>Nephtys hombergii</i>	46	+/- 5		
	<i>Leucothoe incisa</i>	45	+/- 12		
	<i>Galathowenia oculata</i>	44	+/- 21		
	<i>Scoloplos armiger</i>	40	+/- 21		
Médiane granulo : 210±9 µm	Biomasse (g sec.m⁻²)	10,71	+/- 3,78		
MO : 0,84±0,05%	Richesse spécifique	36	+/- 6		
	Abondance (ind.m⁻²)	2719	+/- 442		

Tableau VI-9 : Assemblage hivernal de la station REF (N : abondance moyenne ; ES : erreur-standard ; Const/fid : constance/fidélité).

Assemblage (saison)	Espèces dominantes	N(+/-ES) (ind.m ⁻²)			Espèces caractéristiques	Const/fid
Hiver 5 dates	<i>Scoloplos armiger</i>	272	+/-	28		
	<i>Clymenura clypeata</i>	193	+/-	66		
	<i>Ampelisca brevicornis</i>	192	+/-	52		
	<i>Heteromastus filiformis</i>	99	+/-	31		
	<i>Aphelochaeta marioni</i>	80	+/-	13		
	<i>Paradoneis armata</i>	46	+/-	13		
	<i>Bittium reticulatum</i>	39	+/-	12		
	<i>Glycera tridactyla</i>	38	+/-	5		
	<i>Leucothoe incisa</i>	30	+/-	7		
	<i>Streblospio shrubsolii</i>	23	+/-	5		
Médiane granulo : 224±16 µm	Biomasse (g sec.m⁻²)	13,84	+/-	3,17		
MO : 0,82±0,02%	Richesse spécifique	32	+/-	1		
	Abondance (ind.m⁻²)	1264	+/-	141		

b. Station CULT

La CAH fait un regroupement saisonnier qui diffère de celui observé à la station REF (Figure VI-12). La première date échantillonnée (le 21/05/2007¹⁷) est exclue dans la CAH, puis trois regroupements se succèdent à 67% de similarité :

- un groupement estival, de juin à septembre 2007, avec comme espèces dominantes *Hydrobia ulvae* et *Pygospio elegans* (Tableau VI-10) ;
- un groupement d'automne-hiver, d'octobre 2007 à avril 2008, qui est celui avec la plus forte abondance et qui a pour espèces dominantes *Aphelochaeta marioni* et *Ampelisca brevicornis* (Tableau VI-11) ;
- un groupement de printemps, incluant mai et juin 2008, caractérisé par une plus forte abondance d'*Ampelisca brevicornis* (Tableau VI-12).

Le groupement estival se dégage par la présence du polychète *Pygospio elegans* en plus grande abondance qu'aux autres saisons, où les trois espèces les plus abondantes sont l'amphipode *Ampelisca brevicornis*, et les polychètes *Heteromastus filiformis* et *Aphelochaeta marioni*. Comme pour la station précédente, aucune espèce caractéristique n'a été identifiée parmi les dix espèces les plus abondantes de chaque groupement saisonnier.

Le graphique MDS confirme ce patron saisonnier, proche de celui identifié à la station REF, avec cependant un détachement des deux périodes printanières (Figure VI-13).

¹⁷ Cette date n'a été échantillonnée que dans les stations REF et CULT.

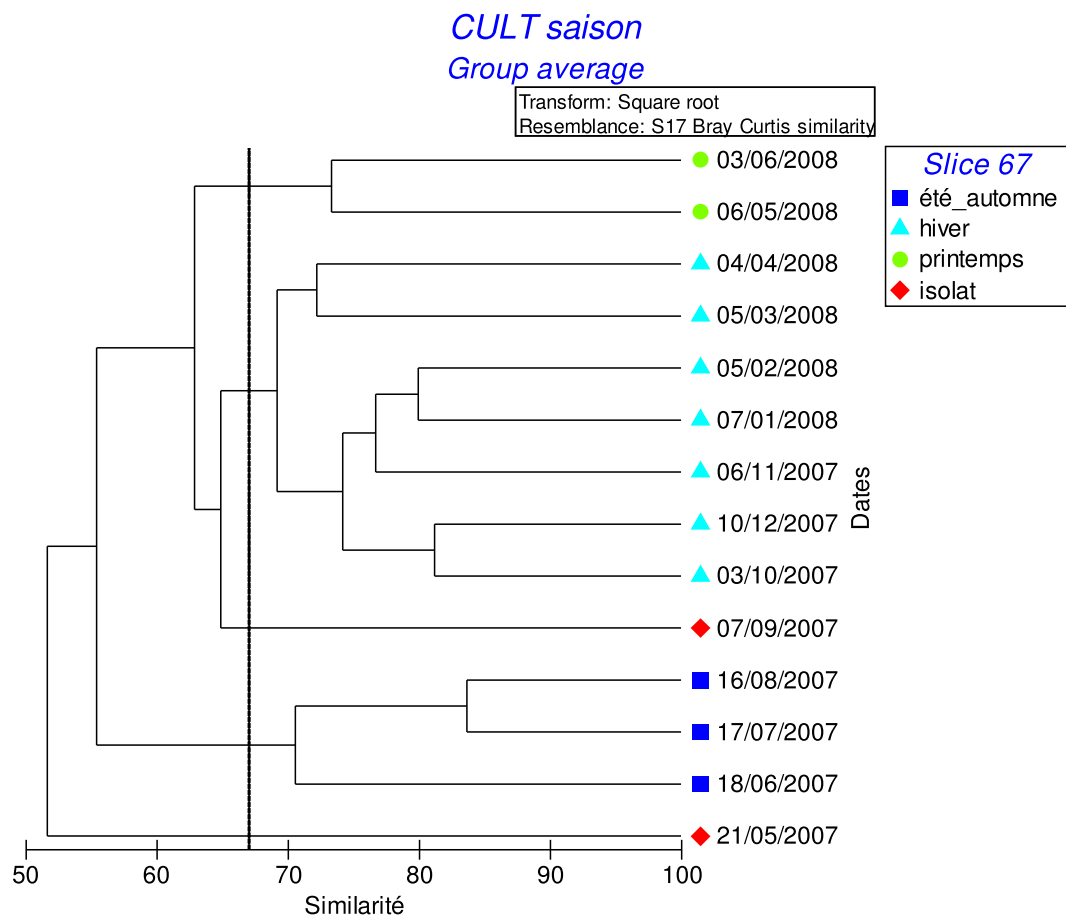


Figure VI-12 : Classification ascendante hiérarchique du peuplement de macrofaune de la station CULT en fonction des dates entre mai 2007 et juin 2008. La ligne épaisse en pointillés représente le niveau de coupure à 67%.

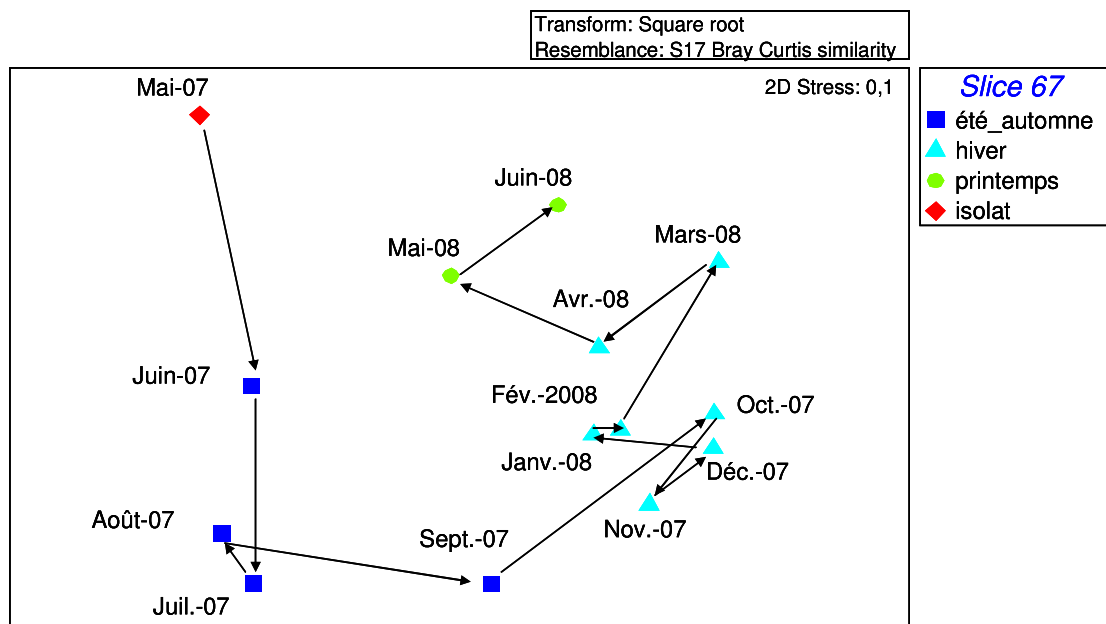


Figure VI-13 : MDS du peuplement de macrofaune de la station CULT en fonction des dates entre mai 2007 et juin 2008.

Tableau VI-10 : Assemblage estival de la station CULT (N : abondance moyenne ; ES : erreur-standard ; Const/fid : constance/fidélité).

Assemblage (saison)	Espèces dominantes	N(+/-ES) (ind.m ⁻²)			Espèces caractéristiques	Const/fid
Eté 4 dates	<i>Hydrobia ulvae</i>	685	+/-	192		
	<i>Pygospio elegans</i>	401	+/-	155		
	<i>Ampelisca brevicornis</i>	366	+/-	151		
	<i>Aphelochaeta marioni</i>	344	+/-	135		
	<i>Bittium reticulatum</i>	188	+/-	71		
	<i>Nephtys hombergii</i>	79	+/-	6		
	<i>Heteromastus filiformis</i>	76	+/-	17		
	<i>Owenia fusiformis</i>	44	+/-	4		
	<i>Abra tenuis</i>	39	+/-	9		
	<i>Clymenura clypeata</i>	31	+/-	8		
Médiane granulo : 189±13 µm	Biomasse (g sec.m⁻²)	2,68	+/-	0,71		
MO :	Richesse spécifique	26	+/-	2		
1,53±0,25%	Abondance (ind.m⁻²)	2511	+/-	291		

Tableau VI-11 : Assemblage automnal/hivernal de la station CULT (N : abondance moyenne ; ES : erreur-standard ; Const/fid : constance/fidélité).

Assemblage (saison)	Espèces dominantes	N(+/-ES) (ind.m ⁻²)			Espèces caractéristiques	Const/fid
Hiver 7 dates	<i>Aphelochaeta marioni</i>	1245	+/-	265		
	<i>Ampelisca brevicornis</i>	1009	+/-	149		
	<i>Heteromastus filiformis</i>	544	+/-	79		
	<i>Bittium reticulatum</i>	405	+/-	185		
	<i>Streblospio shrubsolii</i>	321	+/-	85		
	<i>Pygospio elegans</i>	186	+/-	58		
	<i>Hydrobia ulvae</i>	115	+/-	32		
	<i>Clymenura clypeata</i>	109	+/-	35		
	<i>Notomastus latericeus</i>	93	+/-	20		
	<i>Tubificoides benedii</i>	73	+/-	19		
Médiane granulo : 134±14 µm	Biomasse (g sec.m⁻²)	9,95	+/-	1,82		
MO :	Richesse spécifique	37	+/-	2		
2,46±0,37%	Abondance (ind.m⁻²)	4711	+/-	434		

Tableau VI-12 : Assemblage printanier de la station CULT (N : abondance moyenne ; ES : erreur-standard ; Const/fid : constance/fidélité).

Assemblage (saison)	Espèces dominantes	N(+/-ES) (ind.m ⁻²)			Espèces caractéristiques	Const/fid
Printemps 2 dates	<i>Ampelisca brevicornis</i>	668	+/-	33		
	<i>Heteromastus filiformis</i>	403	+/-	78		
	<i>Aphelochaeta marioni</i>	238	+/-	138		
	<i>Streblospio shrubsolii</i>	165	+/-	15		
	<i>Abra tenuis</i>	115	+/-	20		
	<i>Pygospio elegans</i>	103	+/-	33		
	<i>Cerastoderma edule</i>	98	+/-	38		
	<i>Hydrobia ulvae</i>	80	+/-	30		
	<i>Tubificoides benedii</i>	48	+/-	3		
Médiane granulo : 188±2 µm	<i>Nephtys hombergii</i>	40	+/-	5		
MO : 1,12±0,16%	Biomasse (g sec.m⁻²)	2,16	+/	0,3		
	Richesse spécifique	29	+/	3		
	Abondance (ind.m⁻²)	2218	+/	128		

c. Habitat SSED

A un seuil de coupure à 65%, un groupement estival (de juillet à septembre 2007) et un groupement hivernal-printanier (de décembre 2007 à avril 2008) s'individualisent dans la CAH. Toutefois, l'automne et le printemps se trouvent mélangés et constituent un groupement intermédiaire (novembre 2007, mai et juin 2008), et les mois de juin et d'octobre 2007 se retrouvent isolés (Figure VI-14).

La répartition dans le plan des points de la MDS montre également une répartition plus aléatoire, avec une distinction nette du groupement estival éloigné des autres points (Figure VI-15). Le tracé des trajectoires est moins net que dans les autres stations, avec tout de même la distinction dans le plan des groupements d'été et d'hiver-printemps.

L'isolat d'octobre 2007 se différencie par une abondance très forte des annélides *Heteromastus filiformis*, *Streblospio shrubsolii* et *Tubificoides benedii*, tandis que juin 2007 est isolé par des proportions d'abondance différentes des autres groupements mais sans mettre en évidence de taxa particulier. Le groupement estival se distingue par l'absence de *Tubificoides benedii* et le groupement intermédiaire par la présence de larves de diptères parmi les 10 plus fortes abondances.

Dans cette station, les espèces les plus représentées sont les mollusques *Hydrobia ulvae* et *Abra tenuis*, et le polychète *Heteromastus filiformis*. Les groupements saisonniers montrent des différences au niveau spécifique, mais très peu d'espèces sont à l'origine de ces différences qui sont davantage à associer aux différences saisonnières en abondances (Tableaux VI-13 à VI-15)..

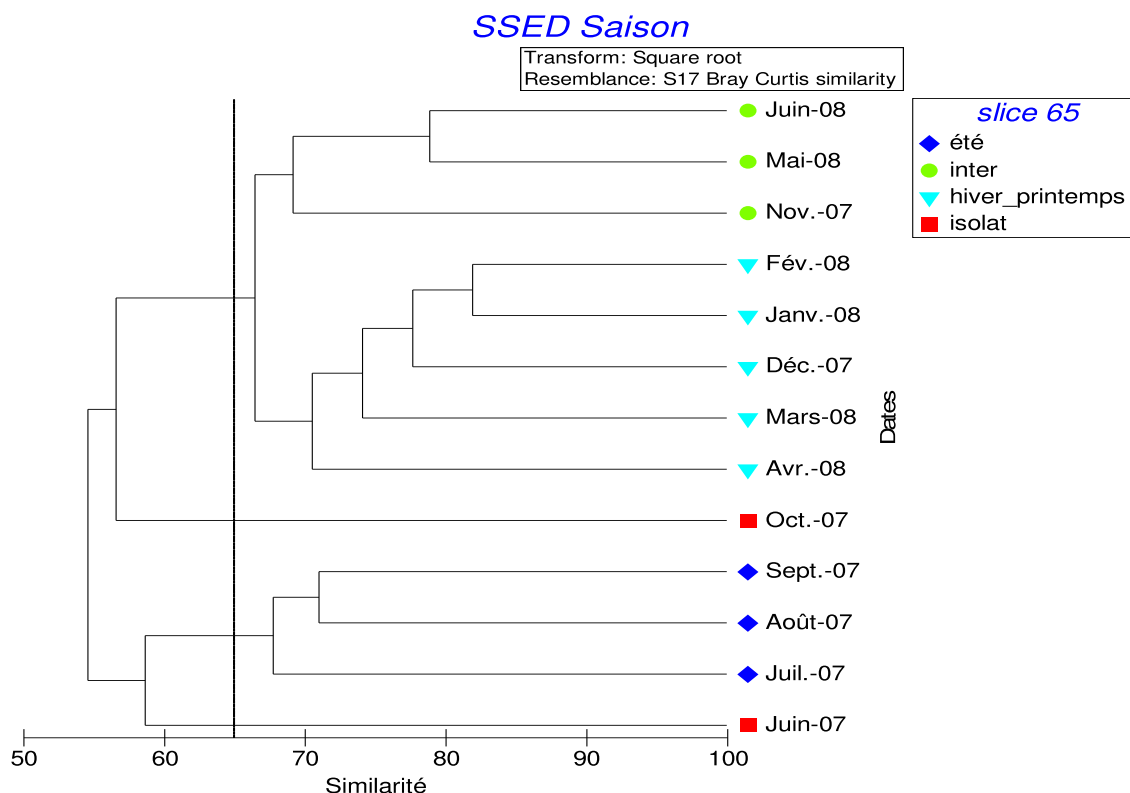


Figure VI-14 : Classification ascendante hiérarchique du peuplement de macrofaune de l'habitat SSED en fonction des dates entre juin 2007 et juin 2008. La ligne en pointillés représente le niveau de coupure à 65%.

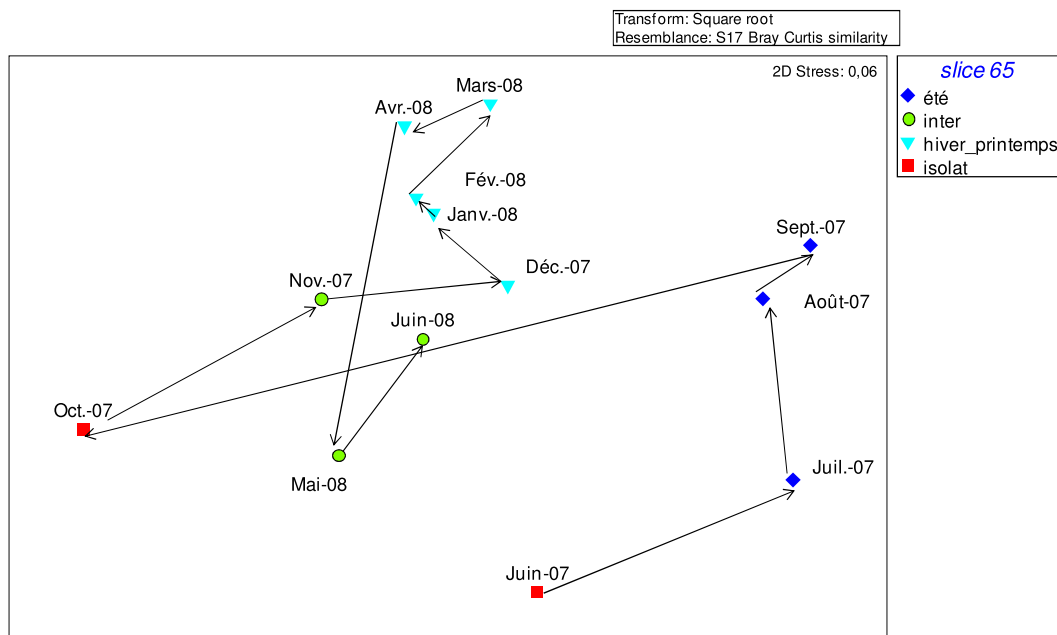


Figure VI-15 : MDS du peuplement de macrofaune de l'habitat SSED en fonction des dates entre juin 2007 et juin 2008.

Tableau VI-13 : Assemblage estival de l'habitat SSED (N : abondance moyenne ; ES : erreur-standard ; Const/fid : constance/fidélité).

Assemblage (saison)	Espèces dominantes	N(+/-ES) (ind.m ⁻²)		Espèces caractéristiques	Const/fid
Eté 3 dates	<i>Hydrobia ulvae</i>	1048	+/- 294		
	<i>Pygospio elegans</i>	336	+/- 72		
	<i>Abra tenuis</i>	316	+/- 46		
	<i>Heteromastus filiformis</i>	168	+/- 81		
	<i>Corophium arenarium</i>	54	+/- 22		
	<i>Cyathura carinata</i>	35	+/- 10		
	<i>Hediste diversicolor</i>	28	+/- 14		
	<i>Pseudopolydora antennata</i>	12	+/- 7		
	<i>Scrobicularia plana</i>	12	+/- 7		
	<i>Streblospio shrubsolii</i>	12	+/- 7		
Médiane granulo : 127±30 µm	Biomasse (g sec.m⁻²)	5,35	+/- 3,34		
MO : 2,44±0,41%	Richesse spécifique	18	+/- 1		
	Abondance (ind.m⁻²)	2108	+/- 297		

Tableau VI-14 : Assemblage intermédiaire de l'habitat SSED (N : abondance moyenne ; ES : erreur-standard ; Const/fid : constance/fidélité ; Com. : commune ; Préf. : préférante).

Assemblage (saison)	Espèces dominantes	N(+/-ES) (ind.m ⁻²)		Espèces caractéristiques	Const/fid
Inter 3 dates	<i>Heteromastus filiformis</i>	1675	+/- 71		
	<i>Abra tenuis</i>	505	+/- 142		
	<i>Hydrobia ulvae</i>	303	+/- 101		
	<i>Tubificoides benedii</i>	240	+/- 78		
	<i>Pygospio elegans</i>	200	+/- 99		
	<i>Aphelochaeta marioni</i>	113	+/- 35		
	<i>Cyathura carinata</i>	52	+/- 25		
	Diptera indét. (larves)	50	+/- 14		
	<i>Streblospio shrubsolii</i>	47	+/- 17		
	<i>Pseudopolydora antennata</i>	35	+/- 30		
Médiane granulo : 162±9 µm	Biomasse (g sec.m⁻²)	4,49	0,87		
MO : 1,74±0,32%	Richesse spécifique	32	+/- 3		
	Abondance (ind.m⁻²)	3620	+/- 89		

Tableau VI-15 : Assemblage hivernal/printanier de l'habitat SSED (N : abondance moyenne ; ES : erreur-standard ; Const/fid : constance/fidélité).

Assemblage (saison)	Espèces dominantes	N(+/-ES) (ind.m ⁻²)		Espèces caractéristiques	Const/fid
Hiver - printemps 5 dates	<i>Heteromastus filiformis</i>	1130	+/- 127		
	<i>Hydrobia ulvae</i>	415	+/- 60		
	<i>Pygospio elegans</i>	313	+/- 31		
	<i>Abra tenuis</i>	187	+/- 17		
	<i>Streblospio shrubsolii</i>	135	+/- 27		
	<i>Aphelochaeta marioni</i>	75	+/- 38		
	<i>Ampelisca brevicornis</i>	47	+/- 17		
	<i>Tubificoides benedii</i>	39	+/- 15		
	<i>Pseudopolydora antennata</i>	27	+/- 10		
	<i>Cyathura carinata</i>	26	+/- 11		
Médiane granulo : 194±22 µm	Biomasse (g sec.m⁻²)	3,21	+/- 0,87		
MO : 1,25±0,19%	Richesse spécifique	23	+/- 1		
	Abondance (ind.m⁻²)	2584	+/- 215		

d. Habitat SEPI

Les regroupements de dates par la CAH marquent des différences nettes en fonction des saisons, qui s'individualisent à 80% de similarité entre groupes (Figure VI-16). Seule la date de décembre 2007 sort alors de la CAH ; elle a été ici associée au regroupement le plus proche, hivernal, pour la caractérisation des saisons. Les regroupements saisonniers sont :

- un groupement d'été (de juin à septembre 2007) ;
- un groupement d'automne (octobre et novembre 2007), où l'abondance est maximale ;
- un groupement d'hiver (de décembre 2007 à mars 2008) ;
- un groupement de printemps (d'avril à juin 2008).

Les espèces les plus représentées dans chaque groupement sont les polychètes *Boccardia semibranchiata*, *Sabellaria spinulosa* et *Syllis* spp. et le mollusque *Mytilus galloprovincialis*. En dehors de l'été et l'automne, certaines espèces sont préférantes ou exclusives pour d'autres saisons (Tableaux VI-16 à VI-19), mais la structure des communautés est peu modifiée.

La saisonnalité est très marquée et la MDS ségrège bien les saisons dans le plan avec un rapprochement encore une fois des groupements printemps et automne (Figure VI-17).

L'habitat SEPI contribuant les plus aux abondances de la station SAUV, la variation saisonnière de STOT n'est pas présentée ici et présentait la même structure saisonnière que SEPI.

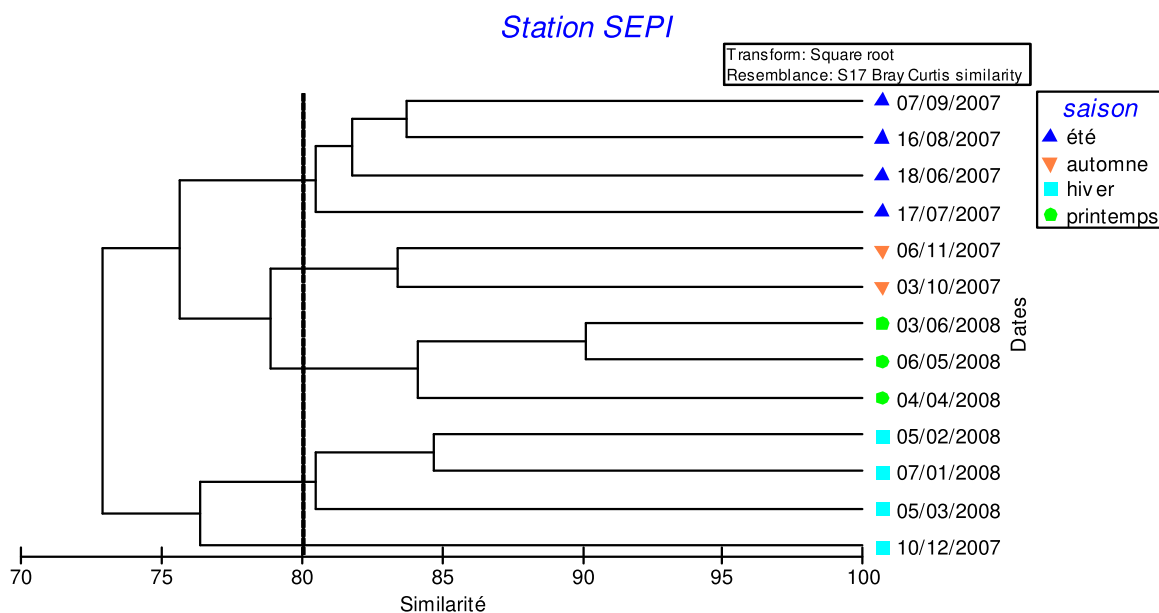


Figure VI-16 : Classification ascendante hiérarchique du peuplement de macrofaune de l’habitat SEPI en fonction des dates entre juin 2007 et juin 2008. La barre verticale représente le niveau de coupure à 80%.

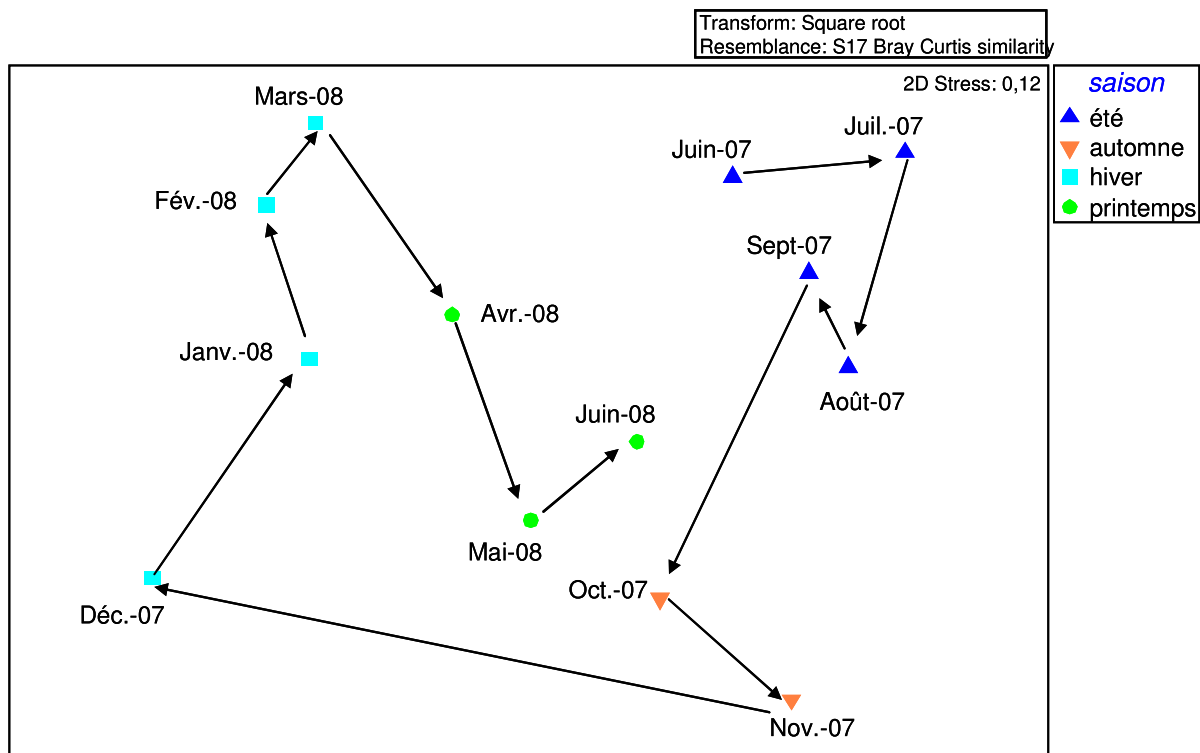


Figure VI-17 : MDS du peuplement de macrofaune de l’habitat SEPI en fonction des dates entre juin 2007 et juin 2008.

L'effet de la saison est marqué dans chacune des stations avec des niveaux de définition différents : 3 dans les sédiments (REF, CULT, SSED), tandis que 4 saisons se dessinent dans l'épifaune (SEPI). Il apparaît également des successions de dates révélées par les MDS. A chaque saison, les groupements saisonniers sont associés à une modification de la proportion de certaines espèces et non à un changement net de structure des communautés.

Tableau VI-16 : Assemblage printanier de l'habitat SEPI (N : abondance moyenne ; ES : erreur-standard ; Const/fid : constance/fidélité).

Assemblage (saison)	Espèces dominantes	N(+/-ES) (ind.m ⁻²)			Espèces caractéristiques	Cons./fid
Printemps 3 dates	<i>Boccardia semibranchiata</i>	7158	+/-	964		
	<i>Syllis</i> spp.	3381	+/-	145		
	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	2383	+/-	188		
	<i>Sabellaria spinulosa</i>	2308	+/-	380		
	<i>Porcellana platycheles</i>	1608	+/-	208		
	<i>Actiniaria</i> indét.	1242	+/-	288		
	<i>Aora gracilis</i>	664	+/-	77		
	<i>Cirratulus cirratus</i>	642	+/-	180		
	<i>Marphysa sanguinea</i>	639	+/-	22		
	<i>Terebella lapidaria</i>	575	+/-	102		
	Biomasse (g sec.m⁻²)	181,22	+/-	51,60		
	Richesse spécifique	56	+/-	4		
Abondance (ind.m⁻²)	25272	+/-	1867			

Tableau VI-17 : Assemblage hivernal de l'habitat SEPI (N : abondance moyenne ; ES : erreur-standard ; Const/fid : constance/fidélité).

Assemblage (saison)	Espèces dominantes	N(+/-ES) (ind.m ⁻²)			Espèces caractéristiques	Const/fid
Hiver 4 dates	<i>Boccardia semibranchiata</i>	8215	+/-	2062		
	<i>Syllis</i> spp.	2692	+/-	472		
	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	1746	+/-	116		
	<i>Sabellaria spinulosa</i>	1548	+/-	401		
	<i>Aora gracilis</i>	1058	+/-	116		
	<i>Cirratulus cirratus</i>	965	+/-	142		
	<i>Porcellana platycheles</i>	898	+/-	277		
	<i>Marphysa sanguinea</i>	623	+/-	94		
	<i>Terebella lapidaria</i>	467	+/-	88		
	<i>Corophium arenarium</i>	388	+/-	152		
	Biomasse (g sec.m⁻²)	184,8	+/-	45,31		
	Richesse spécifique	47	+/-	2		
Abondance (ind.m⁻²)	21398	+/-	2866			

Tableau VI-18 : Assemblage automnal de l'habitat SEPI (N : abondance moyenne ; ES : erreur-standard ; Const/fid : constance/fidélité).

Assemblage (saison)	Espèces dominantes	N(+/-ES) (ind.m ⁻²)			Espèces caractéristiques	Const/fid
Automne 2 dates	<i>Boccardia semibranchiata</i>	16188	+/-	2346		
	<i>Syllis</i> spp.	5917	+/-	475		
	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	3863	+/-	413		
	<i>Actiniaria</i> indé. t.	3313	+/-	471		
	<i>Sabellaria spinulosa</i>	1883	+/-	650		
	<i>Cirratulus cirratus</i>	1275	+/-	158		
	<i>Corophium arenarium</i>	1150	+/-	50		
	<i>Aora gracilis</i>	1125	+/-	208		
	<i>Porcellana platycheles</i>	758	+/-	633		
	<i>Odostomia</i> spp.	746	+/-	129		
	Biomasse (g sec.m⁻²)	125,58	+/-	19,03		
	Richesse spécifique	57	+/-	2		
Abondance (ind.m⁻²)	41942	+/-	1858			

Tableau VI-19 : Assemblage estival de l'habitat SEPI (N : abondance moyenne ; ES : erreur-standard ; Const/fid : constance/fidélité).

Assemblage (saison)	Espèces dominantes	N(+/-ES) (ind.m ⁻²)			Espèces caractéristiques	Const/fid
Eté 4 dates	<i>Boccardia semibranchiata</i>	6552	+/-	1235		
	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	3495	+/-	294		
	<i>Syllis</i> spp.	1954	+/-	366		
	<i>Actiniaria</i> indé. t.	1907	+/-	196		
	<i>Corophium arenarium</i>	1867	+/-	188		
	<i>Sabellaria spinulosa</i>	1450	+/-	182		
	<i>Cirratulus cirratus</i>	918	+/-	133		
	<i>Porcellana platycheles</i>	643	+/-	387		
	<i>Marphysa sanguinea</i>	631	+/-	41		
	<i>Aora gracilis</i>	517	+/-	155		
	Biomasse (g sec.m⁻²)	107,65	+/-	2,88		
Richesse spécifique	45	+/-	2			
Abondance (ind.m⁻²)	22611	+/-	1372			

3.2.3 Caractérisation des assemblages benthiques associés aux différents habitats

Afin d'évaluer l'impact des populations d'huîtres sur la macrofaune benthique, la comparaison de la structure des communautés a été réalisée entre stations dans un premier temps (REF, CULT, SAUV), puis au niveau des différents habitats d'endofaune (REF, CULT, SSED) (point 3.2.4).

a. Définition des grands groupes d'habitats

La CAH montre clairement une ségrégation dans la composition taxonomique du groupement SAUV (= STOT) à plus de 72% de similarité, alors que la ségrégation entre les deux autres groupes REF et CULT n'est que légèrement supérieure à 50% (Figure VI-18). L'analyse MDS sépare aussi nettement le groupe STOT des groupes REF et CULT, qui se différencient légèrement l'un de l'autre selon l'axe horizontal de la réduction dans le plan de la MDS (Figure VI-19).

La structure des communautés apparaît également différente des autres stations, à la fois en biomasse, en richesse spécifique, en abondance et en composition spécifique, les récifs étant plus riches que les autres stations (Tableaux VI-20 et VI-21). Parmi les dix espèces les plus abondantes de la station STOT, huit espèces caractéristiques s'individualisent : *Boccardia semibranchiata*, *Syllis* spp., *Mytilus galloprovincialis*, *Sabellaria spinulosa*, *Actiniaria* indét., *Porcellana platycheles*, *Cirratulus cirratus* et *Aora gracilis*. Parmi celles du groupe de stations REF et CULT, seuls *Bittium reticulatum*, *Clymenura clypeata* et *Scoloplos armiger* en sont caractéristiques. Une analyse plus détaillée de la composition spécifique des différents assemblages se trouve dans la partie suivante.

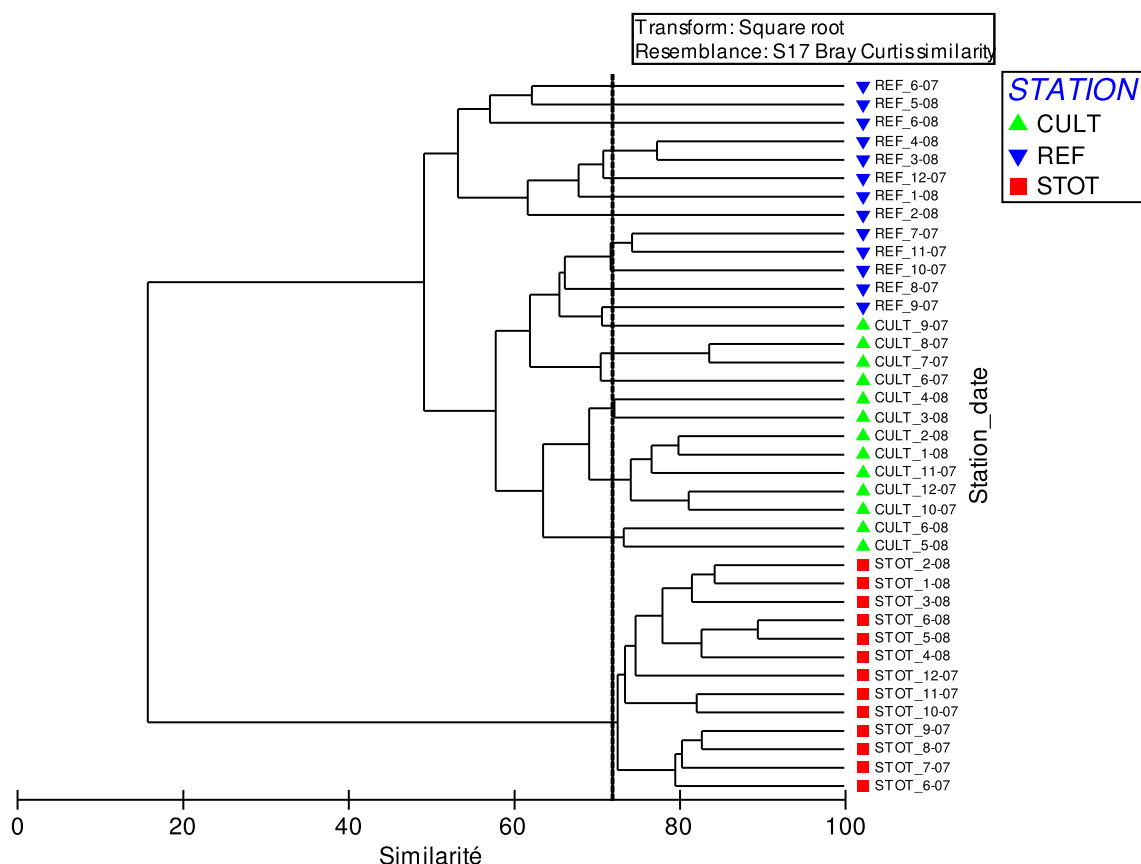


Figure VI-18 : Classification ascendante hiérarchique des peuplements de macrofaune de l'ensemble des trois stations REF, CULT et STOT en fonction des différentes dates. Le trait vertical représente le niveau de coupure à 74% de similarité.

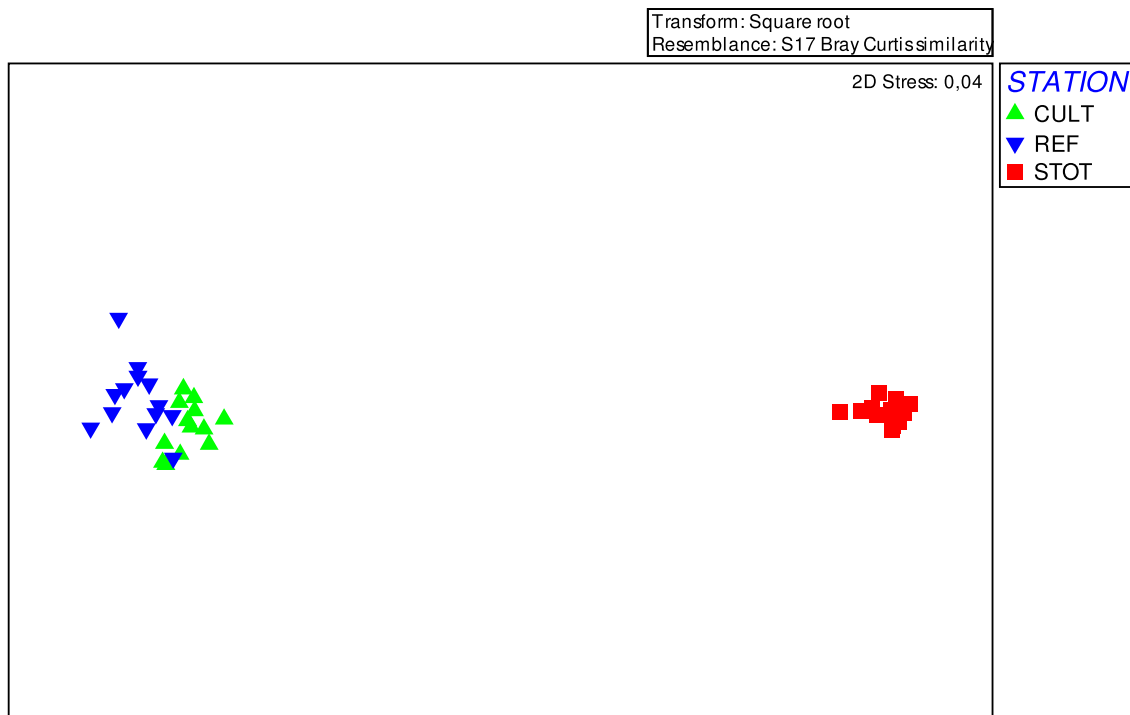


Figure VI-19 : MDS de l'ensemble des dates et des stations de macrofaune benthique.

Tableau VI-20 : Espèces dominantes et caractéristiques de la station STOT (N : abondance moyenne ; ES : erreur-standard ; Const/Fid : constance/fidélité ; Cste : constante ; Excl : exclusive ; Préf : préférante).

Assemblage	Espèces dominantes	N(+/-ES) (ind.m ⁻²)	Espèces caractéristiques	Const/Fid
STOT 13 dates	<i>Boccardia semibranchiata</i>	8402 +/- 1121	<i>Boccardia semibranchiata</i>	Cste/Excl
	<i>Syllis</i> spp.	3064 +/- 422	<i>Syllis</i> spp.	Cste/Préf
	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	2726 +/- 282	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	Cste/Préf
	<i>Sabellaria spinulosa</i>	1722 +/- 194	<i>Sabellaria spinulosa</i>	Cste/Préf
	<i>Actiniaria</i> indét.	1457 +/- 326	<i>Actiniaria</i> indét.	Cste/Préf
	<i>Heteromastus filiformis</i>	1207 +/- 210		
	<i>Corophium arenarium</i>	997 +/- 211		
	<i>Porcellana platycheles</i>	961 +/- 194	<i>Porcellana platycheles</i>	Cste/Excl
	<i>Cirratulus cirratus</i>	919 +/- 89	<i>Cirratulus cirratus</i>	Cste/Excl
	<i>Aora gracilis</i>	796 +/- 91	<i>Aora gracilis</i>	Cste/Excl
	Richesse spécifique	56 +/- 2		
	Abondance (ind.m⁻²)	27965 +/- 2513		

Tableau VI-21 : Espèces dominantes et caractéristiques du groupe de stations REF et CULT (N : abondance moyenne ; ES : erreur-standard ; Const/Fid : constance/fidélité ; Cste : constante ; Excl : exclusive ; Préf : préférante).

Assemblage	Espèces dominantes	N(+/-ES) (ind.m ⁻²)			Espèces caractéristiques	Const/Fid
CULT/REF 26 dates	<i>Ampelisca brevicornis</i>	621	+/-	88		
	<i>Aphelochaeta marioni</i>	480	+/-	119		
	<i>Hydrobia ulvae</i>	251	+/-	60		
	<i>Heteromastus filiformis</i>	233	+/-	47		
	<i>Bittium reticulatum</i>	154	+/-	58	<i>Bittium reticulatum</i>	Cste/Préf
	<i>Pygospio elegans</i>	154	+/-	37		
	<i>Clymenura clypeata</i>	120	+/-	23	<i>Clymenura clypeata</i>	Cste/Excl
	<i>Streblospio shrubsolii</i>	114	+/-	34		
	<i>Scoloplos armiger</i>	73	+/-	21	<i>Scoloplos armiger</i>	Cste/Excl
	<i>Nephtys hombergii</i>	40	+/-	4		
	Richesse spécifique	32	+/	1		
	Abondance (ind.m⁻²)	2713	+/	305		

b. Détermination des espèces caractéristiques des dissimilarités entre habitats

Le mode indirect associé aux analyses de dissimilarité entre groupes (SIMPER) permet de discerner les espèces responsables des différences entre stations. La ségrégation est assez nette à 46% de similarité entre la station REF et les stations CULT et STOT (Figure VI-20). La station REF est caractérisée principalement par les polychètes *Phylo foetida*, *Galathowenia oculata*, *Scoloplos armiger*, *Clymenura clypeata* et *Paradoneis armata*, l'amphipode *Siphonoecetes sabatieri*, et le bivalve *Cerastoderma edule* ; la station CULT par les mollusques *Abra tenuis*, *Bittium reticulatum*, et *Hydrobia ulvae*, les polychètes *Heteromastus filiformis*, *Pygospio elegans*, *Aphelochaeta marioni* et *Streblospio shrubsolii*, et l'amphipode *Ampelisca brevicornis* ; et enfin la station STOT par les polychètes *Boccardia semibranchiata*, *Syllis* spp., *Cirratulus cirratus* et *Sabellaria spinulosa*, le décapode *Porcellena platycheles*, les amphipodes *Aora gracilis* et *Corophium arenarium*, le bivalve *Mytilus galloprovincialis*, et les *Actiniaria* indét.

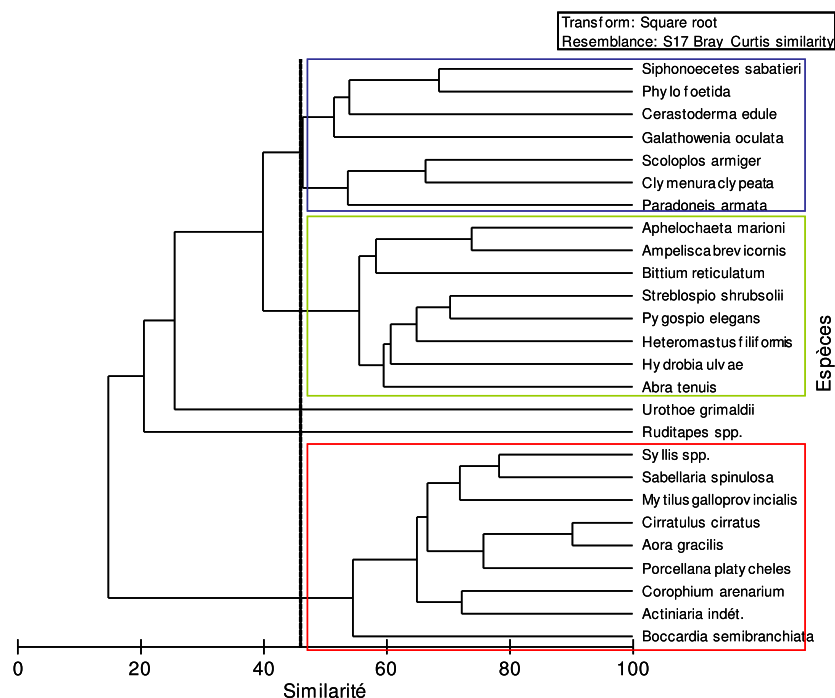


Figure VI-20 : Classification ascendante hiérarchique des espèces représentant au moins 5% de l'abondance totale à au moins une station.

c. Les habitats CULT et REF

La CAH ne révèle pas de séparation nette entre les stations REF et CULT : bien que ces stations soient clairement séparées pour certaines dates, plusieurs dates (juillet-novembre 2007 pour REF et juin-septembre 2007 pour CULT) sont en effet proches (Figure VI-21). L'analyse MDS semble mettre en évidence une ségrégation entre les deux stations avec seulement quelques points qui se regroupent au centre du plan (Figure VI-22). Cette observation est validée par l'analyse ANOSIM qui, en comparant les deux matrices espèces x abondances et en faisant des tests de permutation sur celles-ci, démontre une différence significative dans la distribution de ces deux matrices avec un R de 0,557 et un p de 0,01 (Figure VI-23).

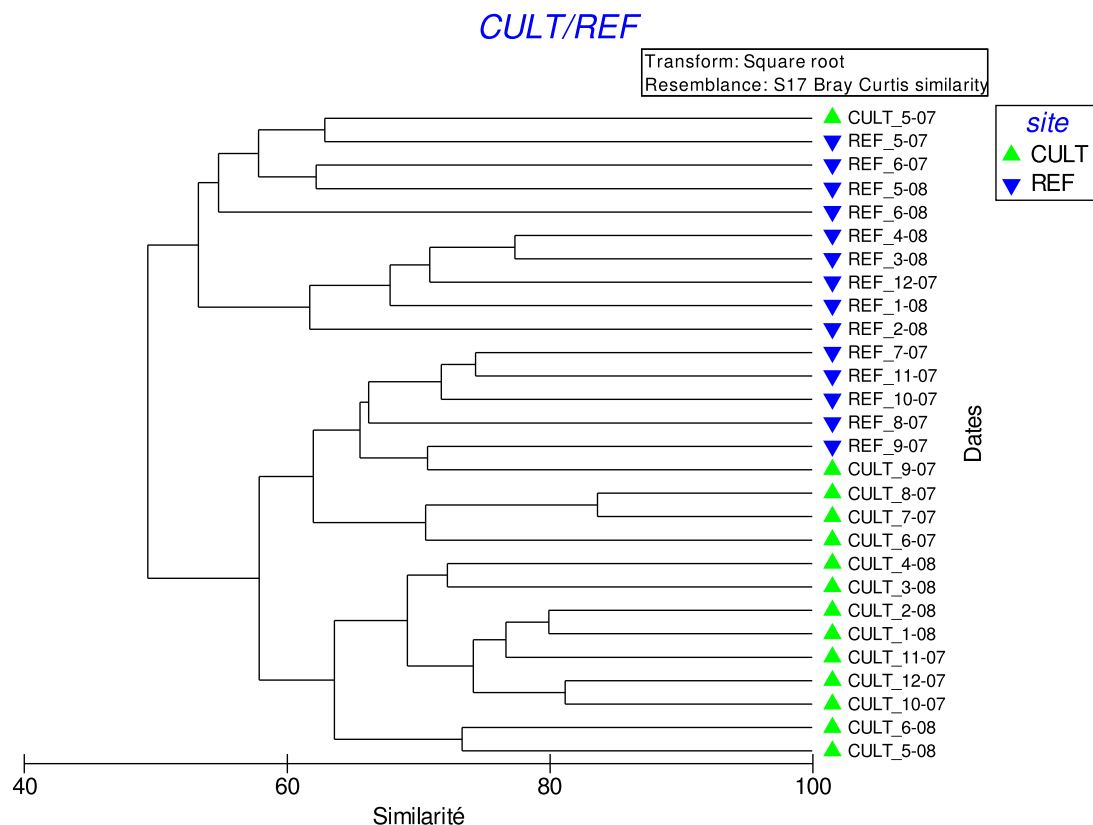


Figure VI-21 : Classification ascendante hiérarchique des peuplements de macrofaune de l'ensemble des stations REF et CULT en fonction des différentes dates.

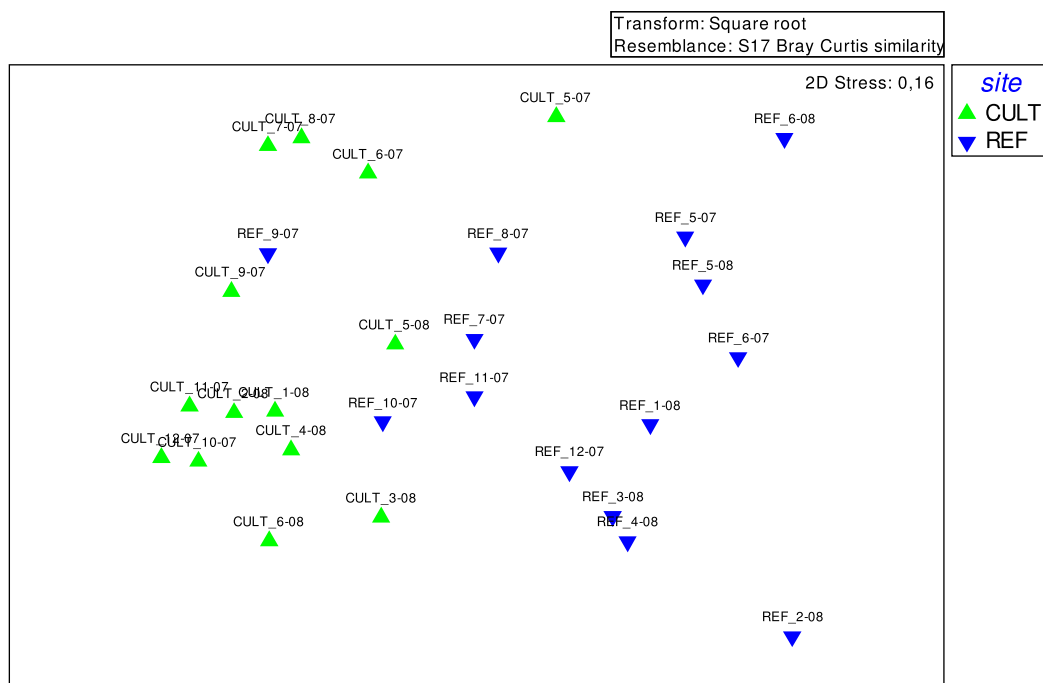


Figure VI-22 : MDS de l'ensemble des dates et des stations CULT et SAUV.

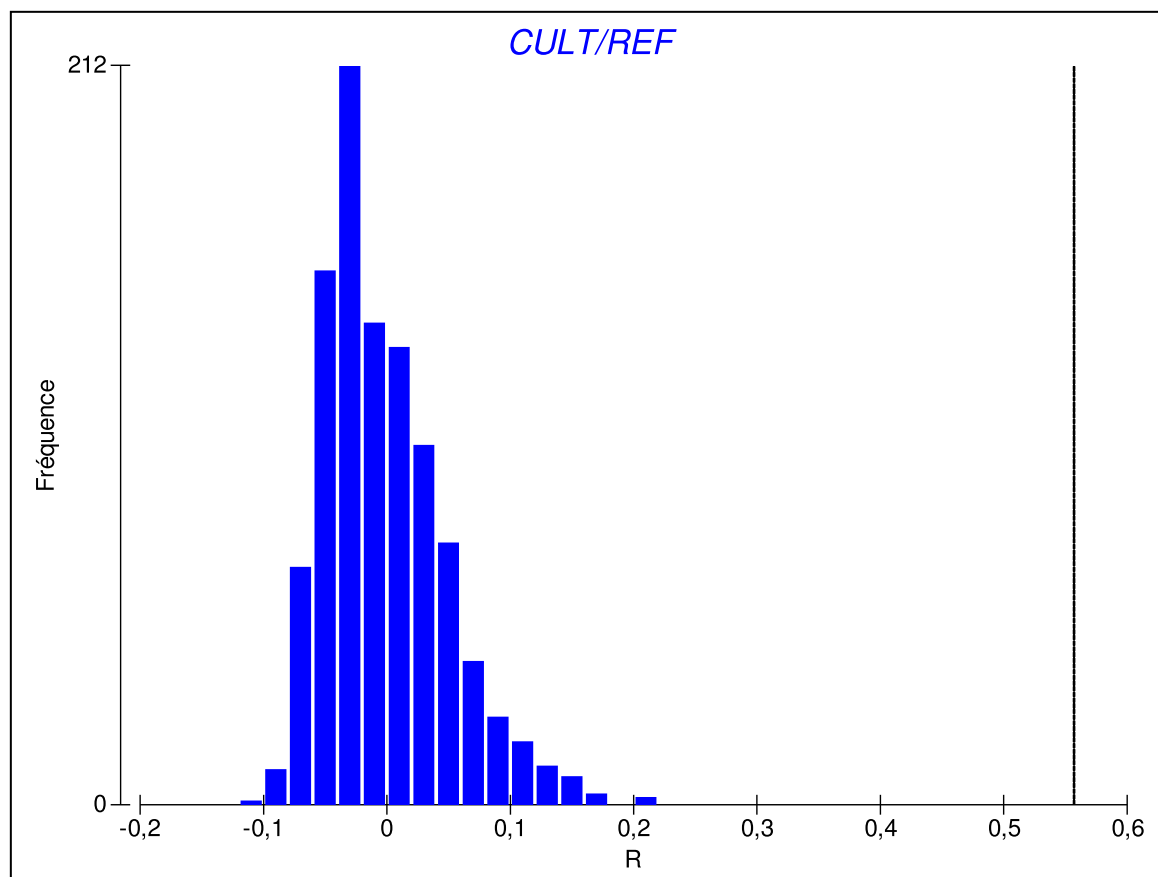


Figure VI-23 : Distribution des Rho de la procédure ANOSIM de différenciation des stations REF et CULT. La ligne verticale en pointillés représente le Rho théorique.

Les stations CULT et REF ont une composition en macrofaune totalement différente de la station SAUV (= STOT) ; ces différences sont à associer à des espèces spécifiques à la station SAUV. Une analyse plus poussée a également mis en évidence une différence dans la composition de la macrofaune entre les stations REF et CULT.

3.2.4 Caractérisation des assemblages d'endofaune associés aux différents habitats

a. Définition des groupes d'endofaune

La CAH montre une ségrégation franche de la station SSED avec une distinction à 53% de similarité des stations REF et CULT (Figure VI-24). Même si la différence observée entre STOT et les deux autres stations était fortement liée à la présence d'une épifaune originale dans sa composition (voir 3.2.3), la composition spécifique de l'endofaune à cette

station (SSED) paraît également différente de celle des autres stations à endofaune (REF et CULT). Une ségrégation dans le plan des trois stations SSED, CULT et REF, avec un rapprochement des stations REF et CULT est discernable sur la MDS (Figure VI-25). Le groupement SSED se différencie notamment par une espèce caractéristique, *Cyathura carinata* (constante et exclusive) (Tableaux VI-26 à VI-24). A noter également que le sédiment de l'habitat REF se distingue par des abondances importantes de *Scoloplos armiger* et des espèces dominantes différentes entre les groupes REF et REF-CULT.

Le regroupement CULT-REF a des abondances plus proches de celles de SSED que du groupe REF. De plus, ce groupe est constitué à la fois d'espèces abondantes uniquement à la station REF (*Ampelisca brevicornis*, *Clymenura clypeata*) et uniquement à la station SSED (*Pygospio elegans*, *Streblospio shrubsolii*).

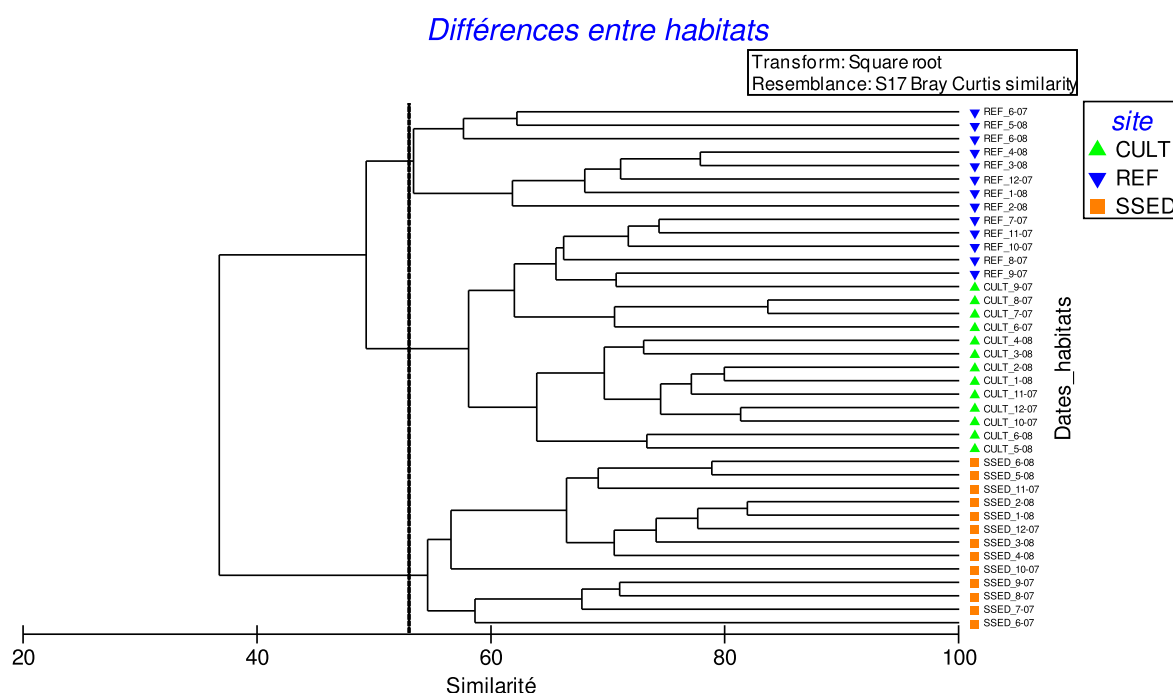


Figure VI-24 : Classification ascendante hiérarchique des peuplements de macrofaune de l'ensemble des stations REF, CULT et SSED en fonction des différentes dates. La ligne en pointillés coupe la CAH à 53% de similarité.

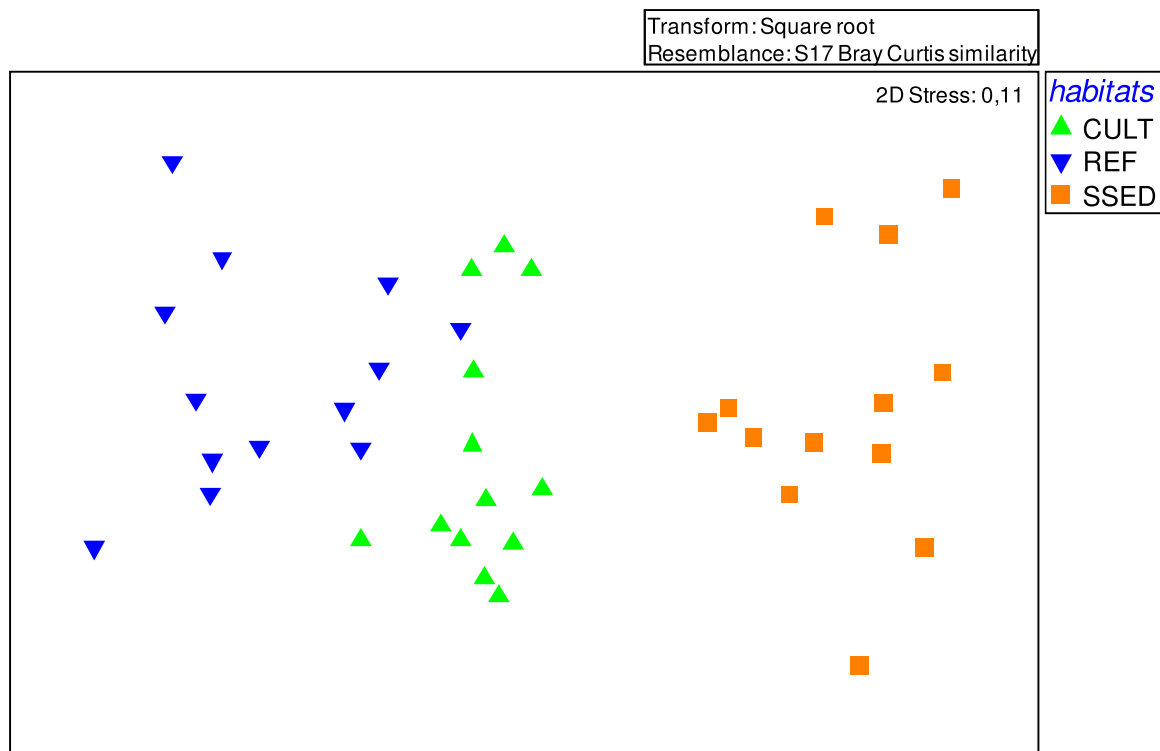


Figure VI-25 : MDS de l'ensemble des dates de chacune des stations (REF en bleu, CULT en vert, SSED en orange) de l'endofaune benthique.

Tableau VI-22 : Assemblage REF du regroupement des stations d'endofaune à 53% de similarité (N : abondance moyenne ; ES : erreur-standard ; Const/Fid : constance/fidélité).

Assemblage	Espèces dominantes	N (+/-ES)		Espèces caractéristiques	Const/Fid
REF	<i>Ampelisca brevicornis</i>	258	+/- 139		
8	<i>Scoloplos armiger</i>	183	+/- 132		
station-dates	<i>Clymenura clypeata</i>	147	+/- 132		
	<i>Heteromastus filiformis</i>	70	+/- 68		
	<i>Aphelochaeta marioni</i>	64	+/- 33		
	<i>Hydrobia ulvae</i>	34	+/- 41		
	<i>Glycera tridactyla</i>	33	+/- 12		
	<i>Paradoneis armata</i>	33	+/- 30		
	<i>Cerastoderma edule</i>	29	+/- 43		
	<i>Bittium reticulatum</i>	27	+/- 26		
	Richesse spécifique	31	+/- 3		
	Abondance(ind.m⁻²)	1184	+/- 262		

Tableau VI-23 : Assemblage CULT/REF du regroupement des stations d'endofaune à 53% de similarité (N : abondance moyenne ; ES : erreur-standard ; Const/Fid : constance/fidélité).

Assemblage	Espèces dominantes	N (+/-ES)		Espèces caractéristiques	Const/Fid
REF-CULT 18 station-dates	<i>Ampelisca brevicornis</i>	783	+/- 447		
	<i>Aphelochaeta marioni</i>	664	+/- 651		
	<i>Hydrobia ulvae</i>	348	+/- 324		
	<i>Heteromastus filiformis</i>	305	+/- 255		
	<i>Pygospio elegans</i>	216	+/- 200		
	<i>Bittium reticulatum</i>	211	+/- 342		
	<i>Streblospio shrubsolii</i>	159	+/- 194		
	<i>Clymenura clypeata</i>	108	+/- 108		
	<i>Notomastus latericeus</i>	53	+/- 49		
	<i>Nephtys hombergii</i>	50	+/- 19		
	Richesse spécifique	33	+/- 7		
	Abondance(ind.m⁻²)	3390	+/- 1395		

Tableau VI-24 : Assemblage SSED du regroupement des stations d'endofaune à 53% de similarité (N : abondance moyenne ; ES : erreur-standard ; Const/fid : constance/fidélité ; Cste : constante ; Excl. : exclusive).

Assemblage	Espèces dominantes	N (+/-ES)		Espèces caractéristiques	Const/Fid
SSED 13 station-dates	<i>Heteromastus filiformis</i>	1061	+/- 727		
	<i>Hydrobia ulvae</i>	496	+/- 411		
	<i>Abra tenuis</i>	306	+/- 147		
	<i>Pygospio elegans</i>	278	+/- 108		
	<i>Streblospio shrubsolii</i>	216	+/- 528		
	<i>Tubificoides benedii</i>	183	+/- 354		
	<i>Aphelochaeta marioni</i>	71	+/- 103		
	<i>Cyathura carinata</i>	33	+/- 24	<i>Cyathura carinata</i>	Cste/Excl.
	<i>Pseudopolydora antennata</i>	30	+/- 27		
	<i>Aonides oxycephala</i>	22	+/- 45		
	Richesse spécifique	23	+/- 6		
	Abondance(ind.m⁻²)	2956	+/- 1493		

b. Détermination des espèces caractéristiques des dissimilarités entre habitats

Les analyses en mode indirect permettent de mettre en évidence la répartition des espèces d'endofaune au sein des habitats. La construction de la CAH met en évidence le regroupement des espèces en fonction de leur proportion d'appartenance à un groupe.

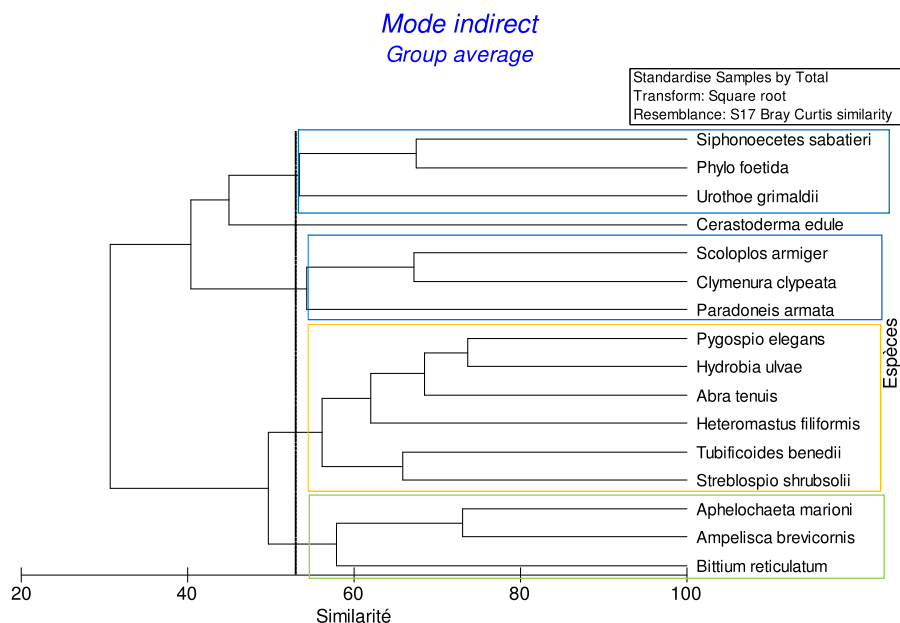


Figure VI-26 : Classification ascendante hiérarchique des espèces d'endofaune dont l'abondance représente au moins 5% à au moins une date et à au moins une station avec un niveau de coupure à 53% (la ligne verticale plus épaisse).

L'étude du mode indirect (Figure VI-26) associé aux analyses des dissimilarités réalisées grâce à la procédure SIMPER à un niveau de coupure de 53%, a mis en évidence les espèces caractéristiques de chacun des habitats. Le regroupement de *Siphonoecetes sabatieri*, *Phylo foetida* et *Urothoe grimaldi* est caractéristique de la station REF, tout comme le groupement associant *Scoloplos armiger*, *Paradoneis armata* et *Clymenura clypeata*. Les deux espèces *Aphelochaeta marioni* et *Bittium reticulatum* sont communes aux stations REF et CULT et structurent le plus le groupement REF-CULT. Enfin, il semble que le dernier regroupement (orange) (*Pygospio elegans* et *Heteromastus filiformis* en faisant partie) corresponde aux espèces caractéristiques de la station SSED.

En effet, la distribution des abondances sur le plan de la MDS des stations d'endofaune (Figure VI-25) montre un patron de distribution différent en fonction de l'espèce considérée qui peut être maximal dans chacun des habitats considérés (Figure VI-27).

Les communautés de macrofaune sont différentes selon les stations ou habitats considérés, avec toujours un détachement de l'habitat SSED. La station CULT semble être composée d'espèces appartenant aux deux habitats REF et SSED, alors que ces derniers ont une composition spécifique qui semble être mieux définie.

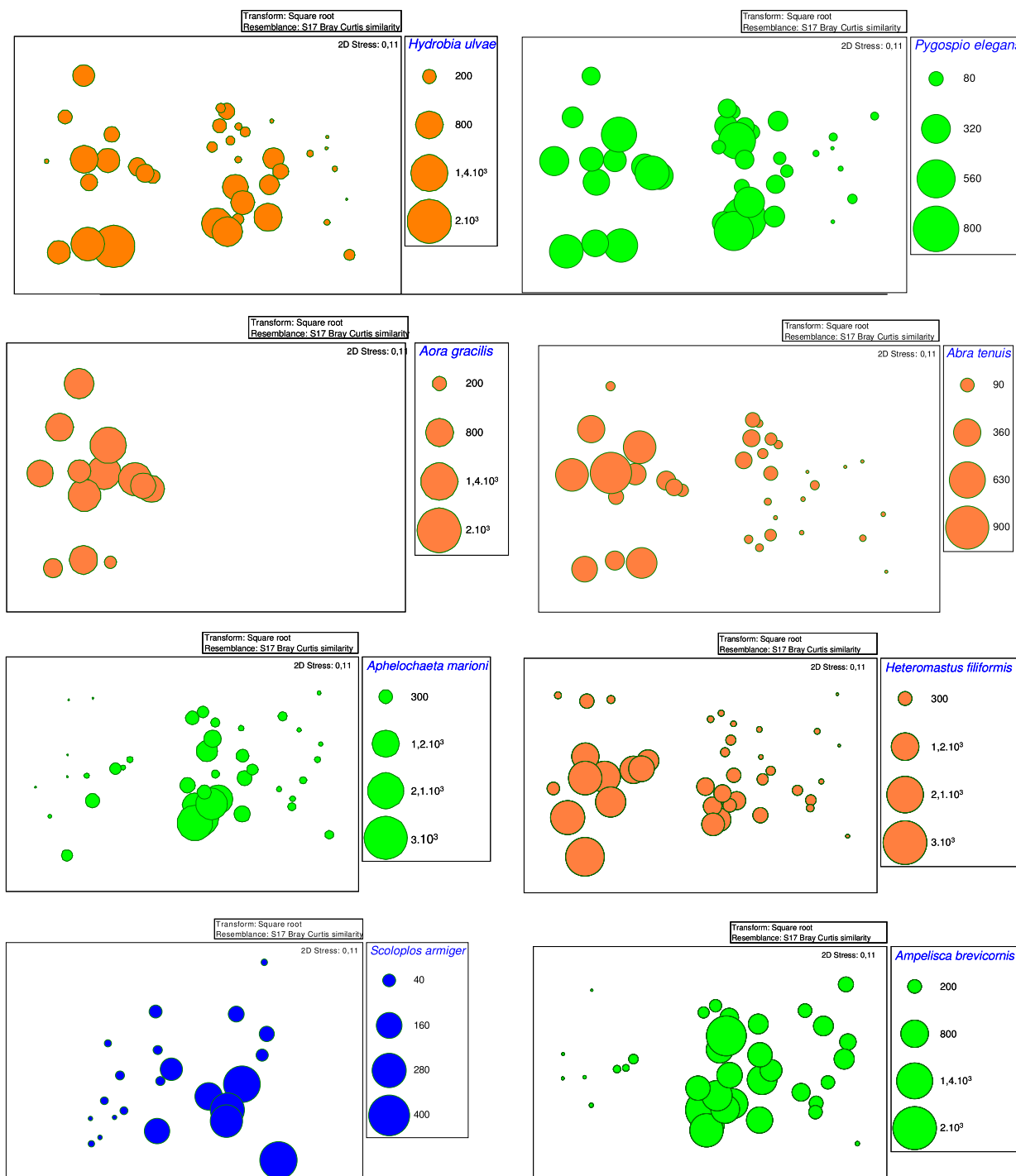


Figure VI-27 : Distribution en abondance (nb ind.m⁻²) des espèces *Hydrobia ulvae*, *Pygospio elegans*, *Aora gracilis*, *Abra tenuis*, *Aphelochaeta marioni*, *Heteromastus filiformis*, *Scoloplos armiger* et *Ampelisca brevicornis* sur la MDS de comparaison des stations REF, CULT et SSED, les bulles étant proportionnelles aux abondances. La couleur choisie est celle de la station ou habitat où l'espèce est la plus abondante (REF en bleu, CULT en vert et SSED en orange).

3.2.5 Approche multivariée trophique

Les caractéristiques trophiques de la macrofaune des stations CULT et REF étaient similaires, avec une dominance des dépositivores de surface et des dépositivores de subsurface, l'ensemble des dépositivores représentant respectivement 80 et 67% des abondances aux stations CULT et REF (Figure VI-28). L'autre station d'endofaune SSED comportait une plus forte proportion de dépositivores de subsurface au détriment des dépositivores de surface, l'ensemble des dépositivores y représentant 86% de l'abondance totale. Dans ces trois stations d'endofaune, les carnivores et nécrophages ne représentaient que 4 à 11% de l'abondance, et les suspensivores 4 à 8%.

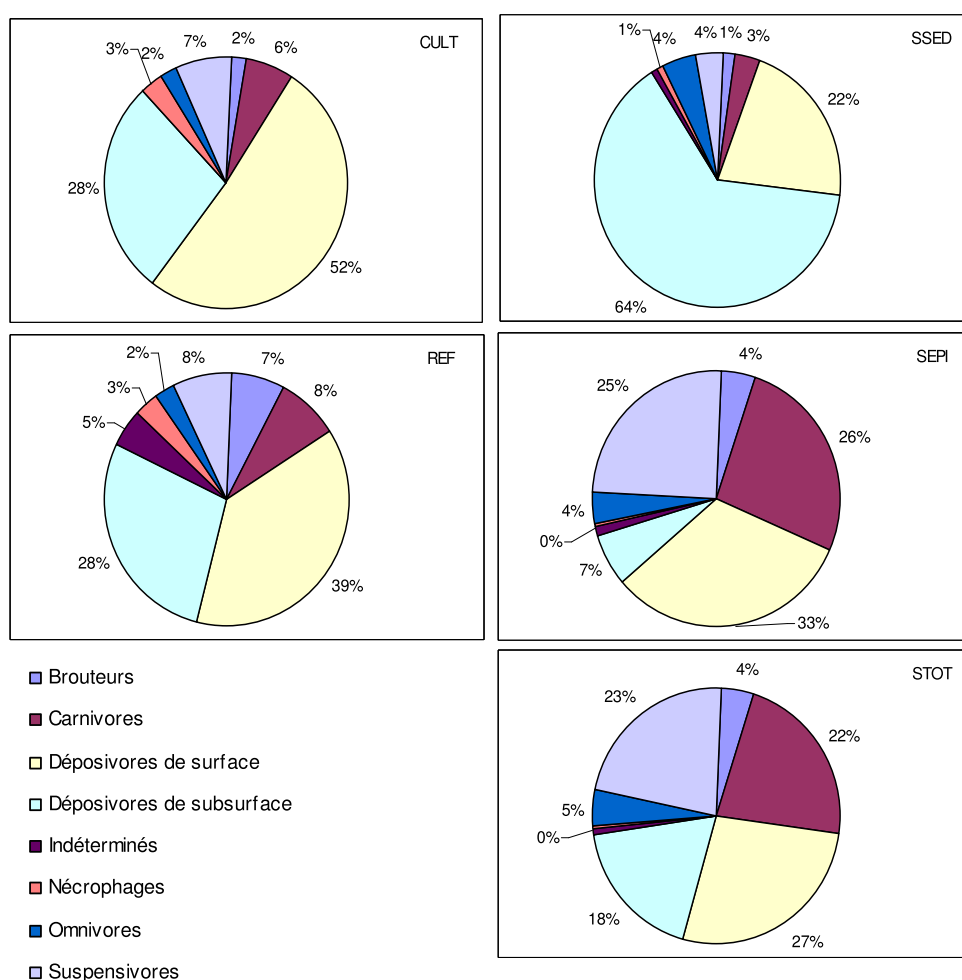


Figure VI-28 : Proportion moyenne des groupes trophiques, en terme d'abondance, au sein du macrobenthos des différentes stations.

La faune des récifs épigés (SEPI) présentait une répartition tout à fait différente des groupes trophiques, avec trois d'entre eux sensiblement équivalents par leur proportion : les dépositivores de surface (33%), les carnivores (26%) et les suspensivores (25%). En considérant l'ensemble de la station SAUV (STOT = SEPI + SSED), les proportions des

principaux groupes atteignaient 45% pour les déposivores, 23% pour les suspensivores et 22% pour les carnivores et nécrophages. Le peuplement des récifs montrait donc une plus forte abondance de carnivores et de suspensivores que celui des stations REF et CULT.

L'analyse multivariée des groupes trophiques amène à la même ségrégation de la station STOT par comparaison aux stations CULT et REF, confirmant une modification de la structure trophique des communautés (Figure VI-29). Cette ségrégation est un peu moins visible sur les peuplements d'endofaune, mais le groupe des dates de SSED se différencie tout de même des autres groupes, à l'exception de quelques dates de la station REF (Figure VI-30).

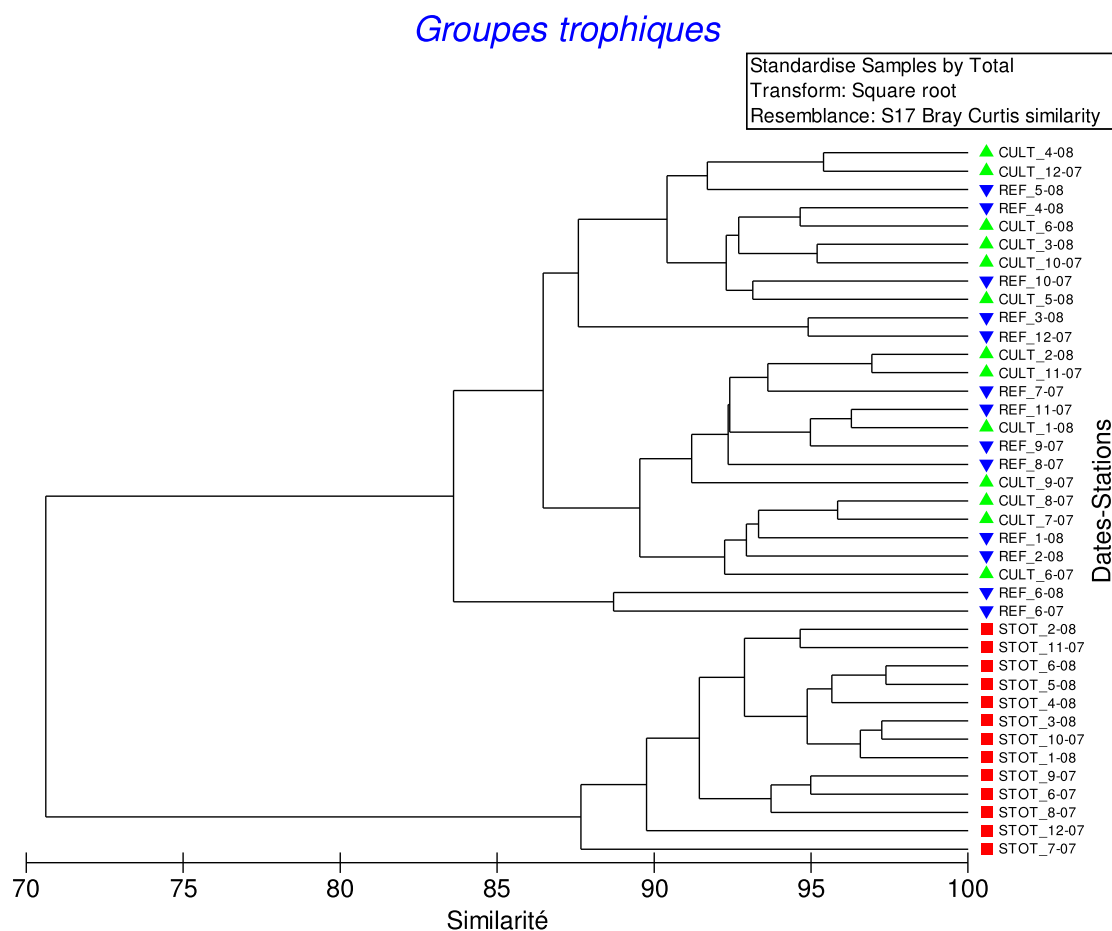


Figure VI-29 : Classification ascendante hiérarchique de l'ensemble des stations (REF en bleu, CULT en vert et STOT en rouge) en fonction de la répartition de l'abondance des espèces en groupes trophiques.

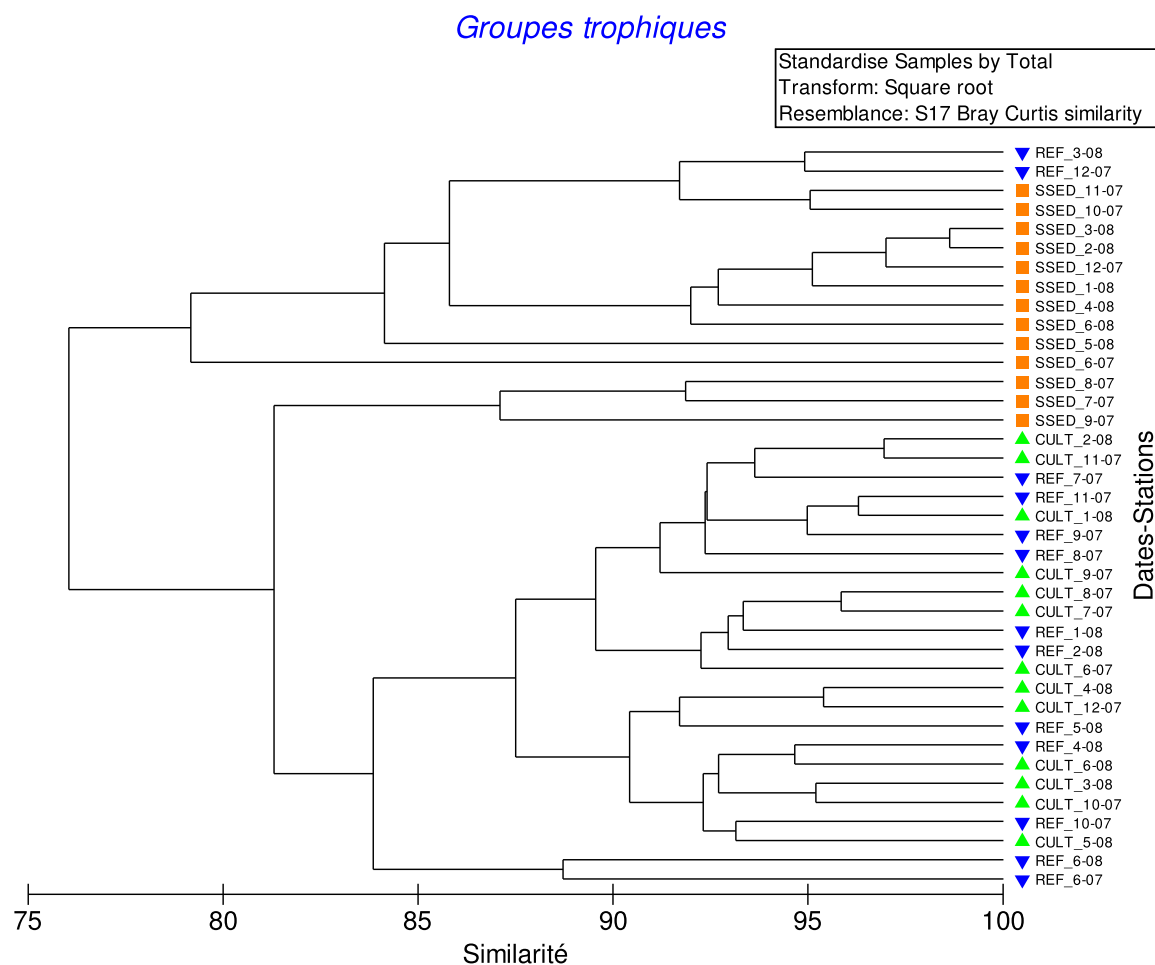


Figure VI-30 : Classification ascendante hiérarchique des stations d'endofaune SSED (en orange), REF (en bleu) et CULT (en vert) en fonction de la répartition normalisée de l'abondance des espèces en groupes trophiques .

3.2.6 Qualité écologique des habitats

Au sein de l'habitat sédimentaire, la proportion d'espèces sensibles à l'hypertrophisation (G I) diminue, alors que celle des espèces opportunistes de second ordre (G IV) augmente, selon un gradient REF – CULT – SSED (Figure VI-31), qui correspond à un gradient croissant de biomasse d'huîtres.

Corrélativement, les valeurs de l'AMBI augmentent selon ce même gradient, la qualité écologique de l'habitat passant d'un statut « bon » aux stations REF et CULT à un statut « moyen » à la station SSED (Tableau VI-25).

Tableau VI-25 : Valeurs de l'AMBI (moyenne \pm écart-type) et statut de qualité écologique (EcoQ) des trois stations d'endofaune REF, CULT et SSED.

	REF	CULT	SSED
AMBI	2,00 \pm 0,42	2,53 \pm 0,42	3,48 \pm 0,39
EcoQ	Bon	Bon	Moyen

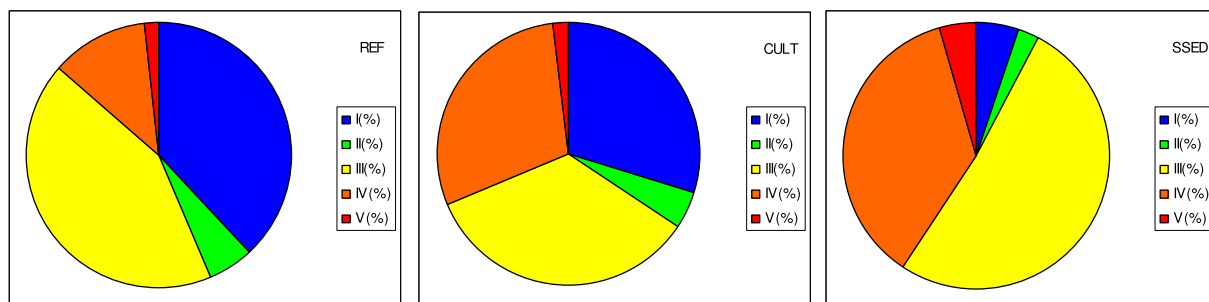


Figure VI-31 : Répartition des groupes écologiques (I à V) de sensibilité/tolérance à l'enrichissement organique aux stations REF, CULT et SSED.

4. Discussion

De nombreuses études ont été menées sur l'impact des bancs de bivalves marins sous forme naturelle ou cultivée, tant sur les caractéristiques sédimentaires que sur les communautés benthiques (Crawford *et al.*, 2003 ; Mallet *et al.*, 2006 ; Hargrave *et al.*, 2008). Les résultats sont très variables d'un site à l'autre, dépendant notamment de la biomasse de bivalves et de l'hydrodynamisme local qui module la répartition des biodépôts (Hartstein et Stevens, 2005). L'enrichissement en matière organique et en particules fines dans les milieux soumis à l'activité alimentaire intense des huîtres a été discuté dans le Chapitre V : la matière organique, le carbone organique particulaire et les phéopigments étaient plus importants dans les stations où les huîtres étaient présentes que dans la station de référence. La granulométrie montrait un certain gradient : les sédiments les plus fins étaient situés dans les stations d'huîtres sous forme récifale.

4.1 Impact sur les procaryotes

Les trois stations de notre étude ont présenté des abondances en procaryotes différentes entre elles, avec des abondances plus fortes aux stations sous l'influence directe des huîtres, mais faiblement significatives d'un point de vue écologique (différence d'un log). Elles étaient caractéristiques de sédiments côtiers avec des abondances comprises entre 10^7 et 10^{11} UC par gramme sec de sédiment. Les concentrations observées étaient supérieures à celles enregistrées dans le Bassin d'Arcachon par Benloch *et al.* (1997) qui ont trouvé des valeurs comprises entre $1,5 \cdot 10^4$ et $1 \cdot 10^7$, respectivement en septembre et en mai. Cependant, le site et les méthodes de comptage étaient différents dans les deux cas. Peu d'ouvrages sont disponibles concernant la quantité de procaryotes présents dans les sédiments soumis à des perturbations comme les activités ostréicoles, les mesures privilégiées étant les « activités sédimentaires », c'est-à-dire des mesures de production bactérienne ou plutôt de leur produit d'activité (Boucher et Boucher-Rodoni, 1988 ; Relexans *et al.*, 1992). Les concentrations en procaryotes que nous avons enregistrées rejoignent plutôt des concentrations mesurées dans des sédiments de l'Adriatique ou de la baie de Venise (Manini *et al.*, 2004 ; Borin *et al.*, 2009). Seuls Mirto *et al.* (2000) et Richardson *et al.* (2008) ont trouvé des concentrations du même ordre de grandeur que les nôtres, soit de l'ordre de 10^8 cell.g⁻¹ et de 10^{10} cell.g⁻¹ dans le sédiment de fermes de moules et d'huîtres

respectivement. La quantité de procaryotes évolue très vite et est fonction de nombreux facteurs difficilement identifiables et applicables d'un site à l'autre (Danovaro et Pusceddu, 2007 ; Böer et al., 2009). Les procaryotes sont pourtant des organismes clefs dans les processus sédimentaires et jouent un rôle essentiel dans la régénération des sels nutritifs. L'un des principaux facteurs qui influent sur leur dynamique est la température (Böer et al., 2009), ce qui explique la diminution de la quantité totale de procaryotes en période hivernale. Une quantité légèrement plus forte de procaryotes dans le sédiment de la station SAUV peut être en lien avec l'activité alimentaire des huîtres. En effet, à cette station, la biomasse d'huîtres est élevée et la production en plus grande quantité de biodépôts enrichis en matière organique peut favoriser la production des procaryotes (Grenz, 1989). De plus, dans les récifs, les produits de rejet de la faune épigée ne sont pas non plus négligeables. Dans la station CULT, la quantité de procaryotes oscillait entre celles des stations REF et SSED, alors que la fraction de COP et de matière organique n'était pas différente des récifs : la production bactérienne peut être stimulée par les apports de matière organique via les biodépôts, mais également via l'augmentation en charge bactérienne par les rejets de fèces qui contiennent des bactéries de digestion (Feuillet-Girard et al., 1994). L'augmentation de la charge organique, mais aussi la réduction de composés (sulfato-réduction, dénitrification), modifient la structure des communautés bactériennes. Cette dernière aurait été intéressante à analyser entre les parcs ostréicoles et un site de référence, car de nombreuses études ont montré une anoxie du sédiment et une reminéralisation plus importante des sels nutritifs au niveau des sédiments par la dégradation des biodépôts (Boucher et Boucher-Rodoni, 1988 ; Grenz, 1989 ; Cognie et Barillé, 1999 ; Arzul et al., 2001 ; Bouchet, 2007). En eau douce, l'impact de la moule *Dreissena* a déjà été identifié comme acteur de la modification de la structure des communautés de bactéries benthiques et de leur fonction métabolique (Lohner et al., 2007). La fraction bactérienne des sédiments est importante à comprendre, notamment au niveau de l'analyse des flux, car elle peut jouer un rôle direct sur les niveaux de production de l'ammonium (comme mesuré au chapitre IV) par exemple (Boucher et Boucher-Rodoni, 1988).

4.2 Saisonnalité des peuplements de macrofaune

La structure des communautés benthiques de chaque station a présenté une saisonnalité marquée. Cette saisonnalité n'était pas marquée par une modification profonde de la structure des communautés, mais par les abondances des espèces dominantes. Les abondances et les biomasses ont été maximales à chacune des stations en automne,

période qui correspond à la détection du recrutement des juvéniles dans le Bassin d'Arcachon (G. Bachelet, comm. pers.), à l'exception de la station REF où elles ont été maximales en septembre.

La station REF était caractérisée principalement par des espèces typiques des faciès de sables vaseux intertidaux dans le Bassin d'Arcachon (Blanchet, 2004), comme *Ampelisca brevicornis*, *Nephtys hombergii*, *Notomastus latericeus*, *Siphonocetes sabatieri*, *Cerastoderma edule*, *Clymenura clypeata*, *Scoloplos armiger* et *Urothoe grimaldii*. Les abondances totales et la richesse spécifique étaient proches de la description de ce faciès par Blanchet (2004). L'espèce *Scoloplos armiger* présentait à cette station de fortes abondances, alors qu'elle est caractéristique des faciès de sables d'origine deltaïque (Blanchet, 2004).

La structure des communautés benthiques de la station CULT a montré des espèces caractéristiques de faciès sablo-vaseux comme la station REF, mais la proportion en abondance des espèces vasicoles et opportunistes, telles que *Heteromastus filiformis*, *Capitella capitata* et les spionidés (*Pseudopolydora*), était plus forte. Les caractéristiques des sédiments de cette station étaient légèrement différentes des sédiments de la station REF avec une granulométrie plus fine et une forte charge en matière organique.

La station SAUV se démarque des deux autres par une faune épigée importante associée au récif, présentant de fortes valeurs de biomasse et de richesse spécifique. Elle se distingue également au niveau des communautés d'endofaune (station SSED) par une plus grande proportion d'espèces associées aux sédiments vaseux : *Abra tenuis*, spionidés, oligochètes dont *Tubificoides benedii*. Les sédiments étaient ici légèrement moins grossiers que dans les deux autres stations et la quantité de matière organique y était équivalente à celle de la station CULT. Trois « saisons » marquées dans la structure des peuplements d'endofaune des récifs ont été identifiées, comme dans les deux autres stations.

Quatre saisons ont été mises en évidence dans l'habitat SEPI. Cette saisonnalité est marquée par la variation des abondances des espèces dominantes qui sont des espèces typiques de substrat dur (*Boccardia semibranchiata*, *Syllis* spp., *Mytilus galloprovincialis*, *Sabellaria spinulosa*, actinies) et la présence de densités élevées de prédateurs (*Pachygrapsus marmoratus*, *Porcellana platycheles*, *Marphysa sanguinea*, *Syllis* spp.). La structure des communautés de cette station influencée par l'épifaune présente très peu d'espèces communes avec les autres stations et réagit avec un caractère saisonnier différemment des autres stations.

La saisonnalité est marquée dans chaque station, mais n'est pas liée à une modification de la structure des communautés au niveau spécifique : ce sont les patrons de dominance en abondance qui sont différents. L'effet saisonnier se traduit par le recrutement des espèces et cette saisonnalité est le résultat d'effets synergiques entre la disponibilité

alimentaire, la température, la prédation, ou les conditions hydrodynamiques différentes sur chacune des stations (du fait de la présence du récif ou des tables), qui modulent les abondances spécifiques (Reiss et Kröncke, 2005).

4.3 Caractéristiques distinctives des stations

Les biomasses et les abondances les plus importantes ont été relevées dans les récifs naturels d'huîtres, notamment dans leur partie épigée. Au niveau de l'endofaune, en dessous des récifs (SSED), la richesse spécifique est au même niveau que dans la station REF, avec des biomasses plus faibles. A la station CULT, la richesse spécifique est plus forte, tandis que l'abondance et la biomasse montrent des valeurs intermédiaires aux deux autres stations. Dans notre étude, la richesse spécifique des peuplements d'endofaune est supérieure sous les tables ostréicoles (CULT), alors que Nugues *et al.* (1996) et Bouchet (2007) avaient constaté une diminution de la richesse sous les tables ostréicoles.

L'introduction des huîtres dans le Bassin d'Arcachon a augmenté la disponibilité en substrats durs, en particulier depuis l'apparition de récifs de spécimens sauvages, et certainement modifié la structure sédimentaire en augmentant la sédimentation de particules fines et en amplifiant la quantité de matière organique dans le sédiment. Or, chaque modification dans la structure du sédiment peut engendrer une modification de la composition spécifique par des processus complexes d'inhibition/facilitation (Hily *et al.*, 2008). La modification de la structure sédimentaire et de la charge organique entraîne d'ailleurs une modification des communautés en fonction de leur seuil de tolérance aux perturbations (Hily, 1991). Les apports de particules fines et de matière organique ont tendance à favoriser la présence d'individus de petite taille (Hily, 1991). Cet effet est très net dans nos stations, la plus forte biomasse et une abondance moindre dans la station REF laissent supposer la présence de plus gros individus, tandis qu'à la station SSED, pour une abondance plus forte et une même diversité spécifique, la biomasse est plus faible, suggérant donc une plus forte proportion d'organismes de petite taille. En effet, sous les parcs, l'augmentation d'abondance est liée à l'augmentation d'espèces opportunistes qui sont généralement de petite taille (Ysebaert *et al.*, 2009). Forrest et Creese (2006) ont déjà mis en évidence une diminution de diversité et des plus grosses espèces à leur station de référence par comparaison avec un site de culture d'huîtres, les espèces opportunistes étant en général de petits organismes. Ces différences sont retrouvées notamment dans la station réficale, impactée plus fortement par l'activité des huîtres. Ces résultats sont en opposition avec les résultats de Castel *et al.* (1989) dans le Bassin d'Arcachon, de Bouchet (2007) à

Marennes-Oléron ou encore de Nugues *et al.* (1996) en Angleterre, qui ont trouvé moins de diversité dans les parcs ostréicoles que dans des sites sans parcs. Ils sont également contraires aux résultats de De Grave *et al.* (1998) qui n'ont mis en évidence aucun impact des zones de culture et relient les variations d'abondance à l'hydrodynamisme local. La présence d'huîtres modifie donc l'abondance, la biomasse et la richesse spécifique des communautés d'endofaune.

L'analyse MDS en mode indirect sur les espèces d'endofaune appuie l'idée d'un gradient en fonction de la biomasse d'huîtres présente sur le site. Certaines espèces sont clairement identifiées comme structurantes dans les stations REF et SSED, tandis que, la station CULT semble être composée d'espèces appartenant aux deux autres stations, pouvant indiquer un gradient de perturbation croissant avec la biomasse d'huîtres (Chapitre III). La structure des communautés est donc différente dans chacune des stations sédimentaires en fonction de la biomasse et de la configuration des huîtres.

4.4 Groupes trophiques et écologiques

Les récifs d'huîtres sauvages et les tables ostréicoles, en plus de structurer différemment les peuplements benthiques d'endofaune, affectent également la proportion des groupes trophiques au sein des peuplements, d'où un impact potentiel sur la consommation des particules contenues dans la colonne d'eau. La quantité de déposivores de subsurface augmente avec la biomasse d'huîtres présentes sur le site, notamment dans l'endofaune. L'augmentation du nombre de déposivores de subsurface implique une bioturbation plus importante, ces espèces ne se nourrissant pas sur le même pool de matière organique que les déposivores de surface. Dans la structure épigée, une plus forte abondance de suspensivores et de carnivores est présente. Les récifs naturels jouent un rôle d'abri pour certaines espèces et fournissent de nombreuses niches écologiques pour les organismes ainsi que pour des prédateurs de petite taille. La présence des huîtres, en particulier sous forme sauvage, modifie donc le réseau trophique de l'écosystème benthique.

L'échantillonnage des organismes éventuellement présents dans les poches ostréicoles n'a pas été réalisé, afin de ne pas perturber les huîtres, mais également car la biomasse d'épifaune est vraisemblablement négligeable du fait de l'entretien des poches (retournement, ébouillantage). De plus, les poches ostréicoles sont découvertes plus tôt à marée descendante et retiennent moins l'humidité que les récifs, augmentant l'échappement de la faune vagile et limitant l'établissement d'une faune fixée.

L'utilisation d'un indice de qualité écologique tel que l'AMBI permet de mettre en évidence l'effet d'un enrichissement du milieu en matière organique sur le macrobenthos (Borja *et al.*, 2000). Carvalho *et al.* (2006) et Bouchet (2007) ont déjà mis en évidence des différences de « qualité » des peuplements benthiques dans des zones impactées par l'ostréiculture grâce à cet indice. Dans notre étude, l'augmentation des espèces opportunistes est claire dans les sédiments sous les récifs ostréicoles (SSED), avec une dominance d'espèces des groupes III et IV (*Pygospio elegans*, *Streblospio shrubsolii*, *Aphelochaeta marioni*, *Boccardia semibranchiata*), mais également des abondances plus importantes d'espèces du groupe V (*Heteromastus filiformis*, *Tubificoides benedii*), c'est-à-dire des opportunistes caractéristiques d'un enrichissement en matière organique (Pearson et Rosenberg, 1978 ; De Grave *et al.*, 1998 ; Rosenberg, 2001 ; Pereira *et al.*, 2004). Un gradient de dégradation se dessine ainsi depuis le sédiment de la station REF vers celui de la station CULT, puis vers celui de la station SSED.

L'indice AMBI est cependant peu variable entre les stations et est plus faible que celui observé dans les sites ostréicoles des Pertuis Charentais (Bouchet, 2007 ; Bouchet et Sauriau, 2008). La station REF a un indice légèrement plus faible que celui de la station CULT, bien qu'elles soient toutes deux classées dans le même statut de qualité écologique. L'indice est néanmoins supérieur dans la station SSED, traduisant une augmentation notable des espèces du groupe IV et un état écologique plus dégradé.

Les espèces opportunistes rencontrées dans les sédiments de la station CULT ont déjà été identifiées dans des écosystèmes soumis à l'impact de l'ostréiculture (Nugues *et al.*, 1996 ; De Grave *et al.*, 1998 ; Mallet *et al.*, 2006), de la mytiliculture (Hartstein et Rowden, 2004) ou d'activités piscicoles (Pereira *et al.*, 2004 ; Carvalho *et al.*, 2006). L'augmentation de ces espèces (Cirratulidae, Capitellidae, Spionidae) indique un enrichissement du milieu en matière organique (Samuelson, 2001 ; Grall et Glémarec, 2003 ; Hartstein et Rowden, 2004). Sous les récifs, les principales espèces d'endofaune (*Heteromastus filiformis*, *Tubificoides benedii*, Spionidae) profitent de la production de biodépôts et sont caractéristiques des zones impactées par les bivalves (Nugues *et al.*, 1996 ; Forrest et Creese, 2006 ; Bouchet, 2007 ; Kochmann *et al.*, 2008 ; Ysebaert *et al.*, 2009).

La différence entre les stations au niveau spécifique est très marquée : les ségrégations au sein des CAH et des MDS sont nettes, marquant une plus forte différence entre stations qu'entre saisons. En effet, par exemple, l'espèce *Scoloplos armiger* permet de mettre en évidence l'impact de l'ostréiculture : généralement négativement affectée par l'ostréiculture (Nugues *et al.*, 1996 ; Timsit *et al.*, 2004 ; Kochmann *et al.*, 2008 ; Ysebaert *et al.*, 2009), cette espèce montre une diminution d'abondance selon le gradient de stations REF – CULT – SSED. Notre étude ressemble au modèle de Samuelson (2001) : son modèle définit un gradient de perturbation basé sur les polychètes et qui différencie une

zone perturbée avec une augmentation de densité et peu d'espèces; une zone modérément perturbée avec une augmentation de densité et de richesse spécifique, et enfin une zone peu perturbée qui diminue en diversité.

Les récifs naturels de bivalves ont un effet à la fois positif et négatif sur l'environnement benthique, car, en augmentant la complexité du substrat et en créant des substrats durs, ils constituent de nouveaux habitats et favorisent le développement d'une épifaune qui accroît la diversité biologique, mais ils sont aussi la source d'une plus forte biodéposition (Commito *et al.*, 2008). Les coquilles vides qui restent en place permettent aussi l'établissement de communautés différentes des substrats meubles, par exemple en formant des micro-niches (Summerhayes *et al.*, 2009 ; Koivisto et Westerborn, 2010). Une plus grande complexité spatiale offre un plus grand nombre d'interstices où s'accumule du sédiment. Les activités de filtration et de sécrétion des huîtres peuvent favoriser l'implantation de certaines espèces et, enfin, l'architecture des récifs est une forme idéale pour la faune mobile (Kochmann *et al.*, 2008 ; Buschbaum *et al.*, 2009).

A l'état naturel, l'huître est définie comme un « ingénieur d'écosystème », comme tous les bivalves à forte biomasse : elle augmente la surface de substrat dur à disposition pour les autres espèces et crée de nouveaux habitats inexistant à l'état naturel qui peuvent soutenir une forte biomasse d'organismes épigés (Ysebaert *et al.*, 2009). Les récifs augmentent la richesse spécifique du milieu et sont mêmes employés dans certaines régions du monde pour augmenter le niveau de diversité des milieux. Des politiques de restauration des récifs naturels d'huîtres, notamment de *Crassostrea virginica*, sont actuellement mises en place dans certaines baies pour promouvoir la biodiversité (Bartol *et al.*, 1999 ; Coen et Luckenbach, 2000 ; Meyer et Townsend, 2000 ; Walters et Coen, 2001) ou pour limiter l'eutrophisation des milieux (Newell et Jordan, 1983 ; Soniat *et al.*, 2004 ; Thomsen *et al.*, 2007).

Walters et Coen (2006) ont montré que (1) la faune résidente des récifs est indicatrice de l'augmentation de la biodiversité, (2) les récifs fournissent un refuge contre les prédateurs et (3) offrent une disponibilité alimentaire pour les espèces résidentes et les prédateurs transitoires. Ces systèmes de refuge ne sont pas accessibles que pour les espèces d'épifaune, mais jouent également un rôle sur d'autres communautés comme les poissons, qui peuvent venir se nourrir ou trouver refuge, voire pondre au sein des récifs (Coen et Luckenbach, 2000).

4.5 Nouvelles signalisations d'espèces et espèces introduites

Parmi les espèces échantillonnées, huit d'entre elles ont été recensées pour la première fois dans le Bassin d'Arcachon ou le Golfe de Gascogne, toutes dans les stations habitées par les huîtres (Tableau VI-26).

Par ailleurs, l'aquaculture, notamment via les transferts d'huîtres, a entraîné de nombreuses introductions d'espèces sur la côte Atlantique française (Gouletquer et al., 2002), phénomène probablement toujours actif. Durant le présent travail, huit espèces peuvent être considérées comme des espèces non indigènes sur nos côtes et ont été échantillonnées dans les parcs ostréicoles ou les récifs d'huîtres (Tableau VI-27).

Il est difficile d'interpréter les conséquences de la présence de récifs naturels de *Crassostrea gigas*. D'un côté, les récifs naturels favorisent la biodiversité en modifiant le substrat et d'un autre côté, ils sont source d'enrichissement de matière organique qui modifie les communautés d'endofaune. De plus, ces « nouveaux écosystèmes » créés par une espèce introduite soutiennent la survie d'autres espèces non indigènes qui peuvent entrer à leur tour en concurrence avec les espèces natives locales.

Tableau VI-26 : Espèces signalées pour la première fois dans le Bassin d'Arcachon.

Groupe zoologique	Espèce	Station ou habitat du site des Hosses
Sipuncula	<i>Nephasoma rimicola</i> (Gibbs, 1973)	SSED, SEPI
Polychaeta	<i>Thelepus setosus</i> (de Quatrefages, 1866)	SSED, SEPI
Gastropoda	<i>Monophorus erythrosoma</i> (Bouchet & Guillemot, 1978)	SEPI
Amphipoda	<i>Colomastix pusilla</i> Grube, 1861	SSED, SEPI
Amphipoda	<i>Leucothoe spinicarpa</i> (Abildgaard, 1789)	CULT
Cumacea	<i>Iphinoe trispinosa</i> (Goodsir, 1843)	REF, CULT
Isopoda	<i>Janira maculosa</i> Leach, 1814	SEPI
Isopoda	<i>Paranthura</i> sp.	SEPI

Tableau VI-27 : Espèces non indigènes du Bassin d’Arcachon échantillonnées au site des Hosses.

Groupe zoologique	Espèce	Station ou habitat du site des Hosses	Remarque
Polychaeta	<i>Boccardia semibranchiata</i> Guérin, 1990	SSED, SEPI	Présent dans le Bassin d’Arcachon depuis au moins 1999 (Duault <i>et al.</i> , sous presse) Associé aux coquilles d’huîtres <i>Crassostrea gigas</i> (sur et dans les coquilles, et dans le sédiment entre les coquilles)
Bivalvia	<i>Musculista senhousia</i> (Benson <i>in</i> Cantor, 1842)	CULT, SSED, SEPI	Présent dans le Bassin d’Arcachon depuis au moins 2002 (Bachelet <i>et al.</i> , 2008)
Bivalvia	<i>Ruditapes philippinarum</i> (Adams & Reeve, 1850)	REF, CULT, SSED, SEPI	Introduction intentionnelle dans le Bassin d’Arcachon en 1980 (Robert <i>et al.</i> , 1993)
Gastropoda	<i>Crepidula fornicata</i> (Linné, 1758)	SEPI	Présent dans le Bassin d’Arcachon depuis au moins 1969 (Bachelet <i>et al.</i> , 1980)
Gastropoda	<i>Cyclope neritea</i> (Linné, 1758)	REF, CULT	Présent dans le Bassin d’Arcachon depuis 1976 (Bachelet <i>et al.</i> , 1980)
Tanaidacea	<i>Zeuxo holdichi</i> Bamber, 1990	REF, CULT, SEPI	Décrit du Bassin d’Arcachon, mais pourrait être en réalité une espèce introduite (Sorbe <i>et al.</i> , 2010)
Isopoda	<i>Paranthurus</i> sp.	SEPI	Introduction récente (Sorbe <i>et al.</i> , 2010)
Decapoda	<i>Hemigrapsus takanoi</i> Asakura & Watanabe, 2005	SSED, SEPI	Présent dans le Bassin d’Arcachon depuis au moins 1996 (Noël <i>et al.</i> , 1997)

5. Conclusions

La présence d'huîtres sous forme cultivée ou naturelle impacte à la fois les communautés de macrofaune et l'abondance de procaryotes hétérotrophes des sédiments. Ces impacts sont associés à une modification de la charge organique du sédiment, en liaison avec l'activité alimentaire des huîtres et leur configuration qui modifie l'hydrodynamisme local.

Sous forme de récifs, les huîtres fournissent un substrat dur utilisable par de nombreux organismes ; la densité, la biomasse et la diversité ainsi que les différents groupes trophiques en font un écosystème à part entière, très riche. Les espèces qui s'y installent sont généralement des espèces de substrats durs et pour certaines, non indigènes du Bassin d'Arcachon.

Au niveau de l'endofaune, la faune présente sous les récifs se différencie entre autre par la présence d'espèces opportunistes de petite taille marquant une dégradation de la qualité de l'habitat. La station où les huîtres sont sous forme cultivée est caractérisée à la fois par des espèces des milieux perturbés et des espèces de la station de référence. Enfin, malgré une faible diversité, la station de référence regroupe des organismes de plus grande taille.

Bien que chaque station ait une saisonnalité marquée, la différence inter-station est plus forte que la différence entre saisons.

Synthèse Partie 3: Impact des gisements ostréicoles sur le compartiment sédimentaire, les procaryotes et la macrofaune benthique

La présence de biomasses importantes de bivalves, qu'ils soient sous forme naturelle ou en mode de culture surélevée, modifie les caractéristiques sédimentaires. Dans un premier temps, l'ajout de substrat dur par les tables ostréicoles ou le massif récifal limite l'hydrodynamisme local et favorise la sédimentation de particules fines. Dans un second temps, les huîtres augmentent la quantité de matière organique vers les sédiments par leur activité de filtration et par les rejets de fèces de pseudofèces. Les quantités de matière organique sont plus importantes dans les sédiments où les huîtres sont présentes. Cette association aux biodépôts a été confirmée par des quantités importantes de chlorophylle *a* dans les sédiments sous-jacents aux huîtres et un taux de dégradation chlorophyllien plus important que dans les sédiments de référence. En effet, les biodépôts sont constitués de fèces, donc de cellules phytoplanctoniques dégradées, tandis que les pseudofèces peuvent être constituées de cellules non dégradées agglomérées dans du mucus. Les particules de silt sont elles aussi agglomérées avec les pseudofèces lors de l'activité alimentaire et sédimentent, favorisant la fraction fine contenue dans les sédiments sous les huîtres. L'association entre une granulométrie moins fine (% de pélites, D50) et des quantités plus faibles de matières organiques (COP, Chl*a*, phéopigments) confirment cette idée. De plus, la fraction Chl*a*/phéopigments montre un état de la matière organique plus dégradé dans les stations où les huîtres sont présentes.

La présence d'huîtres augmente donc, via les biodépôts, la quantité de matière organique dans les sédiments et favorise la sédimentation de particules fines. Aucune différence entre les sédiments des huîtres en mode de culture ou en récifs naturels n'a été mise en évidence avec les paramètres sédimentaires analysés. Cependant, des différences sont visibles dans les communautés d'endofaune malgré une saisonnalité marquée dans chacune des stations. En effet, la quantité de procaryotes et d'espèces opportunistes augmente avec la biomasse d'huîtres et est donc maximale dans les récifs. Ces modifications par rapport à la référence, notamment au niveau du comportement trophique (augmentation de l'abondance de détritivores et d'espèces opportunistes dans la fraction sédimentaire), traduisent une alimentation des organismes sur des pools de matière organique différents. Un gradient de perturbation se dessine au niveau des communautés

d'endofaune, avec une augmentation des espèces des groupes écologiques III et IV depuis la station de référence vers la station de culture, puis vers le sédiment sous les récifs. L'endofaune de la station de culture d'huîtres est d'ailleurs composée d'espèces communes aux deux autres stations. Ce gradient de perturbation apparaît également dans la proportion d'abondance des divers groupes zoologiques et dans les valeurs de l'AMBI, qui traduisent un enrichissement en matière organique. Le gradient modifie également l'abondance, la richesse spécifique et la biomasse des peuplements. La station de référence est caractérisée par une assez faible diversité spécifique mais de gros individus ; l'augmentation de la quantité de matière organique dans les sédiments sous les huîtres cultivées favorise légèrement la biodiversité, tandis que les sédiments sous les récifs sont caractérisés par une faible diversité et une forte abondance de petits organismes opportunistes.

L'ensemble des stations se différencie par une structure des communautés différente marquée entre les sédiments de référence, de culture ou des récifs naturels, et malgré une importante saisonnalité observée au sein de chaque station, les variations inter-stations sont plus fortes que la variabilité intra-station autant pour les communautés d'endofaune que pour l'ensemble des communautés récifales (endofaune et épifaune).

Les récifs d'huîtres sauvages abritent une communauté d'organismes à richesse spécifique et abondance élevées, dont la structure diffère complètement de celle des stations d'endofaune. Elle est constituée d'un plus grand nombre de suspensivores et de prédateurs. La présence des récifs structure donc l'écosystème en modifiant le substrat par l'apport d'une structure solide, en favorisant la fixation de nombreux organismes de substrats durs et en offrant un refuge aux proies et aux petits prédateurs. Parmi l'importante faune épigée, plusieurs espèces dans cette étude ont été récoltées pour la première fois dans le Bassin d'Arcachon. Par ailleurs, plusieurs espèces échantillonnées s'avèrent aussi être des espèces non natives, dont on peut se demander si le maintien n'est pas favorisé par la présence des récifs naturels. Il est donc important de surveiller et de comprendre si l'augmentation de la biodiversité dans ces nouveaux biotopes (créés par une espèce introduite à caractère invasif), présente des aspects positifs ou négatifs.

SYNTHESE GENERALE

Synthèse générale

L'huître creuse *Crassostrea gigas* a été introduite dans le monde entier à des fins de production aquacole et, grâce à sa grande plasticité adaptative, a réussi son implantation naturelle dans nombre de régions d'introduction (Ruesink *et al.*, 2005 ; Miossec *et al.*, 2009). En France, elle a été introduite dans les années 1970 pour palier au déclin des espèces locales décimées par deux virus au cours des années 1960 (Deltreil, 2006). Le succès de l'introduction de cette espèce a permis entre autre le développement de la production de naissain dans les deux bassins ostréicoles de Marennes-Oléron et Arcachon. Cependant, le succès de la reproduction et de la survie des larves a entraîné également l'installation de populations sous leur forme naturelle. Avec le réchauffement climatique et des années atypiques comme en 2003, les recrutements et la formation de populations naturelles sont de plus en plus fréquents et l'huître creuse a ainsi augmenté son aire de reproduction en Europe jusqu'au Pays-Bas (Cognie *et al.*, 2006 ; Nehls et Buttger, 2007 ; Smaal *et al.*, 2009 ; Barnes *et al.*, 2010 ; Fey *et al.*, 2010). La présence de ces nouveaux biotopes dans des écosystèmes tels que la Mer des Wadden pose des questions quant à la compétition spatiale et trophique avec les gisements de bivalves locaux (bancs de moules par exemple) et leur répercussions sur les réseaux trophiques supérieurs (Nelhs et Buttger, 2007 ; Kochmann *et al.*, 2008 ; Markert *et al.*, 2010). L'huître creuse pourrait aussi, dans la Baie du Mont Saint-Michel, réduire l'espace disponible d'une espèce récifale de polychète protégée, l'hermelle *Sabellaria alveolata* (Dubois *et al.*, 2006).

Dans le Bassin d'Arcachon, la reproduction de *C. gigas* est efficace, avec une intensité plus ou moins importante en fonction des années, et aucune étude n'avait été réalisée jusqu'alors pour comparer les populations d'huîtres sous forme naturelle et sous forme cultivée, alors que leur biomasse était estimée équivalente en 2002 (Blanchet, 2004) et que toutes deux contribuent à la production de larves. Ces deux populations constituent des biotopes complètement différents, les formes récifales constituant un substrat dur avec une architecture tridimensionnelle offrant un support à de nombreux organismes (Chapitre VI). De plus, dans le Bassin, les aléas de recrutement, les défauts de croissance, les mortalités estivales et les problèmes sanitaires sont assez récurrents. Dans le cadre de l'étude du fonctionnement d'un écosystème littoral tel que le Bassin d'Arcachon, l'approche globale réalisée ici avait pour but de comprendre la place des huîtres dans cet écosystème et de confronter le fonctionnement des deux populations, cultivées et sauvages.

Durant la première année d'échantillonnage en 2007, les conditions climatiques assez particulières (hiver pluvieux, températures estivales basses) (Chapitre I) ont perturbé la ponte des huîtres (Chapitre III). Habituellement, les pontes ont traditionnellement lieu à la

mi-juillet dans le Bassin d'Arcachon et se manifestent par des pontes synchrones et massives des deux populations. Cette ponte a été retardée dans les deux populations d'huîtres, cultivées et sauvages, qui ont pondu de manière tardive et asynchrone en septembre. Ces observations ont été confirmées par les comptages de larves par IFREMER (Maurer *et al.*, 2007) et par l'analyse de la composition biochimique des huîtres adultes, qui a rendu l'interprétation des courbes des indices de condition plus faciles. Les taux de lipides sont restés élevés en période estivale, alors que les glucides ont diminué à la période habituelle, début juin. Ce comportement suggère une ponte de fin de saison de reproduction qui permet à l'huître de résorber ses produits sexuels avant d'entamer un nouveau cycle de gamétogénèse (Chavez-Villalba, 2001 ; Enriquez-Diaz *et al.*, 2009). Le facteur température semble expliquer au mieux ce phénomène, les quantités de chlorophylle *a* ayant été dans les normales de saison et la croissance ayant été effective en période estivale, alors qu'elle est généralement inhibée à ces périodes (demande énergétique forte liée à la présence de la gonade) (Chapitre II). En effet, à l'été 2007, en plus des perturbations thermiques printanières, le passage de l'isotherme 19°C, température nécessaire au déclenchement de la ponte (Mann, 1979a), a été sporadique. Ce retard de ponte semble avoir eu des répercussions sur le réseau trophique, les patrons de distribution des communautés phytoplanctoniques et zooplanctoniques ayant été différents lors des deux étés échantillonnés, peut-être en raison de l'absence de larves d'huîtres, prédatrices de pico- et nanoplancton.

A partir de novembre 2007, un nouveau lot d'huîtres a été mis en place et étudié à la station d'huîtres cultivées. La mise en place de ce nouveau lot, provenant d'un autre site du Bassin, ne semble pas avoir perturbé les différents paramètres physiologiques et biochimiques évalués, les caractéristiques physiologiques saisonnières étant plus fortes que la variabilité inter-sites (Maurer, 1989 ; Le Moine et Geairon, 2000). Cependant, ce nouveau lot n'a pas présenté de taux de croissance quantifiable au cours de l'année 2008. La croissance étant réalisée en fonction de la ressource trophique disponible, ce défaut de croissance est difficile à expliquer car la quantité de chlorophylle *a* était située dans les normales saisonnières. La confrontation entre les variables environnementales (Synthèse partie 1) et les caractéristiques saisonnières des huîtres met en évidence l'importance de la chlorophylle *a* et la qualité des masses d'eau (COP, NOP, COP/Chl*a*) dans la colonne d'eau sur la distribution des variables physiologiques (et biochimiques) ainsi que la température. L'huître doit adapter son rendement alimentaire en fonction de la ressource nutritive disponible et de ses besoins qui varient en fonction de son statut physiologique (Bayne, 2009). Si les productions microphytoplanctoniques soutiennent des espèces peu consommées par les huîtres ou à plus faible rendement métabolique, les huîtres privilégient

la reproduction (formation de la gonade) à la croissance, qui n'est d'ailleurs effective en fin de printemps et en été que lorsque la capacité trophique du milieu le permet (Holland et Hannan, 1974 ; Deslous-Paoli, 1982 ; Deslous-Paoli *et al.*, 1982a ; Maurer et Borel, 1986 ; Berthomé *et al.*, 1986).

Les huîtres cultivées et sauvages ont montré une évolution saisonnière proche au niveau des indicateurs physiologiques et biochimiques, avec cependant une plus forte hétérogénéité inter-individuelle et, par exemple, une ponte plus tardive en été 2008 dans les populations sauvages (Chapitre III). En période hivernale, les indices de condition et gonadique des deux populations tendent à se rapprocher, la différence de condition étant plus marquée à partir de l'initiation de la gamétogénèse. Les huîtres de culture présentent un effort de reproduction plus important. L'évolution saisonnière de la reproduction a été évaluée à partir d'un indice de condition « classique », celui de Lawrence et Scott (1982), et confortée par le développement d'un nouvel indice, l'indice gonadique, qui évalue la surface occupée par la gonade par rapport à la surface occupée par le manteau. Cette approche, non destructive de tissus, rapide et facile d'accès, permet de conserver intacte la chair des organismes pour d'autres. La variation saisonnière de cet indice et son utilisation ont été confirmés par des corrélations positives avec l'indice de condition et les teneurs en lipides et une corrélation négative avec les réserves glucides, ces paramètres biochimiques étant fortement impliqués dans la dynamique de la reproduction.

L'analyse des cohortes, destinée à identifier les classes d'âge présentes et à déterminer leur taux de croissance, s'est avérée infructueuse pour les populations d'huîtres naturelles, probablement en raison de l'hétérogénéité de la forme des coquilles dans les récifs. D'autres auteurs (Bahr, 1976 ; Dame, 1976) en étaient venus à la même conclusion sur une autre espèce d'huître (*Crassostrea virginica*) sous forme récifale. Des méthodes plus appropriées de suivi par imagerie, marquage ou cathodoluminescence (Langlet *et al.*, 2006) permettraient de mieux suivre la croissance individuelle au sein des populations récifales. Par ailleurs, notre étude a montré que la croissance des huîtres sous forme récifale se fait préférentiellement dans le sens de la hauteur des coquilles et est donc dirigée vers l'extérieur du récif. La croissance dirigée, la forme plus longiligne et plus variable des coquilles d'huîtres sauvages, sous la contrainte de la proximité de leurs congénères, peuvent expliquer la difficulté d'approche de l'étude de croissance dans ces populations.

Les huîtres en récifs représentent une biomasse et une densité d'individus par unité de surface plus importantes que les huîtres de culture. Le récif que nous avons choisi d'étudier recouvrait une ancienne table de culture abandonnée et représentait une densité et une biomasse d'huîtres plus forte que celles relevées ailleurs sur d'autres formes de récif, dans le Bassin d'Arcachon ou dans d'autres écosystèmes.

Les différences de configuration suggèrent un comportement alimentaire différent entre les deux populations. Les flux de matières caractérisés par des expérimentations en tunnel benthique ont montré la complexité de l'étude des populations *in situ* (Chapitre IV). La dynamique tidale particulière sur le site-atelier, caractérisée par des vitesses de courants proches de zéro pendant le flot, a empêché tout calcul de flux pendant un demi-cycle de marée. La réponse des huîtres durant la marée peut être modifiée via la disponibilité alimentaire qui est régulée par le cycle tidal. Les ressources trophiques (en termes de microphyto- et microzooplancton) sont plus importantes autour de la pleine mer, les eaux océaniques étant plus chargées en abondances d'organismes $> 8 \mu\text{m}$. La quantification des flux de particules (MES, COP, NOP) n'a pas montré de tendance générale nette, mais plutôt l'alternance de périodes de production et de consommation, différentes en tous points : en fonction des dates, des stations et au cours du cycle de marée. Ces observations font partie de la difficulté d'interprétation des expérimentations qui considèrent le tunnel benthique comme une boîte noire, dont les flux mesurés sont la somme des processus sous-jacents (sédimentation, remise en suspension, prédation, reminéralisation). De plus, le mode de nutrition des huîtres, caractérisé par un tri de particules dont certaines sont ingérées et d'autres non et par le rejet de fèces, ne permet pas une approche facile des résultats, surtout lors de l'utilisation de paramètres particuliers intégrateurs (*e.g.* pas de distinction de la fraction labile ou détritique) de l'ensemble du compartiment sestonique (COP, NOP, MES). Le paramètre le plus intégrateur des processus alimentaires a été la biomasse de chlorophylle *a*. Les flux mesurés ont toujours présenté de la disparition par le système. Ces disparitions sont clairement associées aux activités des huîtres, des expériences sur des témoins (coquilles d'huîtres mimant les conditions des tables ostréicoles) n'ayant montré aucune disparition de chlorophylle.

Dans les expériences en tunnel benthique, les taux de filtration estimés avec la chlorophylle *a* sont cohérents avec ceux de la littérature et leur intensité varie en fonction des populations et de la saison considérée : en moyenne $8,88 \text{ L}\cdot\text{h}^{-1}$ par PS d'huître CULT et $5,33 \text{ L}\cdot\text{h}^{-1}$ par PS d'huître SAUV. Au niveau des populations, c'est-à-dire des taux d'éclaircissement par mètre carré d'huîtres, les huîtres en populations naturelles ont filtré davantage d'eau par unité de temps, avec des taux maximaux en mai. Ramenées au poids d'huîtres, les capacités de filtration des huîtres de culture sont plus importantes que celles des huîtres sauvages et maximales en octobre, montrant ainsi que les huîtres de culture ont un taux de prélèvement supérieur aux huîtres sauvages. Ces marqueurs de saisonnalité peuvent être reliés à deux facteurs, le statut physiologique du bivalve et la saisonnalité marquée de la structure des communautés planctoniques. Les taxa dominants dans ces communautés étaient des diatomées pélagiques de $20\text{-}100 \mu\text{m}$ en général, sous forme

isolée ou coloniale. Chaque saison est marquée par la floraison d'au moins un taxon particulier, qui ne semble pas être consommé de façon préférentielle par comparaison à d'autres taxa, moins abondants. En effet, il semble que la disparition de certains taxa soit privilégiée. Les consommations ont été variables en fonction des moments de marée et maximales autour de la pleine mer, c'est-à-dire quand les abondances de microphytoplanctontes étaient les plus fortes. Des disparitions significatives d'autres sources nutritives ont été enregistrées, comme sur le microzooplancton, ou encore à quelques dates sur les groupements nanoflagellés $> 5 \mu\text{m}$ et les procaryotes hétérotrophes. Le microzooplancton représentait une faible abondance et était dominé par la présence de ciliés marqués eux-aussi d'une forte saisonnalité. Les taux d'éclaircissement calculés correspondent à ceux retrouvés dans la littérature, et ces taxa semblent être consommés sans sélection préférentielle, les indices d'électivité étant faibles dans la plupart des cas. La prédation observée sur les procaryotes et les petits nanoflagellés ne correspondant pas à la gamme de taille théorique sélectionnée par les huîtres, peut être le résultat de la consommation par d'autres organismes que les huîtres, présents dans l'écosystème. Enfin, les quantités de carbone disparus proviennent essentiellement de la disparition des microphytoplanctontes. Cette consommation d'une importante quantité de particules microphytoplanctoniques n'est pas sans conséquence pour la disponibilité alimentaire des autres communautés de filtreurs présents dans le Bassin et pour les réseaux trophiques, en favorisant la disparition de certains maillons ou taxa. Cependant, l'activité alimentaire et les processus de dégradation des biodépôts au niveau sédimentaire sont à l'origine de forts taux de production de NH_4 susceptible de relancer la production primaire.

L'importance de la connexion avec l'océan est nette, notamment par l'arrivée massive de nourriture aux alentours de la pleine mer. Les calculs de bilans particulières à l'échelle du Bassin et en considérant les deux populations à biomasse équivalente, montrent que sur l'année, à elles seules, les biomasses d'huîtres sont capables de piéger la totalité de la production microphytoplanctonique locale, et que le temps de renouvellement des masses d'eau du Bassin est inférieur au temps que mettent les huîtres à filtrer la totalité de l'eau du Bassin. Les défauts de croissance observés en 2008 peuvent être alors reliés à une limitation de la capacité trophique des masses d'eau. Cependant, ces études sont à tempérer car ces calculs se basent sur les résultats d'un site unique, à partir d'une forme de récif particulière et d'une seule classe d'âge d'huître en culture.

Les processus alimentaires réalisés par l'activité de prédation des huîtres sur la colonne d'eau ne sont pas sans conséquences sur le compartiment sédimentaire. Les caractéristiques particulières des sédiments superficiels sont modifiées dans les sédiments

où les huîtres sont présentes, et sont caractérisées, entre autre, par un pourcentage plus fort de pélites, de matière organique, de COP et de chlorophylle *a* dans ces sédiments (Chapitre V). Ces enrichissements n'ont pas présenté de variabilité saisonnière marquée, à l'exception de la station de culture qui peut traduire une dynamique benthique différente. Aucune différence n'est apparue entre les caractéristiques sédimentaires des sédiments des deux configurations d'huîtres, mais toutes deux présentaient des sédiments plus dégradés qu'à la station de référence. La présence des tables ostréicoles et des récifs limite l'écoulement des masses d'eau et est susceptible d'augmenter la sédimentation de particules dans les écosystèmes de faible hydrodynamisme (Sornin, 1981 ; Kervella *et al.*, 2010). L'activité alimentaire des huîtres, en particulier leur activité de prédation sur les organismes phytoplanctoniques et leur mode de sélection des particules, entraîne une augmentation des particules fines sédimentées. En effet, les huîtres agglomèrent dans du mucus toutes les particules non ingérées, y compris les particules inorganiques. La production de biodépôts sous forme de fèces ou de pseudofèces augmente la fraction de matière organique dans les sédiments et limite leur érodabilité, les vases et le mucus produit amenant à la stabilisation des sédiments (Sornin, 1981). Ces phénomènes ont déjà été observés dans certains écosystèmes où l'hydrodynamisme local ne permet l'effet de chasse de ces rejets, notamment dans les parcs ostréicoles (Castel *et al.*, 1989 ; Nugues *et al.*, 1996 ; Forrest et Creese, 2006 ; Kochmann *et al.*, 2008). Ces modifications des structures sédimentaires dépendent également de la charge en bivalves présents et se retrouvent dans la structure des communautés benthiques de chaque habitat.

Les communautés de macrofaune benthique ont un patron saisonnier marqué à l'intérieur de chaque habitat, principalement causé par des variations des abondances des espèces les plus représentées. L'étude de la macrofaune benthique a permis d'identifier 146 taxa, dont certains ont été recensés pour la première fois dans le Bassin d'Arcachon (notamment associés aux récifs) (Chapitre VI). La station des récifs a été subdivisée en deux habitats, un habitat sédimentaire, et un habitat récif au sens strict. Les plus fortes biomasses et diversité spécifique ont été trouvées dans le peuplement des récifs, qui est très différent des communautés associées aux habitats sédimentaires. Dans les sédiments de la station récifale, la macrofaune était principalement composée de petits organismes opportunistes et dépositivores, contrairement à la station de référence (sans huîtres) qui regroupait une faible diversité spécifique pour une biomasse d'organismes plus forte. La station de culture se situait dans un état intermédiaire, avec une plus grande diversité spécifique et une plus forte abondance qu'à la station de référence. Les analyses de similarité ont confirmé ces tendances et permis d'identifier les espèces caractéristiques des habitats sédimentaires. Le

changement des structures des communautés, lié à l'enrichissement en matière organique et en vase dans les sédiments influencés par les huîtres, a été confirmé par l'utilisation de l'AMBI.

L'architecture tridimensionnelle complexe fait des récifs d'huîtres un biotope particulier, fournissant de nombreux refuges et une hétérogénéité d'habitats disponibles à la fois pour la faune fixée et pour la faune vagile. Les récifs soutiennent une forte diversité biologique et une forte biomasse d'organismes. Au sein de ces communautés récifales, de nombreuses espèces ont été introduites via le brassage entre bassins ostréicoles. La question est alors ouverte sur l'importance du maintien de ces espèces dans les récifs qui peuvent entrer en compétition avec les espèces locales et nuire à plus grande échelle ou à plus long terme aux espèces indigènes.

Conclusion

Les huîtres cultivées et à l'état naturel ont un comportement saisonnier proche, mais les huîtres de culture paraissent en meilleure condition que les huîtres en récif (reproduction, poids), cette différence pouvant être liée aux différences de contraintes spatiales. Les variables saisonnières influencent nettement la croissance et la reproduction des huîtres ; ceci a pu être mis en évidence du fait de phénomènes atypiques, en termes à la fois de paramètres physiologiques des huîtres et de conditions environnementales, durant les deux années de la présente étude. Les contraintes saisonnières sont donc fortes pour les deux populations. Les huîtres présentes à de fortes biomasses impactent le compartiment pélagique par la réduction de la disponibilité du pool de proies (taux d'éclaircissement importants dirigés principalement sur le microphytoplancton) pour les autres organismes et constituent un piège de carbone et d'azote. Les huîtres sous forme cultivée ont (ramené à l'individu) une capacité de filtration supérieure aux huîtres sauvages et un impact moindre sur les communautés de macrofaune des sédiments sous-jacents, sans doute en raison de la surélévation des tables qui permet un effet de chasse des biodépôts. Cette étude montre, par extrapolation, que l'ensemble des communautés d'huîtres présentes dans le Bassin d'Arcachon peuvent filtrer la totalité du volume d'eau de la lagune en moins de temps que les eaux ne peuvent être renouvelées, et pose aussi le problème de la capacité limite trophique du milieu. Les huîtres impactent également le compartiment sédimentaire en accroissant la teneur en particules fines et en provoquant un enrichissement organique, modifiant ainsi la structure des communautés de macrofaune qui, dans les sédiments des récifs naturels, sont caractéristiques des perturbations liées à un enrichissement organique.

Perspectives

L'étude réalisée dans le cadre de cette thèse se voulait globale et a été menée sur un site atelier unique. Au vu de l'hétérogénéité spatiale (1) des structures d'âge des populations d'huîtres et des taux de croissance, et (2) des conditions environnementales dans lesquelles se développent les diverses populations d'huîtres (*e.g.* distance à l'océan, niveau hypsométrique), ce type d'étude devrait être étendu à l'ensemble du Bassin d'Arcachon – ou du moins à d'autres sites du Bassin – afin de valider les résultats obtenus dans le présent travail.

Les connaissances disponibles sur la structure, la croissance et le fonctionnement physiologique des huîtres sous leur forme récifale sont encore très fragmentaires, à ce jour, alors que les populations récifales sont en phase d'extension. Il apparaît donc important d'approfondir nos connaissances sur ces aspects. Il apparaît aussi primordial d'évaluer les stocks des populations naturelles d'huîtres à l'échelle des bassins ostréicoles. Dans le cas du Bassin d'Arcachon, une telle opération est actuellement en cours dans le cadre de la mission de préfiguration du futur Parc Marin.

Une autre perspective à envisager est l'évaluation des différents flux *in situ* en travaillant séparément sur les huîtres, les processus sédimentaires et les espèces benthiques associées, afin de déterminer le rôle de chaque compartiment dans la dynamique des flux observés.

Enfin, un échantillonnage des huîtres et du compartiment planctonique à haute fréquence (2-3 jours), sur des périodes bien ciblées, permettrait une étude fine des événements liés à la reproduction et à la nutrition des huîtres.

REFERENCES

- Aminot A., Kérouel R. (2004) *Hydrologie des écosystèmes marins. Paramètres et analyses*. Edition IFREMER, Plouzané.
- Anonyme (1983). Recherches sur les mortalités estivales de l'huître creuse *Crassostrea gigas* dans le Bassin d'Arcachon. Rapport IFREMER, Laboratoire aquacole.
- Arzul G., Seguel M., Clément A. (2001). Effect of marine animal excretions on differential growth of phytoplankton species. *ICES Journal of Marine Science*, **58** (2):386-390.
- Asmus H., Asmus R. M. (1993). Phytoplankton-mussel bed interactions in intertidal ecosystems. In: Dame R. (ed) *Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes*, NATO ASI series, Vol.G 33. Springer-Verlag, Berlin, pp 57-84.
- Auby I. (1991). Contribution à l'étude écologique des herbiers de *Zostera noltii* dans le Bassin d'Arcachon : dynamique, production et dégradation. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux I.
- Auby I., Manaud F., Maurer D., Trut G. (1994). Etude de la prolifération des algues vertes dans le bassin d'Arcachon. Rapport Ifremer, <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/1653/>.
- Auby I., Maurer D. (2004). Etude de la reproduction de l'huître creuse dans le Bassin d'Arcachon- Rapport final. Rapport IFREMER, R.INT.DEL/AR 04.05
- Auby I., Maurer D., Vignon A., Defenouillère P., Tournaire M. P., Latry A., Neaud-Masson N., Cantin C., Debort H., Navarro R., Simonnet B. (2008). Reproduction de l'huître creuse dans le Bassin d'Arcachon. Année 2008. Rapport IFREMER, RST/LER/AR/08.005.
- Auger C. (1976). *Etude de deux variétés de Crassostrea gigas Thunberg et leur acclimatation en rivière d'Etel (Morbihan)*. Thèse de 3^e cycle, Université Paris VI.
- Bachelet G., Cazaux C., Gantès H., Labourg P. J. (1980). Contribution à l'étude de la faune marine de la région d'Arcachon, IX.. *Bulletin du Centre d'Etudes et de Recherches Scientifiques de Biarritz*, **13**:45-64.
- Bachelet G., Boucher G., Hily C. (1997). Principales caractéristiques des substrats meubles. In: Dauvin J. C. (éd.), *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord : synthèse, menaces et perspectives*. Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie - Service du Patrimoine Naturel / IEGB / MNHN, Paris, p. 57-64.
- Bachelet G., Blanchet H., Cottet M., Dang C., de Montaudouin. X., De Moura Queiros A., Gouillieux B., Lavesque N. (2008). A round-the world tour almost completed: first records of the invasive mussel *Muculista senhousia* in the North-East Atlantic (southern Bay of Biscay). *Marine Biodiversity Records*, **2**:1-5.
- Bahr L., M. Jr. (1976). Energetic aspect of the intertidal oyster reef community at Sapelo Island, Georgia (USA). *Ecology*, **57**:121-131.
- Barber B. J. (1997). Impacts of bivalve introductions on marine ecosystems: a review. *Bulletin of National Research Institute of Aquaculture Suppl*, **3**:141-153.
- Barillé L., Prou J., Héral M., Bourgrier S. (1993). No influence of food quality, but ration-dependent retention efficiencies in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **171** (1):91-106.
- Barillé L., Prou J., Héral M., Razet D. (1997). Effects of high natural seston concentrations on the feeding, selection, and absorption of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **212** (2):149-172.
- Barillé L., Haure J., Cognie B., Leroy A. (2000). Variations in pallial organs and eulatero-frontal cirri in response to high particulate matter concentrations in the oyster *Crassostrea gigas*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57** (4):837-843.
- Barnes H., Blackstock J. (1973). Estimation of lipids in marine animals and tissues: detailed investigation of the sulphophosphovanillin method for 'total' lipids. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **12**:103-118.
- Barnes B. B., Luckenbach M. W., Kingsley-Smith P. R. (2010). Oyster reef community interactions: the effect of resident fauna on oyster (*Crassostrea* spp.) larval recruitment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **391** (1-2):169-177.
- Bartol I. K., Mann R., Luckenbach M. (1999). Growth and mortality of oysters (*Crassostrea virginica*) on constructed intertidal reefs: effects of tidal height and substrate level. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **237** (2):157-184.
- Baudinet D., Alliot E., Berland B., Grenz C., Plante-Cuny M.-R., Plante R., Salen-Picard C. (1990). Incidence of mussel culture on biogeochemical fluxes at the sediment-water interface. *Hydrobiologia*, **207** (1):187-196.
- Bayne B. L. (2009). Carbon and nitrogen relationships in the feeding and growth of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **374** (1):19-30.
- Bec B., Hussein-Ratrema J., Collos Y., Souchu P., Vaquer A. (2005). Phytoplankton seasonal dynamics in a Mediterranean coastal lagoon: emphasis on the picoeukaryote community. *Journal of Plankton Research*, **27** (9):881-894.
- Beninger P. G., Valdizan A., Decottignies P., Cognie B. (2008). Impact of seston characteristics on qualitative particle selection sites and efficiencies in the pseudolamellibranch bivalve *Crassostrea gigas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **360** (1):9-14.
- Benlloch S., Rodriguez-Valera F., Acinas S. G., Martinez-Murcia A. J. (1997). Heterotrophic bacteria, activity and bacterial diversity in two coastal lagoons as detected by culture and 16S rRNA genes PCR amplification and partial sequencing. *Hydrobiologia*, **329**:3-17.

- Berthelin C., Kellner K., Mathieu M. (2000). Storage metabolism in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in relation to summer mortalities and reproductive cycle (West Coast of France). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, **125** (3):359-369.
- Berthomé J.-P., Deslous-Paoli J. M., Fernandez-Castro N. (1979). Comparaison de trois index de qualité de l'huître creuse *Crassostrea gigas*. *Conseil international pour l'Exploration de la Mer, C.M. 1979/K 18* : 9 p.
- Berthomé J.-P., Fernandez-Castro N. (1980). Etude de la croissance et de la qualité de trois lots d'huître creuse *Crassostrea gigas* dans le bassin de Marennes-Oléron en 1979. *Conseil International pour l'Exploration de la Mer, C.M. 1980/K 30* : 14 p.
- Berthomé J.-P., Prou J., Boday A. (1986). Performances de croissance de l'huître creuse *Crassostrea gigas* (Thunberg) dans le bassin d'élevage de Marennes-Oléron entre 1979 et 1982. *Haliotis*, **15**:183-192.
- Bertin X., Chaumillon E., Sottolichio A., Pedreros R. (2005). Tidal inlet response to sediment infilling of the associated bay and possible implications of human activities: the Marennes-Oléron Bay and the Maumusson Inlet, France. *Continental Shelf Research*, **25** (9):1115-1131.
- Blanchet H. (2004). *Structure et fonctionnement des communautés benthiques du Bassin d'Arcachon*. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux I.
- Boday A., Prou J., Berthomé J.-P. (1986). Etude comparative de différents indices de condition chez l'huître creuse (*Crassostrea gigas*). *Haliotis*, **15**:173-182.
- Böer S. I., Hedtkamp S. I. C., van Beusekom J. E. E., Fuhrman J. A., Boetius A., Ramette A. (2009). Time- and sediment depth-related variations in bacterial diversity and community structure in subtidal sand. *The ISME Journal*, **3** : 780-791.1-12.
- Bonjour D. (1983). *Origine et dynamique de la matière organique dans la baie d'Arcachon*. DEA Océanographie, Université Bordeaux I.
- Bonsdorff E., Wenne R. (1989). A comparison of condition indices of *Macoma balthica* (L.) from the northern and southern Baltic Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, **23** (1):45-55.
- Borin S., Brusetti L., Daffonchio D., Delaney E., Baldi F. (2009). Biodiversity of prokaryotic communities in sediments of different sub-basins of the Venice lagoon. *Research in Microbiology*, **160**:307-314.
- Borja A., Franco J., Pérez V. (2000). A marine biotic index to establish the ecological quality of soft-bottom benthos within European estuarine and coastal environments. *Marine Pollution Bulletin*, **40** (12):1100-1114.
- Borja Á., Franco J., Valencia V., Bald J., Muxika I., Jesús Belzunce M., Solaun O. (2004). Implementation of the European water framework directive from the Basque country (northern Spain): a methodological approach. *Marine Pollution Bulletin*, **48** (3-4):209-218.
- Boucher G., Boucher-Rodoni R. (1988). *In situ* measurement of respiratory metabolism and nitrogen fluxes at the interface of oyster beds. *Marine Ecology Progress Series*, **44**:229-238.
- Bouchet J.-M. (1968). *Etude océanographique des chenaux du Bassin d'Arcachon*. Thèse d'Etat, Université Bordeaux.
- Bouchet V. M. P. (2007). *Dynamique et réponse fonctionnelle des foraminifères et de la macrofaune benthiques en zone ostréicole dans les Pertuis Charentais*. Thèse de Doctorat, Université d'Angers.
- Bouchet V. M. P., Sauriau P.-G. (2008). Influence of oyster culture practices and environmental conditions on the ecological status of intertidal mudflats in the Pertuis Charentais (SW France): a multi-index approach. *Marine Pollution Bulletin*, **56** (11):1898-1912.
- Boudouresque C. F. (1994). Les espèces introduites dans les eaux côtières d'Europe et de Méditerranée : Etat de la question et conséquences. In: Boudouresque C. F., Briand F., Nolan C. (eds), *Introduced species in European coastal waters*. Ecosystems Research Report 8, European Commission Publ., Luxembourg, pp. 8-24.
- Bougrier S., Geairon P., Deslous-Paoli J. M., Bacher C., Jonquières G. (1995). Allometric relationships and effects of temperature on clearance and oxygen consumption rates of *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture*, **134** (1-2):143-154.
- Bougrier S., Lassus P., Bardouil M., Masselin P., Truquet P. (2003). Paralytic shellfish poison accumulation yields and feeding time activity in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) and king scallop (*Pecten maximus*). *Aquatic Living Resources*, **16** (4):347-352.
- Breton E. (2000). *Qualité du pool nutritif et nutrition des copépodes pélagiques en Manche orientale*. Thèse de Doctorat, Université du Littoral Côte d'Opale.
- Brown J. R., Hartwick E. B. (1988a). Influences of temperature, salinity and available food upon suspended culture of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*: I. Absolute and allometric growth. *Aquaculture*, **70** (3):231-251.
- Brown J. R., Hartwick E. B. (1988b). Influences of temperature, salinity and available food upon suspended culture of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*: II. Condition index and survival. *Aquaculture*, **70** (3):253-267.
- Buestel D., Ropert M., Prou J., Gouletquer P. (2009). History, status, and future of oyster culture in France. *Journal of Shellfish Research* **28**:813-820.
- Buschbaum C., Dittmann S., Hong J.-S., Hwang I.-S., Strasser M., Thiel M., Valdivia N., Yoon S.-P., Reise K. (2009). Mytilid mussels: global habitat engineers in coastal sediments. *Helgoland Marine Research*, **63** (1):47-58.

- Callier M. D., Weise A. M., McKindsey C. W., Desrosiers G. (2006). Sedimentation rates in a suspended mussel farm (Great-Entry Lagoon, Canada): biodeposit production and dispersion. *Marine Ecology Progress Series*, **322**:129-141.
- Cardoso J. F. M. F., Langlet D., Loff J. F., Martins A. R., Witte J. I. J., Santos P. T., van der Veer H. W. (2007). Spatial variability in growth and reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) along the west European coast. *Journal of Sea Research*, **57** (4):303-315.
- Carvalho S., Barata M., Pereira F., Gaspar M. B., Cancela da Fonseca L., Pousão-Ferreira P. (2006). Distribution patterns of macrobenthic species in relation to organic enrichment within aquaculture earthen ponds. *Marine Pollution Bulletin*, **52** (12):1573-1584.
- Carvalho S., Barata M., Gaspar M. B., Pousão-Ferreira P., Cancela da Fonseca L. (2007). Enrichment of aquaculture earthen ponds with *Hediste diversicolor*: Consequences for benthic dynamics and natural productivity. *Aquaculture*, **262** (2-4):227-236.
- Castel J., Labourg P.-J., Escaravage V., Auby I., Garcia M. E. (1989). Influence of seagrass beds and oyster parks on the abundance and biomass patterns of meio- and macrobenthos in tidal flats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **28** (1):71-85.
- Chamberlain J., Fernandes T. F., Read P., Nickell T. D., Davies I. M. (2001). Impacts of biodeposits from suspended mussel (*Mytilus edulis* L.) culture on the surrounding surficial sediments. *ICES Journal of Marine Science*, **58** (2):411-416.
- Chambon C., Legeay A., Durrieu G., Gonzalez P., Ciret P., Massabuau J. (2007). Influence of the parasite worm *Polydora* sp. on the behaviour of the oyster *Crassostrea gigas* : a study of the respiratory impact and associated oxidative stress. *Marine Biology*, **152** (2):329-338.
- Chapelle A., Ménesguen A., Deslous-Paoli J.-M., Souchu P., Mazouni N., Vaquer A., Millet B. (2000). Modelling nitrogen, primary production and oxygen in a Mediterranean lagoon. Impact of oysters farming and inputs from the watershed. *Ecological Modelling*, **127** (2-3):161-181.
- Chavez Villalba J. E. (2001). *Conditionnement expérimental de l'huître Crassostrea gigas*. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale.
- Chavez-Villalba J., Barret J., Mingant C., Claude Cochard J., Le Pennec M. (2002). Autumn conditioning of the oyster *Crassostrea gigas*: a new approach. *Aquaculture*, **210** (1-4):171-186.
- Cifuentes L. A., Sharp J. H., Fogel M. L. (1988). Stable carbon and nitrogen isotope biochemistry in the Delaware estuary. *Limnology and Oceanography*, **33** (5):1102-1115.
- Clarke K., R., Warwick R. M. (2001). Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edition. *Primer E-Ltd Plymouth*.
- Clarke K., R., Gorley R. N. (2006). PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E Ltd. Plymouth Marine Laboratory.
- Cloern J. E., Grenz C., Videgar-Lucas L. (1995). An empirical model of the phytoplankton chlorophyll: carbon ratio - the conversion factor between productivity and growth rate. *Limnology and Oceanography*, **40** (7):1313-1321.
- Cloern J. E., Canuel E. A., Harris D. (2002). Stable carbon and nitrogen isotope composition of aquatic and terrestrial plants of the San Francisco Bay estuarine system. *Limnology and Oceanography*, **47** (3):713-729.
- Cloern J. E., Dufford R. (2005). Phytoplankton community ecology: principles applied in San Francisco Bay. *Marine Ecology Progress Series*, **285**:11-28.
- Coen L. D., Luckenbach M. W. (2000). Developing success criteria and goals for evaluating oyster reef restoration: Ecological function or resource exploitation? *Ecological Engineering*, **15** (3-4):323-343.
- Cognie B., Barillé L. (1999). Does bivalve mucus favour the growth of their main food source, microalgae? *Oceanologica Acta*, **22** (4):441-450.
- Cognie B., Barillé L., Rincé Y. (2001). Selective feeding of the oyster *Crassostrea gigas* fed on a natural microphytobenthos assemblage. *Estuaries and Coasts*, **24** (1):126-134.
- Cognie B., Haure J., Barillé L. (2006). Spatial distribution in a temperate coastal ecosystem of the wild stock of the farmed oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture*, **259** (1-4):249-259.
- Cole J. J., Likens G E., Strayer D.L. (1982). Photosynthetically produced dissolved organic carbon: An important carbon source of planktonic bacteria. *Limnology and Oceanography*, **27** (6):1080-1090.
- Commito J. A., Como S., Grupe B. M., Dow W. E. (2008). Species diversity in the soft-bottom intertidal zone: biogenic structure, sediment, and macrofauna across mussel bed spatial scales. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **366** (1-2):70-81.
- Costanza R., d'Arge R., de Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neill R. V., Paruelo J., Raskin R. G., Sutton P., van den Belt M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, **387**:253-260.
- Costil K., Royer J., Ropert M., Soletchnik P., Mathieu M. (2005). Spatio-temporal variations in biological performances and summer mortality of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in Normandy (France). *Helgolander Marine Research*, **59** (4):286-300.
- Coughlan J. (1969). The estimation of filtering rate from the clearance of suspensions. *Marine Biology*, **2**:356-358.
- Cranford P., Dowd M., Grant J., Hargrave B., McGladdery S. (2003). Ecosystem level effects of marine bivalve aquaculture. In: A scientific review of the potential environmental effects of aquaculture in aquatic ecosystems, Vol. I. *Canadian Technical Reports of Fisheries and Aquatic Sciences*, **2450** (1):51-95.

- Cranford P. J., Strain P. M., Dowd M., Hargrave B. T., Grant J., Archambault M. (2007). Influence of mussel aquaculture on nitrogen dynamics in a nutrient enriched coastal embayment. *Marine Ecology Progress Series*, **347**:61-78.
- Cranford P. J., Hargrave B. T., Doucette L. I. (2009). Benthic organic enrichment from suspended mussel (*Mytilus edulis*) culture in Prince Edward Island, Canada. *Aquaculture*, **292** (3-4):189-196.
- Crawford C. M., Macleod C. K. A., Mitchell I. M. (2003). Effects of shellfish farming on the benthic environment. *Aquaculture*, **224** (1-4):117-140.
- Crosby M. P., Gale L. D. (1990). A review and evaluation of bivalve condition index methodologies with a suggested standard method. *Journal of Shellfish Research*, **9** (1):233-237.
- Dahlbäck B., Gunnarsson L. A. H. (1981). Sedimentation and sulfate reduction under a mussel culture. *Marine Biology*, **63**:269-275.
- Dajoz R. (1975). *Précis d'écologie. Ecologie fondamentale et appliquée (3^e édition)*. Dunod, Paris.
- Dame R. F. (1976). Energy flow in an intertidal oyster population. *Estuarine and Coastal Marine Science*, **4**:243-253.
- Dame R., Patten B., C. (1981). Analysis of energy flows in an intertidal oyster reef. *Marine Ecology Progress Series*, **5**:115-124.
- Dame R. F., Zingmark R. G., Haskin E. (1984). Oyster reef as processors of estuarine materials. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **83**:239-247.
- Dame R. F., Dankers N. (1988). Uptake and release of materials by a Wadden Sea mussel bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **118**:207-216.
- Dame R. F., Wolaver T., Libes S. (1985). The summer uptake and release of nitrogen by an intertidal oyster reef. *Netherlands Journal of Sea Research*, **13** (3/4):265-268
- Dame R. F., Dankers N. (1988). Uptake and release of materials by a Wadden Sea mussel bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **118**:207-216.
- Dame R. F., Spurrier J., Wolaver T. (1989). Carbon, nitrogen and phosphorus processing by an oyster reef. *Marine Ecology Progress Series*, **54**:249-256.
- Dame R. F., Dankers N., Prins T., Jongsma H., Smaal A. (1991). The influence of mussel beds on nutrients in the Western Wadden Sea and Eastern Scheldt estuaries. *Estuaries*, **14** (2):130-138.
- Dame R. F., Spurrier J. D., Zingmark R. G. (1992). *In situ* metabolism of an oyster reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **164**:147-159.
- Dame R. F. (1993). The role of bivalve filter feeder material fluxes in estuarine ecosystems. In: Dame R. F. (ed.), *Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes*. NATO ASI Series, vol. G 33. Springer-Verlag, Berlin, pp. 245-269.
- Dame R. F., Libes S. (1993). Oyster reefs and nutrient retention in tidal creeks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **171** (2):251-258.
- Danovaro R., Pusceddu A. (2007). Biodiversity and ecosystem functioning in coastal lagoons: does microbial diversity play any role? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **75**:4-12.
- Davenel A., Quéllec S., Pouvreau S. (2006). Non-invasive characterization of gonad maturation and determination of the sex of Pacific oysters by MRI. *Magnetic Resonance Imaging*, **24** (8):1103-1110.
- De Grave S., Moore S. J., Burnell G. (1998). Changes in benthic macrofauna associated with intertidal oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg) culture. *Journal of Shellfish Research*, **17** (4):1137-1142.
- De Kermoisan G. (2010). *Effects of the environment (temperature and phytoplankton) on the reproduction of Crassostrea gigas: investigation through a bioenergetic model*. Master 2, Université Bordeaux 1.
- de Montaudouin X., Blanchet H., Lebleu P. (2002). Nettoyage des parcs ostréicoles du Banc de la Matelle : état initial des communautés benthiques, impacts Rapport Syndicat Mixte du Bassin d'Arcachon, Station Marine d'Arcachon.
- de Montaudouin X., Blanchet H., Kisielowski I., Desclaux C., Bachelet G. (2003). Digenean trematodes moderately alter *Hydrobia ulvae* population size structure. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **83**:297-305.
- Del Amo Y., Le Pape O., Tréguer P., Quéguiner B., Ménesguen A., Aminot A. (1997a). Impacts of high-nitrate freshwater inputs on macrotidal ecosystems. I. Seasonal evolution of nutrient limitation for the diatom-dominated phytoplankton of the Bay of Brest (France). *Marine Ecology Progress Series*, **161**:213-224.
- Del Amo Y., Quéguiner B., Tréguer P., Breton H., Lampert L. (1997b). Impacts of high-nitrate freshwater inputs on macrotidal ecosystems. II. Specific role of the silicic acid pump in the year-round dominance of diatoms in the Bay of Brest (France). *Marine Ecology Progress Series*, **161**:225-237.
- Deltreil J.-P. (2006). Histoire de l'ostréiculture dans le Bassin d'Arcachon. In: Etude intégrée du Bassin d'Arcachon, Tome 5. Rapport IFREMER R.INT.DEL/97.09/Arcachon.
- Deslous-Paoli J. M. (1982). Croissance et qualité de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg en élevage dans le bassin de Marennes Oléron. *Téthys*, **10** (4):365-371.
- Deslous-Paoli J. M., Héral M., Berthomé J.-P., Razet D., Garnier J. (1982a). Reproduction naturelle des *Crassostrea gigas* Thunberg dans le bassin de Marennes-Oléron en 1979 et 1981: aspects biochimiques et énergétiques. *Revue des travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, **45** (4):319-327.
- Deslous-Paoli J. M., Zanette Y., Héral M., Massé H., Garnier J. (1982b). Amélioration de la forme et de la coquille de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg dans les claires de Marennes-Oléron. *Revue des travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, **45** (3):181-194.
- Deslous-Paoli J. M., Héral M. (1988). Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultured in the Bay of Marennes Oléron. *Aquatic Living Resources*, **1**:239-249.

- Deslous-Paoli J. M., Jousset J. (1987). Transformation du matériel fécal de *Crassostrea gigas* : évolution biochimique à court terme. *Oceanis*, **13** (4-5):581-584.
- Deslous-Paoli J. M., Héral M., Gouletquer P., Boromthanarat W., Razet D., Garnier J., Prou J., Barillé L. (1987a). Evolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. *Oceanis*, **13**:575-579.
- Deslous-Paoli J. M., Sornin J.-M., Héral M. (1987b). Variations saisonnières *in situ* de la production et de la composition de biodépôts de trois mollusques estuariens (*Mytilus edulis*, *Crassostrea gigas*, *Crepidula fornicata*). *Haliotis*, **16**:233-245.
- Diederich S. (2005). Differential recruitment of introduced Pacific oysters and native mussels at the North Sea coast: coexistence possible? *Journal of Sea Research*, **53** (4):269-281.
- Diederich S. (2006). High survival and growth rates of introduced Pacific oysters may cause restrictions on habitat use by native mussels in the Wadden Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **328** (2):211-227.
- Dinamani P. (1987). Gametogenic patterns in populations of Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Northland, New Zealand. *Aquaculture*, **64** (1):65-76.
- Dridi S., Romdhane M. S., Elcafsi M. (2007). Seasonal variation in weight and biochemical composition of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* in relation to the gametogenic cycle and environmental conditions of the Bizert lagoon, Tunisia. *Aquaculture*, **263** (1-4):238-248.
- Duault C., Gillet P., Fleury P. G. (sous presse). Variations spatio-temporelles de l'infestation des huîtres creuses, *Crassostrea gigas*, par les vers du genre *Polydora* (annélides polychètes), dans le cadre du réseau IFREMER/REMORA. *Journal de Recherche Océanographique*.
- Dubois M., Gilles K., Hamilton J., Rebers P., Smith F. (1956). Colorimetric method for determination of sugars and relative substances. *Analytical Chemistry*, **28**:350-356.
- Dubois S., Commito J. A., Olivier F., Retiere C. (2006). Effects of epibionts on *Sabellaria alveolata* (L.) biogenic reefs and their associated fauna in the Bay of Mont Saint-Michel. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **68** (3-4):635-646.
- Dumbauld B. R., Ruesink J. L., Rumrill S. S. (2009). The ecological role of bivalve shellfish aquaculture in the estuarine environment: a review with application to oyster and clam culture in West Coast (USA) estuaries. *Aquaculture*, **290** (3-4):196-223.
- Dupuy C., Le Gall S., Hartmann H., J., Bréret M. (1999). Retention of ciliates and flagellates by the oyster *Crassostrea gigas* in French Atlantic coastal ponds: protists as a trophic link between bacterioplankton and benthic suspension-feeders. *Marine Ecology Progress Series*, **177**:165-175.
- Dupuy C., Pastoureaud A., Ryckaert M., Sauriau P. G., Montanié H. (2000a). Impact of the oyster *Crassostrea gigas* on a microbial community in Atlantic coastal ponds near La Rochelle. *Aquatic Microbial Ecology*, **22**:227-242.
- Dupuy C., Vaquer A., Lam-Höal T., Rougier C., Mazouni N., Lautier J., Collos Y., Le Gall S. (2000b). Feeding rate of the oyster *Crassostrea gigas* in natural planktonic community of the Mediterranean Thau Lagoon. *Marine Ecology Progress Series*, **205**:171-184.
- Dutertre M., Beninger P. G., Barillé L., Papin M., Rosa P., Barillé A.-L., Haure J. (2009). Temperature and seston quantity and quality effects on field reproduction of farmed oysters, *Crassostrea gigas*, in Bourgneuf Bay, France. *Aquatic Living Resources*, **22** (3):319-329.
- Enriquez-Diaz M. R. (2004). *Variabilité et bioénergétique de la reproduction chez l'huître creuse Crassostrea gigas*. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale.
- Enriquez-Díaz M., Pouvreau S., Chávez-Villalba J., Le Pennec M. (2009). Gametogenesis, reproductive investment, and spawning behavior of the Pacific giant oyster *Crassostrea gigas*: evidence of an environment-dependent strategy. *Aquaculture International*, **17** (5):491-506.
- Estrada M., Berdalet E. (1997). Phytoplankton in a turbulent world. *Scientia Marina*, **61**:125-140.
- Fabioux C., Huvet A., Le Souchu P., Le Pennec M., Pouvreau S. (2005). Temperature and photoperiod drive *Crassostrea gigas* reproductive internal clock. *Aquaculture*, **250** (1-2):458-470.
- FAO (2010). http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Crassostrea_gigas/fr.
- Feuillet-Girard M., Héral M., Abrioux M. F., Fontugne M. (1994). Carbone organique dissous et particulaire de la colonne d'eau et de l'interface eau-sédiment du bassin de Marennes-Oléron : influence des huîtres. *Oceanologica Acta*, **17** (3):271-284.
- Fey F., Dankers N., Steenbergen J., Goudswaard K. (2010). Development and distribution of the non-indigenous Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in the Dutch Wadden Sea. *Aquaculture International*, **18** (1):45-59.
- Field *et al.* (1982) in Clarke et Warwick (2001).
- Fila-Medioni A., Copello M., Colomines J. C. (1983). Relations trophiques entre huître et milieu : influence de la concentration et de la taille des particules. Colloque sur les bases biologiques de l'aquaculture. Montpellier, IFREMER éd. 1985, p 63-74.
- Fischer P. (1865). Acclimatation en France de mollusques exotiques. *Journal de Conchyliologie*, **13**:65-66.
- Fleury P.-G., Ruelle F., Claude S., Pavaldeau H., Robert J.-M., Vercelli C., Chabirand J.-M., D'Amico F. (1999). Réseau du suivi de croissance de l'huître creuse sur les côtes françaises. REMORA. Résultats stations nationales. Rapport IFREMER, DRV/RA/RSJ/99-03.
- Forrest B. M., Creese R. (2006). Benthic impacts of intertidal oyster culture, with a consideration of taxonomic sufficiency. *Environmental Monitoring Assessment*, **112**:159-176.

- Fréchette M., Lefavre D., Butman C. A. (1993). Bivalve feeding and the benthic boundary layer. In: Dame R. F. (ed.), Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes. NATO ASI Series, vol. G 33. Springer-Verlag, Berlin, pp. 325-369.
- Gabbott P. A., Bayne B. L. (1973). Biochemical effects of temperature and nutritive stress on *Mytilus edulis* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **53**:269-286.
- Glé C. (2007). *Structure et dynamique des communautés microbiennes autotrophes et production primaire planctonique dans une lagune cotière macrotidale, le Bassin d'Arcachon. Facteurs de contrôle de type bottom up*. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux I.
- Glé C., Del Amo Y., Sautour B., Laborde P., Chardy P. (2008). Variability of nutrients and phytoplankton primary production in a shallow macrotidal coastal ecosystem (Arcachon Bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **76** (3):642-656.
- Goberville E., Beaugrand G., Sautour B., Tréguer P., SOMLIT Team (2010). Climate-driven changes in coastal marine systems of western Europe. *Marine Ecology Progress Series*, **408**:129-148.
- Gouletquer P., Lombas I., Prou J. (1987). Influence du temps d'immersion sur l'activité reproductrice et sur la croissance de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* et l'huître japonaise *Crassostrea gigas*. *Haliotis*, **16**:453-462.
- Gouletquer P., Bachelet G., Sauriau P. G., Noel P. (2002). Open Atlantic coast of Europe - A century of introduced species into French waters. In: Leppäkoski E., Gollasch S., Olenin S. (eds.) Invasive aquatic species of Europe: Distribution, impacts and management. Kluwer Academic Publ., Dordrecht, The Netherlands, pp. 276-290.
- Grall J., Glémarec M. (2003). L'indice d'évaluation de l'endofaune côtière. In: Ifremer (ed.) Bioévaluation de la qualité environnementale des sédiments portuaires et des zones d'immersion. Alzieu, p 51-84.
- Gras R., Saint-Jean L. (1982). Comments about Ivlev's electivity index. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*, **15** (1):33-37.
- Grémare A., Amouroux J. M., Charles F., Dinet A., Riaux-Gobin C., Baudart J., Medernach L., Bodiou J. Y., Vétion G., Colomines J. C., Albert P. (1997). Temporal changes in the biochemical composition and nutritional value of the particulate organic matter available to surface deposit-feeders: a two year study. *Marine Ecology Progress Series*, **150**:195-206.
- Grenz C. (1989). *Quantification et destinée de la biodéposition en zone de production conchylicole intensive en Méditerranée*. Thèse de Doctorat, Université Aix-Marseille 2.
- Grizel H., Héral M. (1991). Introduction into France of the Japonese oyster (*Crassostrea gigas*). *Journal du Conseil international pour l'Exploration de la Mer*, **47** (399-403)
- Guillocheau N. (1988). *Répartition spatio-temporelle du phytoplancton dans le Bassin d'Arcachon*. Thèse de Doctorat, Université Aix-Marseille II.
- Handley S. J., Bergquist P. R. (1997). Spionid polychaete infestations of intertidal pacific oysters *Crassostrea gigas* (Thunberg), Mahurangi Harbour, northern New Zealand. *Aquaculture*, **153** (3-4):191-205.
- Hargrave B. T., Doucette L. I., Cranford P. J., Law B. A., Milligan T. G. (2008). Influence of mussel aquaculture on sediment organic enrichment in a nutrient-rich coastal embayment. *Marine Ecology Progress Series*, **365**:137-149.
- Hartl M. G. J., Ott J. A. (1999). An *in situ* study on the influence of ascidian suspension feeding on the subtidal nepheloid layer in the northern Adriatic Sea. *Marine Ecology*, **20** (3-4):359-372.
- Hartstein N. D., Rowden A. A. (2004). Effect of biodeposits from mussel culture on macroinvertebrate assemblages at sites of different hydrodynamic regime. *Marine Environmental Research*, **57** (5):339-357.
- Hartstein N. D., Stevens C. L. (2005). Deposition beneath long-line mussel farms. *Aquacultural Engineering*, **33** (3):192-213.
- Hatt P.-J., Davenel A., Eliat P.-A., Quéllec S. (2009). Magnetic resonance imaging as means to assess the body growth and the gonad development of the oyster *Crassostrea gigas*. *Aquatic Living Resources*, **22**:331-339.
- Haven D. S., Morales-Alamo R. (1966). Aspects of biodeposition by oyster and other invertebrate filter feeders. *Limnology and Oceanography*, **11**:487-498.
- Héral M., Deslous-Paoli J. M., Razet D., J P. (1984). Essai de la mise en évidence *in situ* de paramètres biotiques et abiotiques de l'eau et de l'interface eau-sédiment intervenant dans la reproduction de l'huître *Crassostrea gigas*. *Oceanis*, **10** (4):465-475.
- Héral M. (1985). Evaluation of the carrying capacity of molluscan shellfish ecosystems Shellfish Culture Development and Management - Développement et Aménagement de la Conchyliculture. Aquaculture Shellfish Culture Development and Management. International Seminar in La Rochelle, mars **1985**. IFREMER edit. : 297-318.
- Héral M., Deslous-Paoli J. M., J P. (1986). Dynamiques des productions et des biomasses des huîtres creuses cultivées (*Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron depuis un siècle. *Conseil International pour l'Exploitation de la Mer*, **CM 1986/ F:41**:22p.
- Héral M., Deslous-Paoli J. M., Prou J., Razet D. (1987). Relation entre la nourriture disponible et la production de mollusques en milieu estuarien: variabilité temporelle de la colonne d'eau. *Haliotis*, **16**:149-158.
- Héral M. (1991). Approches de la capacité trophique des écosystèmes conchylicoles : synthèse bibliographique. *ICES marine Science Symposium*, **192**:48-62.
- Hernld G., J., Weinbauer M. G. (2003). Marine microbial food web structure and function. In: Wefer G., Lamy E., Mantoura F. (eds), Marine science frontiers for Europe. Springer Verlag, pp 265-277.

- Hily C. (1984). *Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la rade de Brest*. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Bretagne Occidentale.
- Hily C. (1991). Is the activity of benthic suspension feeders a factor controlling water quality in the Bay of Brest? *Marine Ecology Progress Series*, **69**:179-188.
- Hily C., Le Loc'h F., Grall J., Glémarec M. (2008). Soft bottom macrobenthic communities of North Biscay revisited: long-term evolution under fisheries-climate forcing. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **78** (2):413-425.
- His E. (1975). La détection des pontes dans le milieu naturel : application de l'ostéographie à l'étude de la reproduction des huîtres. *Haliotis*, **5**:206-213.
- Holland D. L., Hannant P. J. (1974). Biochemical changes during growth of the spat of the oyster, *Ostrea edulis* L. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **54**:1007-1016.
- Honkoop P. J. C., Bayne B. L., Drent J. (2003). Flexibility of size of gills and palps in the Sydney rock oyster *Saccostrea glomerata* (Gould, 1850) and the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **282** (1-2):113-133.
- Huvet A., Gérard A., Ledu C., Phélipot P., Heurtoise S., Boudry P. (2002). Is fertility of hybrids enough to conclude that the two oysters *Crassostrea gigas* and *Crassostrea angulata* are the same species? *Aquatic Living Resources*, **15**:45-52.
- Hyun K.-H., Pang I.-C., Klinck J. M., Choi K.-S., Lee J.-B., Powell E. N., Hofmann E. E., Bochenek E. A. (2001). The effect of food composition on Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) growth in Korea: a modeling study. *Aquaculture*, **199** (1-2):41-62.
- IFREMER (1997). Etude intégrée du Bassin d'Arcachon. Rapport IFREMER, R.INT.DEL/97.09/Arcachon.
- Imai T., Sakai S. (1961). Study of breeding of Japanese oyster, *Crassostrea gigas*. *Tohoku Journal of Agricultural Research*, **12** (2):125-171.
- Ivlev V. S. (1961). *Experimental ecology of the feeding fishes*. Yale University, New Haven, Connecticut.
- Jaramillo E., Bertran C., Bravo A. (1992). Mussel biodeposition in an estuary in southern Chile. *Marine Ecology Progress Series*, **82**:85-94.
- Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, **69**:373-386.
- Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. (1997). Positives and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, **78** (7):1946-1957.
- Jørgensen C. B. (1996). Bivalve filter feeding revisited. *Marine Ecology Progress Series*, **142**:287-302.
- Josefsen S. B., Schlüter L. (1994). The influence of an intertidal mussel bed (*Mytilus edulis* L.) on nutrient fluxes in the Kerteminde Fjord, Denmark: a flume study. In: Dyer K. R., Orth R. J. (eds) Changes in fluxes in estuaries: implications from science to management. Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark, pp. 249-256.
- Kach D. J., Ward J. E. (2008). The role of marine aggregates in the ingestion of picoplankton-size particles by suspension-feeding molluscs. *Marine Biology*, **153**:797-805.
- Kervella Y., Germain G., Gaurier B., Faqç J.-V., Cayocca F., Lesueur P. (2010). Experimental study of the near-field impact of an oyster table on the flow. *European Journal of Mechanics - B/Fluids*, **29** (1):32-42.
- Kesarcodi-Watson A., Klumpp D. W., Lucas J. S. (2001). Comparative feeding and physiological energetics in diploid and triploid Sydney rock oysters (*Saccostrea commercialis*): II. Influences of food concentration and tissue energy distribution. *Aquaculture*, **203** (1-2):195-216.
- Kjørboe T., Møhlenberg F. (1981). Particle selection in suspension-feeding bivalves. *Marine Ecology Progress Series*, **5**:291-296.
- Kochmann J., Buschbaum C., Volkenborn N., Reise K. (2008). Shift from native mussels to alien oysters: differential effects of ecosystem engineers. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **364** (1):1-10.
- Koivisto M., Westerborn M. (2010). Habitat structure and complexity as determinants of biodiversity in blue mussel beds on sublittoral rocky shores. *Marine Biology*, **157** (7):1463-1474.
- Labrid C. (1969). *L'ostréiculture et le bassin d'Arcachon*. Imprimerie Delmas, Bordeaux.
- Langlet D., Alunno-Bruscia M., Rafélis M., Renard M., Roux M., Schein E., Buestel D. (2006). Experimental and natural cathodoluminescence in the shell of *Crassostrea gigas* from Thau lagoon (France): ecological and environmental implications. *Marine Ecology Progress Series*, **317**:143-156.
- Lawrence D. R., Scott G. I. (1982). The determination and use of condition index of oysters. *Estuaries and Coasts*, **5** (1):23-27.
- Le Gall S., Bel Hassen M., Le Gall P. (1997). Ingestion of bacterivorous ciliate by the oyster *Crassostrea gigas*: protozoa as a trophic link between picoplankton and benthic suspension-feeders. *Marine Ecology Progress Series*, **152**:301-306.
- Lejart M. (2009). *Etude du processus invasif de Crassostrea gigas en Bretagne : état des lieux, dynamiques et conséquences écologiques*. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale.
- Lejart M., Hily C. (sous presse). Differential response of benthic macrofauna to the formation of novel oyster reefs (*Crassostrea gigas*, Thunberg) on soft and rocky substrate in the intertidal of the Bay of Brest, France. *Journal of Sea Research*.
- Le Moine O., Geairon P. (2000). Croissance de l'huître creuse *Crassostrea gigas* dans le bassin de Marennes-Oléron de 1987 à 1998. Rapport IFREMER, R.INST.DRV/RA/LCPC.
- Le Moullac G., Fleury P.-G., Le Coz J. R., Moal J., Samain J. F. (2007). Effect of sediment nearness on the metabolic enzyme activity and energy state of the oyster *Crassostrea gigas*. *Aquatic Living Resources*, **20**:279-286.

- Lohner R. N., Sigler V., Mayer C. M., Balogh C. (2007). A comparison of the benthic bacterial communities within and surrounding *Dreissena* cluster in lakes. *Microbial Ecology*, **54**:469-477.
- Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J. (1951). Protein measurement with the Folin phenol reagent. *Journal of Biology and Chemistry*, **193**:265-275.
- Lubet P., Mann R. (1987). Les différentes modalités de la reproduction chez les mollusques bivalves. *Haliotis*, **16**:181-195.
- Lucas A. (1982). La nutrition des larves de bivalves. *Océanis*, **8** (5):363-388.
- Lucas A., Beninger P. G. (1985). The use of physiological condition indices in marine bivalves aquaculture. *Aquaculture*, **44**:187-200.
- Lucas L. V., Koseff J. R., Cloern J. E., Monismith S. G., Thompson J. K. (1999). Processes governing phytoplankton blooms in estuaries. I: The local production-loss balance, *Marine Ecology Progress Series*, **187**:1-15.
- Lund J. W. G., Kipling C., Cren E. D. (1958). The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia*, **11** (2):143-170.
- Malet N. (2005). *Ecologie alimentaire de l'huître Crassostrea gigas : dynamique des compositions isotopiques naturelles*. Thèse de Doctorat, Université de La Rochelle.
- Malet N., Sauriau P.-G., Ryckaert M., Malestroit P., Guillou G. (2008). Dynamics and sources of suspended particulate organic matter in the Marennes-Oléron oyster farming bay: insights from stable isotopes and microalgae ecology. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **78** (3):576-586.
- Mallet A. L., Carver C. E., Landry T. (2006). Impact of suspended and off-bottom Eastern oyster culture on the benthic environment in eastern Canada. *Aquaculture*, **255** (1-4):362-373.
- Manini E., Luna G., L., Danovaro R. (2004). Benthic bacterial response to variable estuarine water in puts. *FEMS Microbiology Ecology*, **50**:185-194.
- Mann R. (1979a). Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* grown at sustained elevated temperatures. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **59**:95-110.
- Mann R. (1979b). The effect of temperature on growth, physiology, and gametogenesis in the Manila clam *Tapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **38** (2):121-133.
- Mao Y., Zhou Y., Yang H., Wang R. (2006). Seasonal variation in metabolism of cultured Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Sanggou Bay, China. *Aquaculture*, **253** (1-4):322-333.
- Margalef R. (1978). Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta*, **1**:493-509.
- Marie D., Partensky F., Vaulot D., Brusaard C. (1999). Enumeration of phytoplankton, bacteria and viruses in marine samples. In: Robinson J. P., Darzynkiewicz Z., Dean P. N., Orfao A., Rabinovitch P., Stewart C. C., Tanke H. J., Wheelless L. L. (eds), Current protocols in cytometry, Supplement 10. John Wiley, International Society for Analytical Cytology, New York, pp. 11.11.11-11.11.15.
- Markert A., Wehrmann A., Kröncke I. (2010). Recently established *Crassostrea*-reefs versus native *Mytilus*-beds: differences in ecosystem engineering affects the macrofaunal communities (Wadden Sea of Lower Saxony, southern German Bight). *Biological Invasions*, **12** (1):15-32.
- Marteil L. (1979). La conchyliculture française. 3^e partie. L'ostréiculture et la mytiliculture. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, **43**:7-130.
- Maurer D., Borel M. (1986). Croissance, engraissement et cycle sexuel de *Crassostrea gigas* dans le Bassin d'Arcachon : comparaison des huîtres âgées de 1 et 2 ans. *Haliotis*, **16**:125-134.
- Maurer D. (1989). Approche des relations entre la croissance de l'huître *Crassostrea gigas* et le milieu dans le Bassin d'Arcachon. Rapport IFREMER, DRV-89.034-RA/Arcachon.
- Maurer D., Auby I., Vignon A., Tournaire M.-P., Rumebe M., Neaud-Masson N., Cantin C., Salvo F., Debort H., Navarro R., Simonnet B. (2007). Reproduction de l'huître creuse dans le Bassin d'Arcachon année 2007. Rapport IFREMER, RST/LER/AR/07-007.
- Mazouni N., Gaertner J.-C., Deslous-Paoli J.-M., Landrein S., Geringer d'Oedenberg M. (1996). Nutrient and oxygen exchanges at the water-sediment interface in a shellfish farming lagoon (Thau, France). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **205** (1-2):91-113.
- Méléder V., Barillé-Boyer A.-L., Baud J.-P., Barillé L., Cognie B., Rosa P. (2001). Modélisation de l'affinage de l'huître *Crassostrea gigas* alimentée avec la diatomée *Skeletonema costatum*. *Aquatic Living Resources*, **14** (1):49-64.
- Menden-Deuer S., Lessard E. (2000). Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography*, **45** (3):569-579.
- Meyer D. L., Townsend E. C. (2000). Faunal utilization of created intertidal eastern oyster (*Crassostrea virginica*) reefs in southeastern United States. *Estuaries*, **23** (1):34-45.
- Miossec L., Le Deuff R.-M., Goulletquer P. (2009). Alien species alert: *Crassostrea gigas* (Pacific oyster). *ICES Cooperative Research Report*, No. 299, 42 p.
- Mirto S., La Rosa T., Danovaro R., Mazzola A. (2000). Microbial and meiofaunal response to intensive mussel-farm biodeposition in coastal sediments of the western Mediterranean. *Marine Pollution Bulletin*, **40** (3):244-252.
- Mugg-Pietros J., Rice M. A. (2003). The impacts of aquacultured oysters, *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) on water column nitrogen and sedimentation: results of a mesocosm study. *Aquaculture*, **220** (1-4):407-422.

- Muxika I., Borja Á., Bonne W. (2005). The suitability of the marine biotic index (AMBI) to new impact sources along European coasts. *Ecological Indicators*, **5** (1):19-31.
- Navarro J. M., Thompson R. J. (1997). Biodeposition by the horse mussel *Modiolus modiolus* (Dillwyn) during the spring diatom bloom. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **209** (1-2):1-13.
- Nehls G., Büttger H. (2007). Spread of the Pacific Oyster *Crassostrea gigas* in the Wadden Sea, causes and consequences of a successful invasion. HARBASIN report, BioConsult SH Husum, Germany, 54p..
- Newell R. I. E., Jordan S. J. (1983). Preferential ingestion of organic material by the American oyster *Crassostrea virginica*. *Marine Ecology Progress Series*, **13**:47-53.
- Newton A., Mudge S. M. (2003). Temperature and salinity regimes in a shallow, mesotidal lagoon, the Ria Formosa, Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **57** (1-2):73-85.
- Nieuwenhuize J., Maas Y., Middelburg J. (1994). Rapid analysis of organic carbon and nitrogen in particulate materials. *Marine Chemistry*, **45**:217-224.
- Noël P., Tardy E., d'Udekem d'Acoz C. (1997). Will the crab *Hemigrapsus penicillatus* invade the coasts of Europe? *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la Vie* **320**: 741-745.
- Nugues M. M., Kaiser M. J., Spencer B. E., Edwards D. B. (1996). Benthic community changes associated with intertidal cultivation. *Aquaculture Research*, **27**:913-924.
- O'Foighil D., Gaffney P. M., Wilbur A. E., Hilbish T. J. (1998). Mitochondrial cytochrome oxidase I gene sequences support an Asian origin for the Portuguese oyster *Crassostrea angulata*. *Marine Biology*, **131**:497-503.
- Olenina I., Hadjy S., Elder L., Anderson A., Wasmund N., Busch S., Göbel J., Gromisz S., Huseby S., Huttunen M., Jaanus A., Kokkonen P., Ledaine I., Niemkiewicz E. (2006). Biovolumes and size-classes of phytoplankton in Baltic Sea. HELCOM Baltic Sea Environment Proceedings N°106, 144p..
- Pan L. A., Zhang J., Zhang L. H. (2007). Picophytoplankton, nanophytoplankton, heterotrophic bacteria and viruses in the Changjiang Estuary and adjacent coastal waters. *Journal of Phytoplankton Research*, **29** (2):187-197.
- Park H.-S., Schumacher R., Kilbane J. J. I. (2005). New method to characterize microbial diversity using flow cytometry. *Journal of Industrial Microbiology and Biotechnology*, **32**:94-102.
- Pastoureaud A., Héral M., Prou J., Razet D., Russu P. (1995). Particle selection in the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) studied by pigment HPLC analysis under natural food conditions. *Oceanologica Acta*, **19** (1):79-88.
- Paulmier G. (1972). Seston, phytoplankton et microphytobenthos en rivière d'Auray. Leur rôle dans le cycle biologique des huîtres (*Ostrea edulis* L.). *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, **36**:373-506.
- Pearson T. H., Rosenberg R. (1978). Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and Marine Biology an Annual Review*, **16**:229-311.
- Pereira P. M. F., Black K. D., McLusky D. S., Nickell T. D. (2004). Recovery of sediments after cessation of marine fish farm production. *Aquaculture*, **235** (1-4):315-330.
- Phernambucq A. J. W., Vrooland C. S. (1983). A comparison of four index of condition of the european flat oyster *Ostrea edulis* L. *Conseil international pour l'Exploitation de la Mer*, **CM 1983/F: 3**:11p.
- Phillipine O. (2009). *Dynamique des compartiments bactériens, pico et nanoeucaryotes dans le bassin d'Arcachon. Etudes des variabilités spatiale, saisonnière et interannuelle*. Master 2, Université Bordeaux 1.
- Plus M., Maurer D., Stanisière J.-Y., Dumas F. (2006). Caractérisation des composantes hydrodynamiques d'une lagune mésotidale, le Bassin d'Arcachon. Rapport IFREMER RST/LER/AR/06.007.
- Plus M., Dumas F., Stanisière J.-Y., Maurer D. (2009). Hydrodynamic characterization of the Arcachon Bay, using model-derived descriptors. *Continental Shelf Research*, **29**:1008-1013.
- Plus M., Dalloyau S., Trut G., Auby I., de Montaudouin X., Emery E., Noël C., Viala C. (2010). Long-term evolution (1988-2008) of *Zostera* spp. meadows in Arcachon Bay (Bay of Biscay). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **87** (2):357-366.
- Pomeroy L. R., D'Elia C. F., Schaffner, L. C. (2006). Limits to top-down control of phytoplankton by oysters in Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, **325**:301-309.
- Pouvreau S., Rambeau M., Cochard J. C., Robert R. (2006). Investigation of marine bivalve morphology by in vivo MR imaging: first anatomical results of a promising technique. *Aquaculture*, **259** (1-4):415-423.
- Prins T. C., Smaal A. C., Pouwer A. C., Dankers N. (1996). Filtration and resuspension of particulate matter and phytoplankton on an intertidal mussel bed in the Oosterschelde estuary (SW Netherlands). *Marine Ecology Progress Series*, **142**:121-134.
- Putt M., Stoecker D. K. (1989). An experimentally determined carbon: volume ratio for marine "oligotrichous" ciliates from estuarine and coastal waters;. *Limnology and Oceanography*, **34** (6):1097-1103.
- Redfield A. C., Ketchum B. H., Richards F. A. (1963). The influence of organisms on composition of seawaters. *The Sea*, **2**:26-77.
- Reiss H., Kröncke I. (2005). Seasonal variability of benthic indices: An approach to test the applicability of different indices for ecosystem quality assessment. *Marine Pollution Bulletin*, **50** (12):1490-1499.
- Relixans J.-C., Etcheber H., Castel J., Escaravage V., Auby I. (1992). Benthic respiratory potential with relation to sedimentary carbon quality in seagrass beds and oyster parks in the tidal flats of Arcachon Bay, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **34** (2):157-170.
- Ricard M. (1987). *Atlas du phytoplancton marin : Diatomophycées*. Editions du CNRS, Paris.

- Richard M., Archambault P., Thouzeau G., McKindsey C. W., Desrosiers G. (2007a). Influence of suspended scallop cages and mussel lines on pelagic and benthic biogeochemical fluxes in Havre-aux-Maisons Lagoon, Îles-de-la-Madeleine (Quebec, Canada). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **64** (11):1491-1505.
- Richard M., Philippe A., Thouzeau G., Desrosiers G. (2007b). Summer influence of 1 and 2 yr old mussel cultures on benthic fluxes in Grande-Entrée lagoon, Iles-de-la-Madeleine (Québec, Canada). *Marine Ecology Progress Series*, **338**:131-143.
- Richardson N. F., Ruesink J. L., Naeem S., Hacker S. D., Tallis H. M., Dumbauld B. R., Wisheart L. M. (2008). Bacterial abundance and aerobic microbial activity across natural and oyster aquaculture habitats during summer conditions in a north-eastern Pacific estuary. *Hydrobiologia*, **596**:269-278.
- Riera P. (1998). $\delta^{15}\text{N}$ of organic matter sources and benthic invertebrates along an estuarine gradient in Marennes Oléron Bay (France): implications for study of trophic structures. *Marine Ecology Progress Series*, **166**:143-150.
- Riera P., Richard P. (1996). Isotopic determination of food Sources of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in the estuarine Bay of Marennes-Oléron. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **42** (3):347-360.
- Riisgard H. U. (2001). On measurement of filtration rates in bivalves - the stony road to reliable data: review and interpretation. *Marine Ecology Progress Series*, **211**:275-291.
- Robert R., Trut G., Borel M., Maurer D. (1993). Growth, fatness and gross biochemical composition of the Japanese oyster, *Crassostrea gigas*, in Stanway cylinders in the Bay of Arcachon, France. *Aquaculture*, **110** (3-4):249-261.
- Rosenberg R. (2001). Marine benthic faunal successional stages and related sedimentary activity. *Scientia Marina*, **65** (Suppl. 2):107-119.
- Royer J., Ropert M., Mathieu M., Costil K. (2006). Presence of spionid worms and other epibionts in Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) cultured in Normandy, France. *Aquaculture*, **253** (1-4):461-474.
- Royer J., Seguineau C., Park K.-I., Pouvreau S., Choi K.-S., Costil K. (2008). Gametogenetic cycle and reproductive effort assessed by two methods in 3 age classes of Pacific oysters, *Crassostrea gigas*, reared in Normandy. *Aquaculture*, **277** (3-4):313-320.
- Ruellet T. (2004). *Infestation des coquilles d'huitres Crassostrea gigas par les polydores en Basse-Normandie: recommandations et mise au point d'un traitement pour réduire cette nuisance*. Thèse de Doctorat, Université de Caen.
- Ruesink J. L., Lenihan H. S., Trimble A. C., Heiman K. W., Micheli F., Byers J. E., Kay M. C. (2005). Introduction of non-native oysters: ecosystem effects and restoration implications. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36** (1):643-689.
- Ruiz C., Abad M., Sedano F., Garcia-Martin L. O., Sanchez Lopez J. L. (1992). Influence of seasonal environmental changes on the gamete production and biochemical composition of *Crassostrea gigas* (Thunberg) in suspended culture in El Grove, Galicia, Spain. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **155** (2):249-262.
- Samain J. F., McCombie H. (eds) (2007). *Mortalités estivales de l'huître creuse Crassostrea gigas*. Déficit Morest. Edition IFREMER/Quae.
- Samuelson G. M. (2001). Polychaetes as indicators of environmental disturbance on subarctic tidal flats, Iqaluit, Baffin Island, Nunavut Territory. *Marine Pollution Bulletin*, **42** (9):733-741.
- Sautour B. (1991). *Populations zooplanctoniques dans le Bassin de Marennes Oléron : dynamique de population, nutrition et production de copépodes dominants*. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux I.
- Seaman M. N. L. (1991). A suggestion for bivalve condition index standardization. *Conseil international pour l'Exploration de la Mer, C.M. 1991/K 57* : 4 p.
- Servais P., Casamayor E. O., Courties C., Catala P., Parthuisot N., Lebaron P. (2003). Activity and diversity of bacterial cells with high and low nucleic acid content. *Aquatic Microbial Ecology*, **33** (1):41-51.
- Sherr B. F., Sherr E. B., Pedros-Alio C. (1989). Simultaneous measurement of bacterioplankton production and protozoan bacterivory in estuarine water. *Marine Ecology Progress Series*, **54**:209-219.
- Shumway S. E., Cucci T. L., Newell R. C., Yentsch C. M. (1985). Particle selection, ingestion, and absorption in filter-feeding bivalves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **91** (1-2):77-92.
- Siegel S., Castellan J. (1988). *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. McGraw-Hill Inc., Sidney.
- Smaal A. C., Prins T. C. (1993). The uptake of organic matter and the release of inorganic nutrients by bivalve suspension feeder beds. In: Dame R. F. (ed.), *Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes*. NATO ASI Series, vol. G 33. Springer-Verlag, Berlin, pp. 271-298.
- Smaal A. C., Haas H. A. (1997). Seston dynamics and food availability on mussel and cockle beds. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **45** (2):247-259.
- Smaal A. C., Zuburg W. (1997). The uptake and release of suspended and dissolved material by oysters and mussels in Marennes-Oléron Bay. *Aquatic Living Resources*, **10**:23-30.
- Smaal A., Kater B., Wijsman J. (2009). Introduction, establishment and expansion of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in the Oosterschelde (SW Netherlands). *Helgoland Marine Research*, **63** (1):75-83.
- Smith V. H., Tilman G. D., Nekola J. C. (1999). Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution*, **100** (1-3):179-196.
- Soletchnik P., Prou J., Héral M., Barillé L., Razet D., Loic G. (1991). Influence de la charge particulare sur la filtration d'une population de *Crassostrea gigas* dans le bassin estuarien de Marennes-Oléron (France) : analyse de deux cycles de marée. CIEM, La Rochelle, 26 septembre -4 octobre.

- Soletchnik P., Gouletquer P., Héral M., Razet D., Geairon P. (1996a). Evaluation du bilan énergétique de l'huître creuse, *Crassostrea gigas*, en baie de Marennes-Oléron. *Aquatic Living Resources*, **9**:65-73.
- Soletchnik P., Gouletquer P., Geairon P., Razet D. (1996b). Seuil de production de pseudo-fèces de l'huître creuse du Pacifique : *Crassostrea gigas* (Thunberg) dans des conditions de faibles charges particulières. *Haliotis*, **25**:13-24.
- Soletchnik P., Razet D., Geairon P., N. Faury, Gouletquer P. (1996b). Ecophysiologie de la maturation sexuelle et de la ponte de l'huître creuse: *Crassostrea gigas* : réponses métaboliques (respiration) et alimentaires (filtration, absorption) en fonction des différents stades de maturation. *Aquatic Living Resources*, **10**:177-185.
- Soletchnik P., Huvet A., Le Moine O., Razet D., Geairon P., Faury N., Gouletquer P., Boudry P. (2002). A comparative field study of growth, survival and reproduction of *Crassostrea gigas*, *C. angulata* and their hybrids. *Aquatic Living Resources*, **15** (4):243-250.
- Soletchnik P., Faury N., Gouletquer P. (2006). Seasonal changes in carbohydrate metabolism and its relationship with summer mortality of Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) in Marennes-Oléron bay (France). *Aquaculture*, **252** (2-4):328-338.
- Soletchnik P., Faury N., Gouletquer P. (2006). Seasonal changes in carbohydrate metabolism and its relationship with summer mortality of Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) in Marennes-Oléron bay (France). *Aquaculture*, **252** (2-4):328-338.
- Soniat T. M., Finelli C. M., Ruiz J. T. (2004). Vertical structure and predator refuge mediate oyster reef development and community dynamics. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **310** (2):163-182.
- Sorbe J. C., Gouillieux B., Lavesque N., Bujan S., Bachelet G., Blanchet H., de Montaudouin X. (2010). Exotic peracarid crustaceans on mussel/oyster beds of the Arcachon Bay (southern Bay of Biscay). *Isobay 12, Brest, France, 3-6 May 2010, Book of abstracts*: 223.
- Sornin J.-M. (1981). *Processus sédimentaires et biodéposition liés à différents modes de conchyliculture*. Thèse de Doctorat, Université de Nantes.
- Sornin J.-M., Feuillet M., Héral M., Deslous-Paoli J. M. (1983). Effet des biodépôts de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron. *Journal of Molluscan Studies*, **49**:185-197.
- Sornin J.-M., Deslous-Paoli J. M., Hesse O. (1988). Experimental study of the filtration of clays by the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg): adjustment of particle size for best retention. *Aquaculture*, **69**:355-366.
- Sournia A. (1986) *Atlas du phytoplancton marin (Tome 1) : Cyanophycées, Dictyochophycées, Dinophycées, Raphidophycées*. Editions du CNRS, Paris 220 p..
- Struski C., Bacher C. (2006). Preliminary estimate of primary production by phytoplankton in Marennes-Oléron Bay, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **66** (1-2):323-334.
- Summerhayes S. A., Bishop M. J., Leigh A., Kelaher B. P. (2009). Effects of oyster death and shell disarticulation on associated communities of epibiota. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **379** (1-2):60-67.
- Thomsen M. S., Silliman B. R., McGlathery K. J. (2007). Spatial variation in recruitment of native and invasive sessile species onto oyster reefs in a temperate soft-bottom lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **72**:89-101.
- Timsit O., Sylvand B., Lefeuvre J.-C. (2004). Evolution du macrozoobenthos intertidal de la baie des Veys de 1985 à 2000 : intertidal macrozoobenthos evolution of the 'Baie des Veys' between 1985 and 2000. *Comptes Rendus Biologie*, **327** (1):51-64.
- Tomas C. R. (1997) *Identifying marine phytoplankton*, Academic Press Inc. (eds), nouvelle édition, San Diego, 858 p..
- Tran D., Haberkorn H., Soudant P., Ciret P., Massabuau J.-C. Behavioral responses of *Crassostrea gigas* exposed to the harmful algae *Alexandrium minutum*. *Aquaculture*, **298** (3-4):338-345.
- Troost K. (2010). Causes and effects of a highly successful marine invasion: case-study of the introduced Pacific oyster *Crassostrea gigas* in continental NW European estuaries. *Journal of Sea Research*, **64** (3):145-165.
- Trottet A., Roy S., Tamigneaux E., Lovejoy C., Tremblay R. (2008). Impact of suspended mussels (*Mytilus edulis* L.) on plankton communities in a Magdalen Islands lagoon (Québec, Canada): a mesocosm approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **365** (2):103-115.
- Tsuchiya M. (1980). Biodeposit production by the mussel *Mytilus edulis* L. on rocky shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **47**:203-222.
- Underwood A. J., Anderson M. J. (1994). Seasonal and temporal aspects of recruitment and succession in an intertidal estuarine fouling assemblage. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **74**:563-584.
- Utermöhl H. (1958). Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Limnol.*, **9**:1-38.
- Vadstein O., Ola Harkjerr B., Jensen A., Olsen Y., Reinerstein H. (1989). Cycling of organic carbon in the photic zone of a eutrophic lake with special reference to the heterotrophic bacteria. *Limnology and Oceanography*, **34** (5):840-855.
- Verity P. G., Robertson C. Y., Tronzo C. R., Andrews M. G., Nelson J. R., Sieracki M. E. (1992). Relationships between cell volume and the carbon and nitrogen content of marine photosynthetic nanoplankton. *Limnology and Oceanography*, **37** (7):1434-1446.

- Vincent D. (2002). *Dynamique et nutrition du zooplancton en milieu lagunaire macrotidal (Bassin d'Arcachon) : flux de carbone et d'azote associés. Conséquences sur le pool nutritif et les organismes*. Thèse de Doctorat, Université de la Méditerranée, Aix-Marseille II.
- Walters K., Coen L. D. (2006). A comparison of statistical approaches to analyzing community convergence between natural and constructed oyster reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **330** (1):81-95.
- Walne P. R., Mann R. (1975). Growth and biochemical composition in *Ostrea edulis* and *Crassostrea gigas*. *Proceeds 9th european marine biology symposium*, Oban Bannes H, Aberdeen Univ Press.
- Ward J. E., Levinton J. S., Shumway S. E. (2003). Influence of diet on pre-ingestive particle processing in bivalves: I: Transport velocities on the ctenidium. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **293** (2):129-149.
- Wildish D. J., Kristmanson D. D. (1993). Hydrodynamic control of bivalve filter-feeders: a conceptuel view. In: Dame R. F. (ed.), *Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes*. NATO ASI Series, vol. G 33. Springer-Verlag, Berlin, pp. 299-324.
- Wildish D. J., Kristmanson D. D. (1997). *Benthic suspension feeders and flow*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ysebaert T., Hart M., Herman P. (2009). Impacts of bottom and suspended cultures of mussels *Mytilus* spp. on the surrounding sedimentary environment and macrobenthic biodiversity. *Helgoland Marine Research*, **63** (1):59-74.
- Zurburg W., Smaal A. C., Héral M., Dankers N. (1994). *In situ* estimations of uptake and release of material by oysters in the Bay of Marennes-Oléron (France) In: Dyer K. R., Orth R. J. (eds), *Changes in fluxes in estuaries: implications from science to management*. Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark, pp. 239-242.

ANNEXES

ANNEXE 1

Annexe 1-A : Choix d'un indice de condition

1. Introduction

Il existe de nombreux descripteurs de la variabilité temporelle et du suivi du cycle physiologique des bivalves marins. Les indices de condition sont traditionnellement utilisés chez les bivalves, comme un indicateur permettant d'évaluer les différentes périodes de vie des organismes. Ils ont été développés selon deux objectifs, le premier économique, visant à évaluer la qualité commerciale du produit vendu (Lucas et Beninger, 1985 ; Crosby et Gale, 1990) et le second, écophysio-logique, pour décrire l'activité physiologique des individus (Lucas et Beninger, 1985). Les indices de condition permettent de déceler les périodes de croissance, de reproduction et de ponte (Lucas et Beninger, 1985 ; Crosby et Gale, 1990), voire les périodes de stress (carences nutritives et parasitisme par exemple) et sont vulgairément définis comme traduisant l'« état de santé » des organismes. Deux principaux types d'indices ont été développés : les indices statiques et les indices dynamiques. Les indices statiques traduisent l'état d'un individu à un moment donné en utilisant des descripteurs biométriques (poids, quantité de glycogène ou encore le rapport ARN/ADN (Lucas et Beninger, 1985)). Les indices dynamiques définissent les changements physiologiques intégrés sur la population et sur une période donnée ; il s'agit généralement de techniques plus complexes utilisant des descripteurs comme le « Scope of Growth » ou l'efficacité nette de croissance (Lucas et Beninger, 1985).

Cependant, ces indices de conditions sont généralement appliqués à des bivalves ayant des formes assez régulières, telles que *Tapes philippinarum* (Mann, 1979b) ou *Macoma balthica* (Bonsdorff et Wenne, 1989) et à des huîtres élevées en culture (Berthomé et al., 1979 ; Crosby et Gale, 1990). Mais ces indices sont-ils susceptibles de marquer des phénomènes physiologiques et indiquer les variations saisonnières des huîtres d'origine sauvage (en récifs) ayant des coquilles à la forme très variable ?

Dans la littérature, il existe de nombreux indices de condition et il est nécessaire de définir un indice qui soit le plus sensible à notre objectif, à savoir la comparaison entre les différentes populations d'huîtres et l'identification de leur cycle physiologique.

L'objectif principal de ce travail est de comparer les différents indices de condition chez l'espèce *Crassostrea gigas* afin de choisir l'indice qui rende mieux compte des phénomènes physiologiques. Un indice de sensibilité permettra de mettre en évidence l'indice répondant le mieux aux variations saisonnières. L'autre objectif est d'évaluer si ces indices généralement appliqués à des huîtres de culture, sont applicables à des populations naturelles sauvages. L'indice à utiliser doit être facile d'accès compte tenu de notre

fréquence d'échantillonnage et permettre d'appréhender au mieux les variations de l'état physiologique de l'ensemble d'une population.

2. Matériel et méthodes :

2.1. Echantillonnage :

De juin 2007 à octobre 2008, des huîtres cultivées et sauvages ont été prélevées bimensuellement sur le site des Hosses afin de suivre au mieux leur condition physiologique. Pour déterminer les indices de condition, 30 huîtres cultivées (CULT) ont été prélevées à chaque date au hasard dans différentes poches de la table ostréicole.

Pour les récifs sauvages (SAUV), différents lots ont été prélevés dans les récifs, en son bord, son centre, au sol et des huîtres ayant des positions diverses au sein du récif, tout au long de la table ostréicole colonisée. Toutes ces huîtres agglomérées ont été mélangées lors du désatroquage (action permettant de séparer les huîtres les unes des autres sans les abîmer), puis sélectionnées en fonction de leur taille. Pour les indices de condition des huîtres sauvages, 30 individus de hauteur équivalente (estimée visuellement) à celle des huîtres de culture ont été utilisés.

De retour au laboratoire, les huîtres cultivées et sauvages (désatroquées) ont été rincées soigneusement. Les paramètres biométriques (hauteur : dimension la plus grande (H), largeur (L), épaisseur (Ep.)) des huîtres ont été mesurées avec un pied à coulisse à $\pm 0,01$ mm. Le poids de l'huître entière a été estimé à ± 1 g (Ptot). Les huîtres ont ensuite été ouvertes, leur chair a été égouttée, pesée pour la détermination du poids de chair frais (PCF). Les chairs ont été ensuite placées 48 h à l'étuve (60°C) dans des coupelles d'aluminium, préalablement pesées et numérotées, afin de déterminer le poids sec de chair (PCS) à $\pm 0,001$ g. Les coquilles ont été également pesées une fois sèches (PCoq).

2.2 Indices de conditions testés :

Les indices de condition (IC) testés dans ce travail sont décrits dans l'étude de comparaison de Bodoy *et al.* (1986). Ils n'ont pas tous été calculés et sont synthétisés dans le tableau A.2.

Tous les indices utilisent un rapport : le dénominateur est le facteur qui évolue via la condition de l'animal et le numérateur est l'élément de pondération qui a pour but de rendre le rapport indépendant de l'âge des individus (Bodoy *et al.*, 1986). Il doit répondre à l'équation suivante (Seaman, 1991) :

$$IC = \frac{x}{y} \times a$$

où x est une mesure de la chair du bivalve,

y une mesure de la taille du bivalve,

et a une constante.

Tableau A.1. : Liste des abréviations utilisées dans les formules des indices de condition.

Dénomination	Définition	Dénomination	Définition
H	Hauteur (dimension la plus grande de la coquille)	PCS	Poids sec de chair
L	Largeur maximale de la coquille	Ptot	Poids total
Ep	Epaisseur de la coquille	PCF	Poids frais de chair
		Pcoq	Poids sec de coquille

2.3 Choix d'un indice de condition :

Afin de comparer les différents indices de condition et d'évaluer leur sensibilité, l'indice de sensibilité IS de Bodoy *et al.* (1986) a été utilisé :

$$IS = \frac{100}{n} \sum_i^n \left(\frac{IC_{\max_i} - IC_{\min_i}}{IC_{\max_i}} \right)$$

où IC_{\max} et IC_{\min} sont les valeurs maximale et minimale de l'indice de condition IC au cours d'une année, et n le nombre d'années d'observation.

Un indice de sensibilité (IS) faible traduit une faible amplitude de variation de l'indice, tandis qu'un IS élevé traduit une variation importante au cours de l'année.

Tableau A.2. : Indices de condition utilisés dans cette étude

Dénominateur y	Numérateur x = Poids de chair frais égoutté PCF (g)			Numérateur x = Poids de chair sec PCS (g)			Unité
	Numéro	Constante a	Auteur	Numéro	Constante a	Auteur	
Ptot (g)	1	10 ²	AFNOR	2	10 ³	Phermambuq et Vroonland (1983)	(g, g)
H ³ (mm ³)	3	10 ⁴		4	10 ⁶		(g, mm ³)
H x L x Ep (mm ³)	5	10 ⁴		6	10 ⁵		(g, mm ³)
PCoq. (g)	7	10 ²		8	10 ³	Waine et Mann (1975)	(g, g)
Ptot – PCoq (g)	9	10 ²		10	10 ³	Lawrence et Scott (1982)	(g, g)
L ³ (mm)	11	10 ⁴		12	10 ⁶		(g, mm ³)
PCF (g)				13	1		(g, g)

Autres indices

Dénominateur y	Numéro	Numérateur x	Constante a	Auteur	unité
½ (H+L) (mm)	14	Ep.(mm)	10 ²	Imai et Sakai (1961)	(mm, mm)
Ptot (g)	15	PCoq (g)	1		(g, g)
L x Ptot	16	H x Ep. (mm ²)	1	Berthomé et al. (1979)	(mm, g)

3. Résultats :

Les différents indices de condition ont été calculés pour les deux années d'échantillonnage, soit de juin 2007 à octobre 2008, et sont représentés figure A.1.

La comparaison des indices utilisant le poids de chair sec ou frais eau numérateur (les indices de 1 à 13) ont montré la même tendance d'évolution temporelle.

Pour chacune des courbes, l'indice de condition des huîtres CULT apparait généralement plus élevé que celui observé chez les huîtres SAUV et présente des tendances saisonnières plus marquées. Entre les deux populations et en fonction des indices, différents cas de figures sont représentés :

- les courbes sont disjointes sur toute la série de données temporelle et montrent des variations saisonnières marquées. C'est le cas des indices 3, 4, 5, 6, 14 et 16. Tous ces indices utilisent au dénominateur une dimension biométrique telle que la hauteur, largeur ou épaisseur de coquille;
- les courbes se confondent en tout temps et aucune tendance saisonnière n'est observée pour les indices 11, 12 et 15. Les indices 11 et 12 ont au dénominateur une valeur biométrique ;
- les courbes des huîtres CULT et SAUV sont différentes, fluctuent en fonction des saisons et se chevauchent parfois. Elles montrent une variation saisonnière marquée pour les indices 1, 2, 7 à 10 et 13.

Les indices de sensibilité (Tableau A.3.) les plus forts correspondent aux indices de condition qui fluctuent le plus au cours du temps. Ils apparaissent toujours plus importants quand le poids de chair sec est utilisé par comparaison au poids de chair frais. Ils sont en général plus sensibles aux variations chez les individus cultivés que chez les sauvages à l'exception des indices 1, 11 et 15.

Chez les huîtres SAUV, les indices de condition les plus sensibles sont ceux utilisant au dénominateur la largeur au cube (12), puis la hauteur au cube (4) et enfin l'indice de condition de Lawrence et Scott (1982) (10).

Chez les huîtres CULT, les trois indices de condition les plus sensibles sont la hauteur au cube (4), la largeur au cube (12) et l'indice de Lawrence et Scott (1982) (10).

Tableau A.3. : Indices de sensibilité (Bodoy *et al.*, 1986) calculés pour les différents indices de condition au cours des années 2007 et 2008 sur les huîtres cultivées et sauvages.

	Poids de chair frais égoutté (g) au numérateur			Poids de chair sec (g) au numérateur		
	Numéro	Cultivées	Sauvages	Numéro	Cultivées	Sauvages
Ptot (g)	1	28,82	28,92	2	41,02	35,02
H ³ (mm ³)	3	41,70	38,01	4	52,30	41,03
H x l x Ep (mm ³)	5	33,33	28,73	6	40,49	33,29
Pcoq (g)	7	29,08	27,72	8	41,75	34,02
Ptot - Pcoq (g)	9	33,10	30,47	10	42,23	39,54
l ³ (mm)	11	35,89	41,52	12	45,88	44,86
PCF (g)				13	26,90	15,03

Autres indices (14, 15, 16)

14	17,00	15,91
15	9,72	11,55
16	29,26	28,27

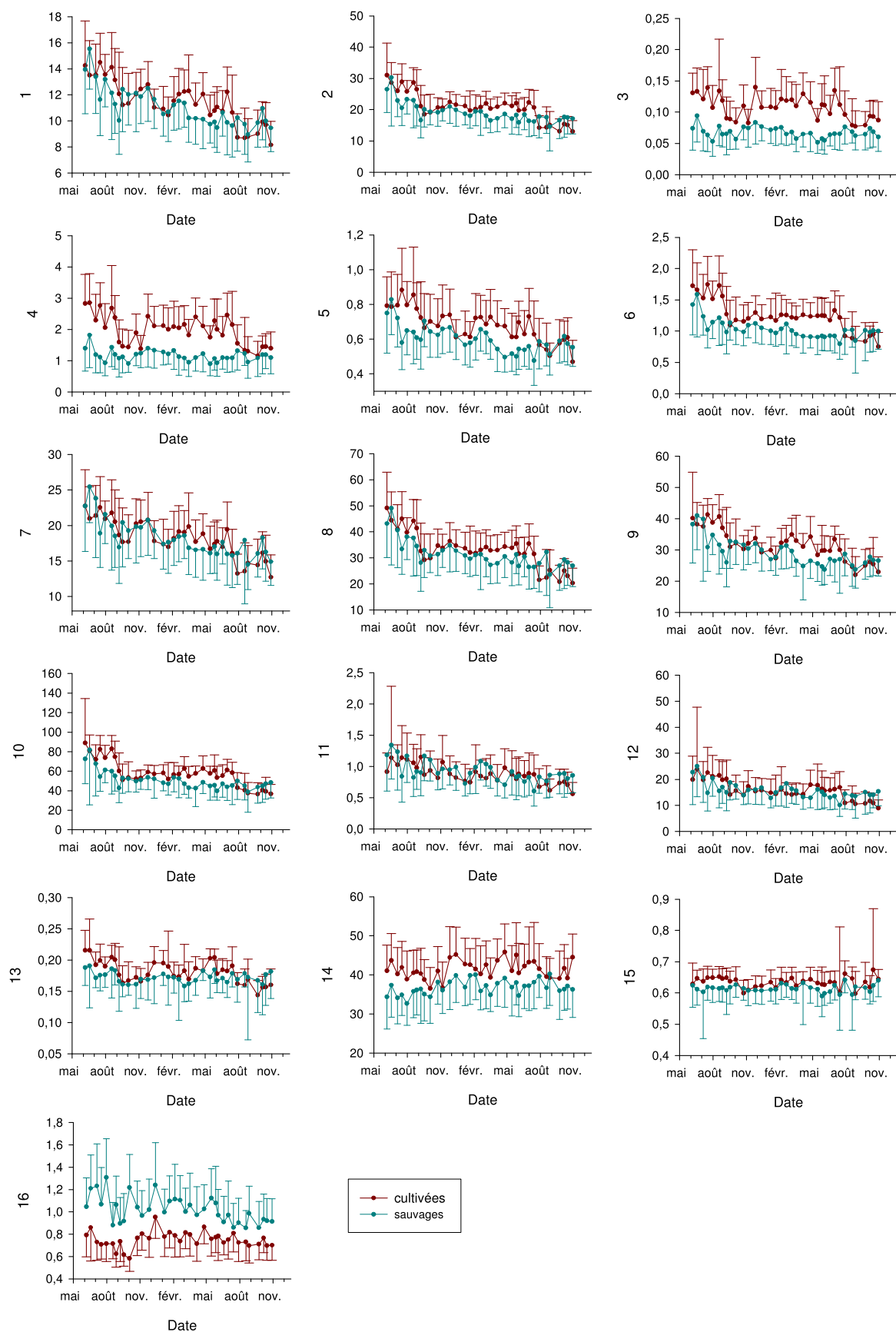


Figure A.1. : Evolution des différents indices de condition des huîtres cultivées et sauvages entre juin 2007 et octobre 2008. Les numéros à gauche des ordonnées renvoient les indices répertoriés dans le tableau A.3.

4. Discussion

Les indices de condition ne montrant pas une grande variabilité temporelle en amplitude, et ayant un faible indice de sensibilité, sont à rejeter pour évaluer l'« état de santé des individus » et toutes associations à un rythme physiologique ; c'est le cas des indices 13, 14 et 15.

Les résultats de cette étude montrent que les indices de condition prenant en compte le poids de chair sec des organismes sont plus sensibles que ceux utilisant les poids de chair frais. En effet, la quantité d'eau contenue dans les huîtres dépend des conditions environnementales. Elle est également en étroite relation avec la condition physiologique des individus (Seaman, 1991) : elle fluctue pendant les périodes de perte d'énergie, de latence ou en hiver (Lucas et Beninger, 1985). La variation de la quantité d'eau est liée à la compensation de la perte en composés organiques par prise d'eau. Cette perte d'eau est donc aléatoire et peut avoir lieu également durant le temps de transport au laboratoire et peut engendrer des variations interindividuelles importantes. De plus, le rôle de l'indice de condition est de caractériser l'évolution physiologique de l'ensemble de la population. Il est donc difficile d'associer une correspondance métabolique à un indice de condition utilisant le poids de chair frais (Lucas et Beninger, 1985).

Le **poids de chair sec** est à privilégier dans les études visant à la caractérisation physiologique. Il est plus sensible et augmente l'amplitude des fluctuations (Lucas et Beninger, 1985 ; Bodoy *et al.*, 1986), et est donc plus à même de transcrire les variations physiologiques et l'état de stress des individus (Lucas et Beninger, 1985). Cependant, l'indice de chair (indice n°1) utilisant le poids de chair frais est traditionnellement utilisé en aquaculture et classe les organismes en différentes catégories (AFNOR). Il a été repris par le Comité National Conchylicole et employé par de nombreux auteurs (Costil *et al.*, 2005 ; Fabioux *et al.*, 2005). Il classe les espèces en fonction de leur taux de remplissage de chair, en trois catégories définissant différentes appellations : « spéciales » pour un indice supérieur à 10,5, « fines » pour un indice compris entre 6,5 et 10,5, et « non classées » pour un indice inférieur à 6,5. Cet indice est facile d'accès et permet de comparer différentes populations d'huîtres cultivées sur différents sites (utilisé pour le suivi IFREMER REMORA par exemple), mais son utilisation se justifie davantage dans un contexte de production économique.

Le numérateur d'un indice de condition doit donc privilégier la mesure du poids de chair sec, bien qu'il nécessite le sacrifice des animaux par comparaison aux indices basés sur les caractéristiques biométriques (indices 14 et 16). Il existe encore deux écoles

concernant l'utilisation du poids de chair sec : le poids de chair sec ou le poids de chair sec sans cendres (Mann, 1979a). Le poids de chair sec sans cendres est plus précis mais montre les mêmes évolutions que les poids de chair sec. L'utilisation du poids de chair sans cendres est un bon indicateur, mais moins facile d'accès et son information n'augmente donc pas les connaissances sur l'état physiologique des organismes (Lucas et Beninger, 1985).

Bien que les indices révélés les plus sensibles chez les deux populations étudiées soient le rapport du poids de chair sec sur la hauteur ou largeur maximale au cube (indices 4 et 12) (Tableau A.3.), ces rapports considèrent deux grandeurs à unités de mesure différentes. De plus, les indices utilisant des rapports de hauteur, largeur ou épaisseur (indices 3 à 6, 11, 12, 14 et 16) traduisent non seulement un état physiologique, mais également une variation de croissance. Transformer une dimension au cube minimise cette notion mais elle reste sous jacente (Bodoy *et al.*, 1986). Les indices de condition comme celui développé par Imaï et Sakai (1961) (14) ne prennent en compte que la forme de la coquille (Berthomé *et al.*, 1979). Cet indice était traditionnellement utilisé pour comparer la croissance des individus et évaluer la qualité des huîtres (Auger, 1976 ; Berthomé *et al.*, 1979). Il permet de déceler les huîtres ayant des défauts de croissance.

Les indices utilisant comme paramètres directs les **composantes biométriques** sont donc à associer à des indices de croissance. Si un organisme grandit autant en taille qu'en poids, alors l'analyse va être biaisée et ni l'évolution de la gamétogénèse ni son initiation, caractérisées par une prise de poids en simultané avec la période de croissance ne seront remarquables; seule la période de ponte sera traduite par une chute brutale de l'indice. Il faut donc s'affranchir de tout descripteur lié directement au paramètre de croissance. De plus, les huîtres sauvages et les huîtres cultivées n'évoluant pas dans le même environnement (individus isolés vs. en agglomérats), les paramètres de croissance et les mesures biométriques ne sont pas conditionnés de la même façon : l'huître de culture a une capacité de pousse dans les trois dimensions et est moins limitée dans l'espace.

Il faut donc s'affranchir du facteur de croissance contrôlé par l'âge des individus. L'utilisation du **poids de coquille sèche et du poids total** au dénominateur caractérise de nombreux indices. Chez les bivalves, la coquille est le produit de la sécrétion métabolique et représente donc le résultat de la croissance, tandis que la quantité de tissu (son poids de chair sec) traduit l'état sexuel ou l'activité métabolique de l'organisme (Berthomé *et al.*, 1979).

Le rapport entre le poids de chair sec et le poids de la coquille (indice 8) semble donc être un bon indicateur de l'activité physiologique. Cet indice est utilisé et recommandé par de nombreux auteurs (Holland et Hannan, 1974 ; Lucas et Beninger, 1985 ; Brown et Hartwick 1988b ; Crosby et Gale, 1990 ; Costil *et al.*, 2005). Les faibles valeurs de cet indice montrent qu'un effort biologique majeur a été mobilisé par l'organisme, comme, par exemple, l'énergie

de maintenance employée dans un environnement aux conditions environnementales défavorables ou lors de l'émission des gamètes. Cet indice est donc un indicateur de stress ou de l'activité sexuelle, traduisant le statut physiologique des individus (Lucas et Beninger, 1985). Il est facile d'accès et peut être acquis en routine de manière universelle). Brown et Hartwick (1988b) ont travaillé dans différents milieux sur les indices de condition sur *Crassostrea virginica* et concluent que l'utilisation du volume intervalvaire n'est pas adaptée. En effet, dans les régions de faible croissance, le volume intervalvaire peut être réduit du fait de la réduction du volume de chair : l'huître sécrète plus de coquille pour diminuer son volume intervalvaire et garder une surface de manteau adaptée à celui de la coquille (Brown et Hartwick, 1988a). Cette action a pour effet de faire augmenter l'indice (Brown et Hartwick, 1988a ; 1988b), et ne correspond donc pas à une modification écophysologique ; néanmoins ces études sont basées sur la comparaison de sites et moins sur la dynamique saisonnière des indices comme dans notre étude. De plus, l'indice de condition « poids de chair sec / poids de coquille » que ces derniers auteurs préconisent, montre une sensibilité inférieure à l'**indice de Lawrence et Scott (1982)** (10) dans notre étude. Cet indice est de plus en plus utilisé, et celui révélé le plus sensible dans l'étude de Bodoy *et al.* (1986) prend en compte plusieurs années d'échantillonnage. En retirant le poids sec de la coquille ou poids de chair sec, l'idée est de se rapprocher au mieux du calcul du **volume intervalvaire**. Cette notion de quantification de volume a beaucoup été employée dans les années 1980-1990 pour les bivalves marins, mais des imprécisions de mesure sur le volume et sa difficulté de réalisation ont laissé place à cette approximation, justifiée par Lawrence et Scott (1982).

Pour évaluer l'état de santé apparent d'un stock (cultivé), il suffit d'observer la variation du poids de la coquille sur le poids total (indice 15). Cependant, ces variables sont grandement influencées par l'âge des animaux, tandis que les indices de condition doivent résumer le statut physiologique des organismes et donc prendre en compte leur poids de chair sec. Un indice de condition n'est approprié que s'il traduit fidèlement et précisément les variations de l'intensité des activités anaboliques et de la croissance du tissu (Lucas et Beninger, 1985).

Afin de comparer les populations sauvages et cultivées, tout en s'affranchissant des paramètres de croissance, et de comparer nos indices aux autres sites et années d'étude, l'indice de Lawrence et Scott (1982) sera conservé pour la suite des analyses. Des indices dynamiques soit biochimiques seront également utilisés car ils sont plus appropriés pour la caractérisation du statut écophysologique des bivalves (Lucas et Beninger, 1985 ; Brown et Harwick, 1988b).

Annexe 1-B : Indice Polydora

Cet indice s'utilise sur les huîtres, en regardant la valve la plus touchée par les polydoras.



Polydora classe 0 (bonne qualité) : absence de galerie et de chambre



Polydora classe 1 (bonne qualité): présence de galerie (de couleur, généralement tirant vers le rouge) mais pas de chambre



Polydora classe 2 (qualité moyenne) : présence de galerie et de chambre (de couleur noire, surface <10%)



Polydora classe 3 (mauvaise qualité) : présence de galerie et de chambre (de couleur noire, 10%< surface <25%)



Polydora classe 4 : très mauvaise qualité : présence de galerie et de chambre (surface >25%)

Discussion Indice Polydora

Le taux d'infestation ou le remplissage des galeries par de la vase occasionnés par l'activité des annélides polychètes de type *Polydora* varient en fonction des conditions environnementales. Les galeries et/ou les poches de vase peuvent être un biais à l'utilisation des indices de condition employant le volume intervalvaire (Handley et Bergquist, 1997). En guise de protection vis-à-vis de ces annélides, l'huître secrète une fine membrane de conchyoline dans un premier temps, puis de la pseudo-nacre. En période de croissance de coquille, les huîtres sont ainsi plus à même de se défendre et les déformations sont moins visibles qu'en période de ralentissement ou d'arrêt de croissance. La présence de ces vers altère la valeur commerciale des huîtres, car ils modifient la structure de la coquille en y creusant des trous, et constitue une source d'affaiblissement des individus. Elle peut également entraîner des perturbations de l'activité valvaire, modifier la consommation d'oxygène, réduire le poids et augmenter le stress oxydatif de l'individu hôte (Chambon *et al.*, 2007). Le processus d'infestation ne rend pas l'animal plus faible de manière directe, mais plutôt indirecte : ralentissement de croissance, lutte contre les attaques bactériennes ou virales entrées par les tubes, augmentation de la respiration, diminution de l'adhésion des valves (Royer *et al.*, 2006). Dans le cas présent, les taux d'infestation ont été relativement faibles et identiques chez les huîtres cultivées et sauvages. Cependant, la capacité de propagation des vers et de l'infection dépend des sites et des périodes de vie des animaux (Marteil, 1976). Ruellet (2004) a montré que les périodes d'infestation hivernale (périodes d'accumulation de glycogène et de croissance faible) sont les plus préjudiciables, alors qu'en période de croissance, les huîtres sont à même de se défendre. Dans notre étude, aucune période d'infestation plus marquée qu'une autre n'a été mise en évidence. En baie des Veys, zone très infestée, la période où la quantité de parasite est maximale est en octobre (Royer *et al.*, 2006).

L'Indice Polydora (IP) moyen du suivi annuel d'IFREMER dans le Bassin d'Arcachon est généralement compris entre 0,11 et 0,53, avec une moyenne à 0,29 entre 1993 et 2004 (suivi REMORA Arcachon), tout comme dans notre étude. Ce niveau d'infestation est plus élevée que dans les Pertuis Charentais, mais plus faible que dans le Morbihan. La moyenne nationale est comprise entre 0,21 et 0,41, et dans des écosystèmes où le parasite est très présent, l'indice IP peut atteindre jusqu'à 0,83 (Royer *et al.*, 2006). Sa forte variabilité saisonnière peut être expliquée par la dynamique des populations des annélides, encore peu connue, ou encore la capacité de réparation des huîtres, mais également par la surface d'attachement mise à disposition par les huîtres (Royer *et al.*, 2006).

L'IP est un indice à but qualitatif et non quantitatif, et est utilisé à des fins commerciales. Il représente l'intensité du dommage de la coquille et ne peut être employé pour comparer des lots et des stations (Royer *et al.*, 2006). Il dépend de la quantité de vers présents et de la capacité de l'huître à sécréter de la nacre. En effet, la qualité de l'huître se dégrade plus vite à partir d'un indice égal à 2, et reflète une qualité de coquille et non un nombre de parasites. La quantité de vers n'est pas corrélée à l'IP (Royer *et al.*, 2006). De plus, un IP nul, qualifié visuellement, n'atteste pas de l'absence totale du polychète (Duault *et al.*, sous presse), qui peut être dans la coquille mais non visible et n'entraîner que des dommages coquilliers (Ruellet, 2004). A forte densité, l'infestation par les *Polydora* entraîne une réduction de la productivité des huîtres en réduisant le poids de chair et de coquille des huîtres (Handley et Bergquist, 1997 ; Royer *et al.*, 2006).

L'autre « maladie » notifiée ici, liée au champignon *Ostracoblabe implexa*, montre de faibles niveaux d'infestation et semble plus important chez les huîtres des récifs naturels. Mais peu de documentation existe sur ce champignon, qui a décimé sur les côtes atlantiques, des populations entières d'huîtres plates dans les années 1920. Cette maladie peut affecter l'activité du muscle et donc la capacité trophique des organismes.

**Annexe 1-C : Tableaux espèces x abondances par date des taxa
phytoplanktoniques du suivi saisonnier (en nombre de cellules par litre)**

	13/06/2007	11/07/2007	06/08/2007	03/09/2007	19/09/2007	17/10/2007	15/11/2007	03/12/2007
<i>Alchantes</i>	0	0	0	0	0	0	0	1600
<i>Alexandrium</i>	0	2200	0	0	0	0	0	0
<i>Asterionellopsis</i>	231693	900	0	0	0	1800	0	0
<i>Bacteriastrum</i>	0	100	1003	0	200	0	0	0
<i>Biddulphia</i>	0	0	0	0	0	0	0	400
<i>Cerataulina</i>	0	0	8024	0	0	200	0	0
<i>Ceratium furca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ceratium fusus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ceratium lineatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ceratium tripos</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chaetoceros</i>	108324	3200	15045	3200	1600	6600	4600	0
<i>Coconeis</i>	0	0	0	200	0	0	0	9000
<i>Coscinodiscus</i>	1003	0	0	200	200	200	0	0
Cryptophycées	8024	4300	48144	7200	5800	2400	2600	3200
<i>Dactyliosolen</i>	0	300	0	3200	16000	0	0	200
<i>Dactyliosolen delicatula</i>	0	0	0	200	0	1200	0	0
<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	0	0	0	0	0	1200	400	0
<i>Dictyocha</i>	0	0	6018	800	0	400	200	200
<i>Dinophysis Acuminata</i>	0	0	0	0	0	200	0	0
<i>Diploneis</i>	1003	0	0	0	0	200	0	1200
<i>Ditylum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eucampia</i>	0	0	0	0	0	400	0	0
Euglènes	1003	0	1003	400	6400	1400	600	200
<i>Guinardia flaccida</i>	0	0	5015	1800	2200	0	0	600
<i>Guinardia striata</i>	0	0	0	0	400	5400	0	0
<i>Gymnodinium</i>	3009	1100	3009	1200	4000	600	0	400
<i>Gyrodinium</i>	3009	400	0	600	600	0	0	0
<i>Katodinium</i>	0	0	0	0	200	0	0	0
<i>Leptocylindrus</i>	105315	7200	51153	7000	7800	3200	1400	3600
<i>Licmophora</i>	0	0	0	0	0	0	200	2200
<i>Lithodesmium</i>	0	1100	23069	15600	8000	0	0	200
<i>Melosira</i>	0	0	0	0	0	0	0	400
<i>Meuniera</i>	5015	0	1003	2000	2600	0	0	0
Nanoflagellés	8024	2006	0	14042	0	12036	0	0
<i>Navicula</i>	2006	300	1003	1600	2600	1600	1000	7800
<i>Nitzschia</i>	3009	200	10030	3400	600	0	800	0
<i>Nitzschia longissima + cylindrotheca</i>	7021	300	33099	15400	5400	4600	0	1200
<i>Odontella</i>	0	400	0	1400	200	0	0	0
<i>Paralia</i>	0	500	0	200	0	4600	0	400
Pennées benthiques	3009	0	0	0	0	0	0	6400
<i>Phalacroma rotundatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pleurosigma</i>	0	400	3009	1000	1000	400	200	1800
<i>Prorocentrum micans</i>	0	0	0	0	400	0	200	300
<i>Protoperidinium</i>	8024	100	0	200	2600	1200	2200	200
<i>Pseudo-nitzschia</i>	34102	200	11033	0	2600	32200	998988	1400
<i>Rhizosolenia</i>	6018	0	0	200	0	5200	600	0
<i>Rhizosolenia imbricata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhizosolenia indica</i>	0	0	0	0	1200	0	0	0
<i>Rhizosolenia setigera</i>	0	0	1003	0	0	0	0	0
<i>Scripsiella</i>	3009	0	0	0	0	0	200	0
<i>Skeletonema</i>	0	0	0	1200	0	4800	1000	1000
<i>Thalassionema</i>	5015	900	0	1400	3600	400	400	3000
<i>Thalassiosira</i>	0	0	0	5000	3800	0	0	600

	14/01/2008	14/02/2008	14/03/2008	30/04/2008	30/05/2008
<i>Alchantes</i>	0	200	0	400	0
<i>Alexandrium</i>	0	0	0	0	0
<i>Asterionellopsis</i>	2400	71400	0	38200	0
<i>Bacteriastrum</i>	0	0	0	0	0
<i>Biddulphia</i>	0	0	0	1000	0
<i>Cerataulina</i>	0	400	0	0	0
<i>Ceratium furca</i>	0	2600	0	0	0
<i>Ceratium fusus</i>	100	0	200	400	0
<i>Ceratium lineatum</i>	300	0	0	400	0
<i>Ceratium Tripos</i>	0	200	0	0	0
<i>Chaetoceros</i>	0	5600	1000	3600	38800
<i>Coconeis</i>	700	400	0	1400	600
<i>Coscinodiscus</i>	0	0	0	400	0
Cryptophycées	5300	5400	0	1200	0
<i>Dactylosolen</i>	0	0	1200	1000	0
<i>Dactylosolen delicatula</i>	0	0	0	0	0
<i>Dactylosolen fragilissimus</i>	100	0	0	0	0
<i>Dictyocha</i>	400	0	0	0	0
<i>Dinophysis acuminata</i>	100	0	0	1600	0
<i>Diploneis</i>	800	0	200	800	0
<i>Ditylum</i>	0	0	0	200	0
<i>Eucampia</i>	0	0	200	0	0
Euglènes	900	2000	0	2400	1600
<i>Guinardia flaccida</i>	0	0	0	0	0
<i>Guinardia striata</i>	0	0	0	0	2600
<i>Gymnodinium</i>	0	0	0	200	0
<i>Gyrodinium</i>	0	600	0	600	0
<i>Katodinium</i>	0	400	0	0	0
<i>Leptocylindrus</i>	100	0	600	5600	2800
<i>Licmophora</i>	0	800	200	200	0
<i>Lithodesmium</i>	300	0	0	2400	0
<i>Melosira</i>	0	0	0	1200	0
<i>Meuniera</i>	0	0	400	1000	0
Nanoflagellés	0	0	0	4012	2006
<i>Navicula</i>	2200	2200	1400	400	800
<i>Nitzschia</i>	0	1400	0	2000	1200
<i>Nitzschia longissima + cylindrotheca</i>	400	0	400	0	0
<i>Odontella</i>	300	1200	200	0	0
<i>Paralia</i>	800	0	2600	0	7800
Pennées benthiques	0	0	0	600	0
<i>Phalacroma rotundatum</i>	0	200	0	0	0
<i>Pleurosigma</i>	200	0	1200	1400	0
<i>Prorocentrum micans</i>	0	0	400	0	1400
<i>Protoperidinium</i>	1300	1600	400	1000	200
<i>Pseudo-nitzschia</i>	100	0	14200	4600	3800
<i>Rhizosolenia</i>	0	200	800	1000	3400
<i>Rhizosolenia imbricata</i>	300	0	0	0	0
<i>Rhizosolenia indica</i>	0	0	0	0	0
<i>Rhizosolenia setigera</i>	0	0	0	0	0
<i>Scropsiella</i>	0	0	0	0	0
<i>Skeletonema</i>	1400	800	0	4800	0
<i>Thalassionema</i>	0	0	0	28200	200
<i>Thalassosiera</i>	0	16400	0	0	0

	27/06/2008	27/07/2008	22/08/2008	17/09/2008	20/10/2008
<i>Alchantes</i>	0	0	0	0	0
<i>Alexandrium</i>	0	0	0	0	0
<i>Asterionellopsis</i>	200	0	0	9000	0
<i>Bacteriastrum</i>	0	0	0	0	0
<i>Biddulphia</i>	0	0	0	0	0
<i>Cerataulina</i>	2000	800	0	0	0
<i>Ceratium furca</i>	0	0	400	0	0
<i>Ceratium fusus</i>	0	200	0	0	0
<i>Ceratium lineatum</i>	0	0	0	0	0
<i>Ceratium tripos</i>	0	0	0	0	0
<i>Chaetoceros</i>	28800	69800	39800	3200	27081
<i>Coconeis</i>	0	0	0	1200	0
<i>Coscinodiscus</i>	0	200	200	3009	0
Cryptophycées	21400	17800	3200	5000	2006
<i>Dactyliosolen</i>	0	0	0	600	0
<i>Dactyliosolen delicatula</i>	0	0	0	0	0
<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	0	0	0	0	0
<i>Dictyocha</i>	0	0	0	0	1003
<i>Dinophysis acuminata</i>	0	0	0	0	0
<i>Diploneis</i>	0	0	0	200	0
<i>Ditylum</i>	0	0	0	0	0
<i>Eucampia</i>	0	0	0	0	0
Euglènes	200	4200	3200	4200	0
<i>Guinardia flaccida</i>	2800	400	0	0	122366
<i>Guinardia striata</i>	1800	0	400	0	0
<i>Gymnodinium</i>	400	1200	0	0	1003
<i>Gyrodinium</i>	200	200	200	1400	0
<i>Katodinium</i>	0	0	600	0	0
<i>Leptocylindrus</i>	11000	4200	0	0	9027
<i>Licmophora</i>	0	0	0	0	0
<i>Lithodesmium</i>	200	56800	2800	1400	3009
<i>Melosira</i>	0	0	0	0	0
<i>Meuniera</i>	0	0	0	0	0
Nanoflagellés	4012	0	2006	0	4012
<i>Navicula</i>	400	400	2200	4200	2006
<i>Nitzschia</i>	0	200	1000	2000	1003
<i>Nitzschia longissima</i> + <i>cylindrotheca</i>	0	1600	8200	5600	3009
<i>Odontella</i>	0	600	0	200	0
<i>Paralia</i>	0	0	400	0	0
Pennées benthiques	0	0	0	0	0
<i>Phalacroma rotundatum</i>	0	0	0	0	0
<i>Pleurosigma</i>	0	400	0	200	0
<i>Prorocentrum micans</i>	0	0	0	0	0
<i>Protoperdinium</i>	600	600	0	0	0
<i>Pseudo-nitzschia</i>	0	1000	1000	0	22066
<i>Rhizosolenia</i>	0	0	0	0	0
<i>Rhizosolenia imbricata</i>	0	0	0	0	0
<i>Rhizosolenia indica</i>	0	0	0	0	0
<i>Rhizosolenia setigera</i>	1000	2000	1400	200	2006
<i>Scropsiella</i>	0	0	0	0	0
<i>Skeletonema</i>	600	2400	5200	0	0
<i>Thalassionema</i>	200	800	600	0	6018
<i>Thalassosiera</i>	0	0	0	3400	0

Annexe 1-D : Dates de fortes abondances zooplanctoniques et groupes zoologiques identifiés pour l'étude du compartiment zooplanctonique

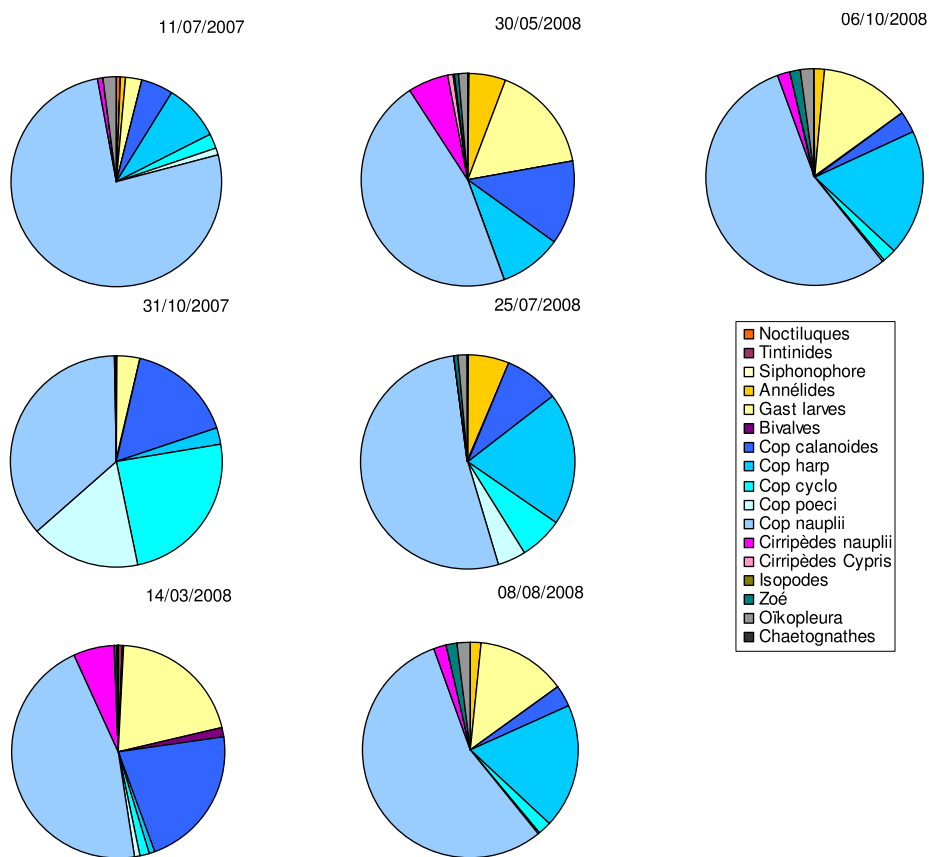


Figure D : Composition zooplanctonique des masses d'eaux aux dates de plus fortes abondances (Cop = copépodes).

Annexe 1-E : Tableaux espèces x abondances par date des taxa zooplanctoniques évalués dans le cadre du suivi saisonnier (en nombre d'individus par mètre cube)

Référence échantillon	11/07/2007	23/07/2007	06/08/2007	23/08/2007	03/09/2007	04/10/2007	17/10/2007	31/10/2007	15/11/2007	03/12/2007	17/12/2007
Noctiluques	842	0	2404	14443	1077	43	0	0	162	0	0
Foraminifères	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tintinnides	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cnidaires	0	97	164	0	0	43	0	0	0	0	0
Siphonophores	0	0	0	0	308	0	0	0	81	0	0
Annélides	737	1748	164	729	923	0	235	238	243	1760	50
Bryozoaires	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Œufs de gastéropodes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Larves de gastéropodes	3263	777	164	2871	1385	1647	5529	2619	2270	1440	248
Bivalves	0	291	0	0	308	0	0	0	0	0	0
Podon	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Penilia	0	0	1148	43	0	0	0	0	0	0	0
Cop ¹⁸ . calanoïdes	6421	2233	1639	814	6154	2904	7294	13333	6568	12800	5008
Cop. harpacticoïdes	10632	14078	4809	6814	9692	2601	2000	1905	973	4000	744
Cop. cyclopoïdes	2842	3010	3880	1200	12769	2774	10118	19524	4541	8480	2281
Cop. poecilostomatoïdes	1263	97	874	129	2154	390	4235	13333	4297	8800	1934
Nauplii de copépodes	95895	50194	30273	4457	18308	347	18941	29286	20108	17760	7140
Nauplii de cirripèdes	842	485	437	1800	308	2471	235	238	324	2560	198
Cypris de cirripèdes	0	0	0	43	0	1257	0	0	0	0	0
Amphipodes	0	0	0	0	0	0	0	0	81	0	0
Isopodes	105	194	0	86	0	0	0	0	0	0	0
Mysidacés	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Zoé	0	97	109	214	308	0	0	0	0	0	0
Echinodermes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oikopleura</i>	2421	1359	2896	1886	1385	607	471	0	81	0	0
Chaetognathes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Référence échantillon	14/01/2008	30/01/2008	14/02/2008	03/03/2008	14/03/2008	28/03/2008	14/04/2008	30/04/2008	14/05/2008	30/05/2008	11/06/2008	27/06/2008
Noctiluques	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Foraminifères	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tintinides	0	0	46	282	244	7	141	2166	136	504	0	0
Cnidaires	0	0	0	0	0	0	0	0	68	0	20	0
Siphonophores	0	11	0	0	0	7	0	0	203	0	40	0
Annélides	27	100	595	42	98	13	789	6736	11729	8235	283	526
Bryozoaires	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Œufs de gastéropodes	189	50	275	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Larves de gastéropodes	54	544	3756	15393	8098	3990	6254	9555	25763	24538	768	6749
Bivalves	0	33	92	113	585	160	197	593	136	0	61	263
Podon	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	20	0
Penilia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cop ¹⁹ . calanicoïdes	4838	761	7695	2046	8537	678	1887	3887	2576	19160	869	6135
Cop. harpacticoïdes	243	106	412	240	390	286	3380	1602	10169	14286	3113	10956
Cop. cyclopoïdes	189	233	1099	536	488	266	394	415	746	168	40	351
Cop. poecilostomatoides	135	11	46	0	390	100	0	30	68	0	20	88
Nauplii de copepodes	324	1694	14977	3654	18000	2746	8197	19139	49017	69748	6772	27610
Nauplii de cirripèdes	27	761	1145	931	2537	1011	2254	2344	3525	9076	121	0
Cypris de cirripèdes	0	0	0	14	0	13	85	148	203	1345	0	88
Amphipodes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Isopodes	0	17	0	0	0	7	0	30	0	336	20	88
Mysidacés	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Zoé	0	56	550	353	49	186	56	59	2169	840	40	1578
Echinodermes	0	0	0	0	0	0	28	0	0	0	0	0
Oikopleura	622	72	687	226	146	13	1042	1958	3661	2017	1334	263
Chaetognathes	0	0	0	0	0	0	0	0	68	0	0	0

Référence échantillon	11/07/2008	25/07/2008	08/08/2008	22/08/2008	05/09/2008	17/09/2008	06/10/2008	20/10/2008	05/11/2008
Noctiluques	0	440	0	0	0	0	0	146	0
Foraminifères	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tintinides	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cnidaires	0	0	0	127	0	0	0	0	0
Siphonophores	0	440	0	0	0	0	0	146	0
Annélides	1111	14080	2184	1210	482	0	280	292	0
Bryozoaires	0	0	0	0	0	0	0	0	36
Œufs de gastéropodes	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Larves de gastéropodes	7037	0	16851	12866	7711	28417	30841	7737	4337
Bivalves	0	0	156	828	241	232	561	1022	179
Podon	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Penilia	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cop ²⁰ , calanoïdes	3951	19360	4213	3248	4096	2934	2150	4234	2366
Cop. harpacticoides	19012	46640	23716	6306	18313	6564	8972	8759	1470
Cop. cyclopoïdes	1728	14960	2496	3057	23614	6486	6075	8613	2509
Cop. poecilostomatoides	0	9680	624	127	2169	927	1495	8175	824
Nauplii de copépodes	45432	122760	70681	20510	18072	15598	22804	28175	6344
Nauplii de cirripèdes	123	440	2340	510	482	695	748	876	323
Cypris de cirripèdes	0	0	156	0	0	0	0	0	0
Amphipodes	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Isopodes	0	0	0	64	723	154	280	0	72
Mysidacés	0	0	0	0	0	0	0	0	36
Zoé	1605	1320	2184	2739	241	77	0	0	0
Echinodermes	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Oikopleura	123	3080	2184	955	0	77	561	0	143
Chaetognathes	370	0	156	510	0	232	187	146	108

Annexe 1-F : Interface du logiciel Ostreabase (JC. Duchêne, UMR EPOC)

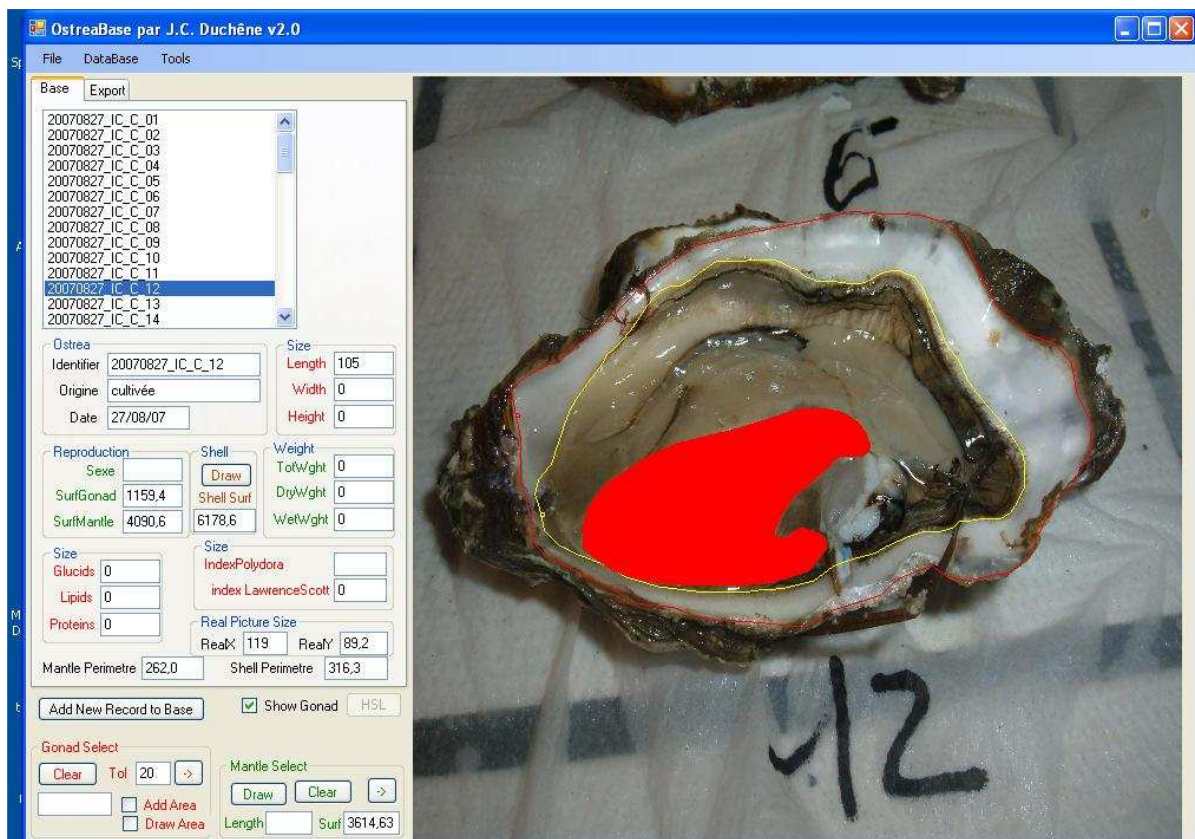


Figure F : Interface du logiciel Ostreabase

La ligne jaune détermine la surface occupée par le manteau en pixel et la ligne rouge, celle occupée par la coquille. La zone colorée en rouge est la surface de la gonade. Le logiciel permet, après le dessin des périmètres, de déterminer la surface de ces zones.

Annexe 1-G : Gammes étalons utilisées pour les analyses des lipides, glucides et protéines des huîtres

LIPIDES

Tableau G.1. : Quantité de cholestérol utilisée pour la fabrication de la gamme étalon de l'extraction lipidique selon le protocole de Barnes et Blackstock (1973) à 520 nm.

Solution stock de cholestérol (μL) QSP 1 ML	0	20	40	60	100	200	400
---	---	----	----	----	-----	-----	-----

GLUCIDES

Tableau G.2. : Description de la fabrication de la gamme étalon et sa concentration finale pour la quantification des glucides selon la méthode de Dubois *et al.* (1956) à 490 et 600 nm.

Glucose ($0,4 \text{ mg.mL}^{-1}$)	Eau milliQ (mL)	Concentration finale (mg.mL^{-1})
0	1000	0
50	1950	0,01
100	1900	0,02
200	1800	0,04
400	1600	0,08
600	1400	0,12
800	1200	0,16
1000	1000	0,2
1500	500	0,3
2000	0	0,4

PROTEINES

Tableau G.3. : Gamme étalon utilisée pour le dosage des protéines contenues dans les broyats d'huîtres selon la méthode de Lowry *et al.* (1951) à l'absorbance 750 nm.

BSA ($0,5 \text{ mg.mL}^{-1}$) (μL)	NaOH ($0,1 \text{ N}$) (μL)	Concentration (mg.mL^{-1})
0	1000	0
50	950	0,025
100	900	0,05
200	800	0,1
300	700	0,15
400	600	0,2
500	500	0,25
600	400	0,3
800	200	0,4
1000	0	0,5

ANNEXE 2

Annexe 2-A : Distribution Nord et Sud des divers paramètres particulières lors des expériences préliminaires de mars 2008

Dimensions du tunnel benthique de Mars 2008

- Polycarbonate transparent
- 10 m = 5 x 2 m
- Section verticale de 1,5 m²
- Section au sol: 2,4 m²
- Couverture au sol totale 12m²
- Volume 13,56 m³
- Fixation jupe + sac de sable
- Maintien et démarcation pignots

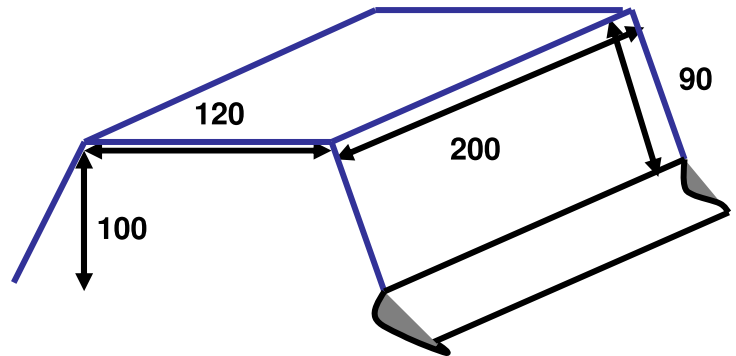


Figure A.1. : Croquis du premier tunnel expérimental d'ouverture trapézoïdale lors de la première expérience en tunnel benthique en mars 2008 (dimension en cm).

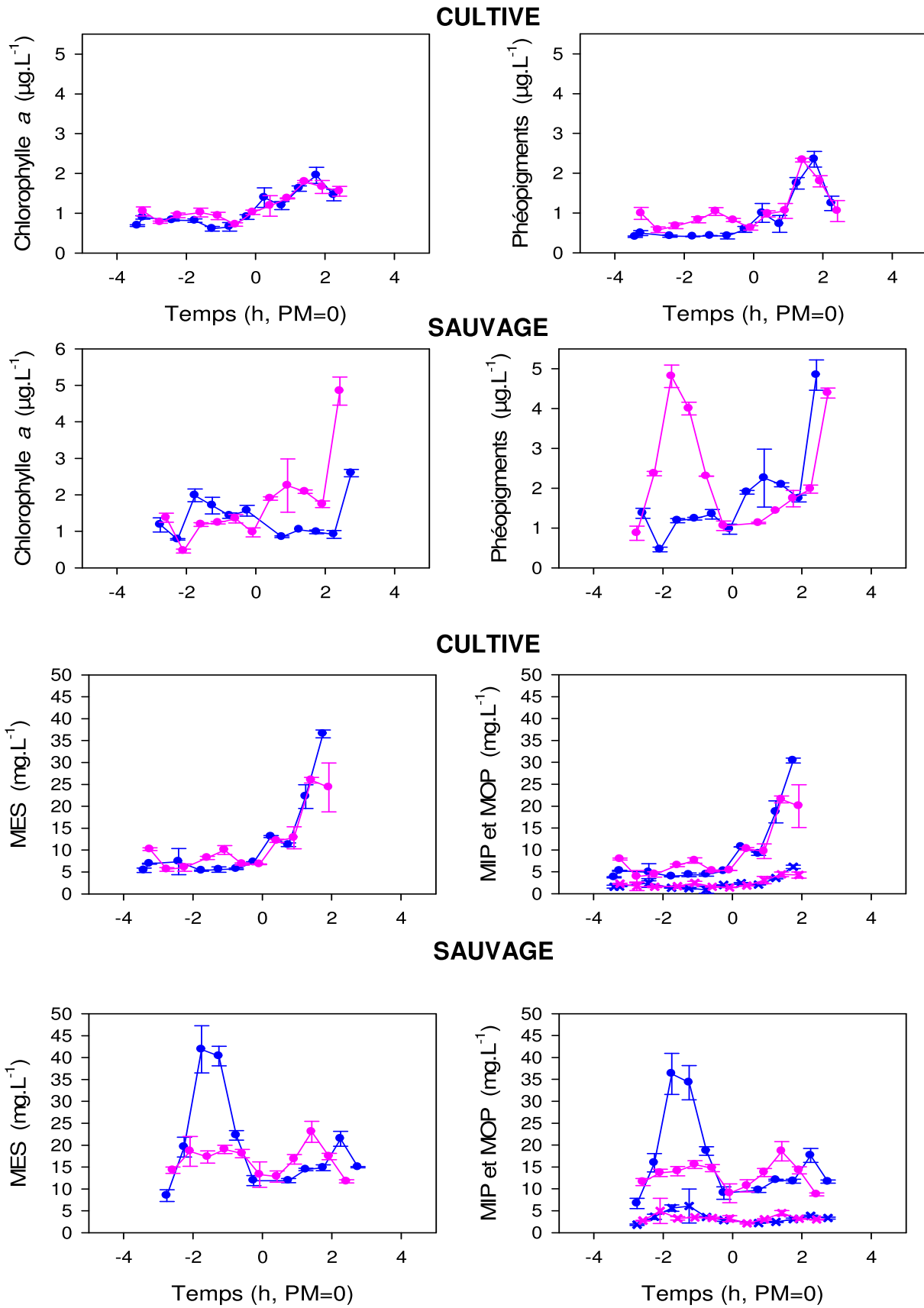
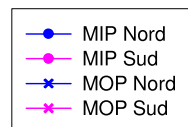


Figure A.2.: Variation au cours de la marée au Nord (bleu) et Sud (rose) de différents paramètres particuliers avec en haut les tunnels benthiques réalisés sur la station CULT et en bas sur la station SAUV (C=CULT, S=SAUV).



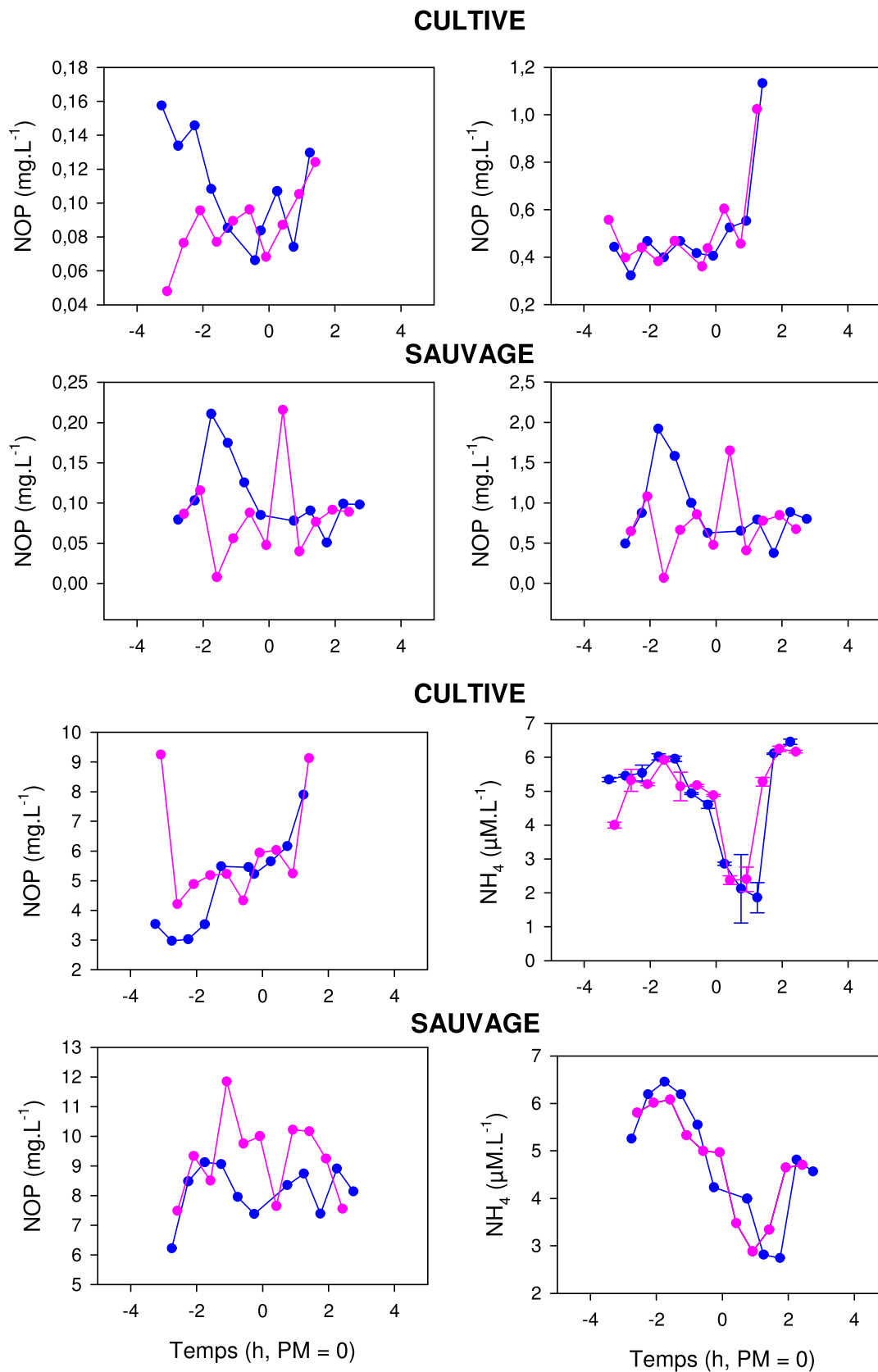


Figure A.3. : Variation au cours de la marée au Nord (bleu) et Sud (rose) de différents paramètres particuliers avec en haut les tunnels benthiques réalisés sur la station CULT et en bas sur la station SAUV (C=CULT, S=SAUV).

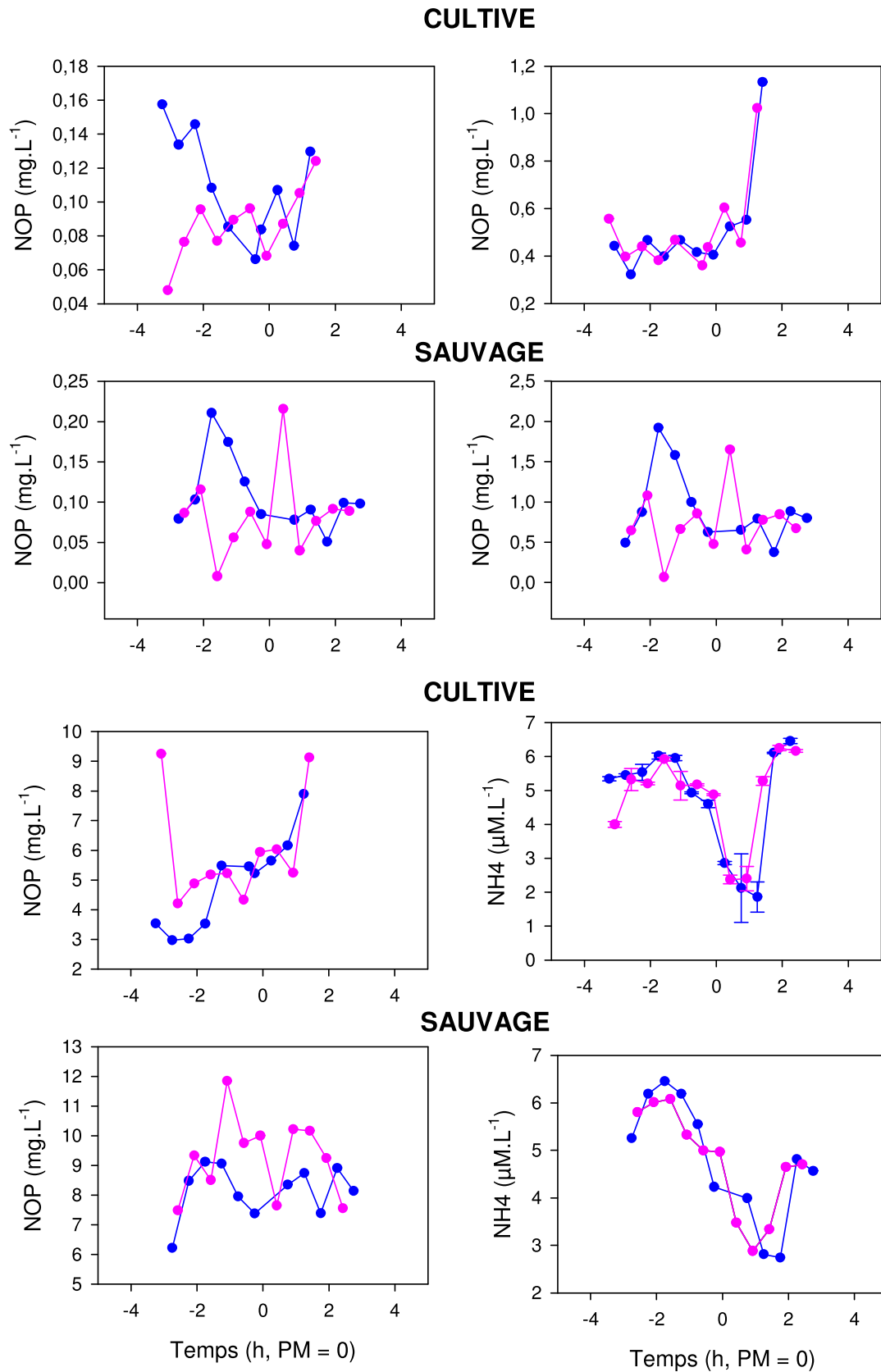


Figure A.4 : Variation au cours de la marée au Nord (bleu) et Sud (rose) de différents paramètres particuliers avec en haut les tunnels benthiques réalisés sur la station CULT et en bas sur la station SAUV. (C=CULT, S=SAUV).

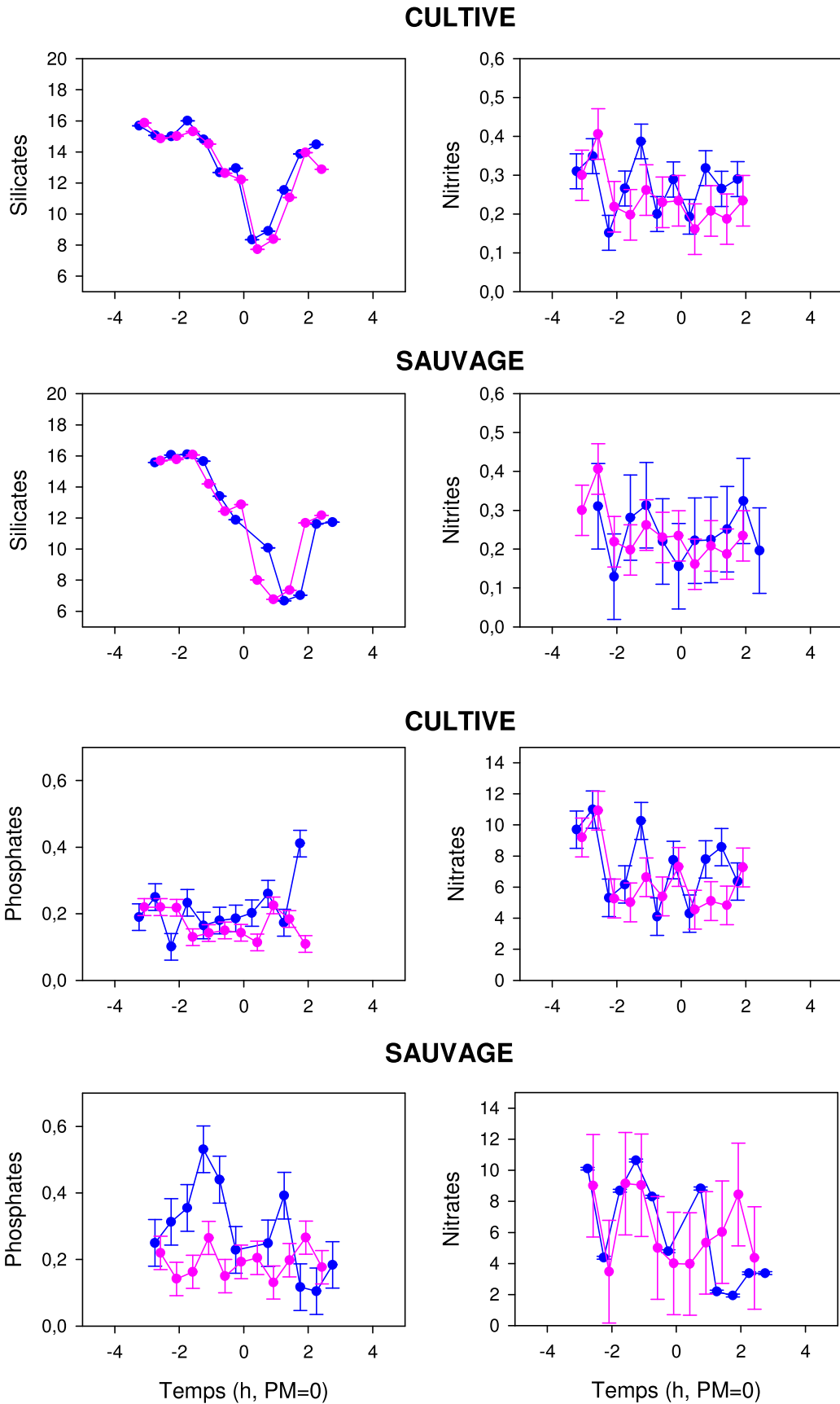


Figure A.5. : Variation au cours de la marée au Nord (bleu) et Sud (rose) de différents paramètres sels nutritifs déterminés par un Technicon Analyseur avec en haut les tunnels benthiques réalisés sur la station CULT et en bas sur la station SAUV. (C=CULT, S=SAUV).

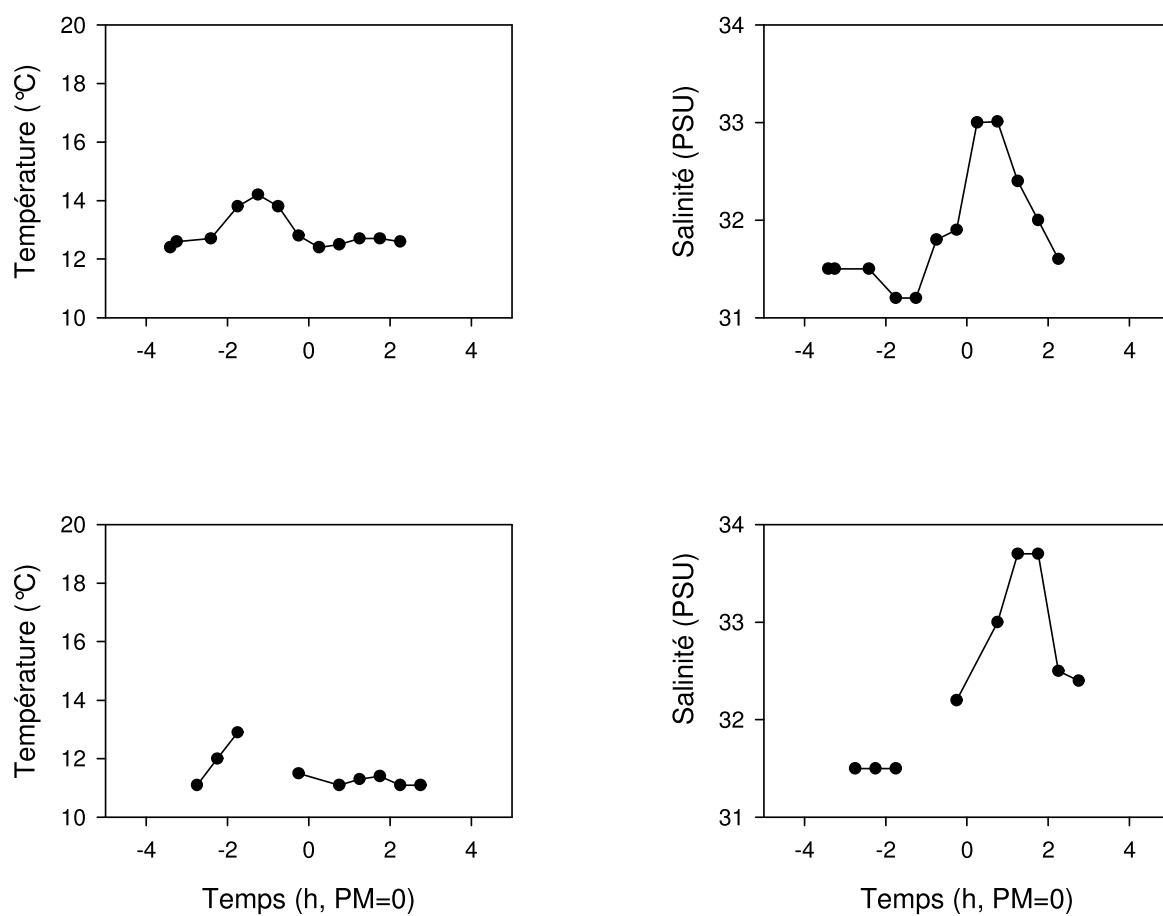


Figure A.6. : Variation au cours de la marée de la température et de la salinité avec en haut les tunnels benthiques réalisés sur la station CULT et en bas sur la station SAUV.

Annexe 2-B : Taux d'éclaircissement et flux dans les expériences en tunnel benthique

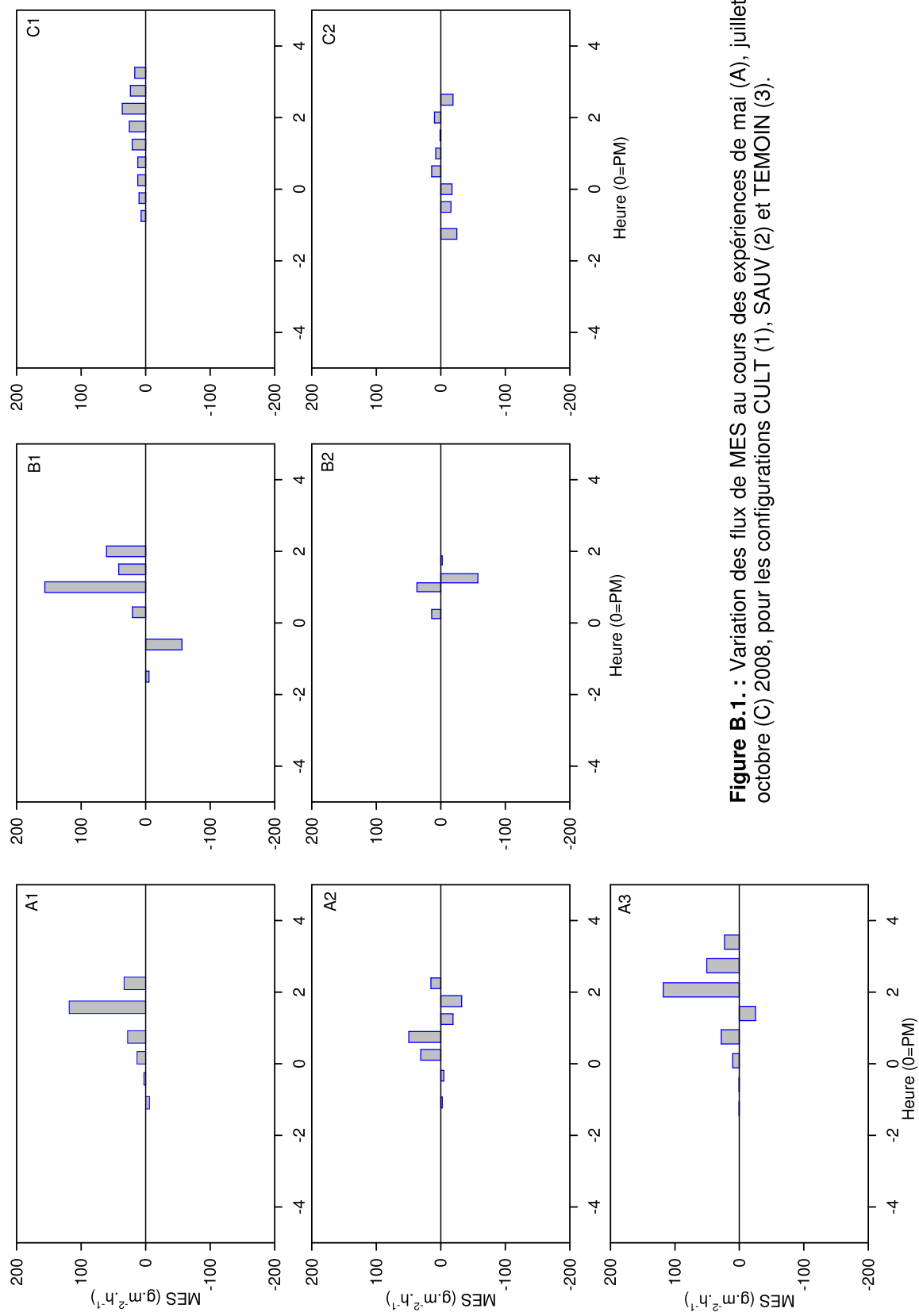


Figure B.1. : Variation des flux de MES au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3).

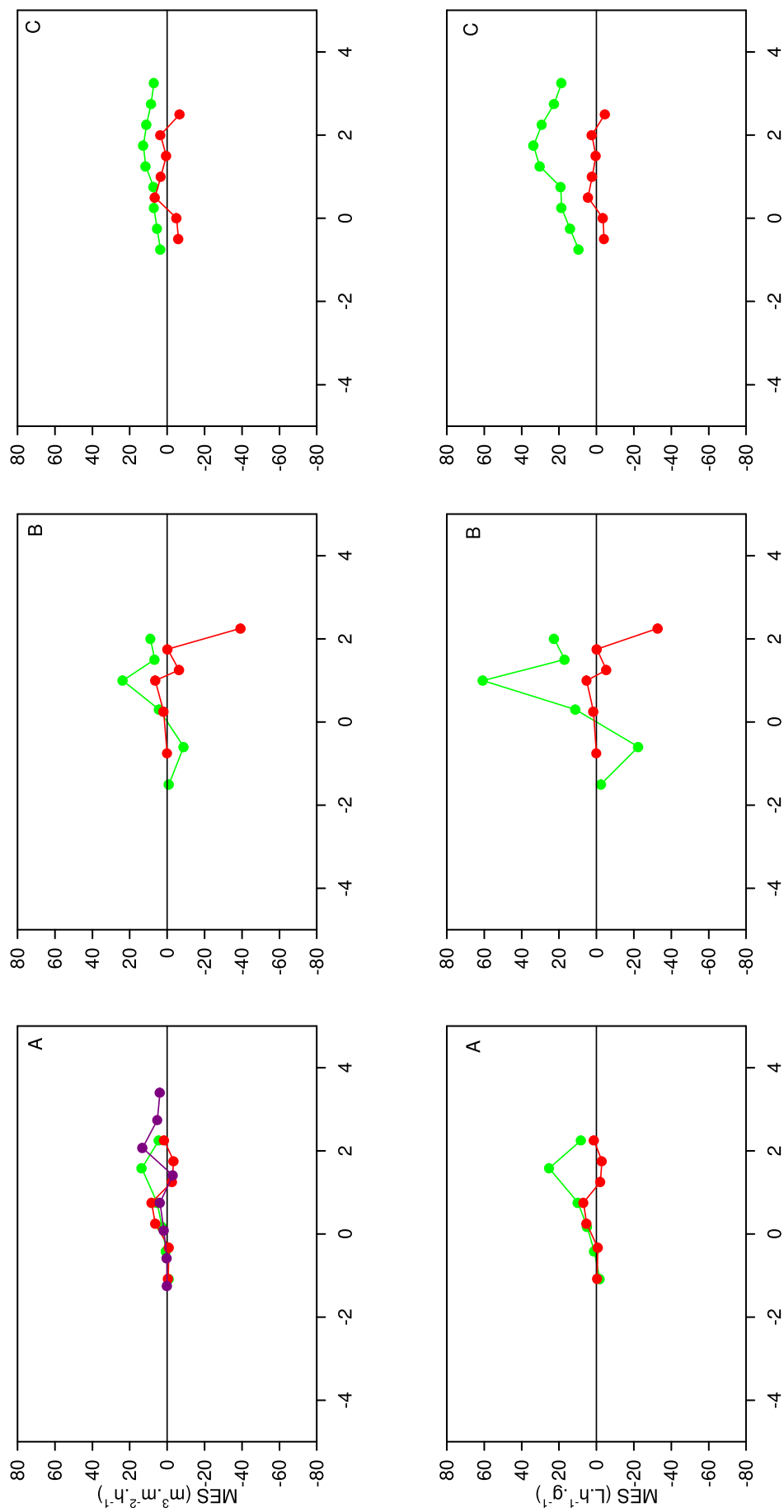


Figure B.2. : Variation des taux d'éclaircissement des MES en fonction du temps (abscisse 0 = pleine mer) par la population (CR_{ind} , en haut) et par individu (CR_{ind} , en bas) au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations SAUV (rouge), CULT (vert) et TEMOIN (violet).

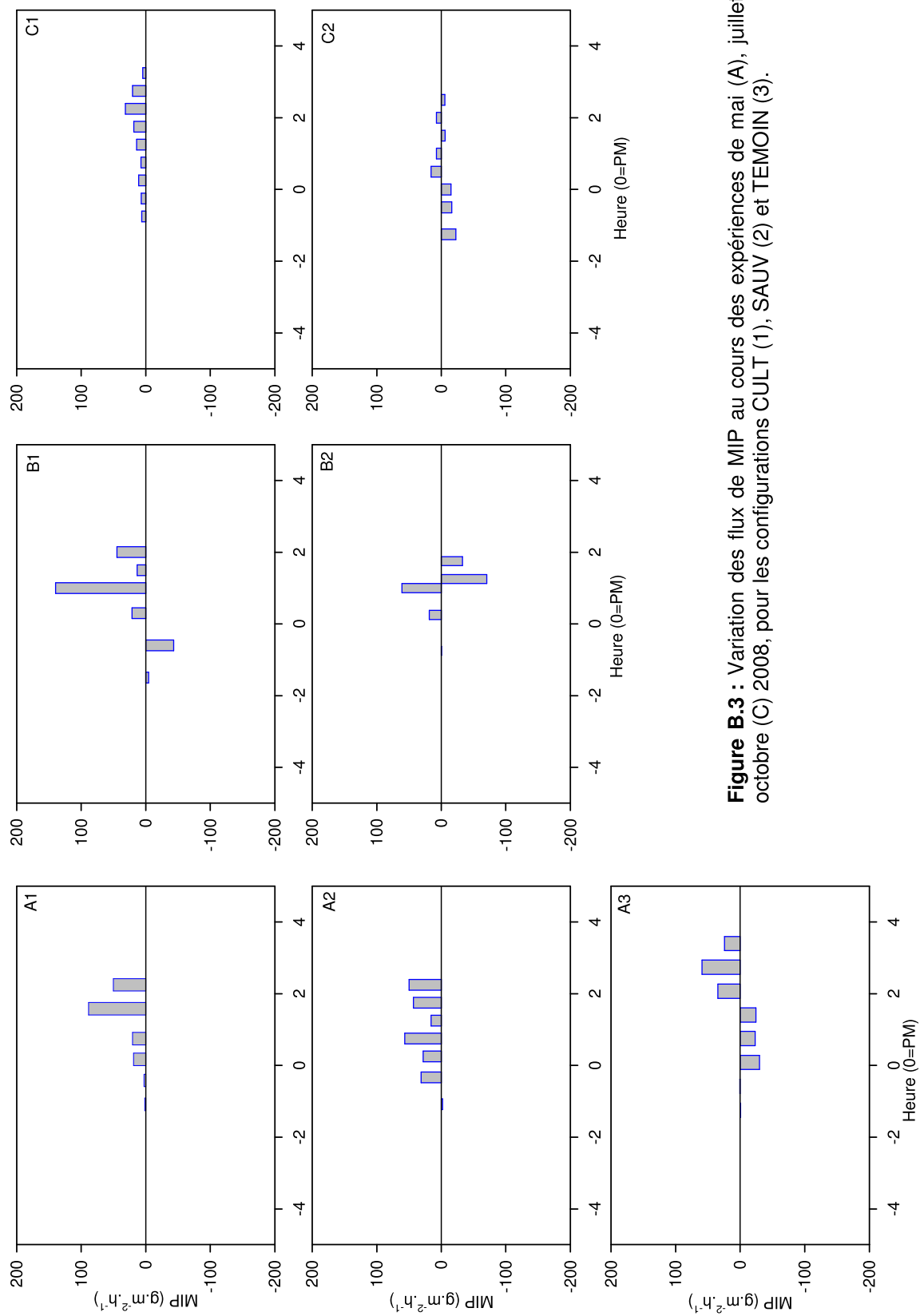


Figure B.3 : Variation des flux de MIP au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3).

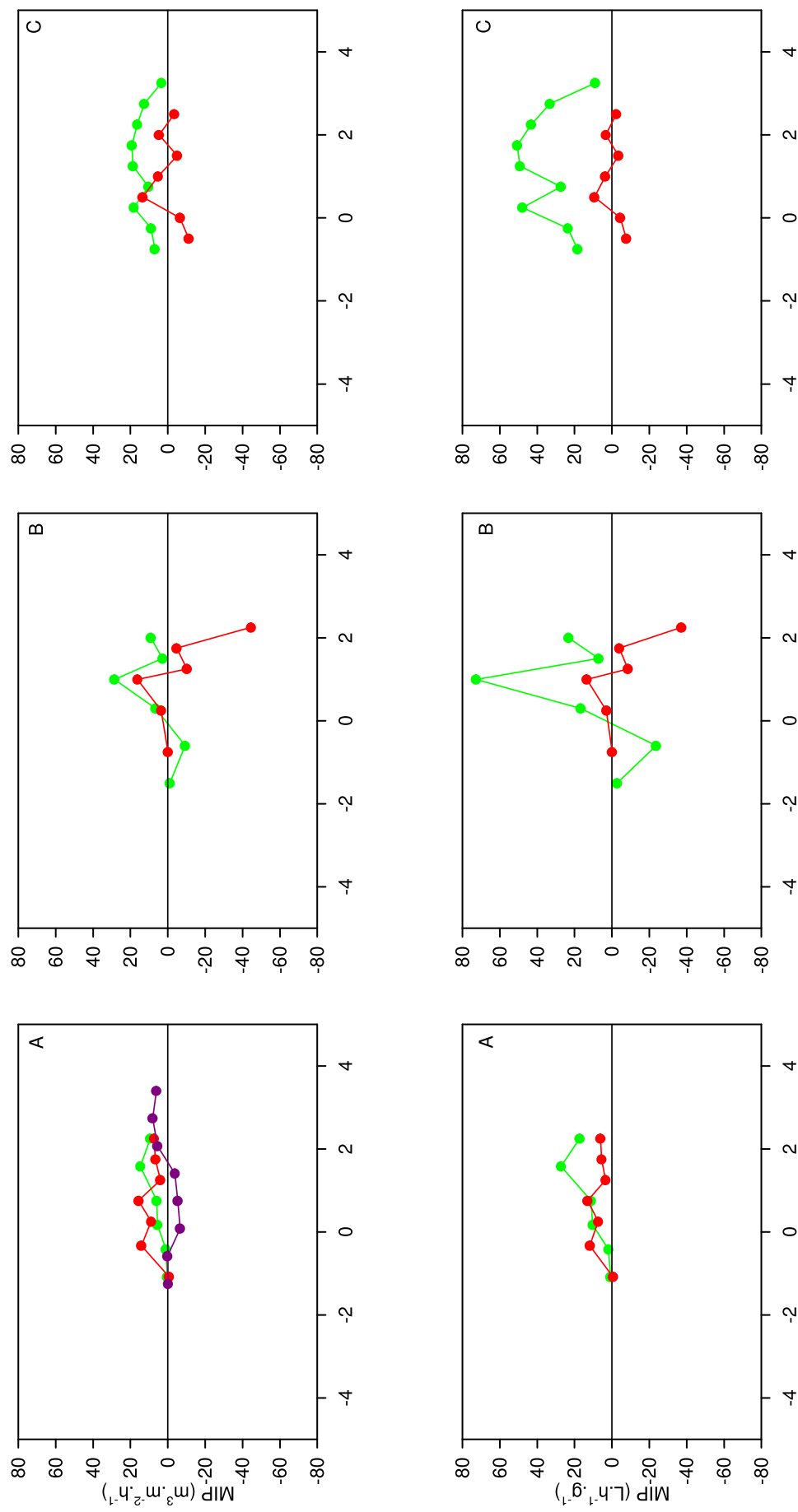


Figure B.4. : Variation des taux d'éclaircissement des MIP en fonction du temps (abscisse 0 = pleine mer) par la population (CR_{Bed}, en haut) et par individu (CR_{ind}, en bas) au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations SAUV (rouge), CULT (vert) et TEMOIN (violet).

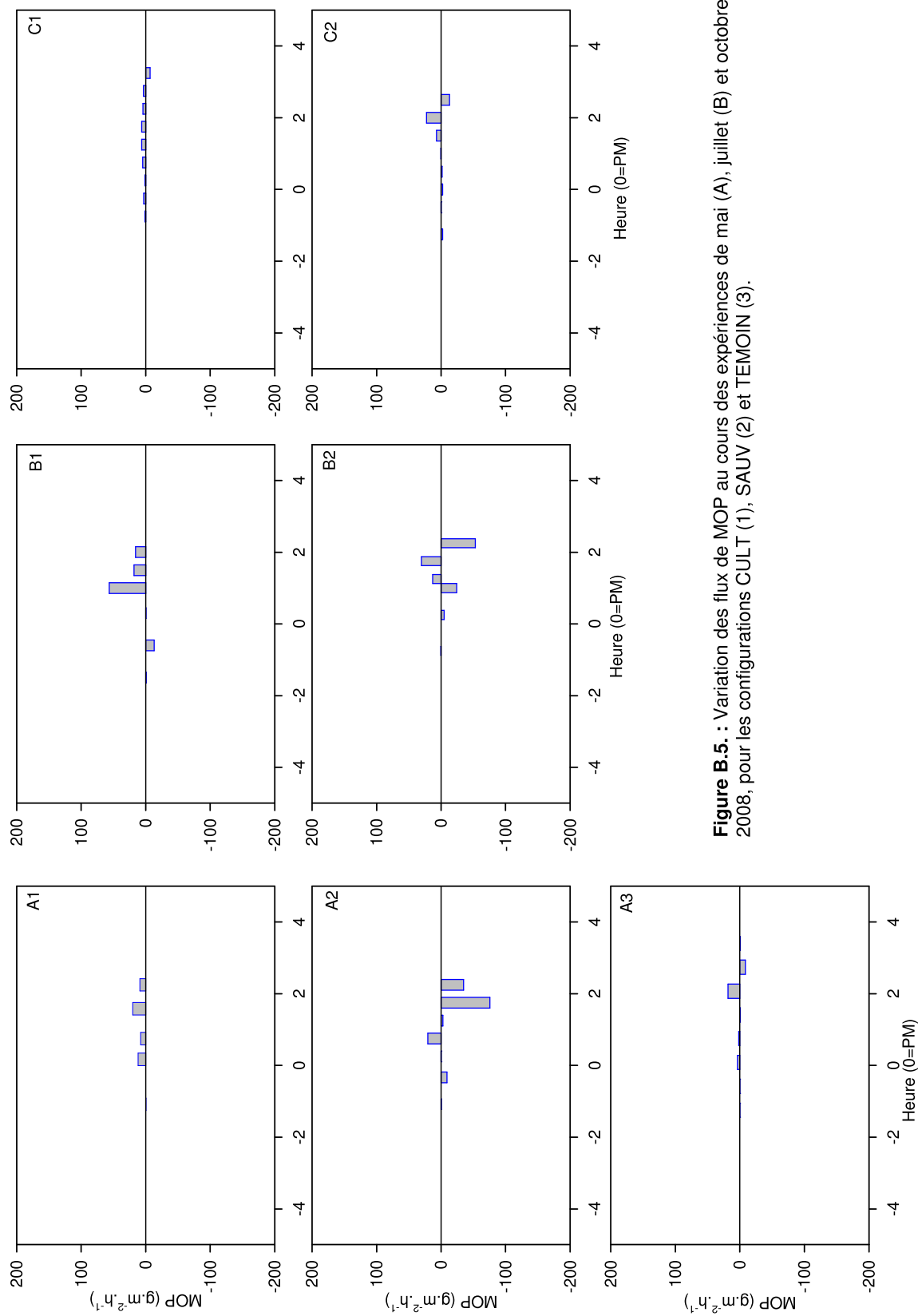


Figure B.5. : Variation des flux de MOP au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3).

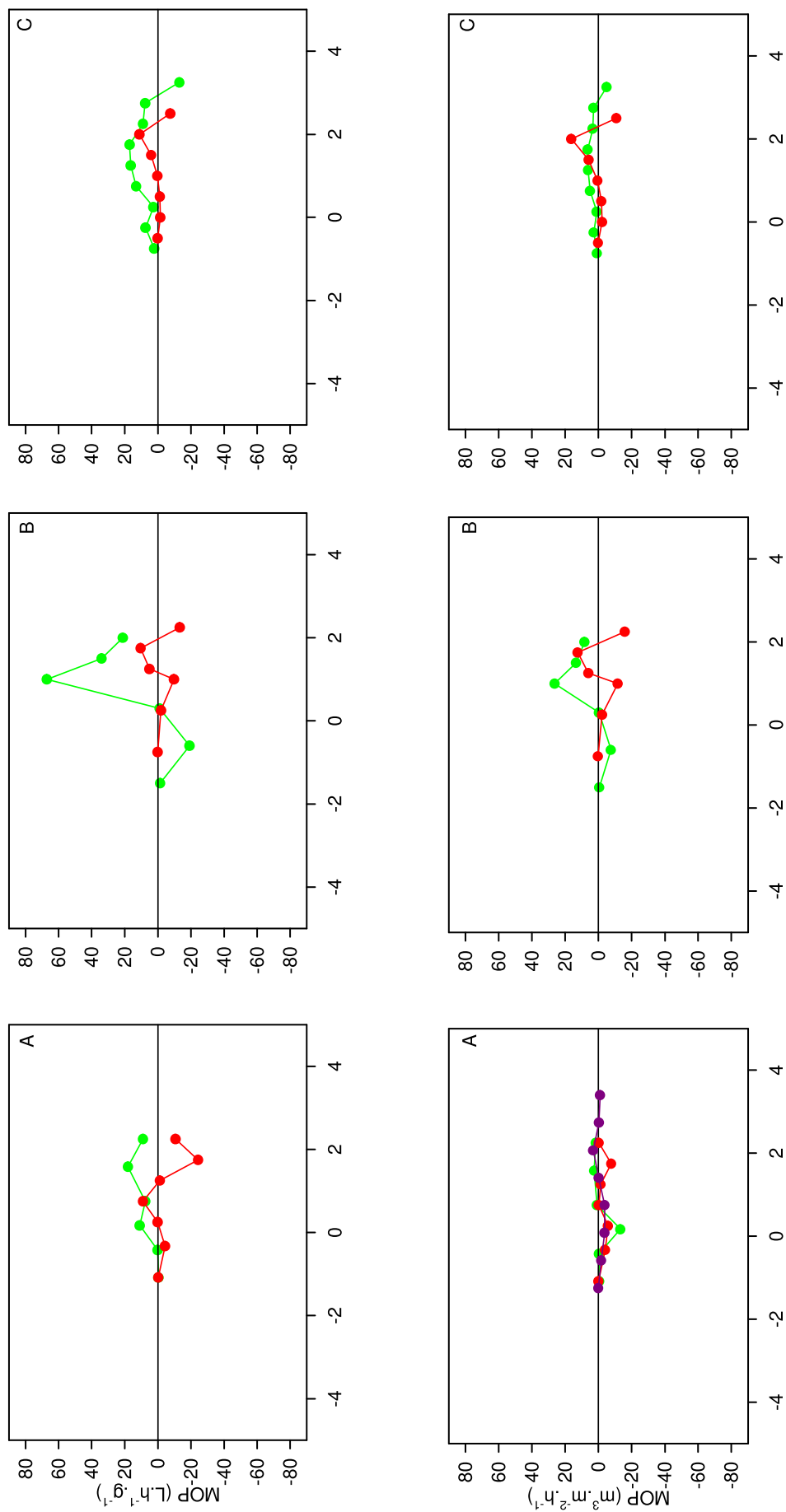


Figure B.6. : Variation des taux d'éclaircissement des MOP en fonction du temps (abscisse 0 = pleine mer) par la population (CR_{Bas}, en haut) et par individu (CR_{ind}, en bas) au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations SAUV (rouge), CULT (vert) et TEMOIN (violet).

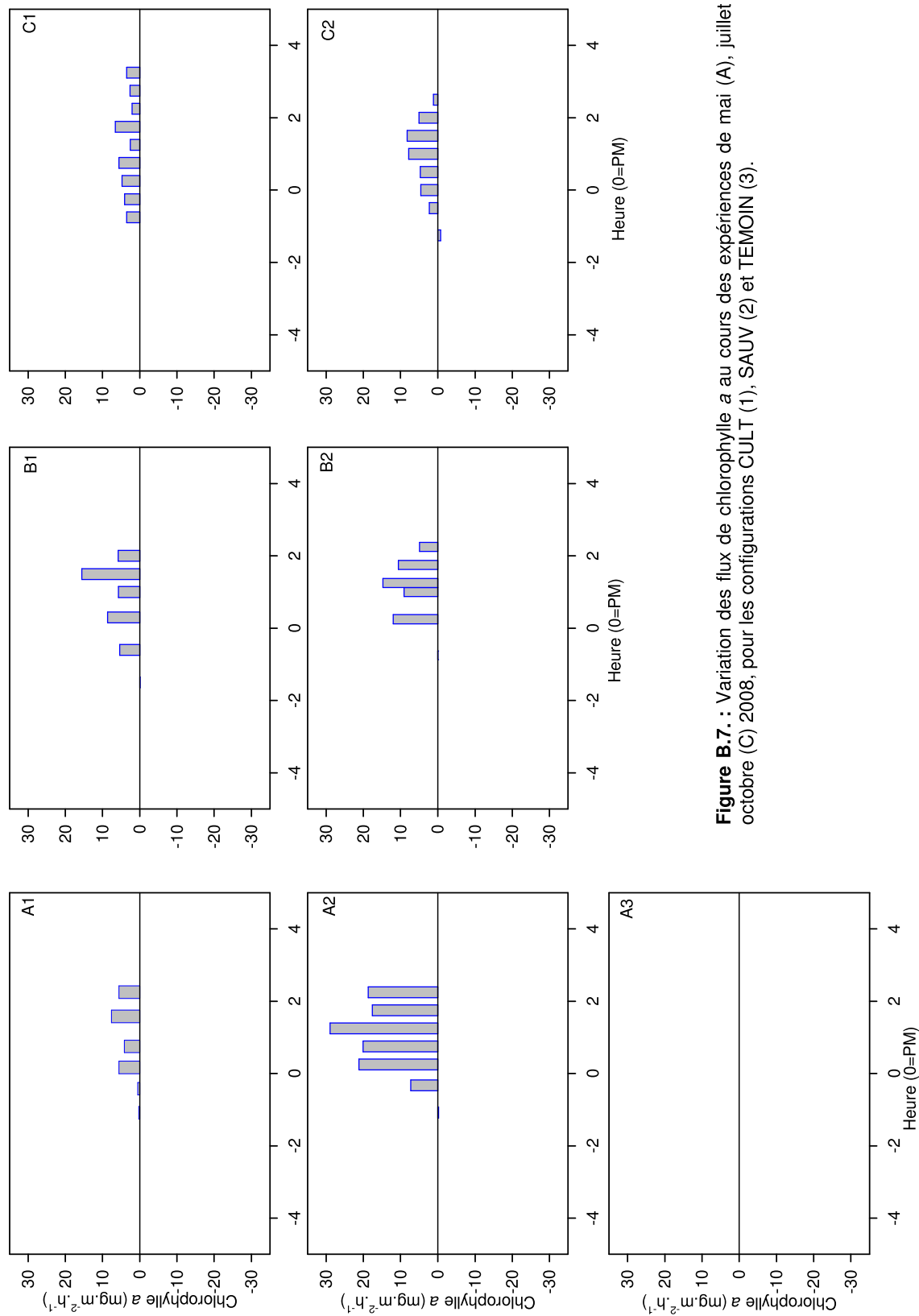


Figure B.7. : Variation des flux de chlorophylle a au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3).

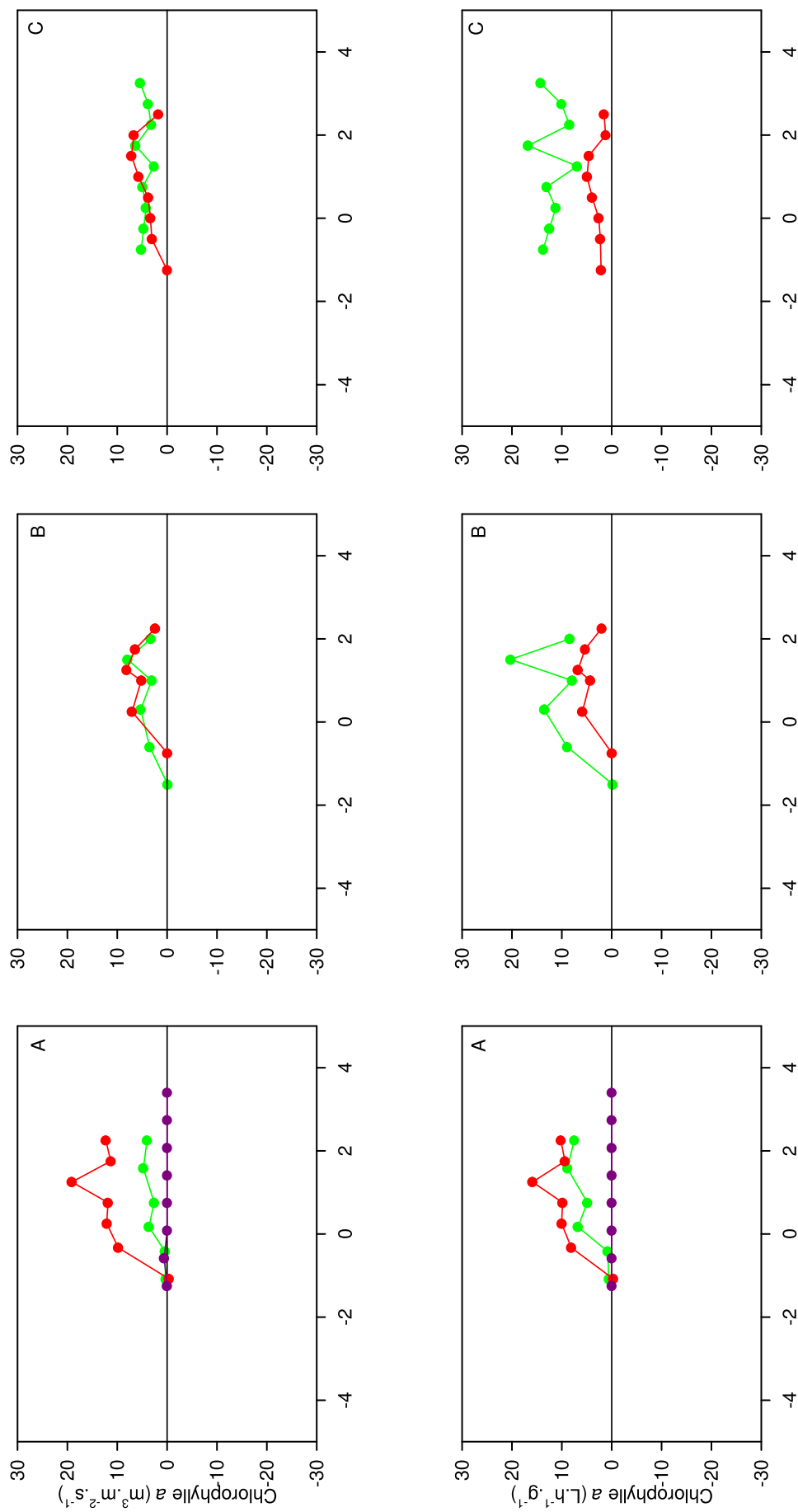


Figure B.8. : Variation des taux d'éclaircissement de la chlorophylle *a* en fonction du temps (abscisse 0 = pleine mer) par la population (CR_{Bed.}, en haut) et par individu (CR_{ind.}, en bas) au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations SAUV (rouge), CULT (vert) et TEMOIN (violet).

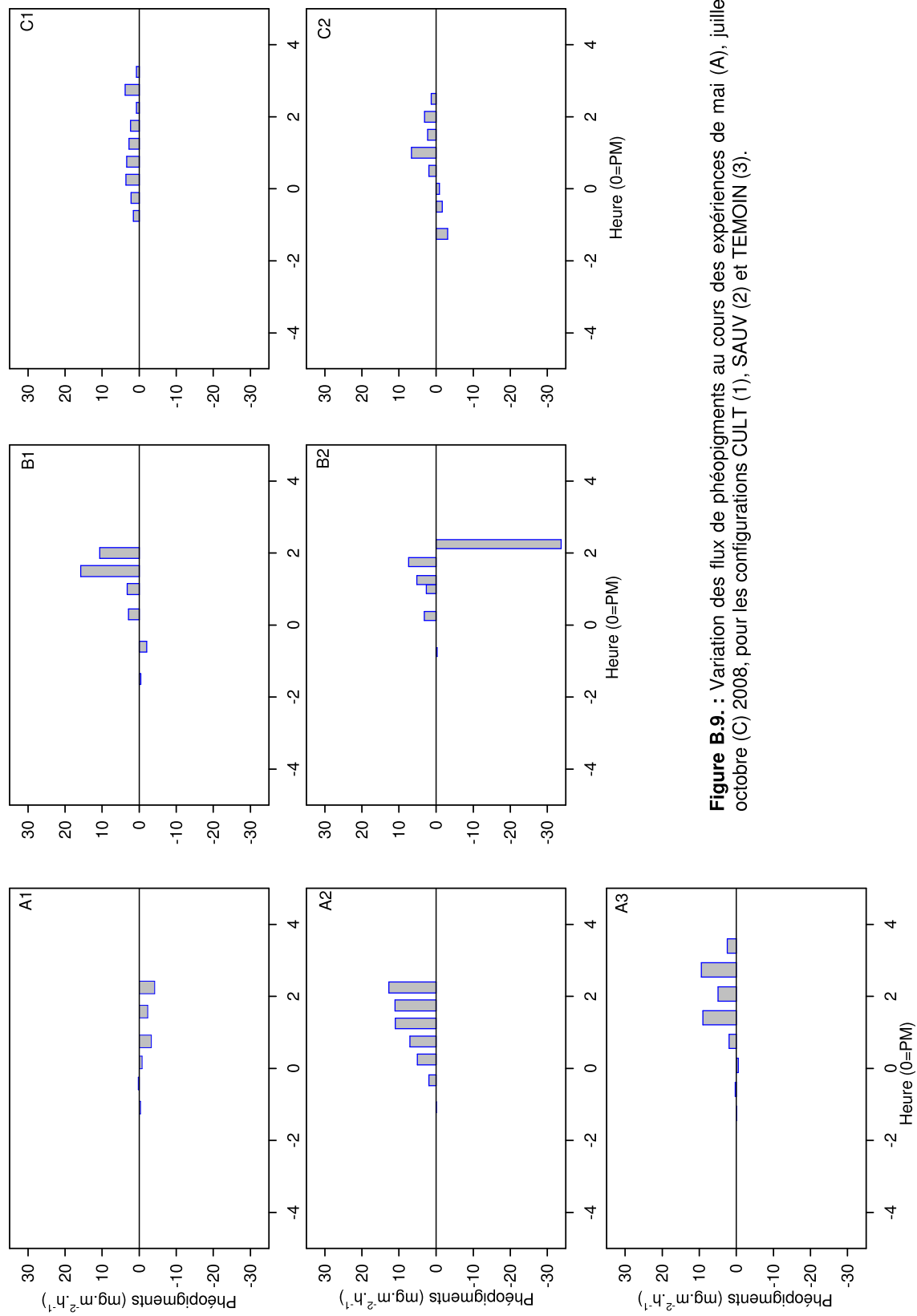


Figure B.9. : Variation des flux de phéopigments au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3).

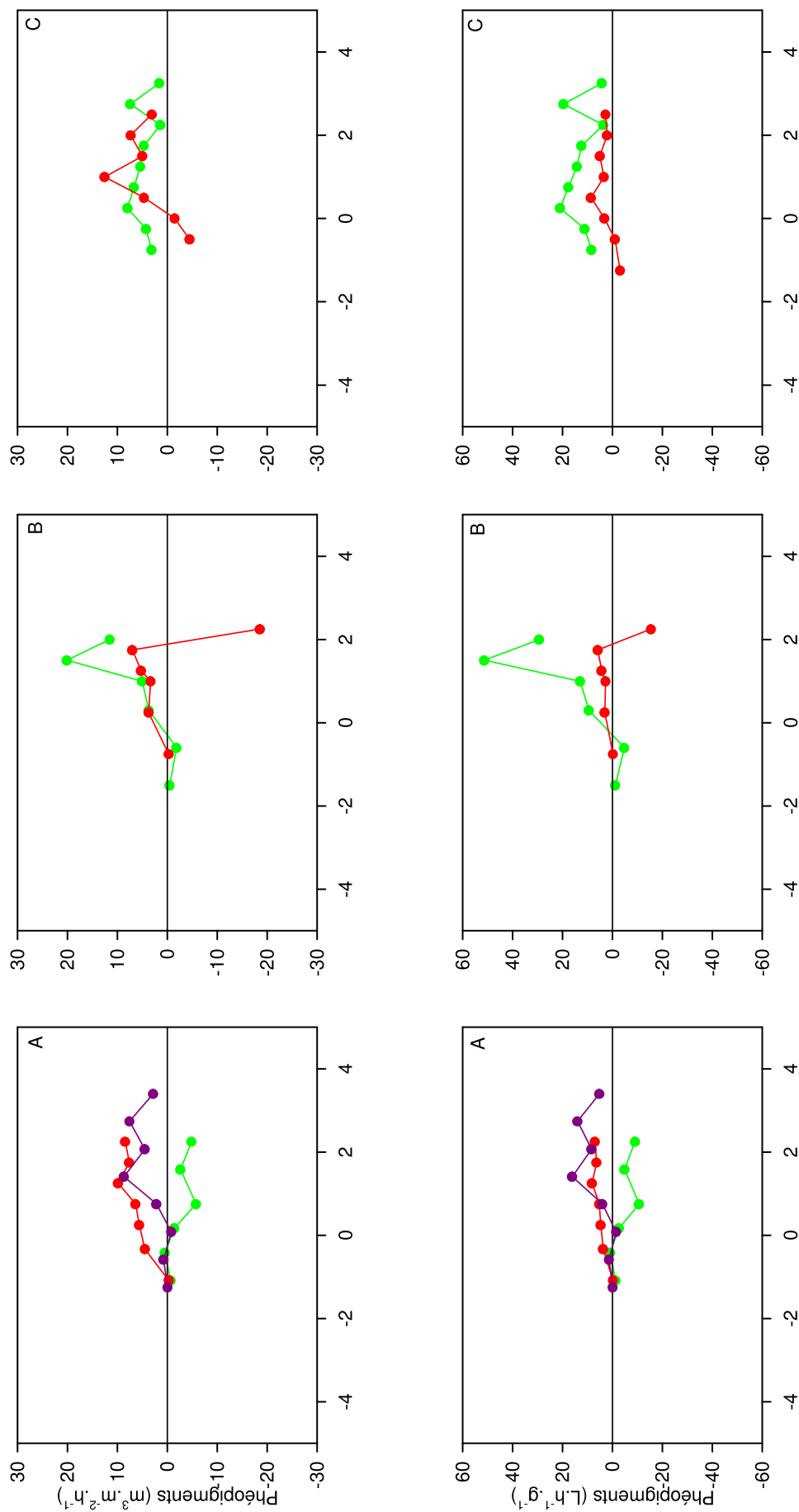


Figure B.10 : Variation des taux d'éclaircissement des phéopigments en fonction du temps (abscisse 0 = pleine mer) par la population (CR_{ind}, en haut) et par individu (CR_{ind}, en bas) au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations SAUV (rouge), CULT (vert) et TEMOIN (violet).

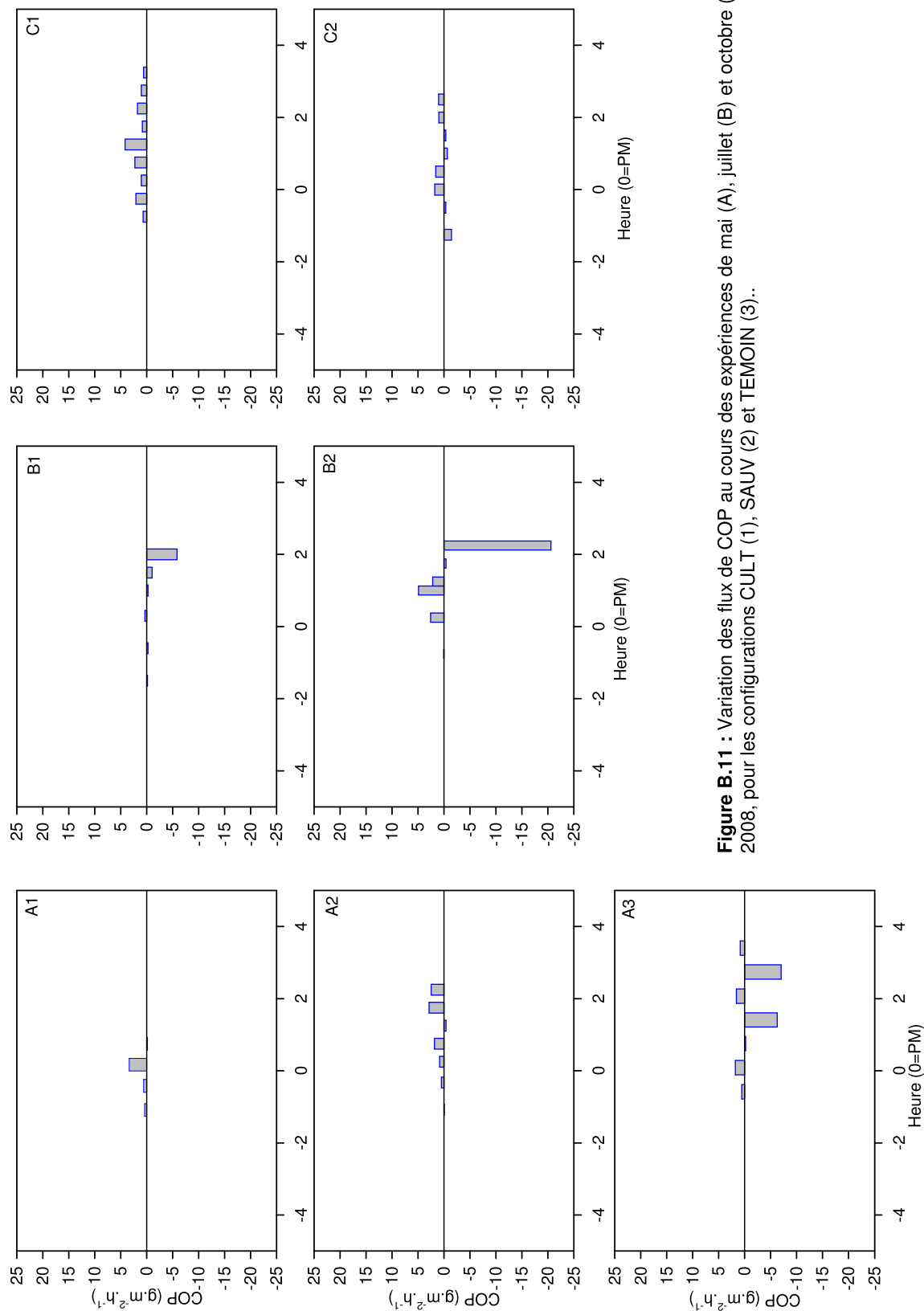


Figure B.11 : Variation des flux de COP au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3)..

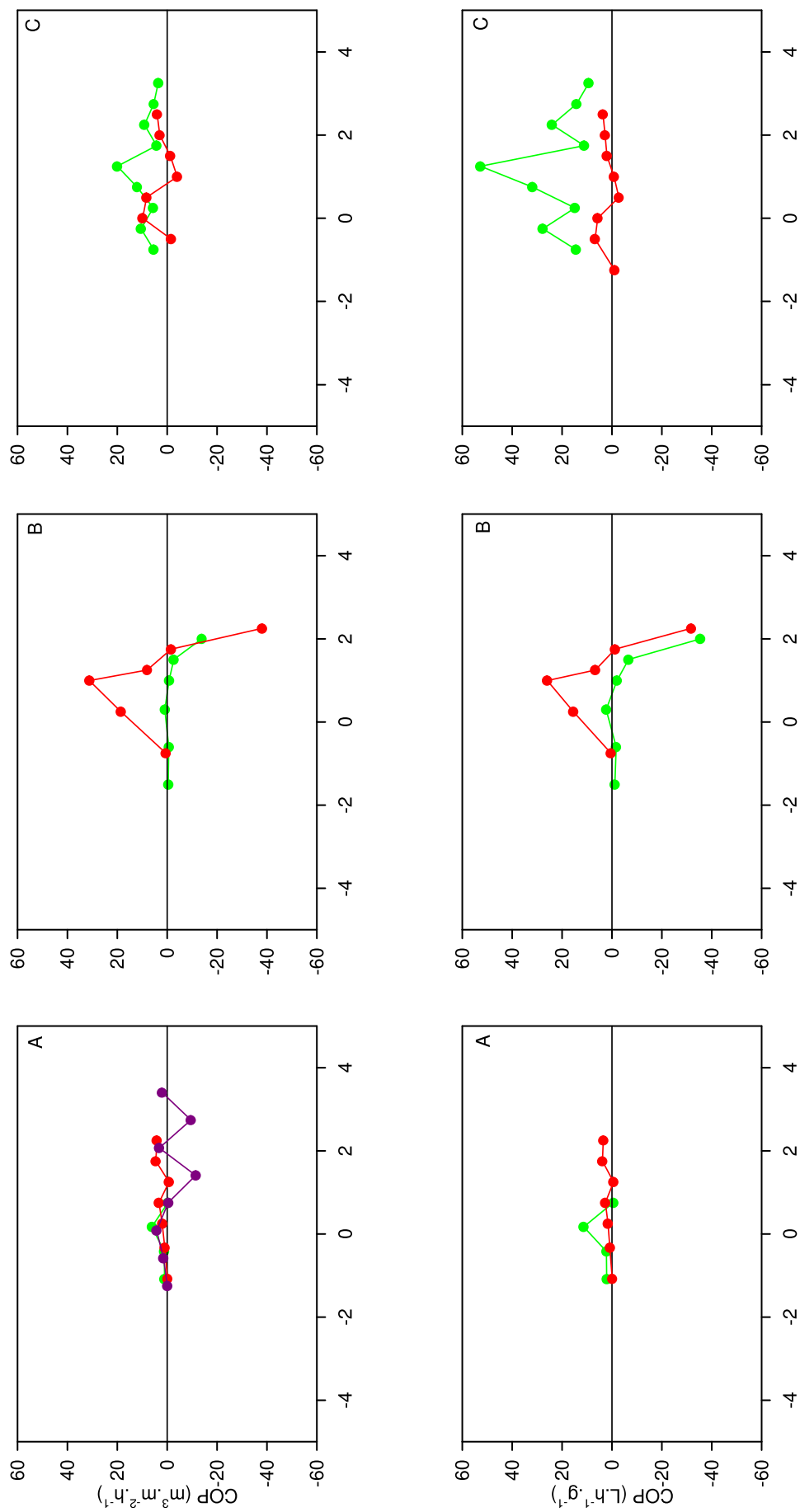


Figure B.12 : Variation des taux d'éclaircissement du COP en fonction du temps (abscisse 0 = pleine mer) par la population (CR_{Bedi}, en haut) et par individu (CR_{Indi}, en bas) au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations SAUV (rouge), CULT (vert) et TEMOIN (violet).

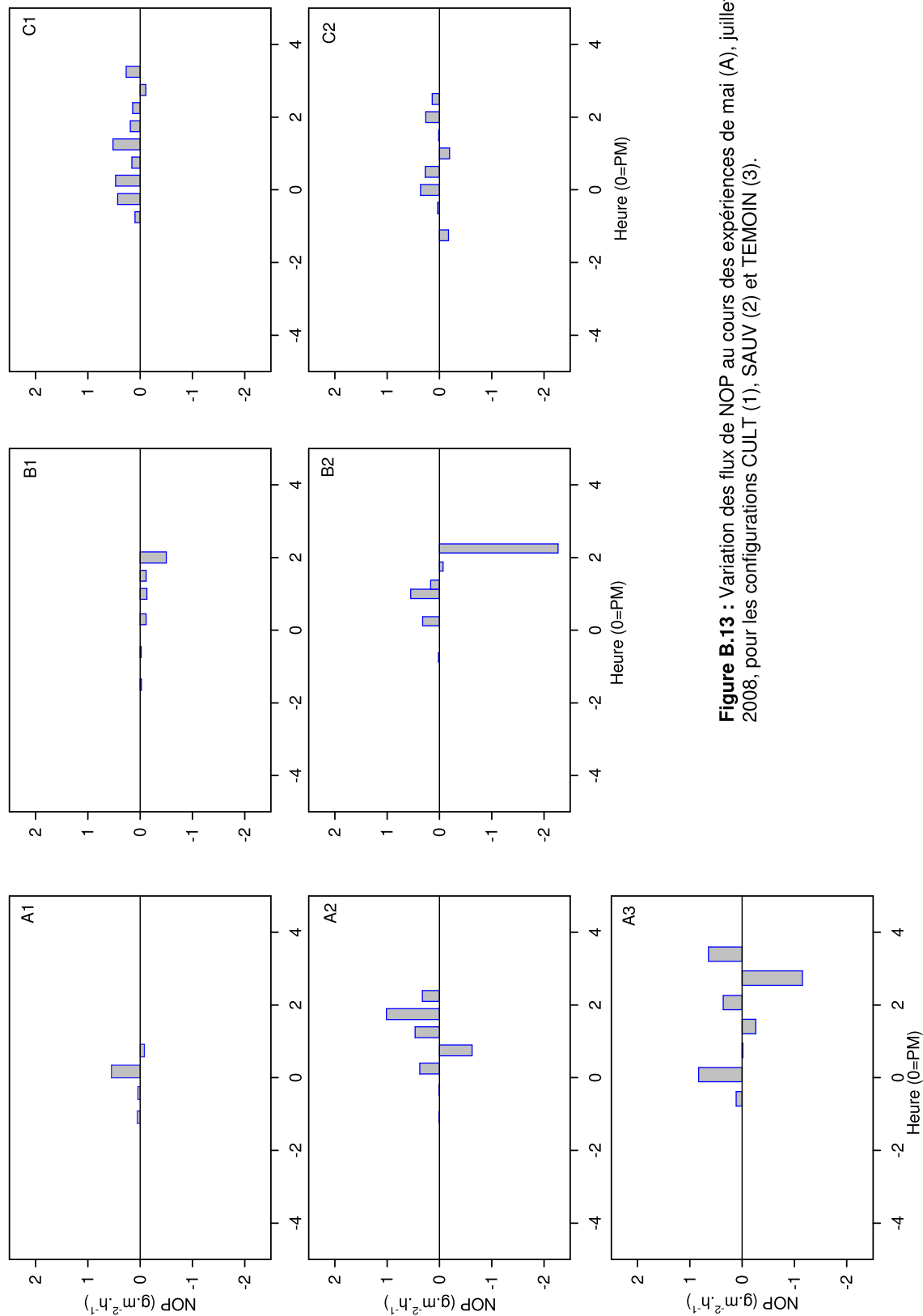


Figure B.13 : Variation des flux de NOP au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3).

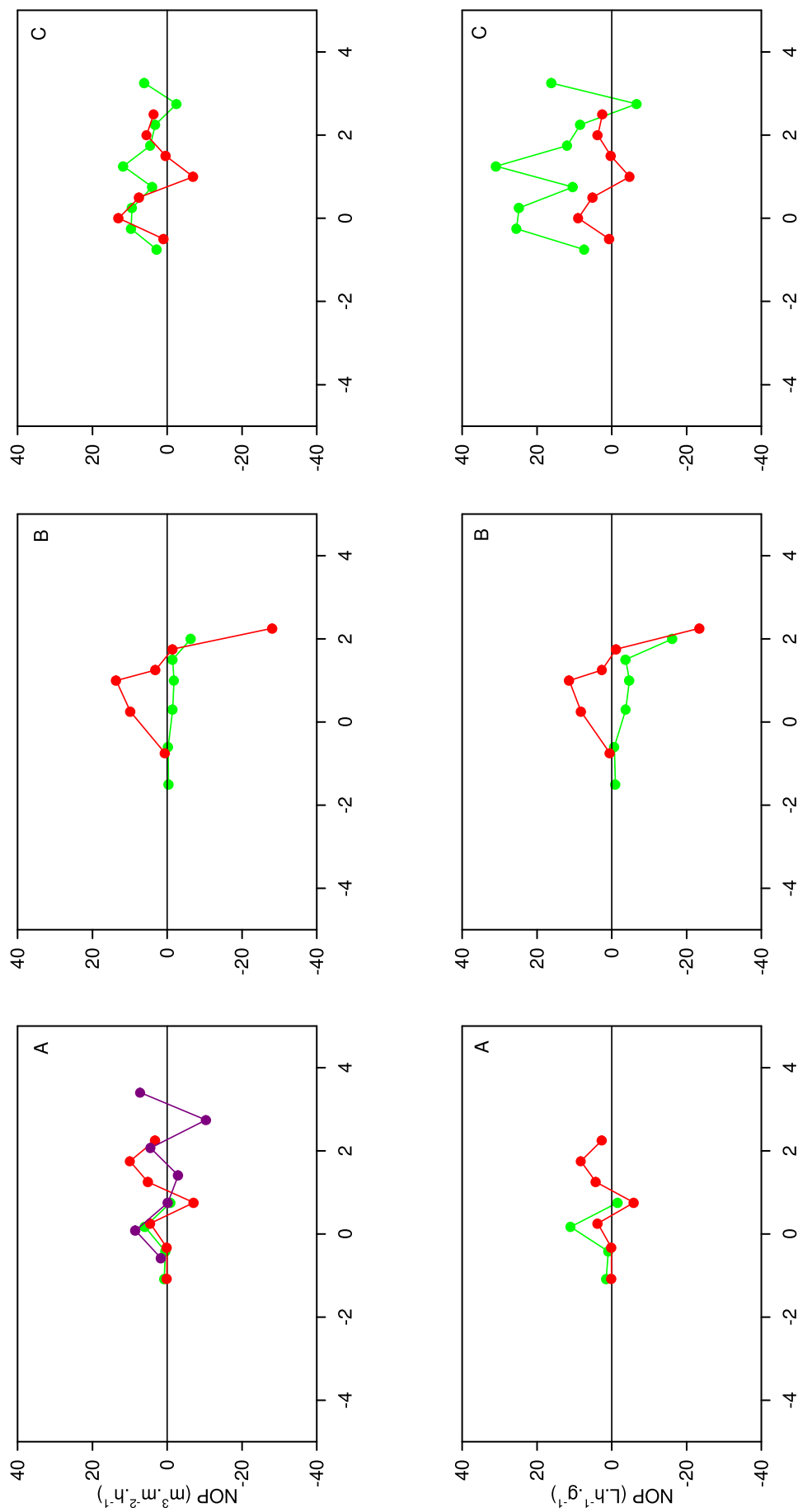


Figure B.14 : Variation des taux d'éclaircissement du NOP en fonction du temps (abscisse 0 = pleine mer) par la population (CR_{Bed.}, en haut) et par individu (CR_{ind.}, en bas) au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations SAUV (rouge), CULT (vert) et TEMOIN (violet).

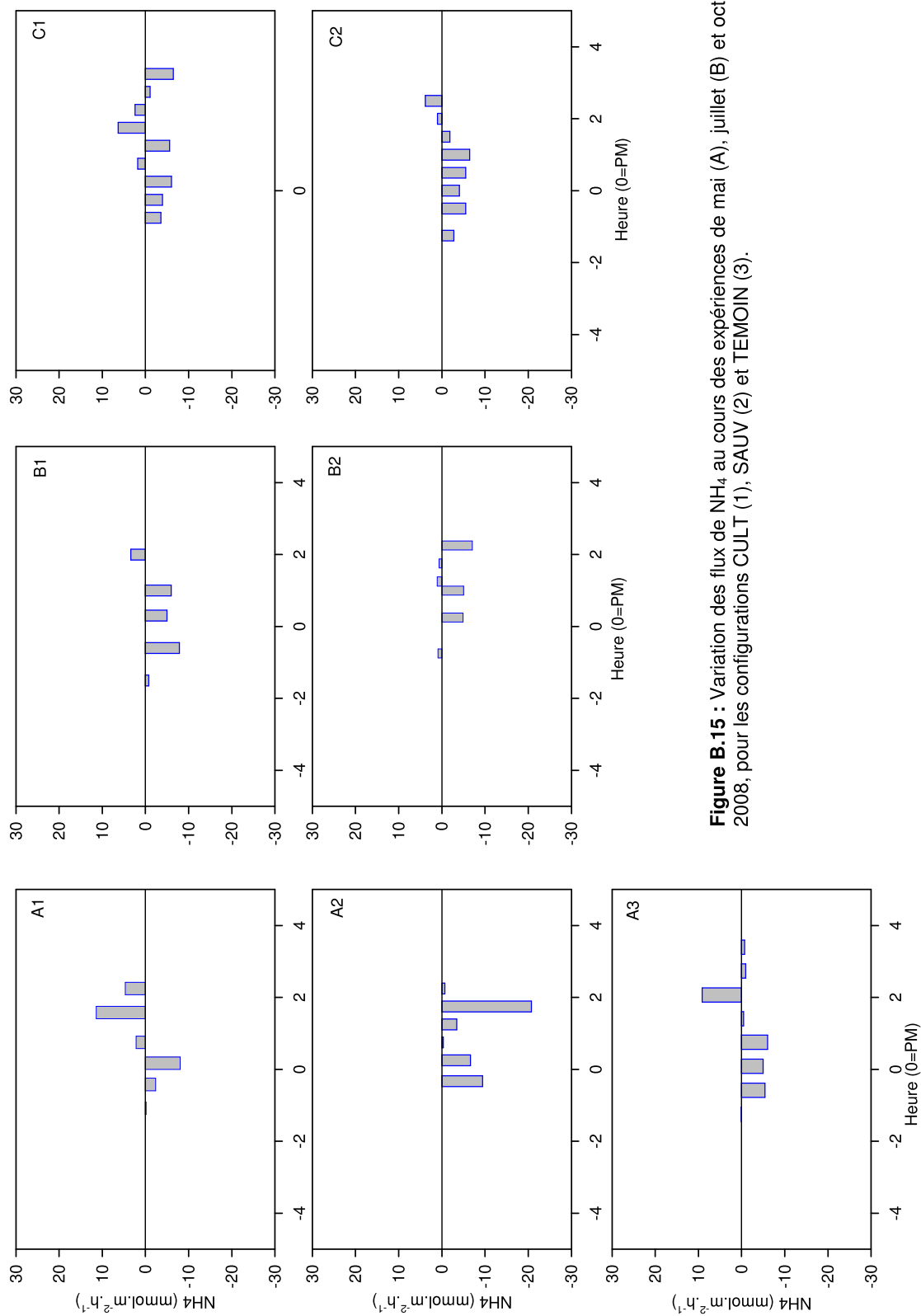


Figure B.15 : Variation des flux de NH₄ au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3).

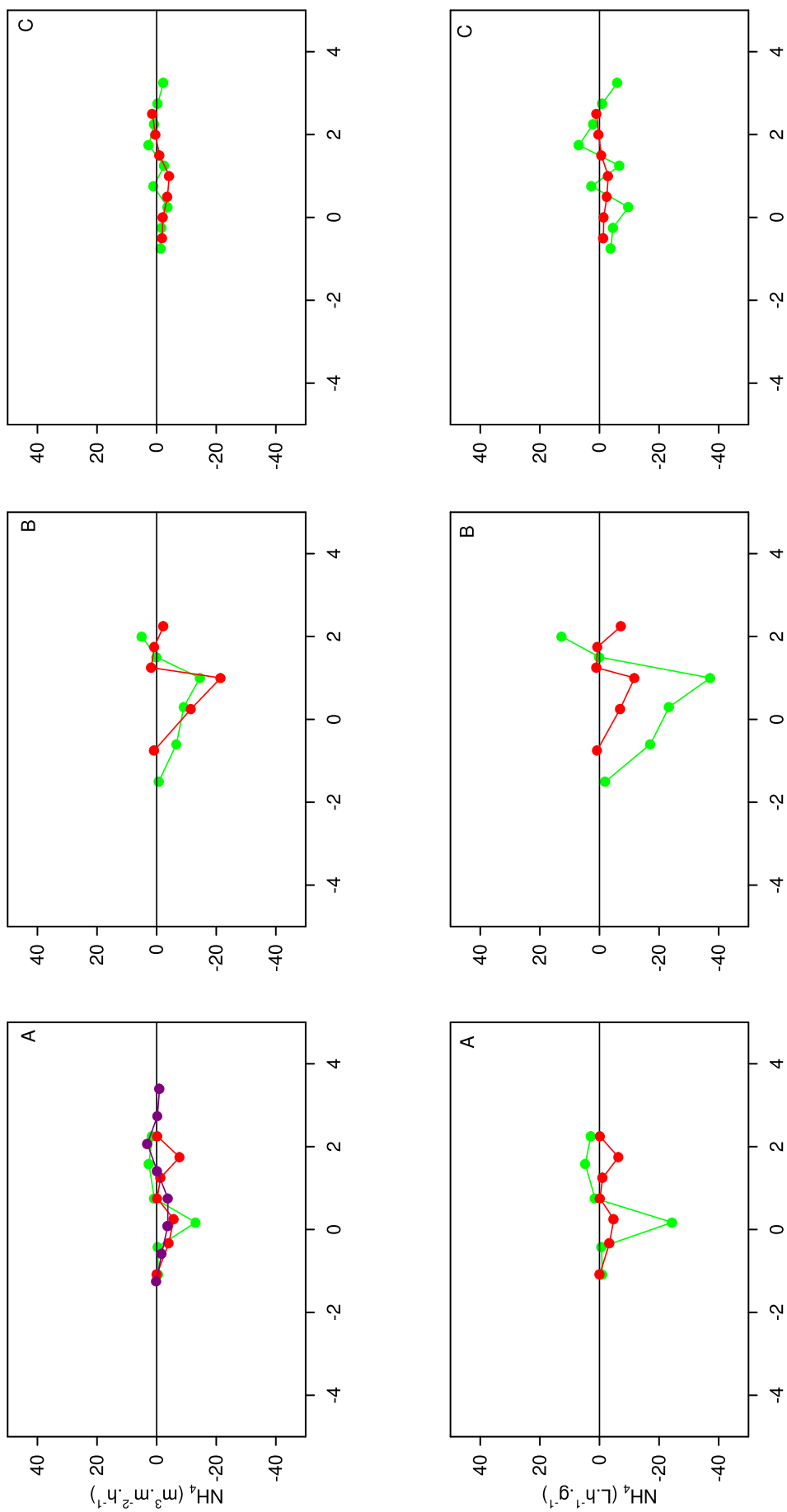


Figure B.16 : : Variation des taux d'éclaircissement des NH_4 en fonction du temps (abscisse 0 = pleine mer) par la population ($\text{CR}_{\text{Béd}}$, en haut) et par individu (CR_{ind} , en bas) au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations SAUV (rouge), CULT (vert) et TEMOIN (violet).

Tableau B.1 : Expérimentation de Mai 2008 : Description des paramètres à PM-2, PM et PM+2 dans les expériences SAUV, TEMOIN et CULT aux points Nord (N) et Sud (S) des tunnels. P.A : problème analytique.

MAI	SAUV						CULT						TEMOIN						
	PM-2		PM		PM+2		PM-2		PM		PM+2		PM-2		PM		PM+2		
	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	
Paramètres																			
T (°C)	20,15		20		18,85		23,5		21,7		19,3		21,55		19		31,5		19,3
S (PSU)	30,85		32,15		31,8		30,7		31,3		31,7		30,55		32,4		31,5		31,5
MES (g.L ⁻¹)	8,23	11	5,23	4,76	9,31	9,46	6,25	19,17	5,31	4,04	9,02	7,02	6,49	12,39	6	5,48	10,54	7,46	
MIP (g.L ⁻¹)	6,3	8,76	2,43	2,08	7,18	6,23	3,79	12,11	3,53	2,44	6,82	4,75	4,51	9,44	3,82	5,32	6,14	5,71	
MOP (g.L ⁻¹)	1,91	2,26	1,57	1,8	2,13	3,23	4,29	6,05	3,53	2,44	6,82	4,75	1,76	2,99	1,68	1,51	2,23	1,75	
Chlorophylle a (µg.L ⁻¹)	0,67	0,69	1,57	0,97	1,73	1,36	1,08	1,14	1,48	1,21	1,583	1,39	1,0514	1,11	2,14	2,1451	1,85	1,85	
Phéopigments (µg.L ⁻¹)	0,59	0,606	0,57	0,46	1,24	1,05	0,72	0,99	0,57	0,52	0,8219	0,91	0,71	0,98	0,73	0,76	1,16	1,03	
COP (g.L ⁻¹)	0,52	0,6	0,47	0,44	0,63	0,57	0,55	0,79	0,54	0,33	P.A.	0,47	0,44	0,77	0,46	0,3745	0,51	0,47	
NOP (g.L ⁻¹)	0,09	0,1	0,09	0,08	0,11	0,1	0,09	0,09	0,1	0,08	P.A.	0,09	0,08	0,11	0,12	0,0784	0,09	0,08	
COP/Chl a	780	856	360	560	363,12	421,55	438,48	428,42	450,6	446,39	P.A.	P.A.	419,95	695,68	216,73	174,6	276,03	253,39	
COP/NOP	6,95	6,95	6,02	6,15	6,72	7,01	6,47	6,49	7,46	6,23	P.A.	6,134	6,53	7,74	4,51	5,57	6,89	7,11	
Chl a / phéop	1,11	1,13	2,75	2,16	1,49	1,8	1,85	1,41	2,58	2,3	2,3	2,12	1,76	1,37	2,59	2,55	1,6	1,8	
Phytoplancton (nb cell.L ⁻¹)	95800	12200	138687	116822	114000	89000	22500	25600	228684	289800	52960	30200	102800	72000	272816	287061	7020	61200	
PE (nb cell.mL ⁻¹)	40376	38821	16005	16697	43098	36436	35886	39965	19930	21895	32442	32005	38581	40850	13923	13975	42827	24767	
N1 (nb cell.mL ⁻¹)	7155	6643	2884	3105	9768	8423	8145	10169	5784	5606	6141	6906	12397	6533	353400	3700	8128	4884	
N2 (nb cell.mL ⁻¹)	780	1746	737	543	929	10889	11612	1503	946	737	1046	1044	674	874	794	721	1175	692	
N3 (nb cell.mL ⁻¹)	287	315	395	285	614	563	469	670	727	630	644	659	796	585	660	390	1190	572	
Cryptophycées (nb cell.mL ⁻¹)	4	8	10	5	5	6	4	13	12	10	23	5	11	10	28	21	39	7,81	
Cyanobactéries (nb cell.mL ⁻¹)	3500	3500	4193	3926	2832	3081	2417	2620	5694	5144	4404	4740	3067	3045	5553	5280,7	37580	6247	
HNA (nb cell.mL ⁻¹)	1.10 ⁶	637488	580401	657883	P.A.	P.A.	823701	816764	668771	476348	60125	811875	475163	831814	481818	412100	540000	664837	
LNA (nb cell.mL ⁻¹)	566036	334419	273175	294151	P.A.	P.A.	436859	372589	272761	186464	30958	336875	262977	411721	217182	149400	291091	371163	

Tableau B.2 : Expérimentation de Juillet 2008 : description des paramètres à PM-2, PM et PM+2 dans les expériences SAUV et CULT aux points Nord (N) et Sud (S) des tunnels.

JUILLET	SAUV						CULT					
	PM-2		PM		PM+2		PM-2		PM		PM+2	
	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S
Paramètres												
T (°C)	21		20,5		21,4		21,6		21,1		21,4	
S (PSU)	32,8		33,3		32,9		32,9		33,5		32,9	
MES (g.L ⁻¹)	9,04	7,4	6,88	6,64	9,93	15	8,41	8,56	4,91	6,48	7,62	6,07
MIP (g.L ⁻¹)	6,08	3,63	5	4,72	7,21	17,11	2,97	7,11	3,51	4,6	5,5	4,36
MOP (g.L ⁻¹)	1,69	1,91	1,88	2,27	2,72	3,13	1,24	2,31	1,39	1,88	2,12	1,71
Chlorophylle a (µg.L ⁻¹)	1,61	1,33	1,47	1,27	1,94	1,76	1,37	1,44	1,78	1,4	1,83	1,69
Pheopigments (µg.L ⁻¹)	0,99	0,85	0,93	0,91	1,27	1,66	0,81	1,23	0,92	0,93	1,07	0,79
COP (g.L ⁻¹)	0,21	0,27	0,17	0,11	0,28	0,58	0,35	0,53	0,41	0,41	0,35	0,5
NOP (g.L ⁻¹)	0,04	0,04	0,04	0,03	0,05	0,08	0,07	0,92	0,05	0,01	0,05	0,43
COP/Chl a	140,58	206,11	118,84	95,19	146,93	313,07	258,37	367,1	231,11	296,25	191,05	296,54
COP/NOP	4,59	5,3	3,92	3,41	4,83	5,63	4,36	4,9	4,62	4,45	4,16	5,04
Chl a / phéop	1,63	1,56	1,58	1,4	1,2	1,66	1,66	1,16	1,93	1,5	1,72	2,12
Phytoplankton (nb cell.L ⁻¹)	55804	5104	72802	54902	114304	82204	45202	47400	118600	88100	80408	61000
PE (nb cell.mL ⁻¹)	49289	53477	37647	42098	42255	39015	63623	48836	46874	43005	45652	39425
N1 (nb cell.mL ⁻¹)	21637	16923	14868	4587	25279	20880	17801	16444	14818	16307	15803	17223
N2 (nb cell.mL ⁻¹)	1393	1583	1531	914	2104	1615	2062,5	1482	1802	1640	2922	2300
N3 (nb cell.mL ⁻¹)	399	296	289	260	588	458	649	656	66845	730	898	1090,818
Cryptophycées (nb cell.mL ⁻¹)	7	3	6	3	9	9	5	2	23	4	5	3
Cyanobactéries (nb cell.mL ⁻¹)	19339	19108	40554	39030	22889	20879	26177	22180	50375	48532	22287	24139
HNA (nb cell.mL ⁻¹)	930292	946519	730827	802495	11449	10444	1496020	809158	1202693	1003580	1362500	1133913
LNA (nb cell.mL ⁻¹)	551175	651114	418523	555038	547788	597966	502005	390797	497114	458964	757000	563406

Tableau B.3 : Expérimentation de d'Octobre 2008 Description des paramètres à PM-2, PM et PM+2 dans les expériences SAUV et CULT aux points Nord (N) et Sud (S) des tunnels.

OCTOBRE	SAUV						CULT									
	PM-2		PM		PM+2		PM-2		PM		PM+2					
	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S				
Paramètres																
T (°C)		15,5				16,2					15,9					16,5
S (PSU)		34				34,6					34,1					34,5
MES (g.L ⁻¹)	3,19	7,85	2,63	4,36	2,86	2,53	2,73	2,21	2,19	1,46	3,27	2,09				
MIP (g.L ⁻¹)	2,08	6,3	1,62	3,1	1,73	1,46	1,13	1,59	1,04	0,45	2,35	1,31				
MOP (g.L ⁻¹)	1,17	1,54	1,02	1,26	1,82	1,06	1,37	1,15	1,15	1,01	1,26	1,041				
Chlorophylle a (µg.L ⁻¹)	0,47	0,61	1,6	1,15	0,84	0,67	0,73	0,51	1,15	0,85	0,71	0,62				
Phéopigments (µg.L ⁻¹)	0,49	1,1	0,58	0,67	0,48	0,37	0,54	0,4	0,59	0,4	0,55	0,49				
COP (g.L ⁻¹)	0,22	0,48	0,28	0,1	0,34	0,31	0,2	0,21	0,24	0,14	0,23	0,17				
NOP (g.L ⁻¹)	0,04	0,06	0,05	0,01	0,05	0,04	0,04	0,04	0,06	0,03	0,05	0,04				
COP/Chl a	466,63	785,36	174,18	91,11	408,58	402,03	274,86	410,39	219,7	171,3	259,82	234,46				
COP/NOP	6,18	8,3	6,62	6,6	7,69	6,14	5,59	3,97	4,565	3,67	5,65	3,76				
Chl a / phéop	0,95	0,55	2,79	1,73	1,76	1,8	1,5	1,26	1,94	1,73	1,69	1,8				
Phytoplancton (nb cell.L ⁻¹)	48800	59606	368097	207619	85200	62600	67800	49502	130506	82702	86408	65300				
PE (nb cell.mL ⁻¹)	6439	5373	5037	4669	5745	3310	7706	9079	6822	7402	5745	5629				
N1 (nb cell.mL ⁻¹)	3655	2434	4137	3403	2902	1683	6841	6049	4943	5064	3828	3677				
N2 (nb cell.mL ⁻¹)	459	83	815	359	871	284	629,093	440,32	561,71	467	554,16	336,05				
N3 (nb cell.mL ⁻¹)	27	6	169	109	49	21	49	37,08	103,27	81,11	89,42	67,21				
Cryptophycées (nb cell.mL ⁻¹)	0	0	1,06	0	0,85	0	0	4,63	3,77	2,32	1,259	0				
Cyanobactéries (nb cell.mL ⁻¹)	8120	6136	25375	16686	10226	6211	17826	15670	28950	27159	19586	18407				
HNA (nb cell.mL ⁻¹)	4404	4740	325200	273987	423712	229722	1169138	1068559	934267	914619	986465	994364				
LNA (nb cell.mL ⁻¹)	164195	263110	159152	239922	148271	267243	816810	713475	666595	660064	709698	671208				

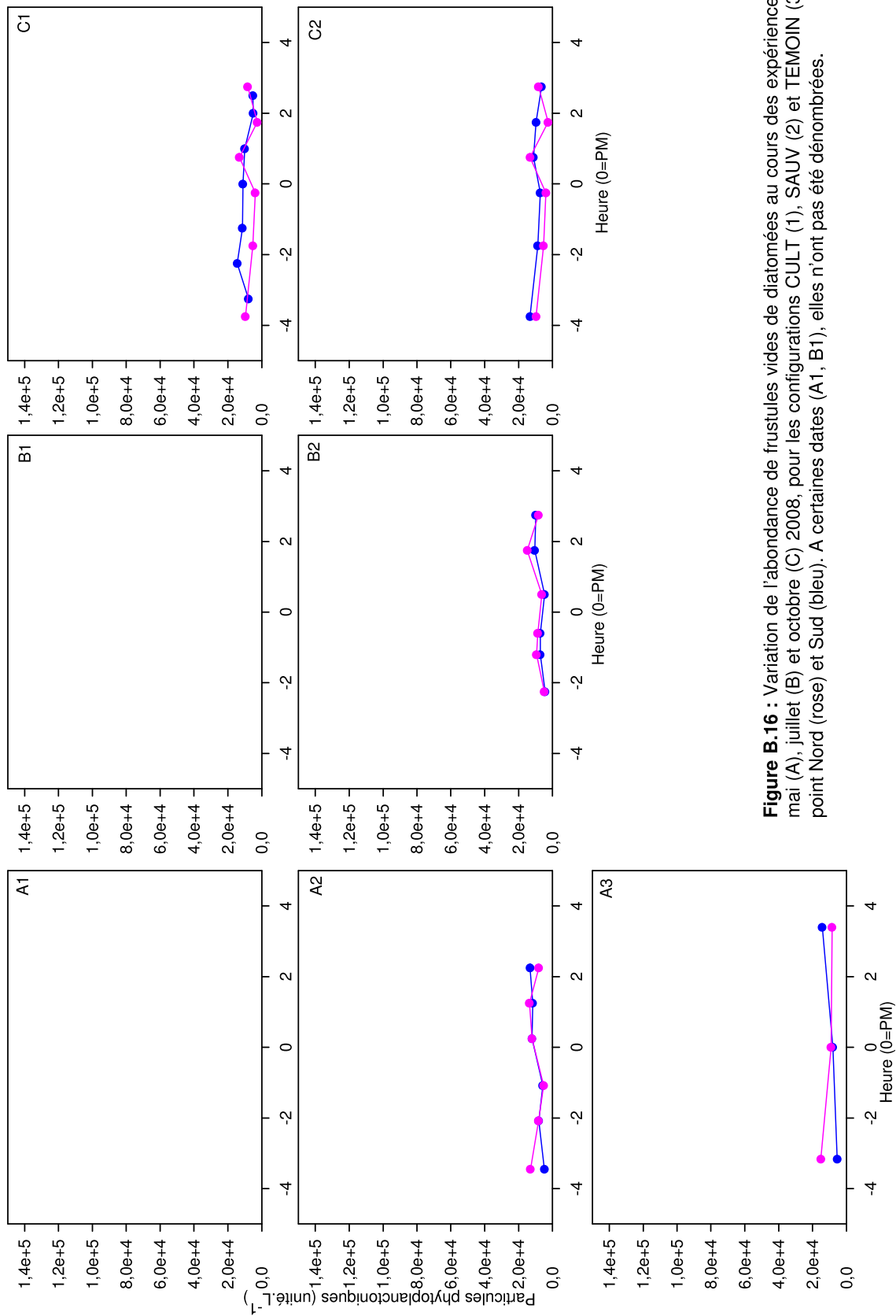


Figure B.16 : Variation de l'abondance de frustules vides de diatomées au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) au point Nord (rose) et Sud (bleu). A certaines dates (A1, B1), elles n'ont pas été dénombrées.

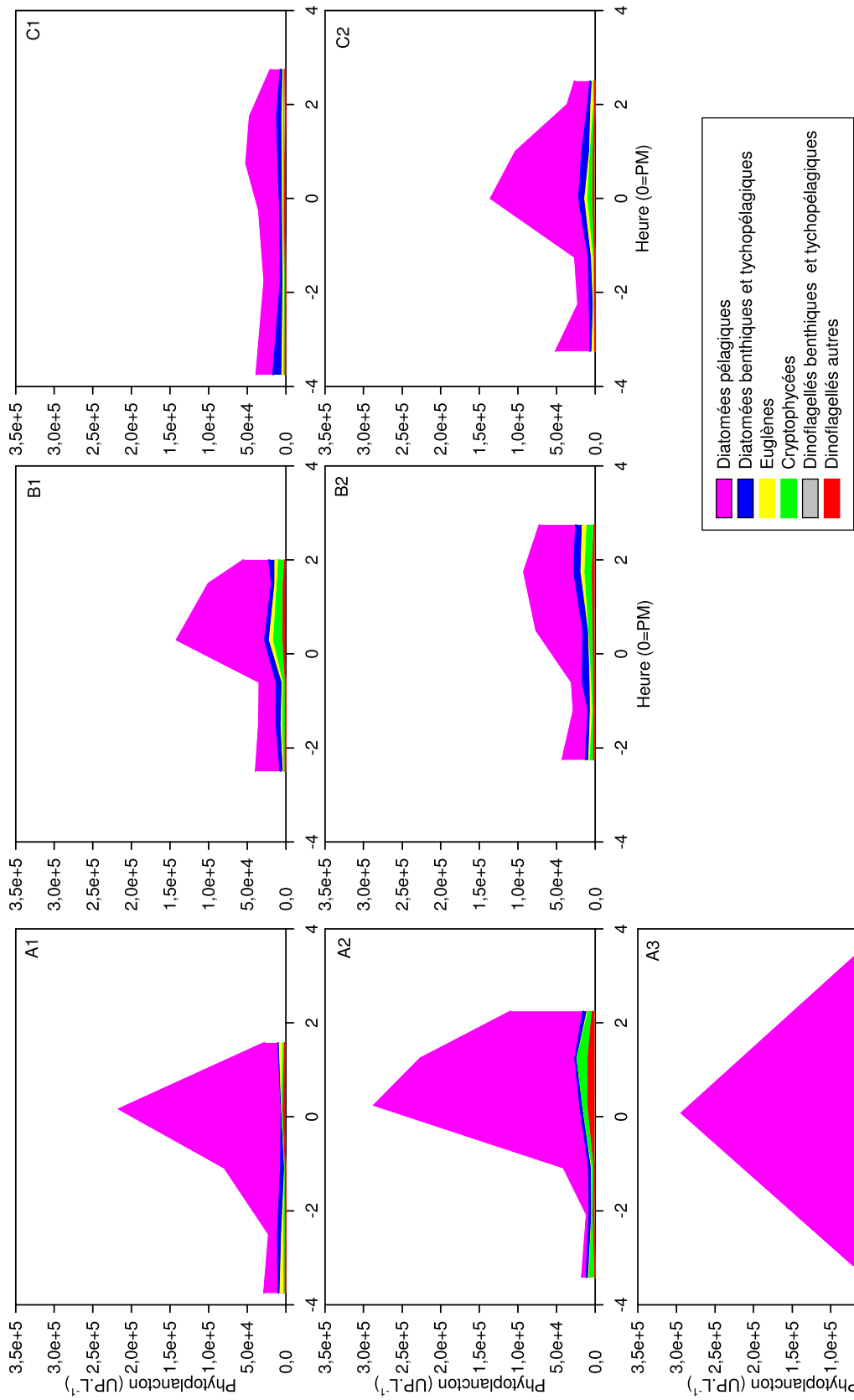


Figure B.17 : Variation de l'abondance des différents groupes microphytoplanctoniques au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) au point Nord.

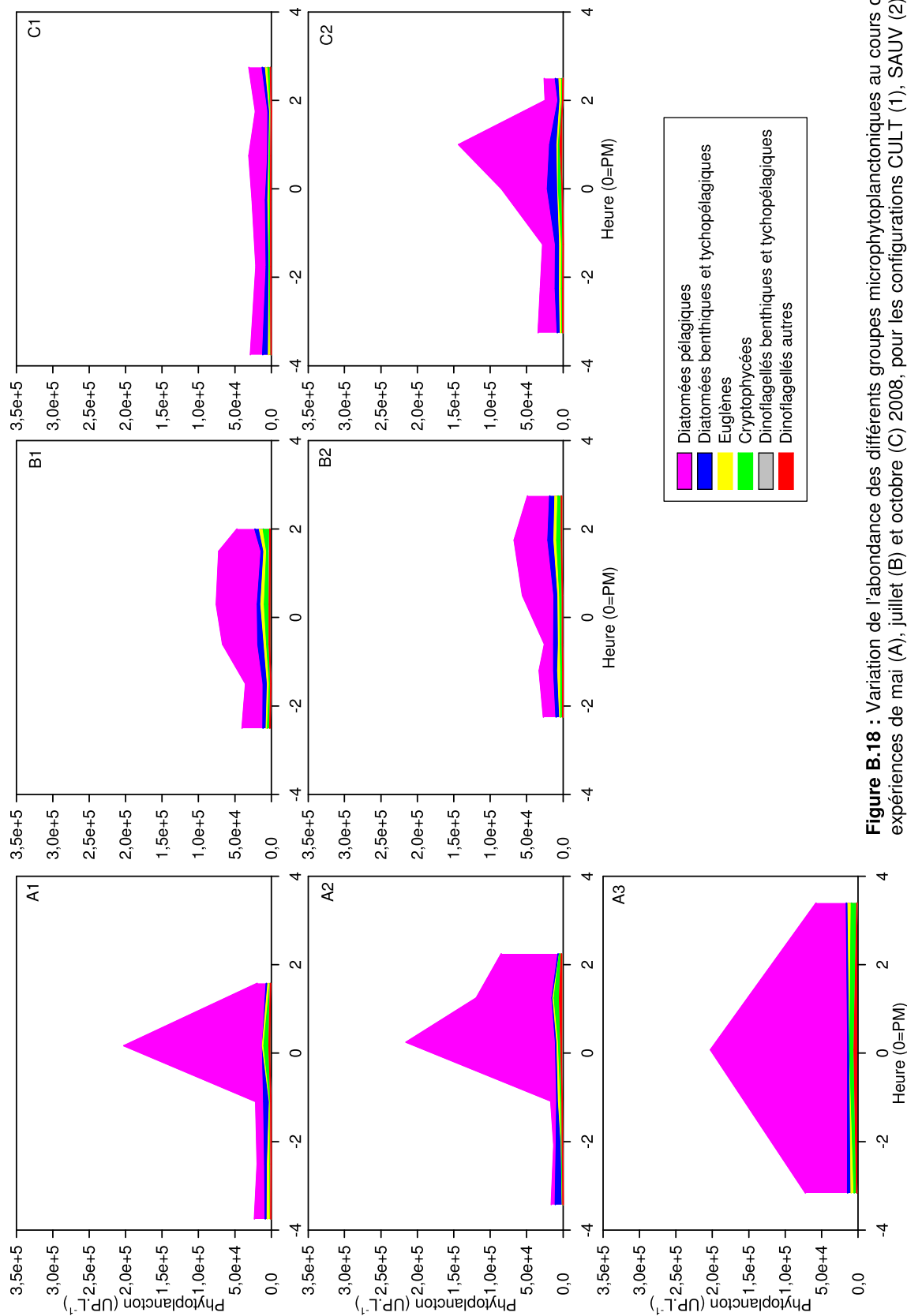


Figure B.18 : Variation de l'abondance des différents groupes microphytoplanctoniques au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) au point Sud.

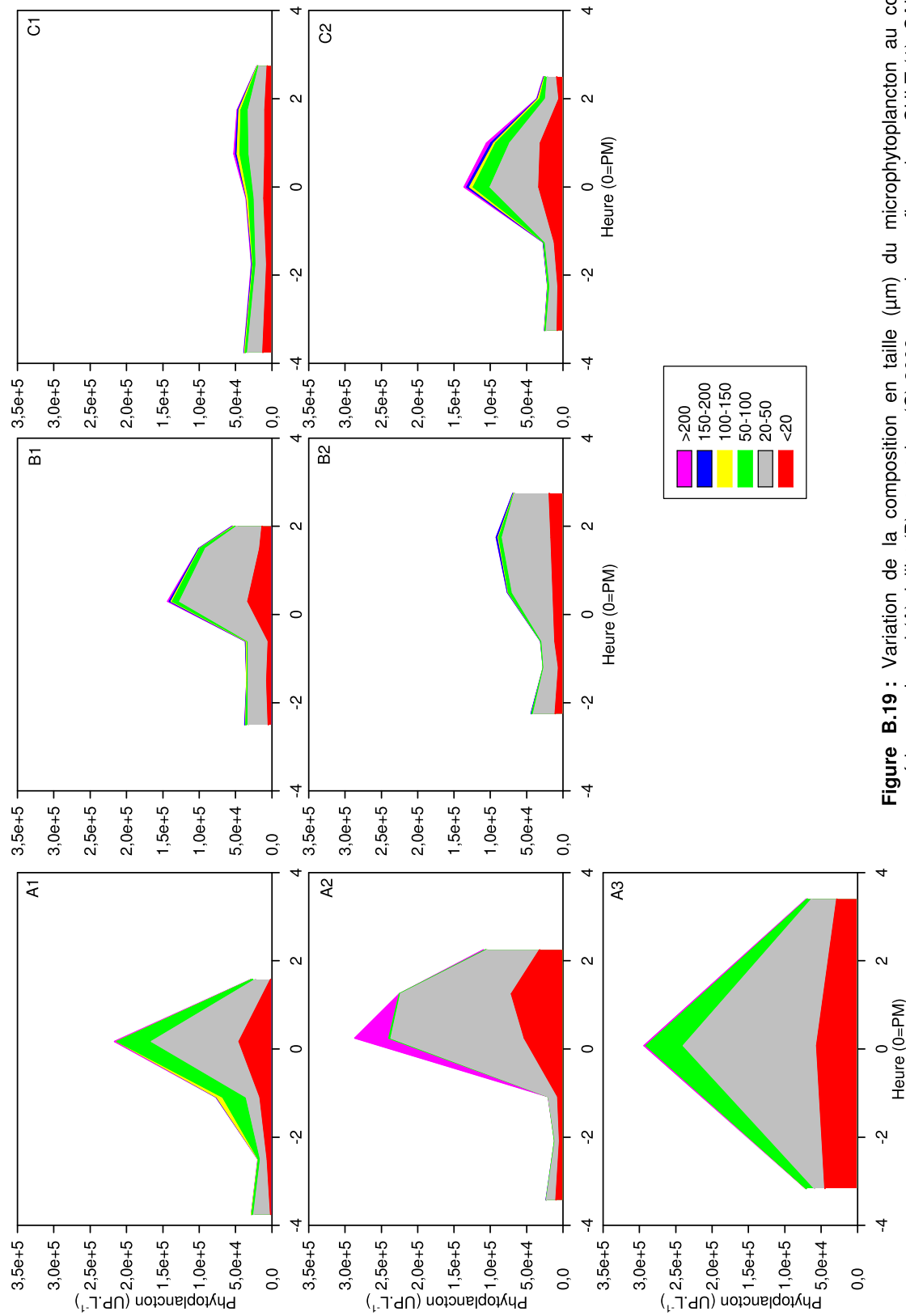


Figure B.19 : Variation de la composition en taille (μm) du microphytoplancton au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) au point Nord.

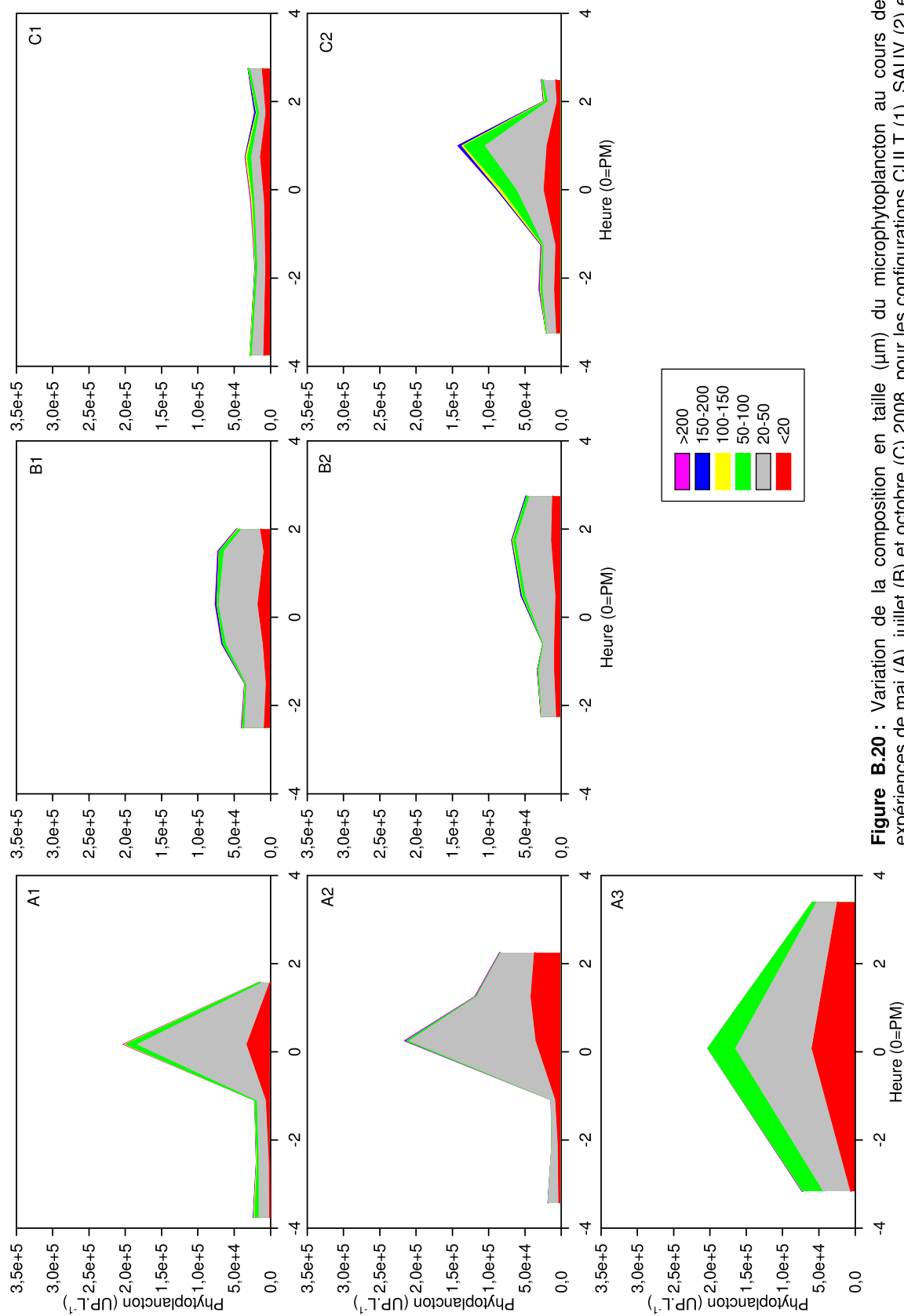


Figure B.20 : Variation de la composition en taille (μm) du microphytoplancton au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) au point Sud.

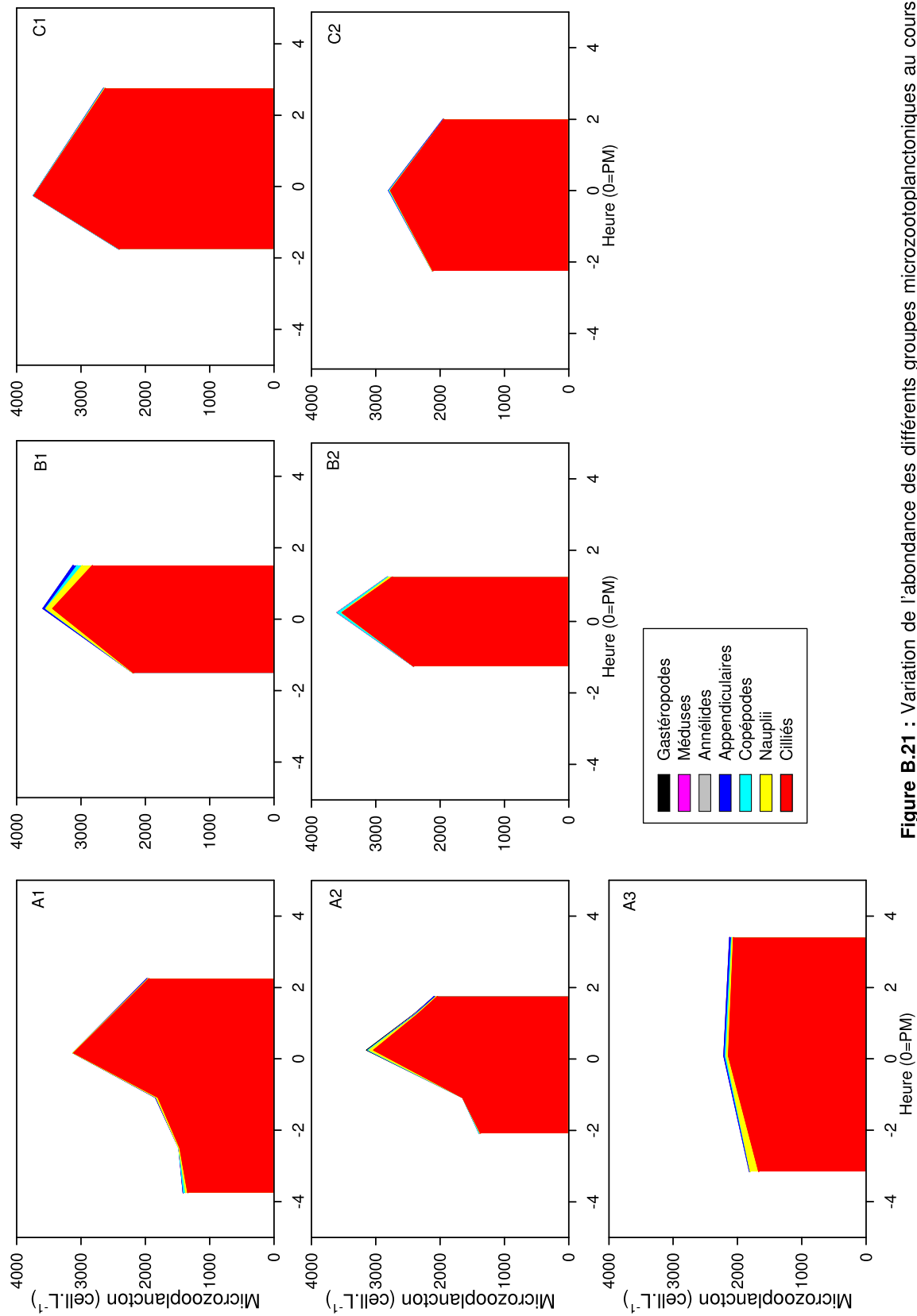


Figure B.21 : Variation de l'abondance des différents groupes microzooplanctoniques au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) au point Nord.

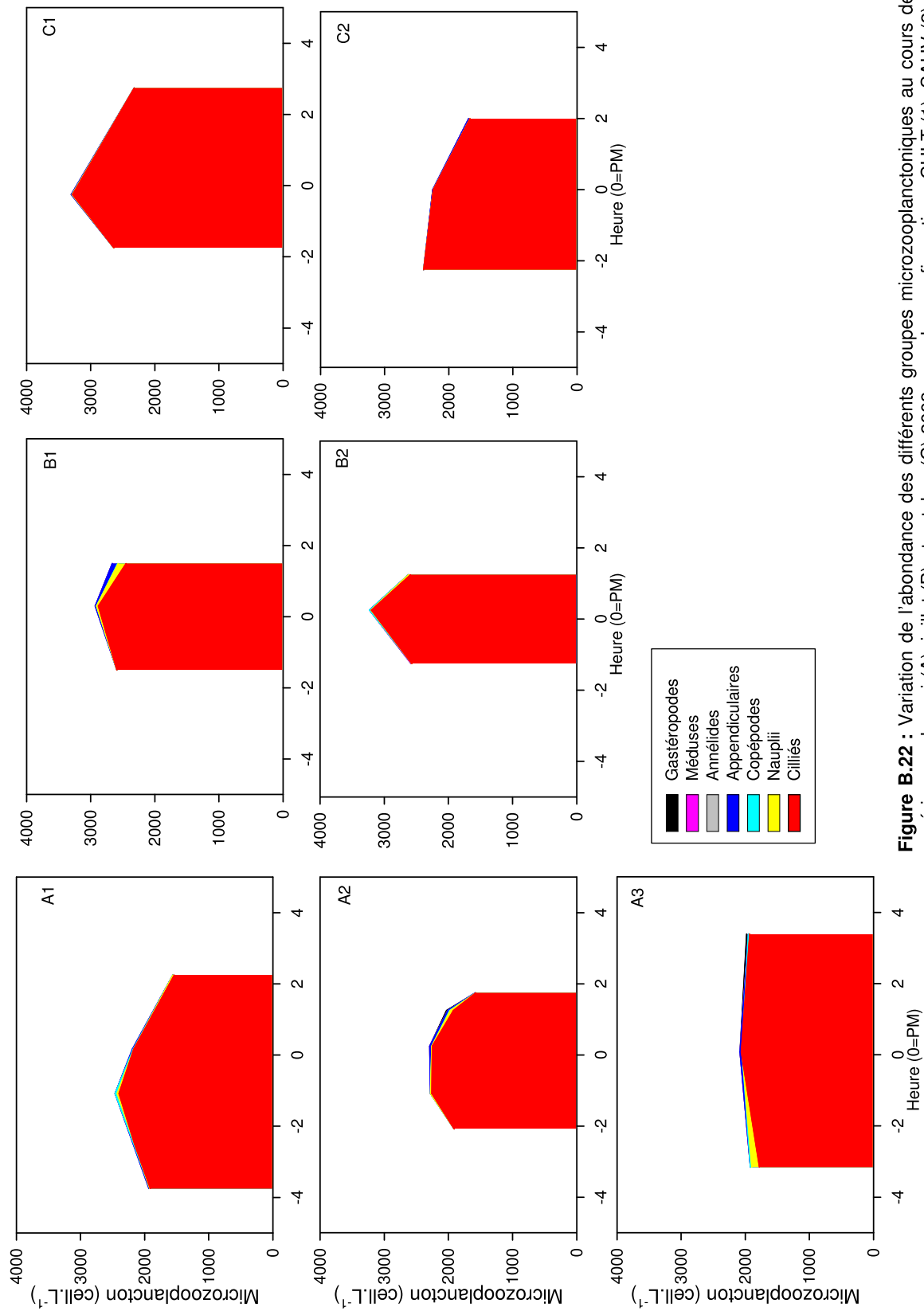


Figure B.22 : Variation de l'abondance des différents groupes microzooplanctoniques au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) au point Sud.

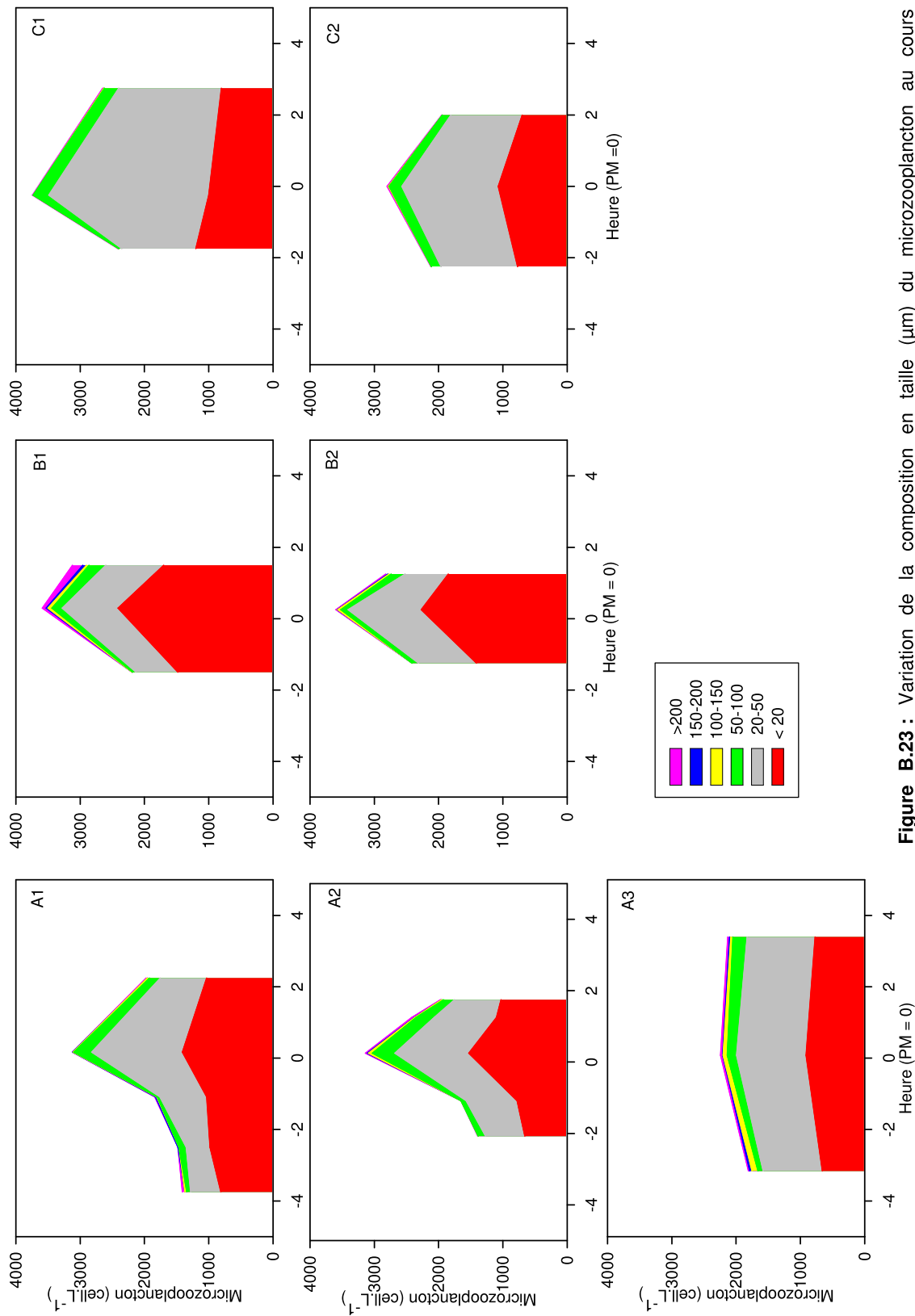


Figure B.23 : Variation de la composition en taille (μm) du microzooplancton au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) au point Nord.

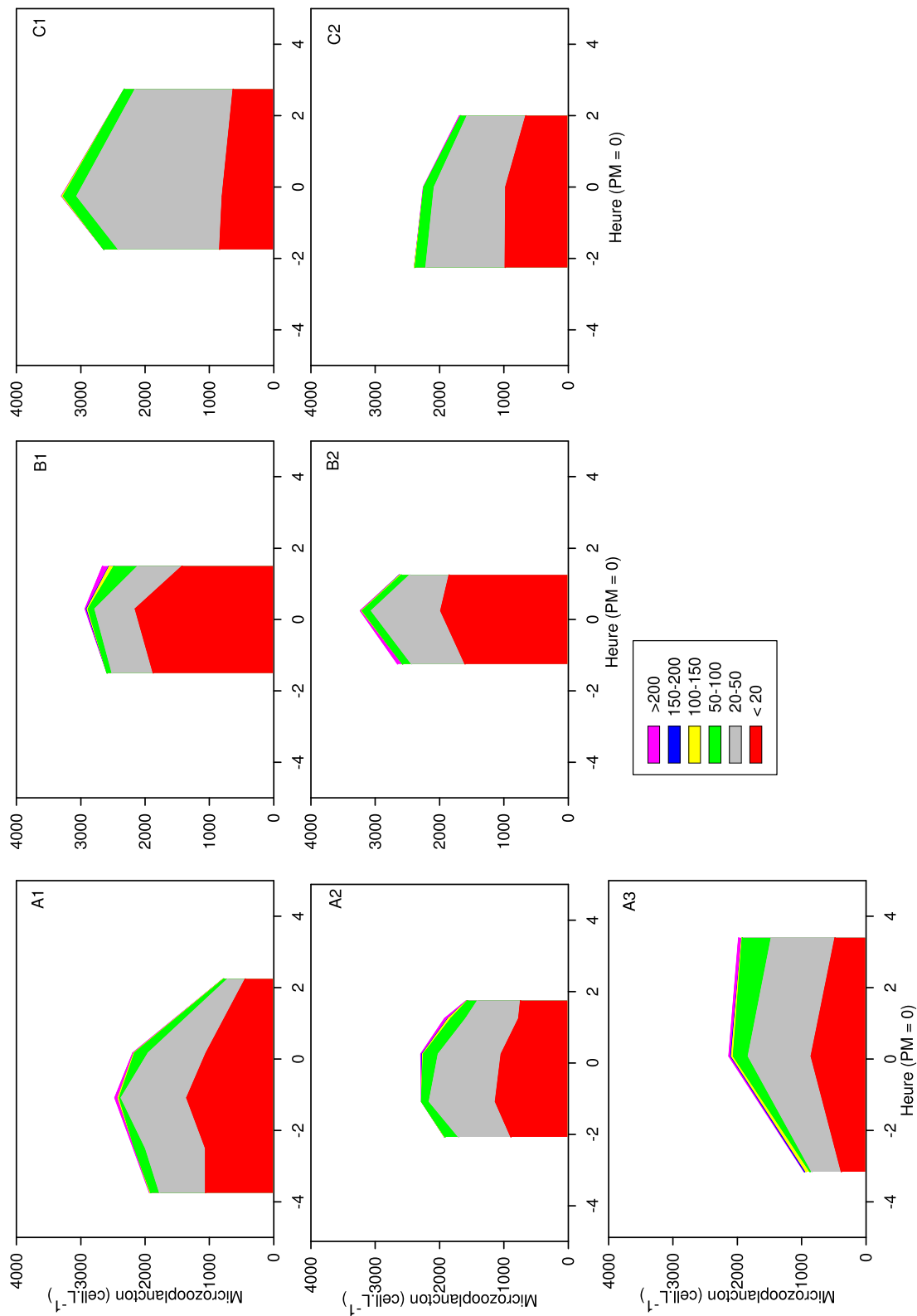


Figure B.24 : Variation de la composition en taille (μm) du microzooplancton au cours des expériences de mai (A), juillet (B) et octobre (C) 2008, pour les configurations CULT (1), SAUV (2) et TEMOIN (3) au point Sud.

**Annexe 2-C : Tableaux espèces x abondances des organismes
microphytoplanctoniques identifiés lors des expériences en tunnel benthique (en
nombre de cellules par litres)**

Expériences de Mai :

Expérience de Mai	Cultivé									
	-3,75		-2,5		-1,09		0,17		2,25	
	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S
<i>Alchantes</i>	0	200	0	900	0	200	0	200	0	0
<i>Bacteriastrium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1400
<i>Biddulphia</i>	80	0	0	0	0	400	0	0	0	0
<i>Cerataulina</i>	880	0	0	0	0	100	0	0	0	0
<i>Ceratum</i>	0	0	0	0	0	100	0	200	80	100
<i>Chaetoceros</i>	6160	4900	2700	2500	21200	5400	72144	74600	16720	4600
<i>Coconeis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	80	0
Cryptophycées	1360	700	2200	900	800	900	2004	7800	1360	400
<i>Diploneis</i>	160	400	0	200	0	0	0	0	80	200
Euglènes	5200	3900	2600	3500	3000	1100	0	2200	5040	2800
<i>Guinardia delicatula</i>	240	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Guinardia flaccida</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	5840	0
<i>Leptocylindrus</i>	6320	4200	1600	3300	30600	3100	89178	138600	5520	2600
<i>Licmophora</i>	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
<i>Lithodesmium</i>	240	800	0	1100	0	400	0	0	1200	600
<i>Melosira</i>	0	700	2200	0	0	0	0	0	0	100
<i>Navicula</i>	240	0	0	1200	0	0	0	0	0	0
<i>Nitzschia longissima + cylindrotheca</i>	240	500	400	600	2200	1400	1002	600	0	600
<i>Odontella</i>	160	200	300	200	1000	100	0	200	80	300
<i>Paralia</i>	400	1500	0	300	0	1100	0	0	720	1200
Pennées benthiques	1200	1200	2800	1300	3200	4700	0	1400	1360	1400
<i>Pleurosigma</i>	0	0	100	0	0	0	0	0	80	0
<i>Prorocentrum</i>	0	0	200	0	0	200	2004	3200	0	0
<i>Protoperdinium</i>	560	600	100	200	200	0	0	1600	1120	800
<i>Pseudo-nitzschia</i>	2480	1400	1800	3200	7600	1300	40080	57200	0	4900
<i>Rhizosolenia</i>	0	100	200	0	800	200	3006	2400	800	400
<i>Scrippsiella</i>	240	100	0	400	0	0	0	0	640	300
<i>Thalassionema</i>	8720	12800	35900	5700	55600	10200	58116	42400	12240	7500
TOTAL	34880	34200	53100	25600	126200	30900	267534	332600	52960	30200

Expérience de Mai	Témoïn					
	-3,16		0,09		3,4	
	N	S	N	S	N	S
<i>Asterionella</i>	1400	0	0	7021	600	1200
<i>Acnanthes</i>	0	0	0	0		0
<i>Bacteriastrum</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Biddulphia</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Cerataulina</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Ceratium furca</i>	0	0	0	0	200	0
<i>Chaetoceros</i>	27400	20000	49147	70210	19400	23200
<i>Chaetoceros simplex</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Coconeis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Coscinodiscus</i>	0	0	0	0	0	0
Cryptophycées	5800	3600	7021	6018	14400	7400
<i>Dictyocha</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Dactyliosolenis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Diploneis</i>	0	0	0	0	0	0
Euglènes	4600	4000	0	0	7600	4600
<i>Guinardia flaccida</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Guinardia striata</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Gymnodinium</i>	0	1000	0	4012	600	200
<i>Gyrodinium</i>	0	200	0	0	0	0
<i>Gyrodinium spirale</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Gyrodospira</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Katodinium</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Leptocylindrus</i>	36400	19400	166498	158474	12200	11400
<i>Licmophora</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Lithodesmium undulatum</i>	1800	2800	0	0	400	0
<i>Melosira</i>	0	0	18054	0	0	0
<i>Meuneria membranacea</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Navicula</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nitzschia</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Nitzschia longissima (+cylindrotheca)</i>	600	1000	0	3009	800	0
<i>Odontella regia</i>	200	0	0	0	0	0
<i>Paralia</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Pleurosigma</i>	0	0	0	0	0	200
<i>Prorocentrum</i>	400	200	1003	0	600	400
<i>Protoperidinium</i>	600	400	0	1003	1400	800
<i>Pseudo-nitzschia</i>	14000	7400	21063	29087	5600	4000
<i>Rhizosolenia</i>	600	400	3009	0	1000	800
<i>Skeletonema</i>	0	0	0	0	0	200
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	7800	8000	6018	9027	3400	5000
<i>Thalassiosira</i>	0	0	0	0	0	0
Pennées benthiques	1200	3600	1003	0	2000	1800
TOTAL	102800	72000	272816	287861	70200	61200

Expérience de Mai	Sauvage											
	-3,42		-2,08		-1,08		0,25		1,25		1,75	
	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S
<i>Asterionella</i>	0	100	900	0	700	400	5015	8024	8400	7400	2200	6000
<i>Acnantes</i>	0	300	0	100	0	0	0	0	0	0	200	0
<i>Bacteriastrium</i>	0	0	0	0	0	0	1003	0	200	0	0	0
<i>Biddulphia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cerataulina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	600	200	200	0
<i>Ceratium furca</i>	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
<i>Chaetoceros</i>	8200	2100	700	1700	5400	5600	63189	48144	65800	43000	38000	39800
<i>Chaetoceros simplex</i>	500	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coconeis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coscinodiscus</i>	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cryptophycées	3700	500	170	800	2200	2000	7021	3009	13800	7400	5200	2200
<i>Dictyocha</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dactyliosolenis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diploneis</i>	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Euglènes	500	200	400	600	1100	300	0	2006	200	1600	1200	200
<i>Guinardia flaccida</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Guinardia striata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gymnodinium</i>	400	100	1600	0	800	400	5015	2006	4600	1600	1600	1200
<i>Gyrodinium</i>	100	0	100	400	300	100	1003	0	2400	600	400	400
<i>Gyrodinium spirale</i>	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0
<i>Gyrodospira</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Katodinium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptocylindrus</i>	4300	2900	110	400	1800	800	137411	125375	111200	50000	43800	25200
<i>Licmophora</i>	0	0	100	500	200	500	0	0	400	0	400	0
<i>Lithodesmium undulatum</i>	500	2000	100	100	600	0	0	0	0	200	200	0
<i>Melosira</i>	0	0	0	600	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Meuneria membranacea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1400	0	0	0
<i>Navicula</i>	800	0	2800	1000	1100	0	0	0	200	200	0	0
<i>Nitzschia</i>	400	1500	200	0	400	0	0	0	200	0	0	0
<i>Nitzschia longissima (+cylindrotheca)</i>	200	0	800	800	700	100	2006	2006	0	600	1600	0
<i>Odontella regia</i>	0	1200	100	0	0	200	0	0	0	0	0	0
<i>Paralia</i>	0	400	0	200	0	0	0	0	0	400	0	0
<i>Pleurosigma</i>	100	0	0	0	0	100	0	0	400	0	200	0
<i>Proocentrum</i>	0	0	200	100	100	100	2006	0	1800	600	400	600
<i>Protoperdinium</i>	0	100	100	300	300	200	1003	1003	19000	1800	1200	200
<i>Pseudo-nitzschia</i>	2300	0	100	500	1600	500	26078	25075	1800	6200	6600	8000
<i>Rhizosolenia</i>	300	0	0	0	100	200	5015	2006	0	2600	3600	1200
<i>Skeletonema</i>	0	800	200	0	0	0	0	0	1400	0	0	0
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	2800	0	900	1000	700	1500	0	0	1800	1200	3200	2000
<i>Thalassiosira</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pennées benthiques	0	6400	0	3100	1500	1800	2006	0	600	1200	3800	2000
TOTAL	25200	18700	9580	12200	19600	15000	257771	218654	236200	126800	114000	89000

Expériences de Juillet :

Expérience de Juillet	Cultivé											
	-2,50		-1,50		-0,60		0,30		1,50		2,00	
	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S
<i>Alchantes</i>	800	800	600	400	1800	600	0	0	0	200	400	400
<i>Amphitetras</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Asterionellopsis</i>	0	0	0	0	1200	0	0	0	0	0	0	0
<i>Biddulphia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	200
<i>Cerataulina</i>	800	0	0	1000	200	800	3000	1600	2000	0	400	200
<i>Chaetoceros</i>	10200	9200	10800	10400	8600	23200	53800	23200	33400	15400	25200	12200
<i>Cocconeis</i>	1000	200	600	600	600	1400	1200	1800	600	1400	2800	2200
<i>Coscinodiscus</i>	400	0	200	0	200	0	0	400	400	200	200	200
Cryptophycées	1200	3400	3400	2000	2400	3400	12200	6400	7200	3600	8000	9000
<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	200	0	600	200	200	600	1200	800	1200	2200	1000	600
<i>Diploneis</i>	400	0	200	0	0	200	0	0	200	400	400	600
Euglènes	1200	1400	2200	2600	1800	3600	5600	5000	3200	3600	4800	5400
<i>Guinardia flaccida</i>	2400	400	0	0	0	0	200	200	0	400	0	0
<i>Guinardia striata</i>	200	0	0	400	0	0	2200	0	1200	2200	0	800
<i>Gymnodinium</i>	400	600	200	200	0	800	1000	800	600	200	400	400
<i>Gyrodinium spirale</i>	0	0	0	0	0	0	200	0	0	0	0	0
<i>Leptocylindrus danicus</i>	0	1200	400	0	0	0	15200	3200	5800	2800	2400	0
<i>Leptocylindrus minimus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	400	0	400	0
<i>Licmophora</i>	0	0	200	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lithodesmium</i>	25400	26600	15600	18800	19400	37000	76600	40800	62400	48600	19000	17400
<i>Melosira</i>	0	400	0	0	200	400	0	400	0	0	0	0
<i>Meuniera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	200	0	0
Nanoflagellés	0	0	2004	0	0	0	0	0	2004	0	4008	4008
<i>Navicula</i>	800	1000	2600	2000	2600	2000	1600	800	800	0	800	400
<i>Nitzschia</i>	0	0	0	0	200	0	400	200	200	0	0	0
<i>Nitzschia longissima + cylindrotheca</i>	200	1000	200	400	800	1200	1800	400	1400	1200	1400	1600
<i>Noctiluca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	200	0	0	0
<i>Odontella</i>	200	0	0	0	0	200	200	0	0	0	0	0
<i>Paralia</i>	0	0	0	3600	7400	0	0	1000	0	1400	4000	0
Pennées benthiques	400	800	1400	1000	1200	1800	0	0	600	0	600	400
<i>Pleurosigma</i>	800	600	1000	1000	1600	1200	1400	1200	800	400	1200	600
<i>Proboscia alata</i>	0	0	0	0	0	200	0	0	0	0	0	0
<i>Protoperidinium</i>	200	1200	200	200	200	1800	2200	1800	2400	1800	600	1400
<i>Pseudo-nitzschia</i>	200	200	0	0	0	400	1200	600	1200	400	800	1400
<i>Rhizosolenia imbricata</i>	0	0	0	200	0	200	400	600	0	400	200	
<i>Rhizosolenia setigera</i>	0	600	0	0	400	400	1600	800	800	800	1000	1400
<i>Scripssiella</i>	0	0	0	0	0	0	0	200	400	600	0	0
<i>Skeletonema</i>	0	0	0	0	0	0	1800	1000	1200	1000	0	0
<i>Thalassionema</i>	0	0	600	200	400	400	800	1200	1200	0	400	200
TOTAL	47400	49600	43004	45200	51400	81800	185800	94400	131804	89400	80408	61008

Expérience de Juillet	Sauvage											
	-2,25		-1,20		-0,60		0,50		1,75		2,75	
	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S
<i>Alchantes</i>	0	200	200	800	200	0	600	200	800	1600	0	0
<i>Amphitetras</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	200
<i>Asterionellopsis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Biddulphia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cerataulina</i>	0	0	200	0	200	0	1200	800	400	400	1000	400
<i>Chaetoceros</i>	28600	18000	22800	37400	22800	24200	35600	13200	28600	23000	51600	33600
<i>Cocconeis</i>	600	1600	800	800	5600	3800	1400	600	1800	2400	2000	1800
<i>Coscinodiscus</i>	1200	0	0	0	0	0	0	200	0	200	0	0
Cryptophycées	4400	2600	1800	2600	2800	2600	5200	3600	9200	6200	8400	4200
<i>Dactylosolen fragilissimus</i>	1200	600	400	400	400	400	3000	4400	2000	2000	1400	1200
<i>Diploneis</i>	200	0	0	200	0	0	0	400	0	200	200	400
Euglènes	1800	1200	2800	4400	2200	2600	800	2400	5200	3600	6200	4200
<i>Guinardia flaccida</i>	0	0	0	0	0	0	200	0	200	1200	800	0
<i>Guinardia striata</i>	0	0	0	600	0	600	600	800	0	0	600	1000
<i>Gymnodinium</i>	1000	0	400	0	400	400	400	200	600	600	600	600
<i>Gyrodinium spirale</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Leptocylindrus danicus</i>	400	200	0	1200	400	0	800	2000	1200	1000	1000	1800
<i>Leptocylindrus minimus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Licmophora</i>	0	200	0	200	600	0	400	0	400	0	0	400
<i>Lithodesmium</i>	18800	9600	9800	5600	4000	3200	42800	30600	50600	35200	25600	16800
<i>Melosira</i>	0	0	0	0	0	0	400	0	2400	0	0	0
<i>Meuniera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nanoflagellés	4008	4008	0	0	2004	0	0	2004	4008	4008	0	0
<i>Navicula</i>	1600	1400	2400	2800	3400	2200	2600	1400	2800	2600	3600	1200
<i>Nitzschia</i>	0	0	0	0	0	0	200	0	400	0	0	0
<i>Nitzschia longissima + cylindrotheca</i>	800	800	0	600	400	600	1400	1000	1400	600	1800	1200
<i>Noctiluca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0
<i>Odontella</i>	0	0	0	0	0	0	200	0	400	200	0	200
<i>Paralia</i>	1800	2200	0	0	0	0	1200	1400	0	1800	0	400
Pennées benthiques	0	0	0	0	0	0	400	0	0	600	400	600
<i>Pleurosigma</i>	800	600	0	400	0	0	400	1400	1400	800	600	1000
<i>Proboscia alata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Protoperidinium</i>	800	400	800	200	1000	400	2000	600	2800	1600	600	1600
<i>Pseudo-nitzschia</i>	200	0	200	0	200	0	200	600	1000	0	800	0
<i>Rhizosolenia imbricata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhizosolenia setigera</i>	200	200	0	200	200	200	600	600	1200	600	0	200
<i>Scripssiella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	200	200	600	400
<i>Skeletonema</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0	0
<i>Thalassionema</i>	200	600	400	200	0	0	200	200	800	200	1000	200
TOTAL	68608	44408	43000	58600	46804	41200	102800	68604	119808	90808	108800	73600

Expériences d'Octobre:

Expérience d'Octobre	Cultivé											
	-3,75		-1,75		-0,25		0,75		1,75		2,75	
	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S
<i>Alchantes</i>	600	0	0	400	0	0	0	0	0	0	0	600
<i>Asterionellopsis</i>	600	2600	10200	4200	42800	18200	62600	41400	42200	32800	13000	4200
<i>Bacillaria</i>	0	1200	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cerataulina</i>	0	0	0	0	0	200	200	200	0	0	0	0
<i>Ceratium furca</i>	0	0	0	0	0	0	0	200	0	0	0	0
<i>Chaetoceros</i>	43000	34400	38800	23600	38600	31600	50200	36800	45200	24000	22000	32200
<i>Coconeis</i>	5200	3000	1200	1400	600	400	1000	200	600	1000	1600	1400
<i>Coscinodiscus</i>	200	200	0	600	200	200	400	200	1200	200	600	200
Cryptophycées	1200	800	1000	1400	1200	1200	1800	1200	1600	800	800	2800
<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	400	0	0	0	0	400	1400	1000	800	200	1000	600
<i>Dictyocha</i>	0	0	0	200	0	0	600	400	400	200	0	200
<i>Dinophysis acuminata</i>	0	0	0	0	200	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diploneis</i>	200	400	0	200	0	0	0	0	0	0	200	400
<i>Eucampia</i>	0		200	0	0	0	0	0	0	0	0	200
Euglènes	2800	2600	2200	600	1400	2000	1800	1000	2000	1000	1000	3600
<i>Goniaulax</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	200
<i>Guinardia delicatula</i>	0	400	400	800	400	200	200	0	0	200	0	0
<i>Guinardia flaccida</i>	0	0	200	0	0	0	0	200	200	0	0	0
<i>Guinardia striata</i>	800	0	800	200	600	800	1000	200	400	2000	0	0
<i>Gymnodinium</i>	200	200	0	200	1000	600	400	200	0	0	400	600
<i>Gyrodinium spirale</i>	0	0	0	0	0	200	0	200	0	0	0	0
<i>Leptocylindrus danicus</i>	400	800	200	0	800	400	400	600	0	0	1200	1000
<i>Licmophora</i>	0	200	200	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lithodesmium</i>	1400	1600	1800	3000	2000	1800	5000	2600	2000	800	600	3400
Nanoflagellés	0	0	0	2004	4008	2004	2004	0	6012	0	2004	0
<i>Navicula</i>	4600	3600	800	1600	2200	2000	1200	600	3000	600	1000	1600
<i>Nitzschia</i>	600	0	0	0	200	0	1000	400	400	0	400	200
<i>Nitzschia longissima + cylindrotheca</i>	800	800	600	400	200	400	1600	400	2400	600	200	600
<i>Odontella</i>	0	0	400	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Paralia</i>	0	0	0	0	0	2400	1400	0	0	4200	800	0
<i>Pleurosigma</i>	200	0	400	0	0	400	200	0	400	0	0	0
<i>Prorocentrum micans</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	400	0	400	200
<i>Protoperdinium</i>	600	0	400	600	400	200	600	200	400	0	600	400
<i>Pseudo-nitzschia</i>	1400	200	600	200	3800	1400	4800	1600	6000	600	0	800
<i>Rhizosolenia</i>	0	0	0	0	0	0	1000	0	0	0	0	0
<i>Rhizosolenia setigera</i>	200	0	1600	600	800	1200	2800	400	1600	1600	200	600
<i>Scripsiella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	400	200	200	0
<i>Thalassionema</i>	5000	2200	3200	1200	4400	600	11600	6400	6600	3000	400	200
<i>Thalassiosira</i>	0	400	0	0	0	0	0	0	0	400	0	0
TOTAL	70400	55600	65200	43404	105808	68804	155204	96600	124212	74400	48604	56200

Expérience d'Octobre	Sauvage													
	-3,25		-2,25		-1,25		0,00		1,00		2,00		2,50	
	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S
<i>Alchantes</i>	0	0	0	200	0	0	0	0	0	3009	0	400	0	200
<i>Asterionellopsis</i>	6400	3600	4400	3200	400	3800	128384	61183	110330	88264	25600	24800	14600	8200
<i>Chaetoceros</i>	37400	28400	26000	36200	40600	34400	151453	91273	121363	62186	31000	22200	34400	30200
<i>Coconeis</i>	1200	1200	1200	1800	2000	2000	2006	2006	2006	0	1000	800	1800	1600
<i>Coscinodiscus</i>	400	200	0	0	0	200	3009	1003	0	0	600	200	0	0
Cryptophycées	600	800	1200	1800	1400	1400	6018	5015	4012	2006	1200	1200	1600	1400
<i>Dactylosolen fragilissimus</i>	0	200	0	0	0	0	0	0	0	0	600	400	200	800
<i>Dictyocha</i>	0	0	200	200		200	1003	3009	0	0	200	200	0	200
<i>Diploneis</i>	0	0	200	200	0	0	0	0	0	1003	0	0	0	0
Euglènes	3400	2400	1000	2800	3000	3000	4012	1003	1003	2006	3800	2400	1800	3800
<i>Guinardia delicatula</i>	0	0	200	400	0	0	0	0	1003	2006	0	0	0	0
<i>Guinardia flaccida</i>	0	0	0	400	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Guinardia striata</i>	0	0	0	0	0	0	2006	0	2006		400	0	600	0
<i>Gymnodinium</i>	0	200	0	0	0	0	0	0	0	1003	200	200	0	0
<i>Leptocylindrus danicus</i>	0	400	1000	800	1000	0	6018	8024	1003	1003	1800	600	0	200
<i>Licmophora</i>	0	0	0	0	0	0	1003	0	0	0	200	0	0	0
<i>Lithodesmium</i>	400	200	1200	800	1000	800	11033	3009	8024	4012	4800	3400	1600	1000
<i>Lyrella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	200
<i>Melosira</i>	0	0	400	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Nanoflagellés	0	2004	0	4008	0	2004	4008	2004	2004	0	0	0	2004	0
<i>Navicula</i>	1000	2000	1800	2000	1400	2000	2006	5015	2006	2006	1800	1200	800	1800
<i>Nitzschia</i>	0	600	400	800	0	200	1003	2006	1003	2006	400	0	400	1000
<i>Nitzschia longissima + cylindrotheca</i>	400	200	600	600	400	400	1003	5015	4012	1003	800	400	200	1000
<i>Paralia</i>	0	0	3000	0	0	2000	8024	0	4012	5015	400	1000	0	0
<i>Pleurosigma</i>	0	200	0	200	0	800	0	0	0	1003	0	0	0	200
<i>Proboscia</i>	0	0	0	0	0	200	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Protopendinium</i>	0	0	0	200	400	0	3009	1003	2006	3009	0	200	0	0
<i>Pseudo-nitzschia</i>	800	600	1000	1200	600	1600	19057	14042	9027	16048	4200	600	600	800
<i>Raphoneis</i>	0	0	0	0	0	200	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhizosolenia imbricata</i>	0	0	0	200	0	0	0	0	0	0	0	0	200	0
<i>Rhizosolenia setigera</i>	200	0	200	1200	200	1000	7021	2006	8024	5015	1600	600	1200	200
<i>Scripssiella</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	200	0
<i>Thalassionema</i>	1200	200	200	2000	400	1400	7021	1003	7021	5015	4200	1400	800	0
<i>Thalassiosira</i>	800	0	200	200	400	200	0	0	0	0	400	400	0	0
TOTAL	54200	43404	44400	61408	53200	57804	368097	207619	289865	206618	85200	62600	63004	52800

**Annexe 2-D : Tableaux espèces x abondances par expérience en tunnels
benthiques des taxa micro-zooplanctoniques à chaque temps d'échantillonnage
(en nombre de cellules par litre)**

Expériences de Mai :

Expériences	Mort						Sauvage						Cultivé					
	-3,16		0,09		3,4		-2,08		0,25		1,75		-2,50		0,17		2,25	
	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S
Temps (h.0=PM)																		
Prélèvement	110	80	40	40	50	110	10	10	10	0	40	30	50	20	10	20	30	20
Tintinnides	720	780	980	890	800	730	590	920	1200	970	840	580	420	890	1370	900	790	540
Strombidium	420	480	770	650	750	530	330	420	820	620	510	460	380	560	840	590	580	480
Strobilidium	370	400	280	380	370	460	370	490	760	470	490	360	430	520	630	410	390	360
Myrionecta rubra	40	40	0	0	70	90	70	70	220	170	140	120	180	160	230	190	130	120
Mesodinium pulex	0	0	30	30	0	0	0	0	0	10	20	20	0	0	0	0	20	20
Lacrymaria	0	0	10	20	20	10	0	0	10	10	0	0	0	10	30	60	0	0
Tontonia gracillima	10	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Laboea strobila	1670	1780	2140	2060	2060	1930	1370	1910	3030	2250	2040	1570	1460	2160	3110	2170	1940	1540
Total Ciliés	130	120	60	40	20	0	10	0	70	10	20	0	20	0	10	0	10	20
Nauplii	0	20	20	0	10	20	10	0	20	0	0	0	0	10	0	10	0	0
Copépodes	10	0	20	30	30	0	0	0	0	30	30	10	0	10	0	10	20	0
Appendiculaires	0	0	0	0	0	30	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gastéropodes																		
Total	1810	1920	2240	2130	2120	1980	1390	1910	3140	2290	2090	1580	1480	2180	3120	2190	1970	1560

Expériences de Juillet :

Expériences	Cultivé						Sauvage					
	-1,50		0,30		1,50		-1,20		0,50		1,75	
Temps (h,0=PM)	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S
Prélèvement	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S
Tintinnides	20	30	20	30	30	30	10	30	20	30	30	40
<i>Strombidium</i>	510	560	790	640	680	590	880	950	1080	810	660	580
<i>Strobilidium</i>	470	510	1030	950	700	580	490	530	640	720	550	500
<i>Myrionecta rubra</i>	970	1260	1310	1020	1120	1030	850	920	1350	1310	1170	1200
<i>Mesodinium pulex</i>	210	230	270	230	260	200	180	140	430	300	320	270
<i>Tontonia gracillima</i>	0	0	20	10	30	20	0	0	0	30	10	0
Total Ciliés	2180	2590	3440	2880	2820	2450	2410	2570	3520	3200	2740	2590
Nauplii	10	0	100	30	160	120	0	0	10	10	50	30
Copépodes	0	0	10	0	80	10	0	0	60	20	20	0
Appendiculaires	0	0	40	20	60	80	0	0	0	0	0	0
Annélides	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	10	0
Méduses	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0
Total	2190	2590	3590	2930	3120	2660	2410	2580	3600	3230	2820	2620

Expériences d'Octobre :

Expériences	Cultivés						Sauvages					
	-1,75		-0,25		2,75		-2,25		0,00		2,00	
Temps (h,0=PM)	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S
Prélèvement	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S	N	S
<i>Tintinnides</i>	520	620	1120	910	750	680	330	390	470	360	320	260
<i>Strombidium</i>	770	810	1080	1000	760	690	620	650	760	560	620	530
<i>Strobilidium</i>	510	550	810	760	530	480	560	620	960	720	550	430
<i>Myrionecta rubra</i>	420	470	530	450	410	350	410	470	420	450	380	370
<i>Mesodinium pulex</i>	180	190	190	130	150	120	190	260	160	140	60	80
<i>Tontonia gracillima</i>	0	0	0	30	10	0	0	0	0	10	10	0
<i>Laboea strobila</i>	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0
Total Ciliés	2400	2640	3730	3280	2620	2320	2110	2390	2770	2240	1940	1670
Nauplii	0	0	0	10	10	0	10	0	10	0	0	0
Copépodes	10	0	10	0	10	0	0	0	10	0	0	0
Appendiculaires	0	0	0	10	10	0	0	0	10	10	10	20
Total	2410	2640	3740	3300	2650	2320	2120	2390	2800	2250	1950	1690

ANNEXE 3

Annexe 3-A : Liste des espèces de macrofaune benthique en fonction des stations

LISTE DES ESPECES

Phylum	Sous-Phylum	Classe / Sous-Classe	Ordre	Taxon	N	C	SS	SE
Porifera				Porifera indét.				SE
Cnidaria		Anthozoa		Actiniaria indét.		C	SS	SE
Nemertina				Nemertina indét.	N	C	SS	SE
Sipuncula				<i>Nephasoma rimicola</i> (Gibbs, 1973)			SS	SE
				<i>Phascolosoma granulatum</i> Leuckart, 1828				SE
Annelida		Clitellata / Oligochaeta		<i>Tubificoides benedii</i> (Udekem, 1855)	N	C	SS	SE
				Oligochaeta indét.	N	C	SS	SE
		Polychaeta		<i>Amage adspersa</i> (Grube, 1863)	N	C	SS	
				<i>Aonides oxycephala</i> (Sars, 1862)		C	SS	SE
				<i>Aphelochaeta marioni</i> (de Saint-Joseph, 1894)	N	C	SS	SE
				<i>Arabella iricolor</i> (Montagu, 1804)				SE
				<i>Arenicola marina</i> Lamarck, 1801				SE
				<i>Boccardia semibranchiata</i> Guérin, 1990			SS	SE
				<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	N	C	SS	SE
				<i>Cirratulus cirratus</i> (O.F. Müller, 1776)			SS	SE
				<i>Clymenura clypeata</i> (de Saint-Joseph, 1894)	N	C		
				<i>Diopatra neapolitana</i> Delle Chiaje, 1841	N	C	SS	
				<i>Eteone</i> sp.	N	C		SE
				<i>Euclymene oerstedii</i> (Claparède, 1863)	N	C	SS	
				<i>Eulalia viridis</i> (Johnston, 1829)	N	C	SS	SE
				<i>Eumida sanguinea</i> (Örsted, 1843)	N	C		
				<i>Eunice harassii</i> Audouin & M. Edwards, 1834	N			
				<i>Eunice</i> sp.		C		
				<i>Galathea oculata</i> (Zachs, 1923)	N	C	SS	
				<i>Glycera tridactyla</i> Schmarda, 1861	N	C	SS	SE
				<i>Hediste diversicolor</i> (O.F. Müller, 1776)	N	C	SS	SE
				<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède, 1864)	N	C	SS	SE
				<i>Laonice cirrata</i> (M. Sars, 1851)	N			

Phylum	Sous-Phylum	Classe / Sous-Classe	Ordre	Taxon	N	C	SS	SE
Annelida		Polychaeta		<i>Lepidonotus clava</i> (Montagu, 1808)			SS	SE
				<i>Lysidice ninetta</i> Audouin & M. Edwards, 1833				SE
				<i>Magelona mirabilis</i> (Johnston, 1865)	N			
				<i>Malacoceros fuliginosus</i> (Claparède, 1869)	N	C		
				<i>Marphysa sanguinea</i> (Montagu, 1815)		C	SS	SE
				<i>Melinna palmata</i> Grube, 1870		C		SE
				<i>Nephtys hombergii</i> Savigny, 1818	N	C	SS	
				<i>Notomastus latericeus</i> Sars, 1851	N	C	SS	SE
				<i>Owenia fusiformis</i> Delle Chiaje, 1844	N	C		
				<i>Paradoneis armata</i> Glémarec, 1966	N	C	SS	
				<i>Pectinaria koreni</i> (Malmgren, 1866)	N	C		
				<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube, 1840)				SE
				<i>Phyllodoce mucosa</i> (Orsted, 1843)		C	SS	
				<i>Phyllodoce</i> sp.	N	C		SE
				<i>Phylo foetida</i> (Claparède, 1869)	N	C	SS	
				<i>Pilargis verrucosa</i> de Saint-Joseph, 1899		C		
				<i>Poecilochaetus serpens</i> Allen, 1904	N	C		
				<i>Pseudopolydora antennata</i> (Claparède, 1869)	N	C	SS	SE
				<i>Pygospio elegans</i> Claparède, 1863	N	C	SS	SE
				<i>Sabellaria spinulosa</i> Leuckart, 1849	N	C	SS	SE
				<i>Scolecopsis squamata</i> (O.F. Müller, 1789)	N		SS	
				<i>Scoloplos armiger</i> (O.F. Müller, 1776)	N	C		
				<i>Spio decoratus</i> Bobretzky, 1871	N	C	SS	SE
			<i>Streblospio shrubsolei</i> (Buchanan, 1890)	N	C	SS	SE	
			<i>Syllis</i> spp.	N	C	SS	SE	
			<i>Terebella lapidaria</i> Linné, 1767			SS	SE	
			<i>Thelepus setosus</i> (de Quatrefages, 1866)			SS	SE	
Mollusca		Polyplacophora		<i>Acanthochitona crinita</i> (Pennant, 1777)			SS	SE
				<i>Lepidochitona cinerea</i> (Linné, 1767)	N	C	SS	SE
				<i>Abra alba</i> (W. Wood, 1802)	N	C	SS	SE
				<i>Abra segmentum</i> (Récluz, 1843)		C		
				<i>Abra tenuis</i> (Montagu, 1803)	N	C	SS	SE

Phylum	Sous-Phylum	Classe / Sous-Classe	Ordre	Taxon	N	C	SS	SE
Mollusca		Bivalvia		<i>Cerastoderma edule</i> (Linné, 1758)	N	C	SS	SE
				<i>Gastrana fragilis</i> (Linné, 1758)				SE
				<i>Gregariella semigranata</i> (Reeve, 1858)				SE
				<i>Hiatella arctica</i> (Linné, 1767)		C		SE
				<i>Kellia suborbicularis</i> (Montagu, 1803)				SE
				<i>Kurtiella bidentata</i> (Montagu, 1803)	N			
				<i>Loripes lacteus</i> (Poli, 1791)	N	C		
				<i>Lucinella divaricata</i> (Linné, 1758)	N			
				<i>Lucinoma borealis</i> (Linné, 1758)	N	C		
				<i>Modiolus barbatus</i> (Linné, 1758)				SE
				<i>Musculista senhousia</i> (Benson in Cantor, 1842)		C	SS	SE
				<i>Musculus costulatus</i> (Risso, 1826)				SE
				<i>Mytilaster minimus</i> (Poli, 1795)				SE
				<i>Mytilus galloprovincialis</i> Lamarck, 1819	N	C	SS	SE
				<i>Petricola lithophaga</i> (Philippson, 1788)				SE
				<i>Ruditapes decussatus</i> (Linné, 1758)	N			
				<i>Ruditapes philippinarum</i> (Adams & Reeve, 1850)	N	C	SS	SE
				<i>Ruditapes</i> spp. (juv.)	N	C	SS	SE
				<i>Scrobicularia plana</i> (da Costa, 1778)			SS	
				<i>Solen marginatus</i> Pulteney, 1799	N	C		
				<i>Tellina tenuis</i> da Costa, 1778	N			
				<i>Veneridae</i> indé. (juv.)	N	C	SS	SE
		Gastropoda		<i>Auriculinella bidentata</i> (Montagu, 1808)				SE
				<i>Bittium reticulatum</i> (da Costa, 1778)	N	C	SS	SE
				<i>Cerithiopsis tubercularis</i> (Montagu, 1803)				SE
				<i>Chrysallida terebellum</i> (Philippi, 1844)	N			
				<i>Crepidula fornicata</i> (Linné, 1758)				SE
				<i>Crisilla semistriata</i> (Montagu, 1808)				SE
				<i>Cyclope neritea</i> (Linné, 1758)	N	C		
				<i>Doridacea</i> indé.				SE
				<i>Gibbula umbilicalis</i> (da Costa, 1778)	N		SS	SE
				<i>Haminoea</i> sp.	N	C		

Phylum	Sous-Phylum	Classe / Sous-Classe	Ordre	Taxon	N	C	SS	SE
Mollusca		Gastropoda		<i>Hydrobia ulvae</i> (Pennant, 1777)	N	C	SS	SE
				<i>Littorina littorea</i> (Linné, 1758)				SE
				<i>Monophorus erythrosoma</i> (Bouchet & Guillemot, 1978)				SE
				<i>Nassarius reticulatus</i> (Linné, 1758)	N	C	SS	SE
				Naticidae indét. (juv.)	N	C		
				<i>Ocenebra erinaceus</i> (Linné, 1758)				SE
				<i>Odostomia</i> spp.		C		SE
				<i>Patella vulgata</i> Linné, 1758				SE
				<i>Retusa obtusa</i> (Montagu, 1803)	N			
				<i>Rissoa membranacea</i> (J. Adams, 1800)				SE
				<i>Runcina</i> sp.				SE
Arthropoda	Crustacea	Malacostraca / Eumalacostraca	Amphipoda	<i>Ampelisca brevicornis</i> (Costa, 1853)	N	C	SS	
				<i>Amphilocheus neapolitanus</i> Della Valle, 1893				SE
				<i>Aora gracilis</i> (Bate, 1857)			SS	SE
				<i>Apohyale prevosti</i> (Milne Edwards, 1830)				SE
				<i>Atylus swammerdami</i> (Milne Edwards, 1830)				SE
				<i>Bathyporeia elegans</i> Watkin, 1938	N			
				<i>Cheirocratus intermedius</i> G.O. Sars, 1895				SE
				<i>Colomastix pusilla</i> Grube, 1861			SS	SE
				<i>Corophium arenarium</i> Crawford, 1937	N	C	SS	SE
				<i>Haustorius arenarius</i> (Slabber, 1767)	N	C		
				<i>Jassa falcata</i> (Montagu, 1808)				SE
				<i>Leucothoe incisa</i> Robertson, 1892	N	C		SE
				<i>Leucothoe illjeborgi</i> Boeck, 1861	N			
				<i>Leucothoe spinicarpa</i> (Abildgaard, 1789)		C		
				<i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804)	N	C		SE
				<i>Metaphoxus pectinatus</i> (Walker, 1896)			SS	
				<i>Microdeutopus</i> sp.				SE
				<i>Parhyale explorator</i> Arrestiti, 1989			SS	SE
				<i>Podocerus variegatus</i> Leach, 1814			SS	
				<i>Siphonocetes sabatieri</i> de Rouville, 1894	N	C		

Phylum	Sous-Phylum	Classe / Sous-Classe	Ordre	Taxon	N	C	SS	SE
Arthropoda	Crustacea	Malacostraca / Eumalacostraca		<i>Stenothoe marina</i> (Bate, 1856)				SE
			Cumacea	<i>Urothoe grimaldii</i> Chevreux, 1895	N	C		
				<i>Diastylis rugosa</i> Sars, 1865		C		
				<i>Iphinoe tenella</i> Sars, 1878	N			SE
				<i>Iphinoe trispinosa</i> (Goodsir, 1843)	N	C		
			Isopoda	<i>Cyathura carinata</i> (Krøyer, 1847)		C	SS	SE
				<i>Idotea chelipes</i> (Pallas, 1766)	N			SE
				<i>Janira maculosa</i> Leach, 1814				SE
				<i>Paranthura</i> sp.				SE
				<i>Sphaeroma serratum</i> (Fabricius, 1787)	N	C		SE
			Tanaidacea	<i>Zeuxo holdichi</i> Bamber, 1990	N	C		SE
			Decapoda	<i>Carcinus maenas</i> (Linné, 1758)	N	C	SS	SE
				<i>Glibanarius erythropus</i> (Latreille, 1818)			SS	SE
				<i>Crangon crangon</i> (Linné, 1758)	N			
				<i>Hemigrapsus takanoi</i> Asakura & Watanabe, 2005			SS	SE
				<i>Necora puber</i> (Linné, 1767)			SS	SE
				<i>Pachygrapsus marmoratus</i> (Fabricius, 1787)		C	SS	SE
				<i>Porcellana platycheles</i> (Pennant, 1777)			SS	SE
	Myriapoda			<i>Hydroschendyla submarina</i> (Grube, 1872)			SS	
	Hexapoda			Diptera indé. (larves)			SS	SE
Echinodermata	Asterozoa	Ophiuroidea		<i>Amphipholis squamata</i> (Delle Chiaje, 1828) ?			SS	SE
				Ophiuroidea indé.	N	C		
Chordata	Tunicata			Asciacea indé.				SE

**Annexe 3-B : Tableaux espèces x abondances de macrofaune benthique par date
et par station**

Abondance par mètre carré de la macrofaune des sédiments sous les récifs d'huîtres (SSED).

Groupes	Taxons	18/06/2007	31/07/2007	16/08/2007	07/09/2007	03/10/2007	06/11/2007	10/12/2007	07/01/2008	05/02/2008	05/03/2008	04/04/2008	06/05/2008	03/06/2008
Nemertini	Nemertina indét.	20	8,3	0	0	25	30	0	6,3	0	5	0	10	10
Oligochaeta	Tubificoides benedii	165	0	5	0	1290	45	25	25	55	0	90	385	290
	Oligochaeta sp.	0	0	0	0	20	0	105	6,3	5	5	0	25	0
Polychaeta	Amage adspersa	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0	5	0	0
	Aonides oxycephala	0	0	0	0	160	20	5	0	0	0	45	50	10
	Aphelochaeta marioni	5	0	5	5	200	310	5	43,8	220	65	40	25	5
	Capitella capitata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	10	0	0
	Cirratulus cirratus	30	0	0	5	25	0	10	0	0	0	0	20	0
	Diopatra neapolitana	0	0	0	5	5	0	0	0	0	0	0	0	0
	Euclymene oerstedii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0
	Eulalia viridis	0	0	0	0	10	5	0	0	0	0	0	0	0
	Galathowenia oculata	0	0	5	10	0	0	0	0	5	5	0	0	0
	Glycera tridactyla	5	8,3	10	0	70	25	5	25	20	25	55	15	20
	Hediste diversicolor	0	8,3	55	20	5	0	5	0	0	5	0	10	25
	Heteromastus filiformis	250	75	100	330	2360	1445	1155	1543,8	1160	755	1035	1825	1755
	Marpysa sanguinea	70	25	0	0	85	10	5	0	0	0	10	40	25
	Nephtys hombergii	15	0	20	0	15	0	10	6,3	10	5	15	10	5
	Nelomastus latericeus	0	0	0	25	15	0	0	0	0	30	50	0	0
	Paradoneis armata	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0
	Phyllodoce mucosa	0	0	0	15	0	20	0	0	5	0	10	20	10
	Phylo foetida	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Pseudopolydora antennata	25	0	10	25	90	65	50	50	20	15	0	35	5
	Pygospio elegans	300	433,3	380	195	140	355	415	287,5	325	225	310	105	140
	Scolecopsis squamata	0	0	0	0	0	0	0	6,3	0	0	0	0	0
	Spio decoratus	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Streblospio shrubsolei	5	0	25	10	1960	30	140	193,8	185	105	50	75	35
	Syllis spp.	10	0	0	0	55	25	10	6,3	0	0	10	35	5
	Terebella lapidaria	25	0	0	0	35	0	0	18,8	0	0	0	40	0
	Thelepus setosus	5	0	0	0	5	5	0	0	0	0	0	5	0
Spunculida	Nephasoma rimiricola	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	5

Groupes	Taxons	18/06/2007	31/07/2007	16/08/2007	07/09/2007	03/10/2007	06/11/2007	10/12/2007	07/01/2008	05/02/2008	05/03/2008	04/04/2008	06/05/2008	03/06/2008
Gastropoda	<i>Bititium reticulatum</i>	0	0	5	0	0	15	0	12,5	0	0	10	0	5
	<i>Gibbula umbilicalis</i>	15	8,3	5	5	10	0	0	0	0	0	0	5	0
	<i>Hydrobia ulvae</i>	40	500	1505	1140	275	220	520	456,3	335	225	540	110	580
	<i>Massarius reticulatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bivalvia	<i>Abra alba</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0
	<i>Abra tenuis</i>	390	316,7	395	235	195	510	250	193,8	170	155	165	380	625
	<i>Cerastoderma edule</i>	10	8,3	0	0	5	5	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Musculista senhousia</i>	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	20	8,3	0	15	80	55	0	0	0	0	0	20	10
	<i>Scrobicularia plana</i>	5	25	10	0	0	0	5	18,8	10	10	0	15	10
	<i>Ruditapes philippinarum</i>	0	0	0	5	5	0	0	6,3	0	0	0	0	0
	<i>Ruditapes</i> spp. (juv.)	0	0	0	0	65	5	0	0	10	5	5	20	15
	<i>Veneridae</i> spp. (juv.)	0	0	0	0	10	5	10	0	0	0	0	0	0
Isopoda	<i>Cyathura carinata</i>	30	50	15	40	5	25	70	25	15	15	5	80	50
Amphipoda	<i>Ampelisca brevicornis</i>	0	0	5	0	0	20	10	12,5	60	100	50	0	10
	<i>Aora gracilis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Colomasix pusilla</i>	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Corophium arenarium</i>	15	58,3	15	90	35	5	20	0	5	5	0	5	0
	<i>Metaphoxus pectinatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Parhyale explorator</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Podocerus variegatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Decapoda	<i>Carcinus maenas</i>	0	0	5	0	10	5	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Clibanarius erythropus</i>	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Hemigrapsus takanoi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0
	<i>Necora puber</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	5	0	5	0	35	15	0	0	5	0	5	5	0
	<i>Porcellana platycheles</i>	100	0	0	0	90	135	0	12,5	0	0	0	20	40
Insecta	Diptera indét. (larves)	10	0	0	0	5	0	35	31,3	30	15	0	70	80
Myriapoda	<i>Hydroschendyla submarina</i>	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0
Echinodermata	<i>Amphipholis squamata</i>	0	0	0	0	0	0	0	12,5	15	0	0	0	0
	TOTAL (sans huitres)	1890	1558	2580	2185	7770	3480	2875	3043,8	2665	1795	2540	3595	3785

Abondance par mètre carré de macrofaune dans les récifs d'huîtres (SEPI)

Groupes	Taxons	18/06/2007	31/07/2007	16/08/2007	07/09/2007	03/10/2007	06/11/2007	10/12/2007	07/01/2008	05/02/2008	05/03/2008	04/04/2008	06/05/2008	03/06/2008
Porifera														
Cnidaria	<i>Actinaria</i> indéf.	1683,3	1483,3	2125	2337,5	3783,3	2841,7	0	250	250	241,7	816,7	1116,7	1791,7
Nemertini	<i>Nemertina</i> indéf.	66,7	25	16,7	37,5	141,7	116,7	116,7	75	133,3	141,7	83,3	150	150
Oligochaeta	<i>Tubificoides benedii</i>	225	16,7	0	25	366,7	108,3	108,3	41,7	25	258,3	258,3	383,3	300
	<i>Oligochaeta</i> sp.	16,7	8,3	8,3	0	25	0	0	16,7	8,3	0	0	183,3	16,7
Polychaeta	<i>Aonides oxycephala</i>	8,3	41,7	16,7	0	350	133,3	183,3	175	125	200	283,3	233,3	125
	<i>Aphelochaeta marioni</i>	0	0	0	0	16,7	0	0	8,3	0	8,3	16,7	8,3	0
	<i>Arabella tricolor</i>	0	0	0	0	0	8,3	0	0	0	0	0	8,3	8,3
	<i>Arenicola marina</i>	0	0	0	0	0	0	0	41,7	108,3	0	0	0	0
	<i>Boccardia sambranchiata</i>	6483,3	3233,3	7366,7	9125	13841,7	18533,3	14383,3	6475	6275	5725	5233,3	8208,3	8033,3
	<i>Capitella capitata</i>	0	0	0	0	0	0	8,3	25	8,3	0	0	0	0
	<i>Cirratulus cirratus</i>	1008,3	558,3	1191,7	912,5	1433,3	1116,7	966,7	916,7	1333,3	641,7	283,3	783,3	858,3
	<i>Eleone</i> sp.	0	0	0	0	33,3	8,3	0	8,3	0	0	0	0	0
	<i>Eulalia viridis</i>	41,7	16,7	16,7	0	33,3	75	58,3	8,3	58,3	50	66,7	8,3	41,7
	<i>Glycera tridactyla</i>	0	0	8,3	0	0	16,7	8,3	8,3	8,3	8,3	0	8,3	0
	<i>Heidiste diversicolor</i>	8,3	50	25	62,5	16,7	183,3	0	50	50	33,3	91,7	100	58,3
	<i>Heteromastus filiformis</i>	66,7	16,7	50	312,5	466,7	208,3	291,7	300	191,7	316,7	466,7	250	400
	<i>Lepidonotus clava</i>	25	50	108,3	62,5	116,7	108,3	33,3	150	75	116,7	108,3	91,7	66,7
	<i>Lysidice ninetta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8,3	8,3
	<i>Marphysa sanguinea</i>	700	633,3	516,7	675	583,3	766,7	716,7	816,7	383,3	575	600	675	641,7
	<i>Melinna palmata</i>	0	0	0	0	8,3	8,3	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Notomastus latericeus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8,3	0	0	0
	<i>Perinereis cultrifera</i>	0	0	0	0	0	0	41,7	0	8,3	8,3	0	0	0
	<i>Phyllodoce</i> sp.	0	0	0	12,5	0	0	0	0	0	0	0	8,3	0
	<i>Pseudopolydora antermata</i>	83,3	0	41,7	62,5	308,3	150	500	291,7	341,7	266,7	291,7	275	383,3
	<i>Pygospio elegans</i>	0	0	0	0	8,3	0	0	8,3	8,3	0	0	0	0
	<i>Sabellaria spinulosa</i>	1741,7	1408,3	1700	950	2533,3	1233,3	1816,7	2558,3	1008,3	808,3	1550	2641,7	2733,3
	<i>Spio decoratus</i>	0	0	0	0	0	0	0	8,3	0	0	0	0	0
	<i>Streblospio shrubsolii</i>	41,7	0	8,3	0	141,7	0	191,7	41,7	8,3	116,7	91,7	58,3	41,7
	<i>Syllis</i> spp.	1891,7	1350	3000	1575	5441,7	6391,7	3233,3	3716,7	2133,3	1683,3	3541,7	3091,7	3508,3
	<i>Terebella lapidaria</i>	400	216,7	558,3	375	425	600	475	658,3	500	233,3	441,7	775	508,3
	<i>Thelepus setosus</i>	91,7	125	50	62,5	216,7	75	50	308,3	58,3	33,3	133,3	91,7	125
Sipunculida	<i>Nephasoma rimitcola</i>	8,3	33,3	0	0	0	0	266,7	116,7	8,3	33,3	58,3	58,3	33,3
	<i>Phascolosoma granulatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8,3

Groupes	Taxons	18/06/2007	31/07/2007	16/08/2007	07/09/2007	03/10/2007	06/11/2007	10/12/2007	07/01/2008	05/02/2008	05/03/2008	04/04/2008	06/05/2008	03/06/2008
Polychaetophora	<i>Acanthochitona crinita</i>	333,3	316,7	308,3	187,5	266,7	566,7	175	158,3	133,3	75	158,3	150	233,3
	<i>Leptochitona chinera</i>	66,7	66,7	50	62,5	100	108,3	25	33,3	41,7	66,7	25	33,3	25
Gastropoda	<i>Auriculina bidentata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8,3	0
	<i>Bitium reticulatum</i>	8,3	0	8,3	12,5	16,7	8,3	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Cerithiopsis tubercularis</i>	0	0	0	0	0	41,7	0	8,3	33,3	0	0	66,7	50
	<i>Crepidula fornicata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8,3	0	0	0
	<i>Crisilla semistriata</i>	0	0	8,3	0	0	33,3	0	0	0	0	50	50	33,3
	Doridacea indét.	0	0	8,3	0	16,7	50	0	25	33,3	0	0	25	8,3
	<i>Gibbula umbilicalis</i>	100	183,3	116,7	200	191,7	150	0	75	125	175	183,3	208,3	158,3
	<i>Hydrobia ulvae</i>	8,3	58,3	158,3	100	150	0	0	58,3	25	8,3	75	58,3	75
	<i>Littorina littorea</i>	0	0	0	25	25	33,3	0	0	0	0	0	0	16,7
	<i>Monophorus erythrosoma</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8,3	16,7	0
	<i>Nassarius incrassatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8,3	0	0	0
	<i>Ocenebra eritaceus</i>	0	0	0	0	8,3	0	0	0	0	8,3	0	0	0
	<i>Odosomia</i> spp.	33,3	125	100	200	616,7	875	8,3	66,7	116,7	50	200	358,3	291,7
	<i>Patella vulgata</i>	25	0	8,3	0	8,3	8,3	0	25	8,3	0	0	8,3	25
	<i>Rissoa membranacea</i>	0	0	0	12,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Runcina</i> sp.	0	0	0	0	25	425	0	0	0	0	83,3	83,3	225
Bivalvia	<i>Abra alba</i>	8,3	0	0	0	8,3	8,3	0	8,3	0	0	8,3	8,3	0
	<i>Abra tenuis</i>	0	0	0	0	0	41,7	8,3	0	0	0	0	41,7	41,7
	<i>Cerastoderma edule</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Gastrana fragilis</i>	0	0	0	0	0	0	8,3	0	0	0	0	0	0
	<i>Gregariella semigranata</i>	16,7	158,3	116,7	100	258,3	283,3	0	0	0	0	66,7	200	241,7
	<i>Hiatella arcica</i>	16,7	66,7	83,3	62,5	216,7	308,3	0	75	25	33,3	116,7	241,7	241,7
	<i>Kellia suborbicularis</i>	0	16,7	33,3	12,5	0	66,7	0	0	0	0	0	50	16,7
	<i>Modiolus barbatus</i>	0	0	8,3	0	0	0	0	8,3	0	0	8,3	8,3	0
	<i>Musculista senhousia</i>	8,3	0	0	25	8,3	8,3	0	41,7	0	8,3	0	0	0
	<i>Musculus costulatus</i>	8,3	25	25	0	0	41,7	0	0	0	0	8,3	25	16,7
	<i>Mytilaster minimus</i>	8,3	33,3	8,3	37,5	41,7	16,7	0	0	0	0	0	8,3	25
	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	2883,3	4100	3883,3	3112,5	3450	4275	2033,3	1758,3	1466,7	1725	2441,7	2033,3	2675
	<i>Petricola lithophaga</i>	0	0	0	0	0	0	0	16,7	8,3	0	8,3	8,3	8,3
	<i>Ruditapes philippinarum</i>	0	0	0	0	8,3	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Ruditapes</i> spp. (juv.)	0	58,3	0	0	16,7	16,7	8,3	8,3	16,7	8,3	8,3	16,7	8,3
	<i>Veneridae</i> spp. (juv.)	16,7	0	16,7	37,5	8,3	8,3	25	0	0	0	0	16,7	0
Tanaidacea	<i>Zeuxo holdichi</i>	0	0	0	0	16,7	16,7	25	0	8,3	16,7	0	25	0

Groupes	Taxons	18/06/2007	31/07/2007	16/08/2007	07/09/2007	03/10/2007	06/11/2007	10/12/2007	07/01/2008	05/02/2008	05/03/2008	04/04/2008
Cumacea	<i>Iphinoe tenella</i>	0	8,3	0	0	0	0	8,3	0	0	0	0
Isopoda	<i>Cyathura carinata</i>	58,3	150	100	75	41,7	58,3	150	16,7	8,3	41,7	8,3
	<i>Iobtea chelipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	8,3	16,7	0	0
	<i>Janira maculosa</i>	0	0	25	0	16,7	8,3	8,3	8,3	0	0	0
	<i>Paranthura</i> sp.	8,3	0	0	0	0	0	8,3	0	0	0	0
	<i>Sphaeroma serratum</i>	0	0	0	0	0	8,3	0	0	0	0	0
Amphipoda	<i>Amphilocheus neapolitanus</i>	0	0	0	0	0	0	8,3	0	0	0	0
	<i>Aora gracilis</i>	716,7	375	150	825	916,7	1333,3	1258,3	1150	1100	725	675
	<i>Atylus swammerdamii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8,3	0
	<i>Cheirocratus intermedius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8,3
	<i>Colomastix pusilla</i>	16,7	33,3	266,7	237,5	166,7	150	200	258,3	50	8,3	158,3
	<i>Corophium arenarium</i>	1933,3	1933,3	1350	2250	1100	1200	841,7	266,7	233,3	208,3	300
	<i>Apolyale prevosti</i>	0	25	0	12,5	8,3	16,7	0	0	25	0	16,7
	<i>Jassa falcata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Leucothoe liriosa</i>	0	0	0	0	8,3	0	0	0	0	25	0
	<i>Melita palmata</i>	25	0	0	0	8,3	66,7	133,3	25	133,3	0	0
	<i>Microdeutopus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	16,7	0	91,7
	<i>Parhyale explorator</i>	0	8,3	158,3	50	91,7	8,3	75	0	8,3	0	41,7
	<i>Stenothoe marina</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Decapoda	<i>Carcinus maenas</i>	8,3	0	8,3	37,5	0	16,7	25	0	0	8,3	8,3
	<i>Clibanarius erythropus</i>	8,3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Hemigrapsus takanoi</i>	33,3	33,3	25	12,5	0	33,3	0	0	0	0	0
	<i>Necora puber</i>	0	0	8,3	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	83,3	191,7	150	225	150	208,3	133,3	200	150	200	191,7
	<i>Porcellana platycheles</i>	16,7	1758,3	258,3	537,5	1391,7	125	491,7	958,3	483,3	1658,3	2016,7
Insecta	Diptera indéf. (larves)	450	150	50	150	341,7	286,7	33,3	33,3	75	56,3	191,7
Tunicata	Ascidacea indéf.	50	108,3	116,7	50	141,7	241,7	0	0	0	0	8,3
Echinodermata	<i>Amphipholis squamata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	41,7	33,3
	TOTAL	21542	19250	24417	25238	40100	43817	29142	22367	17450	16683	21617

Abondance par mètre carré de la macrofaune de la station de référence (REF)

Groupes	Taxons	21/05/2007	18/06/2007	17/07/2007	16/08/2007	07/09/2007	03/10/2007	06/11/2007	10/12/2007	07/01/2008	05/02/2008	05/03/2008	04/04/2008	06/05/2008
Nemertina	<i>Nemertina</i> indéf.	5	0	5	10	0	5	0	15	5	20	5	10	0
Oligochaeta	<i>Tubificoides benedii</i>	5	15	25	10	8,3	20	20	15	15	5	10	25	15
	Oligochaeta indéf.	0	5	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0
Polychaeta	<i>Arauge adspersa</i>	0	0	0	0	16,7	10	0	5	0	0	0	0	0
	<i>Aphelochaeta marioni</i>	30	60	265	50	500	370	205	45	85	115	55	100	30
	<i>Capitella capitata</i>	0	0	0	0	0	5	10	0	0	10	10	10	0
	<i>Clymenura clypeata</i>	160	130	185	95	375	275	105	340	70	25	345	185	35
	<i>Diopatra neapolitana</i>	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Eteone</i> sp.	0	20	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0
	<i>Euclymene oerstedii</i>	0	0	0	0	58,3	50	25	55	0	0	0	0	20
	<i>Eulalia viridis</i>	0	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Eurida sanguinea</i>	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Eunice harassii</i>	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Galathowenia oculata</i>	0	5	10	10	108,3	80	10	5	15	0	5	5	50
	<i>Glycera tridactyla</i>	0	30	20	15	16,7	25	20	50	35	25	50	30	25
	<i>Hediste diversicolor</i>	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	5
	<i>Heteromastus filiformis</i>	10	0	35	50	158,3	200	130	165	40	25	175	90	55
	<i>Laonice cirrata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0
	<i>Magelona mirabilis</i>	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Malacoceros fuliginosus</i>	0	0	0	0	0	0	25	15	0	10	0	5	0
	<i>Nephtys hombergii</i>	55	15	55	35	50	55	35	30	5	10	20	15	5
	<i>Notomastus latericeus</i>	0	10	0	15	16,7	65	20	25	5	5	5	0	5
	<i>Owenia fusiformis</i>	5	0	5	30	41,7	40	25	5	20	0	15	10	10
	<i>Paradoneis armata</i>	5	0	25	5	0	40	70	25	15	40	65	85	0
	<i>Pectinaria koreni</i>	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Phyllodoce</i> sp.	0	0	0	0	8,3	5	0	5	0	0	0	0	0
	<i>Phylofoeilla</i>	15	10	15	0	0	10	20	15	0	5	35	10	45
	<i>Poecilochaetus serpens</i>	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	10	0	0
	<i>Pseudopolydora antennata</i>	0	0	0	0	8,3	0	5	0	0	0	0	0	0
	<i>Pygospio elegans</i>	20	35	130	165	358,3	60	60	15	10	25	5	25	5
	<i>Sabellaria spinulosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0
	<i>Scolelepis squamata</i>	0	0	0	0	0	5	10	0	0	0	0	0	0
	<i>Scoloplos armiger</i>	55	35	20	40	0	20	120	180	320	335	275	250	60
	<i>Spio decoratus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	10
	<i>Streblospio shrubsolii</i>	10	0	30	0	25	65	50	5	20	25	30	35	0
	<i>Syllis</i> spp.	0	20	5	0	0	20	5	10	0	10	5	15	0
Polyplacophora	<i>Leptochitonina cinerea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Groupes	Taxons	21/05/2007	18/06/2007	17/07/2007	16/08/2007	07/09/2007	03/10/2007	06/11/2007	10/12/2007	07/01/2008	05/02/2008	05/03/2008	04/04/2008	06/05/2008	03/06/2008	
Gastropoda	<i>Bitium reticulatum</i>	70	5	30	60	16,7	25	60	55	75	5	35	25	5	10	
	<i>Chrysalida terebellum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	
	<i>Cyclope neritea</i>	5	0	0	5	0	10	5	5	0	5	0	0	0	5	
	<i>Gibbula umbilicalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	
	<i>Haminoea</i> sp.	0	0	0	0	0	5	5	0	0	0	0	0	0	0	
	<i>Hydrobia ulvae</i>	25	5	405	825	591,7	470	260	260	50	35	10	10	10	40	125
	<i>Nassarius reticulatus</i>	30	5	10	0	0	15	5	5	5	5	15	5	0	0	
	<i>Naticidae</i> juv. indé.	0	5	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	
	<i>Retusa obtusa</i>	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	
	<i>Abra alba</i>	5	0	0	0	8,3	0	0	0	0	0	10	0	0	0	
Bivalvia	<i>Abra tenuis</i>	25	10	10	10	8,3	5	40	5	0	5	5	0	20	5	
	<i>Cerastoderma edule</i>	205	70	5	25	41,7	10	5	0	5	5	0	0	40	115	
	<i>Kurilla bidentata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	
	<i>Loripes lacteus</i>	5	0	5	0	0	5	10	0	0	0	5	0	0	5	
	<i>Lucinella divaricata</i>	0	0	0	0	0	0	5	5	0	0	0	0	0	0	
	<i>Lucinoma borealis</i>	0	0	0	0	0	10	0	0	5	0	0	0	0	0	
	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	15	10	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	10	
	<i>Solen marginatus</i>	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	<i>Ruditapes decussatus</i>	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	
	<i>Ruditapes philippinarum</i>	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	5	0	5	0	
Tanaidacea	<i>Ruditapes</i> spp. (juv.)	35	20	0	5	0	30	0	35	10	0	5	0	5	5	
	<i>Tellina tenuis</i>	15	0	20	25	0	0	30	15	25	30	5	5	10	30	
	<i>Veneridae</i> juv. indé.	15	0	5	0	0	20	5	5	0	0	0	0	0	0	
	<i>Zeuxo holdichi</i>	0	0	0	0	0	0	0	10	0	5	0	0	0	5	
	Cumacea	<i>Iphinoe tenella</i>	10	0	0	0	0	5	0	0	0	5	0	5	5	0
		<i>Iphinoe trispinosa</i>	0	0	0	0	0	5	5	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Idotea chelipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Sphaeroma serratum</i>	0	20	5	20	25	40	20	0	0	0	5	0	0	20
		<i>Ampelisca brevicornis</i>	285	440	645	420	1708,3	940	515	345	195	20	205	195	420	245
		<i>Bathyporeia elegans</i>	0	5	0	5	0	0	15	15	0	0	5	0	10	10
<i>Corophium arenarium</i>		0	30	5	10	8,3	20	5	5	0	5	0	0	0	10	
<i>Haustorium arenarium</i>		5	20	5	20	0	0	0	0	20	0	15	0	0	0	
<i>Leucothoe incisa</i>		55	25	20	20	58,3	45	80	35	30	10	50	25	5	0	
<i>Leucothoe lilljeborgi</i>		0	0	0	0	0	35	5	0	0	0	0	0	0	0	
Decapoda	<i>Melita palmata</i>	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	
	<i>Siphonocetes sabateri</i>	90	10	15	0	0	20	30	0	10	5	20	0	70	55	
	<i>Urothoe grimaldii</i>	0	0	0	0	0	65	40	5	0	0	15	5	5	135	
	<i>Carcinus maenas</i>	5	0	0	0	0	0	5	0	10	5	0	5	0	0	
	<i>Crangon crangon</i>	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	
	<i>Ophiuroidea</i> indé.	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	
	TOTAL	1300	1070	2015	1995	4217	3250	2120	1640	1100	865	1520	1195	1025	1065	
	Echinodermata															

Abondance par mètre carré de la macrofaune à la station de culture d'huîtres (CULT)

Groupes	Taxons	21/05/2007	18/06/2007	17/07/2007	16/08/2007	07/09/2007	03/10/2007	06/11/2007	10/12/2007	07/01/2008	05/02/2008	05/03/2008	04/04/2008	06/05/2008	03/06/2008
Cnidaria	Actinaria indé.	5	0	0	0	0	5	10	5	0	0	0	0	0	0
Nemertini	Nemertina indé.	5	10	0	0	0	25	0	5	10	5	20	15	15	5
Oligochaeta	Tubificoides benedii	50	20	10	5	25	100	70	170	35	75	15	45	50	45
	Oligochaeta indé.	0	0	0	0	0	5	0	5	15	0	0	0	0	0
Polychaeta	Anage adspersa	15	20	10	15	0	10	0	10	0	0	0	0	0	0
	Aonides oxycephala	0	0	0	0	0	25	5	10	0	0	10	5	10	5
	Aphelochaeta marioni	130	130	295	215	737.5	2000	925	2050	1340	1625	445	330	100	375
	Capitella capitata	0	0	0	0	0	50	5	195	0	10	10	15	5	15
	Clymenura clypeata	40	10	35	30	50	105	35	85	95	50	310	80	15	5
	Diopatra neapolitana	0	0	0	0	0	15	0	5	0	0	0	5	0	0
	Eteone sp.	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	5
	Eulymene oerstedii	0	0	0	10	25	50	5	10	0	0	0	0	0	0
	Eulalia viridis	0	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	10
	Eumida sanguinea	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0
	Eunice sp.	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Galathea oculata	60	20	25	45	12.5	65	5	25	10	10	55	15	25	0
	Glycera tridactyla	0	15	10	5	37.5	50	100	60	45	40	50	50	25	35
	Hediste diversicolor	0	0	0	0	0	10	5	5	0	5	10	10	0	0
	Heteromastus filiformis	0	50	70	60	125	845	535	800	510	280	370	470	325	480
	Malacoceros fuliginosus	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0
	Marphysa sanguinea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0
	Melina palmata	0	5	0	0	0	0	15	5	5	0	0	0	0	5
	Nephtys hombergii	55	85	85	85	62.5	35	40	50	40	40	40	25	35	45
	Nelomastus latericeus	30	15	5	30	75	160	30	135	30	130	60	105	25	35
	Owenia fusiformis	10	40	55	45	37.5	75	20	75	35	70	70	25	10	10
	Paradoneis armata	5	0	0	5	0	15	5	10	20	0	45	25	0	40
	Pectinaria koreni	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Phylodoce mucosa	0	5	0	0	0	5	20	20	0	0	5	0	15	10
	Phyllodoce sp.	0	5	15	5	12.5	5	0	0	0	0	5	0	0	0
	Phylo foetida	40	0	0	0	0	0	5	0	0	5	5	0	25	15
	Pilargis verrucosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5
	Poecilochaetus serpens	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0
	Pseudopolydora antennata	0	0	15	0	25	30	20	60	10	25	0	5	0	0
	Pygospio elegans	80	735	190	590	87.5	75	200	130	95	130	150	520	135	70
	Sabelaria spinulosa	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15	0	0	0
	Scoloplos armiger	0	0	0	0	12.5	5	5	10	15	5	155	15	20	0
	Spio decoratus	5	0	0	0	0	0	0	0	20	0	25	30	0	0
	Streblospio shrubsohli	60	20	25	30	37.5	290	195	370	170	255	160	805	180	150
	Syllis spp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0
Polyplacophora	Leptochitonina cinerea	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	5	0	0	0

Groupes	Taxons	21/05/2007	18/06/2007	17/07/2007	16/08/2007	07/09/2007	03/10/2007	06/11/2007	10/12/2007	07/01/2008	05/02/2008	05/03/2008	04/04/2008	06/05/2008	03/06/2008	
Gastropoda	<i>Bitium reticulatum</i>	0	55	165	145	387.5	85	1440	355	315	515	75	50	20	0	
	<i>Cyclope neritea</i>	10	0	0	15	0	0	5	0	0	5	10	0	5	0	
	Hemineea sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	
	<i>Hydrobia ulvae</i>	5	145	985	935	675	265	195	90	100	55	20	80	50	110	
	<i>Messanilus reticulatus</i>	5	5	5	20	0	5	15	0	30	10	30	5	5	0	
	Naicidae juv. indéf.	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	Ostosomia spp.	0	0	0	0	12.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	<i>Abra alba</i>	0	15	0	0	0	0	10	10	20	15	85	45	0	5	
	<i>Abra segmentum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	10	5	0	0	0	0	
	<i>Abra tenuis</i>	20	65	35	30	25	30	140	105	35	70	0	50	95	135	
Bivalvia	<i>Cerastoderma edule</i>	150	75	15	10	0	5	15	10	5	0	0	0	135	60	
	<i>Hiatella arctica</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	
	<i>Loripes lacteus</i>	0	5	0	0	0	5	0	5	0	0	5	5	0	0	
	<i>Lucinoma borealis</i>	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	<i>Musculista senhousia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	
	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	10	15	5	5	0	0	0	0	0	10	0	0	20	0	
	<i>Solen marginatus</i>	0	0	0	5	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	
	<i>Ruditapes philippinarum</i>	0	5	5	0	0	0	0	0	10	5	0	0	0	0	
	<i>Ruditapes</i> spp.	65	0	0	0	0	0	55	40	15	10	20	30	15	0	
	<i>Tellina tenuis</i>	10	0	0	0	0	0	5	0	0	0	5	0	0	0	
Tanaidacea	Veneridae juv. indéf.	0	25	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	
	<i>Zeuxo holdichi</i>	5	0	0	0	0	0	0	5	20	0	30	10	0	0	
	Cumacea	<i>Diasyllis rugosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0
		<i>Iphinoe trispinosa</i>	5	0	5	0	12.5	20	0	10	10	0	0	0	5	0
	Isopoda	<i>Cyathura carinata</i>	0	0	0	0	12.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Sphaeroma serratum</i>	0	0	0	0	12.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Amphipoda	<i>Ampelisca brevicornis</i>	200	380	130	165	787.5	510	1755	1195	970	890	735	1010	700	635
		<i>Corophium arenarium</i>	5	0	0	0	0	15	50	15	5	10	5	15	0	0
		<i>Heustorius arenarius</i>	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		<i>Leucothoe incisa</i>	15	20	0	5	0	20	35	95	20	25	35	10	15	0
<i>Leucothoe spinicarpa</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	35	
<i>Melita palmata</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	
<i>Siphonocetes sabateri</i>		20	0	0	0	37.5	0	40	15	15	35	15	35	5	0	
<i>Urothoe grimaldi</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	
Decapoda		<i>Carcinus maenas</i>	5	0	0	5	0	5	5	0	5	0	0	0	0	0
		<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0
	Ophiuroidea indéf.	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0	0	0	
TOTAL	1140	2005	2195	2520	3325	5140	6005	6255	4080	4495	3105	3900	2090	2345		

Annexe 3-C : Biomasse (g.m⁻²) de macrofaune benthique par groupe zoologique

Biomasse de la macrofaune des sédiments sous les huîtres de culture (CULT)

Groupes	21/05/2007	18/06/2007	17/07/2007	16/08/2007	07/09/2007	03/10/2007	06/11/2007	10/12/2007	07/01/2008	05/02/2008	05/03/2008	04/04/2008	06/05/2008	03/06/2008
Actinies	0	0	0	0	0	0	0,009	0,039	0	0	0	0	0	0
Némertes	0,3735	0,0035	0	0	0	0,0115	0	0,002	0	0	0	0	0,024	0
Annélides	2,4755	1,535	1,17	1,5165	1,4175	5,9115	2,381	4,952	6,498	1,623	6,7275	4,3395	1,797	1,4685
Mollusques	0,4545	1,5465	0,287	2,146	0,3825	3,7975	3,318	1,596	12,3825	2,444	2,249	0,2975	0,3165	0,121
Arthropodes	1,24	0,1735	0,0685	0,208	0,2963	0,1775	1,417	0,96	0,9525	0,623	0,9495	5,9805	0,3235	0,2715
Echinodermes	0	0	0	0	0	0,008	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	4,5435	3,2585	1,5255	3,8705	2,0963	9,906	7,125	7,549	19,833	4,69	9,926	10,6175	2,461	1,861

Biomasse de la macrofaune des sédiments de référence (REF)

Groupes	21/05/2007	18/06/2007	17/07/2007	16/08/2007	07/09/2007	03/10/2007	06/11/2007	10/12/2007	07/01/2008	05/02/2008	05/03/2008	04/04/2008	06/05/2008	03/06/2008
Némertes	0,2565	0	0,0045	17,677	0	5,04	0	0,0065	0	0	0	0	0	0
Annélides	7,526	2,7485	2,3295	2,3105	3,6658	10,0425	4,455	6,7965	3,3635	1,7115	10,643	5,42	0,85	1,209
Mollusques	2,011	0,3695	0,392	0,737	0,21	3,1735	1,454	0,9495	1,2335	0,958	1,7955	0,6955	0,0935	0,4785
Arthropodes	0,799	0,192	0,224	0,2675	0,665	0,3535	0,457	0,435	1,5855	17,011	0,1995	16,405	0,214	0,1695
Echinodermes	0	0	0	0	0	0,0735	0	0	0	0	0	0	0	0
Total	10,5925	3,31	2,95	20,992	4,5408	18,683	6,366	8,1875	6,1825	19,6805	12,638	22,5205	1,1575	1,857

Biomasse de la macrofaune des sédiments sous les récifs (SSED)

Groupes	18/06/07	31/07/07	16/08/07	07/09/07	03/10/07	06/11/07	10/12/07	07/01/08	05/02/08	05/03/08	04/04/08	06/05/08	03/06/08
Actinies	0,0000	0,0000	0,0000	0,0020	0,1375	0,0090	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
Némertes	0,0065	0,0092	0,0000	0,0000	0,0075	0,0125	0,0000	0,0056	0,0000	0,0020	0,0000	0,0175	0,0155
Annélides	2,8325	0,3192	0,9735	0,6335	6,5670	2,6130	1,4500	1,4681	1,4780	0,9920	2,3070	2,5400	1,0680
Mollusques	1,5905	1,1875	0,9945	1,2890	2,7400	2,1175	0,4860	0,9419	0,2345	0,3295	0,3495	0,6680	1,5045
Arthropodes	4,5710	0,0558	0,0785	0,0480	8,3475	1,3250	0,0995	0,3713	4,7610	0,1785	0,5880	1,0820	0,5005
Echinodermes	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0044	0,0140	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
Total	9,0005	1,5717	2,0465	1,9725	17,7995	6,0770	2,0355	2,7913	6,4875	1,5020	3,2445	4,3075	3,0885

Biomasse de l'épifaune des récifs (SEPI)

Groupes	18/06/2007	31/07/2007	16/08/2007	07/09/2007	03/10/2007	06/11/2007	10/12/2007	07/01/08	05/02/08	05/03/08	04/04/08	06/05/08	03/06/08
Spongiaires+Ascidies	2,3458	10,7608	6,4175	10,8800	8,4458	16,3333	0,0000	0,4958	0,5350	0,2992	5,7400	9,4742	11,1525
Actinies	1,1692	0,6450	1,6017	1,2763	1,5333	1,2675	0,0000	0,1308	0,1742	0,1342	0,4900	0,6242	0,7942
Némertes	0,1225	0,1008	0,0825	0,3363	0,2050	0,8408	0,6958	0,7150	0,6133	1,1667	1,0867	0,2892	0,2442
Annélides	9,6408	7,5458	11,8525	10,7050	23,9633	15,9208	17,6283	37,3925	11,7675	11,8392	23,4342	27,4333	23,2525
Mollusques	91,3067	60,2658	72,1250	58,9688	46,9892	76,3667	33,2933	61,9880	98,6650	117,9058	152,7125	33,5092	59,2883
Arthropodes	7,2225	23,5625	10,4342	31,2413	25,4158	33,8783	50,8608	54,3425	55,8742	182,5767	99,4475	43,8208	50,8758
Echinodermes	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000	0,0408	0,0000	0,0592	0,0092	0,0000	0,0000
Total	111,8075	102,8808	102,5133	113,4075	106,5525	144,6075	102,4783	155,1055	167,6292	313,9808	282,9200	115,1508	145,6075

Résumé

Les zones côtières sont des milieux privilégiés pour l'ostréiculture. L'espèce la plus cultivée au monde est l'huître creuse *Crassostrea gigas*, qui a été introduite dans de nombreux pays à des fins d'exploitation et qui, lorsqu'elle trouve des conditions climatiques favorables dans son nouveau milieu, se développe naturellement, en constituant des récifs. Dans le Bassin d'Arcachon, l'huître existe ainsi sous deux formes, cultivée et sauvage. La forme récifale est une structure tridimensionnelle complexe (huîtres agglomérées, au contact du sédiment, plusieurs classes d'âge présentes), alors que les huîtres cultivées sont placées en sur-élévation dans des poches ostréicoles (spécimens isolés, classe d'âge unique). L'effet respectif de ces deux configurations a été étudié selon trois approches : (1) comparaison de la dynamique des deux types de population d'huîtres (croissance, reproduction, composition biochimique), (2) effet de l'activité alimentaire sur les proies accessibles dans le milieu et les flux particuliers associés, et (3) effets des huîtres sur le sédiment et les communautés benthiques. Les deux années d'échantillonnage ont été marquées par un retard de la ponte (année 1) et un défaut de croissance (année 2) des huîtres, qui ont été rapprochées d'un déficit thermique en période estivale (année 1) et d'une disponibilité alimentaire plus faible au printemps (année 2) ; les cycles de reproduction sont apparus en léger décalage entre huîtres cultivées et sauvages. Une expérimentation *in situ* en tunnels benthiques à trois périodes de l'année a permis de quantifier les flux de matière et la consommation de nutriments et d'espèces planctoniques par les deux populations d'huître durant un cycle de marée. Le sédiment à proximité des huîtres est enrichi en particules fines et en matière organique, par suite de modifications locales de l'hydrodynamisme et de la production de fèces par les huîtres. Il en résulte une modification de la structure des peuplements de l'endofaune benthique. Les récifs d'huîtres sauvages constituent un nouvel habitat de substrat dur dans le Bassin d'Arcachon où n'existent naturellement que des habitats sédimentaires ; ils supportent une épifaune à fortes biomasse et diversité, qui accroît la biodiversité locale.

Mots clés : huîtres, flux trophiques, expérimentation *in situ*, tunnels benthiques, macrofaune benthique

A comparative analysis of natural and farmed populations of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* in a macrotidal lagoon (Arcachon Bay): biological cycle, trophic relations and effects on benthos

Abstract

Coastal areas are favourable environments for oyster farming. The most commonly farmed species in the world is the cupped oyster *Crassostrea gigas*, which was introduced in many countries for aquaculture purposes. When it finds suitable climatic conditions in its new environment, the species develops naturally, thereby creating oyster reefs. In Arcachon Bay (SW France), the cupped oyster develops as both farmed and feral populations. Oyster reefs are complex tridimensional structures (agglomerated oysters, in contact with the sediment, populations with many age classes), while farmed oysters are cultivated off-bottom in plastic bags (isolated oysters, populations with a single age class). The respective effects of these two oyster configurations were studied according to three research axes: (1) a comparison of the dynamics of farmed and wild oyster populations, in terms of growth, reproduction, and biochemical composition; (2) the effect of oyster feeding on accessible preys and the associated particulate fluxes; and (3) the effects of oysters on the sediment and benthic communities. The two years of study were characterized by a delay in the spawning periods (year 1) and an unusually low growth rate (year 2) in oysters, which were related to low summer water temperatures (year 1) and a low food availability in spring (year 2); reproduction cycles also appeared slightly shifted between farmed and wild oysters. An *in situ* experiment with benthic tunnels at three periods of the year was designed to quantify the flux of matter and the consumption of nutrients and planktonic species by the two oyster populations during a tidal cycle. Sediment in the vicinity of oysters contained more fine particles and organic matter, due to changes in local hydrodynamism and oyster production of faeces. These sedimentary changes modified the structure of benthic infaunal assemblages. Oyster reefs form a new habitat of hard substrate in Arcachon Bay, where only sedimentary habitats naturally occur; they have an epifauna with high biomass and diversity, that increases the local biodiversity.

Key words: oysters, trophic flux, *in situ* experiment, benthic tunnels, benthic macrofauna