



HAL
open science

Structures trophiques et production secondaire dans les réseaux benthiques intertidaux du bassin de Marennes-Oléron : utilisation du traçage isotopique naturel

Chang-Keun Kang

► **To cite this version:**

Chang-Keun Kang. Structures trophiques et production secondaire dans les réseaux benthiques intertidaux du bassin de Marennes-Oléron : utilisation du traçage isotopique naturel. Sciences de l'environnement. Université de Nantes, 1999. Français. NNT : . tel-04237320

HAL Id: tel-04237320

<https://theses.hal.science/tel-04237320>

Submitted on 11 Oct 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

UNIVERSITÉ DE NANTES

FACULTÉ DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES

STRUCTURES TROPHIQUES ET PRODUCTION
SECONDAIRE DANS LES RÉSEAUX BENTHIQUES
INTERTIDAUX DU BASSIN DE MARENNES-OLÉRON :
UTILISATION DU
TRAÇAGE ISOTOPIQUE NATUREL

THÈSE DE DOCTORAT

Ecole doctorale : Chimie - Biologie

Discipline : Océanographie biologique

Présentée et soutenue publiquement par

Chang-Keun KANG

le 29/01/1999, devant le jury :

MM.	Chardy P.	Professeur	Rapporteur
	Lefeuvre J.-C.	Professeur	Rapporteur
	Le Pennec M.	Professeur	Rapporteur
	Robert J.-M.	Professeur	
	Héral M.	Directeur de Recherche IFREMER	
	Jeon Im-Ki	Directeur dépt. Aquaculture, NFRDI Corée	
	Riéra P.	Maître de Conférence	
	Sauriau P.-G.	Chargé de Recherche CNRS	

Directeur de thèse : M. Robert J.-M

UNIVERSITÉ DE NANTES
FACULTÉ DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES

STRUCTURES TROPHIQUES ET PRODUCTION
SECONDAIRE DANS LES RÉSEAUX BENTHIQUES
INTERTIDAUX DU BASSIN DE MARENNES-OLÉRON :
UTILISATION DU
TRAÇAGE ISOTOPIQUE NATUREL

THÈSE DE DOCTORAT

Ecole doctorale : Chimie - Biologie

Discipline : Océanographie biologique

Présentée et soutenue publiquement par

Chang-Keun KANG

le 29/01/1999, devant le jury :

MM.	Chardy P.	Professeur	Rapporteur
	Lefeuvre J.-C.	Professeur	Rapporteur
	Le Pennec M.	Professeur	Rapporteur
	Robert J.-M.	Professeur	
	Héral M.	Directeur de Recherche IFREMER	
	Jeon Im-Ki	Directeur dépt. Aquaculture, NFRDI Corée	
	Riéra P.	Maître de Conférence	
	Sauriau P.-G.	Chargé de Recherche CNRS	

Directeur de thèse : M. Robert J.-M

AVANT-PROPOS

Je suis heureux de pouvoir exprimer ici ma reconnaissance à tous ceux qui m'ont aidé et soutenu dans la réalisation de ce travail.

Je tiens à remercier tout d'abord Messieurs les Professeurs Pierre CHARDY, Marcel LE PENNEC, Jean-Claude LEFEUVRE, ainsi que Messieurs Pascal RIERA et Im-Ki JEON, qui m'ont fait un grand honneur en acceptant de participer à mon jury de thèse. Je remercie aussi Monsieur le Professeur Jean-Michel ROBERT pour avoir dirigé ma thèse et pour l'intérêt qu'il a manifesté à ce travail.

Je remercie particulièrement Monsieur Maurice HERAL, directeur du CREMA-L'Houmeau, qui a accepté de juger mon travail et m'a apporté de nombreux conseils. Il m'a été d'une grande aide pendant mon séjour en France.

Je tiens plus particulièrement à remercier Monsieur Pierre-Guy SAURIAU, chercheur CNRS qui m'a soutenu et conseillé tout au long de ce difficile apprentissage qu'est la Recherche. Qu'il soit vivement remercié du temps qu'il m'a consacré. Sans lui, je n'aurais pas pu mener à bien mon travail de thèse.

Je ne saurais pas oublier Evelyne et Pierre RICHARD dont l'amitié et le dévouement m'ont été d'une aide précieuse.

Je remercie plus spécialement l'ambassade de France à Séoul en Corée du sud et le CNOUS qui m'ont permis d'avoir un salaire pendant trois ans.

Je remercie les membres du CREMA-L'Houmeau et de la station d'IFREMER La Tremblade, où j'ai réalisé une partie de cette étude : Serge MAESTRINI, Alain HERBLAND, Christian BECHEMIN, Gérard BLANCHARD, Robert GALOIS, Dominique GOULEAU, James GERMANEAU, Michelle FEUILLET-GIRARD, Jean-Paul et Françoise LAGARDERE, Annie PASTOUREAUD, Serge BOUGRIER, Daniel RAZET, Jean PROU, Cédric BACHER, Philippes GEAIRON et Armelle BONPAIN

A Florence VOUVE, Malika BEL HASSEN, Cécile CROTTEREAU, Jean-Marc GUARINI, Sébastien LEFEBVRE, Ridha MALLEKH, Bruno ERNANDE, Christine DUPUY, Christel LEFRANCOIS, Claire LABRY à qui je ne dis rien de plus que déjà dit.

Je voudrais aussi adresser mes remerciements à mes grands amis Daniel GRZEBYK et Mi-Sun SHIN, Anne-Laure et Laurent BARILLE, et Imed DJEMALI ainsi que LA BAIE DE MARENNES-OLERON.

INTRODUCTION **RESUME** REFERENCES

Structures trophiques et production secondaire dans les réseaux benthiques intertidaux du bassin de Marennes-Oléron : utilisation du traçage isotopique naturel

KANG Chang-Keun

CREMA (CNRS-IFREMER), Place du séminaire, BP 5, 17137 FRANCE.

Directeur de thèse : ROBERT Jean-Michel, Professeur Université de Nantes.

Responsable scientifique : SAURIAU Pierre-Guy, Chargé de Recherches CNRS, L' Houmeau.

La structure des réseaux trophiques intertidaux de la baie de Marennes-Oléron (côte atlantique, France) a été décrite grâce à l'usage du traçage isotopique naturel du carbone et de l'azote. La composition isotopique d'une quarantaine d'espèces, représentant les espèces les plus abondantes des peuplements de la macrofaune endogée intertidale hors mollusques cultivés, a été analysée de façon saisonnière en 3 transects. Les transects choisis sont caractéristiques de la variabilité des conditions bio-sédimentaires et hydrodynamiques de la baie : la vasière de Brouage située sur la côte continentale, un estran sablo-vaseux de l'île d'Oléron et un estran de sables fins envasés à Ronce-les-Bains au sud de la baie.

Les principales sources primaires de matière organique que sont la végétation terrestre, le phytoplancton estuarien, les macroalgues, les herbiers de *Zostera noltii* et les microalgues benthiques ou microphytobenthos, possèdent une composition isotopique bien discriminée par le couplage des deux rapports isotopique $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$. Bien que de grandes quantités de détritiques terrestres puissent être introduites dans la baie par les fleuves Charente et Gironde, aucune évidence d'une signature organique terrestre n'est détectée dans les consommateurs des estrans intertidaux de la baie. La composition isotopique des consommateurs primaires (suspensivores, déposivores) et secondaires (prédateurs, nécrophages) indique au contraire que leur nourriture trouve son origine dans les phytoplanctons côtiers et estuariens et le microphytobenthos. La proportion relative de ces sources de carbone est évidemment modulée par le comportement trophique des espèces mais le carbone issu du microphytobenthos apparaît toujours dominant. Ainsi les suspensivores comme *Crepidula fornicata*, *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Elminius modestus* et *Solen marginatus* utilisent ces sources alors que la principale nourriture des déposivores (*Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Hydrobia ulvae*, *Corophium volutator*) provient du microphytobenthos. Cependant, des signatures isotopiques différentes ont été mises en évidence. Ainsi, dans les herbiers intertidaux de *Zostera noltii* d'Oléron, des espèces comme *Hydrobia ulvae* et *Littorina littorea* assimilent à l'évidence du carbone issu des zostères, soit à travers l'ingestion de bactéries, d'épiphytes ou plus probablement de détritiques des zostères. Cette signature isotopique particulière se

retrouve aussi chez d'autres dépositives de l'herbier et par voie de conséquence chez leurs prédateurs.

Un nouveau modèle d'étude est ensuite présenté pour établir le lien quantitatif entre la production secondaire d'un suspensivore et les sources primaires de nourriture mise à sa disposition *in situ*. Cette espèce, la coque, *Cerastoderma edule* est en biomasse le principal compétiteur trophique des huîtres *Crassostrea gigas* cultivées dans la baie. La dynamique temporelle du seston sur l'estran sableux de Ronce dépend quantitativement du cycle tidal et des vents locaux. Au contraire, les biomasses du microphytobenthos sont quasi constantes dans le temps. Cependant, peu d'estimateurs de la qualité nutritive du seston montrent de nettes variations saisonnières, corrélées avec les blooms phytoplanctoniques. La croissance des coques adultes est printanière - estivale, lorsque la qualité nutritive du seston est élevée, alors que les recrues et juvéniles de coques grandissent au cours de l'été - automne. Les réserves énergétiques et le cycle reproducteur des adultes ainsi que la croissance et la production secondaire des adultes et juvéniles sont corrélés au temps d'immersion.

L'analyse des signatures isotopiques en C et N des coques et de leurs sources primaires de nourriture montre que le microphytobenthos et la fraction algale de la MOP du seston sont leurs principales sources de nourriture. Une nette variation saisonnière du $\delta^{13}\text{C}$ des coques adultes a été observée (surtout lors de l'hiver doux de 1994-1995 avec de fortes crues fluviales), alors qu'aucune variation saisonnière n'a été observée pour les recrues et juvéniles, excepté pour les plus jeunes stades recrutés en juin. Ces différences de signature isotopique intra-spécifique indiquent que les coques adultes sont plus dépendantes de MOP du seston et de sa variabilité alors que, recrues et juvéniles de coques sont étroitement liés aux ressources en microphytobenthos. Les contributions relatives de ces deux sources à la production secondaire de la coque ont été estimées en utilisant un modèle de mélange à deux sources. Pour l'estran sableux de Ronce-les-Bains, 89 % de la production secondaire des juvéniles et 63 % de celle des adultes proviennent du microphytobenthos. A l'échelle de la population, 72 % de la production secondaire de la coque sont issus du microphytobenthos.

En définitive, nos résultats suggèrent que les sources de matière organique gouvernant les flux d'énergie dans les réseaux trophiques benthiques intertidaux de la baie de Marennes-Oléron soient essentiellement autochtones. Ils permettent aussi d'analyser, sous un jour nouveau, la question de la compétition trophique dans cet écosystème conchylicole entre d'une part, les suspensivores épigés cultivés *Crassostrea gigas* et *Mytilus edulis* et, d'autre part, les suspensivores endogés comme *Cerastoderma edule*.

Trophic structures and secondary production in the intertidal benthic food webs of Marennes-Oléron Bay : utilisation of natural isotope tracers

Trophic structure in intertidal benthic food webs of Marennes-Oléron Bay (Atlantic coast, France) was evaluated using stable carbon and nitrogen isotope ratios ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$). Isotopic composition for a total of 40 main consumer species, representative of the more abundant species of intertidal macrozoobenthic assemblages, was analysed seasonally in 3 intertidal transects. The 3 transects are characterised by different sedimentary and hydrodynamic conditions: the eastern mudflats of Brouage, the western sandy mudflats along Oléron Island and the southern sandflats of Ronce-les-Bains (La Tremblade).

Main primary food sources (terrestrial vegetation, estuarine phytoplankton, macroalgae, seagrass *Zostera noltii* and microphytobenthos) for consumers displayed relatively well distinct isotopic values, particularly in the carbon and nitrogen isotopic ratios. There was an overlap in carbon isotopic values for some primary producers, which produces ambiguity in interpreting food web structure by the natural isotope analyses. Dual isotopic approach of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ provided clear resolution against the ambiguity. Although considerable amounts of terrestrial organic detritus were introduced into the bay ecosystem via the two main river systems of the Charente river and the Gironde estuary, no isotopic signatures for the contribution of terrestrial detritus to the intertidal consumers were detected.

The isotopic composition of both primary (suspension- and deposit-feeders) and secondary consumers (predators and scavengers) indicated that their major food sources of carbon were originated from phytoplankton and microphytobenthos (mainly benthic diatoms) in all the intertidal flats. The relative importance of both main sources was indeed determined by feeding strategies in consumers although all of them gain most of their diet from microphytobenthos. Most of suspension-feeders including *Crepidula fornicata*, *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Elminius modestus*, *Solen marginatus* utilise both sources as food, whereas food source for the remaining consumers originates directly from microphytobenthos (viz. *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Hydrobia ulvae*, *Corophium volutator*). Some isotopic signatures for additional food sources were also found. The isotopic composition in a few consumers e.g. *Hydrobia ulvae*, *Littorina littorea* collected in seagrass *Zostera noltii* bed supports that intertidal seagrass (in detritical forms) could be a significant source of nutrition for seagrass meadow deposit-feeding species. A contribution of unidentified microphytobenthos groups was also detected for some deposit-feeders in the southern sandflats. Finally, these results suggest that the sources of organic matter functioning intertidal food webs of the Marennes-Oléron Bay are primarily autochthonous.

We proposed a new attempt to elucidate the relationship between availability of food resources and the secondary production of the edible cockle (a suspension-feeding species). *Cerastoderma edule*, the biomass of which constitutes an important trophic link in the food chain of Marennes-Oléron Bay, is the main trophic competitor of cultivated oysters *Crassostrea gigas*. Seston dynamics in water column of the studied southern sandflats was characterised by strong fortnightly variation in seston quantity. On the contrary, dynamic of microphytobenthos biomasses appeared to be more constant with time. However, a few estimates representing seston quality as food available to consumers displayed distinct seasonal variation, correlated with spring algal bloom. The maximum growth of adult cockles was observed during the spring to early summer period when the quality of seston was relatively high, whereas cockle spat grew from settlement (mainly in summer) to late autumn. Their annual growth rate and productivity increased with increasing submersion time. Energy reserves and spawning cycle of adults were also determined by submersion time. These results confirm the suggestion that secondary production is linked to tidal submersion time. Dual isotope plot of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ for the cockles and available primary diet sources on the sandflats suggest that there are two major sources of organic matter assimilated by cockles: microphytobenthos and suspended POM. A distinct seasonal variation in the $\delta^{13}\text{C}$ values of adult cockles was found, especially during the mild winter of 1994-1995 characterised by exceptional high riverine run-off, but no significant seasonal variation was noted for 0-group cockles, excepted for spat in June. So considerable difference in isotopic composition between adult and juvenile cockles were observed. Seasonal variations in $\delta^{13}\text{C}$ values reflect higher dependence of adult cockles on POM variability although spat and juveniles are closely linked to microphytobenthos.

The relative contribution of both primary diet sources to secondary production of the cockle population was assessed by combining a simple stable isotope mixing model with its production. On the studied sandflats of Ronce-les-Bains, 89 % of annual juvenile production and 63 % of adult production, respectively, were derived from microphytobenthos. Finally, it was estimated that 72 % of overall total annual secondary production of the cockle population in the studied sandflats resulted from microphytobenthos, strongly indicating that the production of cockle population is largely sustained by microphytobenthic food source and mediated through near-bed resuspension processes.

Finally, these results can be analysed in the view of trophic relationships between wild endofaunal suspension-feeders as *Cerastoderma edule* and cultivated epifaunal suspension-feeders as *Crassostrea gigas* and *Mytilus edulis* in this shellfish ecosystem.

**Structures trophiques et production secondaire dans les réseaux
benthiques intertidaux du bassin de Marennes-Oléron : utilisation
du traçage isotopique naturel**

Table des matières

Introduction générale

Première partie :

Cartographie de la structure des réseaux trophiques benthiques

Chapitre I : Caractéristique hydro-sédimentaires et biogéographiques

1-1. HYDROBIOLOGIE ET HYDRODYNAMISME EN BAIE DE MARENNES-OLÉRON	22
1-2. L'ENVIRONNEMENT SÉDIMENTAIRE	28
1.3 CARACTÉRISTIQUES BIOGÉOGRAPHIQUES.....	30
1.3.1 LA FLORE.....	30
1.3.2 LA FAUNE.....	34
<i>1.3.2.1 Vasière de Brouage.....</i>	<i>39</i>
<i>1.3.2.2 Estran sablo-vaseux d'Oléron.....</i>	<i>45</i>
<i>1.3.2.3 Estran vaso-sableux de Ronces.....</i>	<i>45</i>

Chapitre II : Caractérisation trophique des habitats intertidaux par l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote

2.1 INTRODUCTION	47
2.2 MATERIEL & METHODES	51
2.2.1 SITES D'ÉTUDE	51
2.2.2 ECHANTILLONNAGE ET TRAITEMENT DES ÉCHANTILLONS	53
2.2.3 ECHANTILLONNAGE POUR ANALYSES ISOTOPIQUES.....	54
2.3 RESULTATS	54
2.3.1 CARACTÉRISTIQUES ISOTOPIQUES DU SESTON	54
2.3.2 RAPPORTS ISOTOPIQUES DES CONSOMMATEURS	56
2.3.2.1 <i>Estrans orientaux : vasière de Brouage</i>	64
2.3.3.2 <i>Estrans occidentaux : côte est d'Oléron sans herbier de Zostera noltii</i>	67
2.3.3.3 <i>Estrans occidentaux : côte est d'Oléron avec herbier de Zostera noltii</i>	69
2.3.3.4 <i>Estrans du sud : plage de Ronce-les-Bains</i>	73
2.4 DISCUSSION	76
2.4.1 RÉSEAU TROPHIQUE DES VASIÈRES INTERTIDALES	78
2.4.2 RÉSEAU TROPHIQUE DES ESTRANS SABLO-VASEUX	85
2.4.3 RÉSEAU TROPHIQUE DES HERBIERS INTERTIDaux DE <i>ZOSTERA NOLTII</i>	88
2.4.4 RÉSEAU TROPHIQUE DES ESTRANS VASO-SABLEUX DE RONCE-LES-BAINS	90
2.5 CONCLUSION	94

Seconde partie

Caractéristiques des sources de nourritures potentielles pour les bivalves endogés

Chapitre III : Dynamique temporelle, composition et valeur nutritive du seston en zone intertidale sableuse

3.1 INTRODUCTION	96
3.2 MATERIELS ET METHODES	99
3.2.1 SITE D'ÉTUDE ET MÉTHODES <i>IN SITU</i>	99
3.2.2 ANALYSES AU LABORATOIRE	102
3.2.3 ANALYSE DES DONNÉES	103
3.3 RESULTATS	103
3.3.1 CONDITIONS PHYSIQUES <i>IN SITU</i>	103
3.3.2 VARIATION SAISONNIÈRE DU SESTON	104
3.3.3 VARIATION DU SESTON DURANT UN CYCLE DE MARÉE	120
3.4 DISCUSSION	124
3.5 CONCLUSION	129

Chapitre 4 : Mise en évidence de l'origine des sources nutritives assimilées par la coque, *Cerastoderma edule*

4.1 INTRODUCTION	131
4.2 MATERIELS & METHODES	135
4.2.1 SITE D'ÉTUDE.....	135
4.2.2 ECHANTILLONNAGE ET PRÉPARATION DES ÉCHANTILLONS	137
4.2.3 ANALYSES DES ISOTOPES STABLES	138
4.3 RESULTATS	138
4.3.1 ABONDANCE DES SOURCES POTENTIELLES DE NOURRITURE.....	138
4.3.2 COMPOSITION ISOTOPIQUE DES SOURCES POTENTIELLES	142
4.3.3 COMPOSITION ISOTOPIQUE DE LA COQUE.....	143
4.4 DISCUSSION	144
4.4.1 COMPOSITION EN ISOTOPES STABLES DES SOURCES DE NOURRITURE.....	144
4.4.2 IDENTIFICATION DES SOURCES DE NOURRITURE ASSIMILÉES	146
4.4.3 VARIATIONS SAISONNIÈRES DES VALEURS $\delta^{13}\text{C}$ DES COQUES ADULTES	149
4.4.4 VARIATIONS DES VALEURS $\delta^{13}\text{C}$ ENTRE COQUES ADULTES ET JUVÉ NILES.....	151
4.5 CONCLUSION	155

Troisième partie

Quantification des transferts de carbone pour la production secondaire d'un bivalve endogé

Chapitre V : Croissance, reproduction et composition biochimique de la coque, *Cerastoderma edule* (L.) : effet du taux d'émersion

5.1 INTRODUCTION	157
5.2 MATERIELS ET METHODES.....	159
5.2.1 SITE D'ÉTUDE ET MÉTHODES <i>IN SITU</i>	159
5.2.2 ANALYSE DE SÉDIMENT.....	162
5.2.3 MESURES BIOMÉTRIQUES	163
5.2.4 MESURES BIOCHIMIQUES	164
5.2.5 ESTIMATION DE LA VALEUR ÉNERGÉTIQUE.....	165
5.2.6 CENDRES	165
5.2.7 INDICE DE CONDITION.....	166
5.2.8 ANIMAL STANDARD.....	166
5.2.9 TRAITEMENTS STATISTIQUES.....	167
5.3 RESULTATS	168
5.3.1 CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES	168
5.3.2 CROISSANCE DE LA COUILLE ET DES TISSUS	171
5.3.3 INDICE DE CONDITION.....	175
5.3.4 ACTIVITÉ REPRODUCTRICE.....	177
5.3.5 ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DES TISSUS.....	177
5.3.6 ÉVOLUTION SAISONNIÈRE DE LA COMPOSITION BIOCHIMIQUE	183
5.4 DISCUSSION.....	194
5.5 CONCLUSION	202

Chapitre VI : Production secondaire de *Cerastoderma edule* (L.) quantification de l'importance du microphytobenthos pour sa nutrition.

6.1 INTRODUCTION	203
6.2 MATERIEL & METHODES	207
6.2.1 SITE D'ÉTUDE	207
6.2.2 ÉCHANTILLONNAGE DE LA POPULATION DE COQUE	209
6.2.3 ESTIMATION DES TERMES DE PRODUCTION ET D'ÉLIMINATION	210
6.2.4 ÉCHANTILLONNAGE POUR ANALYSES ISOTOPIQUES	212
6.3 RESULTATS	213
6.3.1 RECRUTEMENT, ABONDANCE ET BIOMASSE	213
6.3.2 CROISSANCE DE LA COQUILLE	214
6.3.3 ESTIMATION DE LA PRODUCTION SECONDAIRE	216
6.3.4 UTILISATION D'UN MODÈLE DE MÉLANGE À DEUX SOURCES	217
6.4 DISCUSSION	224
6.4.1 RECRUTEMENT ET CROISSANCE	224
6.4.2 CROISSANCE	226
6.4.3. PRODUCTION SECONDAIRE	228
6.4.4. CONTRIBUTION DU MICROPHYTOBENTHOS À LA PRODUCTION SECONDAIRE	229

Conclusion générale

CONCLUSION GÉNÉRALE.....	232
--------------------------	-----

Bibliographie

INTRODUCTION GENERALE

Introduction générale

La zone littorale constitue une zone de transition entre la terre et la mer tout en étant un prolongement de l'environnement marin. Elle se caractérise cependant par une plus grande variabilité des paramètres environnementaux que l'écosystème marin mais abrite aussi des communautés benthiques abondantes et diversifiées. Par rapport à la haute mer, les plantes benthiques littorales peuvent jouer un rôle plus important que le plancton comme source de nourriture pour les animaux épigés ou endogés. De plus, ces écosystèmes littoraux reçoivent des détritiques d'une double origine : terrestre et marine. Ils abritent donc des communautés benthiques abondantes, à forte productivité qui attirent toute une guilda de prédateurs, depuis les oiseaux, les crabes, les crevettes et les poissons. Ce sont aussi des zones privilégiées pour les activités d'élevage conchylicole et piscicole.

La biomasse produite par les algues benthiques et planctoniques peut être utilisée directement par les consommateurs de la zone intertidale alors que les macroalgues, les herbes marines et les halophytes s'engagent généralement dans ce réseau trophique *via* leurs détritiques (Newell 1979, Reise 1985). Newell (1979) montre aussi par de nombreux exemples que la chaîne alimentaire des zones intertidales est basée principalement sur la production primaire des végétaux benthiques (microalgues et macroalgues fixées), alors que phytoplancton est à la base de la production primaire du domaine côtier et du large. Du point de vue des sources de matière organique qui alimentent les écosystèmes de substrats meubles de la zone intertidale, McLusky (1989) a proposé de dissocier par une simple dichotomie les deux systèmes intertidaux de l'Amérique du Nord et de l'Europe : les plantes de marais salés (halophytes) de type *Spartina* occupent la majeure partie de la zone intertidale de la côte est des Etats-Unis. Par contre, les plantes de ce type se limitent aux parties les plus hautes de la zone intertidale meuble en Europe. Les estrans non-rocheux européens se caractérisent par de vastes zones dénudées hébergeant des espèces microphytobenthiques (de Jonge & van Beusekom 1992, Riéra *et al.* 1996, Créach *et al.* 1997, Guarini *et al.* 1998).

Introduction générale

Les substrats meubles (surtout vaseux) sont aussi associés aux zones côtières sous l'influence des estuaires. En effet, la plupart des vastes plateaux continentaux vaseux dans le monde sont liés aux débouchés des rivières en mer. Naturellement, les écosystèmes littoraux de type estuarien sont caractérisés par de grandes quantités de matière organique, un petit nombre d'organismes et une forte productivité secondaire (Nybakken 1982). La contribution relative des sources autochtones *et allochtones* au sein des réservoirs de matières organiques varie d'un estuaire à un autre mais aussi spatialement dans un estuaire. S'ajoute aux variations spatiales des sources de matière organique, leur variabilité temporelle dont l'échelle de variation est graduée de la minute à l'heure puis à l'année. Cette double variabilité spatio-temporelle engendre de fortes fluctuations de l'abondance de la matière organique et de sa composition qualitative qui peut être incorporée dans les réseaux trophiques pélagiques et benthiques.

Prenant les exemples de réseaux trophiques cités par McLusky (1989), il est possible de simplifier et de proposer une schématisation d'un réseau trophique typique d'Europe du Nord (Figure I-1). Les herbivores, par broutage, consomment généralement une petite part de la production des macrophytes et macroalgues. En majorité, la matière organique produite est dégradée en détritits. La faible productivité primaire de la colonne d'eau, le petit nombre d'herbivores et la présence de grandes quantités de détritits suggèrent que la base du réseau trophique estuarien soit détritique. Cependant, une plus grande part de la production primaire phytoplanctonique et des microalgues benthiques est consommée par le zooplancton, les poissons planctonophages, la microfaune interstitielle et la macrofaune déposivore et / ou suspensivore. De toute façon, il n'est pas si facile d'identifier les bases nutritives d'un réseau trophique particulier car les détritits proviennent de diverses sources potentielles, depuis les rivières jusqu'à l'océan. L'importance relative de chacune de ces diverses sources dans les réseaux trophiques est un sujet largement débattu (Michener & Shell 1994).

Introduction générale

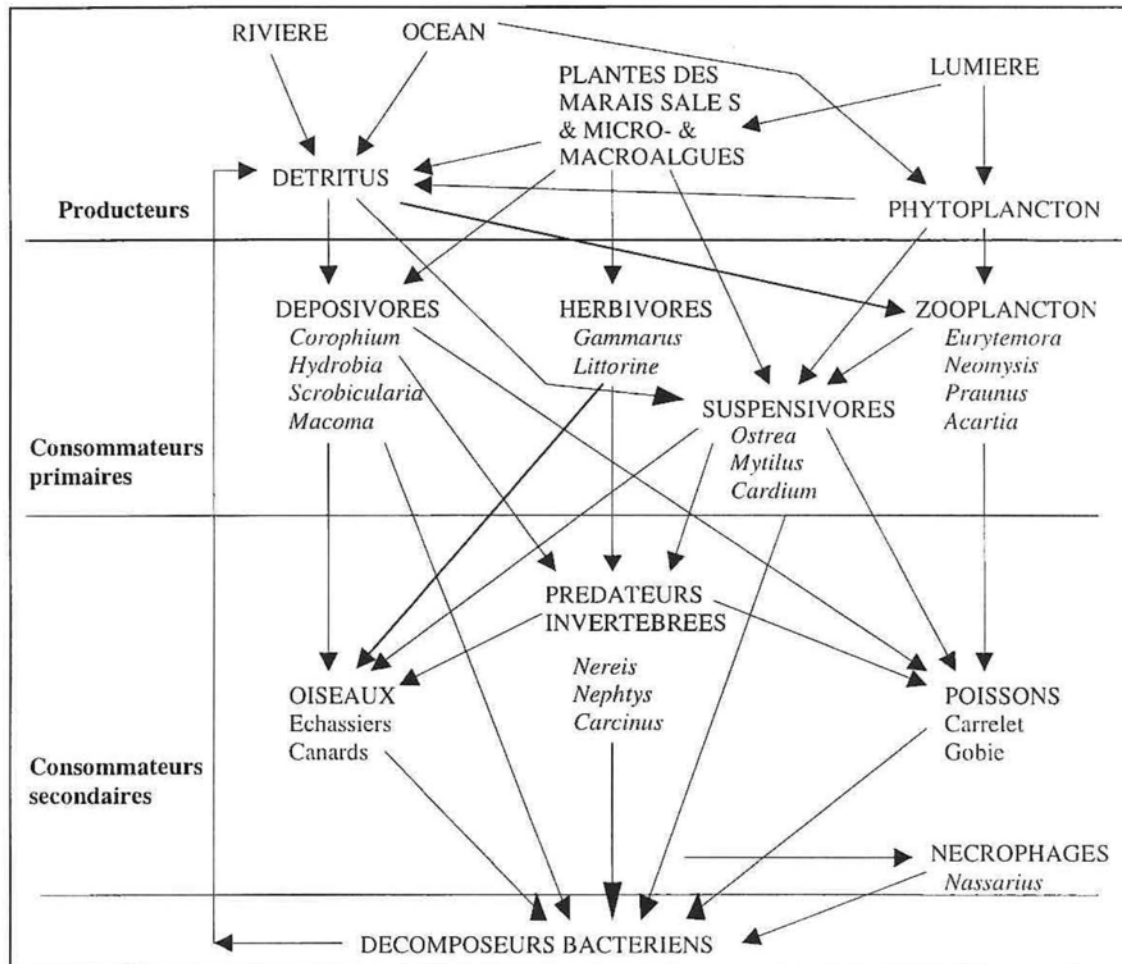


Figure I-1 : Un réseau trophique dans un estuaire schématisé (Modifié d'après McLusky, 1989)

En particulier, une meilleure compréhension des sources trophiques utilisées dans un système découle de l'évaluation des variations spatio-temporelles de leur importance relative. De même, prendre en compte l'écophysiologie de la nutrition et le mode de collecte de la nourriture des diverses espèces d'un écosystème, est un élément déterminant pour en appréhender le fonctionnement. Cependant, aucune méthode d'étude classique ne s'avère parfaitement adaptée pour résoudre une telle complexité. Les études précédentes (Odum 1968, Tagatz 1968, Odum & Heald 1972) ont employé l'analyse des contenus stomacaux, qui donne des estimations approchées du pourcentage des diverses sources ingérées par les espèces. Ces estimations peuvent aussi être biaisées par la présence de proies non assimilées, ou à l'opposé,

de proies facilement digérées qui en perdant leurs caractéristiques morphologiques plus rapidement que les autres empêchent leur détermination et donc leur estimation (Feller *et al.* 1979). De plus, les études sur l'ingestion ne donnent habituellement pas de renseignement en ce qui concerne les sources primaires de carbone utilisées *in situ* par les consommateurs du réseau trophique (Hughes & Sherr 1983, Knox 1986). Enfin, existent d'autres méthodes afin d'étudier les flux de matières dans les réseaux trophiques (relations trophiques, marquage radio-isotopique et méthodes immunologiques), mais ces techniques sont d'un emploi délicat et ne donnent pas de résultats nécessairement satisfaisants (Michener & Shell 1994). Au contraire, la technique des rapports isotopiques naturels fournit des indices sur l'origine et les transformations de la matière organique au sein des réseaux trophiques. Cette propriété permet d'utiliser l'analyse isotopique pour établir les liens entre les différents compartiments de réseaux trophiques complexes comme ceux des milieux estuariens. Grâce à l'emploi de cette technique, je vais m'attacher à estimer la variabilité spatio-temporelle de la structure fonctionnelle des réseaux trophiques benthiques de l'écosystème conchylicole de Marennes-Oléron et proposer, pour la première fois, un bilan trophique complet sur une population d'un suspensivore endogé, la coque, *Cerastoderma edule* (Linné).

I.1 La technique des rapports isotopiques naturels

Les rapports isotopiques naturels fournissent des traceurs sur l'origine et les transformations de la matière organique (Fry & Sherr 1984, Peterson *et al.* 1985, Richard & Williams 1987, Michener & Shell 1994). Les variations naturelles d'abondance isotopique sont faibles en valeur absolue et pour obtenir la précision requise, la mesure relative à un standard, exprimée par l'unité δ , est utilisée. Elle se calcule par l'équation :

$$\delta X \text{ ‰} = [(X/Y \text{ échantillon}) / (X/Y \text{ standard}) - 1] \times 10^3$$
 (X : isotope mineur ; Y : isotope majeur). Le standard se réfère généralement au PDB (Pee Dee Belemnite standard)

pour le carbone et à l'azote atmosphérique pour l'azote. Les hypothèses de base pour utiliser la technique des isotopes stables naturels de la matière organique sont : (1) les sources de nourriture doivent avoir des rapports isotopiques caractéristiques et (2) la composition isotopique des sources de nourriture doit être conservée par la chaîne alimentaire.

I.1.1 Première hypothèse : Identification des sources de matière organique

L'identification de l'origine de la matière organique s'avère essentielle pour estimer la contribution des différentes sources aux flux de matière qui traversent les écosystèmes. En condition naturelle, il a été observé de grandes variations de la composition isotopique entre les différents groupes de producteurs primaires, ce qui permet de les distinguer les uns des autres (Stephenson & Lyon 1982, Tan & Strain 1983, Fry & Sherr 1984). En effet, la composition isotopique des producteurs primaires dépend essentiellement de celle des éléments nutritifs originels et des voies de synthèse qu'ils utilisent (Estep *et al.* 1978, Sherr, 1982). Lorsqu'elle est fixée dans la matière organique, cette composition ne subit alors que de très faibles variations lors des processus de dégradation et de transfert dans la chaîne alimentaire (Fry *et al.* 1983, Gearing *et al.* 1984, Fenton & Ritz 1988).

Deux facteurs principaux contribuent à fixer la composition caractéristique en isotopes stables des producteurs primaires. Premièrement, l'influence de la composition originelle du carbone inorganique est facilement mise en évidence par la comparaison entre les végétaux terrestres et marins ayant le même mode de photosynthèse (C_3) : les plantes terrestres fixent le CO_2 de l'air ($\delta^{13}C = -7 \text{ ‰}$) et produisent du carbone organique ayant un $\delta^{13}C$ de -29 ‰ , alors que le phytoplancton marin qui utilise le carbone inorganique dissous ($\delta^{13}C \approx 0 \text{ ‰}$) a une composition de -23 ‰ . De la même façon, cela permet de distinguer dans les régions estuariennes, les végétaux aquatiques car ils utilisent le carbone inorganique

Introduction générale

dissous des rivières qui a une composition isotopique assez différente (-5 à -10 ‰) de celle du carbone inorganique des océans (Sackett & Moore 1966, Sherr 1982, Tan & Strain 1983).

Le type de biosynthèse utilisée pour fixer les éléments minéraux conduit à des fractionnements isotopiques très variables. L'azote, par exemple, est fixé selon des voies différentes, selon que l'organisme utilise l'azote atmosphérique ou métabolise des composés azotés dissous (Virginia & Delwiche 1982) et il en résulte une composition isotopique différente. Il y a classiquement deux types majeurs de photosynthèse : les enzymes impliquées dans la fixation du carbone se nomment phosphoenolpyruvate (PEP) carboxylase pour le cycle en C₄ (cycle de Hatch-Slack) et ribulose-1,5-biphosphate (RuBP) carboxylase pour le cycle de C₃ (cycle de Calvin). Des études *in vitro* ont montré que le fractionnement isotopique du PEP est relativement petit de -0,5 à 3,6 ‰ (Whelan *et al.* 1973, Reibach & Benedict 1977) alors que celle due au RuBP est beaucoup plus grande de -41 à -23 ‰ (Estep *et al.* 1978, Wong *et al.* 1979).

Tableau I-1 : Compositions isotopiques des principaux producteurs primaires (d'après Currin *et al.* 1995, * Richard & Williams 1987, ** Fry 1991). Moyenne ± 1 écart type

Plantes	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
<i>Spartina alterniflora</i> , vivante	-13,0 ± 0,5	5,8 ± 3,5
" morte	-12,8 ± 0,3	2,5 ± 0,6
" détritique	-15,0 ± 1,9	7,7 ± 4,9
Phytoplancton marin	-21,1 ± 2,4	7,6 ± 1,4
Macroalgue benthique	-16,6 ± 5,8	7,0 ± 0,8
Microalgue benthique, diatomées	-16,0 ± 2,4	2,1 ± 2,3
" , Cyanobactéries	-11,1 ± 2,8	3,0 ± 1,9
Plante terrestre C ₃	-31 à -23 *	-5 à 2 **
Plante terrestre C ₄	-14 à -10 *	-5 à 2 **

Les différents groupes de plantes, qui vont jouer un rôle important comme sources de matière organique dans les réseaux trophiques, peuvent avoir des valeurs distinctes en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, ce que résume le tableau présenté par Currin *et al.* (1995) (Tableau I-1).

I.1.2 Seconde hypothèse : Transferts dans la chaîne alimentaire

Alors que les processus métaboliques modifient la composition biochimique des éléments assimilés, la composition isotopique est généralement préservée et peut servir de traceur. De nombreux travaux expérimentaux ont montré qu'un animal garde la composition isotopique de la nourriture qu'il ingère (Haines 1976, DeNiro & Epstein 1978, 1981, Fry & Arnold 1982, Rau *et al.* 1983, Minagawa & Wada 1984, Schoeninger & DeNiro 1984, Wada *et al.* 1987), mais avec un petit enrichissement relativement à sa nourriture. Pour les organismes présents dans les écosystèmes marins, cet enrichissement est à peu près de 1 ‰ pour le carbone et de 3 à 4 ‰ pour l'azote. En général, lorsque de grandes différences de $\delta^{13}\text{C}$ existent entre les sources de nourriture, ce traceur est utilisé comme fonction discriminante des sources de nourritures assimilées par le réseau trophique. Les écarts de $\delta^{15}\text{N}$ plus prononcés que ceux de $\delta^{13}\text{C}$ peuvent compliquer l'analyse mais comme l'enrichissement en $\delta^{15}\text{N}$ est prévisible entre une proie et son prédateur, ce traceur est utilisé pour déterminer le niveau trophique du prédateur dans la chaîne alimentaire ou bien pour prédire la position trophique des animaux (Hobson & Welch 1992, Rau *et al.* 1992, Hobson *et al.* 1995).

I.1.3 Utilisation des rapports isotopiques pour décrire les réseaux trophiques des écosystèmes côtiers et estuariens

De nombreuses études ont utilisé les isotopes stables pour déterminer la structure de réseaux trophiques marins et estuariens (revues de Fry & Sherr 1984, Michener & Schell

Introduction générale

1994). Les résultats les plus convaincants ont été obtenus pour les écosystèmes marins côtiers, où coexistent des sources de carbone issues de végétaux terrestres et marins (algue, phytoplancton, macrophytes), pour les marais salés (Haines 1976, Peterson *et al.* 1985, Currin *et al.* 1995, Page 1997), les estuaires (Haines & Montague 1979, Gearing *et al.* 1984, Peterson *et al.* 1985, Peterson & Whitfield 1997, Riera 1998) et les champs de macroalgues et phanérogames marines (Thayer *et al.* 1978, Fry & Parker 1979, McConnaughey & McLoy 1979, Fry *et al.* 1982, 1983, Dauby 1989). Pour chacune de ces études, la conclusion majeure qui émerge est que le carbone assimilé dans ces réseaux trophiques provient d'un mélange de plusieurs sources indépendantes. Leur ratio dépend de leur disponibilité *in situ* qui varie d'un site à un autre et qui est modulée par une possible sélectivité d'ingestion et / ou d'assimilation.

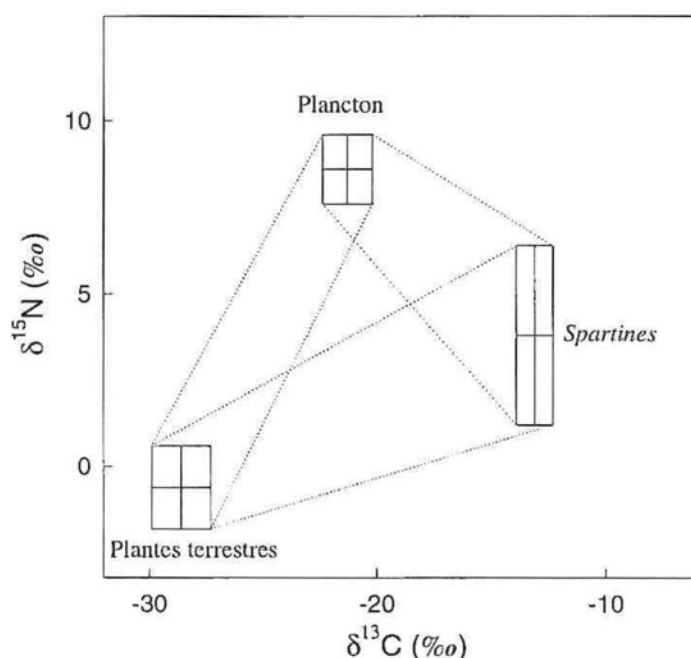


Figure I-2 : Détermination des sources de matière organique par l'analyse multi-isotopique (d'après Peterson *et al.* 1985).

La plupart de ces études ont utilisé le rapport isotopique stable du carbone, mais quelques-unes d'entre elles ont combiné les isotopes stables du carbone et de l'azote. En effet, Mariotti *et al.* (1984) par exemple, ont montré que du fait de la complexité des systèmes estuariens, l'usage d'un seul traceur comme le carbone peut aboutir à des résultats ambigus d'interprétation ardue. De ce point de vue, quant l'identification et la discrimination des sources ne peuvent être assurées par le seul usage des isotopes du carbone, l'analyse combinée des rapports isotopiques du carbone et de l'azote est recommandée. Cette démarche s'avère particulièrement adaptée en milieu estuarien en regard des systèmes océaniques (Peterson *et al.* 1985, Peterson & Howarth 1987, Fry 1988, Currin *et al.* 1995).

I-2. Présentation du bassin de Marennes-Oléron

Le bassin ostréicole de Marennes-Oléron est une baie estuarienne s'étendant sur une superficie de 180 km², dont 60 % de zones intertidales, entre l'île d'Aix au nord dans le prolongement de l'estuaire de la Charente et le Pertuis de Maumusson au sud à hauteur de l'embouchure de la Seudre (Figure I-3). A l'ouest, l'île d'Oléron l'isole de l'influence directe de l'Océan Atlantique, mais laisse néanmoins pénétrer l'eau océanique au nord-ouest par le Pertuis d'Antioche. C'est un écosystème de type macrotidal avec un marnage de l'ordre de 6 m, caractérisé par un faible temps de résidence des masses d'eau (de 4 à 10 jours suivant les coefficients de marée) et une circulation résiduelle suivant un axe nord-sud (Dechambenoy *et al.* 1977, Bacher 1989).

Il bénéficie en outre d'apports dissous et particuliers de la Charente (représentant 90 % des apports d'eau douce) et est placé occasionnellement dans le panache des eaux de la Gironde en cas de fortes crues et de vents favorables à l'extension du panache vers le nord (Jouanneau *et al.* 1985, Lazure & Jégou 1998). La conjonction de ces divers apports nutritifs avec la courantologie du bassin y assure un flux intermittent et rapide de nourriture. En outre,

Introduction générale

les sources autochtones de matières organiques, comme le microphytobenthos, semblent aussi importantes que les matières organiques d'origine allochtone (Cariou-Le Gall & Blanchard 1995, Riera & Richard 1996, Guarini *et al.* 1998). La multiplicité des sources de matière organique donne à l'écosystème de Marennes-Oléron un caractère aussi complexe que les estuaires cités en exemples par Knox (1986).

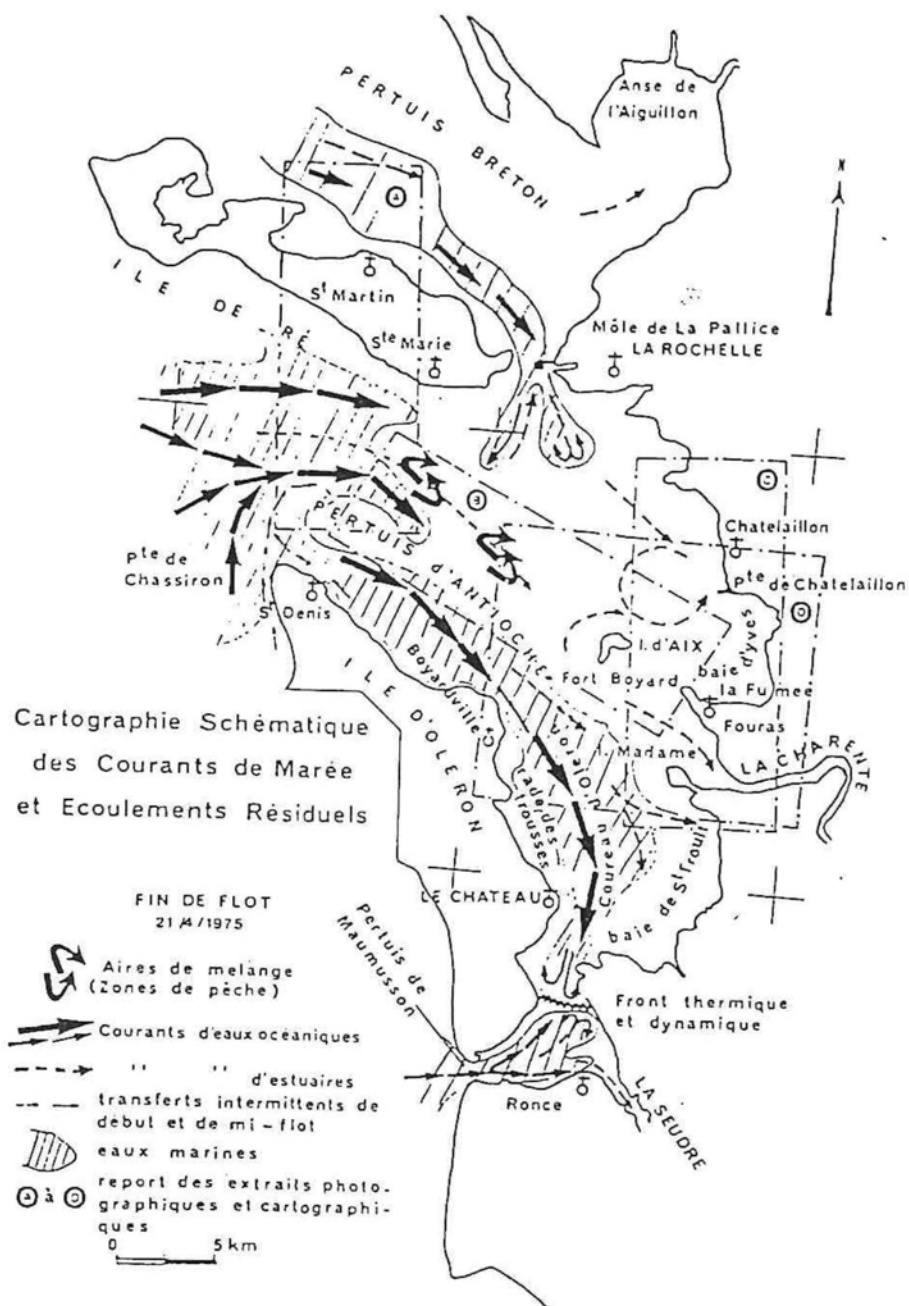


Figure I-3 : Schéma de la circulation des eaux dans le bassin de Marennes-Oléron selon Dechambenoy *et al.* (1977).

De telles caractéristiques confèrent à ce bassin une productivité biologique qui permet de soutenir une intense production conchylicole. Il s'agit en effet du plus vaste secteur ostréicole de France (2.854 ha) et du premier site européen pour la production de l'huître japonaise *Crassostrea gigas* avec 30.000 tonnes annuelles et une commercialisation atteignant 55.000 tonnes par an (Héral *et al.* 1989). La mytiliculture y représente également une part substantielle avec 100 km linéaires de bouchots. La nécessité de s'affranchir d'un mode de gestion empirique de la ressource conchylicole a conduit au déploiement de l'étude du fonctionnement de l'écosystème ostréicole charentais selon trois principaux thèmes de recherche, comme décrit par Sauriau (1992) : 1) l'étude du « compartiment huître », 2) l'étude de l'hydrobiologie du bassin de Marennes-Oléron et 3) l'étude des lois de transferts d'énergie entre le « compartiment eau-interface-sédiment » et le « compartiment huître » et par extension le « compartiment compétiteurs trophiques ». L'objectif final de ces travaux, surtout le dernier thème, était d'optimiser l'activité ostréicole en ajustant la biomasse cultivée à la capacité trophique du bassin.

L'hypothèse la plus vraisemblable pour expliquer la dégradation des performances de croissance des huîtres est que la demande énergétique du cheptel en élevage excède la capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron car le potentiel génétique de croissance n'est, en effet, pas altéré (Gérard 1997) et la pollution chronique reste faible et localisée (Alzieu & Héral 1984). Le premier modèle d'écosystème concernant le bassin de Marennes-Oléron, proposé par Bacher (1989), et qui visait à décrire la capacité trophique du bassin ostréicole, a été finalisé dans le cadre du programme européen FAR/TROPHEE (TROPHic capacity of Estuarine Ecosystems : 1991-1994) par Raillard & Ménesguen (1994). Dans ces études, un modèle de transport hydrodynamique de nourriture particulière à l'échelle macroscopique du bassin conchylicole permet de représenter la variation spatio-temporelle de la biomasse nutritionnelle disponible pour les bivalves cultivés et ce premier modèle est

couplé à un modèle d'écophysiologie de l'huître (Bacher 1989, Bacher *et al.* 1991, Raillard 1991).

De ce point de vue, les différentes espèces de mollusques en présence sont considérées comme des consommateurs de nourritures particulières mais aussi comme des assimilateurs de nourritures (Héral *et al.* 1987). Leurs stocks sont utilisés comme variables forçantes d'assimilation du modèle (Bacher 1989, Bacher *et al.* 1991). L'étude du compartiment <compétiteurs des huîtres d'élevage> s'insère alors dans la conception analytique du fonctionnement énergétique d'un tel système ostréicole (Héral 1987, Héral *et al.* 1989). Bien que ce type d'étude ait été réalisé pour *Crepidula fornicata* (Deslous-Paoli 1985), pour *Mytilus edulis* (Boromthanarat 1986) et pour *Cerastoderma edule* (Sauriau 1992), seule l'estimation des stocks totaux des mollusques benthiques non-cultivés du bassin ostréicole de Marennes-Oléron a été effectuée par Sauriau (1992). D'après cet auteur, le stock malacologique non-cultivé est évalué, au printemps 1984, à 15.900 ± 3.000 tonnes. Les suspensivores compétiteurs trophiques des huîtres *Crassostrea gigas* d'élevage représentaient alors près de 75 % de ce stock avec principalement *Cerastoderma edule* (5.000 ± 2.400 tonnes), *Mytilus edulis*, *Crepidula fornicata* et *Solen marginatus*. Cependant, aucune information n'était à ce jour disponible sur la variabilité spatio-temporelle de la structure des réseaux trophiques benthiques de l'écosystème conchylicole de Marennes-Oléron ni sur l'origine des sources de nourriture assimilées par les diverses espèces présentes.

Récemment, les recherches du CREMA (Centre de Recherches en Ecologie Marine et Aquaculture)-L'HOUMEAU se sont orientées vers l'étude de la composition isotopique stable du carbone chez l'huître *Crassostrea gigas* et de ses ressources nutritives potentielles le long d'un gradient estuaire de la Charente – domaine marin (Riera & Richard 1996). Richard *et al.* (1997) ont aussi analysé la composition en isotopes stables du carbone pour caractériser les différentes sources primaires de matière organique présentes dans le bassin de Marennes-

Introduction générale

Oléron. Les trois sources primaires normalement dominantes dans ce type de milieu sont clairement caractérisées par leur $\delta^{13}\text{C}$: détritiques de végétaux terrestres, phytoplancton océanique et microphytobenthos. Cependant, les macroalgues échantillonnées possèdent des $\delta^{13}\text{C}$ proches de celle du microphytobenthos. Riera *et al.* (1996) en utilisant une analyse duale basée sur les deux isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) ont permis de lever l'ambiguïté et de démontrer que le microphytobenthos est la source majeure de nourriture assimilée par les nématodes. Plus récemment, Riera (1998) après examen des $\delta^{15}\text{N}$ de la matière organique particulaire en suspension (MOP), de celle du sédiment (MOS) et de quelques espèces d'invertébrés benthiques (*Crassostrea gigas*, *Littorina* sp., *Patella* sp. et *Nereis* sp.) le long d'un gradient trophique dans ce système estuarien, a montré l'intérêt d'utiliser les $\delta^{15}\text{N}$ pour caractériser les transferts trophiques et pour établir un modèle isotopique de réseau trophique.

La contribution du carbone d'origine détritique a aussi été estimée par l'analyse des $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP par Feuillet-Girard *et al.* (1994). Pour un site localisé au centre de la baie de Marennes-Oléron, les $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP et des sédiments présentent une variation temporelle, caractérisée par une faible amplitude de variation (-22,5 à -20,30 ‰). En période estivale, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ indiquent une influence exclusivement marine. En appliquant une simple équation de mélange avec les termes sources que sont les détritiques terrestres et le plancton océanique comme déterminé par Fontugne & Jouanneau (1987), ils ont calculé que la contribution maximale du carbone d'origine terrigène est inférieure à 20 % en période hivernale. Ceci correspond aussi aux valeurs hivernales de $\delta^{13}\text{C}$ trouvées en période de crue de la Gironde au large de l'île d'Oléron par Fontugne & Jouanneau (1987).

Ainsi, il ressort d'après l'ensemble de ces études, les faits suivants (Figure I-4) :

1) Pour les sources primaires : les $\delta^{13}\text{C}$ des végétaux terrestres et du phytoplancton océanique ont des compositions très différentes (-30 et -20 ‰, respectivement). Le

microphytobenthos (-16 ‰) et les macroalgues (-20 à -14 ‰) sont plus enrichies en ^{13}C . Cependant, les $\delta^{15}\text{N}$ des trois premières sources sont similaires (5 à 7 ‰) mais elles sont moins riches en ^{15}N que celles des macroalgues (6 à 12 ‰). L'utilisation simultanée des deux termes $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ permet d'identifier facilement chaque source.

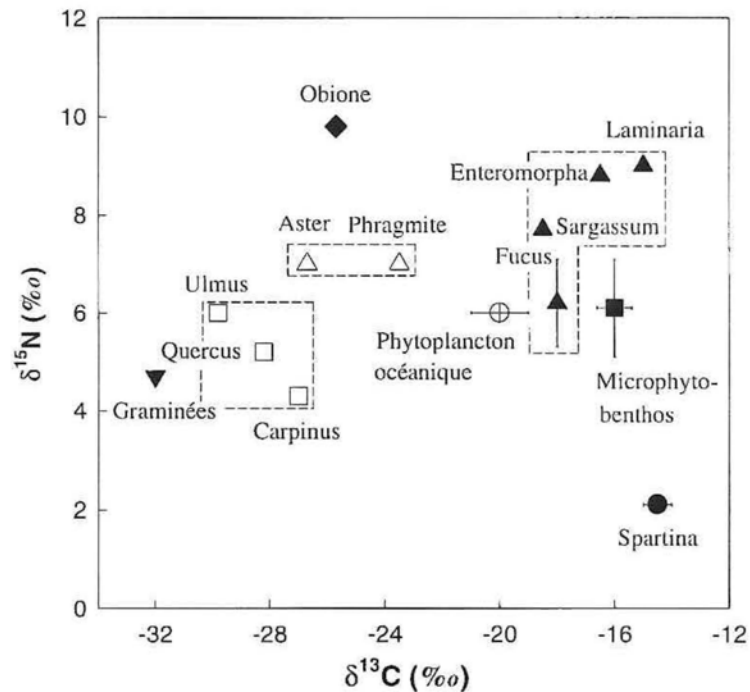


Figure I-4 : Compositions isotopiques du carbone et de l'azote des producteurs primaires dans le bassin de Marennes-Oléron : ● Phanérogames marines, ▲ Macroalgues, ■ Microphytobenthos, ○ Phytoplancton, Δ Plantes marais doux, ◆ Plantes du schorre, Végétaux supérieurs, ▼ Graminées (Source : P. Richard, CREMA-L'HOUMEAU).

2) Pour les huîtres : la composition isotopique des huîtres récoltées le long d'un gradient estuaire - mer reproduit globalement cette tendance, mettant ainsi en relief la contribution importante du matériel détritique d'origine continentale dans l'alimentation des huîtres situées le plus en amont de l'estuaire de la Charente. Cependant les huîtres situées à

l'embouchure de la Charente montrent une composition plus enrichie en ^{13}C , indiquant que les diatomées benthiques participent significativement au régime alimentaire de ces huîtres. Riera & Richard (1996) ont montré que *Crassostrea gigas*, en milieu naturel, est capable d'utiliser préférentiellement cette source nutritive spécifique (le microphytobenthos) parmi l'ensemble des particules organiques mises à sa disposition.

3) Pour les nématodes benthiques : l'analyse duale des $\delta^{13}\text{C}$ (16 ‰) et $\delta^{15}\text{N}$ (9 ‰) a suggéré que les nématodes n'assimilent pas tous les composants de la MOS dans les proportions de leur disponibilité et que le microphytobenthos constitue la source majeure de leur nourriture.

En définitive, les études précédentes ont été majoritairement concentrées au nord de la baie dans le panache d'influence de la Charente. Naturellement, l'étape suivante étend le domaine d'étude aux estrans de la baie et aux espèces endogées de substrats meubles pour mieux comprendre le fonctionnement trophique des réseaux trophiques benthiques de cette baie. Le travail présenté ici se situe donc dans ce contexte et dans la suite de la démarche initiée par Riera & Richard (1996, 1997) et Riera (1998).

I.3 La question des réseaux trophiques benthiques en baie de Marennes-Oléron

Le présent travail s'attachera à répondre aux deux questions suivantes :

- Quelles sont les ressources nutritives assimilées par les peuplements benthiques de la baie de Marennes-Oléron ? S'agit-il en fait plus de ressources nutritives autochtones à la baie (microphytobenthos + phytoplancton estuarien) que de ressources allochtones à la baie (phytoplancton océaniques, détritus terrestres) ?

- Quelles en sont les proportions dans la production secondaire des consommateurs ? Il s'agira, dans une première étape de proposer un modèle d'étude sur une espèce dont la

biologie est bien connue, la coque *Cerastoderma edule* (L.). Le choix de cette espèce n'est pas non plus indépendant de la question de savoir si les suspensivores non-cultivés de la baie sont de réels compétiteurs trophiques des huîtres.

Ce travail s'articule donc en trois parties :

Dans la **première partie**, une cartographie de la structure des réseaux trophiques intertidaux sera présentée. Il est connu que la caractéristique sédimentaire essentielle du bassin de Marennes-Oléron consiste en une dichotomie qui oppose les estrans vaseux orientaux et les estrans plus sableux occidentaux (Barusseau 1973, Tesson 1973, Hily 1976). Seuls subsistent dans les coureux d'Oléron et le Pertuis de Maumusson des bancs de sables fins ou sables dunaires (Hily 1976, Sauriau *et al.* 1989). L'étude de la dynamique sédimentaire dans le bassin de Marennes-Oléron montre qu'une typologie peut être établie selon la source (houle, courant de marée et clapot) et l'orientation du transport résiduel des particules sédimentaires : se distinguent ainsi la Charente, les estrans orientaux, les estrans occidentaux, les zones subtidales nord et sud (Anonymes 1973).

Dans les écosystèmes littoraux situés sous influence estuarienne, la biodiversité et l'organisation trophique des peuplements macro-zoobenthiques s'y structurent graduellement en réponse aux gradients des facteurs abiotiques (salinité, rhéologie des sédiments, hydrodynamisme, temps d'émersion etc.) et biotiques (diversité des ressources trophiques, compétition trophique et spatiale). Les peuplements benthiques de la baie de Marennes-Oléron située sous l'influence des panaches de la Charente et de la Gironde n'échappent pas à cette règle générale, comme l'ont montré Sauriau (1987) et Sauriau *et al.* (1989) à partir de descripteurs faunistiques malacologiques.

Introduction générale

Sauriau *et al.* (1989) ont aussi montré que sur tous les estrans vaseux, les déposivores et les suspensivores - déposivores dominant par leur abondance alors que les suspensivores dominant par leurs biomasses sur les estrans sableux. A l'échelle plus réduite des estrans continentaux de la baie de Marennes-Oléron (vasière de Brouage), les peuplements benthiques malacologiques sont donc paucispécifiques. De part la topographie très particulière des îles charentaises, ces estrans sont soumis à un hydrodynamisme à multiples facettes (Germaneau & Sauriau 1996) : houle diffractée, clapots de vent, courant de marée et écoulement hydraulique d'émersion. Il résulte aussi du schéma général hydraulique de la baie (Figure I-3) que les estrans occidentaux sont plus néritiques, les estrans orientaux sont de type estuarien et que les estrans sud sont intermédiaires. Par conséquent, l'hypothèse de base de la première partie de ce travail est que le fonctionnement des réseaux trophiques des estrans orientaux, des estrans occidentaux et des estrans du sud soit différent.

En effet, de nombreuses études ont démontré que les bases nutritives supportant un réseau trophique côtier peuvent varier en fonction de la disponibilité des nourritures potentielles, disponibilité liée à la position de la zone considérée, l'hydrologie locale et la saison (Haines 1976, Incze *et al.* 1982, Stephenson & Lyon 1982, Hughes & Sherr 1983, Gearing *et al.* 1984, Simenstad & Wismar 1985, Duggins *et al.* 1989, Currin *et al.* 1995, Newell *et al.* 1995, Riera & Richard 1996, 1997). De ce fait, la cartographie de la structure des réseaux trophiques benthiques en baie de Marennes-Oléron sera réalisée selon un pas de temps saisonnier et selon 3 radiales chacune possédant trois stations (haut, moyen et bas estran). Ces 3 radiales seront distribuées l'une sur les estrans sablo-vaseux occidentaux, la seconde sur les estrans vaseux orientaux et la troisième sur les estrans sableux du sud de la baie.

Mon analyse s'appuie sur la détermination spécifique des espèces de la macrofaune, la description de la structure trophique des peuplements (**Chapitre 1**) puis sur les résultats de la

composition en isotopes stables du carbone (discrimination des sources trophiques assimilées) et de l'azote (structure du réseau trophique) des principaux groupes trophiques observés, suspensivores, déposivores, carnivores et herbivores (**Chapitre 2**).

Les **seconde et troisième parties** s'attacheront à décrire la mise en place d'un modèle d'étude faisant le lien entre la disponibilité des ressources nutritives et la production secondaire d'une espèce *via* un filtre d'accessibilité dépendant de l'écophysiologie de la nutrition de l'espèce considérée.

Les suspensivores par leur biomasse constituent le maillon essentiel de la chaîne alimentaire en baie de Marennes-Oléron avec notamment les huîtres, les moules, les crépidules mais aussi l'ensemble des espèces endogées des estrans dont la coque *Cerastoderma edule* est l'espèce la plus abondante. Sauriau (1992) décrit en détails la dynamique de population de *C. edule* par un suivi pluriannuel sur la plage de Ronce-les-Bains. Cependant, il n'a pas expliqué les sources de nourriture que les coques assimilent *in situ*.

Le **chapitre 3** expose à partir d'un suivi hydrologique annuel quelles sont les ressources disponibles de la colonne d'eau, à la fois d'un point de vue qualitatif et d'un point de vue quantitatif. Le suivi hydrologique est réalisé bimensuellement (une morte eau, une vive eau) et pour chaque marée selon un pas horaire depuis l'instant où le flot recouvre le site d'échantillonnage jusqu'au moment où la mer s'en retire.

De plus, un suivi sédimentologique permet de caractériser la rhéologie des sédiments et d'estimer les biomasses microphytobenthiques susceptibles d'être remises en suspension sous l'action des courants et des clapots. L'ensemble des sources de nourriture que les coques peuvent potentiellement assimiler sont ensuite qualifiées par l'utilisation des rapports isotopiques stables du carbone et de l'azote (**Chapitre 4**). Cette qualification duale ($\delta^{13}\text{C}$ et

$\delta^{15}\text{N}$) porte sur la MOP des chenaux, le microphytobenthos (MPB), les différentes espèces de macroalgues et les plantes de type *Zostera noltii* en comparaison des adultes et juvéniles de *Cerastoderma edule*.

L'espèce *Cerastoderma edule* est connue pour son adaptation à la vie intertidale : grande variabilité inter annuelle des recrutements et de la survie des classes d'âges (Ducrotoy *et al.* 1987), et grande plasticité des taux de croissance (de Montaudoin 1996) caractérisent l'espèce. Jensen (1992) a sans doute été le premier auteur à émettre l'hypothèse d'une utilisation par les adultes et les juvéniles de sources de nourriture différentes pour expliquer des périodes de croissance non-synchrones entre juvéniles et adultes.

De ce fait, il est nécessaire dans **la troisième partie** de ce travail de caractériser la dynamique de population de l'espèce pour l'année étudiée. L'étude prend en compte l'effet du taux d'émersion (**Chapitre 5**) et s'attache à décrire pour chaque classe d'âge les variations d'abondance, de biomasse, de taux croissance, de développement gonadique et de la composition biochimique élémentaire des individus. Enfin, les informations collectées sur la dynamique de population serviront à estimer la production secondaire de l'espèce en tenant compte de l'effet du taux d'émersion. Le **chapitre 6** se veut être une approche de synthèse permettant de répondre à la question posée en préambule : en quelles proportions la croissance et la productivité des différents groupes d'âges de la population dépendent-elles des sources nutritives phytoplanctoniques, microphytobenthiques et détritiques ?

Seule cette approche de synthèse, couplant les estimations de production secondaire et la qualification des biomasses produites par la technique des isotopes stables en regard des sources potentiellement disponibles, permet en effet de déterminer si au sein d'une espèce, les différents groupes d'âges assimilent les mêmes sources de nourriture.

Introduction générale

Il pourra en être déduit certaines conclusions quant à la réalité la compétition trophique intra-spécifique. De même l'analyse de l'ensemble des résultats de ce travail permettra de statuer de la réalité de la compétition trophique interspécifique et de voir comment elle peut varier dans l'espace et le temps.

PREMIERE PARTIE :
CARTOGRAPHIE DE LA STRUCTURE
DES RESEAUX TROPHIQUES BENTHIQUES

Chapitre I

Caractéristiques hydro-sédimentologiques et biogéographiques

1-1. Hydrobiologie et hydrodynamisme en baie de Marennes- Oléron

La baie de Marennes-Oléron se situe à la pointe d'un triangle qui se resserre au sud, à mesure que la bathymétrie diminue, et de surface marine d'environ 330 km². Comme indiqué par Grelon (1978), l'essentiel des activités ostréicoles est situé dans la partie interne de la baie (Figure 1-1). Délimité au nord par l'embouchure de la Charente, et au sud par le pertuis de Maumusson, le bassin a une superficie de 180 km² dont 60 % sont des zones intertidales. Les concessions ostréicoles sont réparties dans les bas niveaux des estrans le long de l'île d'Oléron, le long du Coureau d'Oléron, sur les bancs au centre du bassin et à l'embouchure de la Seudre dans le prolongement des claires ostréicoles développées dans les anciens marais salants (Papy 1941). Elles cohabitent avec des cultures mytilicoles au nord du bassin (Figure 1-1).

Dans le bassin de Marennes-Oléron, les études visant à caractériser les masses d'eau par thermographie infrarouge aéroportée ont permis d'identifier la circulation résiduelle nord-sud du bassin ainsi que les apports d'eau douce par la Charente (Dechambenoy *et al.* 1977). Les mouvements des masses d'eau sont représentés en détail par la modélisation mathématique (Figure 1-2). Conformément aux mesures, le modèle indique une rentrée d'eau très marquée au nord-ouest par le Pertuis d'Antioche et une autre au sud-ouest par le Pertuis

de Maumusson, qui influence sur tout le sud du bassin. Les apports d'eau douce sont issus principalement du fleuve Charente et dans une moindre mesure de la Seudre qui joue plutôt le rôle d'un bras de mer. Au jusant, les eaux de la Charente s'écoulent vers le Nord-Ouest puis elles sont repoussées par les courants de flot dans la partie orientale de la baie comme indiquée par la simulation d'une crue centennale de $400 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (Figure 1-3). Elles empruntent alors le Coureau d'Oléron et elles sont évacuées avec les eaux de la Seudre par le Pertuis de Maumusson sur une période de 3 à moins d'une dizaine de jours.

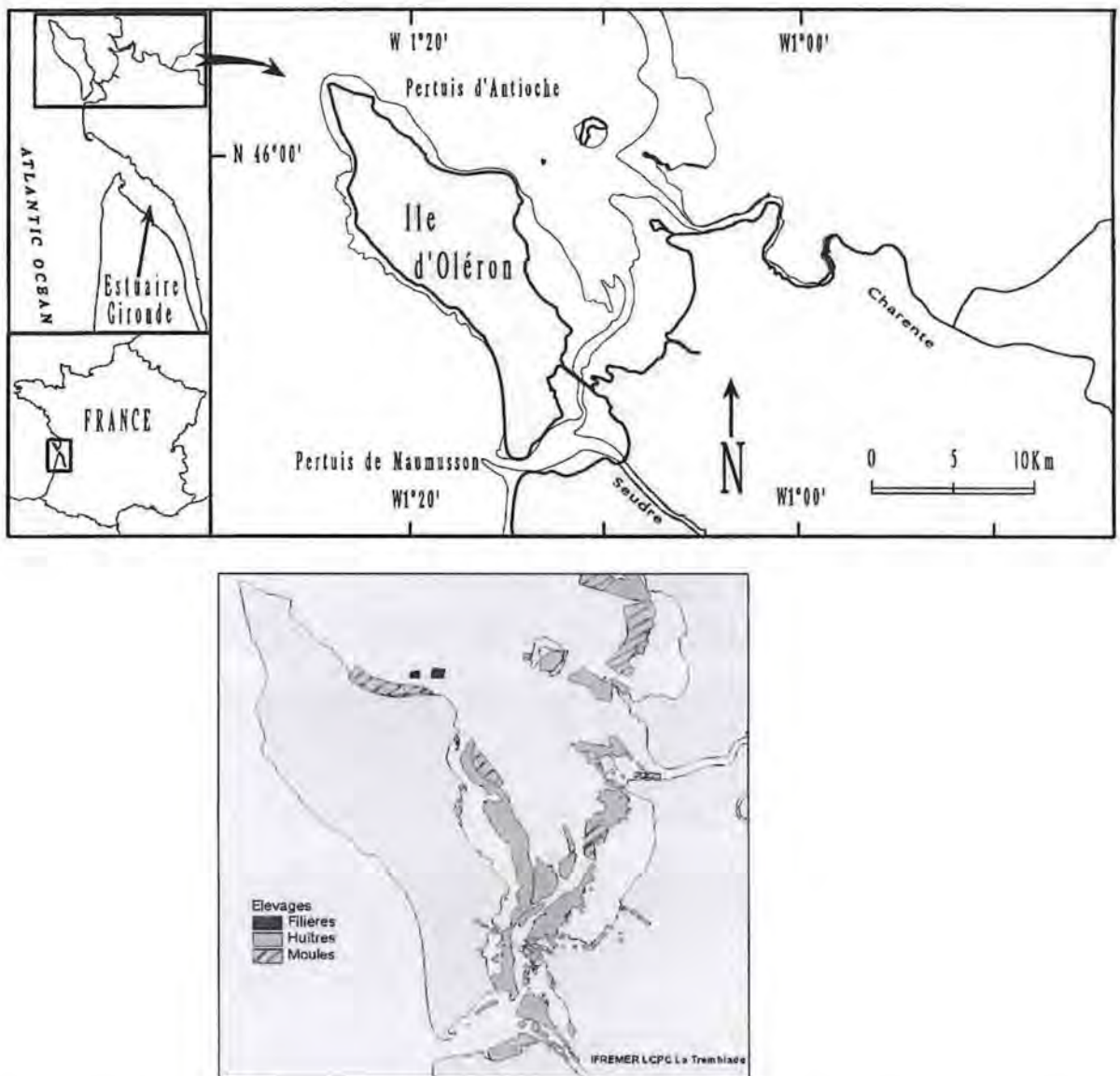


Figure 1-1 : Situation du bassin de Marennes-Oléron avec en encart la répartition des zones ostréicoles et mytilicoles (source : P. Gouletquer, IFREMER La Tremblade).

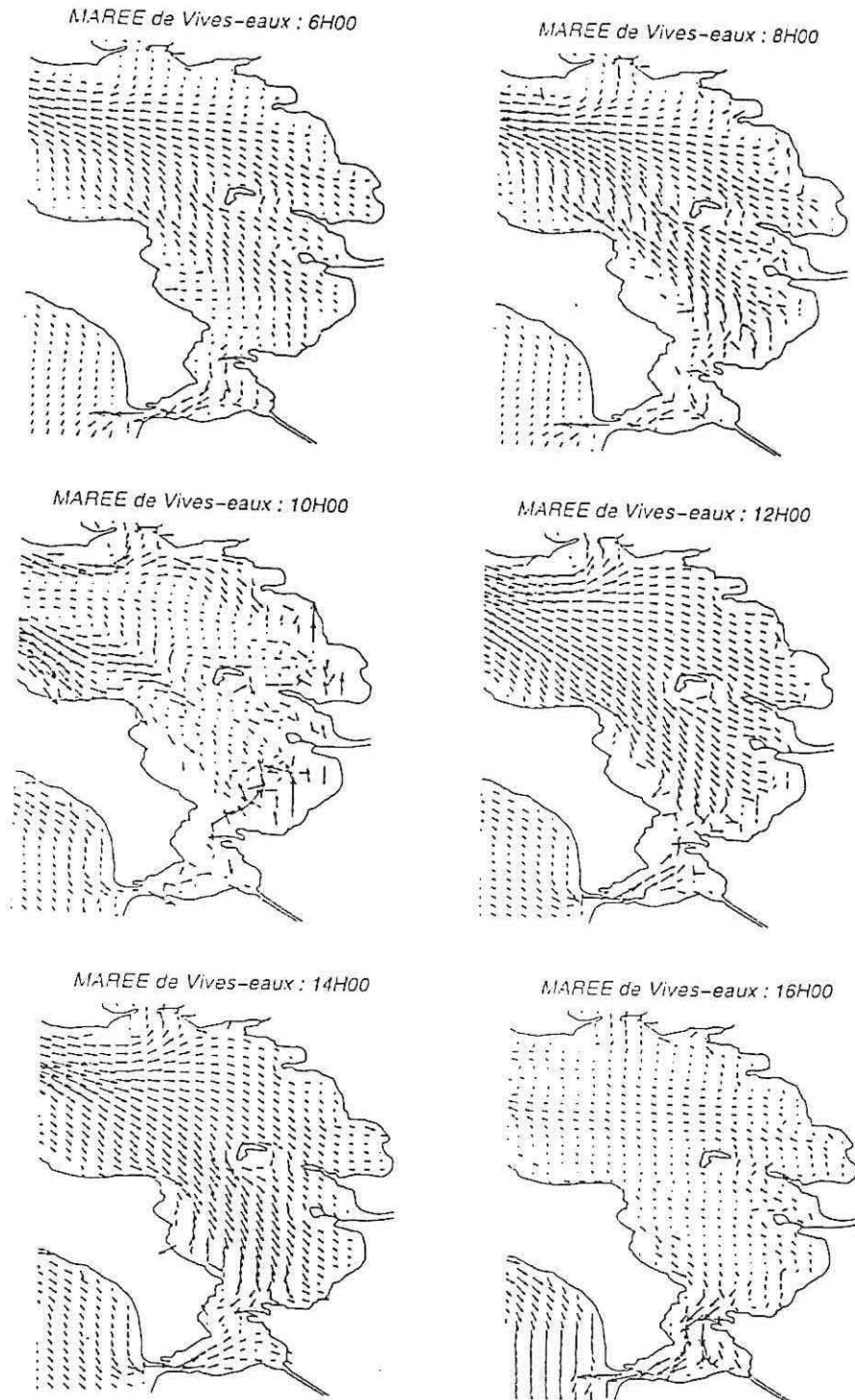
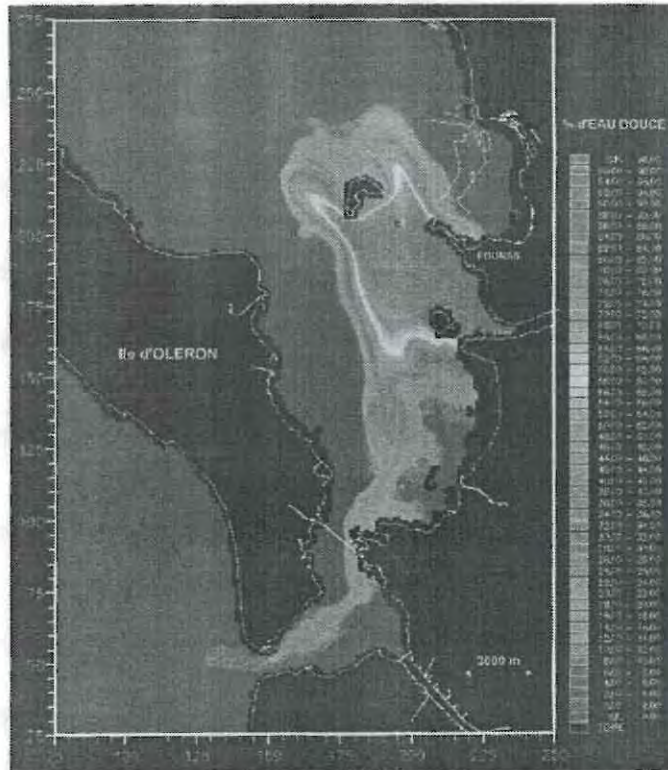


Figure 1-2 : Champs des vecteurs de vitesse instantanée calculés dans le bassin de Marennes-Oléron à six instants durant la marée descendante. La situation est toujours une situation proche des vives-eaux de jour mais avec un vent soufflant du nord-ouest, le module de vitesse est de à 5 m.s^{-1} (d'après Guarini, 1998).

VISUALISATION DU PANACHE DE DILUTION
DE LA CHARENTE

268 heures de simulation



VISUALISATION DU PANACHE DE DILUTION
DE LA CHARENTE

224 heures de simulation

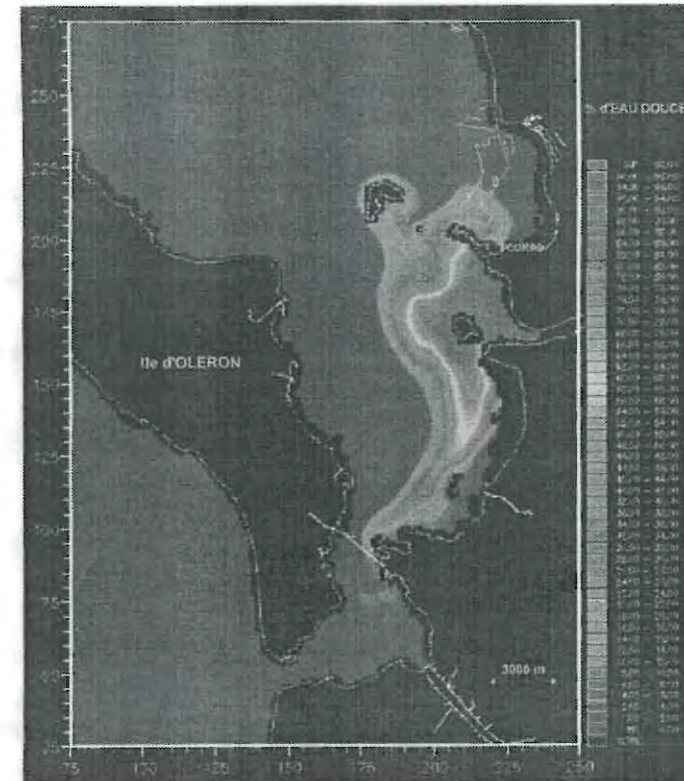


Figure 1-3 : Simulation du panache de la Charente dans la baie de Marennes-Oléron (IFREMER-DEL) : crue exceptionnelle de $400 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$.

Une modélisation 3D de l'évolution saisonnière du panache de la Gironde dans le golfe de Gascogne (Lazure & Jégou 1998) a montré qu'il peut se propager jusqu'aux abords de la baie de Marennes-Oléron (Figure 1-4). Les simulations des années précédentes (1990 à 1996) ont mis en évidence que (1) en période de crue (début de l'hiver), les panaches se propagent vers le nord et restent collés à la côte et (2) au printemps quand les débits faiblissent et que le vent est de secteur Nord-Ouest, la progression des panaches vers le nord est stoppée et ceux-ci sont déviés vers la large ou repoussés vers le sud. Les simulations montrent aussi que le panache de la Gironde contribue aux apports d'eau estuarienne surtout dans le sud du bassin de Marennes-Oléron au printemps. De ce point de vue, Fontugne & Jouanneau (1987) ont estimé par la distribution des isotopes stables du carbone dans la matière organique particulaire que 30 à 40 % du carbone organique particulaire (COP) le long de la côte ouest de l'île d'Oléron pouvaient être attribués au carbone organique particulaire détritique d'origine terrestre.

Le bassin de Marennes-Oléron peut être assimilé à une vaste baie littorale dépendant de la Charente qui contribue pour 9/10 aux apports d'eau douce. Il bénéficie donc d'un flux continu de particules minérales et organiques ainsi que de sels nutritifs véhiculés par les apports continentaux. L'importance de cet enrichissement présente des variations saisonnières marquées puisqu'il est fonction du débit fluvial (Ravail *et al.* 1988, Ravail-Legrand 1993). Pendant les périodes d'étiage, les faibles débits limitent les apports en matières en suspension (MES) et en nutriments. L'épaisseur de la couche photique dans la colonne d'eau est alors accrue et la production primaire est limitée par le potentiel nutritif. Au contraire, en période de crue, l'enrichissement en sels nutritifs est maximal mais la charge sestonique est élevée et limite la pénétration de la lumière qui à son tour limite la production primaire. Globalement, les eaux présentes dans le bassin de Marennes-Oléron sont caractérisées par des turbidités très élevées, en particulier à l'embouchure de la Charente, mais les turbidités diminuent fortement

vers le large. Pendant les crues hivernales de la Charente, sont mesurées des valeurs en MES de 300 à 500 mg l⁻¹ au centre du bassin alors que ces valeurs oscillent normalement de 50 à 100 mg l⁻¹ (Héral *et al.* 1984, Gouletquer 1989, Prou *et al.* 1994). La production primaire est ainsi limitée au demi-mètre superficiel de la colonne d'eau ce qui peut expliquer les biomasses phytoplanctoniques relativement faibles malgré de fortes quantités de sels nutritifs (Ravail-Legend 1993).

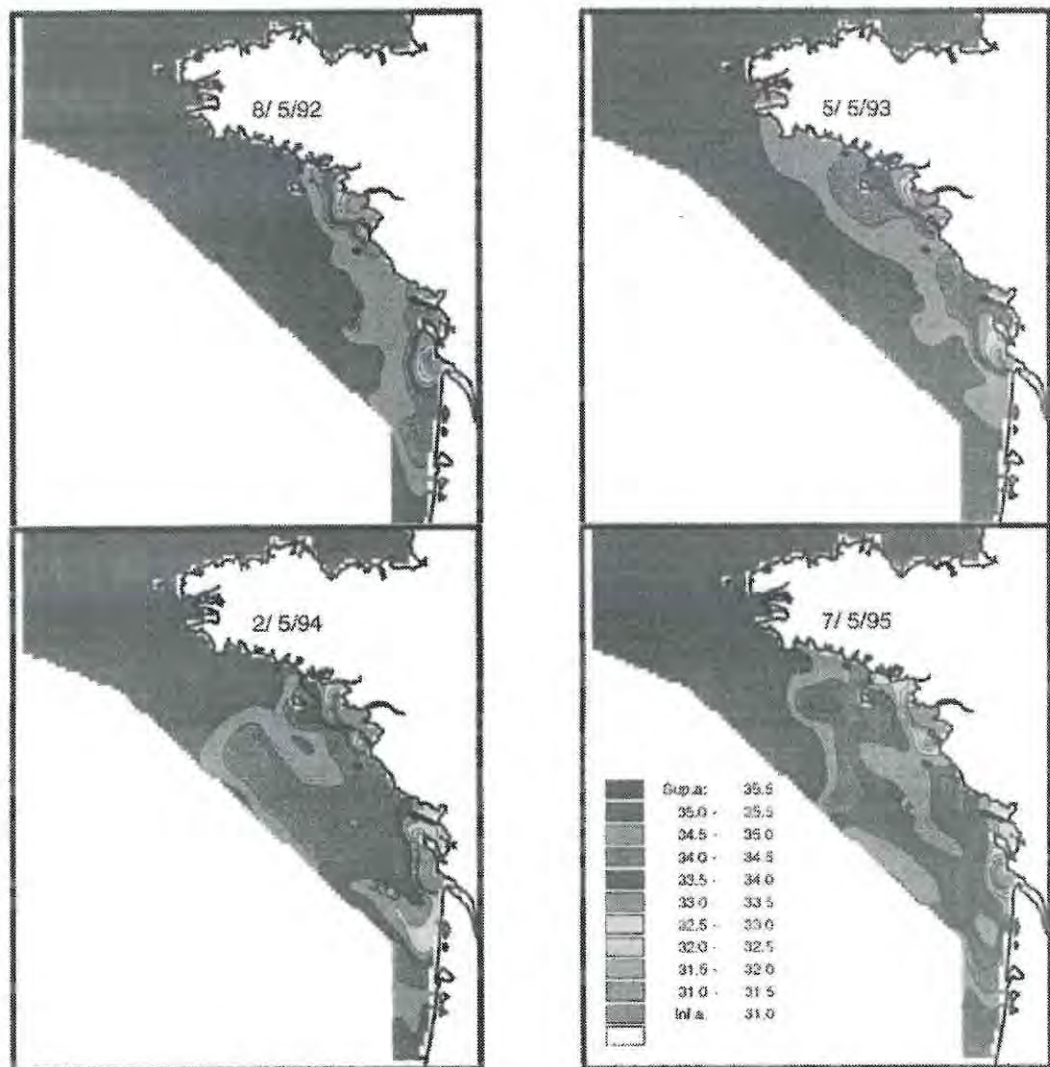


Figure 1-4 : Salinités calculées pour les eaux de surface dans le golfe de Gascogne (côte atlantique, France) en mai de différentes années (d'après Lazure & Jégou, 1998).

Les apports estuariens n'expliquent pas complètement la charge en matières en suspension (MES) des eaux de la baie. Le niveau de ces turbidités atteste, outre les apports en suspension de la Charente (apports horizontaux), des processus de remise en suspension des sédiments (échanges verticaux) liés d'une part au courant de la marée et au clapot généré par les vents locaux (Gouletquer 1989, Prou *et al.* 1989) et, d'autre part, à l'interaction de ces deux phénomènes (Raillard 1991, Raillard & Ménesguen 1994). La remise en suspension associe les particules minérales et les microalgues benthiques qui peuvent contribuer localement à une augmentation de la turbidité et de la biomasse chlorophyllienne de la colonne d'eau (Héral *et al.* 1987, Prou *et al.* 1994, Zurburg *et al.* 1994, Guarini, 1998).

Du point de vue des salinités, le bassin de Marennes-Oléron ne peut être assimilé à un estuaire mais est, comme déjà indiqué, une baie côtière sous influence estuarienne : les variations saisonnières de la salinité au centre du bassin oscillent de 24 à 36 ‰ (Héral *et al.* 1984). Les études hydrobiologiques engagées dès 1976 à l'échelle du bassin de Marennes-Oléron ont permis de dégager une partition géographique de la baie en cinq secteurs homogènes et d'inclure le suivi ultérieur de ces secteurs dans le Réseau National d'Observation (Héral *et al.* 1978). Ce sont les secteurs Nord, Sud, Centre, Charente et Seudre.

1-2. L'environnement sédimentaire

L'environnement sédimentaire en baie de Marennes-Oléron, décrit par Hily (1976) et Sornin (1981), présente des différences de part et d'autre du Coureau d'Oléron (Figure 1-5) :

- 1) A l'est, les sédiments sont constitués exclusivement de vase fine (VV), dont la fraction pélitique (particules de diamètre inférieur à 63 µm) est supérieure à 85 %.
- 2) A l'ouest, les sédiments superficiels sont constitués en proportions variables de sable et de vase. Cette proportion relative entre sable et vase sert à définir différentes

formations sédimentaires (Glémarec 1969, Hily 1976) : les vases sableuses (VS), les sables fins envasés (FV), les sables fins (SF-DU) et grossiers (SHV).

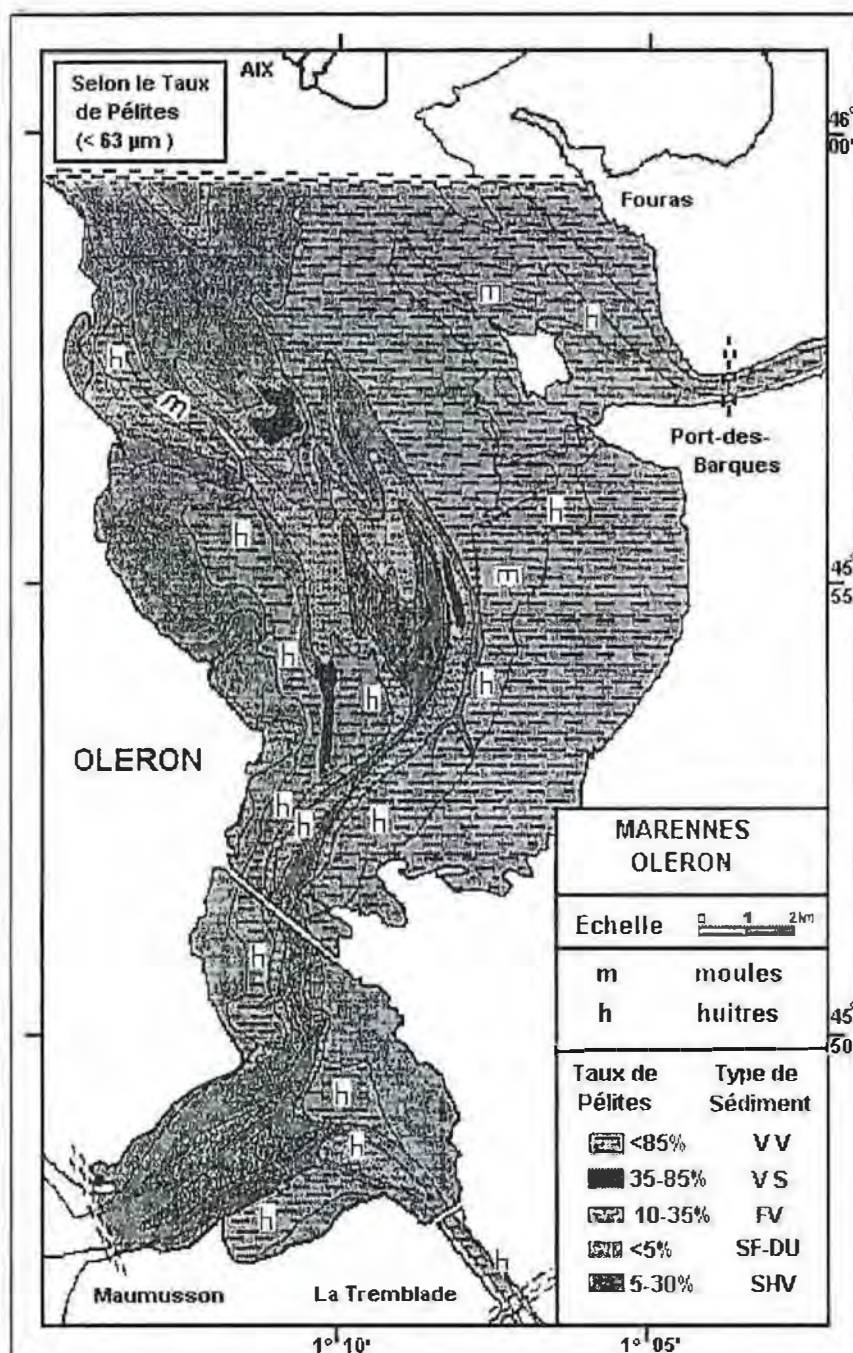


Figure 1-5 : Sédiments superficiels du bassin de Marennes-Oléron. On notera la différence parmi les trois estrans : l'est (vase fine), l'ouest (vase + sable) et le sud (sable + vase). D'après Sauriau et al. 1989.

3) Au sud, les différents substrats en place montrent à l'évidence l'intensité des courants de marée : les fonds des chenaux sont constitués de sables fins (SF) et dunaires (DU). Sur les estrans de La Tremblade, les sédiments sont constitués de vases sableuses (VS) et localement comme à Ronce-les-Bains apparaissent des sables fins envasés (FV), des vases sableuses (VS) puis les vases pures (VV) selon le gradient haut de plage – niveau marin 0.

Les estrans rocheux sont limités principalement à l'estuaire de la Charente et au centre de la baie dans le prolongement des affleurements du crétacé Turonien et Cénomaniens, respectivement (Papy 1941, p. 109). De nos jours, une grande partie du trait de côte de la baie est constitué de digues artificielles enrochées.

La répartition des particules minérales est régie par les mouvements sédimentaires associés aux transports verticaux et horizontaux. D'après le modèle mathématique de transport des sédiments fins dans le bassin de Marennes-Oléron établi par Raillard *et al.* (1994), les houles du large et les clapots induits par les vents locaux seraient responsables des phénomènes de remise en suspension tandis que les courants de marée, modulés par les mêmes vents, induiraient les transports de matériaux d'un point à un autre de la baie.

1.3 Caractéristiques biogéographiques

1.3.1 La flore

Le développement des macroalgues est limité aux affleurements rocheux et localement aux structures ostréicoles (cailloux, tables) tandis que les végétaux supérieurs halophiles sont localisés au *schorre* qui n'occupe qu'une très faible superficie sur le pourtour du bassin. En particulier, ces halophytes sont présents très localement le long de l'île d'Oléron dans les anses de la Perrotine, de Bellevue, Pointe de Gatseau, et à proximité du pont de la Seudre en direction de Marennes.

Les herbiers de *Zostera noltii* sont surtout développé le long de l'île d'Oléron (Guillaumond 1991) et plus localement ils ont pu se développer sur les estrans de Ronces-les-Bains où ils subissent une variation cyclique de leur développement (Grelon 1978, Sauriau 1992).

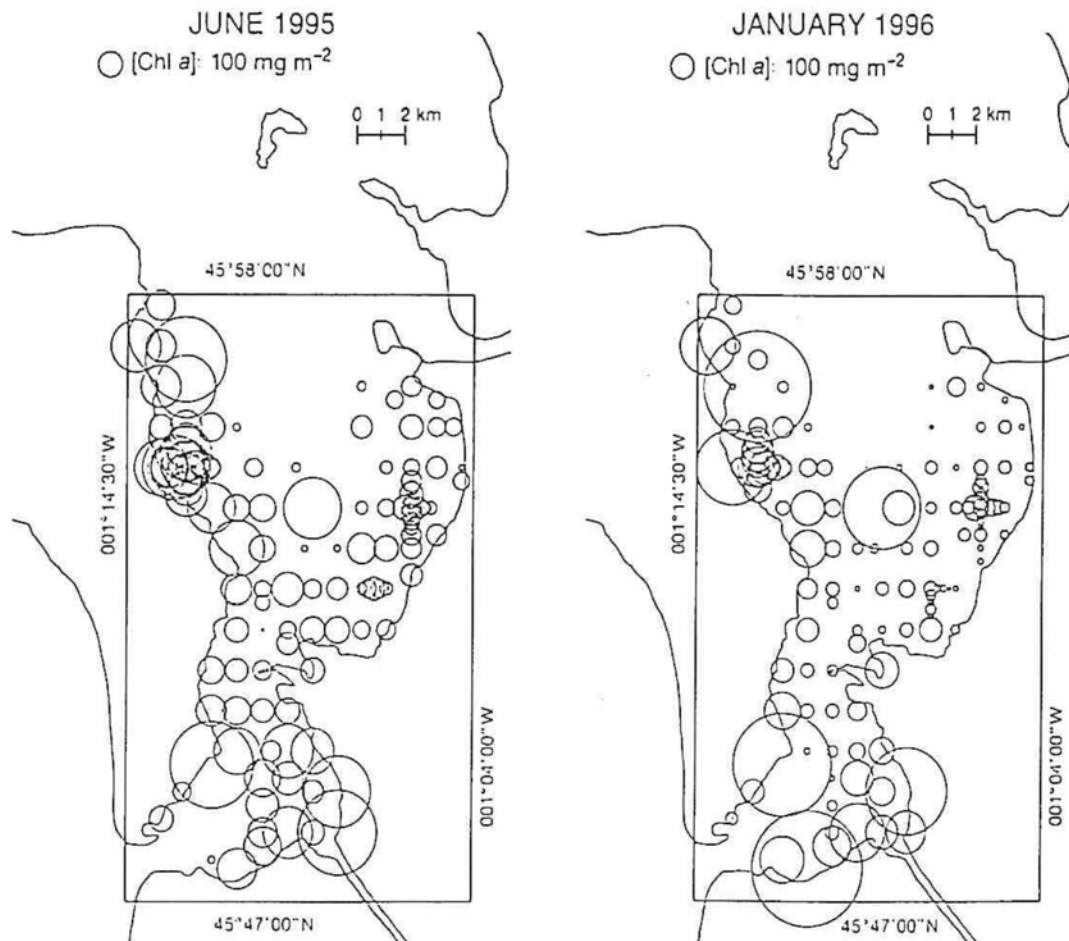


Figure 1-6 : Distribution spatiale de la biomasse de microphytobenthos. Le diamètre du cercle est proportionnel à la concentration en chlorophylle a pour les 141 stations (d'après Guarini et al. 1998)

Les algues unicellulaires benthiques sont au contraire abondamment réparties sur toute la superficie des vasières intertidales au niveau de la slikke qui pour l'essentiel dépourvue de végétation de macrophytes (Cariou-Le Gall & Blanchard 1995, Guarini et al. 1998). La

distribution spatiale (Figure 1-6) de la chlorophylle *a* (Chl *a*) sédimentaire, qui est le descripteur de la biomasse microphytobenthique, explique un grand nombre de processus affectant la biomasse microalgale (Guarini 1998). En tout premier lieu, la production photoautotrophe contribue directement à l'accumulation de la biomasse dans le sédiment superficiel de la zone intertidale durant les périodes d'exondation. Si l'on se réfère uniquement à la productivité primaire du microphytobenthos, elle devrait être un processus non stationnaire, car elle est fortement influencée par la durée d'exondation. La dérive devrait donc apparaître dans la sens du gradient bathymétrique. Or les cartographies obtenues et traitées par la méthode du krigeage (Guarini *et al.* 1998) montrent l'absence d'anisotropie et l'absence d'accumulation de la biomasse sur les parties hautes des estrans. Cela laisse supposer que le facteur « bathymétrie » ne serait pas le facteur structurant majeur de la biomasse chlorophyllienne du microphytobenthos. Les noyaux de maxima de biomasse ne sont d'ailleurs pas systématiquement associés aux plus longues durées d'exondation.

D'une manière générale, la biomasse des microphytes résulte du bilan entre les sources (la production locale et l'import) et les puits (principalement la consommation locale par les producteurs secondaires, la mortalité naturelle par grazing et l'exportation, par remise en suspension notamment). Les processus mis en jeu sont sous contrôle de facteurs physiques et biogéochimiques dont les importances relatives ne sont elles-mêmes pas uniformes. Il est actuellement impossible d'établir une hiérarchie des facteurs qui contrôlent la biomasse car ceux-ci, de même que leurs actions, ne sont pas tous identifiés précisément (par exemple, le broutage par les invertébrés benthiques ne peut pas être quantifié si l'on ne connaît ni la dynamique des populations des principales espèces, ni leurs taux spécifiques de broutage en fonction de leurs rythmes d'assimilation). Il est cependant possible de relier les 5 noyaux persistants de biomasses microphytobenthiques à certaines caractéristiques du bassin liées d'une part aux caractéristiques sédimentaires et, d'autre part aux apports locaux de sels

nutritifs : les noyaux de Boyardville et de Lamouroux peuvent être reliés à la présence de cultures mytilicoles et ostréicoles, respectivement, générateurs de biodépôt qui intensifient les flux de sels nutritifs. Le noyau de Bellevue est situé à la sortie d'un effluent de marais ostréicoles avoisinants de même que le noyau sur la plage de Marennes, à l'embouchure de la Seudre. Le noyau de St- Trojan est associé à la sortie des effluents urbains de cette ville.

C'est donc, dans tous les cas, une hypothèse de stimulation par les sel nutritifs, associés à des sédiments plus vaseux qui peut être avancée : voir la juxtaposition des cartographies microphytobenthiques (Figure 1-6) et les cartes bio-sédimentaires (Figure 1-5). Actuellement selon Guarini (1998), rien ne permet de valider la nature des relations (une limitation éventuelle par exemple) entre sels nutritifs et biomasse du microphytobenthos. Les estrans de l'île d'Oléron et de l'embouchure de la Seudre sont relativement abrités en comparaison de la vasière de Brouage qui subit l'influence du clapot généré par les vents dominants de nord-ouest. L'influence du clapot est, en effet, prépondérante dans la dispersion des microalgues benthiques (qui sont d'abord remises en suspension puis transportées par les courants) et cette influence est antagoniste des processus d'agrégation.

Par ailleurs, Cariou-Le Gall & Blanchard (1995) ont observé, par l'analyse en HPLC des pigments, que l'abondance de certaines formes de phéopigments est un indice de l'intensité des processus de broutage exercé par la macrofaune et la méiofaune. Cette activité se traduit par un contrôle du niveau de la biomasse algale. Ainsi, l'augmentation de la biomasse microphytobenthique au printemps est-elle suivie par une baisse des stocks pigmentaires en été, baisse interprétée par ces auteurs comme étant une conséquence de l'accroissement de l'activité de broutage des invertébrés benthiques. Ils ont aussi trouvé que si cette chute de la biomasse estimée par les teneurs pigmentaire se retrouve bien au niveau du biovolume total des diatomées, le nombre de cellules présente une évolution inverse, ce qui traduit la prolifération d'espèces de petite taille pendant la période estivale. Enfin, ces auteurs

concluent que pendant la phase d'exondation, il apparaît une baisse de la proportion des diatomées de petite taille, suite à leur broutage préférentiel.

1.3.2 La faune

Pour qualifier et quantifier le fonctionnement trophique et / ou la relation entre les sources primaires de nourriture et leurs consommateurs, il est nécessaire de connaître la dynamique des populations des principales espèces en tenant compte de leur mode de collecte de la nourriture. Exceptées les huîtres cultivées, les principaux mollusques du bassin, selon le critère « biomasse de tissus secs sans cendre » sont les suspensivores *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Crepidula fornicata* et *Solen marginatus* puis les suspensivores - déposivores *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana* (Sauriau 1989, 1992). En effet, le terme « compétiteur trophique » fait référence au groupe d'espèces possédant une éthologie alimentaire similaire à celle de l'huître cultivée *Crassostrea gigas*, c'est-à-dire les suspensivores. Il est cependant nécessaire d'étendre ce terme à l'ensemble des espèces dont le régime alimentaire est mixte, suspensivore - déposivore. Ces espèces sont principalement *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana* qui fait de leur abondance dans les milieux intertidaux charentais représentent un potentiel de compétition trophique non-négligeable pour les huîtres.

La malacofaune peut être utilisée comme descripteur écologique et ces mollusques se répartissent différemment de part et d'autre du Coureau d'Oléron (Sauriau 1989) : les mollusques suspensivores non-cultivés (*Cerastoderma edule*, *Crepidula fornicata* et *Solen marginatus*) sont présents dans les zones sableuses intertidales et subtidales et sont, par contre, absents de la vasière de Brouage (Figure 1-7). Celle-ci est habitée principalement par des suspensivores - déposivores (*Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*) et des déposivores (*Hydrobia ulvae* et *Abra tenuis*).

D'après Sauriau (1989, 1992), la distribution des suspensivores (Figure 1-7A) met en évidence un gradient décroissant entre les secteurs subtidaux du nord et les estrans de Charente et de la vasière de l'Est. Ainsi à l'ouest, une zone à richesse spécifique élevée mais fortement variable (1 à 7 espèces), et à l'est une zone plus homogène mais paucispécifique (1 à 2 espèces). Cette opposition s'accroît en densité (Figure 1-8A) et en biomasse (Figure 1-9A), trois secteurs se distinguant : la zone nord-ouest intertidale ou subtidale, sous l'influence des eaux océaniques ; la partie infralittorale centrale (maximum de biomasse : 34 g 0,1 m⁻² de tissu sec libre de cendre) et les estrans du sud de Marennes-Ronce. Il y aurait alors une quasi-absence de suspensivores en Charente.

Les espèces suspensivores - déposivores sont essentiellement des *Tellinidae* : *Macoma balthica*, *Tellina fabula*, *Tellina tenuis* et *Scrobicularia plana*. Leur agencement, que ce soit en nombre d'espèce (0 à 2 espèces), en densité ou en biomasse, s'avère être assez homogène sur l'ensemble des estrans (Figure 1-7B, 8B et 9B). Ces espèces sont, à de rares exceptions près, absentes de la zone subtidale. Cependant *Macoma balthica* présente sur la vasière intertidale de l'est des maxima de densité (55 individus 0,1 m⁻²). De même, l'agencement spatial des déposivores de surface est assez homogène en 1 à 4 espèces (Figure 1-7C). En revanche les maxima de densité et de biomasse se localisent sur l'ensemble des estrans avec une préférence pour la vasière intertidale de l'est, vases pures fluides en surface, où ils dépassent 2900 individus et 1,2 g 0,1 m⁻² (Figure 1-8C et 9C). Ces valeurs sont dues pour l'essentiel à *Hydrobia ulvae* et *Abra tenuis*. La répartition des carnivores (Figure 1-7D, 8D et 9D) reflète une certaine dichotomie spécifique : d'une part les prédateurs des vasières intertidales appartenant aux genres *Retusa*, *Odostomia*, *Turbonilla* ; de l'autre les prédateurs subtidaux ou infralittoraux des genres *Buccinum*, *Epitonium*, *Ocenebra*, *Hina* et *Lunatia*. La richesse spécifique varie de 0 à 2 espèces 0,1 m⁻², les niveaux de biomasse étant maximaux pour les prédateurs infralittoraux soit de l'ordre de 1,0 g 0,1 m⁻².

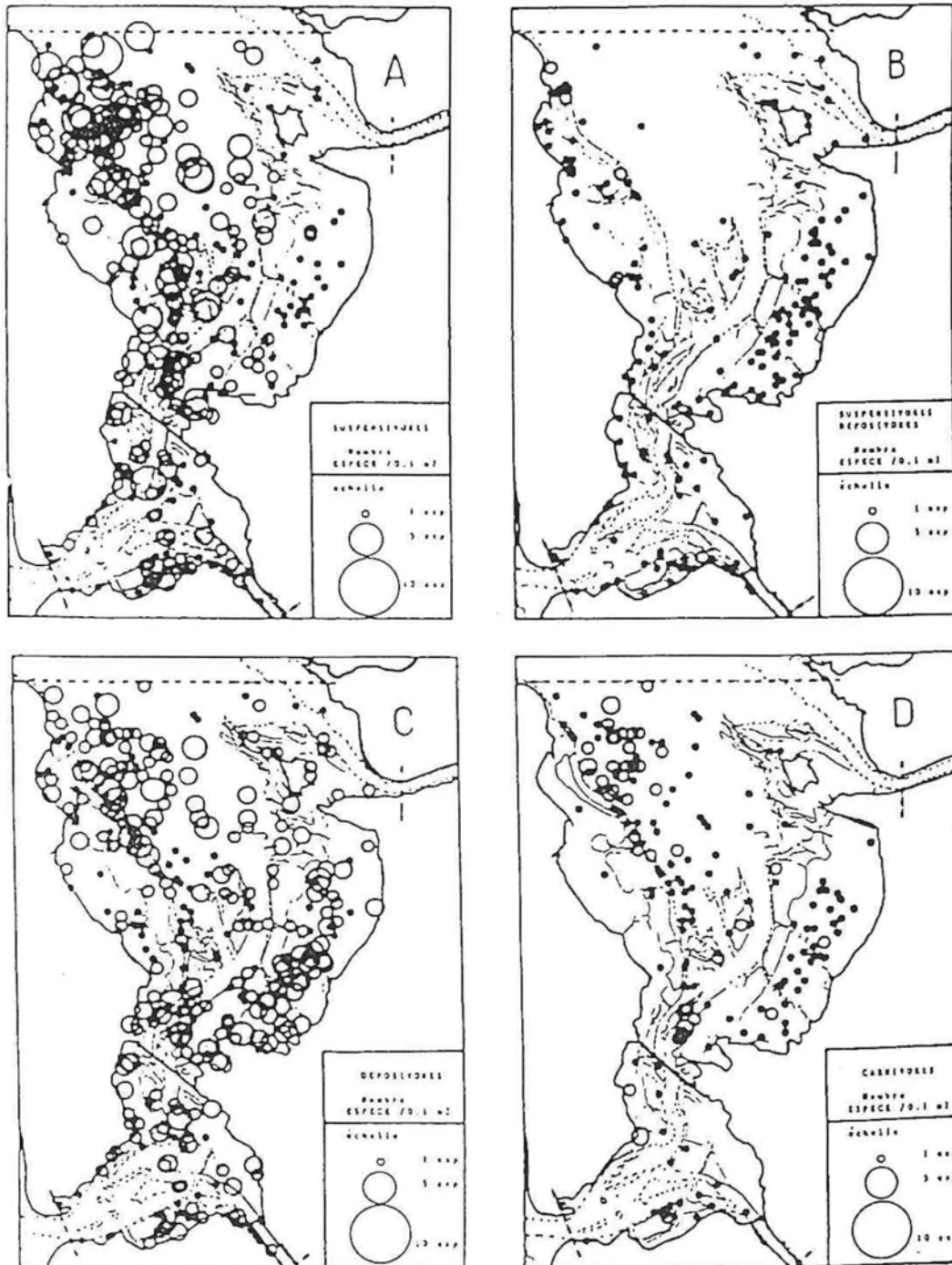


Figure 1-7 : Distribution spatiale des groupes trophiques selon le descripteur nombre d'espèces pour 0,1 m² (d'après Sauriau et al. 1989). A : suspensivores, B : suspensivores – dépositivores, C : dépositivores et D : carnivores.

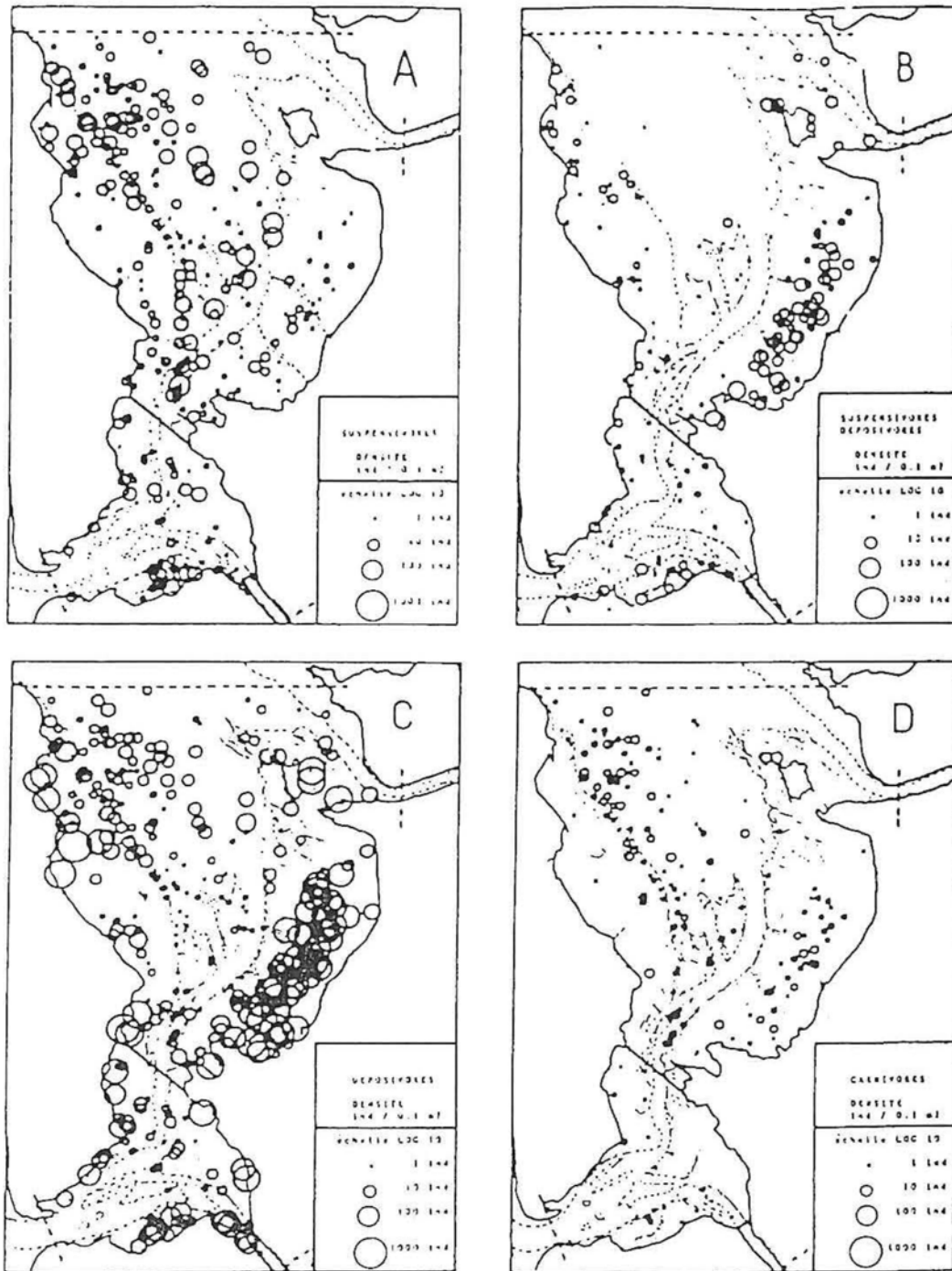


Figure 1-8. Distribution spatiale des groupes trophiques selon le descripteur densité pour 0,1 m² (d'après Sauriau et al. 1989). A : suspensivores, B : suspensivores – dépositivores, C : dépositivores et D : carnivores.

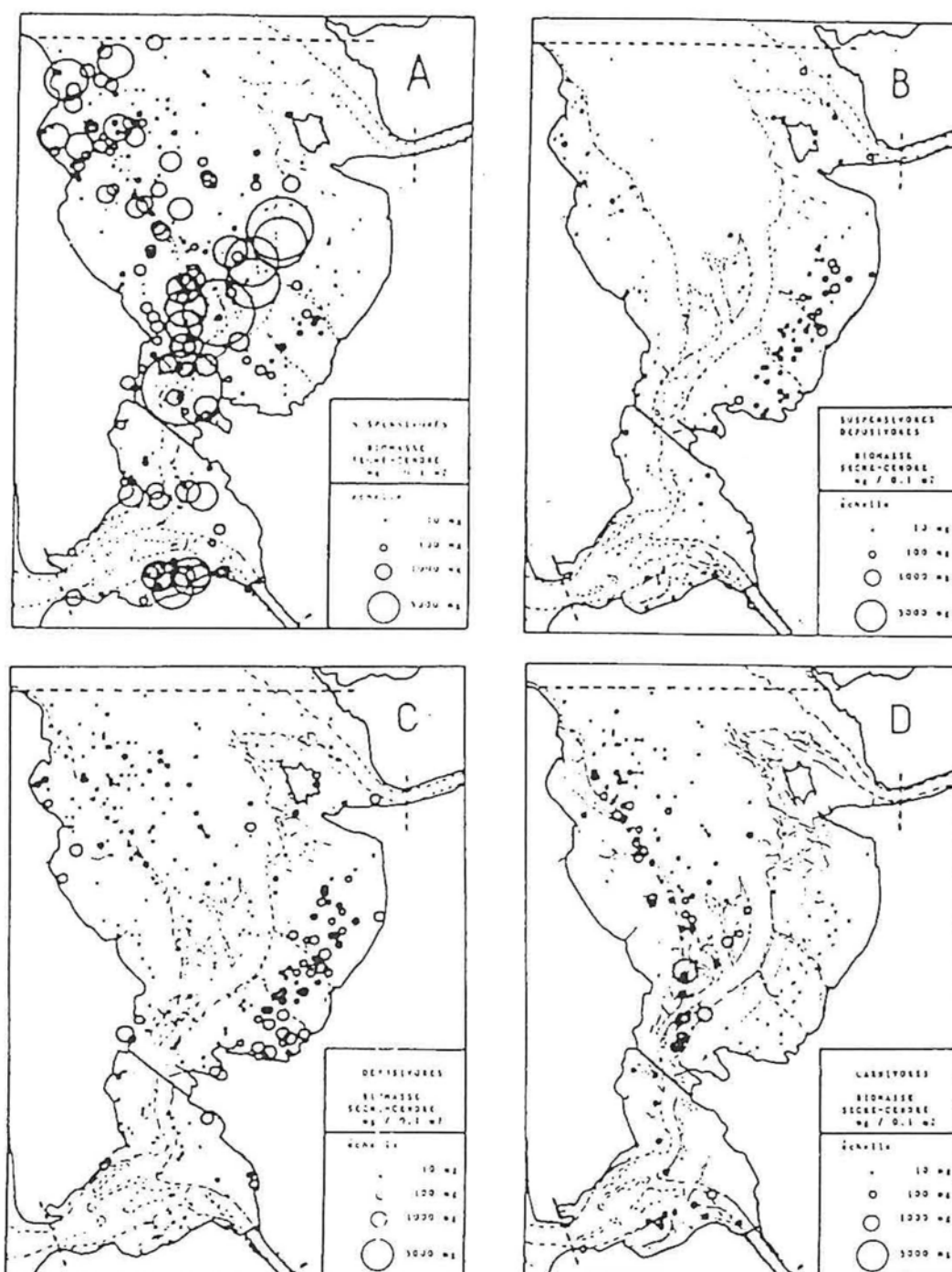


Figure 1-9 : Distribution spatiale des groupes trophiques selon le descripteur biomasse de tissu sec libre de cendre, pour 0,1 m² (d'après Sauriau et al. 1989). A : suspensives, B : suspensives – dépositives, C : dépositives et D : carnivores.

Enfin, les herbivores sont très peu abondants. Ce sont les genres *Littorina*, *Gibbula* et *Patella*, surtout inféodés aux herbiers de *Zostera noltii* (côte d'Oléron et estrans de Marennes-Ronce), ou bien situés à proximité de structures liées à une activité anthropique (digues, tables ostréicoles).

Une seconde cartographie des peuplements benthiques de la baie a été réalisée par Sauriau & de Montaudouin (com. pers.) en avril-mai 1995. En sont extraites les listes faunistiques pour les 3 systèmes biosédimentaires intertidaux dominant de la baie : vasière orientale (vasière de Brouage), estrans vaso-sableux occidentaux (côte d'Oléron) et estrans sablo-vaseux du Sud (plage de Ronces-les-Bains).

1.3.2.1 Vasière de Brouage

Une trentaine d'espèces sont présentes dont 40% de mollusques (12 espèces), 10% de crustacés (3 espèces) et 40% d'annélides (12 espèces).

Les espèces les plus abondantes sont *Hydrobia ulvae*, *Corophium volutator*, *Abra nitida* et elles représentent à elles seules 83% des abondances. Cinq espèces représentent 80% des biomasses macrozoobenthiques : *Scrobicularia plana*, *Hydrobia ulvae*, *Abra nitida*, *Macoma balthica*, *Corophium volutator* et *Nephtys hombergii* (Tableau 1-1).

Les diagrammes rang-fréquence (Figures 1-10, 1-11), selon la représentation de Frontier & Pichod-Viale (1991) reflètent bien cette répartition assez déséquilibrée avec une forme intermédiaire en partie rectiligne traduisant une diversité moyenne et une régularité moyenne avec la forte représentation d'une ou de deux espèces. Les diagrammes rang-fréquence (Figure 1-12), selon la représentation proposée par Warwick (1986) traduisent plutôt une situation équilibrée entre les espèces de petites tailles (*Hydrobia ulvae* 45% des abondances) et les espèces plus grandes (*Scrobicularia plana* 41%). Les deux courbes en fréquences cumulées sont alors quasi superposées.

Tableau 1-1 : Liste et fréquences des espèces à Brouage, Oléron et Ronce en 1995.

Rang	Abondance		Espèce à Oléron		Espèce à Ronce	
	Espèce à Brouage	%		%		%
1	<i>Hydrobia ulvae</i>	44.63	<i>Hydrobia ulvae</i>	26.45	<i>Hydrobia ulvae</i>	38.38
2	<i>Corophium volutator</i>	30.17	<i>Abra tenuis</i>	15.67	<i>Hediste diversicolor</i>	13.55
3	<i>Abra nitida</i>	9.25	<i>Hediste diversicolor</i>	12.03	<i>Ampharete acutifrons</i>	9.43
4	<i>Macoma balthica</i>	4.75	<i>Aphelochaeta marioni</i>	11.17	<i>Cerastoderma edule</i>	5.84
5	<i>Scrobicularia plana</i>	3.66	<i>Corophium volutator</i>	7.82	<i>Abra tenuis</i>	5.58
6	<i>Nephtys hombergii</i>	2.79	<i>Pygospio elegans</i>	5.64	<i>Notomastus latericeus</i>	4.78
7	<i>Pseudopolydora antennata</i>	1.67	<i>Streblospio shrubsolii</i>	4.46	<i>Aphelochaeta marioni</i>	2.92
8	<i>Abra tenuis</i>	0.91	<i>Heteromastus filiformis</i>	2.21	<i>Heteromastus filiformis</i>	2.39
9	<i>Aphelochaeta marioni</i>	0.33	<i>Myriochele oculata</i>	1.46	<i>Scrobicularia plana</i>	2.39
10	<i>Hediste diversicolor</i>	0.33	<i>Owenia fusiformis</i>	1.46	<i>Cyathura carinata</i>	1.86
11	<i>Heteromastus filiformis</i>	0.18	<i>Cerastoderma edule</i>	1.21	<i>Pseudopolydora antennata</i>	1.59
12	<i>Streblospio shrubsolii</i>	0.18	<i>Nemertes sp.</i>	1.07	<i>Abra nitida</i>	1.33
13	<i>Mysella bidentata</i>	0.15	<i>Nephtys hombergii</i>	0.86	<i>Macoma balthica</i>	1.2
14	<i>Mysidacés</i>	0.15	<i>Siphonoecetes sabatieri</i>	0.86	<i>Carcinus maenas</i>	0.93
15	<i>Ampharete acutifrons</i>	0.11	<i>Pseudopolydora antennata</i>	0.79	<i>Tapes philippinarum</i>	0.93
16	<i>Abra alba</i>	0.07	<i>Ampharete acutifrons</i>	0.61	<i>Mysella bidentata</i>	0.8
17	<i>Cerastoderma edule</i>	0.07	<i>Cyathura carinata</i>	0.57	<i>Scoloplos armiger</i>	0.8
18	<i>Littorina littorea</i>	0.07	<i>Neanthes succinea</i>	0.57	<i>Nephtys hombergii</i>	0.66
19	<i>Myriochele oculata</i>	0.07	<i>Larve insecte</i>	0.54	<i>Nemertes sp.</i>	0.53
20	<i>Nemertes sp.</i>	0.07	<i>Tubificoides benedeni</i>	0.54	<i>Bathyporeia elegans</i>	0.4
21	<i>Tapes philippinarum</i>	0.07	<i>Mysella bidentata</i>	0.5	<i>Crangon crangon</i>	0.4
22	<i>Carcinus maenas</i>	0.04	<i>Macoma balthica</i>	0.43	<i>Glycera spp.</i>	0.4
23	<i>Crangon crangon</i>	0.04	<i>Notomastus latericeus</i>	0.43	<i>Melita palmata</i>	0.4
24	<i>Larve insecte</i>	0.04	<i>Euclymene oerstedii</i>	0.39	<i>Lekanosphaera laevi</i>	0.4
25	<i>Glycera spp.</i>	0.04	<i>Abra nitida</i>	0.25	<i>Abra alba</i>	0.27
26	<i>Mytilus edulis</i>	0.04	<i>Carcinus maenas</i>	0.21	<i>Chiton spp.</i>	0.27
27	<i>Pectinaria koreni</i>	0.04	<i>Glycera spp.</i>	0.18	<i>Cyclope neritea</i>	0.27
28	<i>Phoronis spp.</i>	0.04	<i>Tapes philippinarum</i>	0.18	<i>Myriochele oculata</i>	0.27
29	<i>Polydora cornuta</i>	0.04	<i>Crangon crangon</i>	0.14	<i>Tubificoides benedeni</i>	0.27
30	<i>Retusa truncatella</i>	0.04	<i>Parvicardium ovale</i>	0.14	<i>Anthozoaires</i>	0.13
31			<i>Polydora cornuta</i>	0.14	<i>Corophium volutator</i>	0.13
32			<i>Spio filicornis</i>	0.14	<i>Gibulla umbilicalis</i>	0.13
33			<i>Ampelisca brevicornis</i>	0.11	<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	0.13
34			<i>Magelona alleni</i>	0.11	<i>Prionospio malmgreni</i>	0.13
35			<i>Anthozoaires</i>	0.07	<i>Pygospio elegans</i>	0.13
36			<i>Littorina littorea</i>	0.07		
37			<i>Tapes decussata</i>	0.07		
38			<i>Scrobicularia plana</i>	0.07		
39			<i>Abra ovata</i>	0.04		
40			<i>Capitella capitata</i>	0.04		
41			<i>Clymenura trcirrata</i>	0.04		
42			<i>Eteone picta</i>	0.04		
43			<i>Lanice conchylega</i>	0.04		
44			<i>Oligochètes</i>	0.04		
45			<i>Phyllodoce mucosa</i>	0.04		
46			<i>Prionospio malmgreni</i>	0.04		
47			<i>Retusa truncatella</i>	0.04		
48			<i>Spisula solida (S. ovalis)</i>	0.04		

Tableau I-1 (suite) : Liste et fréquences des espèces à Brouage, Oléron et Ronce en 1995.

Rang	Biomasse tissus sec		Espèce à Oléron		Espèce à Ronce	
	Espèce à Brouage	%		%		%
1	<i>Scrobicularia plana</i>	40.76	<i>Cerastoderma edule</i>	35.75	<i>Cerastoderma edule</i>	74.3
2	<i>Hydrobia ulvae</i>	17.79	<i>Hydrobia ulvae</i>	15.75	<i>Carcinus maenas</i>	8.52
3	<i>Abra nitida</i>	13.61	<i>Hediste diversicolor</i>	9.01	<i>Hediste diversicolor</i>	4.18
4	<i>Macoma balthica</i>	13.13	<i>Tapes decussata</i>	7.9	<i>Nephtys hombergii</i>	3.21
5	<i>Corophium volutator</i>	4.81	<i>Aphelochaeta marioni</i>	4.93	<i>Notomastus latericeus</i>	2.34
6	<i>Nephtys hombergii</i>	3.19	<i>Owenia fusiformis</i>	3.55	<i>Ampharete acutifrons</i>	1.39
7	<i>Nemertes sp.</i>	2.32	<i>Nemertes sp.</i>	3.36	<i>Gibulla umbilicalis</i>	1.16
8	<i>Mytilus edulis</i>	1.62	<i>Euclymene oerstedii</i>	2.22	Anthozoaires	0.65
9	<i>Littorina littorea</i>	0.64	<i>Glycera spp.</i>	2.08	<i>Scrobicularia plana</i>	0.5
10	<i>Pseudopolydora antennata</i>	0.53	<i>Nephtys hombergii</i>	1.79	<i>Hydrobia ulvae</i>	0.5
11	<i>Abra alba</i>	0.32	<i>Corophium volutator</i>	1.77	<i>Cyclope neritea</i>	0.46
12	<i>Glycera spp.</i>	0.25	<i>Macoma balthica</i>	1.55	<i>Aphelochaeta marioni</i>	0.36
13	<i>Abra tenuis</i>	0.18	<i>Abra tenuis</i>	1.32	<i>Cyathura carinata</i>	0.3
14	<i>Pectinaria koreni</i>	0.17	Anthozoaires	1.26	<i>Crangon crangon</i>	0.26
15	<i>Hediste diversicolor</i>	0.16	<i>Notomastus latericeus</i>	0.76	<i>Abra nitida</i>	0.26
16	<i>Aphelochaeta marioni</i>	0.1	<i>Heteromastus filiformis</i>	0.68	<i>Lekanosphaera laevi</i>	0.22
17	<i>Carcinus maenas</i>	0.08	<i>Carcinus maenas</i>	0.61	<i>Heteromastus filiformis</i>	0.2
18	<i>Crangon crangon</i>	0.06	<i>Streblospio shrubsolii</i>	0.59	<i>Pseudopolydora antennata</i>	0.2
19	<i>Ampharete acutifrons</i>	0.04	<i>Abra nitida</i>	0.58	<i>Chiton spp.</i>	0.16
20	<i>Cerastoderma edule</i>	0.04	Larve insecte	0.54	<i>Pachygrapsus marmoratus</i>	0.16
21	<i>Heteromastus filiformis</i>	0.04	<i>Pygospio elegans</i>	0.50	<i>Macoma balthica</i>	0.16
22	Mysidacés	0.04	<i>Neanthes succinea</i>	0.38	<i>Abra alba</i>	0.15
23	Larve insecte	0.03	<i>Pseudopolydora antennata</i>	0.35	<i>Abra tenuis</i>	0.12
24	<i>Phoronis spp.</i>	0.03	<i>Crangon crangon</i>	0.33	<i>Glycera spp.</i>	0.07
25	<i>Mysella bidentata</i>	0.02	<i>Magelona alleni</i>	0.33	<i>Nemertes sp.</i>	0.03
26	<i>Tapes philippinarum</i>	0.02	<i>Cyathura carinata</i>	0.33	<i>Mysella bidentata</i>	0.03
27	<i>Streblospio shrubsolii</i>	0.02	<i>Ampharete acutifrons</i>	0.32	<i>Scoloplos armiger</i>	0.03
28	<i>Polydora cornuta</i>	0.01	<i>Lanice conchylega</i>	0.31	<i>Bathyporeia elegans</i>	0.02
29	<i>Retusa truncatella</i>	0.01	<i>Siphonoecetes sabatieri</i>	0.19	<i>Melita palmata</i>	0.02
30	<i>Myriochele oculata</i>	<0.01	<i>Clymenura tricirrata</i>	0.16	<i>Corophium volutator</i>	0.01
31			<i>Littorina littorea</i>	0.14	<i>Tapes philippinarum</i>	0.01
32			<i>Mysella bidentata</i>	0.10	<i>Tubificoides benedeni</i>	0.01
33			<i>Retusa truncatella</i>	0.07	<i>Prionospio malmgreni</i>	<0.01
34			<i>Myriochele oculata</i>	0.06	<i>Myriochele oculata</i>	<0.01
35			<i>Phyllodoce mucosa</i>	0.06	<i>Pygospio elegans</i>	<0.01
36			<i>Polydora cornuta</i>	0.06		
37			<i>Parvicardium ovale</i>	0.05		
38			<i>Tubificoides benedeni</i>	0.05		
39			<i>Tapes philippinarum</i>	0.04		
40			<i>Spisula solida (S. ovalis)</i>	0.04		
41			<i>Ampelisca brevicornis</i>	0.02		
42			<i>Spio filicornis</i>	0.02		
43			<i>Scrobicularia plana</i>	0.01		
44			<i>Capitella capitata</i>	0.01		
45			<i>Eteone picta</i>	0.01		
46			<i>Abra ovata</i>	<0.01		
47			<i>Prionospio malmgreni</i>	<0.01		
48			<i>Oligochètes</i>	<0.01		

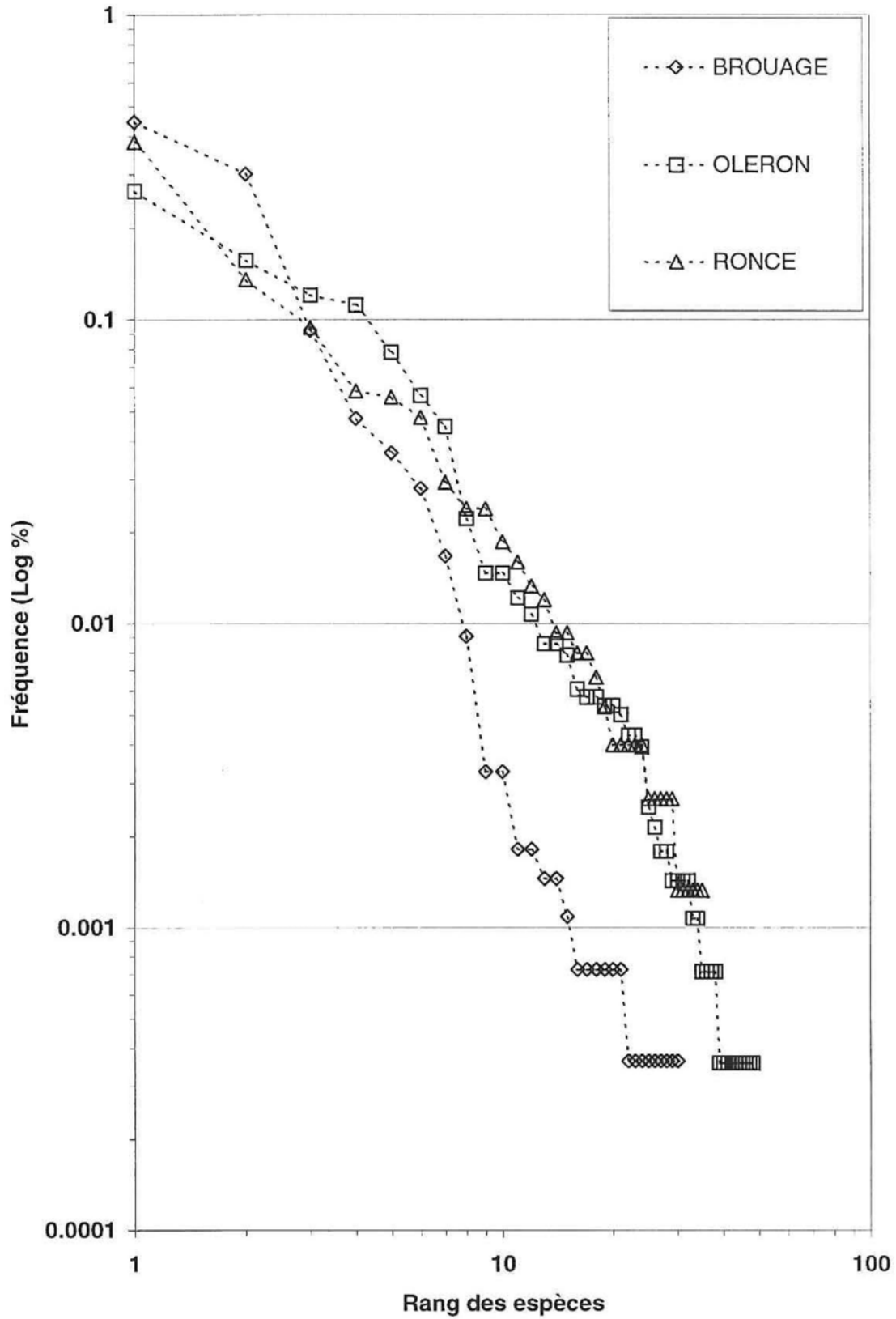


Figure 1-10 : Diagramme rang-fréquence des abondances en chacun des trois sites, vasière de Brouage, estran d'Oléron et estran de Ronce.

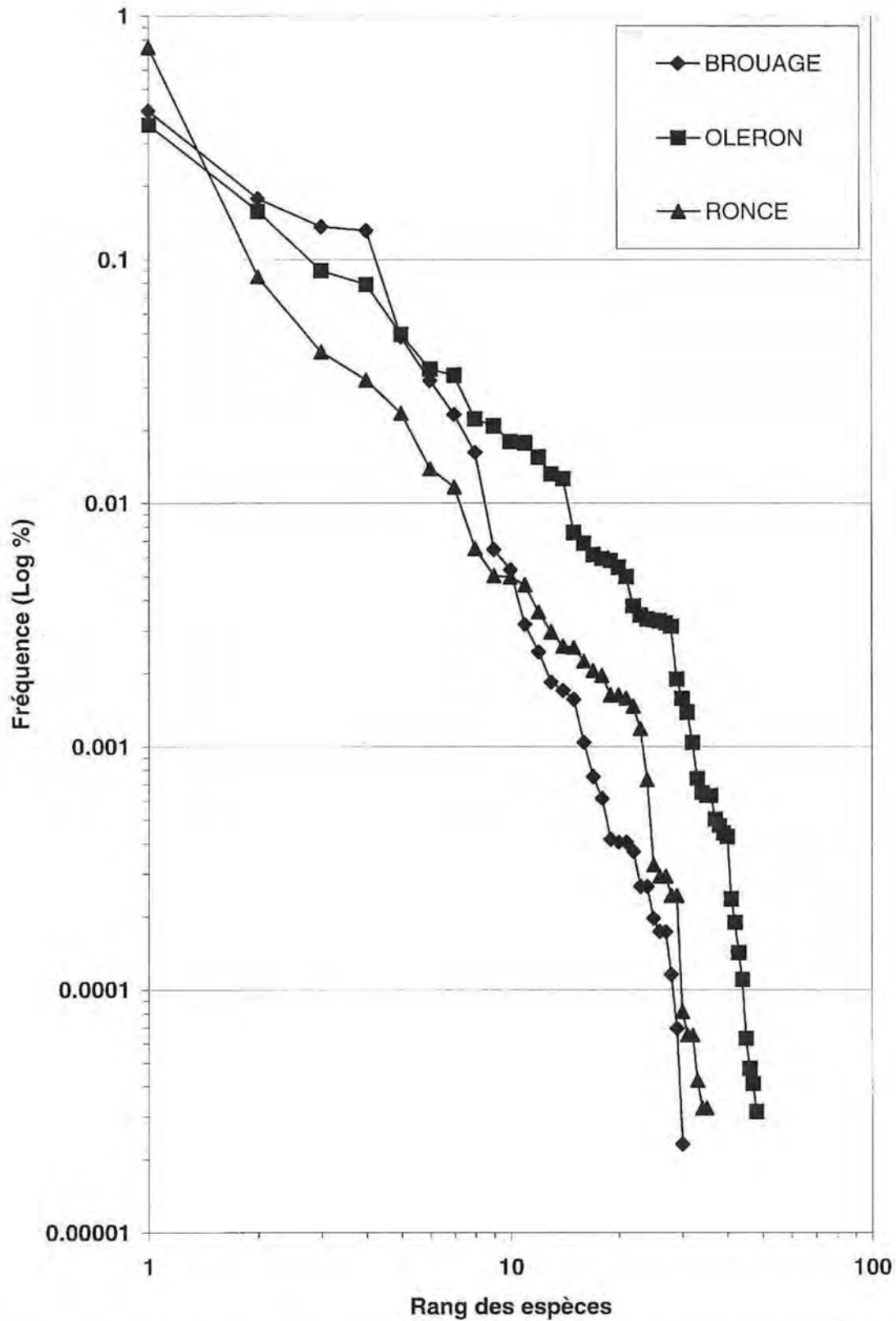


Figure 1-11 : Diagramme rang-fréquence des biomasses (tissus secs) en chacun des trois sites, vasière de Brouage, estran d'Oléron et estran de Ronce.

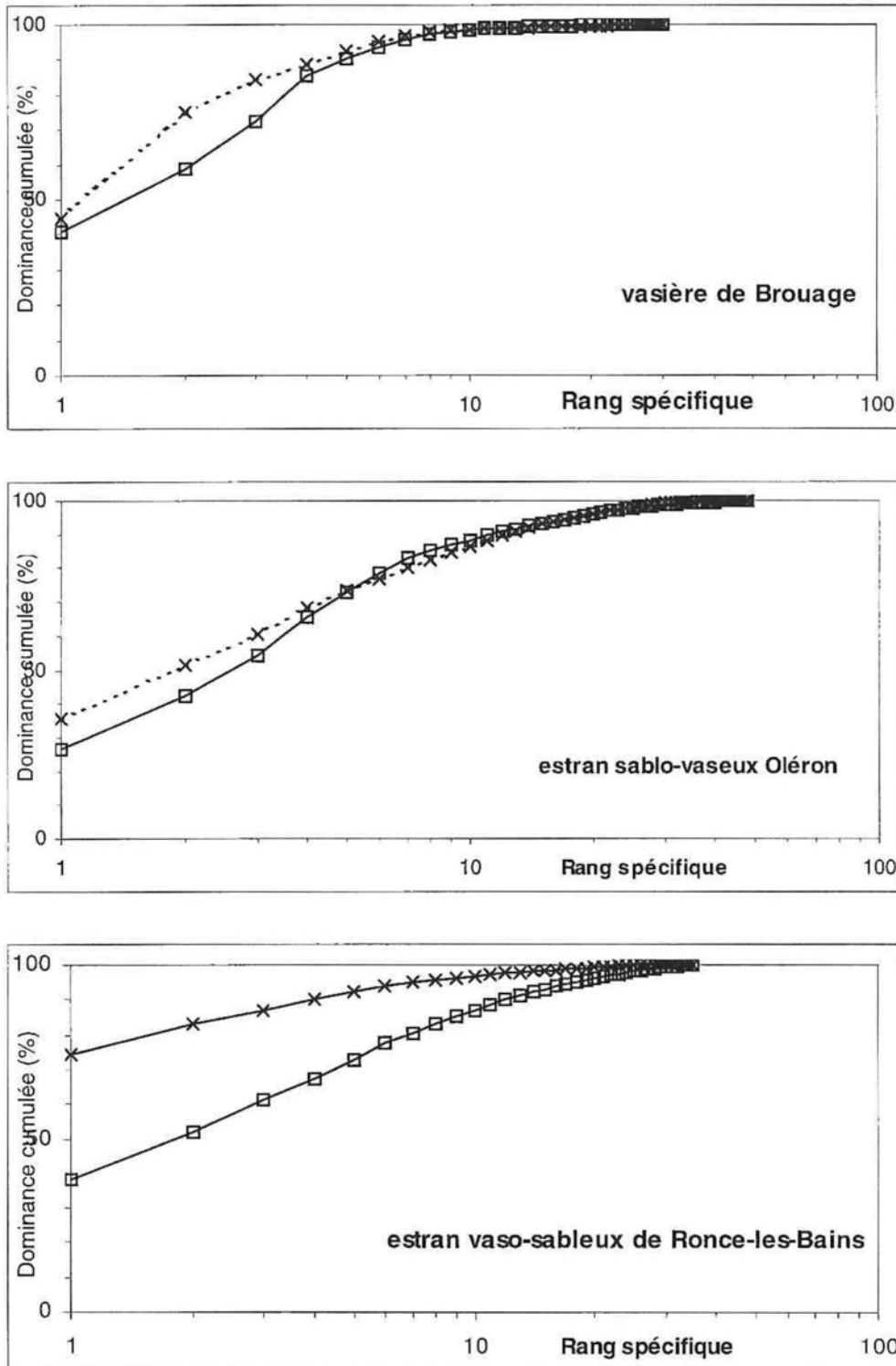


Figure 1- 12 : Diagramme rang-fréquence cumulée pour les biomasses des tissus secs (croix et tiret) et abondance (carré et ligne continue) en chacun des trois sites, vasière de Brouage, estran d'Oléron et estran de Ronce.

1.3.2.2 Estran sablo-vaseux d'Oléron

Près de 48 espèces sont présentes avec une très forte représentation (56%) des annélides (27 espèces) par rapport aux mollusques (27% soit 13 espèces). Les 10% de crustacés (5 espèces) ne sont pas plus diversifiés que sur la vasière de Brouage.

Les espèces les plus abondantes sont *Hydrobia ulvae*, *Abra tenuis*, *Hediste diversicolor*, *Aphelochaeta marioni* et *Corophium volutator* (75% des abondances). Quatre espèces représentent 70% des biomasses macrozoobenthiques : *Cerastoderma edule*, *Hydrobia ulvae*, *Hediste diversicolor* et *Tapes decussata* (Tableau 1-1).

Les diagrammes rang-fréquence (Figures 1-10, 1-11), selon la représentation de Frontier & Pichod-Viale (1991) reflètent un peuplement plus équilibré que précédemment avec une forme plus concave des courbes. Cela traduit une plus grande diversité et une plus forte régularité. Cependant, la présence de paliers sur les courbes montre que ces estrans accueillent divers peuplements, ce qui est lié comme déjà indiqué par Hily (1976) et Sauriau *et al.* (1989) à une juxtaposition d'entités biosédimentaires depuis les vases sableuses jusqu'aux sables fins. Les diagrammes rang-fréquence cumulée (Warwick 1986) traduisent une situation très équilibrée (Figure 1-12) entre la pondération des abondances par les espèces de petites tailles (*Hydrobia ulvae* 26% et *Abra tenuis* 16%) et la pondération des biomasses avec une espèce de plus grande taille (*Cerastoderma edule* 37%) et une de petite taille *Hydrobia ulvae* (16%). Les deux courbes en fréquences cumulées sont alors parfaitement superposées.

1.3.2.3 Estran vaso-sableux de Ronces

La diversité spécifique de cet estran est intermédiaire (35 espèces) avec une représentation équilibrée entre les annélides (14 espèces, soit 40%) et les mollusques (12

espèces, soit 34%). C'est sur cet estran que les populations de crustacés sont les plus diversifiées avec 7 espèces (20% de la richesse spécifique).

Les espèces les plus abondantes sont *Hydrobia ulvae*, *Hediste diversicolor*, *Ampharete acutifrons*, *Cerastoderma edule* et *Abra tenuis* (75% des abondances). Quatre espèces représentent la quasi totalité (90%) de la biomasse macrozoobenthique : *Cerastoderma edule*, *Carcinus maenas*, *Hediste diversicolor* et *Nephtys hombergii* (Tableau 1-1).

De manière encore plus évidente que sur la vasière de Brouage, les diagrammes rang-fréquence (Figures 1-10, 1-11), selon la représentation de Frontier & Pichod-Viale (1991) reflètent par leur aspect rectiligne un peuplement dominé par une espèce c'est-à-dire *Cerastoderma edule* malgré une relative forte diversité spécifique du peuplement. Ici aussi certains palliers apparaissent dans les courbes traduisant des modifications biosédimentaires le long du gradient d'immersion (sables fins envasés, vases sableuses et vases pures près des structures ostréicoles). Les diagrammes rang-fréquence cumulée (Warwick 1986) traduisent cette situation déséquilibrée (Figure 1- 12) entre une plus faible représentation numérique des espèces de petites tailles (*Hydrobia ulvae* 39 %) vis-à-vis de l'écrasante biomasse relative d'une espèce de plus grande taille (*Cerastoderma edule* 74 %). La courbe cumulée des biomasses relatives est alors bien sûr située au-dessus de la courbe cumulée des abondances relatives.

Chapitre II

Caractérisation trophique des habitats intertidaux

par l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote

2.1 INTRODUCTION

Le littoral marin est caractérisé par une grande diversité des ressources nutritives mise à la disposition des consommateurs des réseaux trophiques benthiques. L'analyse par la technique des isotopes stables de leurs tissus et de leurs ressources nutritives a ainsi démontré que la production autochtone aux zones littorales de phytoplancton et d'algues benthiques (Haines & Montague 1979, Sullivan & Moncreiff 1990, Riera & Richard 1996, Créach *et al.* 1997), l'advection par les fleuves de composés terrestres et, par les courants, de détritiques marins allochtones (Hackney & Haines 1980, Incze *et al.* 1982, Stephenson & Lyon 1982, Riera & Richard 1997), les apports des herbiers de *Zostera* spp. (Fry *et al.* 1987) ainsi que certains apports anthropogéniques (McClelland & Valiela 1997) sont des sources de matière organique accessibles à ce réseau trophique benthique. Ces études ont aussi démontré que la contribution relative des sources potentielles à la nutrition des consommateurs diffère selon les habitats du fait des caractéristiques particulières de leur hydrodynamisme local et de la composition spécifique de leur communauté de producteurs primaires (Incze *et al.* 1982,

Stephenson & Lyon 1982, Hughes & Sherr 1983, Simenstad & Wissmar 1985, Newell *et al.* 1995, Riera & Richard 1996).

Sur les estrans nord-européens, la dynamique du seston, matières en suspension dans la colonne d'eau, est fortement gouvernée par deux processus dominants que sont l'advection par les masses d'eau et les remises en suspension liées aux courants de marée ou aux vents locaux. De telles caractéristiques induisent de larges variations spatio-temporelles de la concentration et de la composition de la matière organique qui est disponible pour le réseau trophique benthique des zones intertidales. De plus, la position trophique des consommateurs le long de la chaîne alimentaire, leur taille, leur mode de nutrition et leur physiologie vont jouer un rôle clef pour définir le facteur d'accessibilité à la ressource, ce qui, in fine, déterminera la contribution relative des sources de nourriture assimilées par les consommateurs dans le pool organique disponible, même dans les cas d'habitats occupés par une végétation particulière (Hughes & Scherr 1983, Peterson & Howarth 1987, Riera 1988).

Dans le cas de la baie de Marennes-Oléron, les microalgues benthiques autochtones des slikkes (microphytobenthos), le phytoplancton marin allochtone pour l'essentiel et les détritiques terrestres transportés par advection sont les constituants majeurs du pool de matières organiques disponibles pour le réseau trophique benthopélagique (Richard *et al.* 1997). Dans les eaux très turbides de cet écosystème, la production phytoplanctonique autochtone est très limitée de part la limitation de la pénétration lumineuse (Raillard & Ménesguen 1994) et la biomasse phytoplanctonique a pour l'essentiel une origine allochtone à la baie (Bacher 1989). De ce fait, le microphytobenthos est considéré comme le principal producteur primaire de cette baie (Cariou-Le Gall & Blanchard 1995, Guarini *et al.* 1998). Cette production algale est exportée par remise en suspension vers la colonne d'eau et peut représenter plus de 50% de la chlorophylle *a* totale de la colonne d'eau au printemps (Prou *et al.* 1994) et en représenter la quasi-totalité en hiver (Zurburg *et al.* 1994). Bien qu'à l'échelle de la baie de Marennes-

Oléron, les macroalgues benthiques ne s'étendent que sur une faible superficie (Riera & Richard 1996), localement les herbivores peuvent s'en nourrir. De façon similaire, la présence d'un herbier de *Zostera noltii* le long des estrans orientaux de l'île d'Oléron (Guillaumond 1991) doit générer localement une réorganisation des flux de matière au sein des communautés benthiques comme attendu des observations de Castel *et al.* (1989) en baie d'Arcachon. Contrairement aux côtes nord-américaines où les plantes C₄ des marais salés occupent la majeure partie des zones intertidales (McLusky 1989), la présence de ces plantes comme *Spartina* spp. sur les côtes européennes est beaucoup plus limitée, en particulier à la frange supérieure des zones découvrantes. La baie de Marennes-Oléron n'échappe pas à cette règle et les estrans de la baie sont libres de toutes plantes C₄ (Richard *et al.* 1997), à de rares exceptions comme certains petits schorres le long de l'île d'Oléron ou de Marennes.

L'estimation des flux d'énergie dans les écosystèmes littoraux a bénéficié, depuis la dernière décennie, des apports de la technique d'analyse des rapports isotopiques stables (Fry & Sherr 1984, Mitchener & Schell 1994). Cette technique est basée sur le fait que les compositions en isotopes stables des producteurs primaires diffèrent significativement entre elles (voir chapitre 1). Par conséquent, l'étude de la composition en isotopes stables des consommateurs qui reflète celle de leur nourriture avec un certain enrichissement prévisible doit permettre, par inférence, de déduire la composition qualitative et parfois quantitative de leur bol alimentaire (DeNiro & Epstein 1978, 1981, Fry & Sherr 1984, Minagawa & Wada 1984). Les isotopes stables du carbone à travers le calcul de $\delta^{13}\text{C}$ sont utilisés principalement pour déterminer les ressources énergétiques des consommateurs car ce ratio, dans leurs tissus, reflète étroitement celui de leur nourriture. Cependant, il n'est généralement pas possible de distinguer par le $\delta^{13}\text{C}$ une plante de ses débris dérivés car généralement les débris conservent les mêmes rapports isotopiques du carbone au cours de leur dégradation (Haines 1977, Haines & Montagne 1979, Gearing *et al.* 1984, Stephenson *et al.* 1986, Fenton & Ritz

1988). Les isotopes stables de l'azote à travers le calcul de $\delta^{15}\text{N}$ reflètent le niveau trophique des consommateurs car à chaque niveau trophique les tissus s'enrichissent de 2 à 4 ‰ par rapport à leur nourriture. Ainsi, le $\delta^{15}\text{N}$ possède un double usage puisqu'il sert, tout comme le $\delta^{13}\text{C}$, à discriminer les sources de nourriture et sert aussi par sa valeur comparative à décrire la structure trophique d'un assemblage d'espèces. En règle générale, l'usage simultané des deux ratios ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) permet de résoudre la plupart des ambiguïtés liées à l'utilisation du seul rapport isotopique du carbone, et parfois l'usage d'un troisième rapport isotopique (soufre par exemple) s'avère pertinent (Curin *et al.* 1995).

Dans le présent chapitre, la composition en isotopes stables du carbone et de l'azote sera déterminée pour les espèces de la macrofaune des substrats meubles de la baie de Marennes-Oléron comparativement aux sources disponibles de nourriture. Cela doit me permettre d'estimer comment ces diverses sources de nourriture disponible (phytoplancton marin, microphytobenthos produit sur les estrans, macroalgues de certains habitats, herbiers de *Zostera noltii*, détritiques terrestres) entrent dans le réseau trophique benthique. Cependant, l'écosystème benthique de Marennes-Oléron n'est pas une entité homogène et il est nécessaire de prendre en compte les typologies proposées par Héral *et al.* (1987) pour caractériser les masses d'eau et par Hily (1976) et Sauriau *et al.* (1989) pour caractériser l'environnement hydrosédimentaire. De telles caractéristiques discriminantes vont à l'évidence affecter la disponibilité des ressources trophiques comme déjà montré par Riera & Richard (1996, 1997), Riera *et al.* (1996) et Richard *et al.* (1997) dans un gradient trophique placé de l'estuaire de la Charente aux estrans marins de l'île de Ré, et naturellement imposer de faire une étude comparative des réseaux trophiques benthiques entre plusieurs estrans de la baie.

2.2 MATERIEL & METHODES

2.2.1 Sites d'étude

La baie de Marennes-Oléron située centralement le long de la côte atlantique française, est protégée de l'influence océanique directe par les îles d'Oléron et de Ré. Dans l'ombre de ces îles et entre le continent, s'étendent de vastes zones intertidales qui représentent dans le cas de la baie de Marennes-Oléron près de 60% de sa superficie. La typologie bio-sédimentaire des Pertuis charentais établie par Hily (1976) révèle une dichotomie sédimentaire marquée en liaison avec la courantologie générale de cette baie, dichotomie qui reste stable dans le temps (Faure 1969, Sauriau *et al.* 1989). Les estrans orientaux de la baie sont constitués de vasières dépourvues de champ de macroalgues (excepté ponctuellement dans les parcs ostréicoles situés en bordure de chenal) mais leur topographie peut être singulière (Germaneau & Sauriau, 1996). Ces estrans sont temporairement soumis à l'influence de dessalure par les crues de la Charente alors que les estrans est de l'île d'Oléron (estran interne à la baie) influencés par les eaux marines venant par le Pertuis d'Antioche, sont sableux ou sablo-vaseux et recouverts d'herbiers de *Zostera noltii* dans leur partie médiane. Très localement sur la côte d'Oléron se situent quelques petites anses vaseuses semi-fermées par des cordons dunaires (Boyardville, Bellevue,...) renfermant des plantes halophiles. Les estrans du sud de la baie sont placés sous l'influence hydrosédimentaire directe du Pertuis de Maumusson et sont généralement sableux à sablo-vaseux. Ces trois systèmes ont été échantillonnés de façon saisonnière de mars à décembre 1995 (Figure 2-1).

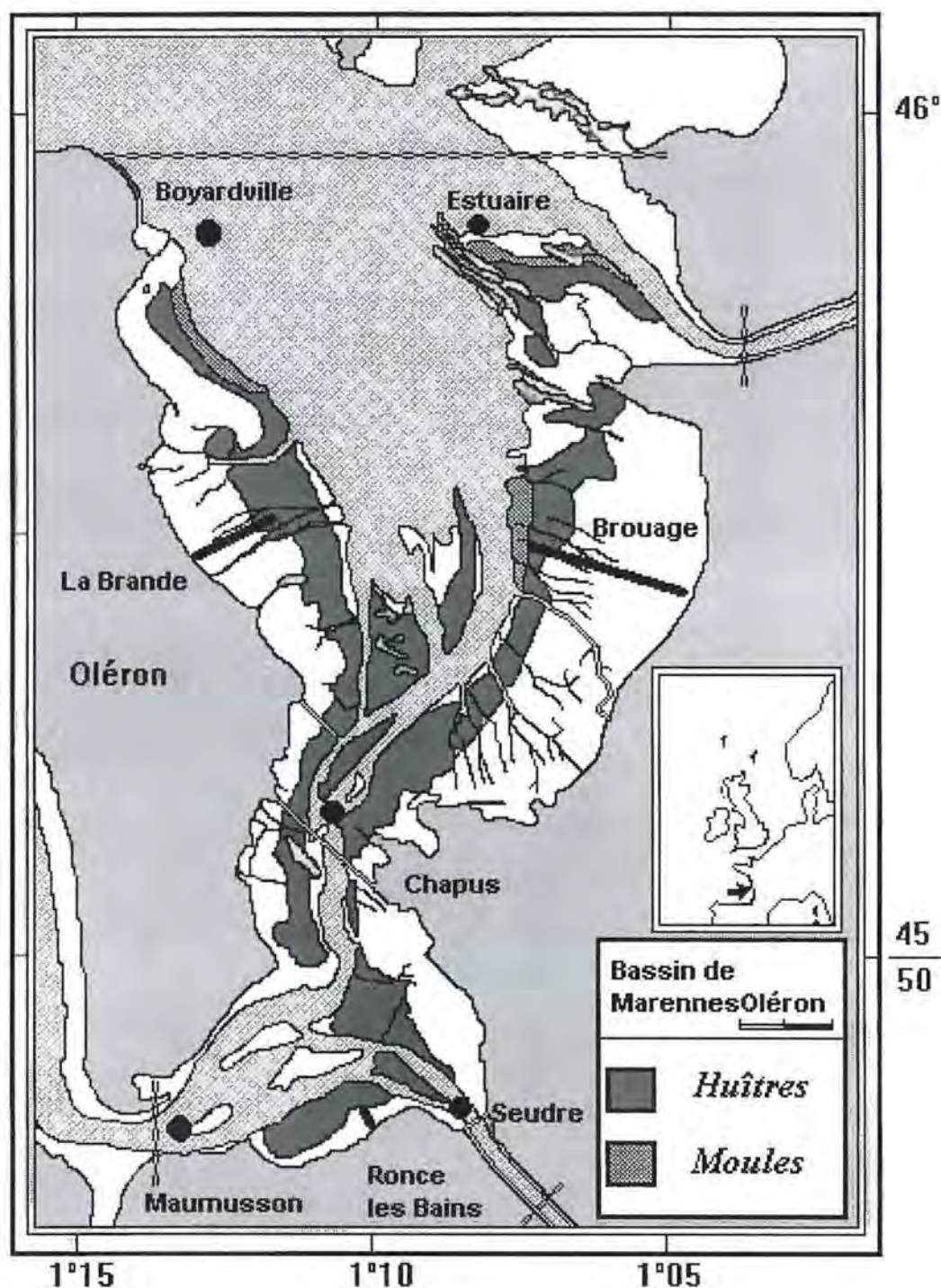


Figure 2-1 : Carte du bassin de Marennes-Oléron avec la position des 3 radiales du suivi benthique selon le gradient d'immersion (trait noir) : Brouage à l'est, la Brande sur Oléron et Ronce-les-Bains au sud et des 5 stations hydrologiques (cercle plein) : Boyardville, estuaire de la Charente, Chapus, Seudre et Maumusson.

2.2.2 Echantillonnage et traitement des échantillons

L'échantillonnage saisonnier a été réalisé en mars, juin, septembre et décembre 1995 aussi bien pour la macrofaune benthique que pour les sources potentielles de nourriture de la colonne d'eau et des sédiments.

Au total, 9 stations ont été réparties dans la baie et positionnées en haut, milieu et bas d'estran selon trois radiales placées sur Brouage à l'est, Oléron près du chenal de la Brande et Ronce-les-Bains au sud (Figure 2-1). En chaque station, les espèces de la macrofaune les plus abondantes ont été échantillonnées à vue, individu par individu ou bien doucement tamisées sur maille carrée de 1 mm de côté. Seuls les individus entiers et vivants ont été récoltés. Tous les individus sont ensuite ramenés au laboratoire puis laissés une nuit dans de l'eau de mer filtrée pour qu'ils se débarrassent de leur contenu digestif. Après dissection, les tissus sont lavés à l'HCl 1N afin d'éliminer toute trace de carbonates, rincés à l'eau déminéralisée puis regroupés avec un nombre suffisant d'individus de la même espèce. Dans le cas des bivalves, et si possible, les individus sont regroupés par classe de taille ou d'âge. Les échantillons sont lyophilisés, réduits en poudre et congelés jusqu'à la pesée pour analyse.

La colonne d'eau a été échantillonnée de façon saisonnière en tenant compte d'une part de la variabilité spatiale (5 stations hydrologiques : Boyardville, estuaire de la Charente, Chapus, Seudre et Maumusson, Figure 2-1) et, d'autre part, du cycle vives-eaux mortes-eaux en chaque station. 20 l d'eau ont été pompés à environ 0,5 m de profondeur (colonne d'eau de 4 à 15 m), filtrés sur filtre de verre GF/F préalablement passés au four à moufle à 450°C pendant 4 heures. Après filtration, les filtrats sont rincés à l'acide HCl 1N pour éliminer les carbonates, rincés à l'eau déminéralisée, lyophilisés puis stockés à -80°C jusqu'à analyse.

Les échantillons de macroalgues et de *Zostera noltii* ont été collectés à la main, rincés à l'eau déminéralisée pour enlever les épiphytes et les épibiontes puis traités de la même façon que les autres échantillons animaux.

2.2.3 Echantillonnage pour analyses isotopiques

Les échantillons pour analyses isotopiques sont brûlés à 900 °C en utilisant l'oxyde de cuivre comme oxydant dans des tubes de quartz. La quantité de gaz CO₂ qui en résulte est purifiée par une méthode de distillation cryogénique similaire à celle décrite par Boutton (1991). Avant la purification du CO₂, l'azote gazeux N₂ est piégé sur gel de silice dans une ampoule et analysé immédiatement après la séparation du CO₂. Les rapports en isotope du carbone et de l'azote sont mesurés avec un spectromètre de masse Sigma 200 (CJS Sciences).

Les rapports isotopiques stables sont exprimés dans la notation standardisée suivante :

$$\delta X = \left\{ \left(\frac{R_{\text{échantillon}}}{R_{\text{référence}}} \right) - 1 \right\} \times 1000$$

avec X égal soit à ¹³C, soit à ¹⁵N et simultanément R égal à ¹³C/¹²C ou égal à ¹⁵N/¹⁴N.

L'unité utilisée est exprimée en ‰ relatif du standard PDB « Pee Dee Belemnite standard » pour le carbone et en ‰ relatif à l'azote atmosphérique pour l'azote. La précision d'une analyse est de ± 0,1 ‰ sur le carbone et de ± 0,2 ‰ sur l'azote.

2.3 RESULTATS

2.3.1 Caractéristiques isotopiques du seston

Pour chacun des 4 mois échantillonnés, mars, juin, septembre et décembre 1995, aucune variation significative des rapports δ¹³C et δ¹⁵N de la matière organique particulaire (MOP) des chenaux n'a été observée selon le cycle de marée en chacun des sites échantillonnés (Tableau 2-1). Les variations saisonnières du δ¹³C de la MOP du seston ont aussi été faibles de -22,5 ± 0,2 ‰ (en décembre 1995) à -21,7 ± 0,3 ‰ (en septembre 1995). Une valeur moyenne globale de -22,2 ± 1,0 ‰ (n=31) pour la MOP peut donc être retenue en 1995 car les valeurs en δ¹³C n'ont pas été différentes ni entre les stations ni entre les saisons, , p > 0,5 et p > 0,3 respectivement pour le facteur station et le facteur saison (Analyse de

variance à deux facteurs fixes sans réplicat, p = probabilité associée au risque de rejet de l'hypothèse H_0 , H_0 étant que les échantillons sont issus de la même population). Le ratio $\delta^{15}\text{N}$ varia de $4,5 \pm 1,3 \text{ ‰}$ (en mars 1995) à $5,9 \pm 0,5 \text{ ‰}$ (en juin 1995), ce qui apparaît significatif alors qu'aucune variation significative n'est apparue entre les stations échantillonnées (Analyse de variance à deux facteurs fixes sans réplicat, $p > 0,7$ et $p < 0,01$ respectivement pour le facteur station et le facteur saison). Une valeur moyenne de $\delta^{15}\text{N}$ de $5,4 \pm 0,5 \text{ ‰}$ ($n=18$) peut être retenue pour les saisons de 1995 autres que l'hiver pour laquelle une moyenne de $\delta^{15}\text{N}$ de $4,5 \pm 1,3 \text{ ‰}$ ($n=10$) est à utiliser.

Tableau 2-1 : Composition isotopique du seston échantillonné en 5 stations hydrologiques (Boyardville, estuaire de la Charente, Chapus, Seudre et Maumusson) et 4 saisons (mars, juin, septembre et décembre) en 1995. Moyenne \pm écart type.

	Mois					Moyenne Annuelle	
	Station	Boyardville	Estuaire	Chapus	Seudre		Maumusson
$\delta^{13}\text{C}$	Mars	-21,3 (2)	-22,6 (2)	-21,9 (2)	-22,7 (2)	-22,4 (1)	-22,2 \pm 1,6
	Juin	-23,5 (2)	-21,4 (2)	-21,2 (1)	-23 (2)	-21,7 (2)	-22,2 \pm 1,3
	Septembre	-21,8 (1)	-21,9 (1)	-21,7 (1)	-21,8 (1)	-21,2 (1)	-21,7 \pm 0,3
	Décembre	-22,3 (1)	-22,9 (1)	-22,3 (2)	-22,5 (2)	-22,4 (2)	-22,5 \pm 0,2
$\delta^{15}\text{N}$	Mars	4,2 (2)	4,1 (2)	3,9 (2)	5,4 (2)	4,3 (2)	4,5 \pm 1,3
	Juin	6,6 (1)	6,3 (1)	5,5 (1)	5,7 (1)	5,5 (1)	5,9 \pm 0,5
	Septembre	5,0 (1)	5,3 (1)	5,1 (1)	4,7 (1)	5,0 (1)	5,0 \pm 0,2
	Décembre	4,9 (1)	5,4 (1)	5,7 (2)	5,7 (2)	5,0 (2)	5,3 \pm 0,3

Comme le bassin de Marennes-Oléron peut être influencée par les apports détritiques terrestres de la Charente mais aussi de la Gironde et que de plus il n'y a pas de différence significative entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP de la Charente et de la Gironde (Fontugne & Jouanneau 1987), les valeurs $\delta^{13}\text{C} = -28,3 \pm 0,9 \text{ ‰}$ et $\delta^{15}\text{N} = 6,1 \pm 0,8 \text{ ‰}$ données par Riera &

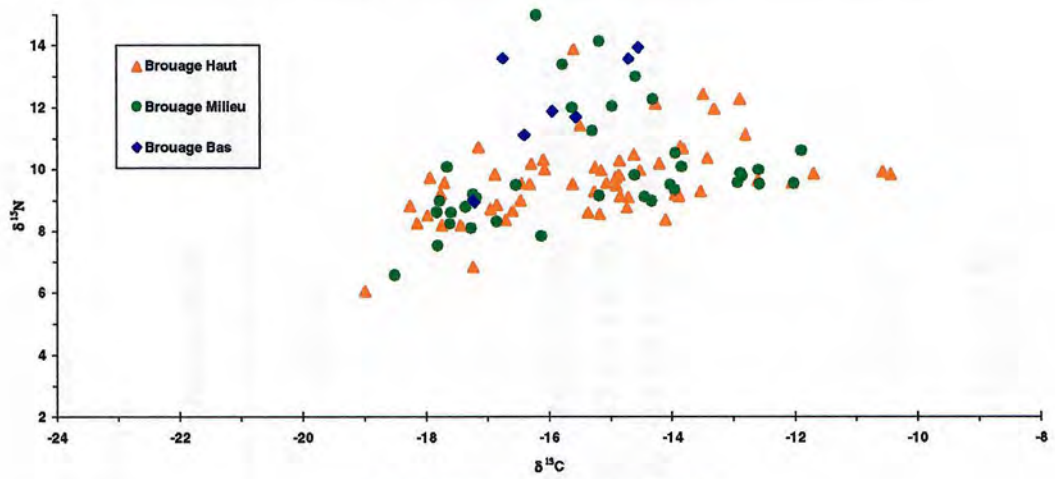
Richard (1996), Riera *et al.* (1996) et Riera (1998) peuvent être utilisées pour caractériser la MOP terrestre advectée dans la baie. La composition isotopique du microphytobenthos des vasière de la baie ($\delta^{13}\text{C} = -16,0 \pm 0,6 \text{ ‰}$ et $\delta^{15}\text{N} = 5,3 \pm 0,8 \text{ ‰}$) est aussi issue des mêmes travaux (Riera & Richard 1996, Riera *et al.* 1996 et Riera 1998).

Concernant la composition isotopique des macroalgues, des valeurs moyennes pour les algues vertes ($\delta^{13}\text{C} = -15,5 \pm 2,5 \text{ ‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 8,7 \pm 1,0 \text{ ‰}$), pour les algues brunes ($\delta^{13}\text{C} = -17,8 \pm 2,3 \text{ ‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 7,8 \pm 1,1 \text{ ‰}$) et pour les algues rouges ($\delta^{13}\text{C} = -19,7 \pm 0,5 \text{ ‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 8,4 \pm 1,3 \text{ ‰}$) ont été utilisées (voir le détail dans le chapitre 4) alors que pour l'herbe marine *Zostera noltii* les moyennes suivantes ($\delta^{13}\text{C} = -11,1 \pm 1,0 \text{ ‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 7,0 \pm 0,5 \text{ ‰}$) ont été obtenues.

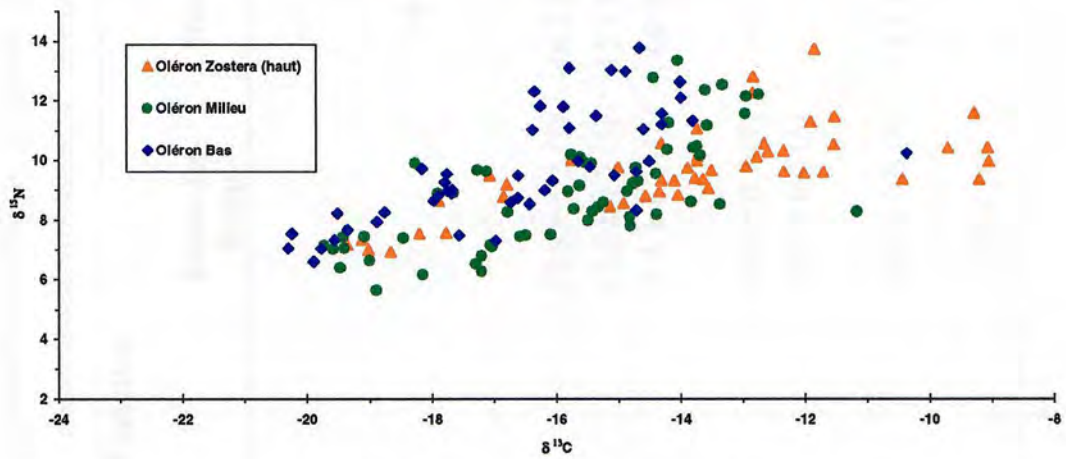
2.3.2 Rapports isotopiques des consommateurs

Les valeurs moyennes des ratios $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs et de leurs sources de nourriture sur la vasière de Brouage, l'estran sablo-vaseux d'Oléron, l'herbier de *Zostera noltii* d'Oléron et l'estran vaso-sableux de Ronce-les-Bains sont présentées *in extenso* sur le Tableau 2.2 et représentées sous forme graphique en Figure 2-3 (vasière de Brouage), en Figure 2-4 (estran d'Oléron), en Figure 2-5 (herbier de *Zostera noltii* d'Oléron) et Figure 2-6 (estran de Ronce-les-Bains). En effet, un premier examen du jeu de données permet de voir, en chaque site, l'homogénéité de la composition isotopique des invertébrés selon le gradient d'immersion (vasière de Brouage, estran sablo-vaseux de Ronce-les-Bains) et au contraire la nette différence sur l'estran d'Oléron entre l'herbier de *Zostera noltii* et le reste de l'estran (Figure 2-2).

Chapitre II : peuplements intertidaux et isotopes stables
Baie de Marennes-Oleron : vasière de Brouage



Baie de Marennes-Oleron : estran d'Oléron



Baie de Marennes-Oleron : estran de Ronce-les-Bains

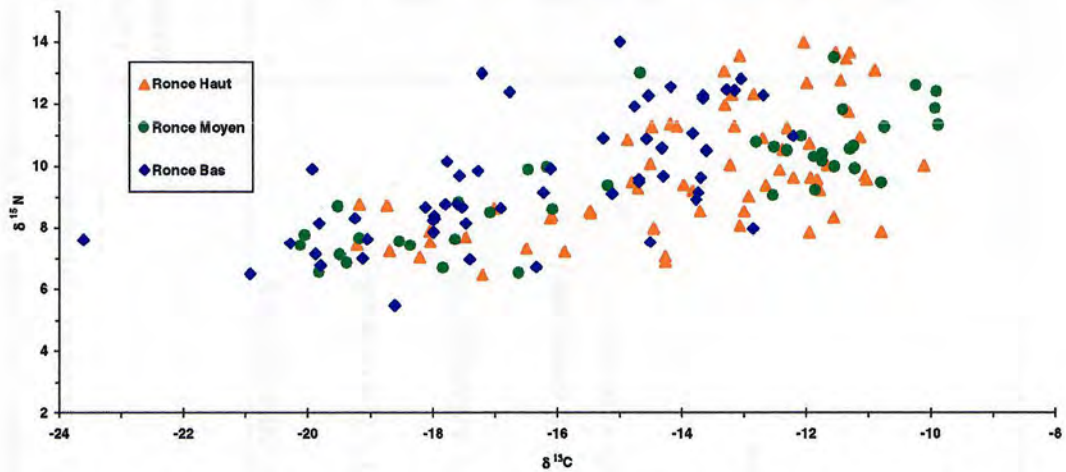


Figure 2-2 : Composition isotopique carbone – azote de l'ensemble des invertébrés analysés dans les 3 sites (vasière de Brouage, estran d'Oléron, estran de Ronce-les-Bains) et selon le gradient d'immersion (haut, milieu et bas d'estran).

Chapitre II : peuplements intertidaux et isotopes stables

Tableau 2-2 : Composition en isotopes stables du carbone et de l'azote d'invertébrés benthiques échantillonnés en 3 sites de la baie de Marennes-Oléron, vasière de Brouage, estran d'Oléron, herbier de *Zostera noltii* d'Oléron et estran de Ronce-les-Bains. Pour chaque espèce est indiqué : le groupe trophique connu a priori, le numéro reporté sur les figures 2-3, 2-4, 2-5 & 2-6 et le facteur significatif expliquant les variations intra-spécifiques (S : saison, T : comportement trophique, A : âge ou taille, - : aucune).

Espèce	Groupe trophique	Variation	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)			
			Ronce-les-Bains	Brouage	Oléron-M-B	Oléron (<i>Zostera</i>)
EMBRANCHEMENT NEMERTES						
1 <i>Nemertea</i>	C	-			-13.3 (1)	
EMBRANCHEMENT CNIDAIRES						
2 <i>Sagartia</i> sp.	C	-		-16.8 (1)		
EMBRANCHEMENT ANNELIDES						
<u>Ordre Phyllodocidés</u>						
3 <i>Glycera tridactyla</i> (= <i>G. convoluta</i>)	C	-	-12.8 ± 1.3 (7)	-16.2 ± 0.2 (3)	-14.6 ± 1.0 (6)	-11.9 (1)
4 <i>Hediste</i> (= <i>Nereis</i>) <i>diversicolor</i>	O	T	-13.0 ± 1.7 (5)	-15.3 ± 1.1 (5)	-15.2 ± 1.6 (8)	12.9 ± 2.0 (2)
5 <i>Nephtys hombergii</i>	C	T	-11.3 ± 1.2 (15)	-14.0 ± 1.1 (12)	-14.2 ± 1.1 (7)	-14.0 ± 0.4 (2)
<u>Ordre Eunicidés</u>						
6 <i>Diopatra neapolitana</i>	C	-	-14.0 ± 0.7 (9)	-15.2 (1)		
7 <i>Scoloplos armiger</i>	D	-	-12.2 ± 0.4 (5)			
<u>Ordre Capitellidés</u>						
8 <i>Arenicola marina</i>	D	T	-13.2 ± 0.6 (9)	-15.1 ± 0.6 (4)	-15.5 (1)	
<u>Ordre Oweniidés</u>						
9 <i>Owenia fusiformis</i>	D	-	-12.8 (1)		-15.5 ± 0.7 (7)	

Chapitre II : peuplements intertidaux et isotopes stables

Espèce	Groupe trophique	Variation	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)			
			Ronce-les-Bains	Brouage	Oléron-M-B	Oléron (Zostera)
EMBRANCHEMENT MOLLUSQUES						
<u>Classe Gastéropodes</u>						
10 <i>Crepidula fornicata</i>	S	-			-17.8 ± 0.1 (3)	
11 <i>Cyclope neriteus</i>	C	-	-14.5 ± 0.4 (3)			
12 <i>Epithonium commune</i> (= <i>Clathrus clathrus</i>)	C	-	-12.1 (1)			
13 <i>Nassarius</i> (<i>Hinia</i> = <i>Nassa</i>) <i>reticulatus</i>	C				-14.0 (1)	
14 <i>Hydrobia ulvae</i>	D	S	-11.5 ± 0.5 (8)	-12.6 ± 1.1 (15)		-9.2 ± 1.9 (4)
15 <i>Littorina littorea</i>	H	T	-14.6 ± 0.2 (3)		-13.7 ± 2.8 (8)	-10.5 ± 2.0 (8)
16 <i>Littorina saxatilis</i>	H	-			-14.5 (1)	
17 <i>Patella vulgata</i>	H	-			-15.6 ± 0.5 (3)	
18 <i>Retusa truncatula</i>	C	-		-11.9 (1)		
<u>Classe Bivalves</u>						
19 <i>Abra alba</i>	D	-	-13.6 (1)			
20 <i>Abra nitida</i>	D	-	-13.1 ± 1.6 (6)	-16.9 ± 0.9 (5)		
21 <i>Abra tenuis</i>	D	-			-14.4 ± 0.4 (2)	
22 <i>Cerastoderma</i> (= <i>Cardium</i>) <i>edule</i> (adulte)	S	S, A	-18.0 ± 1.2 (27)		-18.0 ± 1.2 (8)	
23 <i>Cerastoderma</i> (= <i>Cardium</i>) <i>edule</i> (juvénile)	S	S, A	-15.5 ± 0.7 (13)	-17.4 ± 0.7 (10)	-14.6 ± 1.1 (2)	-15.8 (1)
24 <i>Crassostrea gigas</i>	S	-	-19.0 ± 1.2 (8)		-19.2 ± 0.9 (11)	
25 <i>Mytilus edulis</i>	S	-	-18.9 ± 1.0 (6)		-19.4 ± 0.3 (3)	-18.0 (1)
26 <i>Macoma balthica</i>	SD	S, T		-15.4 ± 1.2 (18)		
27 <i>Scrobicularia plana</i>	SD	S, T	-13.9 ± 0.7 (4)	-16.2 ± 1.5 (17)	-15.6 ± 1.3 (12)	-13.7 ± 0.9 (16)

Chapitre II : peuplements intertidaux et isotopes stables

Espèce	Groupe trophique	Variation	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)			
			Ronce-les-Bains	Brouage	Oléron-M-B	Oléron (Zostera)
28 <i>Solen marginatus</i>	S	-	-19.1 (1)			
29 <i>Tapes</i> (= <i>Ruditapes</i>) <i>decussata</i>	S	S	-19.1 ± 0.5 (3)	-17.8 (1)	-19.2 ± 0.3 (2)	-17.6 ± 1.5 (12)
30 <i>Tapes</i> (= <i>Ruditapes</i>) <i>phillipinarum</i>	S	-	-18.2 ± 1.0 (4)			
EMBRANCHEMENT ARTHROPODES						
Crustacés Entomostracés						
Classe Cirripèdes						
31 <i>Elminius modestus</i>	S	-	-19.6 (1)			
Ordre Isopodes						
32 <i>Cyathura carinata</i>	D	-			-16.7 ± 1.7 (2)	-12.4 (1)
33 <i>Lekanosphaera laevi</i> (= <i>Sphaeroma monodi</i>)	H	-	-16.8 (1)			
Ordre Amphipodes						
34 <i>Ampelisca brevicornis</i>	D	-	-15.0 ± 2.6 (3)			-13.7 (1)
35 <i>Corophium volutator</i>	D	-	-14.2 ± 2.4 (3)	-16.2 ± 1.1 (10)	-16.8 ± 1.3 (13)	-14.4 (1)
36 <i>Melita palmata</i>	H	-	-12.6 ± 1.2 (5)			
37 <i>Siphonoecetes sabatieri</i>	D	-			-17.2 (1)	
Crustacés Malacostracés Eucaridés						
Ordre Décapodes						
38 <i>Carcinus maenas</i>	O	-	-11.8 ± 1.2 (6)	-18.3 (1)	-14.7 ± 0.8 (3)	-11.9 (1)
39 <i>Crangon crangon</i>	C	-		-12.8 (1)		
40 <i>Pinnotheres pisum</i>	S	-	-17.8 (1)			

Chapitre II : peuplements intertidaux et isotopes stables

Tableau 2-2 (suite) : Composition en isotopes stables du carbone et de l'azote d'invertébrés benthiques échantillonnés en 3 sites de la baie de Marennes-Oléron, vasière de Brouage, estran d'Oléron, herbier de *Zostera noltii* d'Oléron et estran de Ronce-les-Bains. Pour chaque espèce est indiqué : le groupe trophique connu a priori, le numéro reporté sur les figures 2-3, 2-4, 2-5 & 2-6 et le facteur significatif expliquant les variations intra-spécifiques (S : saison, T : comportement trophique, A : âge ou taille, - : aucune).

Espèce	Groupe trophique	Variation	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)			
			Ronce-les-Bains	Brouage	Oléron-M-B	Oléron (Zostera)
EMBRANCHEMENT NEMERTES						
1 <i>Nemertini</i>	C	-			12.5 (1)	
EMBRANCHEMENT CNIDAIRES						
2 <i>Sagartia</i> sp.	C	-		13.6 (1)		
EMBRANCHEMENT ANNELIDES						
<u>Ordre Phyllodocidés</u>						
3 <i>Glycera tridactyla</i> (= <i>G. convoluta</i>)	C	-	13.2 ± 0.7 (7)	11.6 ± 0.5 (3)	12.2 ± 1.0 (6)	13.7 (1)
4 <i>Hediste</i> (= <i>Nereis</i>) <i>diversicolor</i>	O	T	10.1 ± 0.4 (5)	11.1 ± 2.3 (5)	9.8 ± 1.6 (8)	10.4 ± 1.5 (2)
5 <i>Nephtys hombergii</i>	C	T	12.1 ± 0.9 (14)	11.4 ± 1.2 (12)	11.1 ± 0.9 (7)	10.8 ± 0.3 (2)
<u>Ordre Eunicidés</u>						
6 <i>Diopatra neapolitana</i>	C	-	11.8 ± 0.8 (9)	14.1 (1)		
7 <i>Scoloplos armiger</i>	D	-	9.7 ± 0.9 (5)			
<u>Ordre Capitellidés</u>						
8 <i>Arenicola marina</i>	D	T	11.8 ± 1.2 (9)	13.5 ± 0.3 (4)	11.2 (1)	
<u>Ordre Oweniidés</u>						
9 <i>Owenia fusiformis</i>	D	-	10.8 (1)		12.0 ± 1.5 (7)	

Chapitre II : peuplements intertidaux et isotopes stables

Espèce	Groupe trophique	Variation	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)			
			Ronce-les-Bains	Brouage	Oléron-M-B	Oléron (<i>Zostera</i>)
EMBRANCHEMENT MOLLUSQUES						
Classe Gastéropodes						
10 <i>Crepidula fornicata</i>	S	-			8.9 ± 0.1 (3)	
11 <i>Cyclope neriteus</i>	C	-	11.7 ± 1.1 (3)			
12 <i>Epithonium commune</i> (= <i>Clathrus clathrus</i>)	C	-	11.0 (1)			
13 <i>Nassarius</i> (<i>Hinia</i> = <i>Nassa</i>) <i>reticulatus</i>	C	-			12.6 (1)	
14 <i>Hydrobia ulvae</i>	D	S	9.4 ± 0.7 (8)	9.7 ± 0.3 (14)		10.1 ± 0.4 (4)
15 <i>Littorina littorea</i>	H	T	9.6 ± 0.1 (3)		9.6 ± 1.0 (8)	10.3 ± 0.9 (8)
16 <i>Littorina saxatilis</i>	H	-			9.9 (1)	
17 <i>Patella vulgata</i>	H	-			9.1 ± 0.5 (3)	
18 <i>Retusa truncatula</i>	C	-		10.6 (1)		
Classe Bivalves						
19 <i>Abra alba</i>	D	-	8.0 ± 0.5 (2)			
20 <i>Abra nitida</i>	D	-	8.9 ± 0.9 (6)	9.0 ± 0.2 (5)		
21 <i>Abra tenuis</i>	D	-			8.3 ± 0.0 (2)	
22 <i>Cerastoderma</i> (= <i>Cardium</i>) <i>edule</i> (adulte)	S	S, A	7.8 ± 1.0 (27)		8.6 ± 1.1 (8)	
23 <i>Cerastoderma</i> (= <i>Cardium</i>) <i>edule</i> (juvénile)	S	S, A	8.4 ± 1.1 (13)	8.3 ± 1.1 (10)	9.2 ± 0.9 (2)	10.0 (1)
24 <i>Crassostrea gigas</i>	S	-	7.6 ± 1.2 (8)		7.9 ± 1.0 (11)	
25 <i>Mytilus edulis</i>	S	-	8.3 ± 1.0 (6)		7.6 ± 0.6 (3)	8.7 (1)
26 <i>Macoma balthica</i>	SD	S, T		9.6 ± 0.5 (18)		
27 <i>Scrobicularia plana</i>	SD	S, T	9.1 ± 0.3 (5)	9.1 ± 1.0 (17)	8.1 ± 1.2 (12)	9.3 ± 0.5 (18)

Chapitre II : peuplements intertidaux et isotopes stables

Espèce	Groupe trophique	Variation	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)			
			Ronce-les-Bains	Brouage	Oléron-M-B	Oléron (Zostera)
29 <i>Tapes</i> (= <i>Ruditapes</i>) <i>decussata</i>	S	S	7.4 ± 0.2 (3)	9.0 (1)	6.8 ± 0.3 (2)	8.1 ± 1.0 (11)
30 <i>Tapes</i> (= <i>Ruditapes</i>) <i>phillipinarum</i>	S	-	7.8 ± 0.9 (4)			
EMBRANCHEMENT ARTHROPODES						
Crustacés Entomostracés						
<u>Classe Cirripèdes</u>						
31 <i>Elminius modestus</i>	S	-	8.1 (1)			
<u>Ordre Isopodes</u>						
32 <i>Cyathura carinata</i>	D	-			9.3 ± 0.6 (2)	10.3 (1)
33 <i>Lekanosphaera laevi</i> (= <i>Sphaeroma monodi</i>)	H	-				
<u>Ordre Amphipodes</u>						
34 <i>Ampelisca brevicornis</i>	D	-	9.6 ± 0.4 (3)			10.1 (1)
35 <i>Corophium volutator</i>	D	-	9.8 ± 2.3 (3)	8.9 ± 1.0 (11)	7.7 ± 1.1 (13)	8.8 (1)
36 <i>Melita palmata</i>	H	-	9.9 ± 0.7 (5)			
37 <i>Siphonoecetes sabatieri</i>	D	-			6.3 (1)	
Crustacés Malacostracés Eucarides						
<u>Ordre Decapodes</u>						
38 <i>Carcinus maenas</i>	O	-	10.6 ± 0.7 (6)	8.8 (1)	10.6 ± 0.8 (3)	11.3 (1)
39 <i>Crangon crangon</i>	C	-		11.1 (1)		
40 <i>Pinnotheres pisum</i>	S	-	10.1 (1)			

2.3.2.1 Estrans orientaux : vasière de Brouage

Seize espèces ont été analysées : un anthozoaire, 5 annélides polychètes, 2 mollusques gastéropodes, 5 mollusques bivalves, 1 crustacé isopode, 2 crustacés amphipodes et 1 crustacé décapode. Sont bien représentées dans mes analyses, les 6 espèces les plus abondantes de la vasière que sont *Scrobicularia plana*, *Hydrobia ulvae*, *Abra nitida*, *Macoma balthica*, *Corophium volutator* et *Nephtys hombergii* (Tableau 2-2). Elles représentent près de 80% des biomasses du peuplement macro-zoobenthique (Tableau I-1). Pour les espèces largement distribuées sur la vasière, il apparaît qu'aucune différence significative n'est observable sur les valeurs des isotopes du carbone et de l'azote selon le facteur temps d'immersion (haut, milieu et bas d'estran). Les analyses spatiales sont donc regroupées pour ces espèces (Tableau 2-2). Dans certains cas, des variations saisonnières sont discernables (Tableau 2-3) et ces espèces feront l'objet d'un examen particulier.

Toutes les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont dans l'intervalle mini-maxi de -18.3 à -11.9 ‰, traduisant de forts différences entre les espèces car les écarts entre les $\delta^{13}\text{C}$ moyens vont de 0,2 à 6,4 ‰. Parmi ces 16 espèces, 9 d'entre-elles (en majorité des déposivores et carnivores) possèdent des valeurs isotopiques en carbone dans l'intervalle -17 à -15 ‰, ce qui correspond à la valeur $\delta^{13}\text{C}$ du microphytobenthos. Deux bivalves suspensivores (-17,4 ± 0,7 ‰, *Cerastoderma edule* juvéniles et -17,8 ‰, *Tapes decussata*) et un crustacé décapode (-18,3 ‰, *Carcinus maenas*) ont des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ légèrement plus négatives, intermédiaires entre la MOP et le microphytobenthos, mais très proches des autres espèces. Trois espèces carnivores (*Nephtys hombergii*, *Crangon crangon* et *Retusa truncatula*) et le gastéropode déposivore *Hydrobia ulvae* sont relativement plus enrichis en ^{13}C et se situent dans un intervalle de -14,0 à -11,9 ‰. Des variations saisonnières dans la composition isotopique du carbone sont observées d'une part pour 2 bivalves déposivores connus pour être des suspensivores facultatifs *Macoma balthica* ($\delta^{13}\text{C} = -15.4 \pm 1.2$ ‰) et *Scrobicularia plana* ($\delta^{13}\text{C} = -16.2 \pm$

1.5 ‰) et, d'autre part, pour le gastéropode dépositif *Hydrobia ulvae* ($\delta^{13}\text{C} = -12.6 \pm 1.6$ ‰). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ pour ces trois espèces sont significativement plus négatives en fin de période hivernale (mars 1995) comparativement aux autres saisons, avec respectivement $-16,8 \pm 0,7$ ‰, $-17,2 \pm 1,0$ ‰ et $-13,8 \pm 0,5$ ‰ (Tableau 2-3, Figure 2-3).

Tableau 2-3 : Variations saisonnières de $\delta^{13}\text{C}$ pour *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana* et *Hydrobia ulvae* sur la vasière de Brouage. Moyenne ± 1 écart type (nombre d'analyses), p : probabilité associée au risque de rejet de l'hypothèse nulle H_0 (groupes saisonniers issus de la même population statistique) selon le test non paramétrique de Kruskal-Wallis.

Espèce	mars	juin	septembre	Décembre	p
<i>Macoma balthica</i>	$-16,8 \pm 0,7$ (7)	$-14,3 \pm 0,9$ (3)	$-15,0 \pm 0,2$ (4)	$-14,6$ (1)	0,012
<i>Scrobicularia plana</i>	$-17,2 \pm 1,0$ (10)	$-14,9 \pm 0,7$ (2)	$-14,5 \pm 0,4$ (5)	-	0,004
<i>Hydrobia ulvae</i>	$-13,8 \pm 0,5$ (4)	$-12,6 \pm 0,4$ (4)	$-11,7 \pm 0,8$ (4)	$-12,8 \pm 0,2$ (2)	0,012

En moyenne, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ varient de $8,3 \pm 1,1$ ‰ (*Cerastoderma edule*) pour le minimum à $14,1$ ‰ (*Diopatra neapolitana*). De fait, tous les consommateurs de la vasière de Brouage sont plus enrichis en ^{15}N que leur nourriture, c'est-à-dire la MOP du seston et le microphytobenthos. Trois catégories de consommateurs sont clairement mises en évidence. Appartiennent au premier groupe dans une fourchette de 8 à 10 ‰, tous les bivalves, le crustacé décapode *Carcinus maenas*, le crustacé amphipode *Corophium volutator*, ainsi que le mollusque gastéropode *Hydrobia ulvae*. A l'opposé, dans une fourchette de 13 à 14 ‰, sont situés deux carnivores dont un anthozoaire et l'annélide polychète *Diopatra neapolitana*, ainsi qu'un psammivore *Arenicola marina*, annélide polychète.

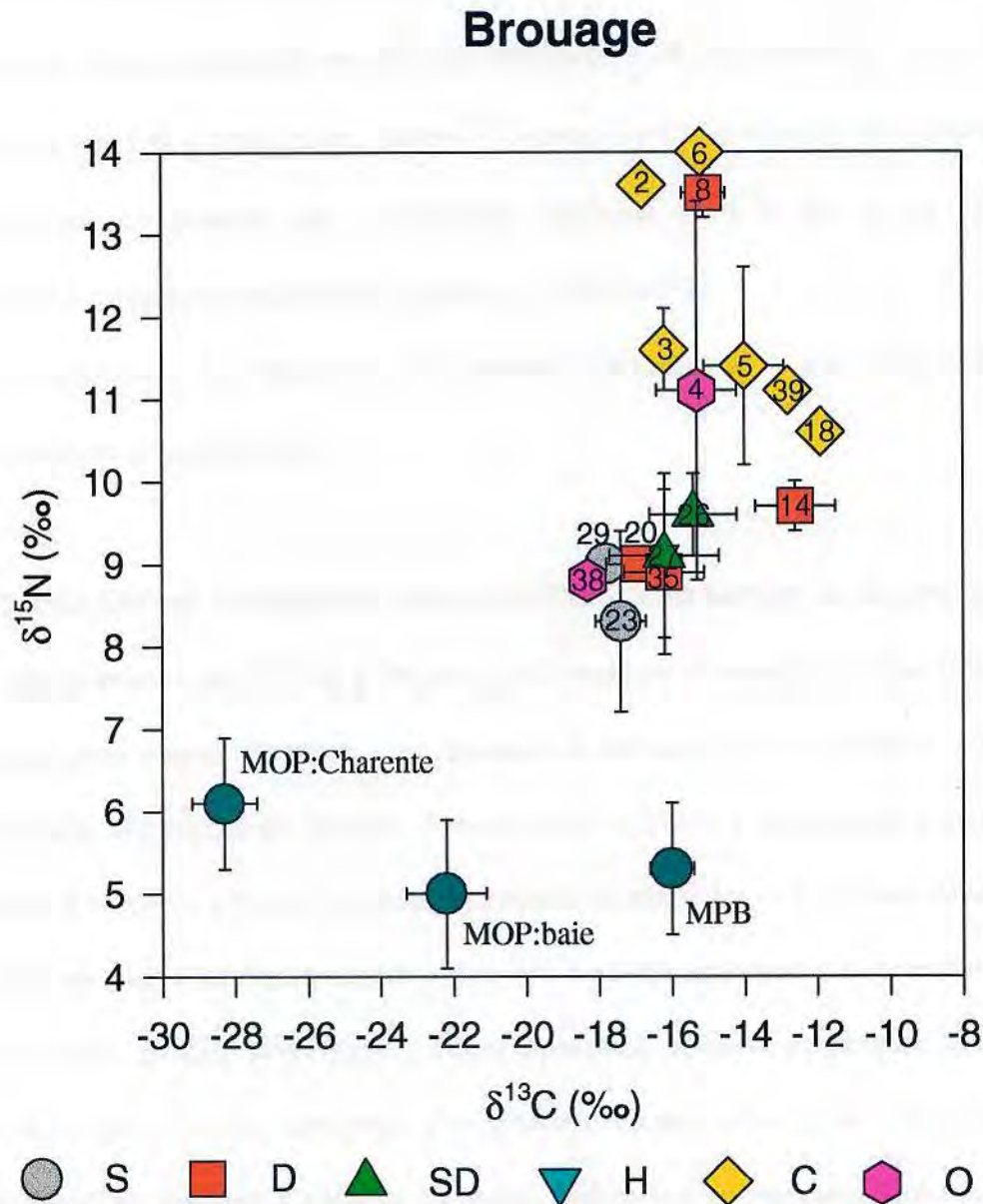


Figure 2-3 : Représentation duale selon la composition en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des 16 espèces échantillonnées sur la vasière de Brouage en 1995. Le groupe trophique est donné par un code (S : suspensivore, D : déposivore, SD : suspensivore et déposivore, H : herbivore, C : carnivore et O : omnivore). Moyenne \pm 1 écart type. Numéro des espèces selon Tableau 2-2

Un second groupe de 4 espèces carnivores avec le mollusque gastéropode *Retusa truncatula*, le crustacé décapode *Crangon crangon* et les annélides polychètes *Nephtys hombergii* et *Glycera tridactyla* possède des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ intermédiaires. Il faut d'ailleurs remarquer le très fort écart type des valeurs $\delta^{15}\text{N}$ pour *Nephtys hombergii*. De la même façon, *Nereis diversicolor* possède une considérable variabilité en $\delta^{15}\text{N}$ qui le fait participer à chacune des 3 catégories précédentes (Tableau 2-3, Figure 2-3).

Contrairement aux valeurs en $\delta^{13}\text{C}$, aucune variation saisonnière n'apparaît pour les $\delta^{15}\text{N}$ des espèces échantillonnées.

2.3.3.2 Estrans occidentaux : côte est d'Oléron sans herbier de *Zostera noltii*

Les moyennes des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ pour les 24 espèces d'invertébrés échantillonnées sur les estrans sablo-vaseux d'Oléron sont données in extenso dans le Tableau 2.2. Ont été échantillonnés, une espèce de némerte, 5 annélides polychètes, 6 mollusques gastéropodes, 6 mollusques bivalves, 1 crustacé isopode, 3 crustacés amphipodes et 1 crustacé décapode. Les 10 espèces les plus abondantes de cet estran ont bien été analysées : *Cerastoderma edule*, *Hydrobia ulvae*, *Hediste diversicolor*, *Tapes decussata*, *Owenia fusiformis*, *Nemerte spp*, *Glycera tridactyla*, *Nephtys hombergii*, *Corophium volutator*, *Abra tenuis* auxquelles ont été ajoutées *Carcinus maenas*, *Cyathura carinata*, *Siphonoecetes sabatieri*, *Littorina littorea*, *Scrobicularia plana* et les trois suspensivores comme *Mytilus edulis*, *Crepidula fornicata* et *Crassostrea gigas* (individus fixés sur rocher) qui sont présents localement sur l'estran près des structures ostréicoles (Tableau 2.2).

Les valeurs isotopiques du carbone et de l'azote des invertébrés analysés discriminent l'herbier de *Zostera noltii* du reste de l'estran (haut estran et bas estran). Un total de 22 espèces a été analysé sur l'estran d'Oléron en dehors de l'herbier de *Zostera noltii* et les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ varient de -19,4 à -13,3 ‰, avec un écart inter-spécifique maximal de 6,1 ‰.

Le $\delta^{13}\text{C}$ des 5 suspensivores (4 bivalves *Cerastoderma edule* adultes, *Crassostera gigas*, *Mytilus edulis* et *Tapes decussata*, et 1 gastéropode *Crepidula fornicata*) sont très similaires. Ils ont les valeurs les plus négatives (-19,4 à -17,8 ‰) des invertébrés analysés. Ces valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ sont intermédiaires entre celles de la MOP du seston de la baie et celles du microphytobenthos. La plupart des autres invertébrés possèdent des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ dans un intervalle plus étroit entre -14 et -17 ‰, similaires au valeur en $\delta^{13}\text{C}$ du microphytobenthos.

Par ailleurs, certaines différences significatives en $\delta^{13}\text{C}$ apparaissent soit entre les saisons soit entre les groupes d'âge (Tableau 2-4). Par exemple, de façon identique à ce qui a été remarqué pour les *Scrobicularia plana* de la vasière de Brouage (Tableau 2-3) les *Scrobicularia plana* d'Oléron montrent des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ significativement plus négatives en mars 1995 ($-17,6 \pm 0,5$ ‰) comparées aux autres saisons (-15,4 à -14,6 ‰). Il peut être aussi noté la forte différence du $\delta^{13}\text{C}$ entre les juvéniles ($-14,6 \pm 1,1$ ‰, n = 2) et les adultes ($-18,0 \pm 1,2$ ‰, n = 8) de *Cerastoderma edule* qui fera l'objet de plus amples développement dans les chapitres 4 et 6 pour ce qui est de la population de Ronce-les-Bains.

Les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ pour tous les invertébrés varient dans l'intervalle 6,3 ‰ (*Siphonoecetes sabatieri*) à 12,6 ‰ (*Nassarius reticulatus*), ce qui reflète leur niveau trophique, un déposivore et un nécrophage. Il y a une tendance nette à l'augmentation du ratio $\delta^{15}\text{N}$ depuis les bivalves suspensivores, les bivalves déposivores et certains autres déposivores comme l'amphipode *Corophium volutator* et l'isopode *Cyathura carinata* puisque les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ sont 6 à 9 ‰, jusqu'aux omnivores et carnivores avec des valeurs $\delta^{15}\text{N}$ de 10 à 13 ‰. Les herbivores comme *Littorina littorea*, *L. saxatilis* et *Patella vulgata* possèdent des valeurs intermédiaires entre ces deux groupes. Comme les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ pour les invertébrés sont plus élevées que celles de la MOP et du microphytobenthos, celles des bivalves suspensivores et des espèces déposivores sont confondues avec la valeur en $\delta^{15}\text{N}$ des macroalgues récoltées sur les structures ostréicoles proches des chenaux du centre de la baie.

Tout comme noté pour les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$, une variation saisonnière en $\delta^{15}\text{N}$ est observable pour *Scrobicularia plana* (Tableau 2-4) qui montre des valeurs moins enrichies en ^{15}N en mars 1995 ($6,5 \pm 0,3 \text{ ‰}$) en comparaison des autres saisons (7,8 à 9,6 ‰). Il faut aussi noté une grande variabilité des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ (coefficient de variation de 12 à 16%) pour les annélides polychètes *Nereis diversicolor* et *Owenia fusiformis* (Tableau 2-2 suite) traduisant la variabilité de leur niveau trophique dans la chaîne alimentaire (Tableau 2-2 suite et Figure 2-4).

Tableau 2-4 : Variations saisonnières des $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ pour *Scrobicularia plana* sur les estrans sablo-vaseux d'Oléron et pour *Tapes decussata* dans l'herbier de *Zostera noltii*. Moyenne ± 1 écart type (nombre d'analyses), p : p : probabilité associée au risque de rejet de l'hypothèse nulle H_0 (groupes saisonniers issus de la même population statistique) selon le test non paramétrique de Kruskal-Wallis.

Espèces	Mars	Juin	Septembre	décembre	p
<i>Scrobicularia plana</i> $\delta^{13}\text{C}$	$-17,6 \pm 0,5$	$-15,4 \pm 0,8$	$-14,7 \pm 0,7$	$-14,6 \pm 0,2$	0,048
(estran sablo-vaseux)	(3)	(4)	(3)	(2)	
<i>Scrobicularia plana</i> $\delta^{15}\text{N}$	$6,5 \pm 0,3$	$7,8 \pm 0,3$	$8,9 \pm 0,4$	$9,6 \pm 0,1$	0,017
(estran sablo-vaseux)	(3)	(4)	(3)	(2)	
<i>Tapes decussata</i> $\delta^{13}\text{C}$	$-16,1 \pm 1,5$	$-18,7 \pm 0,6$	-	$-17,0 \pm 0,2$	0,023
(herbier de <i>Zostera</i>)	(4)	(6)		(2)	
<i>Tapes decussata</i> $\delta^{15}\text{N}$	$9,1 \pm 0,5$	$7,3 \pm 0,3$	-	$9,1 \pm 0,5$	0,024
(herbier de <i>Zostera</i>)	(3)	(6)		(2)	

2.3.3.3 Estrans occidentaux : côte est d'Oléron avec herbier de *Zostera noltii*

Comparativement aux estrans de Brouage où aucune variation spatiale dans la composition isotopique des invertébrés n'a pu être décelée, il apparaît clairement sur les estrans meubles d'Oléron que les individus des espèces qui vivent au sein de l'herbier de

Oléron

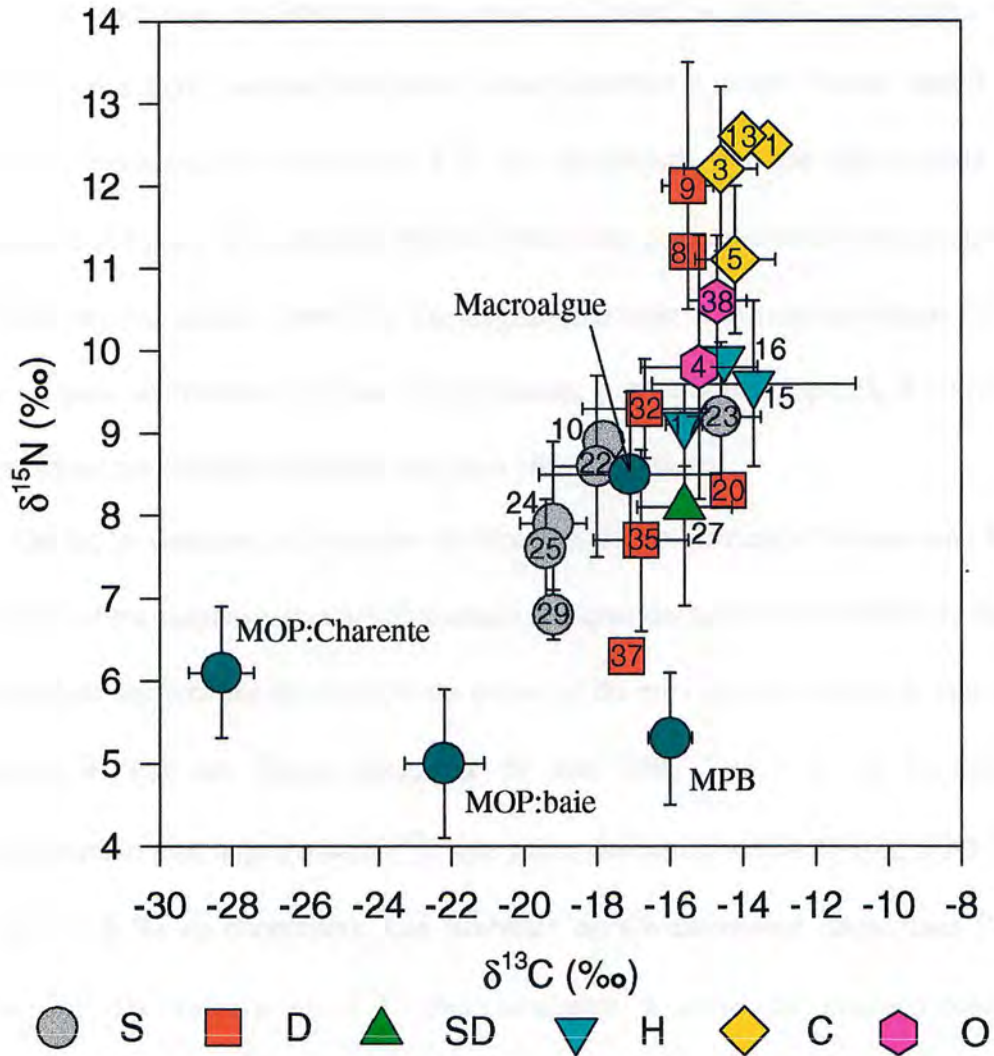


Figure 2-4 : Représentation duale en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des 22 espèces échantillonnées en 1995 sur les estrans meubles d'Oléron hors herbier de *Zostera noltii*. Le groupe trophique est donné par un code (S : suspensivore, D : déposivore, SD : suspensivore et déposivore, H : herbivore, C : carnivore et O : omnivore). Moyenne ± 1 écart type. Numéro des espèces selon Tableau 2-2.

Zostera noltii sont plus enrichis à la fois en ^{13}C et en ^{15}N comparativement aux individus des mêmes espèces vivant en dehors de l'herbier et pour une même saison (Tableau 2-2, comparaison Figures 2-4 et 2-5). Il existe cependant deux exceptions notables à ce décalage général, les juvéniles de *Cerastoderma edule* et l'annélide polychète *Nephtys hombergii*. Malgré un plus petit nombre d'espèces échantillonnées à marée basse dans l'herbier de *Zostera* (13 espèces), les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des invertébrés ont une plus grande dispersion (Tableau 2-2 et Figure 2-5), depuis $-9,2 \pm 1,9 \text{‰}$ (n=4) pour *Hydrobia ulvae* jusqu'à $-18,0 \text{‰}$ (n=1) pour *Mytilus edulis*. Cette fois, l'écart maximal entre moyenne spécifique est de $8,8 \text{‰}$, ce qui ne peut se traduire que par l'assimilation, par certaines espèces, d'autre source de matière organique comparativement aux deux sites déjà décrits.

De façon similaire à la vasière de Brouage et aux estrans d'Oléron sans herbier, les $\delta^{13}\text{C}$ des bivalves suspensivores *Mytilus edulis* et *Tapes decussata* de l'herbier de *Zostera* sont intermédiaires entre celles de la MOP du seston et du microphytobenthos. Il faut aussi noter (Tableau 2-4) que les *Tapes decussata* de juin 1995 ($-18,7 \pm 0,6 \text{‰}$, n=6) étaient significativement plus appauvries en ^{13}C que celles des autres saisons ($-16,1 \pm 1,5 \text{‰}$ en mars et $-17,0 \pm 0,2 \text{‰}$ en décembre). Les juvéniles de *Cerastoderma edule* dans l'herbier de *Zostera* ont des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ très similaires à celle du microphytobenthos. Ils n'apparaissent pas présenter de différence avec les juvéniles de *Cerastoderma edule* du reste de l'estran (Figure 2-4). A l'opposé, l'espèce la plus enrichie en ^{13}C dans l'herbier est *Hydrobia ulvae*, puis viennent ensuite *Littorina littorea*, *Carcinus maenas* et l'annélide polychète *Glycera tridactyla*, prédateur avec une valeur $\delta^{13}\text{C}$ de $-11,9$. Les autres espèces communes comme *Nereis diversicolor*, *Scrobicularia plana* et *Corophium volutator* ont des valeurs intermédiaires en $\delta^{13}\text{C}$ variant entre celle du microphytobenthos et de celle de *Zostera noltii*.

Zostera

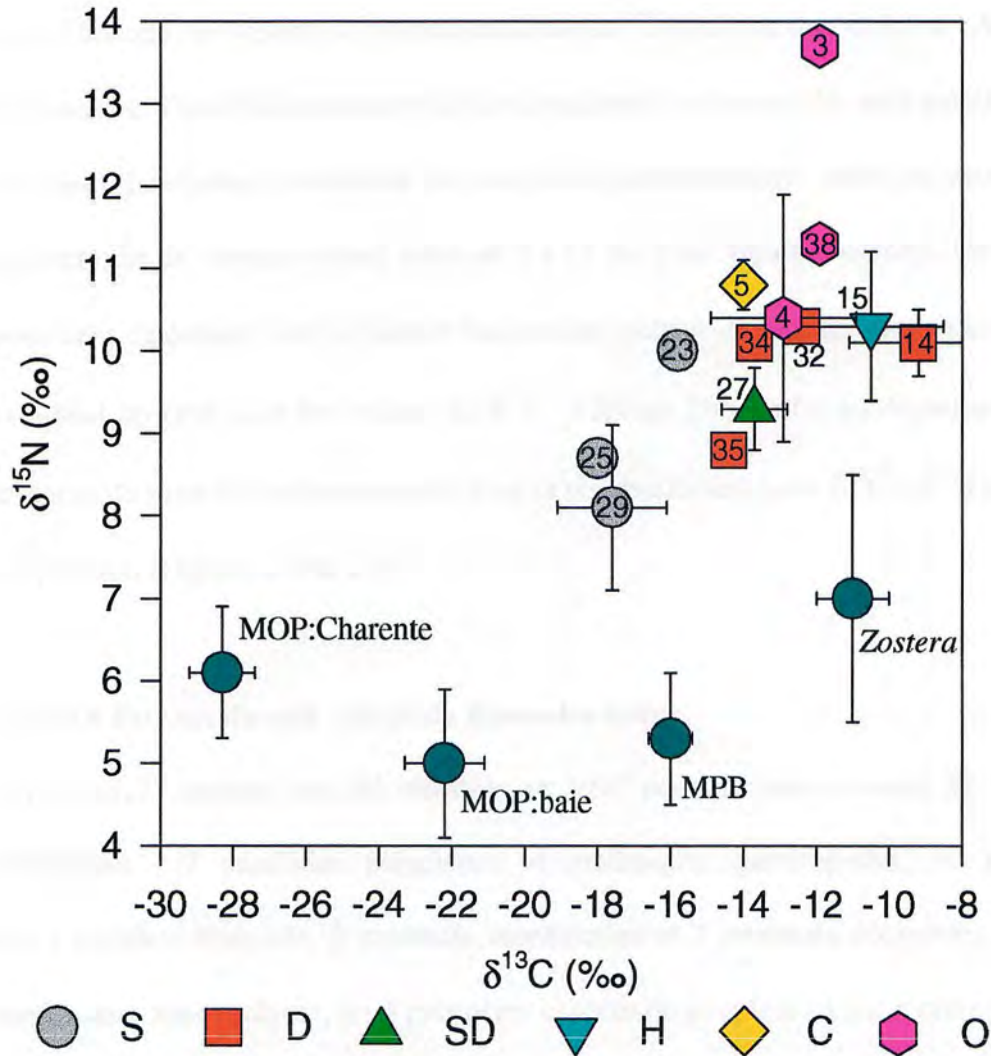


Figure 2-5 : Représentation duale en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des 13 espèces échantillonnées en 1995 dans l'herbier de *Zostera noltii* sur les estrans meubles d'Oléron. Le groupe trophique est donné par un code (S : suspensivore, D : déposivore, SD : suspensivore et déposivore, H : herbivore, C : carnivore et O : omnivore). Moyenne ± 1 écart type. Numéro des espèces selon Tableau 2-2.

Encore ici, il faut noter la très forte variabilité des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ de l'annélide polychète *Nereis diversicolor* avec un coefficient de variation sur $\delta^{13}\text{C}$ de l'ordre de 15%. Concernant les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$, les bivalves suspensivores *Mytilus edulis* et *Tapes decussata* ont, comme attendu, les valeurs les moins enrichies en ^{15}N ($8,7\text{‰}$, $n=1$ et $8,1 \pm 1,9\text{‰}$, $n=11$, respectivement) et l'annélide carnivore *Glycera tridactyla* les valeurs les plus enrichies en ^{15}N ($13,7\text{‰}$, $n=1$). Les autres invertébrés ont des valeurs intermédiaires entre ces deux groupes, avec un intervalle de variation assez étroit de 9 à 11 ‰. Pour *Tapes decussata*, les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ possèdent également une variabilité saisonnière (valeur de juin les plus faibles) comme précédemment observé pour les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (Tableau 2-4). Enfin les *Nephtys hombergii* de l'herbier et du reste de l'estran possède dans la représentation duale $\delta^{13}\text{C} / \delta^{15}\text{N}$ exactement la même position (Figures 2-4 & 2-5).

2.3.3.4 Estrans du sud : plage de Ronce-les-Bains

Au total 27 espèces ont été récoltées en 1995 pour les trois niveaux de l'estran de Ronce-les-Bains : 7 annélides polychètes, 4 mollusques gastéropodes, 10 mollusques bivalves, 1 crustacé cirripède, 3 crustacés amphipodes et 2 crustacés décapodes. Sont bien représentées dans mes analyses, les 4 premières espèces du peuplement qui représente 90% de la biomasse du site : *Cerastoderma edule*, *Carcinus maenas*, *Hediste diversicolor* et *Nephtys hombergii*.

Les valeurs moyennes des ratios $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs et de leurs sources de nourriture à Ronce-les-Bains sont présentées in extenso sur le Tableau 2-2 et la Figure 2-6.

Aucune différence significative entre les trois sites (niveaux d'immersion) de la plage de Ronce-les-Bains n'est observable sur la composition en isotopes du carbone et de l'azote des invertébrés analysés. Les valeurs moyennes de $\delta^{13}\text{C}$ varient dans l'intervalle $-19,6$ à $-11,3\text{‰}$ et peuvent être clairement divisées en deux groupes. Le premier a un intervalle de

dispersion étroite de -20 à -18 ‰, ce qui situent les $\delta^{13}\text{C}$ en position intermédiaire entre la MOP du seston de la baie et le microphytobenthos. Tous les suspensivores, la plupart mollusques bivalves, c'est-à-dire *Solen marginatus*, *Tapes decussata*, *Tapes philippinarum*, *Crassostrea gigas*, *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule* adulte et le crustacé cirripède *Elminius modestus* appartiennent à ce groupe à l'exception notable des juvéniles (taille < 5 mm) de *Cerastoderma edule* dont les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ ($-15,5 \pm 0,7$ ‰, n = 13) sont nettement distinctes de celles des adultes $-18,0 \pm 1,2$ ‰, n = 27. Le second groupe, avec des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ de -15 à -12 ‰, regroupe toutes les autres espèces, depuis les déposivores jusqu'aux prédateurs. Le mollusque gastéropode *Hydrobia ulvae* ($-11,5 \pm 0,5$ ‰, n=8), l'annélide polychète *Nephtys hombergii* ($-11,3 \pm 1,2$ ‰, n=15) et le crustacé amphipode *Melita palmata* ($-11,5 \pm 0,5$ ‰, n=5) apparaissent les plus enrichis en ^{13}C (Figure 2-6).

Une forte variabilité intra-spécifique de $\delta^{13}\text{C}$ apparaît pour la coque *Cerastoderma edule*, non seulement liée aux différences entre adultes et juvéniles comme déjà noté, mais aussi entre les saisons avec en mars des valeurs beaucoup plus négatives (cet aspect sera développé plus amplement dans les chapitres 4 et 6). De même, une forte variabilité intra-spécifique des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ est observée pour l'annélide polychète *Nereis diversicolor* (cv=13%), le mollusque bivalve *Abra nitida* (cv=12%) et les crustacés amphipodes *Ampelisca brevicornis* (cv=17%) et *Corophium volutator* (cv=17%) en regard des autres espèces pour lesquelles le coefficient de variation des valeurs moyennes (c.v.) reste en deçà de 5 à 10%.

La dispersion des invertébrés de l'estran de Ronce-les-Bains selon le critère $\delta^{15}\text{N}$ sépare bien évidemment les différents groupes trophiques dans lesquels les espèces ont été *a priori* placées (Figure 2-6). Tous les suspensivores ont des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ faibles situées dans l'intervalle de variation de 7 à 9 ‰ (à l'exception de *Pinnotheres pisum* trouvé chez la coque) alors que les Polychètes prédateurs comme *Glycera tridactyla*, *Nephtys hombergii*,

Ronces-les-Bains

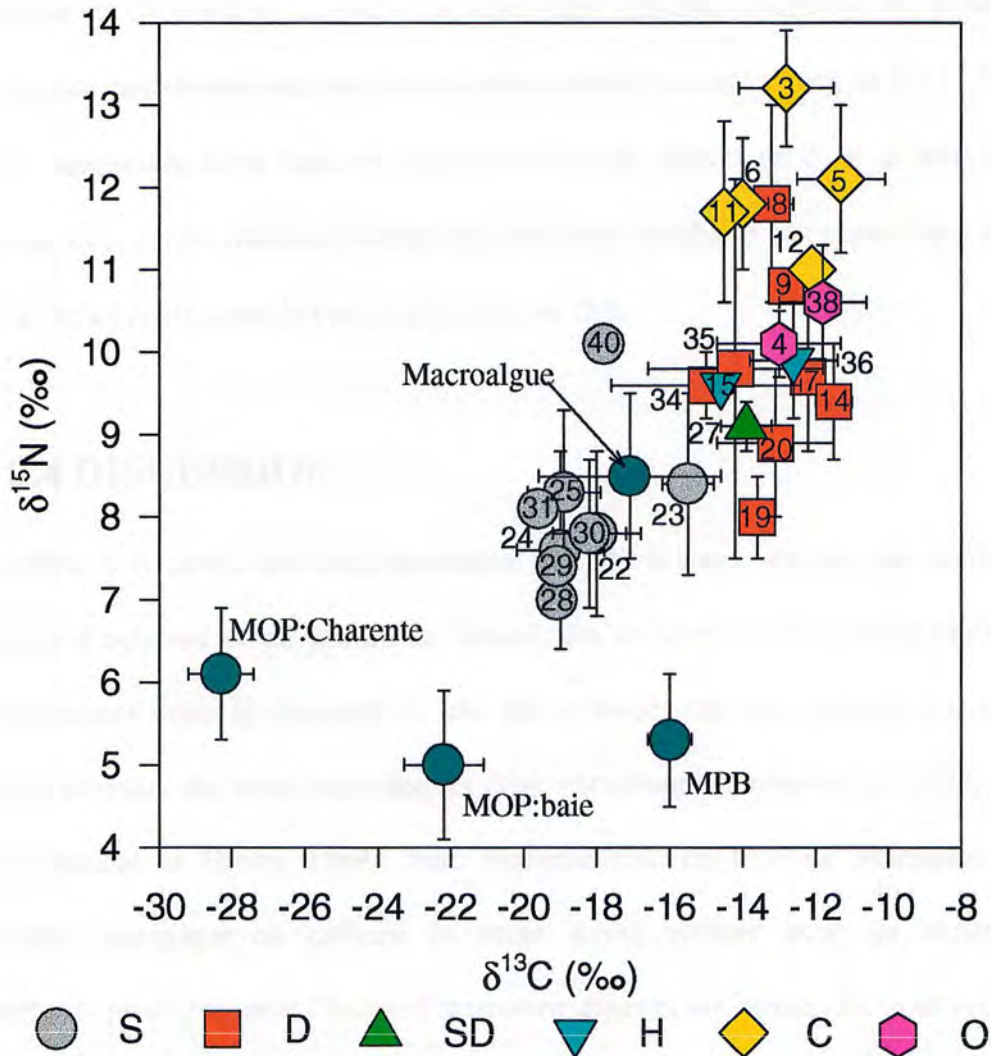


Figure 2-6 : Représentation duale en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des 27 espèces échantillonnées en 1995 sur l'estran de Ronces-les-Bains dépourvus depuis les années 1985 d'herbier de *Zostera noltii*. Le groupe trophique est donné par un code (S : suspensivore, D : dépositivore, SD : suspensivore et dépositivore, H : herbivore, C : carnivore et O : omnivore). Moyenne ± 1 écart type. Numéro des espèces selon Tableau 2-2.

Diopatra neapolitana et les gastéropodes *Cyclope neriteus* et *Epitonium commune* sont beaucoup plus enrichis en ^{15}N et situés dans l'intervalle de variation 11,5 à 13,5 ‰. Une seule exception est constituée de l'annélide polychète dépositore *Arenicola marina* qui est très enrichie en ^{15}N ($11,8 \pm 1,2$, $n=9$) et se situe dans le même groupe que les prédateurs. Les autres espèces, herbivores ou dépositores ont des valeurs intermédiaires de 9 à 11 ‰. Aucune variation saisonnière n'est mise en évidence dans les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et seul le crustacé amphipode *Corophium volutator* exhibe une très forte variabilité intra-spécifique des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ avec un coefficient de variation proche de 25%.

2.4 DISCUSSION

Même s'il existe une très abondante liste de travaux réalisés sur la composition isotopiques d'animaux et de plantes du littoral, des estuaires et des marais salés des côtes nord-américaines (voir le chapitre 1), très peu d'études ont été réalisées sur les réseaux trophiques littoraux des côtes européennes (voir par exemple Créach *et al.* 1997, en baie du Mont St Michel et Dauby 1989). Fort heureusement, en baie de Marennes-Oléron, la composition isotopique en carbone et azote a été estimée pour un certain nombre d'invertébrés (principalement l'huître *Crassostrea gigas* et les nématodes benthiques) le long d'un gradient de salinité dans le panache de dilution de la Charente (Riera & Richard 1996, 1997, Riera *et al.* 1996, Riera 1998). De plus, la composition isotopique en carbone de la matière organique particulaire de la baie a été mesurée en détail afin d'estimer la contribution relative des détritiques terrestres et du phytoplancton marin au pool de matières organiques disponible dans la baie (Fontugne & Jouanneau 1987, Feuillet-Girard *et al.* 1994, Richard *et al.* 1997).

Les études précédentes ont démontré que les producteurs primaires de la baie de Marennes-Oléron avaient des compositions distinctes en isotopes stables du carbone. Par

exemple, la matière organique particulaire (MOP) de la rivière Charente a les valeurs les plus négatives en $\delta^{13}\text{C}$, avec une moyenne de $-28,3 \pm 0,9 \text{ ‰}$, alors que le phytoplancton océanique possède des valeurs moins négatives dans l'intervalle $-19,0$ à $-21,5 \text{ ‰}$ avec une moyenne de $-21,0 \text{ ‰}$ (Fontugne & Jouanneau 1987, Richard *et al.* 1997). Riera & Richard (1996) ont montré que le $\delta^{13}\text{C}$ du phytoplancton estuarien varie de $-25,4$ à $-21,5 \text{ ‰}$ (moyenne $-23,5 \text{ ‰}$) et que les diatomés benthiques prélevées dans les sédiments vaseux intertidaux de la baie ont un $\delta^{13}\text{C}$ autour de $-16,0 \pm 0,6 \text{ ‰}$. De ce fait, mes propres analyses $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP du seston de la baie, avec en moyenne $-22,2 \pm 1,0 \text{ ‰}$ peuvent s'interpréter dans le sens d'un mélange entre le phytoplancton estuarien et le phytoplancton océanique. D'un autre côté, l'herbe marine *Zostera noltii* possède les valeurs les plus élevées en $\delta^{13}\text{C}$ de la baie de Marennes-Oléron, avec une moyenne de $-11,1 \pm 1,0 \text{ ‰}$. Concernant la source de carbone issue des macroalgues, mes analyses confirment les résultats de Riera *et al.* (1996) obtenus dans un site plus estuarien : sur les estrans intertidaux de la baie, les macroalgues récoltées ont des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ très dispersées depuis $-19,7$ (*Ulva rigida*) jusqu'à $-14,7$ (*Phorphyra umbilicalis*) avec une valeur moyenne de $-17,1 \pm 2,5 \text{ ‰}$. Ces valeurs sont intermédiaires entre celles du phytoplancton et celles du microphytobenthos et / ou peuvent se superposer à celles du microphytobenthos.

Les $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP terrestre, de la MOP du seston de la baie et du microphytobenthos avec pour moyennes respectives $6,1 \pm 0,8 \text{ ‰}$, $5,0 \pm 1,0 \text{ ‰}$ et $5,3 \pm 0,8 \text{ ‰}$ ne sont pas significativement différents. Les macroalgues ont les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées avec en moyenne $8,5 \pm 1,0 \text{ ‰}$ alors que l'herbe marine *Zostera noltii* montre des valeurs intermédiaires ($7,0 \pm 0,5 \text{ ‰}$) entre les deux premières sources distinctes (MOP et macroalgues). Un chevauchement, soit dans les ratios en carbone, soit dans les ratios en azote, des diverses sources primaires de nourriture apparaît souvent dans les environnements estuariens, ce qui rend difficile l'interprétation des données isotopiques pour décrire les

réseaux trophiques (Fry & Sherr 1984, Peterson & Howarth 1987). Dans le cas présent, l'utilisation d'une représentation duale en C et N permet de lever une partie des ambiguïtés (Figures 2-3 à 2-6).

2.4.1 Réseau trophique des vasières intertidales

Le schéma général du mouvement des masses d'eau dans la baie de Marennes-Oléron montre que les eaux marines entrent principalement par le nord (Pertuis d'Antioche), sont mélangées en partie avec les eaux de Charente venant par l'est et progressent vers le sud par les chenaux centraux, avec un temps de résidence de 4 à 10 jours (Bacher 1989). En flot, et pendant les fortes crues de la Charente, le panache estuarien s'étend vers le sud et couvre principalement les vasières intertidales de l'est de la baie. En jusant, il est canalisé par les chenaux mais peut s'étendre vers le nord de la baie et l'île d'Aix (Figure I-3).

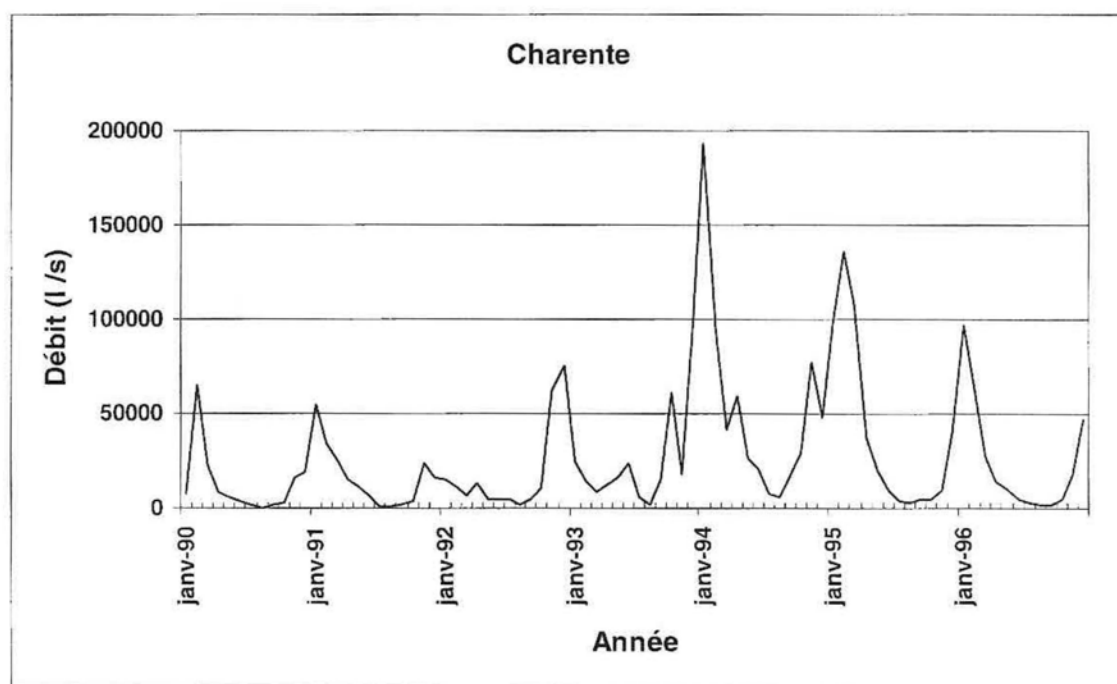


Figure 2-7 : Débit de la Charente à Vindelle depuis 1990 (Banque Hydro, DIREN Poitou-Charentes).

La situation décrite par la modélisation mathématique est une situation exceptionnelle (crue de $400 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) et les crues de la Charente sur la période 1990-1996 n'ont été que très rarement supérieures à $100 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (Figure 2-7). Néanmoins cela permet de décrire la tendance générale à l'évacuation du panache de la Charente préférentiellement sur la vasière orientale de la baie. Durant l'automne 1994 et l'hiver 1995 de fortes crues sont apparues (Figure 2-7) et malgré cela, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ montrent que la MOP terrestre n'est que peu utilisée par les invertébrés consommateurs primaires de la vasière de Brouage. S'il en avait été autrement, les valeurs très appauvries en ^{13}C de la MOP terrestre auraient dû induire chez les consommateurs primaires des valeurs ^{13}C beaucoup plus faibles qu'elles ne le sont en réalité (Figure 2-3).

Les $\delta^{13}\text{C}$ des bivalves suspensivores, *Cerastoderma edule* et *Tapes decussata* suggèrent une incorporation de carbone organique avec une double origine : MOP du seston de la baie et microphytobenthos. Cependant, les valeurs absolues de $\delta^{13}\text{C}$ sont beaucoup plus proches d'une assimilation majoritaire du microphytobenthos. Les $\delta^{15}\text{N}$ de ces espèces sont décalées de 3 à 4 ‰, ce qui ne fait que traduire un enrichissement attendu des consommateurs primaires par rapport à leur source de nourriture microalgale (Figure 2-3). Riera & Richard (1996) ont aussi confirmé le rôle du microphytobenthos remis en suspension comme étant une source assimilée par les huîtres *Crassostrea gigas* des estrans vaseux de l'estuaire de la Charente. Il est bien connu, par ailleurs, que dans la baie de Marennes-Oléron la dynamique temporelle du seston est largement influencée par la mise en suspension des sédiments de surface par les courants de marée (Héral *et al.* 1987, Prou *et al.* 1994). Raillard & Ménesguen (1994) ou Guarini *et al.* (1998) ont aussi suggéré que sur ces vasières exposées aux vents de nord-ouest, les vagues générées par le vent contribuent majoritairement à disperser les sédiments les plus fluides et la biomasse microphytobenthique. Il est d'ailleurs heureux que l'importance du microphytobenthos dans le pool de matières organiques assimilées par les

suspensivores de la vase de Brouage soit confirmée grâce à la médiation de l'hydrodynamisme du site. Ceci met bien l'accent sur le fait que ces suspensivores pour se nourrir de microphytobenthos ne modifient par leur mode alimentaire (constance du mode alimentaire suspensivore comme déjà débattu par Newell, 1979) mais que de part les caractéristiques hydrosédimentaires des vasières, une nourriture extrêmement abondante se trouve disponible dans la colonne d'eau. Cette nourriture devient par la suite accessible aux suspensivores de par leurs capacités physiologiques, elles-mêmes régulées par la température et / ou les matières en suspension (voir par exemple Navarro & Widdows, 1997).

Le crabe *Carcinus maenas* qui est connu pour être omnivore possède une composition isotopique très similaire à celles des bivalves suspensivores, suggérant l'assimilation de sources primaires en carbone et azote dérivées du microphytobenthos et de la MOP du seston de la baie. Il faut d'ailleurs noter que mes analyses ont été faites sur des juvéniles de crabe. Kumlu & Jones (1997) ont démontré que *Carcinus maenas* est capable de passer d'un mode d'alimentation herbivore à omnivore car les larves planctoniques possèdent des enzymes digestives intermédiaires entre celle des crustacés planctoniques herbivores et des crustacés carnivores dans la mesure où leur activité enzymatique leur permet de digérer des fragments algaux ou des particules normalement non digérées.

Les valeurs isotopiques du carbone de tous les bivalves déposivores, et de certains autres consommateurs primaires déposivores ou consommateurs secondaires, indiquent aussi que ces espèces assimilent du carbone issu du microphytobenthos; soit directement soit indirectement à travers un niveau trophique (Figure 2-5). En tenant compte d'un enrichissement trophique de 1 ‰ en $\delta^{13}\text{C}$ entre le prédateur et sa proie (Fry & Sherr 1984), il n'est pas surprenant que certaines espèces carnivores et / ou omnivores (*Nephtys hombergii*, *Crangon crangon* et *Retusa truncatula*) possèdent des ^{13}C enrichis vis-à-vis du

microphytobenthos puisqu'elles sont connues pour se nourrir en particulier de juvéniles d'espèces se nourrissant de microphytobenthos.

Les variations saisonnières de $\delta^{13}\text{C}$ des bivalves *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana* est sans aucun doute à relier à un changement de leur mode d'alimentation. Lorsque la disponibilité de la nourriture est plus forte dans la colonne d'eau, *Macoma balthica* se comporte comme une suspensivore utilisant le seston comme source de nourriture (Hummel 1985, Peterson & Skilleter 1994), mais lorsque la matière organique est plus abondante à l'interface eau-sédiment, cette espèce devient dépositivore et utilise son siphon inhalant comme un système d'aspiration (Brafield & Newell 1961). De même, Hughes (1969) a montré que bien qu'initialement dépositivore, *Scrobicularia plana* peut adopter le même comportement trophique que *Macoma balthica*. De ce fait, de plus faibles valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ en mars reflèteraient une assimilation en proportion accrue de carbone issu du matériel en suspension dans la colonne d'eau pendant les mois de l'hiver 1994-1995. Il est alors possible de remarquer que cette période s'est caractérisée par des crues exceptionnelles de la Gironde (Lasurre & Jégou, 1998), par des crues aussi exceptionnelles en Charente (Figure 2-7) et des températures douces pour un hiver, tout paramètre favorables pour (1) accroître la disponibilité de la MOP estuarienne dans la baie et (2) accroître l'accessibilité à la ressource du seston de part le contrôle prépondérant du facteur thermique sur les fonctions de pompage des bivalves (voir les revues de Bayne & Newell 1983 ou Hawkins *et al.* 1998, par exemple).

La composition en isotopes stables du crustacé amphipode *Corophium volutator* indique aussi qu'il assimile préférentiellement du microphytobenthos. Le mollusque gastéropode *Hydrobia ulvae* est connu pour être un dépositivore sélectif qui se nourrit principalement en broutant le microphytobenthos (McLusky 1989). Fenchel & Kofoed (1976) ont montré que les microalgues peuvent représenter de 29 à 45 % du contenu de leur tube digestif et mes analyses isotopiques confirment ce point. Cependant, les $\delta^{13}\text{C}$ d'*Hydrobia* sont

3 à 4 ‰ plus positive que celle du microphytobenthos. Il semble alors possible de considérer une médiation trophique des bactéries entre le microphytobenthos et les *Hydrobia*, en tenant compte du fait que le $\delta^{13}\text{C}$ des bactéries est dans une fourchette de ± 2 ‰ vis-à-vis de leur substrat (Coffin *et al.* 1989). Cependant, cette hypothèse serait opposée aux résultats de Fenchel *et al.* (1975) car ils ont montré que dans les contenus stomacaux des *Hydrobia*, les particules dans l'intervalle de 20 à 200 μm prédominent, alors que chez l'espèce testée en comparaison, *Corophium volutator*, la plupart des particules étaient dans l'intervalle de 4 à 60 μm , avec un faible chevauchement. Les bactéries seraient donc préférentiellement consommées par les *Corophium volutator*. De fait, McLusky (1989) a montré, de façon concordante, que les bactéries sont plus importantes dans la nourriture des *Corophium*. Mes résultats de $\delta^{13}\text{C}$ conduiraient à une autre interprétation et sont de plus confirmés par les analyses isotopiques de Schwinghamer *et al.* (1983) sur le site intertidal de «Pecks Cove mudflat», Baie de Fundy. Ils fournissent des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ de -14,6 ‰ pour *Corophium* et -11,1‰ pour *Hydrobia*, valeurs similaires dans leurs écarts aux nôtres (Figure 2-5). Schwinghamer *et al.* (1983) concluent alors que le microphytobenthos est la principale source de nourriture de ces espèces mais en mélange avec des débris de plantes. Plus récemment, Gerdol & Hughes (1994) ont confirmé, à partir d'expériences avec des diatomées marquées radioactivement, que le microphytobenthos constitue une part significative de la nourriture de *Corophium*. Cependant, *Corophium* possède la capacité d'être à la fois suspensivore et déposivore, au contraire d'*Hydrobia* (Fenchel *et al.* 1975). Finalement, d'après mes résultats d'analyses isotopiques, la position des *Corophium* très proche de celle des suspensivores (*Cerastoderma edule* et *Tapes decussata*) et des déposivores - suspensivores facultatifs (*Scrobicularia plana*) valide le fait que les différences observées entre *Corophium volutator* et *Hydrobia ulvae* relèvent de comportements alimentaires différents. Pour *Corophium* une participation de la MOP du seston de la baie est indiscutable mais le microphytobenthos est

majoritairement assimilé. Pour *Hydrobia*, la participation du microphytobenthos est nette mais avec une participation d'autres sources de nourriture comme des bactéries, ce qui reste une hypothèse à confirmer. De plus, Fretter & Graham (1978) indiquent que *Hydrobia ulvae* se nourrit de détritiques, de diatomées et d'algues bleues (cyanobactéries). Cette source de nourriture n'a pas été analysée dans notre étude mais est connue pour avoir une composition isotopique de -16,5 à -5 ‰ en carbone (Calder & Parker 1973, Barghoorn *et al.* 1977, Fry *et al.* 1982, Pulich & Scalan 1987, Page 1997). Cette seconde hypothèse nécessiterait d'être confirmée par une série d'analyses.

Le $\delta^{15}\text{N}$ est considéré comme un indicateur des niveaux trophiques car un enrichissement en ^{15}N apparaît entre l'animal et sa nourriture (Owens 1987). De ce fait, $\delta^{15}\text{N}$ reflète directement soit les relations trophiques entre espèces soit le mode alimentaire d'une espèce comme montré par exemple par Minagawa & Wada (1984) pour les zones intertidales d'Hokkaido (Japon). De même, Peterson & Howarth (1987) ont montré pour la faune des marais salés de l'île de Sapelo que les consommateurs primaires ont des $\delta^{15}\text{N}$ inférieurs à 9 ‰, incluant les déposivores et les suspensivores, alors que les consommateurs secondaires et les omnivores ont des $\delta^{15}\text{N}$ situés entre 9 et 13 ‰. Dans mes analyses, il est évident que cette règle n'est pas mise en défaut, avec un évident enrichissement en ^{15}N de tous les prédateurs reconnus comme tel *a priori* vis-à-vis des consommateurs primaires (Figure 2-5).

Toutes les espèces de bivalves (*Abra nitida*, *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana* et *Tapes decussata*), plus les juvéniles de *Carcinus maenas*, les *Corophium volutator* et les *Hydrobia ulvae* sont dans la catégorie des consommateurs primaires (voir McLusky 1989 pour une revue) avec des $\delta^{15}\text{N}$ entre 8 et 10 ‰. Au contraire, l'anthozoaire, *Diotatra neapolitana* et *Arenicola marina* appartiennent clairement au groupe des consommateurs secondaires (carnivores), puisque leurs $\delta^{15}\text{N}$ sont de 13 à 14 ‰.

Minagawa & Wada (1984) ont montré des valeurs similaires aussi élevées en $\delta^{15}\text{N}$ pour des anthozoaires.

Arenicola marina est connu pour être un déposivore, psammivore (Reise 1985). Mes résultats sur le $\delta^{13}\text{C}$ indiquent bien qu'il assimile du carbone issu principalement du microphytobenthos. Cependant, en considérant un enrichissement maximal de 3 à 4 ‰ pour chaque transfert trophique, la valeur de $\delta^{15}\text{N}$ montre que les *Arenicola* sont 2 niveaux trophiques au-dessus du microphytobenthos. La grande homogénéité des données obtenues sur 9 individus (faible variance en $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$, Figure 2-5, Tableau 2-2) participe aussi à lever le doute sur une éventuelle variation du mode alimentaire chez l'Arénicole. On peut d'ailleurs ne pas s'étonner des résultats de Riisgaard *et al.* (1996), concernant l'estimation des flux d'eau pour la respiration chez cette espèce, qui montrent qu'en valeur absolue il n'est pas possible pour l'Arénicole de se nourrir comme un suspensivore. Ces constatations suggèrent une médiation trophique entre le microphytobenthos et *Arenicola*. Retraubun *et al.* (1996) ont alors démontré que *Arenicola marina* peut digérer des bactéries, de la méiofaune et des diatomées à partir de grands volumes de sédiments pauvres en matières organiques mais qu'il ne digère pas de façon évidente les détritiques. Hylleberg (1975) a aussi décrit la « gardening strategy » ou le « jardinage » employé par une espèce proche, *Abraenicola pacifica* des côtes nord-ouest américaines. Ce processus de jardinage fait référence à la stimulation de la croissance des bactéries, des nématodes, des flagellées et des ciliés à proximité immédiate de l'Arénicole, processus aussi décrit chez d'autres espèces de bivalves mais sans que ceux-ci n'en fassent un usage trophique (voir la description de ce processus de facilitation chez d'autres espèces de bivalves et polychètes par Reise, 1985). Les sédiments non digérés et rejetés comme fèces sont colonisés par un large peuplement microbien qui accroît le contenu azoté du sédiment. Ainsi, l'Arénicole peut utiliser ce peuplement microbien comme source de nourriture. Considérant cette explication, les sources d'azote qu'assimileraient *Arenicola*

marina seraient différentes de celles des sources de carbone, ce qui constituerait une particularité notable.

Les $\delta^{15}\text{N}$ de *Retusa truncatula*, *Crangon crangon*, *Nephtys hombergii*, *Glycera tridactyla* et *Nereis diversicolor* semblent intermédiaires entre ces deux premiers groupes. Ces résultats montrent vraisemblablement le caractère omnivore de *Nereis diversicolor*, *Nephtys hombergii* et *Crangon crangon*. Ainsi, *Nereis diversicolor* a été décrit comme un carnivore et / ou un nécrophage mais aussi comme un suspensivore et détritivore (Riisgaard 1991). *Nephtys hombergii* est connu pour être un carnivore (Clark 1962) mais Warwick *et al.* (1979) ont depuis longtemps suspecté que les *Nephtys* se nourrissaient directement de microphytobenthos. Enfin, *Crangon crangon* est connu pour être l'un des carnivores les plus actifs des zones intertidales en se nourrissant en particulier de juvéniles de bivalves (Phil & Rosenberg 1984, Reise 1985) mais la synthèse de McLusky (1989) montre aussi que lorsque les *Crangon crangon* se nourrissent en estuaires, elles tendent à devenir omnivores, utilisant des fragments de plantes, de petits espèces du plancton et du zoo-benthos.

2.4.2 Réseau trophique des estrans sablo-vaseux

Il n'est pas possible d'estimer les proportions relatives des microalgues et macroalgues dans le carbone assimilé par les consommateurs par le simple examen des $\delta^{13}\text{C}$ car les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des macroalgues varient beaucoup et parfois se superposent à celles du microphytobenthos. Le graphe des isotopes C et N indique alors que la contribution des macroalgues à la nourriture assimilée par les consommateurs de l'estran vaso-sableux est mineure. En effet, les bivalves suspensivores et déposivores et quelques autres espèces déposivores ont des $\delta^{15}\text{N}$ similaires à ceux des macroalgues (Figure 2-3). Cependant, si ces consommateurs primaires s'en nourrissaient, leurs $\delta^{15}\text{N}$ seraient 3 à 4 ‰ plus élevées du fait de l'enrichissement trophique. De ce fait, les $\delta^{15}\text{N}$ observés indiquent que les macroalgues ne

jouent pas un rôle significatif comme source de nourriture pour les consommateurs analysés. De même, les $\delta^{13}\text{C}$ des consommateurs ne supporte pas l'hypothèse que les consommateurs utilisent de la MOP terrestre parce qu'ils sont beaucoup trop enrichis en ^{13}C par rapport à la MOP terrestre (Figure 2-3).

La composition isotopiques des bivalves suspensivores (*Cerastoderma edule* adultes, *Crassostrea gigas*, *Mytilus edulis* et *Tapes decussatus*) et du gastéropode suspensivore *Crepidula fornicata* suggère que la MOP du seston et le microphytobenthos sont les sources primaires qu'ils assimilent préférentiellement (Figure 2-4). Ces résultats indiquent que le microphytobenthos pour devenir disponible aux suspensivores est remis en suspension et, que de ce fait, il représente une source de nourriture considérable pour les suspensivores de cet estran vaso-sableux, tout comme sur l'estran vaseux de Brouage. Exceptés ces 5 suspensivores, les $\delta^{13}\text{C}$ de tous les autres consommateurs primaires varient dans une petite fourchette de -14 à -17 ‰, indiquant clairement que le microphytobenthos constitue l'essentiel de leurs ressources trophiques. Il faut aussi noter que les juvéniles de coques *Cerastoderma edule* sont beaucoup plus dépendants du microphytobenthos que les adultes (Figure 2-4) et cela semble une règle générale pour les estrans étudiés, ce qui sera exploité plus avant dans les chapitres 4 et 6.

Bien que *Scrobicularia plana* montre des valeurs moins enrichies en ^{13}C et ^{15}N au mois de mars par rapport aux autres mois ($-17,6 \pm 0,5$ ‰ pour $\delta^{13}\text{C}$ et $6,5 \pm 0,3$ ‰ pour $\delta^{15}\text{N}$), ce qui reflète très probablement son régime suspensivore facultatif en période d'abondance de MOP du seston et de températures hivernales douces), les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont quand même proches de celles du microphytobenthos.

Le $\delta^{13}\text{C}$ des gastéropodes herbivores *Littorina littorea*, *Littorina saxatilis* et *Patella vulgata*, les deux premières prélevées sur substrats meubles, sont proches des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ du microphytobenthos et des macroalgues. Leurs $\delta^{15}\text{N}$ sont aussi similaires à ceux des

macroalgues suggérant, toujours du fait de l'enrichissement attendu de 3 à 4 ‰, que c'est le microphytobenthos qui est la source majoritairement assimilée par ces herbivores. Il faut d'ailleurs noter ici que Riera (1998) a montré pour les estrans rocheux couverts de macroalgues qu'aussi bien les *Patella* sp. que les *Littorina* sp. avaient des $\delta^{15}\text{N}$ beaucoup plus élevés (11 ‰) que nos propres mesures. Cela reflète que ces *Patella* sp. et *Littorina* sp. se nourrissent préférentiellement de macroalgues contrairement à celles de l'estran meuble d'Oléron. Sur cet estran vaso-sableux, la biomasse de macroalgues est faible et restreinte aux zones ostréicoles où des supports durs existent. Ainsi nos analyses montrent bien que pour des espèces herbivores à large spectre d'utilisation des ressources algales, l'utilisation préférentielle de telle ou telle source primaire reflètera en premier lieu sa disponibilité *in situ*. Cela permet alors d'interpréter les observations divergentes de Waston & Norton (1985) et de McLusky (1989) par exemples. Waston & Norton (1985) confirment bien que *Littorina littorea* broute préférentiellement *Ulva lactuca*, *Enteromorpha intestinalis* et *Fucus serratus*, mais ils suspectent le rôle des microalgues dans sa nourriture. McLusky (1989) montre dans sa synthèse que *Littorina littorea* broute les films algaux, utilisant sa radula pour récupérer ce film des substrats rocheux ou bien même de la surface de la vase et des grains de sable.

Les $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs reflètent évidemment aussi leur niveau trophique. Les consommateurs primaires comme les bivalves suspensivores et dépositivores, certains crustacés dépositivores (*Cyathura carinata* et *Corophium volutator*) et les herbivores ont de faibles valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ entre 7 et 10 ‰. Un second groupe d'espèces, *Nemertea* sp., les annélides (*Nereis diversicolor*, *Nephty hombergii*, *Glycera tridactyla*, *Arenicola marina*, *Owenia fusiformis*), le gastéropode nécrophage *Nassarius reticulatus* et le crabe *Carcinus maenas* ont des $\delta^{15}\text{N}$ entre 10 et 13 ‰, ce qui indique qu'ils ne sont pas uniquement que des prédateurs mais plus vraisemblablement aussi omnivores

Ainsi, les larges variances sur les valeurs moyennes en $\delta^{15}\text{N}$ pour *Hediste (Nereis) diversicolor* et *Owenia fusiformis* résulteraient de la variabilité de leur régime alimentaire. De plus, de grandes variations spatiales en $\delta^{15}\text{N}$ sont observées pour certaines espèces. Par exemple, *Arenicola marina* sur l'estran vaso-sableux a une $\delta^{15}\text{N}$ valeur de 11,2 ‰ qui est 2,3 ‰ plus bas que celui observé sur l'estran vaseux de Brouage ($13,5 \pm 0,4$ ‰) alors que pour *Carcinus maenas* la situation est opposée, avec sur l'estran d'Oléron des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ 2 ‰ plus élevées ($10,6 \pm 0,8$ ‰) que celles de l'estran vaseux (8,8 ‰). Les valeurs $\delta^{15}\text{N}$ d'*Arenicola marina* de cet estran, en comparaison de l'estran de Brouage, peuvent refléter une proportion différente des sources de nourriture qui potentiellement sont connues pour cette espèce : bactéries, méiofaune et diatomées (Retraubun *et al.* 1996). De même, si la taille des *Carcinus maenas* est prise en compte, ceux échantillonnés sur l'estran d'Oléron étaient plus grands que ceux de la vasière de Brouage. Cela permet de relier les plus fortes valeurs $\delta^{15}\text{N}$ des *Carcinus maenas* les plus grands avec leur mode alimentaire omnivore vis-à-vis des crabes de plus petite taille qui sont plutôt herbivores (Kumlu & Jones 1997).

2.4.3 Réseau trophique des herbiers intertidaux de *Zostera noltii*

La composition isotopique des suspensivores (*Mytilus edulis* et *Tapes decussata*) échantillonnés dans l'herbier de *Zostera* ne diffère pas significativement de celle observée pour les mêmes espèces sur la vasière de Brouage et sur l'estran sablo-vaseux d'Oléron (Figures 2-4 & 2-5). Leurs valeurs isotopiques en carbone et azote dans l'herbier sont beaucoup plus négatives (-18,0 ‰ et 8,7 ‰ pour *Mytilus edulis* et $-17,6 \pm 1,5$ ‰ et $8,1 \pm 1,0$ ‰ pour *Tapes decussata*) que celles des autres consommateurs primaires. Leurs valeurs intermédiaires en $\delta^{13}\text{C}$ entre la MOP du seston de la baie et le microphytobenthos indiquent donc que ces suspensivores obtiennent leur carbone en proportions pratiquement égales entre la MOP et le microphytobenthos, et non de détritits de *Zostera*. Les variations saisonnières

observées dans les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de *Tapes decussata* sont simplement le reflet d'une modification des proportions relatives de ces deux sources de nourriture. L'autre bivalve suspensivore échantillonné, *Cerastoderma edule* juvénile possède un $\delta^{13}\text{C}$ (-15,8 ‰) qui rejoint celui du microphytobenthos et qui est aussi non-différent du $\delta^{13}\text{C}$ des juvéniles de *Cerastoderma edule* échantillonnés sur le reste de l'estran d'Oléron (Figure 2-4). Ces résultats sont parfaitement conformes avec les résultats antérieurs (Simenstad & Wismar 1985, Stephenson *et al.* 1986) qui suggèrent que les bivalves suspensivores qui habitent les herbiers de *Zostera*, utilisent les microalgues comme source de nourriture.

Les autres consommateurs dépositivores dans l'herbier de *Zostera* sont plus enrichis en $\delta^{13}\text{C}$ (valeurs supérieures à -14 ‰) en comparaison de la MOP terrestre, de la MOP du seston de la baie et du microphytobenthos. Le dépositivore *Hydrobia ulvae* et l'herbivore *Littorina littorea* ont les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ les plus enrichies (-9 à -11 ‰) et très similaires à celles de *Zostera*. Pour chacune de ces espèces, leurs valeurs moyennes en $\delta^{13}\text{C}$ sont aussi 2 ‰ plus enrichies que les valeurs moyennes des individus des mêmes espèces échantillonnées sur l'estran sans herbier (Figure 2-4 comparée à Figure 2-5). Cela suggère une utilisation des *Zostera* par ces espèces, soit directement, soit indirectement car Fry *et al.* (1987) ont bien montré que les modifications des rapports isotopiques du carbone pendant la décomposition des *Zostera* sont faibles (environ 1 ‰).

De la même façon, des valeurs plus enrichies en ^{13}C sont observées pour le bivalve dépositivore *Scrobicularia plana*, le crustacé isopode *Cyathura carinata*, les amphipodes *Corophium volutator* et *Ampelisca brevicornis*. Comparativement aux mêmes individus échantillonnés sur la zone de l'estran d'Oléron sans herbier. Il n'est pas alors étonnant de trouver que les consommateurs secondaires (prédateurs) ont aussi des ^{13}C plus enrichis vis-à-vis des individus hors herbier. Ces résultats montrent clairement qu'une part considérable du

carbone issu des *Zostera* est incorporé dans le réseau trophique benthique mais plus particulièrement grâce aux espèces dépositives et herbivores.

Mes résultats confirment la principale conclusion obtenue par de nombreuses études sur les réseaux trophiques des herbiers de *Zostera* spp. (Fry & Parker 1979, McConnaughey & McRoy 1979, Fry *et al.* 1983, Simenstad & Wismar 1985). Ils montrent que le carbone issu des plants de *Zostera* peut être incorporé dans le réseau trophique benthique mais essentiellement sous forme de détritus. Au contraire, Stephenson *et al.* (1986) après mesure de $\delta^{13}\text{C}$ chez *Littorina littorea* ont considéré que cette espèce ne se nourrit pas de *Zostera*., ce qui est aussi opposé aux résultats de McConnaughey & McRoy (1979) qui indiquent un grazing de *Zostera* par une autre espèce de littorine, *Littorina sitkana*, et d'autres gastéropodes herbivores *Margarites helicinus* et *Lacuna variegata*. Stephenson *et al.* (1986) concluent aussi dans leur site d'étude que le carbone issu des zostères joue un rôle mineur et que le carbone issu des microalgues représente l'essentiel des flux de carbone vers le réseau trophique benthique. Dans le cas de l'herbier d'Oléron, le carbone issu des microalgues contribue effectivement à ces flux pour certaines espèces (les bivalves suspensivores et le crustacé *Corophium volutator*) mais les analyses isotopiques montrent clairement que la contribution du carbone issu des zostères peut être majeure pour certaines espèces, quelle que soit la façon ou la forme sous laquelle il est consommé.

2.4.4 Réseau trophique des estrans vaso-sableux de Ronce-les-Bains

Le schéma de dispersion des invertébrés des estrans vaso-sableux dans le plan dual des ratios $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ montre de grandes similarités avec ceux des autres zones intertidales de la baie (Figure 2-6). Les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ de tous les consommateurs confirment que malgré que cette baie soit considérée comme un « système estuarien », la MOP terrestre ne joue qu'un faible rôle dans les flux de matières organiques dans le réseau trophique benthique. Aucun

invertébré de la baie n'est situé dans la gamme -22 à -28 ‰, comme il devrait en être le cas si de la MOP terrestre était préférentiellement assimilée en quantité non négligeable.

Comme déjà montré pour les autres estrans, les $\delta^{13}\text{C}$ des bivalves suspensivores sont intermédiaires entre ceux de la MOP du seston de la baie et le microphytobenthos, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ indiquant clairement que l'enrichissement isotopique relatif à ces deux sources primaires reste dans la gamme des valeurs attendues (3 à 4 ‰). A l'appui de l'utilisation du microphytobenthos par les suspensivores *Solen marginatus*, *Tapes decussata*, *Crassostrea gigas*, *Mytilus edulis*, *Tapes philippinarum*, *Cerastoderma edule* mais aussi le crustacé cirripède *Elminius modestus* du site de Ronce; Zurburg *et al.* (1994) ont montré que les diatomées épipéliques remises en suspension pouvaient représenter 50% de la chlorophylle *a* de la colonne d'eau en vives-eaux au printemps et la plupart de la chlorophylle *a* en hiver quelle que soit la marée. Guarini *et al.* (1998) ont aussi spéculé sur les résultats de leur modèle mathématique de production primaire suggérant que lorsque seulement 10% de la biomasse microphytobenthique du premier centimètre de sédiment est érodé lors de l'immersion, ce microphytobenthos pourrait contribuer entre 30 et 90 % de la chlorophylle *a* du seston. Comme déjà noté précédemment pour les suspensivores des vasières, les analyses d'isotopes stables suggèrent que la base trophique des suspensivores des estrans vaso-sableux de la baie est directement liée aux caractéristiques hydrodynamiques intrinsèques de la baie de Marennes-Oléron.

Les autres consommateurs primaires de l'estran sont plus enrichis en ^{13}C que la MOP du seston et que le microphytobenthos. Cependant, les $\delta^{13}\text{C}$ observés pour ces espèces, exception faite des suspensivores, sont toutes plus positives que celles trouvées dans les autres zones intertidales vaseuses ou vaso-sableuses. Une tendance similaire a déjà été décrite dans le cas de l'herbier de *Zostera noltii* de l'île d'Oléron avec des enrichissements de +2 à +3 ‰ (Figure 2-5) mais ici, sur l'estran sableux, les $\delta^{13}\text{C}$ spécifiques sont en valeurs absolues moins

positifs que ceux l'herbier (Tableau 2-2). Il faut noter qu'un herbier dense de *Zostera noltii* recouvrait le milieu de la plage de Ronce dans les années 1980 mais qu'il a complètement disparu après l'hiver vigoureux de 1985-1986. En 1995, l'herbier n'était toujours pas florissant et ne restaient plus que quelques rares tâches de *Zostera noltii* sur l'estran. Il est donc supposé que sur le site de Ronce, le léger enrichissement en ^{13}C des espèces dépositives puisse indiquer la contribution d'une autre source de carbone. Celle-ci pourrait être issue de microorganismes comme des bactéries, des cyanobactéries (algues bleues) ou des diatomées benthiques épisammiques abondantes dans les substrats sableux. Le $\delta^{13}\text{C}$ de ces microorganismes devrait alors être plus positif que celui des diatomées benthiques épipéliques. La composition isotopique des mats d'algues bleues a été analysée par plusieurs auteurs (Calder & Parker 1973, Barghoorn *et al.* 1977, Fry *et al.* 1982, Pulich & Scalan 1987, Page 1997) qui indiquent que leur $\delta^{13}\text{C}$ varie de $-16,5$ à -5 ‰. La colonisation par des algues bleues de la surface des ridins de sables de la plage de Ronce-les-Bains est un phénomène qui a été souvent observé pendant la période d'étude mais sans que soit tenté l'extraction de ces microorganismes pour analyse isotopique. De la même façon, Meadows & Anderson (1968) ont clairement décrit comment les grains de sable pouvaient abriter toute une communauté de colonies microalgales fixées mais avec une grande variabilité spatiale. Ils ont ainsi supposé qu'elle puisse servir de nourriture aux invertébrés benthiques. Ni la composition isotopique des cyanobactéries, ni celle des algues épisammiques n'a pas été analysée dans cette étude. Cependant, les valeurs publiées en $\delta^{13}\text{C}$ des cyanobactéries d'autres sites littoraux suggèrent que ces sources primaires de carbone benthique puissent être importantes dans le réseau trophique benthique des substrats sableux intertidaux.

La dispersion des $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs est en accord avec celles décrites pour les autres zones intertidales de la baie. Certains dépositives (*Hydrobia ulvae*, *Abra nitida*, *Scrobicularia plana*, *Ampelisca brevicornis* et *Scoloplos armiger*) et herbivores (*Littorina*

littorea et *Melita palmata*) sont légèrement plus enrichis en ^{15}N que les suspensivores, bivalves et cirripèdes. Il faut noter que les $\delta^{15}\text{N}$ de ces déposivores et herbivores semblent très similaires à ceux des macroalgues. Mais comme déjà mentionné, ces similarités de $\delta^{15}\text{N}$ entre macroalgues et consommateurs indiquent que les macroalgues ne sont pas utilisées comme source primaire de nourriture. De plus, seules de faibles biomasses de macroalgues ont été observées sur cet estran tout au cours de l'année 1995 et de plus essentiellement localisées près des parcs ostréicoles. Par conséquent, la composition isotopique de ces herbivores doit nécessairement refléter leur habitude alimentaire. Par exemple, *Littorina littorea* connue pour se nourrir de macroalgues peut aussi se nourrir de débris organiques (Bouchet *et al.* 1979, Waston & Norton 1985, McLusky 1989) mais la valeur attendue en $\delta^{15}\text{N}$ d'un régime alimentaire composé uniquement de macroalgue sur le site de Ronce serait supérieure à 11 ‰, ce qui est bien au-dessus de mes mesures qui sont en moyenne de $9,6 \pm 0,1$ (n=3). Il est nécessaire d'en déduire que les macroalgues sur ce site, même si elles sont partiellement utilisées, ne forment pas l'essentiel de la nourriture assimilée par les espèces dites herbivores.

Il faut aussi remarquer que par voie de conséquence, les $\delta^{15}\text{N}$ de tous les consommateurs primaires restent dans la gamme de 7 à 10 ‰ (Figure 2-6), ce qui les distingue parfaitement du groupe des prédateurs ou omnivores caractérisés par des $\delta^{15}\text{N}$ variant de 10 à 13,5 ‰. Les espèces omnivores, par exemples l'annélide polychète *Nereis diversicolor* et le crustacé décapode *Carcinus maenas* ont des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ très variables, de même que l'arénicole *Arenicola marina*. On pourrait d'ailleurs tenter certains rapprochements entre prédateurs et leurs proies, comme par exemples *Nephtys hombergii* et *Hediste diversicolor* ou le gastéropode *Cyclope neritea*, présent depuis moins de 15 ans sur ce site (Sauriau, 1990) et les juvéniles de coques *Cerastoderma edule* puisque ce sont des exemples bien décrits (voir par exemple Desroy *et al.* 1998 pour *Nephtys hombergii* et

Boulhic & Tardy 1986 pour *Cyclope neritea*) et que les enrichissement attendus en ^{13}C et ^{15}N sont ici observés (Figure 2-6).

2.5 CONCLUSION

Il est évident que les isotopes stables de l'azote peuvent fournir des informations précises sur le niveau trophique et le mode d'alimentation des animaux. Mes résultats suggèrent que certaines espèces adoptent des régimes alimentaires différents selon les habitats fréquentés (dépendance locale aux sources primaires de nourriture) et même qu'il existerait une grande variabilité individuelle intra-spécifique dans l'utilisation des ressources alimentaires chez certaines espèces selon les habitats, une caractéristique déjà montrée pour les poissons littoraux (Jennings *et al.* 1997) ou pour l'huître creuse par Riera & Richard (1996, 1997). L'usage des seuls isotopes du carbone aurait conduit dans mes interprétations à ne pas pouvoir statuer de l'importance relative du microphytobenthos et des macroalgues puisque leurs $\delta^{13}\text{C}$ respectifs sont très proches. En revanche, l'analyse isotopique carbone - azote confirme la part mineure jouée par les macroalgues dans le réseau trophique benthique et met en évidence le rôle central du microphytobenthos pour tous les groupes trophiques considérés. Localement, l'herbier de zostères fournit au réseau trophique sa contribution mais vraisemblablement sous une forme détritique. Enfin, bien que la baie de Marennes-Oléron soit sous la dépendance des apports fluviaux de la Charente et de la Gironde (certaines années de fortes crues), mes analyses isotopiques datées de 1995, année de fortes crues, montrent que les réseaux trophiques benthiques de la baie n'incorporent pas de sources terrestres de matière organique. Cette caractéristique serait limitée géographiquement aux réseaux trophiques benthiques situés dans l'estuaire interne de la Charente (Riera & Richard 1996, 1997).

SECONDE PARTIE :
CARACTERISTIQUES DES SOURCES
DE NOURRITURE POTENTIELLE
POUR LES BIVALVES ENDOGES

Chapitre III

Dynamique temporelle, composition et valeur nutritive du seston dans une zone intertidale sableuse

3.1 INTRODUCTION

Dans la zone littorale des milieux côtiers, les organismes benthiques suspensivores capturent du seston, défini comme l'ensemble des particules minérales et organiques supérieures à quelques micromètres de diamètre, suspendues dans la colonne d'eau (Jorgensen 1966, Bayne *et al.* 1977). La concentration et la composition du seston jouent toutes deux un rôle important dans le contrôle du comportement nutritif des suspensivores (Foster-Smith 1975, Winter 1978, Widdows *et al.* 1979, Kiroboe *et al.* 1980, Smaal *et al.* 1986, Bayne *et al.* 1989 1993, Iglesias *et al.* 1992, Navarro *et al.* 1994, Urrutia *et al.* 1996, Iglesias *et al.* 1996, Hawkins *et al.* 1998). Des auteurs ont montré que la quantité et la qualité du seston utilisé comme source de nourriture par les suspensivores peuvent être contrôlées par un grand nombre de facteurs et peuvent varier dans le temps et l'espace (voir Berg & Newell 1986, Navarro *et al.* 1993, Smaal & Haas 1997).

Dans de nombreux milieux estuariens, la dynamique du seston est caractérisée par une forte variabilité temporelle à petite échelle (Burt 1955, Anderson 1970, Schubel 1971, Uncles *et al.* 1994, Ward 1985, Demers *et al.* 1987, Lindsay *et al.* 1996, Wilson-Ormond *et al.* 1997).

En particulier, au-dessus des grandes zones mégatidales, la remise en suspension des sédiments par la marée ou l'effet du vent constitue la source majeure de seston, même bien avant les apports massifs de seston par les fleuves (Anderson *et al.* 1981, Sleath 1982, Ward *et al.* 1984). Récemment, Smaal & Haas (1997) ont indiqué que la variabilité annuelle de la concentration sestonique était plus faible que sa variabilité à court terme observée au cours des cycles de marées dans une station intertidale de l'estuaire d'Oosterschelde (Pays-Bas).

La remise en suspension des fines particules minérales peut limiter la disponibilité de la nourriture en diluant la quantité de matériel nutritif ingéré par les suspensivores (Widdows *et al.* 1979, Berg & Newell 1986). Par contre, les microphytes benthiques remises en suspension en même temps que les vases intertidales, par les vagues générées par le vent et les courants de marée, peuvent jouer un rôle important en tant que source de nourriture pour les suspensivores, notamment pendant l'hiver quand la biomasse phytoplanctonique est faible alors que le microphytobenthos est toujours présent (Colijn & de Jonge 1984, de Jonge & van Beusekom 1992 1995, Zurburg *et al.* 1994). Les diatomées fixées aux grains de sables peuvent aussi être remises en suspension dans la colonne d'eau (Maedows & Anderson 1968, de Jonge 1985). En outre, la composition biochimique du seston est liée à la taille des particules, la nature des organismes, et l'origine marine ou terrigène des particules qui le constituent (Mayzaud *et al.* 1984, Poulet *et al.* 1986, Mayzaud *et al.* 1989, Galois *et al.* 1996).

Pour ces raisons, en plus de l'analyse globale du seston, la nécessité d'analyser en détail sa composition biochimique pour décrire la qualité de la nourriture disponible pour les suspensivores a depuis longtemps été suggérée par différentes études (Mayzaud *et al.* 1979, Widdows *et al.* 1979, Mayzaud *et al.* 1984, Soniat *et al.* 1984, Berg & Newell 1986, Poulet *et al.* 1986, Mayzaud *et al.* 1989, Navarro *et al.* 1993, Navarro & Thompson 1995, Danovaro & Fabiano 1997). La plupart des études ont été effectuées selon un cycle annuel. Il a cependant été démontré que la concentration et la composition du seston peut énormément varier au cours d'un cycle de marée, en fonction de la vitesse et de la direction des courants de marée et

du vent (Wildish & Kristmanson 1979, Kranck 1980, Berg & Newell 1986, Héral *et al.* 1987, Fegley *et al.* 1992, Lindsay *et al.* 1996, Prins *et al.* 1996, Smaal & Haas 1997, Wilson-Ormond *et al.* 1997). Une telle variabilité temporelle à petite échelle peut générer localement une déplétion de la nourriture pour les suspensivores (Fréchette & Bourget 1985 a, b) et peut ainsi avoir des effets importants sur la croissance et la reproduction des individus voire des populations de suspensivores benthiques (voir Fegley *et al.* 1992). En conséquence, obtenir des informations sur les variations temporelles à petite échelle ainsi bien que sur les variations saisonnières de la quantité et de la qualité du seston utilisé comme source de nourriture, s'avère nécessaire pour décrire la structure des apports de nourriture et la disponibilité de cette nourriture pour les suspensivores.

Dans le cadre des études sur l'écophysiologie et la croissance d'une population naturelle de coques comestibles *Cerastoderma edule* L. d'une zone intertidale sableuse de la baie de Marennes-Oléron (France), la variation temporelle de la quantité et de la qualité de la nourriture a été analysée. Dans cette baie, des huîtres (*Crassostrea gigas*) et des moules (*Mytilus edulis*) sont intensivement cultivées (Héral 1985, voir la carte de la baie Chapitre 2). Parmi les mollusques des fonds meubles, les suspensivores *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis* (pour l'essentiel sur les estrans sableux ou sablo-vaseux), *Crepidula fornicata* et *Solen marginatus* situés dans les zones subtidales sont les plus abondants : leur biomasse correspond à 75% des mollusques sauvages (Sauriau *et al.* 1989). La coque *Cerastoderma edule*, en particulier, montre de très fortes abondances (jusqu'à 825 individus par m⁻² et 82 g de tissus secs sans cendres par m⁻²) sur les estrans sableux de la partie sud-est de la baie (Sauriau 1992). Ceci suggère la présence au cours du temps d'une nourriture suffisamment abondante et accessible pour soutenir la croissance et la production secondaire des suspensivores de ces zones. Tandis que de nombreux travaux sur la dynamique du seston ont été effectués dans la baie (Héral *et al.* 1983 Héral *et al.* 1987, Bacher 1989, Gouletguer 1989, Raillard & Ménesguen 1994) afin de définir puis modéliser les relations trophiques

« milieu – suspensivores cultivés », aucune étude n'a encore porté sur la dynamique et les caractéristiques du seston des estrans sableux densément peuplés de suspensivores et notamment de coques.

L'objectif principal de ce chapitre est donc d'identifier les processus majeurs contrôlant la concentration et la composition du seston au-dessus d'un estran sableux, et de mieux décrire la disponibilité nutritive pour la population naturelle de coques en déterminant sa composition biochimique à petite échelle temporelle. Ce chapitre traite en détails des variations journalières et saisonnières de la quantité et de la qualité du seston, au cours de plusieurs marées de vives-eaux et de mortes-eaux, en relation avec les variations des conditions physiques et météorologiques.

3.2 MATERIELS ET METHODES

3.2.1 Site d'étude et méthodes *in situ*

Tous les prélèvements et expérimentations *in situ* ont été conduits selon un rythme bimensuel entre février 1995 et février 1996 sur un estran situé à Ronce-les-Bains, dans le sud-est de la baie de Marennes-Oléron, France (Figure 3-1). Cet estran est caractérisé par un sédiment de sable fin (95% supérieur en taille à 100 μm) dont la teneur en pélites diminue avec le niveau d'émersion (voir les chapitres 4 et 6). Il contient une population naturelle de coques *Cerastoderma edule* de très forte abondance, supérieure à 250 individus par m^2 en moyenne. La station de prélèvement était située dans la partie médiane de la zone intertidale. Elle est immergée en moyenne 55% du temps. En marée de vives-eaux et à marée haute, la profondeur d'eau à cet endroit est de l'ordre de 2,5 m.

Les séries d'observations *in situ* ont été effectuées deux fois par mois au moment des marées de vives-eaux et de mortes-eaux. Les prélèvements ont été effectués aux cours de

périodes de 6 heures, correspondant à un cycle de marée, commençant au début du flot et se terminant à la fin du jusant.

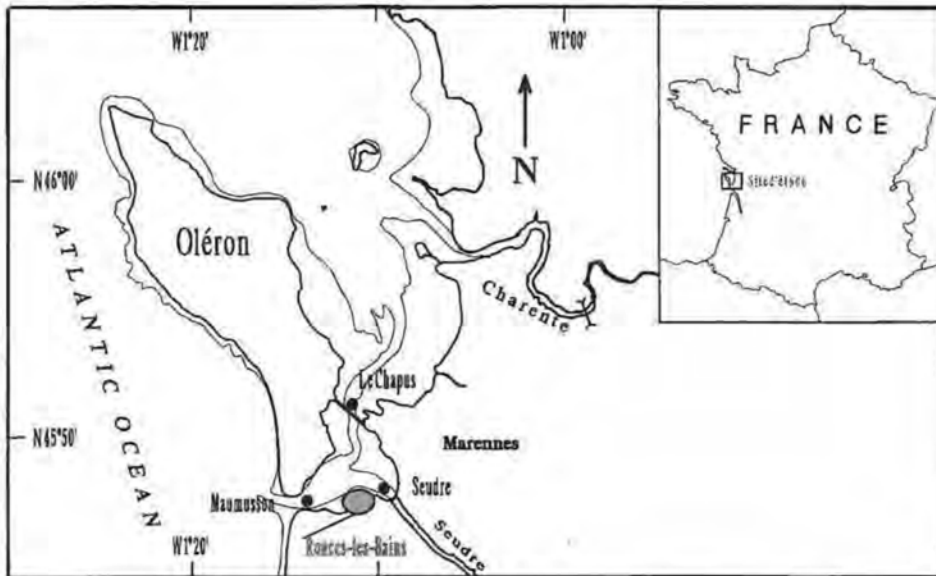


Figure 3-1 : Carte de la baie de Marennes-Oléron avec indication de l'estran de Ronces-les-Bains. Le code (●) indique la position des 3 stations hydrologiques échantillonnées en 1995 (Maumusson, Seudre et Le Chapus) pour couvrir les caractéristiques de la MOP advectée à Ronces-les-Bains. Le site hydrologique à Ronce est indiqué (cercle plein).

Le temps « 0 » a débuté lorsque le flot arrive exactement sur le point d'échantillonnage puis ont été utilisés les temps suivants : 15, 30, 60, 120, 180, 240, 300, 345 et 360 minutes. Les échantillons d'eau ont été collectés dans des bouteilles de 10 litres en PVC et des bouteilles de 2,5 l en verre, entre 5 et 20 cm au dessus du sédiment, à l'aide d'une canne métallique de 2 mètre. La canne était équipée d'un dispositif permettant de boucher à distance le récipient de prélèvement, par l'opérateur depuis l'autre extrémité de la canne. Ce dispositif a été conçu afin de réduire la perturbation du sédiment par l'opérateur. Des échantillons de 5 litres ont été collectés et immédiatement filtrés sur une soie de 200 µm de maille pour enlever le macro-zooplancton, les grosses particules détritiques et les débris de macroalgues.

Les échantillons d'eau ont été utilisés immédiatement sur le terrain pour des filtrations en vue de caractériser le matériel sestonique potentiellement utilisable par les coques. Les filtrations ont été effectuées sous un vide modéré de moins de 250 mm Hg avec des filtres en fibres de verre Whatman, auparavant lavés, calcinés à 450 °C pendant 3 heures puis pré-pesés. Toutes les filtrations ont été effectuées en duplicat. Des échantillons de 250-500 ml d'eau ont été filtrés sur des filtres Whatman GF/C de 4,7 cm de diamètre pour mesurer le matériel particulaire total (Total), le matériel particulaire organique (MOP) et minéral (MIP), ainsi que les protéines, les glucides et les lipides particulaires. Après filtration, les filtres ont été rincés avec quelques millilitres de formiate d'ammonium isotonique pour enlever le sel. Des échantillons de 100 ml ont été filtrés avec des filtres Whatman GF/F de diamètre 25 mm pour effectuer des dosages de pigments chlorophylliens (chlorophylle *a* et phéopigments), de carbone organique particulaire (COP) et d'azote organique particulaire (NOP). Les filtres destinés aux analyses de COP ont immédiatement été soumis à des vapeurs d'HCl fumant pour éliminer le carbonate de calcium. Tous les filtres ont ensuite été enveloppés dans du papier aluminium puis congelés à -20°C.

En même temps pendant les prélèvements, une station instrumentale automatique MARTEC EMP2000 (Applied Microsystems Ltd.), équipée d'un courantomètre, d'un transmissomètre et d'un fluorimètre, mesurait la vitesse et la direction du courant, la turbidité et la fluorescence des pigments chlorophylliens dans l'eau : ces paramètres ont été enregistrés toutes les 15 minutes, à 20 cm au dessus du sédiment. La température et la salinité ont été mesurées avec un microprocesseur conductimètre LF196 (WTW Tetra Con 96A-4). Les mesures de vitesse et de direction du vent ont été obtenues dans les données de la station de mesure du CREEA située sur l'île d'Oléron à environ 3 km au nord-ouest du site d'étude.

3.2.2 Analyses au laboratoire

De retour au laboratoire, tous les filtres ont été conservés congelés à -80°C jusqu'au moment d'effectuer les analyses.

Les filtres destinés à mesurer le matériel particulaire total et organique ont été pesés avec une balance Mettler AE 163 après 24 heures de séchage à 60°C. La part de matériel organique a ensuite été déterminée par une nouvelle pesée après calcination à 450°C pendant 3 heures et refroidissement dans un dessiccateur.

Les concentrations en chl *a* et phéopigments ont été déterminées avec la méthode florimétrique décrite par Parsons *et al.* (1984) en utilisant un fluorimètre Turner Design modèle 112. Les pigments ont été extraits dans du méthanol absolu pendant 4 heures à température ambiante. Après centrifugation, la fluorescence a été mesurée avant et après acidification avec du HCl 0,1 N.

Les COP et NOP ont été déterminés avec un analyseur élémentaire CHN (Perkin Elmer 2400) après dessiccation des filtres à 60°C pendant 24 heures.

Les analyses de protéines particulières ont été effectuées selon la méthode de Lowry *et al.* (1951). Les glucides particuliers ont été analysés selon la méthode décrite par Dubois *et al.* (1956). Les analyses de lipides particuliers ont été effectuées, après extraction par un mélange chloroforme : méthanol (Bligh & Dyer 1959), selon la méthode de Marsh & Weinstein (1966).

La valeur nutritive du seston a ensuite été estimée à partir des valeurs des trois constituants biochimiques principaux mesurés ci-dessus (protéines, glucides et lipides) : la quantité de nourriture assimilable dans le seston a été définie comme étant la somme des concentrations de ces trois constituants. Pour estimer la contribution des protéines, des glucides et des lipides dans le stock de COP, les facteurs de 0,49, 0,40 et 0,75 ont été utilisés respectivement, pour convertir les concentrations en équivalent - carbone (Danovaro & Fabiano 1997). Dans cette étude, deux indices nutritifs ont été calculés. Le premier appelé

index nutritif, est le rapport [(matériel nutritif : seston total) x 100] (Widdows *et al.* 1979, Navarro *et al.* 1993). Le second appelé C-FBP : COP (Danovaro & Fabiano 1997), est la fraction (%) de carbone biopolymérique (la somme du carbone contenu dans les protéines, les glucides et les lipides) par rapport au COP. La valeur nutritive du seston a également été estimée en convertissant en équivalent énergétique les contenus en protéines, glucides et lipides avec les coefficients respectifs 24,0, 17,5 et 39,5 J.mg⁻¹ (Gnaigner 1983).

3.2.3 Analyse des données

La représentation graphique de Tukey a été utilisée pour montrer les distributions et les variations de tous les composants du seston, car ces variables présentent souvent des distributions non-normales ou log-normales liées à leur forte variabilité. Chaque diagramme de Tukey contient 50% des valeurs observées dans la série de mesures. La barre à l'intérieur du diagramme montre la médiane de toutes les valeurs observées dans la série de mesures. Les barres coiffant les diagrammes indiquent les 10ème et 90ème percentiles, et les données situées au delà de ces deux limites sont écartées de la représentation graphique. Les différences et rapports dans les concentrations et composants sestoniques ont été comparés avec des tests non-paramétriques de rangs tels que les tests de Mann-Whitney et de Kruskal-Wallis (Sokal & Rohlf 1981). Tous les tests ont été effectués avec Minitab Inc.

3.3 RESULTATS

3.3.1 Conditions physiques *in situ*

Les variations temporelles des facteurs abiotiques collectés de février 1995 à février 1996 durant les cycles de prélèvements sont présentées dans le Tableau 3-1. La température de l'eau la plus élevée a été observée le 12 juillet avec 24,0°C, la plus basse le 13 décembre avec 5,6°C. La salinité a varié entre 24,8 ‰ le 15 mars et 34,1 ‰ le 9 août. Peu de variations

significatives de la température et de la salinité sur un cycle de marée ou entre les cycles bimensuels de vives-eaux et de mortes-eaux ont été mesurées. A l'emplacement de la zone d'étude au milieu de l'estran, la hauteur d'eau observée à marée haute se situait entre 0,9 et 2,4 m. La vitesse du vent a été très variable tout au long de la période d'étude. Des vitesses de vent relativement élevées ont été enregistrées en hiver et au début du printemps tandis que les plus faibles l'ont été en été et en automne (Tableau 3-1).

3.3.2 Variation saisonnière du seston

Tous les constituants descriptifs du seston, y compris les composés biochimiques, ont montré des fortes variations selon des ordres de grandeur de 2 à 5 (voire 10 dans quelques cas). Les concentrations de seston total au cours des cycles de marées (Tableau 3-1, Figure 3-2 a) présentaient des valeurs médianes généralement inférieures à 100 mg l^{-1} avec des variations plus ou moins grandes mais dont les valeurs les plus fortes ne dépassaient pas 200 mg l^{-1} . Les variations souvent très grandes entre les cycles de marée ne laissent apparaître aucune véritable tendance saisonnière. Cependant, quatre cycles de marées se distinguent (16 février et 17 novembre 1995, 19 janvier et 20 février 1996) avec de très fortes valeurs de seston et de très fortes variations de celui-ci : ces quatre cycles correspondaient plutôt à des périodes de forts vents et / ou des marées avec de forts coefficients (Tableau 3-1).

Chaque mois sauf en septembre, novembre et décembre, les médianes du seston total durant les cycles étaient significativement plus élevées lors des marées de vives-eaux que lors des marées de mortes-eaux (test Mann-Whitney : $p < 0,001$, sauf en août avec $p < 0,08$ mais ce qui peut être accepté avec un risque α de 10%).

Dans la plupart des cas, les vitesses du vent ont également été plus fortes lors des marées de vives-eaux par rapport aux marées de mortes-eaux, sauf en septembre, novembre et décembre quand les marées de mortes-eaux se sont déroulées sous des vitesses de vent moyennes supérieures à celles observées aux marées de vives-eaux des mois correspondants.

Ceci suggère que les concentrations en seston total puissent être corrélées à certaines conditions de vent ou de coefficient de marées.

Tableau 3-1 : Température, salinité, vitesse et direction du vent, seston total et coefficients de marée pendant un cycle de marée correspondant aux dates de prélèvement. Moyenne ± 1 écart-type.

Date Années 1995 – 1996	Température (°C)	Salinité (‰)	Direction et vitesse du vent (m s ⁻¹)	Seston total (médiane) (mg l ⁻¹)	Coefficient de marée
16 février	11,5 (0,3)	27,7 (0,6)	SW 7,13	198,06	97
27 février	11,7 (1,6)	25,6 (1,3)	W. NW 2,48	42,99	83
9 mars	9,2 (2,0)	26,5 (1,4)	SE. S 3,39	30,15	40
15 mars	13,0 (1,7)	24,8 (0,9)	W 7,10	86,41	83
7 avril	14,0 (1,2)	27,0 (1,0)	NE 2,06	24,07	44
14 avril	14,7 (1,7)	31,1 (0,5)	NE 8,58	83,20	96
16 mai	14,4 (0,4)	31,6 (1,1)	W 8,49	83,15	107
24 mai	16,9 (0,3)	31,6 (0,2)	SW 4,25	48,55	56
7 juin	20,3 (1,7)	31,3 (0,7)	W. NW 3,03	44,72	49
13 juin	20,0 (2,1)	32,2 (1,2)	NE. N 4,26	68,49	104
6 juillet	21,1 (1,9)	33,5 (0,1)	E. N 2,76	29,26	55
12 juillet	24,5 (2,5)	33,4 (0,5)	NW 3,02	58,30	101
4 août	22,7 (1,6)	33,9 (0,3)	W. NW 2,93	56,29	59
9 août	23,5 (1,1)	34,1 (0,2)	E 4,55	59,22	89
19 septembre	17,2 (0,3)	33,3 (0,3)	N 4,74	87,67	33
25 septembre	18,1(1,1)	34,1 (0,2)	NE 3,28	92,12	100
10 octobre	20,4 (2,2)	33,4 (0,5)	E 2,43	68,00	93
18 octobre	18,7 (0,6)	33,0 (0,4)	NW. W 2,93	38,76	33
7 novembre	13,4 (0,5)	33,6 (0,1)	NW 1,90	35,99	89
17 novembre	13,0 (0,6)	32,2 (1,0)	NW. N 4,24	224,33	41
6 décembre	9,0 (0,5)	32,9 (0,2)	E. NE 1,87	49,81	79
13 décembre	5,6 (1,0)	32,0 (0,2)	NE 5,08	56,25	54
19 janvier	9,4 (0,4)	28,6 (0,2)	E. SE 3,43	94,31	93
29 janvier	8,4 (1,0)	28,4 (0,4)	E 4,48	26,04	39
15 février	8,4 (1,0)	27,3 (0,8)	NE 5,05	42,14	60
20 février	6,7 (0,8)	30,5 (1,3)	NE 7,60	163,71	113

Les concentrations en matériel organique MOP dans l'eau (Figure 3-2 b) ont varié globalement comme le seston total, entre 2 et 20 mg l⁻¹, avec des variations assez homogènes entre les cycles de marées (amplitude de variation : 5 à 10 mg l⁻¹). En l'absence d'une

tendance saisonnière nette, les valeurs de MOP sont toutefois apparues assez stables et homogènes de mars - avril à début octobre, et plus variables le reste de l'année. Parmi les valeurs les plus fortes et / ou les plus variables au cours d'une marée, on distingue encore celles du 17 novembre 1995 (valeur médiane maximale observée dans cette étude avec 17,74 mg l⁻¹), du 19 janvier et du 20 février 1996, ainsi que le 15 mars et le 25 septembre, qui correspondaient encore à des périodes de forts vents et / ou des marées avec de forts coefficients (Tableau 3-1). En revanche, parmi les valeurs de MOP les plus faibles et présentant de faibles variations, on trouve plutôt des cycles de marée avec des coefficients bas (60) : 9 mars, 7 avril (valeur médiane minimale observée dans cette étude avec 3,93 mg l⁻¹, 6 juillet, 18 octobre, 13 décembre 1995 et 15 février 1996.

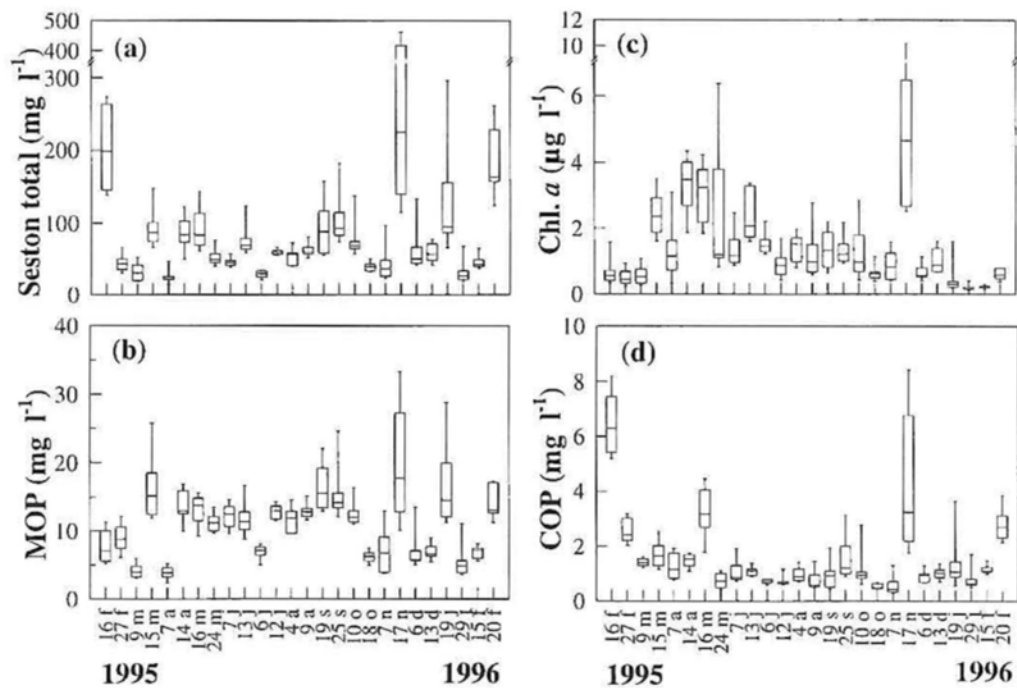


Figure 3-2. Variations saisonnières du seston total (a), du seston organique (b), de la chlorophylle a (c) et du carbone organique particulaire (d) sur l'estran de Ronce-les-Bains.

Les concentrations en chlorophylle *a* de l'eau (Figure 3-2c) ont montré une nette tendance saisonnière. Les valeurs les plus faibles (moins de $1 \mu\text{g l}^{-1}$) avec de faibles variations au cours du cycle de marée correspondaient à l'hiver (février - début mars 1995 et début décembre à février 1996). Les teneurs les plus fortes en chl *a* et présentant de très fortes variations au cours d'une marée, entre 1 et $4 \mu\text{g l}^{-1}$, ont été observées au printemps entre mi-mars et mi-juin (par rapport au reste de l'année, test Mann-Whitney $p < 0,001$ très significatif). En été et au début de l'automne, les teneurs en chl *a* étaient relativement similaires et variant autour de $1 \mu\text{g l}^{-1}$. Enfin, on distingue encore les valeurs exceptionnellement élevées du cycle du 17 novembre (valeur médiane maximale observée dans cette étude avec $4,64 \mu\text{g l}^{-1}$) qui s'écartent totalement de la tendance annuelle générale.

Les concentrations en carbone organique particulaire dans l'eau (Figure 3-2d) étaient globalement comprises entre 0,4 et $2,0 \text{ mg l}^{-1}$ dans la plupart des cycles de marées (valeur médiane de $1,09 \text{ mg l}^{-1}$ sur toute la durée de l'étude), et suivaient dans l'ensemble les variations du seston total. On distingue cependant quelques marées avec de très fortes teneurs en carbone organique, en hiver (16 et 27 février 1995, 20 février 1996), le 16 mai (jour de fort vent et avec un fort coefficient de marée) et le 17 novembre (valeur médiane maximale observée dans cette étude avec $3,25 \text{ mg l}^{-1}$).

Les variations annuelles des concentrations dans l'eau des constituants biochimiques définissant la qualité nutritive du seston sont représentées dans la Figure 3-3. Les concentrations des protéines, des glucides et des lipides particuliers (Figures 3-3 a, b, c) ont montré globalement des variations très similaires, et par conséquent, les valeurs énergétiques calculées suivent le même schéma de variation (Figure 3-3d).

Il n'y a pas de tendance saisonnière nette, les variations suivant dans l'ensemble celles du seston total, hormis le fait que les valeurs observées du printemps (avril) jusqu'au début de l'automne (fin septembre) semblaient légèrement plus élevées par rapport au mois qui

précédait (mars) et celui qui suivait (octobre). En automne et en hiver, de fortes variations d'un cycle de marée à l'autre, et de très fortes variations de l'amplitude des concentrations mesurées au cours des cycles, reflétaient les variations du seston total en relation avec les conditions météorologiques (périodes de vents forts) et hydrodynamiques (forts coefficients de marée) : on distingue encore ici les cycles du 16 février et du 17 novembre 1995 et ceux 19 janvier et 20 février 1996.

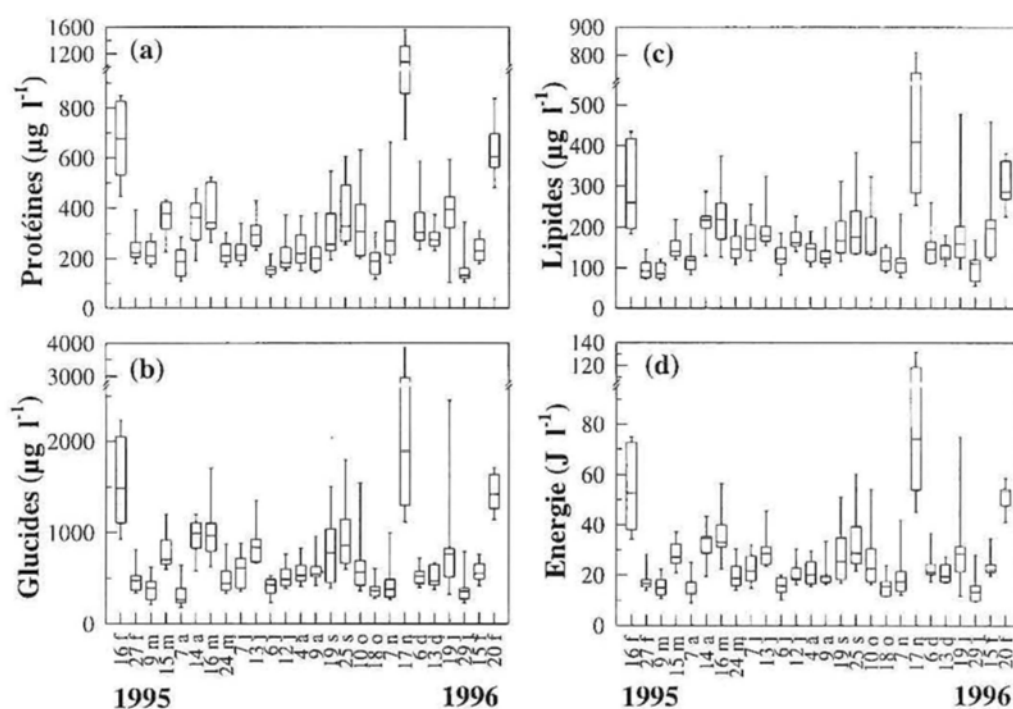


Figure 3-3. Variations saisonnières des protéines (a), des glucides (b), des lipides (c) et de l'énergie particulaire (d) sur l'estran de Ronce-les-Bains.

Aucune corrélation n'a été observée entre les constituants descriptifs du seston et les paramètres physico-chimiques du milieu tels que la température et la salinité (Tableau 3-3). En revanche, la plupart des constituants du seston étaient fortement corrélés avec la seston total ($p < 0,001$) (Tableau 3-3).

Tableau 3-3. Coefficients de corrélation en rang de Spearman des paramètres du seston sur l'estran de Ronce-les-Bains

Variable	Temp	Salinité	Seston-t	MIP	MOP	Chl. <i>a</i>	Phéo	COP	NOP	Protéines	Lipides	Glucides	Indice
Salinité	0,558												
Seston-t	-0,165	-0,040											
MIP	-0,191	-0,005	0,998										
MOP	0,209	0,158	0,702	0,659									
Chl. <i>a</i>	0,179	0,119	0,504	0,489	0,529								
Phéo	0,051	0,107	0,702	0,692	0,594	0,797							
COP	-0,241	-0,291	0,791	0,808	0,330	0,362	0,529						
NOP	-0,159	-0,339	0,528	0,547	0,117	0,240	0,250	0,826					
Protéines	-0,188	-0,005	0,874	0,878	0,540	0,567	0,760	0,749	0,477				
Lipides	-0,058	0,029	0,887	0,883	0,648	0,598	0,748	0,683	0,434	0,823			
Glucides	-0,100	-0,013	0,955	0,952	0,683	0,580	0,746	0,781	0,531	0,888	0,934		
Indice	0,031	-0,100	-0,471	-0,455	-0,524	-0,037	-0,116	-0,253	-0,181	-0,249	-0,201	-0,288	
Energie	-0,199	-0,001	0,949	0,948	0,658	0,601	0,777	0,776	0,511	0,937	0,953	0,988	-0,266

Temp, température ; Seston-t, seston total ; MIP, matière inorganique particulaire ; MOP, matière organique particulaire ; Chl. *a*, Chlorophylle *a* ; Phéo, phéopigments ; COP, carbone organique particulaire ; NOP, azote organique particulaire ; Indice, indice nutritif

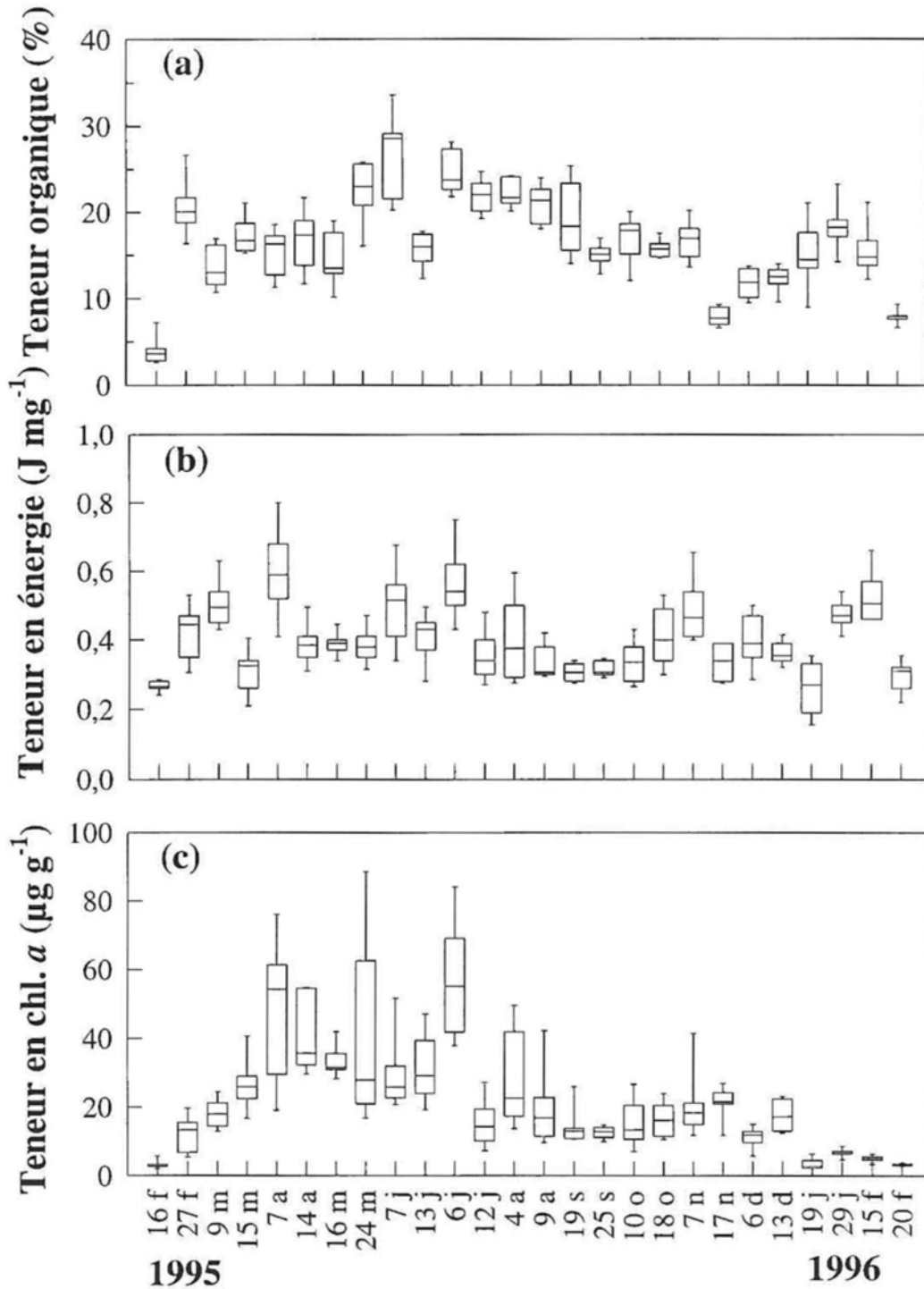


Figure 3-4. Variations saisonnières des teneurs en matière organique (a), en énergie (b) et en chlorophylle a (c) du seston sur l'estran de Ronces-les-Bains.

Quelques paramètres descriptifs de la qualité du seston ont été rapportés aux poids de seston (Figure 3-4). Le pourcentage de matière organique dans le seston (Figure 3-4a) s'est accru à partir d'avril pour culminer au début juin avec 28,6%, avant de redescendre progressivement pendant l'été jusqu'en octobre. Les autres périodes correspondant à la fin de l'automne et à l'hiver (début 1995 et fin 1995-début 1996) ont été marquées par de très fortes variations d'un cycle de marée à l'autre : les plus faibles pourcentages de matière organique étaient reliés aux plus fortes valeurs de seston (16 février et 17 novembre 1995, 20 février 1996). La variation de la valeur énergétique du seston (Figure 3-4b), entre 0,26 et 0,59 J mg⁻¹ de seston, ne laisse pas apparaître de tendance saisonnière. Cependant, cette valeur énergétique semble avoir moins fluctué d'un cycle de marée à l'autre du printemps jusqu'au début de l'automne 1995 alors que, comme pour le pourcentage de matière organique, les variations étaient très fortes entre les cycles de fin d'automne et en hiver. La teneur en chl a du seston (Figure 3-4c) est la variable ayant montré le schéma saisonnier le plus marqué. En 1995, l'accroissement printanier s'est produit à partir de la fin février et durant le mois de mars. Durant le printemps et le début de l'été (entre avril et début juillet), les valeurs médianes des teneurs en chl a ont été très significativement plus fortes que pendant le reste de l'année (test Kruskal-Wallis : $p < 0,001$). Pendant l'été et l'automne jusqu'à mi-décembre 1995, les teneurs en chl a ont présenté des valeurs assez stables, de l'ordre de la moitié de celles atteintes durant le printemps. Les teneurs hivernales (janvier - février) ont été les plus faibles observées.

Les rapports entre certains constituants biochimiques du seston peuvent être utilisés comme indicateurs de la qualité nutritionnelle de celui-ci ou de son origine. Ces rapports ont souvent varié très fortement au cours de cycles de marées (Tableau 3-2). Cependant, une saisonnalité bien marquée a été observée avec quelques-uns de ces rapports (Figures 3-5, 3-6 et 3-7).

Tableau 3-2 : Coefficients de variation (%) des constituants biochimiques du seston au cours des cycles de marée échantillonnés et en sur la moyenne annuelle des constituants.

Variable	16/02	27/02	09/03	15/03	07/04	14/04	16/05	24/05	07/06	13/06	06/07	12/07	04/08	09/08
seston total	26	31	40	34	41	29	33	27	15	31	19	7	22	18
MOP	29	24	26	32	26	18	18	13	14	23	16	8	16	10
fMOP (%)	40	18	17	12	17	21	22	16	18	13	9	9	7	10
Chlorophylle <i>a</i> (Chl. <i>a</i>)	74	52	48	28	72	28	29	90	41	30	27	48	31	63
Phéopigments (Phéo)	44	80	55	24	66	18	44	49	73	29	25	46	24	50
Chl. <i>a</i> : Phéo	27	39	27	11	12	33	27	45	22	46	34	26	18	27
fChl. <i>a</i> ($\mu\text{g g}^{-1}$ seston)	51	46	23	29	43	25	16	67	41	32	31	44	48	65
COP	22	17	11	28	36	17	29	36	45	17	12	37	30	53
NOP	34	74	26	29	40	24	33	39	57	20	13	37	38	60
C : N	23	51	21	30	31	19	16	17	17	4	7	6	12	8
Protéines	22	36	22	22	36	29	26	22	26	25	20	43	34	38
Lipides	34	30	21	24	30	25	38	28	27	38	28	20	22	27
Glucides	32	39	38	30	50	23	38	39	32	34	25	28	27	35
Energie (J l^{-1})	29	34	28	21	38	24	33	29	27	32	22	28	27	32
% indice nutritif	6	20	13	21	23	16	9	13	25	20	18	24	29	15
FEnergie (J mg^{-1} seston)	6	20	14	22	23	17	9	14	24	20	19	22	30	15
Nourriture pot. (mg l^{-1})	29	35	30	22	41	24	33	31	28	32	22	29	27	33
C-FBP	29	34	28	21	39	24	33	29	27	32	22	28	27	32
C-FBP : COP (%)	30	27	22	25	24	21	46	31	31	25	18	12	4	26
C : Chl. <i>a</i>	42	46	48	23	70	21	49	74	67	34	24	42	23	31
Glucides : Chl. <i>a</i>	30	41	27	29	45	20	16	47	27	24	33	37	23	40
Chl. <i>a</i> : N-protéines	53	30	31	25	57	25	27	67	17	27	19	38	25	59

MOP, matière organique particulaire ; COP, carbone organique particulaire ; NOP, azote organique particulaire ; Nourriture pot., nourriture potentielle ; C-FBP, carbone en fraction biopolymérique ; N-protéines, teneur en azote de protéines

Tableau 3-2 (suite) : Coefficients de variation (%) des constituants biochimiques du seston au cours des cycles de marée échantillonnés et en sur la moyenne annuelle des constituants.

Variable	19/09	25/09	10/10	18/10	07/11	17/11	06/12	13/12	19/01	29/01	15/02	20/02	annuel
Seston total	41	36	41	17	64	64	66	23	77	66	23	28	68
MOP	21	29	18	15	49	49	55	18	40	48	13	17	38
FMOP (%)	22	10	17	7	13	13	14	12	27	19	20	12	32
Chlorophylle <i>a</i> (Chl. <i>a</i>)	43	35	71	38	51	53	43	37	103	48	21	27	83
Phéopigments (Phéo)	55	29	52	53	40	47	82	26	62	93	30	28	70
Chl. <i>a</i> : Phéo	38	33	29	21	22	23	39	21	46	23	24	12	41
FChl. <i>a</i> $\mu\text{g g}^{-1}$ seston	46	14	48	30	49	24	29	24	47	19	20	11	67
COP	53	52	73	18	66	58	25	23	83	72	15	22	81
NOP	54	37	47	36	63	60	70	20	68	68	50	28	113
C : N	6	19	18	21	14	6	36	14	33	21	28	13	39
Protéines	40	35	49	35	56	29	38	17	43	68	20	20	62
Lipides	37	44	44	21	49	44	44	20	83	40	61	19	41
Glucides	48	43	63	29	63	45	23	22	91	63	22	15	55
Energie (J l^{-1})	42	40	53	27	57	39	33	18	74	56	26	12	54
% indice nutritif	8	7	19	21	19	15	21	9	31	8	11	16	20
FEnergie (J mg^{-1} seston)	8	7	18	21	20	15	20	10	30	9	15	16	22
Nourriture pot. (mg l^{-1})	44	40	56	28	58	39	30	19	76	60	21	12	55
C-FBP	43	40	54	27	57	39	32	19	75	57	25	12	54
C-FBP : COP (%)	16	13	37	20	19	20	18	17	15	10	15	16	34
C : Chl. <i>a</i>	20	23	36	25	32	38	57	26	33	24	23	17	120
Glucides : Chl. <i>a</i>	25	21	31	20	41	35	41	22	44	23	18	18	83
Chl. <i>a</i> : N-protéines	43	16	54	32	43	31	27	31	66	30	22	28	60

MOP, matière organique particulaire ; COP, carbone organique particulaire ; NOP, azote organique particulaire ; Nourriture pot., nourriture potentielle ; C-FBP, carbone en fraction biopolymérique ; N-protéines, teneur en azote de protéines

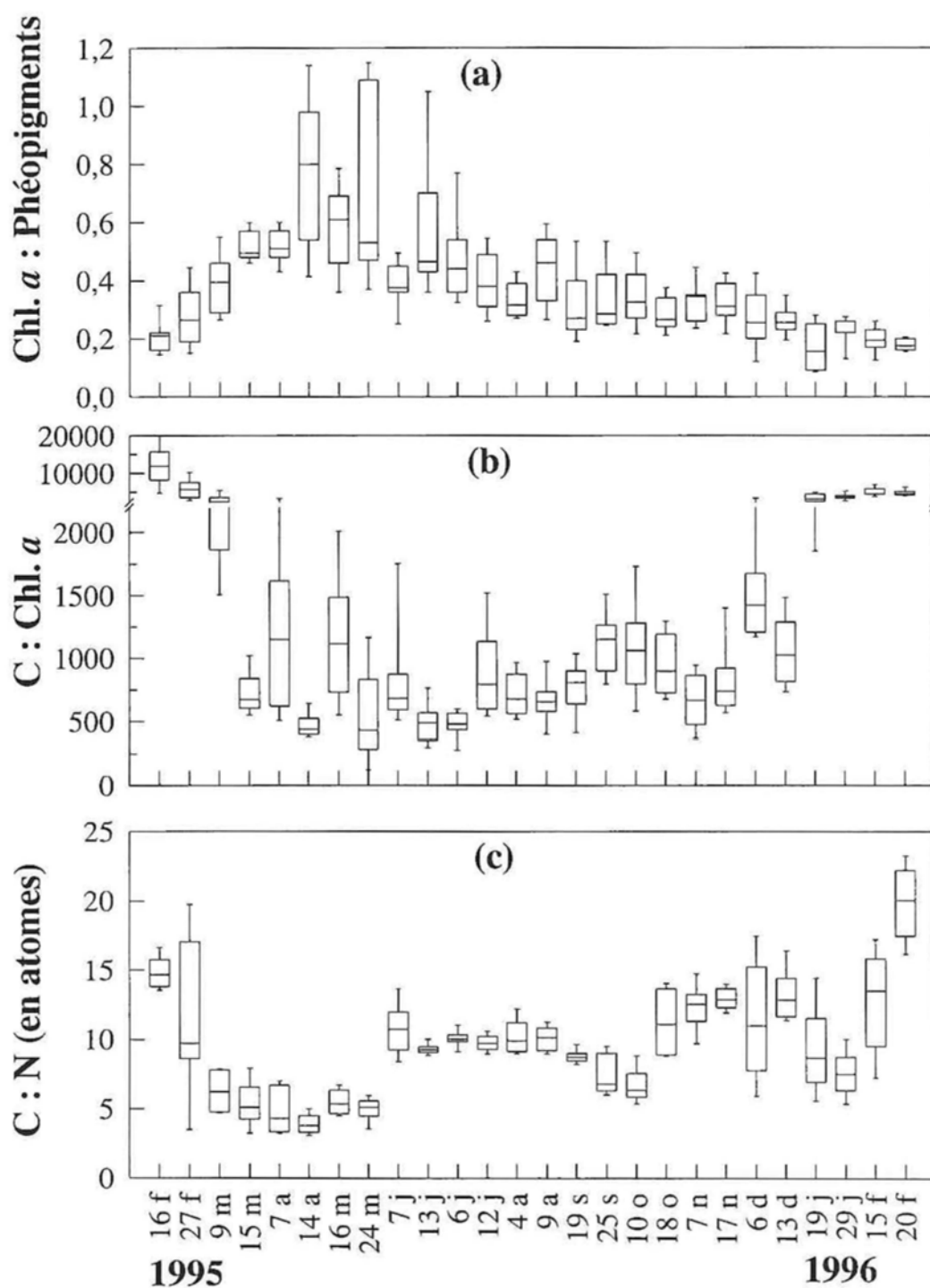


Figure 3-5. Variations saisonnières des rapports chlorophylle a (chl. a) : phéopigments (a), C : chl. a (b) et C : N (c) du seston sur un estran à Ronce-les-Bains.

Le rapport entre la chl a et les phéopigments reflète la part relative des microphytes actifs. Pendant toute l'année, les teneurs en phéopigments ont été supérieures à celles de la chl a, la médiane du rapport chl a: phéopigments au cours d'une marée variant entre 0,16 (19 janvier 1996) et 0,80 (14 avril 1995) (Figure 3-5a). Les rapports chl a:phéopigments les plus élevés (avec des médianes $\geq 0,5$) ont été observés au printemps jusqu'au début de l'été, suivis par une diminution progressive pendant l'été et l'automne jusqu'aux valeurs minimales hivernales.

Le rapport C:chl a est un bon indicateur du contenu relatif du seston en matériel détritique (Zeitzschel, 1970) et selon Berg & Newell (1986), un rapport bas inférieur à 100 indique que la plus grande partie du carbone provient de microphytes vivants alors qu'un rapport élevé signifie que la plus grande partie du carbone provient d'une source détritique non vivante. Dans tous les prélèvements de seston de cette étude, tous les rapports C:chl. a ont été supérieurs à 100, les valeurs médianes les plus basses correspondant à la floraison printanière variant autour de 500 tandis que les valeurs hivernales les plus élevées étaient supérieures à 5000 (Figure 3-5b).

Les valeurs du rapport C:N trouvées dans nos prélèvements étaient basses au printemps (de mars jusqu'en mai) avec des valeurs médianes proches de 5, et environ deux fois plus élevées en été. En automne et en hiver, les rapports C:N étaient beaucoup plus changeants, à la fois au cours des cycles de marées et d'un cycle à l'autre, avec des valeurs médianes variant entre 7 et 20 : les plus fortes valeurs médianes ont été observées en novembre, décembre et février.

Les médianes des rapports entre protéines et glucides dans le seston au cours des cycles de marées ont varié entre 0,35 le 13 juin et 0,71 le 7 novembre, la médiane entre tous les cycles étant de 0,45.

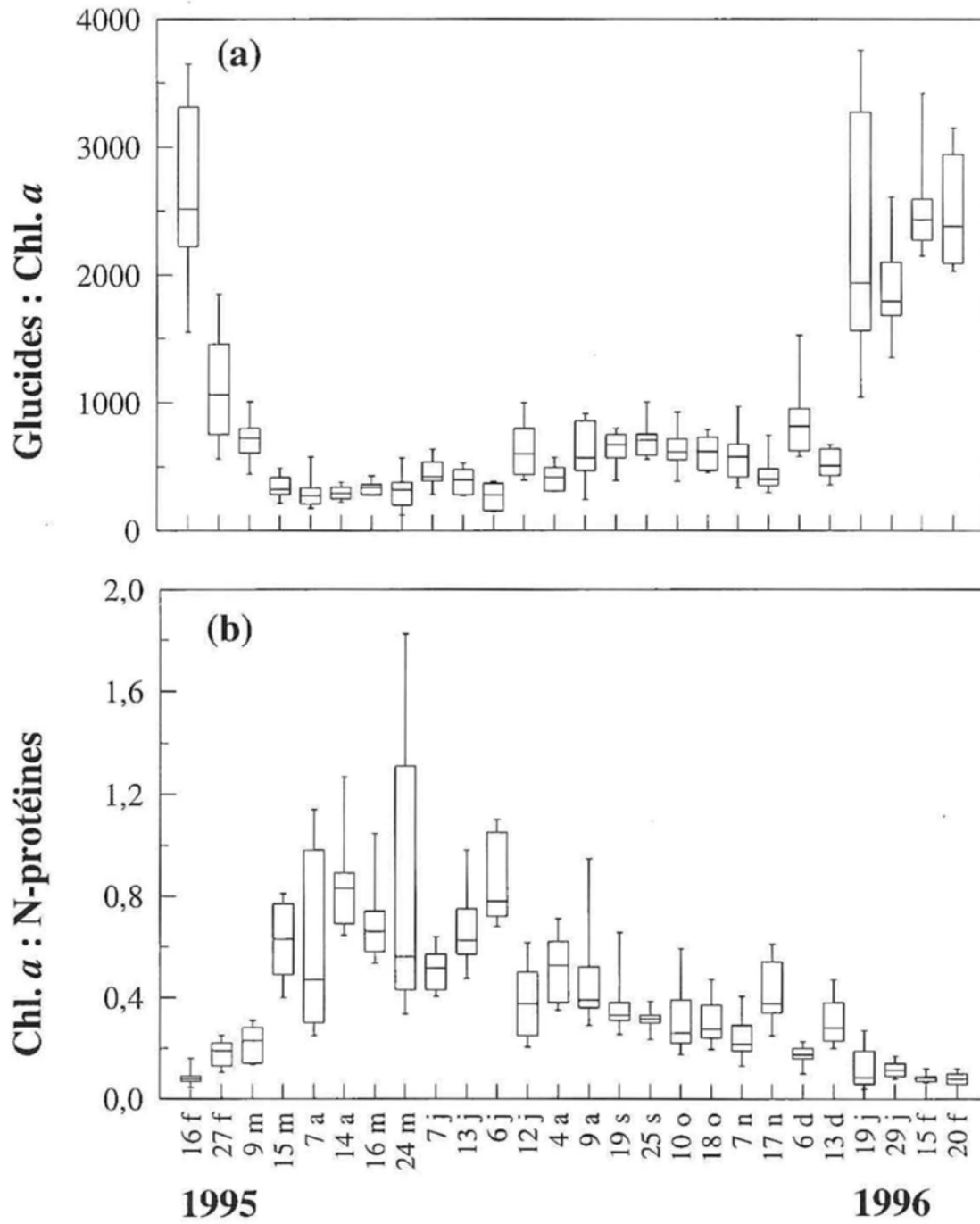


Figure 3-6. Variations saisonnières des rapports de glucides : chlorophylle a (chl. a) (a) et de chlorophylle a : N-protéines (b) du seston sur l'estran de Ronces-les-Bains.

La contribution du phytoplancton vivant aux stocks de constituants biochimiques peut être estimée à travers les rapports entre ces constituants et la chl a. Les rapports glucides : chl a ont fortement varié, entre 271 le 7 avril et 2517 le 16 février 1995 (Figure 3-6a). Ces rapports glucides:chl a étaient les plus bas durant le printemps et le début de l'été (de mi-mars à début juillet) correspondant à la phase active de la floraison phytoplanctonique, et ont ensuite doublé durant l'été et l'automne. En hiver (janvier et février), les rapports glucides:chl a étaient les plus élevés en raison de faibles concentration en chl a dans le seston.

Pour estimer la contribution des protéines phytoplanctoniques dans la biomasse sestonique, les valeurs de protéines totales (exprimées en $\mu\text{g.l}^{-1}$) ont été exprimées en terme de protéine-azote (N-protéines) en les divisant par 87,5 (Packard & Dortch, 1975) avant de calculer les rapports chl a:N-protéines. Les rapports chl a:N-protéines ont évolué durant le cycle annuel de la même façon que les concentrations en chl a, ce qui peut s'expliquer par l'absence de tendance saisonnière des concentrations en protéines totales (Figure 3-6b). Les médianes des rapports chl a:N-protéines des cycles de marées était significativement plus élevées durant le printemps et le début de l'été ($0,66 \mu\text{g chl a } \mu\text{mol N}^{-1}$ du 15 mars au 6 juillet) que durant le reste de l'année. Les valeurs médianes les plus faibles ($0,08 \mu\text{g chl a } \mu\text{mol N}^{-1}$) ont été enregistrées en janvier et en février des deux années.

Le matériel assimilable présent dans le seston est défini par la somme des concentrations en protéines, glucides et lipides (Widdows *et al.* 1979, Héral *et al.* 1983, Soniat *et al.* 1984, Navarro *et al.* 1993) et le carbone biopolymérique (C-FBP) comme la somme en équivalent-carbone de ces composés biochimiques (Fichez, 1991, Donovaro & Fabiano, 1997). La variation du matériel assimilable et celle du C-FBP (non présenté) coïncidaient avec le cycle des composés biochimiques. La fraction de matériel assimilable par rapport au seston total (index nutritif exprimé en %) et la fraction de carbone biopolymérique par rapport au COP (C-FBP:COP) sont considérés être des indices de la qualité de la nourriture disponible pour les suspensivores.

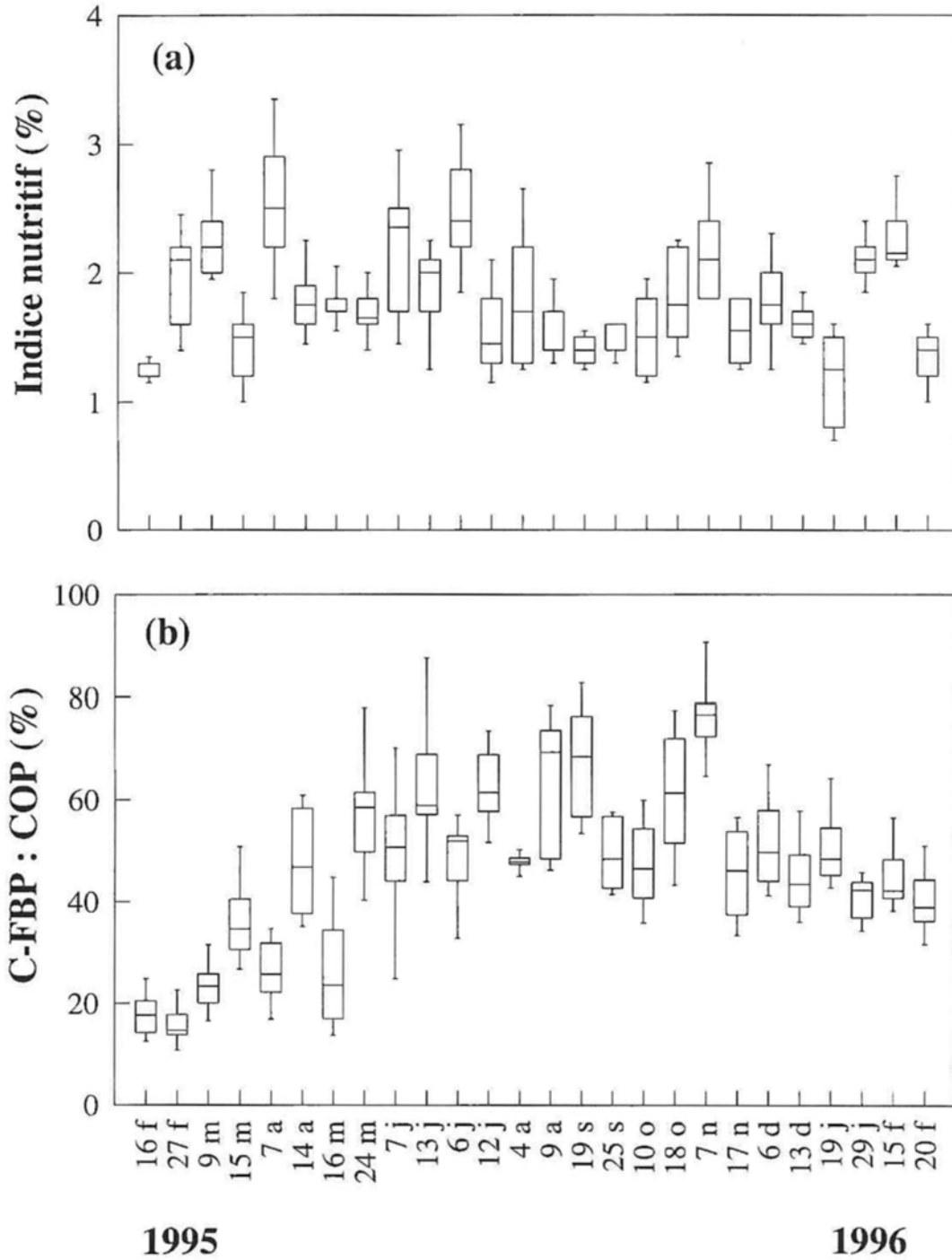


Figure 3-7. Variations saisonnières de l'indice nutritif (a) et du rapport de carbone biopolymérique (C-FBP) : N- protéines (b) du seston sur un estran à Ronce-les-Bains.

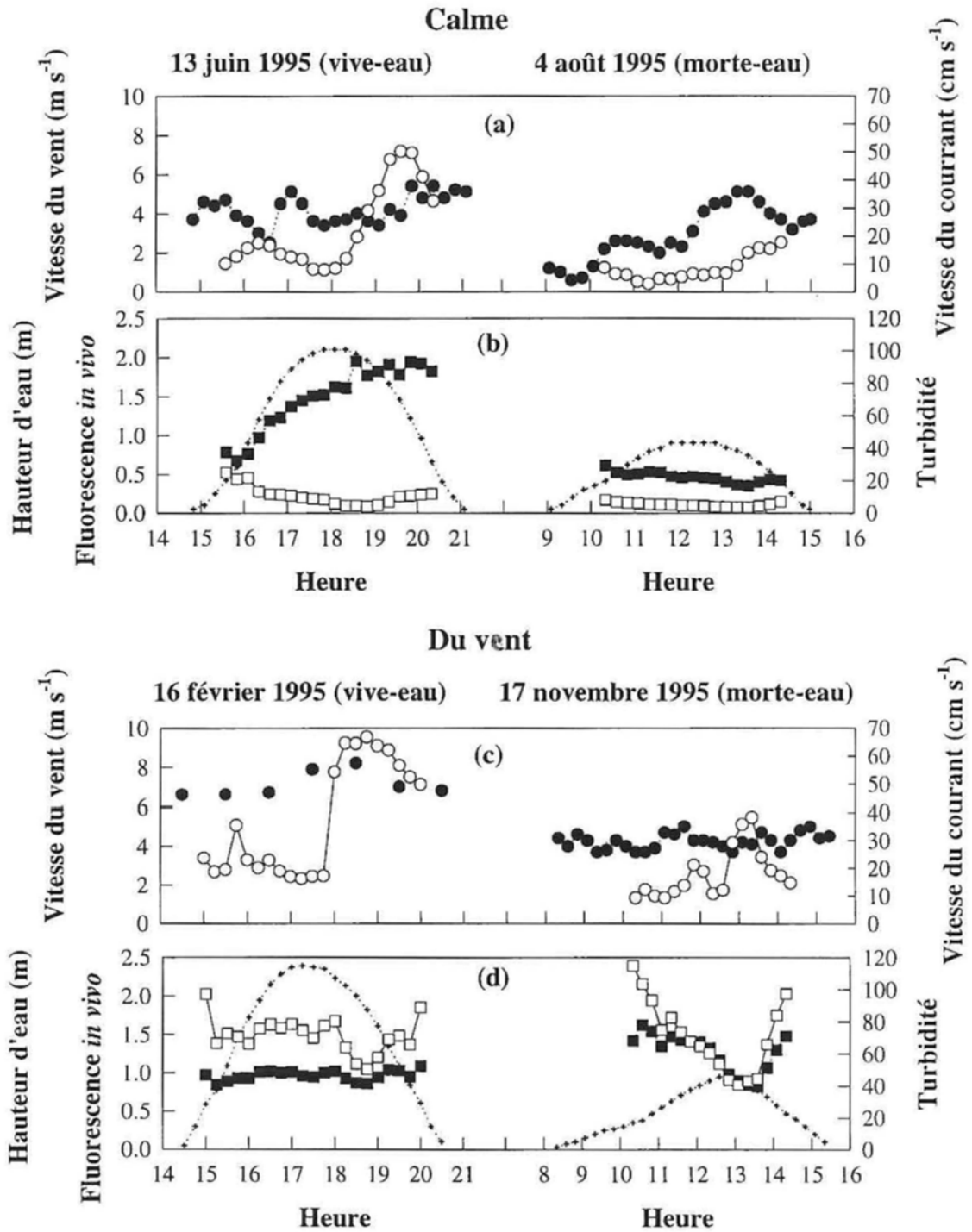


Figure 3-8. Variabilité semi-diurne de vitesse du vent (\bullet , $m s^{-1}$), vitesse du courant (\circ , $cm s^{-1}$), hauteur d'eau (+, m), fluorescence *in vivo* (\blacksquare) et turbidité (\square) : La condition calme en vive eau (13 juin 1995) et en morte eau (4 août 1995), la condition du vent en vive eau (16 février 1995) et en morte eau (17 novembre 1995).

Ces deux indices ont varié de manière différente (Figure 3-7a-b). La moyenne au cours des cycles de marée de l'indice nutritif a varié entre 1,23 et 2,49 (16 février et 7 avril 1995 respectivement) et aucune variation saisonnière de cet indice n'apparaît clairement (Figure 3-7a). En revanche, le rapport C-FBP:COP a montré un schéma saisonnier bien marqué (Figure 3-7b) : des valeurs minimales en février 1995 (14,76 % le 27 février), une forte augmentation au cours du printemps (de mars à juin) jusqu'à dépasser les 60%, des valeurs restant très élevées pendant l'été et l'automne allant jusqu'à atteindre 78% le 7 novembre, puis des valeurs qui redescendent ensuite avec l'hiver jusqu'à 40% en février 1996 (pourcentage nettement moins bas que l'hiver précédent).

3.3.3 Variation du seston durant un cycle de marée

Les données présentées dans l'étude annuelle du seston ont montré de fortes variations durant les cycles de marées. Pour illustrer ce type de variation temporelle à petite échelle, durant les cycles de marées, un exemple de chacune des quatre combinaisons caractéristiques, définies par le coefficient de marée (mortes-eaux et vives-eaux) et les conditions de vent (vent faible et vent fort), est donné dans la Figure 3-8. Le 13 juin et le 4 août 1995 correspondaient à des conditions de vives-eaux et de mortes-eaux par temps calme (Figure 3-8 a-b) ; le 16 février et le 17 novembre correspondaient à des conditions de vives-eaux et de mortes-eaux par vent fort (Figure 3-8 c-d).

En général, les vitesses de courant étaient plus élevées pendant le reflux que pendant le flux, et pendant les vives-eaux par rapport aux mortes-eaux (Figure 3-8a à 3-8c). Le début du flot était caractérisé par une augmentation de la turbidité et de la fluorescence chlorophyllienne, notamment due à la remise en suspension du sédiment mais sans que ces deux variables ne soient corrélées à la vitesse du courant. Dans des conditions de temps calme, la turbidité et la fluorescence ont varié de manière indépendante au cours du cycle de marée (Figure 3-8a). Au contraire, il y a eu une claire corrélation entre la turbidité et la

fluorescence lors de conditions venteuses (Figure 3-8b). Dans ce cas, ces deux paramètres ont montré des valeurs élevées en début du flot et à la fin du jusant quand la profondeur d'eau était faible.

La Figure 3-9 montre les variations de la composition du seston aux cours des quatre cycles représentatifs choisis. Dans l'ensemble, toutes les composantes du seston ont montré le même schéma de variation entre les quatre cycles, même si l'amplitude des variations en présence de conditions venteuses était plus grande que lors des périodes de temps calme. Le début de la marée correspondant à l'arrivée de l'eau se caractérisait pour toutes les composantes sestoniques par des concentrations plus fortes, qui ensuite diminuaient rapidement. Par temps calme, en vive-eau comme en morte-eau, passée la brève et assez faible augmentation des concentrations du début de cycles, toutes les composantes sestoniques restaient ensuite stables durant toute la fin du cycle. Par temps venteux, l'augmentation des concentrations en début de cycle était beaucoup forte et la diminution consécutive beaucoup plus lente. Le 16 février, marée de vive-eau, la deuxième moitié du cycle montrait une seconde augmentation des concentrations des composantes organiques du seston (sauf la chl *a* en très faible concentration hivernale) peut être sous l'action conjointe d'une augmentation passagère de la vitesse du vent et des courants de marée descendante (Figure 3-9). Le 17 novembre, marée de morte-eau, après la très forte augmentation des concentrations en début de cycle, leur diminution s'est effectuée progressivement jusqu'à la renverse de la marée, après quoi une nouvelle augmentation plus faible est intervenue.

La variabilité au cours des cycles de marées a été comparée aux coefficients de variation des constituants du seston (Table 3-2). A la différence des variations dans le chenal subtidal vaseux proche (Héral *et al*, 1987), les coefficients de variation de chaque constituant durant un cycle était généralement plus faibles que ceux des médianes obtenues au cours des 26 cycles de marées étudiés. Dans quelques cas seulement, les coefficients de variation durant un cycle étaient plus grands que ceux des médianes obtenues au cours de tous les cycles.

(a) calme

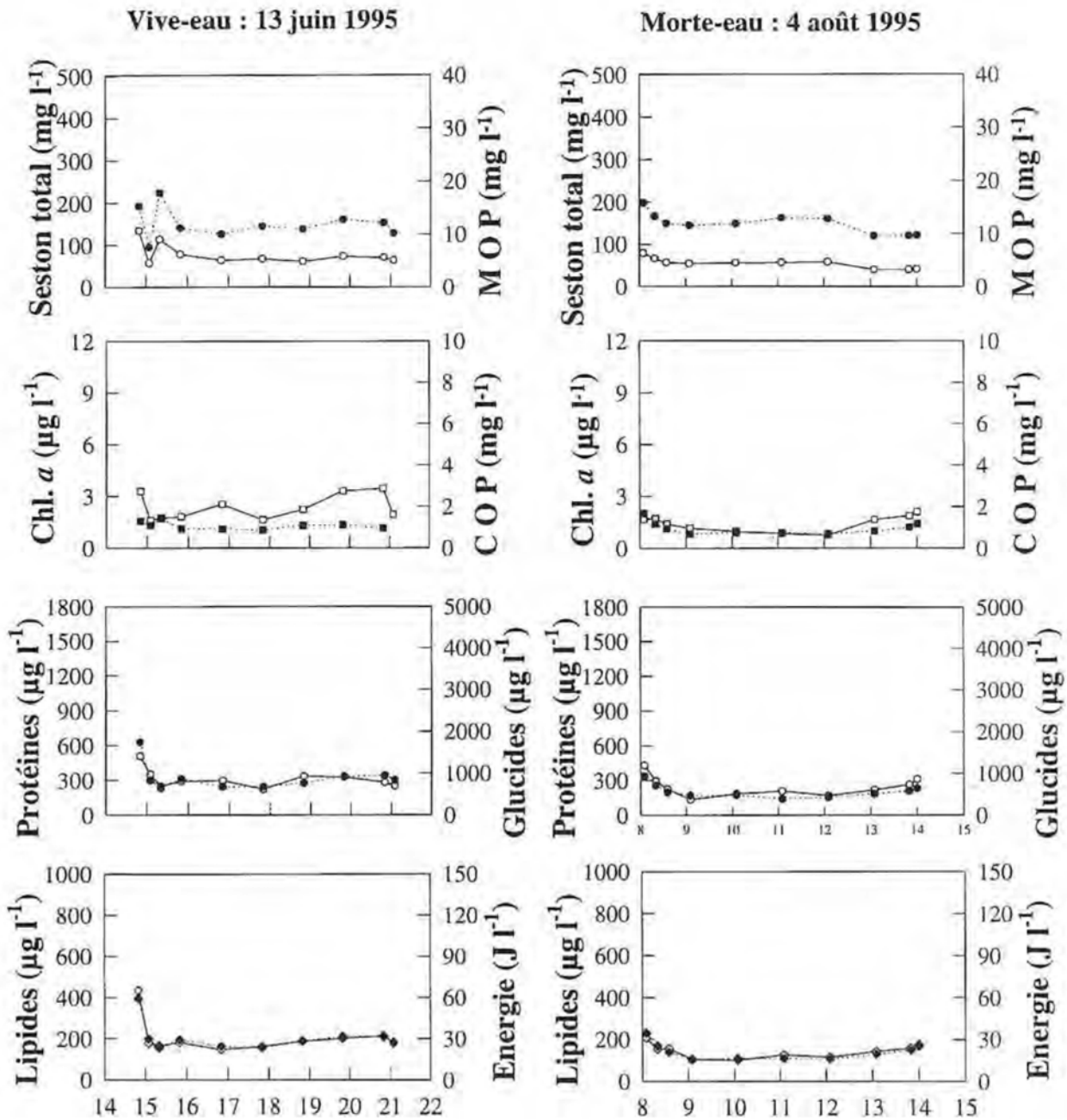


Figure 3-9. Variations semi-diurnes de la composition du seston : les marques claires représentent l'axe de gauche et les marques de couleur foncée l'axe de droite.

(b) du vent

Vive-eau : 16 février 1995

Morte-eau : 17 novembre 1995

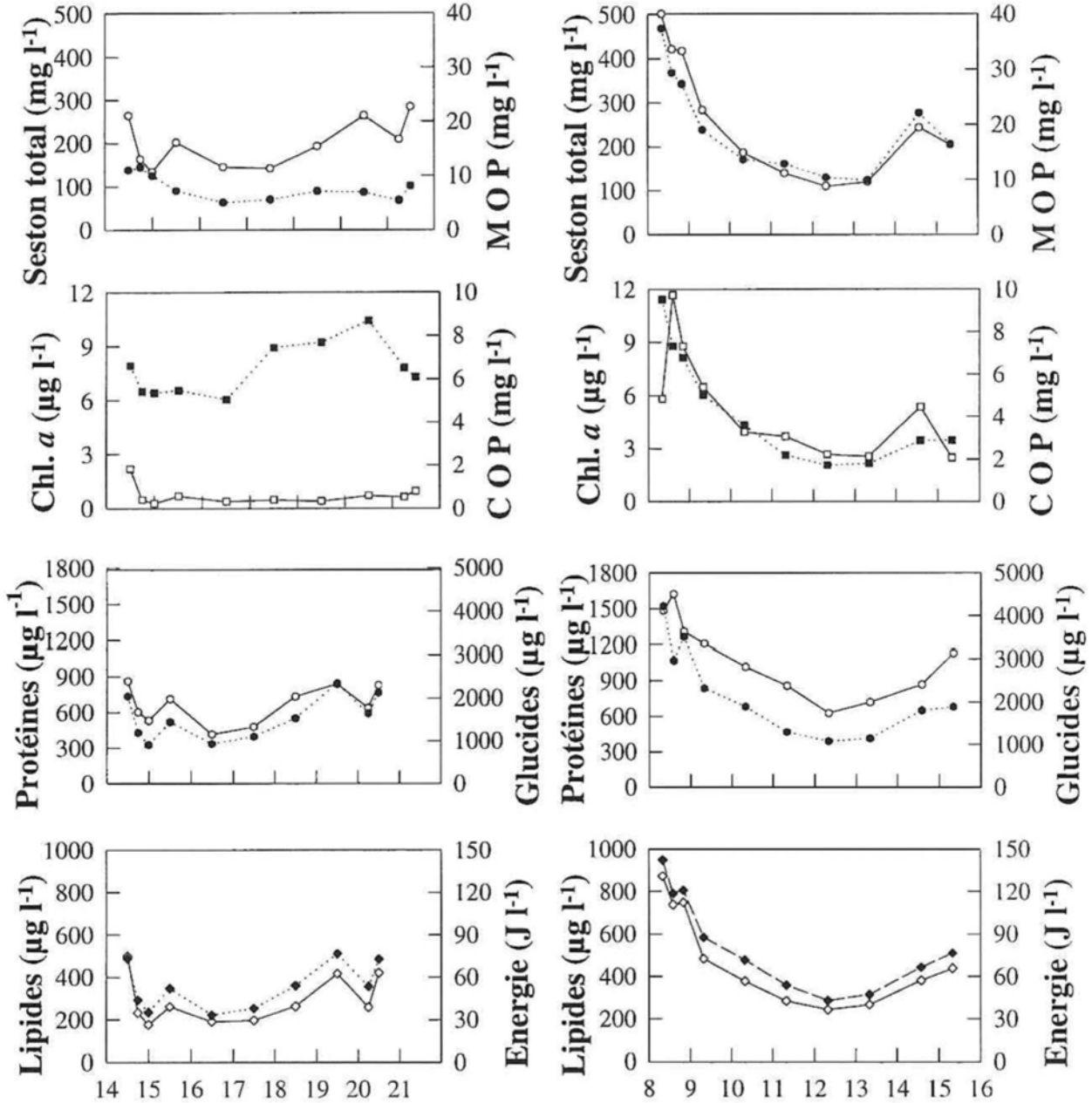


Figure 3-9 (suite) . Variations semi-diurnes de la composition du seston : les marques claires représentent l'axe de gauche et les marques de couleur foncée l'axe de droite.

3.4 DISCUSSION

Les quantités de seston au-dessus de l'estran sableux de Ronce-les-Bains sont beaucoup plus élevées que celles trouvées dans diverses eaux côtières et même estuariennes (Schubel 1971, Widdows *et al.* 1979, Berg & Newell 1986, Navarro *et al.* 1993, Danovaro & Fabiano 1997, Wilson-Ormond *et al.* 1997). Les valeurs sont semblables à celles des estrans vaseux de l'estuaire de l'Ems (de Jonge & van Beusekom 1995) mais beaucoup plus élevées que celles observées dans des estrans sableux similaires de l'estuaire de l'Oosterscheld (Smaal & Haas 1997). La différence entre nos résultats et ceux de Smaal & Haas (1997) pourrait s'expliquer par les caractéristiques différentes de l'environnement sédimentaire entre ces deux baies : l'estran de Ronce-les-Bains est entouré par de larges vasières tandis que les estrans de l'Oosterscheld sont essentiellement recouverts de sables fins.

Héral *et al.* (1983, 1987), Gouletquer (1989) et Prou *et al.* (1994) ont montré dans la baie de Marennes-Oléron, de fortes variations du seston et de la biomasse du phytoplancton au cours des cycles de marées et entre les marées de vives-eaux et de mortes-eaux. Les variations que j'ai observées sur l'estran de Ronce-les-Bains ont aussi montré une forte variabilité à petite échelle temporelle dans une gamme de 14 à 200 mg l⁻¹, mais avec des concentrations plus faibles que celles mesurées au-dessus des vasières de la baie.

A Ronce-les-Bains, les effets de la remise en suspension locale des particules et le transport induit par les courants à l'interface eau-sédiment semblent être négligeables dans les valeurs de seston observées. Ceci apparaît dans l'analyse des cycles de marées (Figure 3-9). Par temps calme, les concentrations en seston sont toujours fortes au début du flot, mais brièvement, et elles s'amenuisent vers des valeurs stables et plus faibles pendant le reste du cycle de marée. Même lors de conditions très venteuses, aucune relation n'a été trouvée entre les concentrations en seston et les vitesses des courants (Figure 3-8b). Ces résultats indiquent que les vitesses des courants de marées ou induits par le vent, sont insuffisantes pour remettre en suspension le sable de l'estran constitué à 96% de grains de taille supérieure à 100 µm.

Ces observations sont différentes de celles de Héral *et al.* (1987), Prou *et al.* (1994) et Zurburg *et al.* (1994). Ces auteurs ont montré que dans le chenal subtidal et les estrans vaseux de la baie, au cours des cycles de marées, les pics de concentration en seston et en pigments chlorophylliens étaient fortement associés aux pics de vitesse de courants, ceux-ci étant largement responsables des variations des concentrations sestoniques. Ils ont aussi trouvé que les concentrations pendant les marées de vives-eaux étaient plus élevées que celles des marées de mortes-eaux, reflétant une grande influence de la vitesse des courants sur la remise en suspension des sédiments vaseux. Sur l'estran sableux étudié ici, aucune relation directe entre la vitesse du courant et la turbidité ou la fluorescence chlorophyllienne n'a été trouvée au cours d'aucun cycle de marée. Cependant, au cours de la plupart des marées de vives-eaux (10 cycles sur un total de 13) différents constituants du seston ont montré des valeurs médianes significativement supérieures à celles des marées de mortes-eaux. Ces observations suggèrent que le seston présent dans cette zone provient de l'advection de sédiments et de particules remis en suspension dans d'autres parties de la baie. Récemment, Raillard *et al.* (1994) ont calculé à l'aide d'un modèle numérique du transport sédimentaire, que l'estran étudié serait caractérisé par une accumulation nette de sédiment. Ce calcul n'est pas à prendre comme un résultat mais doit être considéré comme une tendance.

La remise en suspension induite par le vent a été considérée comme étant le plus important facteur contrôlant la quantité de seston dans la colonne d'eau dans différents milieux côtiers (Ward *et al.* 1984, Ward 1985, Pejrup 1986, Demers *et al.* 1987, de Jonge & van Beusekom 1995, Prins *et al.* 1996, Smaal & Haas 1997). De nombreuses études ont également été conduites dans la baie de Marennes-Oléron et les résultats ont montré que la vitesse du vent et l'action des vagues liée aux marées sont des facteurs prépondérants pour la remise en suspension des sédiments, en particulier lorsque la hauteur d'eau est faible (Héral *et al.* 1987, Prou 1991, Raillard *et al.* 1994). Dans cette étude, une remarquable augmentation de la concentration de seston a été observée lorsque le niveau de l'eau est faible lors de

conditions venteuses (Figure 3-9b). Bien que la remise en suspension des sédiments puisse être clairement reliée à l'influence du vent au dessus des larges estrans vaseux de la baie, ce phénomène au dessus de l'estran sableux ne doit pas être considéré comme un facteur majeur contrôlant la dynamique du seston.

Les floraisons phytoplanctoniques printanières dans la baie de Marennes-Oléron ont été bien étudiées (Héral *et al.* 1980, Gouletquer 1989). Les concentrations de tous les composants organiques n'étaient pas corrélées avec celles de la chl a mais avec le seston total (Tableau 3-3). Par conséquent, les floraisons phytoplanctoniques n'accroissent pas considérablement les contenus en constituants biochimiques dans le seston : ceci s'accorde bien avec les résultats de Héral *et al.* (1980) et Gouletquer (1989). En fait, dans cette étude, les quantités de composants organiques variaient davantage au cours des cycles de marées et d'un cycle à l'autre que selon un schéma saisonnier.

La qualité du seston est aussi importante pour déterminer la disponibilité nutritionnelle autant que la quantité présente (Widdows *et al.* 1979, Berg & Newell 1986, Navarro *et al.* 1993, Wilson-Ormond *et al.* 1997). Les valeurs mesurées pour tous les différents estimateurs de la qualité du seston sur l'estran sableux de Ronces-les-Bains indiquent que le seston est constitué d'une grande quantité de matériel détritique de faible qualité nutritive. Le pourcentage du contenu organique du seston était corrélé négativement avec la quantité de seston total et le contenu organique maximal était seulement de 28,6 %. Le contenu énergétique du seston était beaucoup plus faible que celui trouvé dans d'autres eaux côtières (Widdows *et al.* 1979, Berg & Newell 1986, Navarro *et al.* 1993, Navarro & Thompson 1995) et n'a montré une saisonnalité bien marquée.

Pour les coques, les microalgues sont la source primaire de nourriture et sont les constituants alimentaires préférentiellement ingérés (Prins *et al.* 1991, Iglesias *et al.* 1992). Les contenus en chl. a ont atteint leurs plus fortes valeurs durant le printemps et l'été et les

rappports élevés chl a:phéopigments reflétaient la plus forte proportion de phytoplancton actif (Mayzaud & Taguchi 1979, Navarro & Thompson 1995). Bien que les rapports C:chl a étaient les plus bas au printemps et en été, ceux-ci ont été supérieurs à 100 tout au long de l'année, indiquant que les algues avaient toujours une contribution relativement faible dans le seston. En outre, aucun des estimateurs de la qualité du seston lié à la chl a (les rapports chl a:phéopigments et C:chl a) ne reflétaient ceux présents dans les sédiments de l'estran de Ronce-les-Bains : ceci confirme l'hypothèse que le seston dans la colonne d'eau au dessus de l'estran sableux était largement influencé par le sédiment remis en suspension dans d'autres parties de la baie. Des faibles rapports C:N inférieurs à 8 et typiques d'une biomasse vivante ont été trouvées durant le printemps. Durant le reste de l'année, des rapports C:N relativement élevés ont été observés notamment pendant l'hiver, suggérant l'augmentation de la quantité de matériel organique réfractaire et pauvre en azote d'origine terrigène ou provenant de détritiques marins dégradés (Roman 1978, Pocklington & Leonard 1979).

Les rapports protéines:glucides trouvés à Ronce-les-Bains sur l'estran sableux, avec une valeur médiane de 0,45) étaient bien plus faibles que les valeurs trouvées dans les algues marines (Parsons *et al.* 1961, Lewin & Guillard 1963). Anderson & Meyer (1986) ont suggéré que les sédiments de fond remis en suspension sont pauvres en protéines. Une population phytoplanctonique se développant dans une déficience nutritive sévère peut avoir un faible rapport protéine:glucide inférieur à 0,7 (Pick 1987). Considérant que le phytoplancton ne constitue pas une fraction importante du seston dans la colonne d'eau de l'estran étudié ces faibles rapports doivent être le fait de la remise en suspension des sédiments. Une estimation de la contribution du phytoplancton dans les glucides du seston a donné un rapport glucides:chl a de 17:1 (Parsons *et al.* 1961). Selon ce rapport, les teneurs en glucides du phytoplancton vivant étaient comprises entre 0,6 et 6,1 % des glucides totaux du seston, confirmant la faible part du phytoplancton vivant dans le seston. En hiver, les rapports

glucides:chl a étaient extrêmement élevés, supérieurs à 1000, reflétant une contribution du phytoplancton vivant inférieure à 1% dans les glucides du seston.

La chl a est largement utilisée pour mesurer la biomasse végétale, tandis que les protéines fournissent une estimation de la biomasse totale, ainsi le rapport chl a: N-protéines reflète la part relative de la biomasse algale dans la biomasse totale (Dortch & Packard 1989). Par conséquent, le pourcentage de protéines apporté par la biomasse algale peut être calculé d'après la différence entre des rapports chl a: N-protéines de cultures phytoplanctoniques pures et ceux observés dans la colonne d'eau (Dortch & Packard 1989, Sreepada *et al.* 1996). Sur la base d'un rapport moyen de $2.88 \mu\text{g chl a} \cdot \mu\text{mol N}^{-1}$ obtenu à partir de cultures pures et de floraisons mono spécifiques (Dortch & Packard 1989), la fraction protéinique phytoplanctonique active dans la colonne d'eau (valeurs médianes calculées) a été estimée variant entre 16,4 et 28,8 % des protéines totales au printemps et à moins de 3,0 % en hiver.

Le matériel nutritif assimilable contenu dans le seston a été décrit comme la somme des protéines, lipides et glucides (Widdows *et al.* 1979). Widdows *et al.*(1979) et Navarro *et al.* (1993) ont proposé un index nutritif représentant le matériel nutritif du seston en relation avec le seston total et considérant le pourcentage de matériel assimilable sestonique comme un indicateur de la qualité de la nourriture disponible pour les animaux. Dans cette étude, l'index nutritif a varié entre 1 et 3 % mais sans montrer une tendance saisonnière (Figure 3-7a). Ces valeurs étaient beaucoup plus faibles que celles observées dans d'autres eaux côtières (Widdows *et al.* 1979, Navarro *et al.* 1993, Navarro & Thompson 1995).

D'après Fichez (1991), la somme de l'énergie contenue dans les protéines, les glucides et les lipides, représente la fraction biopolymérique du carbone organique tandis que la partie restante de l'énergie en représente la fraction géopolymérique. Le C-FBP a augmenté au printemps en même temps que la chl a, et apparaît donc essentiellement d'origine phytoplanctonique. Cependant, durant l'année, le C-FBP n'était pas significativement corrélé avec les concentrations en chl a (Figure 3-2c et Figure 3-7b). Durant l'été et l'automne, alors

que les concentrations en chl a diminuaient, des valeurs relativement hautes C-FBP représentant plus de 60% du COP, ont été observées : ce C-FBP peut provenir du développement des hétérotrophes (bactéries, protistes) suivant les floraisons phytoplanctoniques, et de la remise en suspension de particules. Cette période a donc significativement contribué à améliorer la qualité nutritionnelle du seston. Ces données confirment la suggestion de Navarro & Thompson (1995) selon laquelle une remarquable augmentation de la qualité nutritionnelle de la MOP, contenant une fraction C-FBP:COP élevée, était présente pendant l'été et l'automne. Par conséquent, cette MOP de haute valeur nutritive apparaissant pendant et après la floraison phytoplanctonique printanière doit être d'une grande importance pour la croissance des coques. En revanche, en hiver et au début du printemps, les valeurs de C-FBP les plus faibles de l'année indiquaient que le seston était principalement constitué de matériel réfractaire, lequel n'est vraisemblablement pas assimilable directement par les coques. Ces résultats confirment donc que le matériel nutritif le plus facilement assimilable ne peut pas être décrit par les concentrations de COP (Navarro *et al.* 1993, Danovaro & Fabiano 1997).

3.5 CONCLUSION

Les valeurs de tous les constituants du seston sont apparues extrêmement variables aussi bien au cours d'un cycle de marée qu'entre les cycles de marée. Cette variabilité n'est qu'en partie explicable à partir des données hydrologiques locales (cycle de courant) mais semble être sous la dépendance des conditions météorologiques (perturbations plus aléatoires). En ce sens, ces résultats confirment d'autres études similaires (Krank 1980, Fegley *et al.* 1992, Smaal & Haas 1997, Wilson *et al.* 1997), mais ils indiquent des variations temporelles à petite échelle (journalière) très différentes de celles observées par Héral *et al.* (1983, 1987), Prou *et al.* (1994) au centre de la baie au Chapus. La composition biochimique du seston donne des informations relatives à l'origine, à la qualité et donc à l'utilisation

potentielle de celui-ci par les suspensivores benthiques. Les quantités de seston restent relativement élevées par rapport à celles d'autres eaux côtières mais la qualité de ce seston, comme source de nourriture assimilable par les consommateurs filtreurs, est généralement plus faible. Peu d'estimateurs de la qualité du seston ont montré une variation saisonnière nette corrélée aux blooms phytoplanctoniques. Ainsi, bien que la forte productivité secondaire des coques apparaisse bien corrélée avec les floraisons microphytiques du printemps, leur performance de croissance et leur dynamique ne peuvent être vraiment comprises à partir des seules informations issues de descripteurs du seston. Il est nécessaire de considérer, en plus de la disponibilité du seston comme source de nourriture avec les aspects quantitatifs et qualitatifs, la stratégie alimentaire de ces animaux endogés.

Chapitre IV

Mise en évidence de l'origine des ressources nutritives assimilées par *Cerastoderma edule* (L.)

4.1 INTRODUCTION

La coque commune, *Cerastoderma edule* (L.), qui habite des substrats sablo-vaseux intertidaux le long des côtes de l'Atlantique nord, est un bivalve endogé suspensivore. Il est reconnu depuis longtemps et accepté comme tel que les suspensivores sont soumis à une nourriture plus variable que les espèces mangeuses de dépôts (Levinton 1972) et que leur nourriture est principalement composée de phytoplancton (Purchon 1977). A l'échelle d'un écosystème littoral, comme montré par Loo & Rosenberg (1989) dans une baie peu profonde en Suède (baie de Laholm, Kattegat), une population dense de coques, en compagnie de la mie *Mya arenaria*, peut prélever une part très significative de la biomasse algale phytoplanctonique. Une telle conséquence du couplage benthos-pélagos entre suspensivores et phytoplancton avait déjà été mise en évidence pour d'autres espèces en baie de San Francisco (Cloern 1982, Nichols 1985) ou pour des estuaires nord-américains (Officer *et al.* 1982). Dame (1996), dans une revue générale de ces aspects, présente de nombreux cas similaires illustrant ce couplage.

Par ailleurs, *Cerastoderma edule* vit dans des environnements intertidaux dont les teneurs en matières en suspension peuvent être très variables : la matière organique s'y trouve en quelque sorte diluée dans la matière minérale. Or les études d'écophysiologie de la nutrition ont montré que cette espèce est particulièrement bien adaptée à se nourrir dans de telles conditions (Prins *et al.* 1991, Iglesias *et al.* 1992, Navarro *et al.* 1992, Navarro & Widdows 1997). Elle peut réguler à la fois son taux de pompage et sa production de pseudofeces en réponse à une forte charge particulaire et de faibles ratios matière organique - matière minérale (Iglesias *et al.* 1992). Ces expérimentations ont aussi démontré l'existence d'une ingestion préférentielle de cellules algales vivantes de type *Tetraselmis* sp. (7 à 10 μm) dans des mélanges à fortes teneurs en minéraux argileux. Navarro *et al.* (1992) ont ainsi montré que la coque possède une efficacité constante de tri pré-ingestif pour une gamme de concentration en matières en suspension de 5 à 100 mg l^{-1} , mais au-delà de ces valeurs l'efficacité du tri pré-ingestif décline très rapidement (Navarro & Widdows 1997).

Cependant, il est connu depuis longtemps que *Cerastoderma edule* ingère d'autres types de particules comme les diatomées benthiques, du sable, des larves de bivalve et des foraminifères (voir par exemple Ivell 1981 et la littérature qu'il cite). Une étude récente de Kamermans (1994) aux Pays-Bas (Texel) a montré que les contenus stomacaux de la coque et de bivalves comme *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*, espèces dépositives qui sont bien connus pour être des suspensivores facultatifs (Hummel, 1985) montraient une très grande similarité de leur composition algale avec celle des premiers centimètres de la colonne d'eau en contact avec le sédiment. Ces résultats démontrent que la disponibilité des micro-algues benthiques pour les filtreurs est liée aux processus de remise en suspension qui affectent de façon transitoire les estrans intertidaux soumis à l'influence prépondérante du vent et des courants de marée (de Jonge & van Beusekom, 1992).

La détermination des proportions relatives des différentes sources de nourriture assimilée par les suspensivores s'avère cependant être un aspect essentiel pour comprendre la physiologie de leur nutrition dans un environnement dont la diversité des ressources nutritives dépend de la dynamique hydrosédimentaire. De fait, l'analyse des contenus stomacaux apporte uniquement des estimations grossières de ces proportions qui, de plus, sont l'image d'une nourriture qui n'est pas nécessairement assimilée. Enfin, s'ils existent des processus de digestion préférentielle de certains composés, leur représentation dans un contenu stomacal peut être sous-estimée. Dans ce contexte, un intérêt considérable a été dévolu, dans les années récentes, aux techniques utilisant les analyses d'isotopes stables pour identifier les sources de nourriture assimilée par les bivalves (Incze *et al.* 1982, Stephenson & Lyon 1982, Riera & Richard 1996). L'application de cette technique à l'étude des réseaux trophiques est basée sur la propriété que la composition en isotope stable d'un animal est déterminée par celle de sa nourriture (Fry & Sherr 1984, Michener & Schell 1994). Comme il existe un enrichissement systématique en isotope plus lourd au fur et à mesure des niveaux trophiques, le fractionnement isotopique réalisé au sein du corps de l'animal est mesurable et peut être prédit (DeNiro & Epstein 1978, 1981, Rau *et al.* 1983). Cependant, quand les rapports isotopiques des ressources trophiques se chevauchent (Schwinghamer *et al.* 1983, Riera & Richard 1996) ou quand il y a plus de deux sources potentielles de nourriture, l'utilisation des rapports isotopiques d'un seul élément, par exemple le carbone, rend l'interprétation difficile et peut même la biaiser (Fry & Sherr 1984, Michener & Schell 1994). Dans ce cas, l'utilisation des rapports isotopiques de deux éléments (carbone, azote) ou trois éléments (carbone, azote, soufre) apporte une plus grande fiabilité dans l'interprétation des ressources nutritives assimilées par le réseau trophique (Peterson & Howarth 1987, Currin *et al.* 1995).

Je me propose, dans ce chapitre, de clarifier la question de savoir quelles sont les ressources trophiques réellement assimilées par la coque, *Cerastoderma edule*, vivant sur les estrans vaso-sableux du sud de la baie de Marennes-Oléron en utilisant la technique des rapports isotopiques stables du carbone et de l'azote ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) analysés à la fois chez la coque et chez les principales ressources nutritives disponibles sur l'estran. Dans une large baie comme Marennes-Oléron, la dynamique du seston est largement contrôlée par l'advection de masses d'eau d'origines différentes (Bacher 1989) et par les remises en suspension de sédiments fins sous l'influence du vent et des courants de marée (Héral *et al.* 1987, Prou *et al.* 1994). En pareil cas, la production primaire phytoplanctonique autochtone à la baie est fortement limitée par la turbidité des eaux (Raillard & Ménesguen 1994) et la majeure partie de la chlorophylle *a* de la colonne trouve son origine dans la mise en suspension du microphytobenthos (Prou *et al.* 1994, Zurburg *et al.* 1994). S'ajoute à cela, les matières particulaires détritiques terrestres et d'origine macroalgale qui peuvent potentiellement contribuer au pool de matières organiques particulaires dans la baie (Feuillet-Girard *et al.* 1994, Richard *et al.* 1997). Cependant, il a déjà été montré que l'incorporation de matériel terrestre par les huîtres de la baie était limitée (1) au période de forte crue de la Charente et (2) aux huîtres situées à proximité immédiate de l'estuaire (Riera & Richard 1996, 1997). En définitive, l'hypothèse testée compte tenu des caractéristiques nutritives et hydrosédimentaires de la baie de Marennes-Oléron, est que le microphytobenthos pourrait être le constituant majeur des ressources nutritives assimilées par un suspensivore endogé comme la coque. Une telle hypothèse s'appuie aussi sur les résultats de Riera *et al.*(1996) montrant qu'un suspensivore épigé, comme *Crassostrea gigas*, peut sur les estrans vaseux de la baie se nourrir et/ou assimiler préférentiellement du microphytobenthos.

4.2 MATERIELS & METHODES

4.2.1 Site d'étude

Cette étude a été réalisée sur les estrans sablo-vaseux de la plage de Ronce-les-Bains, situé au sud-est de la baie de Marennes-Oléron (Figure 4-1). Les marées sont semi-diurnes et l'amplitude maximale de marée est de 6 m. Les courants de marée génèrent une colonne d'eau homogène avec de fortes turbidités. Les eaux océaniques entrent principalement par le nord de la baie (Pertuis d'Antioche) en se dirigeant de façon résiduelle vers le sud par les chenaux centraux, et sont dans une moindre mesure introduites par le pertuis du sud-ouest (Pertuis de Maumusson). Les eaux saumâtres sont introduites dans la baie en provenance de l'estuaire de la Charente qui draine un bassin d'environ 4.000 km² dévolu à l'agriculture et aux forêts. Le sud de la baie, où se situe la plage de Ronce-les-Bains, reçoit peu d'apports d'eaux douces bien qu'il soit situé dans le prolongement du bassin de la Seudre. Cependant, il est connu qu'en cas de fortes de crues de la Garonne et de la Dordogne, la panache de la Gironde influence les conditions hydrologique des côtes charentaises et donc celles de la baie de Marennes-Oléron (Dechambenoy *et al.* 1977, Fontugne & Jouanneau 1987, Lazure & Jégou 1998).

En haut de plage et au niveau de la mi-marée, l'estran de Ronce-les-Bains est dominé par des sables fins avec 1% de matière organique (déterminé par perte au feu à 450°C). L'abondance moyenne des coques était de 261 ± 277 ind. m⁻² en 1995. En bas d'estran, juste à la limite des concessions ostréicoles, les sédiments sont composés de sables vaseux (teneurs en pélites de 23 %) avec 2,6 % de matière organique. Les coques y étaient plus rares (en moyenne 35 ± 36 ind. m⁻²) au cours de l'année 1995. Dans les concessions ostréicoles, les sédiments deviennent vaso-sableux. Les espèces dominantes sur cet estran sont *Abra tenuis*, *Arenicola marina*, *Hydrobia ulvae*, *Cerastoderma edule*, *Scoloplos armiger* et *Tharyx marioni* (Sauriau & de Montaudouin, données non publiées).

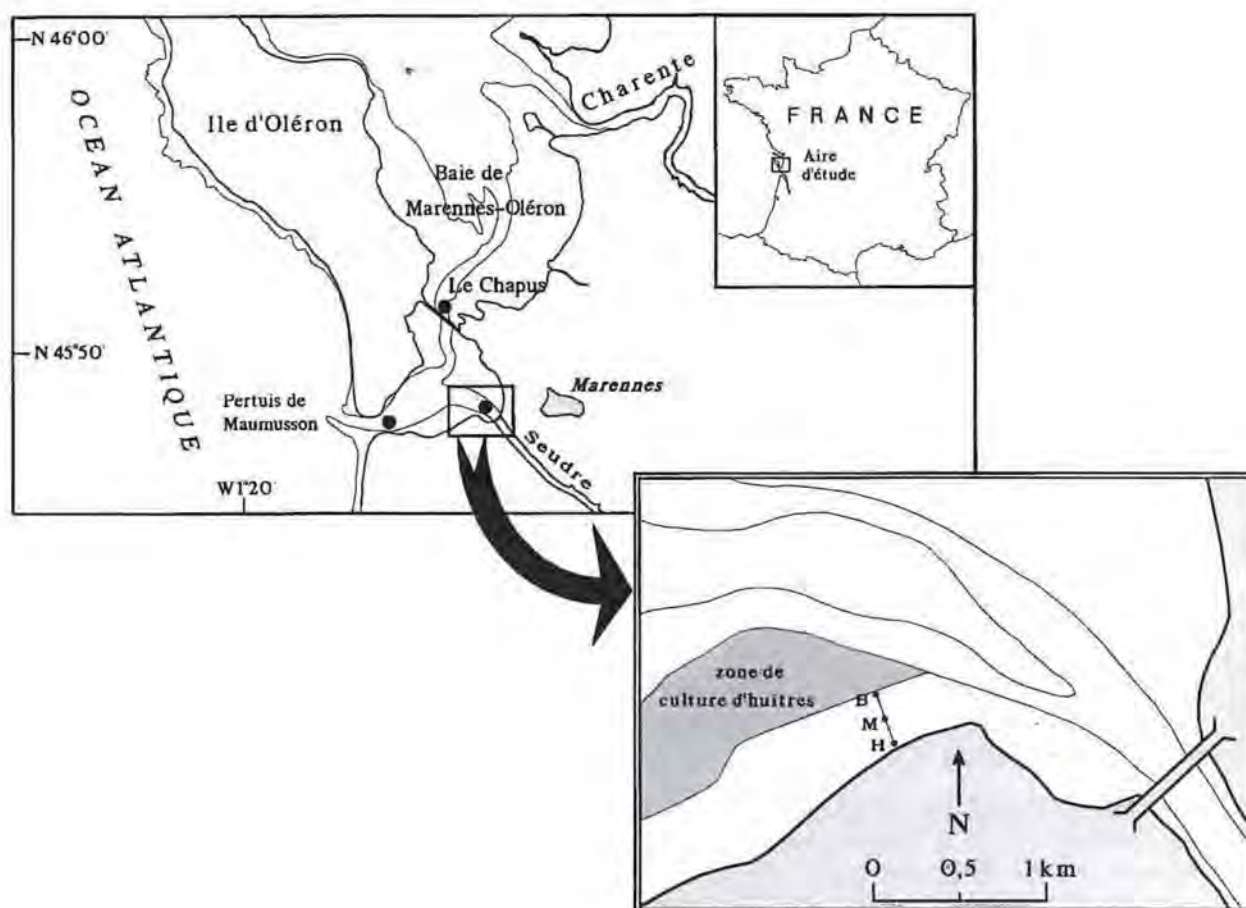


Figure 4-1 : Carte de la baie de Marennes-Oléron avec indication de la position de l'estuaire de la Charente et de l'estran de Ronces-les-Bains. Le code (●) indique la position des 3 stations échantillonnées en 1995 (Maumusson, Seudre et Le Chapus) pour couvrir les caractéristiques de la MOP du seston advecté sur l'estran de Ronces-les-Bains.

Selon les travaux de Guarini *et al.* (1998), la biomasse moyenne du microphytobenthos a été estimée à $120 \text{ mg chl } a \text{ m}^{-2}$ (en juin 1995) et $85 \text{ mg chl } a \text{ m}^{-2}$ (en janvier 1996), ce qui s'avère être parmi les plus fortes valeurs mesurées en baie de Marennes-Oléron. Bien que la baie soit entourée de vastes marais (110 km^2), ceux-ci sont majoritairement gérés par les ostréiculteurs pour l'élevage et l'affinage des huîtres (Korringa

1976, Grelon 1978). Ainsi, les eaux issues des marais ostréicoles contribuent de façon peu significative aux apports de matériels organiques terrestres dans la baie comme indiqué par Richard *et al.* (1997) et Riera & Richard (1997).

4.2.2 Echantillonnage et préparation des échantillons

Les coques ont été collectées pour chaque saison de 1995 (mars, juin, septembre et décembre). Les animaux ont été stockés au laboratoire une nuit dans de l'eau de mer filtrée de façon à ce qu'ils évacuent leur contenu digestif. Chaque échantillon analysé par la technique des isotopes stables est constitué de 2 à 5 coques groupées par groupe d'âge (juvénile et adulte) et de 10 à 20 individus groupés par classe de millimètre pour les recrues de juin et septembre 1995.

La détermination des rapports isotopiques de la matière organique particulaire (MOP) advectée sur cet estran a été déterminée de façon saisonnière en vives eaux et mortes eaux en trois stations (chenaux de Maumusson, Seudre et Chapus, Figure 4-1). 20 l d'eau de mer ont été pompés, pré-filtrés sur une maille de 63 μm pour enlever les espèces du zooplancton et enfin filtrés sur membrane Whatmann GF/F préalablement brûlés. Le filtrat a été rincé trois fois à l'eau Milli-Q.

Les macroalgues et la zostère (*Zostera noltii*) ont été échantillonnées aux mêmes périodes que les coques. Les macroalgues ont été collectées principalement près des parcs ostréicoles. Tous les échantillons ont été décalcifiés à HCL 10% en volume pour éliminer le sel et les carbonates, rincés à l'eau Milli-Q trois fois, lyophilisés, réduits en poudre et stockés au congélateur (-80 °C) jusqu'à analyse. Les techniques d'analyses des chlorophylles et de la teneur en carbone organique particulaire (COP) ont été décrites par Richard *et al.* (1997).

4.2.3 Analyses des isotopes stables

Les échantillons pour les analyses isotopiques ont été préparés selon les protocoles décrits par Mariotti (1982), Boutton (1991) et Riera *et al.* (1996). Les rapports isotopiques du carbone et de l'azote ont été mesurés à l'aide d'un spectromètre de masse Sigma 200 (CJS Sciences, Winsford, England). Les résultats sont exprimés en unités standards δ où $\delta X = [(R_{\text{échantillon}}/R_{\text{référence}}) - 1] \times 10^3$, avec $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ pour le carbone et ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$ pour l'azote, et exprimés relativement au standard Pee Dee Belemnite (PDB) pour le carbone et à l'azote gazeux atmosphérique pour l'azote. La précision de la mesure est $\pm 0,1 \text{ ‰}$ pour le carbone et $\pm 0,2 \text{ ‰}$ pour l'azote.

4.3 RESULTATS

4.3.1 Abondance des sources potentielles de nourriture

Les teneurs en chlorophylle *a* et les ratios chlorophylle *a* : phéopigments de la colonne d'eau ont été maximaux en juin 1995 avec des valeurs respectives de $3,71 \pm 1,68 \mu\text{g l}^{-1}$ et 0,76 (Tableau 4-1), ce qui est caractéristique de la présence d'un bloom phytoplanctonique. Toutes les valeurs du ratio carbone organique : chlorophylle *a* indiquent la présence prépondérante de matériel détritique dans la MOP car il est reconnu que des valeurs inférieures à 100 indiquent que la plupart du carbone organique provient d'une source algale vivante (Berg & Newell, 1986). Les ratios carbone : chlorophylle *a* très élevés tout au cours de l'année 1995 (293 à 1762) traduisent une présence dominante et continue de matériels détritiques dans la colonne d'eau des chenaux. Corrélativement au bloom phytoplanctonique de juin, de plus faibles valeurs du ratio carbone : chlorophylle *a* ont été observées. Feuillet-Girard *et al.* (1994) ont aussi montré à partir d'échantillons de MOP du seston et de matière organique du sédiment (MOS) provenant de parcs ostréicoles du banc Dagnas en 1979-1980 que plus de 80% du

carbone organique particulaire (COP) provient de matériels détritiques. Dans le pool particulaire hivernal, moins de 20% proviendrait de matériel terrestre comme indiqué par l'analyse des rapports isotopique stables du carbone (Feuillet-Girard *et al.* 1994).

Concernant les sédiments, les teneurs en chlorophylle *a* sont restées relativement constantes selon les saisons autour d'une valeur de 9-13 $\mu\text{g l}^{-1}$ (Tableau 4-1). Les forts ratios chlorophylle *a* : phéopigments du sédiment (1,21 et 2,98) comparés à ceux de la colonne d'eau indiquent une forte activité algale microphytobenthique tout ou cours de l'année. Une conclusion similaire se dégage des valeurs du ratio carbone : chlorophylle *a*, autour de 200, indiquant la présence prépondérante d'une biomasse algale vivante vis-à-vis d'une biomasse algale détritique.

Plusieurs espèces de macroalgues telles que *Enteromorpha compressa*, *Fucus serratus*, *Fucus vesiculosus*, *Phorphyra umbilicalis*, *Ulva rigida* et *Chondria dasyphylla* ont été observées à Ronces-les-Bains mais elles apparaissent principalement dans les parcs ostréicoles et à leur proximité. La surface totale occupée par ces macroalgues ne dépasse pas les 3 à 5 % des 50 ha qui constituent le banc de coques à Ronce-les-Bains. De même, la zostère, *Zostera noltii*, n'apparaît plus que par toutes petites tâches de moins de 0,1 m² principalement au niveau de la mi-marée. En 1995, cet herbier occupait une superficie dans un rapport de 1 à 10.000 de la superficie du banc de coques. La situation était toute différente en 1984 puisque cet herbier occupait plus de 1/3 de la superficie de la plage de Ronce-les-Bains (Sauriau, 1992).

Tableau 4-1 : Caractéristiques de la matière organique particulaire de la colonne d'eau (MOP) et du sédiment (MOS) des sites échantillonnés en 1995. Chaque valeur est la moyenne de 6 et 9 échantillons, respectivement pour la MOP et la MOS.

Mois	MOP (Maumusson, Seudre, Le Chapus)			MOS (Ronce-les-Bains)		
	chl. a ($\mu\text{g l}^{-1}$)	Chl. a : phéopigments	COP:chl. a	chl. a ($\mu\text{g g dry sed.}^{-1}$)	chl. a : phéopigments	COP : chl. a
Mars	$0,80 \pm 0,18$	$0,49 \pm 0,17$	1577 ± 937	$12,90 \pm 4,60$	$2,98 \pm 2,41$	191 ± 127
Juin	$3,71 \pm 1,68$	$0,76 \pm 0,19$	293 ± 81	$9,33 \pm 2,43$	$1,35 \pm 0,82$	179 ± 90
Septembre	$0,94 \pm 0,29$	$0,43 \pm 0,10$	648 ± 61	$11,64 \pm 3,29$	$1,21 \pm 0,56$	151 ± 20
Décembre	$0,53 \pm 0,16$	$0,19 \pm 0,09$	1762 ± 669	$9,83 \pm 2,96$	$1,37 \pm 0,76$	256 ± 85

Chapitre IV : ressources nutritives de *Cerastoderma edule*

Tableau 4-2 : Valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ pour *Cerastoderma edule* et ses sources potentielles de nourriture à Ronce-les-Bains en 1995. Moyenne \pm

1 écart type (nombre d'échantillons).

Echantillons	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)				$\delta^{15}\text{N}$ (‰)			
	Mars	Juin	Septembre	Décembre	Mars	Juin	Septembre	Décembre
<i>Cerastoderma edule</i>								
Adultes groupe 1 ⁺	-19,1 \pm 0,9 (7)	-17,7 \pm 1,1 (11)	-17,5 \pm 0,8 (5)	-17,2 \pm 0,7 (4)	8,0 \pm 0,5 (7)	7,6 \pm 0,8 (11)	7,7 \pm 1,0 (5)	9,3 \pm 1,9 (4)
Juvéniles (5 < > 12 mm)	-	-	-15,7 \pm 0,7 (3)	-15,7 \pm 0,2 (4)	-	-	8,7 \pm 0,8 (3)	8,8 \pm 1,2 (4)
Recrutement (< 5 mm)	-	-14,8 \pm 1,0 (2)	-15,8 \pm 0,4 (2)	-	-	7,3 \pm 0,8 (4)	7,8 \pm 0,6 (2)	-
<i>Fucus serratus</i>	-20,0 \pm 0,2 (2)	-14,4 \pm 0,1 (2)	-16,9 (1)	-18,8 (1)	7,3 \pm 1,5 (3)	8,1 \pm 1,9 (2)	8,1 (1)	6,9 (1)
<i>Fucus vesiculosus</i>	-20,1 (1)		-16,9 (1)	-18,5 (1)	8,6 (1)	-	8,4 (1)	7,8 (1)
<i>Ulva rigida</i>	-15,0 (1)	-15,8 (1)	-15,7 \pm 0,5 (2)	-11,1 (1)	8,9 (1)	9,0 (1)	8,1 \pm 0,0 (2)	10,6 (1)
<i>Phorphyra umbilicalis</i>	-	-	-19,7 \pm 0,5 (2)	-	-	-	8,4 \pm 3,3 (2)	-
<i>Enteromorpha compressa</i>	-	-17,6 \pm 2,8 (2)	-	-	-	8,2 \pm 1,1 (2)	-	-
<i>Zostera noltii</i>	-12,1 \pm 1,0 (3)	-10,6 \pm 0,4 (2)	-10,3 (1)	-	5,7 \pm 0,4 (3)	6,7 \pm 0,6 (2)	8,7 (1)	-
MOP	-22,3 \pm 2,1 (5)	-22,1 \pm 1,2 (5)	-21,6 \pm 0,6 (3)	-22,4 \pm 0,1 (6)	4,5 \pm 1,4 (6)	5,6 \pm 0,1 (3)	4,9 \pm 0,2 (3)	5,3 \pm 0,4 (6)

4.3.2 Composition isotopique des sources potentielles

La composition isotopique de la MOP du seston échantillonné dans les trois chenaux (Maumusson, Seudre et Le Chapus) a une valeur assez constante puisque $\delta^{13}\text{C}$ varie dans l'intervalle $-22,4 \pm 0,1 \text{ ‰}$ (décembre 1995) à $-21,6 \pm 0,6 \text{ ‰}$ (septembre 1995), avec une valeur moyenne de $-22,2 \pm 1,1 \text{ ‰}$ pour 19 échantillons (Tableau 4-2). La teneur en $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP varie de $4,5 \pm 1,4 \text{ ‰}$ (mars 1995) à $5,6 \pm 0,1 \text{ ‰}$ (juin 1995), avec une moyenne de $5,0 \pm 0,9 \text{ ‰}$ pour 18 échantillons. Une comparaison de ces valeurs moyennes selon les facteurs fixes mois et stations ne montrent pas de différence significative au seuil de 5% (ANAVA, 2 facteurs fixes, plan équilibré, $p > 0,1$ pour chaque facteur). Les intervalles de variation des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP sont aussi similaires à ceux donnés par Riera & Richard (1996), Riera *et al.* (1996) et Riera (1998) pour le nord de la baie de Marennes-Oléron et par Feuillet-Girard *et al.* (1994) pour le banc Dagnas au centre de la baie.

Les teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ des macroalgues varient très largement de $-20,1 \text{ ‰}$ (*Fucus vesiculosus*, mars 1995) à $-11,1 \text{ ‰}$ (*Ulva rigida*, décembre 1995) et dépendent de l'espèce considérée. Il n'y a pas de variation significative du $\delta^{13}\text{C}$ de chaque macroalgue avec la saison (test de Kruskal-Wallis à 5%, $p > 0,1$ pour *Fucus serratus*, $p > 0,3$ pour *Fucus vesiculosus* et $p > 0,3$ pour *Ulva rigida*). *Ulva rigida* avec un $\delta^{13}\text{C}$ moyen de $-14,7 \pm 2,0 \text{ ‰}$ s'avère être beaucoup plus positive que les autres espèces, en particulier les *Fucus* sp. Une différence similaire entre *Ulva* sp. et *Fucus* sp. a aussi été notée sur les estrans rocheux de l'île de Ré et sur les vasières de Marennes-Oléron par Riera & Richard (1996) et Riera *et al.* (1996). Une telle variabilité des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ entre les macroalgues semble être générale comme indiqué par plusieurs auteurs (Kerby & Raven 1985, Currin *et al.* 1995). La valeur de $\delta^{15}\text{N}$ des macroalgues est en revanche beaucoup plus constante : il n'y a pas de différence

significative entre les espèces testées (test de Kruskal-Wallis à 5%, $p > 0,5$), ni entre les saisons échantillonnées (test de Kruskal-Wallis à 5%, $p > 0,3$ pour tous les *Fucus* sp. et *Ulva* sp.). Une valeur moyenne générale peut être considérée à $8,2 \pm 1,3$ ‰ (n=19). Cette valeur est similaire à celle obtenue sur les vasières de la baie (Riera 1998) et par d'autres auteurs (Currin *et al.* 1995).

La zostère, *Zostera noltii*, présente des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ entre $-12,1 \pm 1,0$ ‰ (mars 1995) et $-10,3$ ‰ (septembre 1995) et des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ entre $5,7 \pm 0,4$ ‰ (mars 1995) et $8,7$ ‰ (septembre 1995). Ces valeurs ne sont cependant pas différentes entre elles au seuil de 5% (test de Kruskal-Wallis, $p > 0,2$ pour $\delta^{13}\text{C}$ et $p > 0,1$ pour $\delta^{15}\text{N}$). Les données sur la composition isotopique de cette espèce sont rares en littérature mais les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ obtenues dans cette étude sont comparables à celles de $-11,6 \pm 0,5$ ‰ déterminées par McMillan *et al.* (1980).

4.3.3 Composition isotopique de la coque

Les échantillons de la coque triés par classes d'âge ont été analysés par saison (Tableau 4-2). Les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des coques sont largement dispersées depuis $-14,8 \pm 1,0$ ‰ (recrues de juin 1995 après la ponte de printemps) jusqu'à $-19,1 \pm 0,9$ ‰ (adultes en mars 1995). Ceci est attribué aux différences entre groupes d'âge, entre les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des recrues de juin et des adultes, les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des juvéniles et des recrues de septembre (ponte estivale) étant intermédiaires. La valeur moyenne en $\delta^{13}\text{C}$ des recrues ($-14,8 \pm 1,0$ ‰), nouvellement sédentarisées en juin 1995, est 3 à 3,5 ‰ plus positive que celle des adultes ($-18,0 \pm 1,2$ ‰) qui incluent les animaux des classes d'âge 1 à 4. Comparativement, l'intervalle de variation en $\delta^{13}\text{C}$ du groupe d'âge 0 ($-14,8 \pm 1,0$ ‰ pour les recrues et $-15,8 \pm 0,4$ ‰ pour les juvéniles) est plus étroit ($-17,2 \pm 0,7$ ‰ à $-19,1 \pm 0,9$ ‰) que celui des adultes. Ainsi, il n'y a pas de

différence significative en $\delta^{13}\text{C}$ des coques du groupe 0 entre les dates échantillonnées (Kruskall-Wallis test, $p > 0,3$). A l'opposé, les adultes présentent une différence significative en $\delta^{13}\text{C}$ (Kruskall-Wallis test, $p < 0,025$). Les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des coques adultes de juin à décembre sont environ 1,5 ‰ plus positive que celle de mars. Les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ des coques varient faiblement entre $7,3 \pm 0,8$ ‰ et $9,3 \pm 1,9$ ‰, avec une valeur moyenne de $8,0 \pm 1,1$ ‰ et $8,4 \pm 1,0$ ‰ pour les adultes et le groupe 0. Aucune différence n'est observée entre les valeurs $\delta^{15}\text{N}$ des adultes et le groupe 0 (test de Student, $p > 0,2$) ni entre les dates échantillonnées (Kruskall-Wallis test, $p > 0,15$ pour chacune des classes d'âge). Ce résultat non significatif est à rapprocher d'une relation moyenne-variance positive dans le jeu des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des coques (Tableau 4-2).

4.4 DISCUSSION

4.4.1 Composition en isotopes stables des sources de nourriture

Les études précédentes concernant la composition en isotope stable du microphytobenthos, de la MOP du seston et de la matière organique du sédiment en baie de Marennes-Oléron ont été essentiellement réalisées dans l'estuaire de la Charente et dans son aire d'influence (Riera and Richard 1996, Riera *et al.* 1996, Richard *et al.* 1997, Riera 1998). Quelques valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP sur un cycle annuel ont aussi été présentées par Feuillet-Girard *et al.* (1994) pour le banc Dagnas au centre de la baie. De ce fait, les résultats présentés ici sont nouveaux et complémentaires à ceux déjà réalisés. Les valeurs observées en $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP à Marennes-Oléron (Tableau 4-2) sont incluses dans la gamme de variation de -18 à -25 ‰, ce qui est conforme aux valeurs en ^{13}C de la MOP des eaux marines pour une latitude nord de 45° à 50°N (Goericke *et al.* 1994). Les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP ($-22,2 \pm 1,1$ ‰)

advectée sur l'estran de Ronces-les-Bains sont plus précisément situées entre une valeur de -23,5 ‰ pour le phytoplancton estuarien de Marennes-Oléron (Riera & Richard 1996) et -21,0 ‰ pour le phytoplancton océanique du Golfe de Gascogne (Fontugne & Jouanneau 1987).

Les flux de MOP d'origine estuarienne, particulièrement pendant les périodes de crue de la Gironde (Fontugne & Jouanneau 1987, Lazure & Jégou 1998) et les flux de phytoplancton marin passent le Pertuis de Maumusson qui joue un rôle déterminant dans le renouvellement des eaux des secteurs sud de la baie (Figure 4-1). Les eaux du nord de la baie progressent en résiduelle sur 4 à 10 jours du nord vers le sud et sont évacuées par le Pertuis de Maumusson (Bacher 1989). Il est sans doute raisonnable de considérer la MOP advectée à Ronces-les-Bains, comme un simple mélange de matériel estuarien et océanique et non pas comme pas un mélange complexe de sources de nourritures disparates. Au contraire, dans l'estuaire de la Charente, Richard *et al.* (1997) ont montré que la MOP est une mixture complexe de MOP terrestre (-27,5 ‰, Riera & Richard 1996), de microphytobenthos ($16,0 \pm 0,6$ ‰, Riera *et al.* 1996) et de macroalgues ($-17,1 \pm 2,5$ ‰) avec du phytoplancton estuarien et marin. Sur les estrans intertidaux, *Zostera noltii* a une valeur moyenne en $\delta^{13}\text{C}$ de $-11,1 \pm 1,0$ ‰. Ainsi, en considérant dans une équation de mélange les valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des différentes sources potentielles et celles de la MOP mesurée à Ronces-les-Bains, il est aussi possible d'exclure (ou du moins de considérer comme très mineure) la contribution des zostères au pool organique de la colonne d'eau. En définitive, il n'est bien sûr pas exclu que la MOP advectée à Ronces-les-Bains contienne déjà une fraction significative de microphytobenthos en plus des sources phytoplanctoniques estuariennes et marines, que ces sources soit vivantes ou détritiques.

Les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des tissus de *Cerastoderma edule*, $-14,8 \pm 1,0$ ‰ pour les recrues de juin, $-15,7 \pm 0,7$ ‰ pour les juvéniles et -19.1 à -17.2 ‰ pour les adultes (groupe 1⁺) sont plus positives que celles de la MOP advectée sur l'estran de Ronces-les-Bains. Ceci indique

une assimilation par les coques d'une nourriture plus enrichie en ^{13}C que ne l'est le matériel organique estuarien. Cependant, interpréter les transferts trophiques en utilisant uniquement les rapports isotopiques du carbone est rendu vain par la présence d'autres sources possédant des valeurs en ^{13}C comparables. Le raisonnement doit alors se faire, au minimum, à partir d'une représentation duale associant les isotopes stables du carbone et de l'azote. Une telle représentation permet de distinguer les 3 sources de nourritures présentes sur l'estran de Ronce-les-Bains : MOP, microphytobenthos et macroalgues (Figure 4-2). La MOP possède des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ distinctes de celles du microphytobenthos et des macroalgues, alors que la valeurs moyenne en $\delta^{15}\text{N}$ des macroalgues ($7,6 \pm 1,3 \text{ ‰}$ à $8,9 \pm 1,0 \text{ ‰}$) est totalement distincte de celle de la MOP ($5,0 \pm 0,9 \text{ ‰}$) et du microphytobenthos ($5,3 \pm 0,8 \text{ ‰}$, valeurs de Riera *et al.* 1996).

4.4.2 Identification des sources de nourriture assimilées

La représentation duale en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ (Figure 4-2) pour décrire les sources de nourriture assimilées par un animal doit être interprétée avec précaution car il existe des décalages isotopiques liés à l'enrichissement des consommateurs vis-à-vis des sources assimilées. Selon la littérature, l'enrichissement en carbone est de $+1 \text{ ‰}$ pour chaque niveau trophique (DeNiro & Epstein 1978, Rau *et al.* 1983, Fry & Sherr 1984) et entre $+3$ et $+4 \text{ ‰}$ pour l'azote (DeNiro & Epstein 1981, Owens 1987). Les valeurs attendues en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des sources de nourriture assimilées par *Cerastoderma edule* peuvent être estimées en soustrayant ces deux valeurs d'enrichissement aux valeurs mesurées sur la chair des animaux : la ligne brisée de la Figure 4-2 illustre cette procédure.

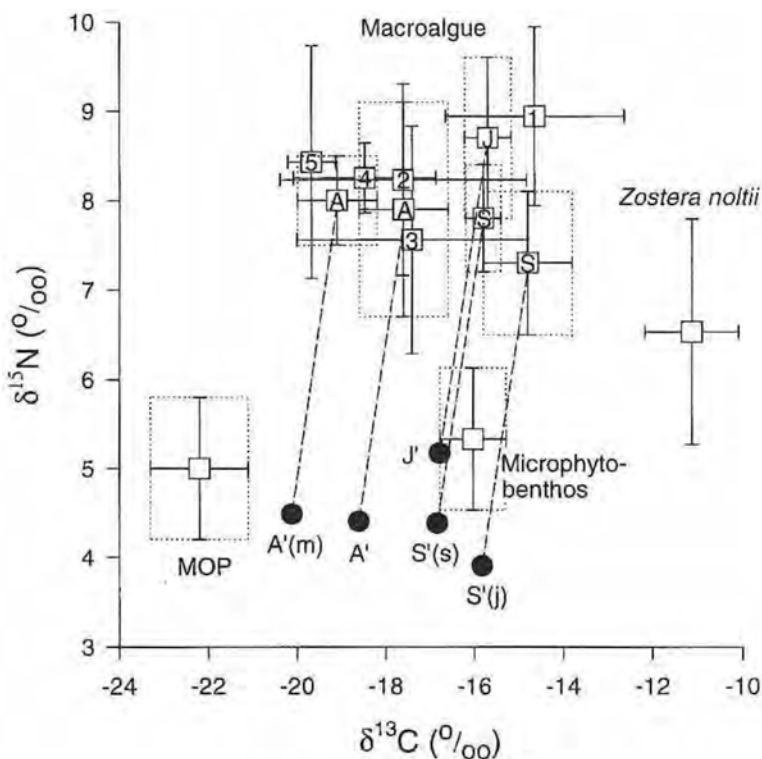


Figure 4-2 : Représentation duale des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de *Cerastoderma edule* et de ses sources potentielles de nourriture à Ronce-les-Bains (baie de Marennes-Oléron). Chaque point et barre représentent la moyenne ± 1 écart type. Les macroalgues incluent : 1, *Ulva rigida*; 2, *Enteromorpha compressa*; 3, *Fucus serratus*; 4, *Fucus vesiculosus* et 5, *Phorphyra umbilicalis*. A, J et S représentent les adultes, les juvéniles et les recrues. A', J' et S' indiquent les valeurs moyennes attendues en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de leurs ressources nutritives, en tenant compte d'un enrichissement moyen sur le carbone de 1 ‰ et sur l'azote de 3 à 4 ‰ par niveau trophique. m : mars, s : septembre et j : juin.

De ce fait, les ressources assimilées par *Cerastoderma edule* doivent avoir comme valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ -20,1 ‰ et 4,5 ‰ pour les coques adultes en mars, -18,6 ‰ et 4,4 ‰ pour les coques adultes des autres saisons, et enfin -15,5 ‰ et 4,5 ‰ globalement pour les recrues de l'année (groupe d'âge 0).

Dans les milieux côtiers où les macroalgues sont abondantes, champs de laminaires par exemple, une incorporation significative du carbone issu des détritits d'algues par les bivalves a été décrite (Duggins *et al.* 1989). Dans cette étude, il n'apparaît pas évident qu'une telle contribution ait lieu entre les détritits des macroalgues (*Ulva* spp. et *Fucus* spp.) et les coques (Figure 4-2). Bien que les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des algues soient obtenues pour des thalles vivants, il semble d'après Fry & Sherr (1984), Stephenson *et al.* (1986) et Fenton & Ritz (1988) qu'il y ait conservation des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ pendant la décomposition des plantes. Par ailleurs, Owens (1987) a montré un accroissement des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ lors de la décomposition des plantes. De même, Wada & Hattori (1991) ont montré que pendant la décomposition des cellules du phytoplancton marin, la teneur en azote particulaire décroît rapidement en parallèle à un accroissement des valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ des résidus organiques. Enfin, selon Riera *et al.* (1996), l'assimilation séparée de carbone et d'azote en provenance de différentes sources (par exemple, du carbone venant des macroalgues et de l'azote venant de la MOP) est peu probable. Comme les détritits de macroalgues contiennent de relatives fortes valeurs en azote qui peuvent être facilement assimilées par les animaux et deviennent plus enrichis en ^{15}N au fur et à mesure de leur dégradation, les valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ des tissus de *Cerastoderma edule* devrait être beaucoup plus élevées si les coques avaient assimilé des quantités significatives de détritits d'algues.

Concernant les zostères, Fry *et al.* (1987) ont conclu que *Zostera marina* pouvait être une importante source de matière organique dans la chaîne trophique de certains écosystèmes littoraux. Bien que *Zostera noltii* dans cette baie possède des valeurs isotopiques distinctes de

celles des autres sources, nous pouvons exclure sa contribution potentielle au pool de la MOP locale car l'herbier de *Zostera* qui recouvrait dans les années 1985 cet estran (Sauriau, 1992) a complètement disparu depuis les années 1985-1986. En 1995, seules quelques tâches de *Zostera noltii* ($<0,1 \text{ m}^2$) persistaient.

La représentation duale des isotopes stables carbone azote suggère que les adultes de *Cerastoderma edule* assimilent une nourriture faite d'un mélange de microphytobenthos et de MOP (contenant bien sûr du phytoplancton), alors que les juvéniles de l'année (5 à 15 mm en taille) et les recrues de l'année ($< 5 \text{ mm}$ en taille) se nourrissent préférentiellement de microphytobenthos. Les valeurs en isotopes stables des recrutements de juin et de septembre 1995 correspondent parfaitement à celles du microphytobenthos (Figure 4-2). Ces résultats éclairent d'un jour nouveau mais confirment aussi les observations qualitatives de Ivell (1981) et de Kamermans (1994) à propos de l'ingestion par *C. edule* de microphytobenthos. D'une manière plus générale, la contribution du microphytobenthos aux chaînes trophiques estuariennes a aussi été montrée par Currin *et al.* (1995).

4.4.3 Variations saisonnières des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ des coques adultes

Un résultat qui mérite une plus longue analyse est celui de la variation saisonnière en $\delta^{13}\text{C}$ des coques adultes en comparaison de l'absence d'une telle variation saisonnière pour les coques recrutées en 1995 (Table 4-2 & Figure 4-2). Cette variation saisonnière peut résulter de 2 causes principales :

(1) une variation saisonnière dans la composition isotopique des sources elles-mêmes peut apparaître (effet de la température sur les processus d'assimilation des nutriments) et affecter par conséquent celles de leurs prédateurs. Goering *et al.* (1990) ont montré que la composition isotopique des producteurs primaires variait significativement avec la saison (effet de la température) et ont interprété les variations saisonnières de certains animaux (par

exemple *Macoma nasuta*, un bivalve déposivore, qui est aussi un suspensivore facultatif) en fonction de celles des sources. Il apparaît cependant peut probable de prendre en compte un tel phénomène dans notre étude car nos analyses d'isotopes à la fois de la MOP du seston et des sources de nourriture benthique ne semblent pas varier avec les saisons (Tableau 4-2).

(2) une variation intra spécifique des teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ des coques adultes peut être interprétée, sans doute plus facilement, comme le résultat d'un changement de ressources alimentaires avec les saisons. Il y a de fait un rapide changement des teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ des tissus des adultes, un décalage de plus de 1,5 ‰ plus négatif en hiver 1994-1995, ce qui indique une assimilation d'une nourriture appauvrie en ^{13}C durant les mois précédents de l'automne 1994 et de l'hiver 1994-1995. Simenstad & Wissmar (1985) ainsi que Riera & Richard (1997) ont montré que de larges variations saisonnières en $\delta^{13}\text{C}$ des tissus d'invertébrés étaient liées aux apports d'eaux continentales dans les écosystèmes estuariens. Ils ont bien mis l'accent sur la concordance, à un décalage dans le temps près, des diminutions des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des animaux et de la MOP ambiante, montrant que les animaux avaient assimilé de la matière organique d'origine terrestre (elle était disponible) pendant les périodes de fortes crues. Ainsi selon les travaux de Lazure & Jégou (1998), il apparaît que la période comprise entre l'automne 1994 et la fin de l'hiver 1995 a été caractérisée par d'exceptionnels apports d'eaux douces ($2\ 000$ à $3\ 800\ \text{m}^3\ \text{s}^{-1}$) par l'estuaire de la Gironde dans le proche plateau continental du golfe de Gascogne. La panache turbide de la Gironde est connu pour influencer en pareil cas les conditions hydrologiques à proximité des Pertuis charentais, en particulier aussi la baie de Marennes-Oléron à travers les Pertuis de Maumusson et d'Antioche (Figure 4-1). En pareil cas, Fontugne & Jouanneau (1987) ont montré que la contribution maximale de la matière organique particulaire d'origine terrestre à la MOP était de moins de 20% à proximité de la baie de Marennes-Oléron. Ainsi une plus grande disponibilité supposée en automne - hiver de matériels détritiques estuariens dans la MOP,

combiné à un automne et hiver doux (ce qui se traduit par une activité accrue de pompage) peut expliquer une assimilation hivernale d'une nourriture appauvrie en ^{13}C par les coques adultes. Des tissus appauvris en ^{13}C en hiver peuvent aussi s'expliquer par une moins grande disponibilité en microphytobenthos pendant les mois précédents. Les concentrations en chlorophylle *a* de la colonne d'eau étaient toujours très basses en mars 1995 (Tableau 4-1). Pendant cette période, de forts ratios POC : chlorophylle *a* plus élevés que 1000 suggèrent que la plupart du COP disponible dérivait de matériels détritiques.

4.4.4 Variations des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ entre coques adultes et juvéniles

Une variation saisonnière significative de la teneur en $\delta^{13}\text{C}$ des coques adultes a été observée alors qu'au contraire aucune variation saisonnière n'a été mesurée pour des coques juvéniles nées en 1995 (Tableau 4-2, Figure 4-2). Bien qu'aucune variation saisonnière ne soit observée pour les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP, une différence en $\delta^{13}\text{C}$ entre adultes et le groupe 0 (individus nés en 1995) suggère fortement une relation étroite entre l'âge des coques et la disponibilité et / ou l'assimilation de différentes sources pendant leur période de croissance respective.

La période de croissance des adultes (groupe 1⁺) a lieu du printemps et au début de l'été alors que la croissance des recrues (groupe 0) a lieu de l'été à l'automne (chapitre 5). Un tel décalage temporel a déjà été observé par Farrow (1971) dans l'estuaire de la Tamise, par Barnes (1973) près de Southampton et par Jensen (1992) sur les estrans des Wadden danois. La disponibilité de la nourriture est à l'évidence le facteur majeur qui régule la croissance des suspensivores. De ce fait, l'hypothèse de l'utilisation de ressources nutritives différentes par des coques adultes et des coques juvéniles ne grandissant pas de façon synchrone a déjà été proposée par Jensen (1992).

Dans la baie de Marennes-Oléron, les blooms phytoplanctoniques et les développements microphytobenthiques débutent ensemble au printemps (Héral *et al.* 1987, Cariou-Le Gall & Blanchard 1995). La dynamique du seston est aussi largement dominée par les remises en suspension des sédiments de surface (Héral *et al.* 1987). Ainsi les diatomées benthiques comptent pour plus de 50 % de la chlorophylle *a* de la colonne d'eau en vive eau de printemps et pour l'essentiel de la chlorophylle *a* en hiver quel que soit le coefficient de marée (Zurburg *et al.* 1994). Guarini *et al.* (1998) ont aussi déduit d'une modélisation que les apports dans la colonne d'eau du microphytobenthos pouvaient représenter de 30 à 90 % de la chlorophylle *a* en suspension dans la colonne d'eau, selon la saison. En été / automne, de considérables quantités de microphytobenthos sont présentes sur les estrans quand les biomasses phytoplanctonique sont faibles (Cariou-Le Gall & Blanchard 1995). De ce fait, le décalage dans les teneurs en $\delta^{13}\text{C}$ entre adultes et groupe 0, décalage qui diminue aussi au cours de l'été et de l'automne 1995 (Tableau 2) reflète les variations saisonnières de la disponibilité du phytoplancton et du microphytobenthos pendant les périodes décalées de croissance des adultes et groupe 0.

Une hypothèse alternative serait que la différence observée entre les groupe d'âge dans la composition isotopique de leurs tissus puisse être liée à leur comportement de pompage au sein de la couche limite benthique. Ainsi, un lien entre la taille des coques et, d'une part la force relative du jet inhalant vis-à-vis des conditions fluides environnantes et, d'autre part, la position du siphon inhalant vis-à-vis de l'interface eau-sédiment serait une plausible explication. Par exemple, O'Riordan *et al.* (1993) ont parfaitement démontré par modélisation qu'en conditions de forts courants, un accroissement de la hauteur du siphon au-dessus du sédiment permet de limiter le pompage d'une eau déjà filtrée et expulsée par le siphon exhalant. Ce processus ne peut être totalement exclu dans le cas de *Cerastoderma edule* avec ses courts siphons. Curieusement les coques adultes ont déjà été observées par Jørgensen

(1980) dans le Limfjord (Danemark) en position de vie, siphons étendus hors du sédiment et dans la colonne d'eau en réponse à un déficit en oxygène dissous. *Cerastoderma edule* est aussi connue pour activement se mouvoir dans les sédiments et être capable d'émerger à leur surface en réponse à leur instabilité (Richardson *et al.* 1993). En baie de Marennes-Oléron, l'estran étudié est caractérisé par de forts courants de marée (jusqu'à $0,60 \text{ m s}^{-1}$) qu'il faut comparer à la force du jet inhalant des adultes, soit $0,005$ à $0,010 \text{ m s}^{-1}$ (André *et al.* 1993). Il semble alors raisonnable de faire l'hypothèse que les coques adultes sont davantage reliées à l'environnement pélagique que les stades les plus jeunes du fait (1) d'un positionnement de leur siphon plus haut dans la couche limite benthique et (2) de taux de pompage dans l'absolu plus forts comparativement aux conditions ambiantes des courants de marée. Une hypothèse convergente serait que parce que la matière en suspension n'est pas uniforme en taille et densité, les particules ayant des taux de sédimentation différents soient, toutes conditions de tension de frottement étant égales par ailleurs, sujet à un tri hydrodynamique sur la verticale. Les particules les plus denses, comme les grains de sables et les diatomées épipsammiques seraient plus proches du fond au contraire des particules moins denses comme la matière organique détritique et les diatomées benthiques épipéliques (voir Muschenheim 1987).

Le mécanisme de sélection préférentielle (tri pré-ingestif et ingestion différentielle des composés algaux vis-à-vis des composés inorganiques) chez *Cerastoderma edule* est une très importante caractéristique fonctionnelle de l'espèce en réponse à de variables qualités et quantités de nourriture qu'elle rencontre dans son habitat littoral et / ou estuarien (Prins *et al.* 1991, Iglesias *et al.* 1992, Navarro *et al.* 1994, Navarro & Widdows 1997). Malgré de récentes études d'écophysiologie de la nutrition et de la respiration chez des coques de différentes tailles (Smaal *et al.* (1997), l'absence de preuve expérimentale d'une sélection préférentielle liée à l'âge des coques ne permet pas de discuter plus avant l'hypothèse d'une nutrition sélective sur des composés de composition isotopique distincte entre les adultes et

les juvéniles. Pour les mêmes raisons, nous ne pouvons que spéculer sur une contribution différentielle liée à l'âge des coques de la matière organique dissoute (MOD) vis-à-vis de la matière organique particulaire (MOP) à leur bilan énergétique. L'absorption tégumentaire de la MOD est un processus largement répandu chez les animaux marins à corps mous (Wright & Manahan 1989). Le processus d'absorption est aussi connu pour dépendre du ratio surface du corps à son volume. De ce fait les petits animaux (larves et juvéniles) doivent posséder de plus grandes capacités physiologiques que les adultes pour l'absorption de composés dissous (Manahan & Crips 1982). Il faut d'ailleurs noter que d'après Feuillet-Girard *et al.* (1994) le COP dissous est plus de 50 fois plus abondant que le COP particulaire en baie de Marennes-Oléron. La seule expérience en conditions contrôlées mettant en jeu *C. edule* et des biomasses microphytobenthiques a été réalisée par Swanberg (1991) et concerne un tout autre aspect à savoir que *C. edule* induit une stimulation de la croissance des algues benthiques à travers son excrétion azotée (NH_4^+ en particulier).

Enfin il est connu que les lipides liés au développement gonadique peuvent modifier la composition isotopique des individus (DeNiro & Epstein 1978). La reproduction de *Cerastoderma edule* a déjà fait l'objet d'études précises dans le cadre du PNDR-coque et Guillou *et al.* (1990) indiquent que sur le site de Ronces-les-Bains la gamétogenèse débute en hiver. Le cycle gonadique s'étale sur le printemps jusqu'à l'automne et les pontes sont massives surtout en mai juin et septembre. Cependant, les résultats de nos dosages biochimiques (chapitre 5) bien qu'ils montrent que l'activité gonadique accroît dans l'absolu les teneurs en lipides des adultes au printemps, les teneurs lipidiques ne dépassent pas les 6 à 12% de la masse corporelle des individus, quelles que soient les cohortes. Des chiffres similaires sont cités par Ivell (1981). Cette proportion ne donc peut à elle seule expliquer les différences observées sur la composition isotopique entre adultes et juvéniles. Une

confirmation serait sans doute nécessaire pour définitivement écarter cette source de variation entre les groupes d'âge.

4.5 CONCLUSION

Nos résultats suggèrent que la composition de la nourriture assimilée par *Cerastoderma edule*, filtreur endogé, dépend de (1) la disponibilité de ses différents composants qui varie avec les saisons (voir pour la MOP estuarienne) et l'hydrodynamisme local (voir pour la remise en suspension du microphytobenthos), (2) le synchronisme des périodes de croissance des différentes cohortes, (3) un comportement trophique lié au stade de développement des individus qui va leur imposer une plus ou moins grande accessibilité dans la couche limite benthique. Cependant, nous avons clairement établi que les coques adultes obtiennent la plupart de leur nourriture d'une mixture faite de microphytobenthos remis en suspension et de MOP alors que les plus jeunes stades sont beaucoup plus dépendants du microphytobenthos. Nous pouvons alors faire l'hypothèse que l'utilisation de ressources différentes de nourriture par les adultes et les juvéniles peut minimiser la compétition trophique intra-spécifique. Cependant, l'ampleur de ce processus dépend étroitement de la disponibilité des différentes composantes trophiques. Une comparaison avec d'autres populations de coques vivant sous des environnements physiques et trophiques différents pourrait permettre de tester cette hypothèse afin de mieux préciser quels sont les paramètres de la stratégie de croissance de cette espèce, comme déjà élaborée par Seed & Brown (1978).

TROISIEME PARTIE :

Quantification des transferts de carbone

pour la production secondaire

d'un bivalve endogé

Chapitre V

Croissance, reproduction et composition biochimique de la coque, *Cerastoderma edule* (L.) : effet du taux d'émersion

5.1 INTRODUCTION

La plupart des organismes marins ont la possibilité d'ajuster leurs fonctions physiologiques en réponse aux variations des conditions environnementales de leur habitat. Dans certains cas, ces variations peuvent conduire à modifier profondément la répartition de l'énergie assimilée entre les processus de croissance, de reproduction, de respiration et de sécrétion. Pour de nombreuses espèces de bivalves et en particulier pour les espèces intertidales, les fonctions physiologiques sont principalement déterminées par la température et la disponibilité (quantitative et / ou qualitative) de la nourriture (Newell 1979, Bayne & Newell 1983, Hawkins *et al.* 1998).

Il est bien connu que le temps d'immersion affecte la disponibilité de la nourriture pour les bivalves suspensivores des zones intertidales. Il contrôle directement la durée potentielle de l'activité de filtration mais induit aussi, indirectement, la possibilité de larges fluctuations de la température et du degré de dessiccation. Des temps d'immersion différents peuvent aussi générer des différences de réponses métaboliques chez les bivalves intertidaux (Widdows & Shick 1985). De fait, comme montré par Rodhouse *et al.* (1984), Gouletquer *et al.* (1987), Harvey & Vincent (1989) les bivalves intertidaux présentent différentes stratégies de

croissance, reproduction et cycle énergétique selon le niveau tidal. S'ajoute à cela, la compétition inter et / ou intra-spécifique qui peut aussi affecter la disponibilité de la nourriture sur les estrans (Peterson & Black 1987, Kamermans 1993) et venir modifier les réponses physiologiques attendues des espèces.

La coque commune, *Cerastoderma edule*, est un bivalve endémique des côtes et estuaires européens. Sa prolificité lui permet de jouer un rôle central dans les réseaux trophiques intertidaux (Seed & Brown 1978, Reise 1985). Sa prolificité lui permet aussi d'être une ressource commerciale d'appoint vis-à-vis des activités ostréicoles et mytilicoles (Ducrotoy *et al.* 1991). Les nombreuses études sur les paramètres de sa biologie (croissance, cycle reproducteur, recrutement, composition biochimique élémentaire) ont permis de caractériser l'ordre de grandeur de leur variabilité pour diverses échelles de temps selon les saisons (Newell & Bayne 1980, Ivell 1981), les années (Navarro *et al.* 1989, Guillou *et al.* 1992) ainsi que pour diverses échelles d'espace, depuis le gradient d'émersion (Kreger 1940, Kristensen 1957, Reise 1985, Kamermans 1993, de Montaudouin & Bachelet 1996) jusqu'à l'échelle d'un gradient latitudinal Manche - Atlantique entre plusieurs populations (Guillou *et al.* 1990).

La plupart de ces études se sont focalisées sur la mise en évidence de la variabilité à petite échelle spatiale de la croissance ou de la reproduction de la coque, ce qui a permis ensuite de tenter des comparaisons entre populations (Guillou *et al.* 1990, Ducrotoy *et al.* 1991, Bachelet *et al.* 1992a, 1992b). Ainsi, pour une population des Wadden danois, Jensen (1992) a montré que le taux de croissance individuel des coques était clairement anti-corrélé au temps d'émersion local et modulé par les phénomènes de densité - dépendance (Jensen 1993). De même, Reise (1985) sur l'île de Syland, de Montaudouin (1996) et de Montaudouin & Bachelet (1996) dans la baie d'Arcachon arrivent à des conclusions similaires à partir d'expériences de transplantation. Ils indiquent que la croissance et la condition physiologique

des coques sont essentiellement phénotypiques reflétant la variabilité de la disponibilité de la nourriture en corrélation du temps d'immersion. Cependant, aucune étude détaillée n'a été encore réalisée pour montrer comment plusieurs paramètres de la biologie de l'espèce (croissance, activité reproductrice et composition biochimique) qui sont connus pour être étroitement liés (Newel & Bayne 1980, Navarro *et al.* 1989) peuvent varier simultanément ou bien indépendamment selon le gradient d'immersion.

Ce chapitre comble cette lacune et expose comment le taux de croissance, le cycle reproducteur et la composition biochimique élémentaire de plusieurs groupes d'âge de coques varient selon le gradient d'immersion pour une population située sur un estran de sables fins envasés de la baie de Marennes-Oléron. Il est supposé que localement le gradient d'immersion influence tous ces paramètres de la même façon, principalement à travers les différences de disponibilité en nourriture. La variabilité locale qui en découle sera ensuite discutée en regard de ce qui est connu de leurs variabilités inter annuelles ou entre populations.

5.2 MATERIELS ET METHODES

5.2.1 Site d'étude et méthodes *in situ*

Les prélèvements ont été effectués en 3 stations sur la plage de Ronces les Bains située au sud-est de la baie de Marennes-Oléron (Figure 5-1). Les marées étant de type macrotidal, les 3 stations ont été choisies le long du gradient bathymétrique. La durée d'immersion a été calculée à partir du tableau d'horaire des marées et recalée par des observations *in situ*. Le taux d'immersion est respectivement 48 %, 55% et 75% aux trois stations H, M et B (Tableau 5-1). La station H est située en haut de plage, la station M au niveau de la mi-marée dont les substrats sont des sables et la station B, constituée par des sables vaseux, se situe tout près des parcs à huîtres.

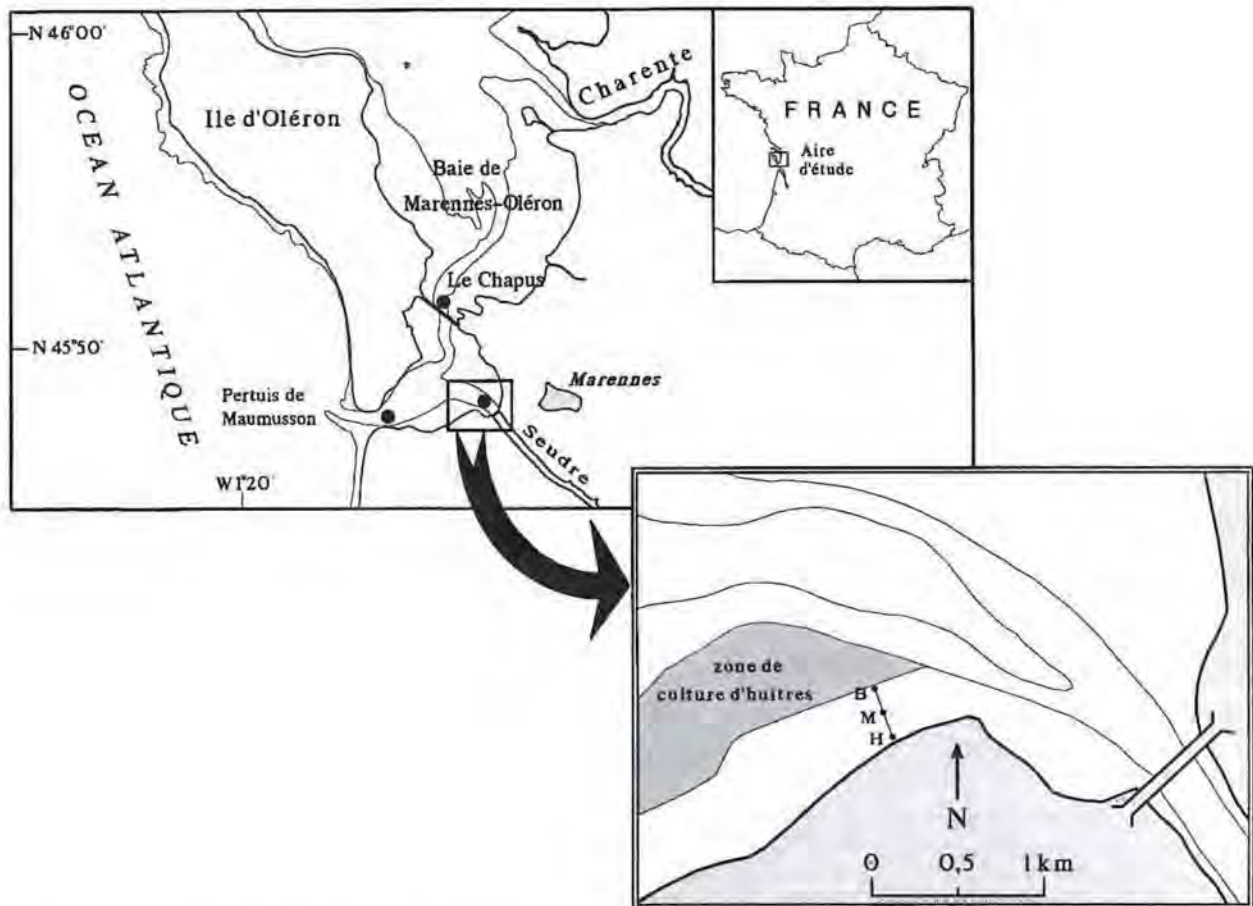


Figure 5-1 : Carte de la baie de Marennes-Oléron et localisation de l'estran de Ronces-les-Bains. Le code (●) indique la position des 3 stations hydrologiques échantillonnées en 1995 (Maumusson, Seudre et Le Chapus) pour couvrir les caractéristiques de la MOP advectée à Ronces-les-Bains. Sont indiqués les 3 stations H, M et B.

Sédiments L'évaluation des caractéristiques des sédiments a été faite deux fois par mois sur un cycle annuel du mois de février 1995 à février 1996. Les prélèvements sont effectués par raclage du 5 cm du sédiment. Cinq échantillons sont récoltés par station, puis une valeur moyenne est calculée (Tableau 5-1).

Tableau 5-1. Caractéristique granulométrique des sédiments à la plage de Ronce les Bains entre février 1995 et février 1996. *m* et *e-t* indiquent la moyenne annuelle et l'écart – type.

Site Date\Classes	Haut					Moyen					Bas				
	>2mm	>250µ	>100µ	> 50 µ	< 50 µ	>2mm	>250µ	>100µ	> 50 µ	< 50 µ	>2mm	>250µ	>100µ	> 50 µ	< 50 µ
16 fév. 1995	0,1	61,9	34,7	0,8	2,5	0,2	75,4	21,9	0,4	2,1	0,5	54,0	32,8	3,4	9,3
27 fév.	0,6	9,5	87,9	0,1	1,9	0,3	75,2	19,6	0,5	4,4	0,4	23,0	17,7	13,2	45,7
9 mars	0,0	74,2	23,2	0,3	2,3	0,0	71,9	26,6	0,1	1,4	0,2	57,2	19,3	12,7	10,8
15 mars	0,0	79,7	19,4	0,2	0,7	0,0	53,2	44,2	0,5	2,1	0,6	34,5	21,3	15,4	28,2
16 mai	0,0	76,5	21,4	0,2	0,9	0,0	71,4	26,2	0,3	2,1	0,4	29,6	34,2	12,9	22,9
24 mai	1,0	69,5	27,3	0,5	1,7	0,1	66,7	31,5	0,5	1,2	0,6	26,0	50,9	5,8	16,7
13 juin	0,2	71,4	24,9	0,4	3,1	0,4	76,2	20,1	0,3	3,0	0,4	15,9	37,6	8,3	37,8
6 juillet.	0,1	78,0	18,9	0,3	2,7	0,3	62,6	33,7	0,2	3,2	3,1	15,6	44,9	7,8	28,6
12 juillet	0,1	63,7	33,6	0,4	2,2	0,1	62,8	34,2	0,5	2,4	0,2	33,1	33,5	5,5	27,7
4 août	0,1	56,6	37,7	0,7	4,9	0,6	51,3	42,6	0,7	4,8	0,7	14,2	40,4	6,7	38,0
9 août	0,1	59,4	37,6	0,5	2,4	0,2	49,7	46,5	0,8	2,8	1,2	30,4	55,7	2,3	10,4
19 sép.	0,1	58,3	37,9	0,3	3,4	0,3	50,7	45,4	0,5	3,1	0,1	43,9	44,4	2,3	9,3
25 sép.	0,2	53,5	41,2	0,6	4,5	1,6	52,1	42,9	0,4	3,0	0,4	20,0	50,6	5,1	23,9
10 oct.	0,1	48,2	44,7	0,9	6,1	0,1	46,5	46,5	0,9	6,0	0,3	18,2	55,6	4,8	21,1
18 oct	0,1	54,0	38,3	0,5	7,1	0,1	62,0	34,6	0,3	3,0	0,6	31,9	46,6	3,7	17,2
7 nov.	0,0	54,8	36,3	0,6	8,3	0,1	57,5	39,8	0,1	2,5	0,3	27,3	56,3	2,2	13,9
17 nov.	0,1	50,8	42,8	0,8	5,5	0,5	57,3	38,9	0,3	3,4	0,2	20,6	57,5	3,2	18,2
6 déc.	0,1	56,4	39,3	0,3	3,9	0,1	49,8	47,4	0,1	2,6	1,0	20,1	54,8	4,9	19,2
13 déc.	0,1	60,2	36,3	0,4	3,0	0,1	54,2	42,9	0,2	2,6	0,2	18,8	32,9	3,4	44,7
19 Jan. 1996	0,1	63,8	33,1	0,2	2,8	0,1	48,0	48,9	0,2	2,8	0,3	24,4	48,7	3,5	23,1
15 février	0,0	62,6	34,7	0,3	2,4	0,1	44,4	52,9	0,4	2,2	0,1	16,5	46,1	4,3	33,0
Total (<i>m</i>)	0,2	60,1	35,8	0,4	3,4	0,3	57,2	38,4	0,5	3,6	0,6	29,1	41,1	6,1	23,1
± <i>e-t</i>	0,2	14,4	13,9	0,2	1,9	0,3	13,0	10,7	0,6	3,4	0,6	13,2	11,6	4,1	11,7

Animaux Les échantillonnages ont été faits selon un cycle mensuel de février 1995 à février 1996 à l'exception d'un cycle bimensuel au mois de juin 1995. Les individus ont été prélevés pseudo aléatoirement, de manière à recueillir 30 individus de chacun des groupes d'âge. L'âge des individus est déterminé par lecture du nombre d'anneaux hivernaux inscrits sur la coquille (Sauriau, 1992) : ces anneaux sont de véritables marqueurs du ralentissement de la croissance qui a lieu de décembre à mars.

Par la suite, les notations « cohortes 1991, 1992, 1993, 1994 et 1995 » seront utilisées dans les graphiques exposés. Des mesures biométriques individuelles ainsi que l'analyse biochimique de la chair ont été réalisées au laboratoire sur ces échantillons.

5.2.2 Analyse de sédiment

Teneur en eau L'échantillon est pesé au mg près (P_h) dans une boîte de pétri (P_c). Celui-ci est ensuite séché dans un four de 60 °C pendant 72 heures puis repesé (P_r). La teneur en eau (W) est calculée par le ratio entre le poids d'eau et le poids de sédiment sec.

$$W (\%) = \frac{[(P_h - P_c) - (P_r - P_c)]}{(P_r - P_c)} * 100$$

Granulométrie L'analyse granulométrique est réalisée par tamisage successif du sédiment sur des tamis de norme AFNOR, puis estimation par pesée des différentes fractions (<50 µm, > 50 µm, > 100 µm, > 250 µm et > 2000 µm).

Matière organique La matière organique est estimée par perte au feu. Un aliquote du sous-échantillon lyophilisé est prélevé et placé dans un creuset de poids P_c . L'aliquote est pesé dans son creuset (P_0) puis calciné à 550 °C dans son creuset pendant 4 heures (Byers *et al.*, 1978). Il est ensuite refroidi au dessiccateur sous vide d'air puis repesé (P_1). Le calcul de la matière organique dans l'échantillon est alors :

$$M. O (\%) = \frac{[(P_0 - P_c) - (P_1 - P_c)]}{(P_0 - P_c)} * 100$$

Chlorophylle a (Chl. a) et phéopigments La méthode employée est celle décrite par Neveux (1983). Le dosage se fait par fluorimétrie sur un extrait méthanolique de pigment avant et après acidification. La précision de la méthode est, selon l'auteur, de $\pm 0,15$ chl a et la limite de détection se situe aux alentours de $3 \mu\text{g l}^{-1}$ dans l'extrait méthanolique. Environ 300 mg de sédiment lyophilisé (sec) sont mis dans 10 ml de méthanol pur, puis homogénéisé. L'extraction se fait pendant plus 2 heures au noir et au réfrigérateur. La phase particulaire est ensuite séparée de l'extrait par centrifugation réfrigérée. L'extrait est analysé au fluorimètre avant acidification (F_0) et après acidification (F_a) à l'acide chlorhydrique à 0,33 N. Le calcul des teneurs en chl a et Phéo a est réalisé selon l'équation :

$$\text{Chl } a (\mu\text{g g}^{-1}) = \frac{F_0 - F_a}{K_0 - K_a} * v * (10^3/V) \text{ et Phéo } a (\mu\text{g g}^{-1}) = \frac{K_0 F_0 - K_a F_a}{K_a (K_0 - K_a)} * v * (10^3/V)$$

v est le volume de l'extrait de méthanol et V est la quantité (mg) de sédiment sec mis dans 10 ml méthanol. K_0 et K_a sont les constantes de calibration pour les fentes données du fluorimètre avant et après acidification avec $K_0 \neq K_a$.

5.2.3 Mesures biométriques

Les individus, brossés puis numérotés, sont placés en stabulation 18 heures au minimum dans de l'eau de mer filtrée ($0,45 \mu\text{m}$ Whatman GF/C) et oxygénée, afin qu'ils vident leur tube digestif et éliminent les particules sédimentaires inorganiques de leur cavité palléale. L'ensemble de ces individus est utilisé à la fois pour la détermination des stades de maturité sexuelle et pour la détermination de la composition biochimique des tissus. Les mesures de biométrie sont : longueur, largeur et épaisseur de la coquille obtenues au Vernier au $1/100^{\text{ème}}$ de mm.

Le poids total individuel est mesuré avant dissection des chairs. La chair est prélevée et séchée sur papier absorbant pendant 5 minutes, enveloppée d'une feuille de papier aluminium tarée, pesée et enfin mise au congélateur au minimum 24 heures afin de détruire la

structure cellulaire. Les individus sont ensuite lyophilisés pendant 48 heures, puis pesés. Les coquilles ont été séchées dans un four à la température de 50 °C pendant 48 heures et pesées. Toutes les pesées sont effectuées sur une balance électronique Sartorius 1207 MPZ au 1/100 de mg près.

5.2.4 Mesures biochimiques

En chaque station et pour chaque groupe d'âge, les analyses biochimiques ont été effectuées sur 10 individus pris au hasard. Après lyophilisation, la chair a été finement broyée et homogénéisée. 5 à 10 mg de chair sont analysées. Pour la classe d'âge « 0 », les analyses sont faites sur un pool de 3 à 5 individus de chaque classe de taille.

Protéines Les protéines ont été extraites dans de la soude normale pendant au moins pendant 12 heures. Le dosage a été effectué selon la méthode de Lowry *et al.* (1951). Cette méthode dose les protéines solubles mais ne prend en compte qu'une partie des protéines de structure. Les résultats sont exprimés en $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ d'équivalent albumine de bœuf.

Lipides L'extraction des lipides a été réalisée selon la méthode de Bligh & Dyer (1959) avec un mélange de chloroforme + méthanol. Le dosage est effectué d'après le protocole défini par Marsh & Weinstein (1966). Les résultats sont exprimés en $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ d'équivalent d'acide tripalmitique.

Sucres totaux et glycogène Après délipidation de la chair selon la technique de Bligh & Dyer (1959), les sucres ont été extraits dans l'acide trichloroacétique (T.C.A) à 15 %. Le dosage a été réalisé directement sur 1 ml de la solution pour l'évaluation des sucres totaux, et après précipitation du glycogène avec de l'éthanol absolu pour les sucres de réserve. Les dosages ont été effectués selon la méthode de Dubois *et al.* (1956) et les résultats sont exprimés en $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ d'équivalent glucose.

5.2.5 Estimation de la valeur énergétique

La valeur énergétique de la chair est calculée par application des coefficients de conversion énergétique de Brody (1945), exception faite des constituants lipidiques dont la teneur énergétique a été déterminée par combustion au microcalorimètre Phillipson (1964) après extraction et purification selon la méthode de Bligh & Dyer (1959) et dosage comparatif selon la méthode gravimétrique et la méthode colorimétrique de Marsh & Weinstein (1966). Le détail de cette analyse réalisée par Deslous-Paoli *et al.* (1988) apporte des précisions sur les variations saisonnières de la teneur énergétique des lipides totaux d'individus mâles et femelles de *Cerastoderma edule* et montre que le coefficient de conversion des lipides totaux donné par Brody (39,55 joules mg^{-1}) surestime la valeur obtenue pour cette espèce (34,95 joules mg^{-1}), ce qui semble être le cas aussi pour d'autres mollusques bivalves (Deslous-Paoli *et al.*, 1988). Donc les coefficients de conversion énergétique de 23,65 joules mg^{-1} pour les protéines, de 34,95 joules mg^{-1} pour les lipides et de 17,16 joules mg^{-1} pour les glucides ont été utilisés.

5.2.6 Cendres

30 à 80 mg de chair sèche finement broyée, sont posés dans des coupelles en aluminium tarées. Les échantillons sont brûlés dans un four à moufles électrique à 450 °C pendant 24 heures. Au-dessus de 480 °C, les coupelles en aluminium se désagrègent partiellement. Les échantillons calcinés sont ensuite placés au dessiccateur pendant 1 heure au minimum après refroidissement. Les pesées, après passage au dessiccateur sont effectuées sur balance électronique Mettler AE 163 au 1/100 de mg près.

5.2.7 Indice de condition

L'indice de condition est utilisé pour refléter de façon synthétique l'activité physiologique des animaux (croissance, reproduction, sécrétion, etc.) face aux conditions environnementales. Parmi les nombreux indices de condition physiologique utilisés (Mann 1978, Lucas & Beninger 1985, Bodoy *et al.* 1986) certains sont impropres car peu précis selon des critères physiologiques, d'autres sont aptes à révéler l'état physiologique des bivalves adultes (Lucas & Beninger 1985). Selon Lucas & Beninger (1985), dans le cas des bivalves adultes, le ratio masse des tissus secs / masse coquillière est recommandé pour la plupart des travaux routiniers mais l'indice statique de Walne & Mann (1975) lui est préférable. La formule de cet indice IC est :

$$IC = [\text{masse tissus secs sans cendre} / \text{masse coquille sèche}] * 10^3$$

Ces deux indices diffèrent par le type des tissus : secs ou secs sans cendre. Ce dernier est plus précis car la teneur en cendre, comme la teneur en eau, est élevée dans les conditions physiologiques défavorables, et peut donc masquer ces conditions partiellement. En effet, la coquille représente la croissance cumulative étant un produit de sécrétion du métabolisme animal. La quantité de tissus de la chair peut varier fortement et dépend à la fois de l'activité sexuelle courante et du métabolique de l'animal. Il est donc possible d'évaluer la mesure de l'activité métabolique ou reproductive courante par la comparaison de la quantité des tissus sur celle de la coquille.

5.2.8 Animal standard

Il est nécessaire de définir un standard individuel de référence, c'est-à-dire un animal standard, pour comparer les résultats de l'analyse biochimique. Il y a deux façons pour obtenir un animal standard. L'un est un animal standard « observé », l'autre un animal standard « calculé ». Dans le premier cas, il s'agit d'échantillonner des individus d'une taille constante

tout au cours de la période d'étude ce qui est pratiquement impossible pour la coque à croissance rapide. On a donc utilisé la technique de l'animal standard « calculé » de la façon suivante. On établit une droite de régression entre un paramètre lié linéairement à la croissance, ici la longueur de coquille, et le poids sec de chair de l'animal. La régression a été ici établie à partir de la transformation logarithmique des valeurs. La même analyse a été effectuée pour établir un lien entre le poids des composants biochimiques (protéine, lipide, sucre totaux, glycogène et cendre) et le poids sec moyen de chair de l'animal de différentes classes de taille suivant la méthode décrite par Newell & Bayne (1980) et Navarro *et al.*(1989). Les droites de régression ont été traitées par analyse de covariance (Sokal & Rohlf, 1969) afin de tester les différences de pente. En cas d'absence de différences significatives pour l'estimation des pentes ($P > 0,05$), une valeur commune de b a été utilisée pour recalculer les ordonnées à l'origine. On calcule d'après cette régression le poids sec correspondant à la longueur de coquille pour chaque individu et ensuite on calcule le poids sec de l'animal s'il avait une longueur de coquille standard. Par convention, la longueur de coquille de l'animal standard sera égale à la moyenne des longueurs de coquille obtenue pour le groupe d'âge lors de la période échantillonnée. Le poids sec des composants biochimiques (mg) de chaque individu est recalculé pour la longueur de coquille fixée par remplacement de la valeur convenable au poids sec de chair dans les équations de régression mentionnée ci-dessus.

5.2.9 Traitements statistiques

Les courbes de variation des paramètres étudiés ont été représentées par la moyenne des observations, affectée d'une barre verticale de précision. Cet intervalle de confiance est calculé selon la loi de Student-Fisher suivant la formule, $\frac{ts}{\sqrt{n}}$, s : écart type estimé sur l'échantillon ($n-1$), t : valeur donnée par la table t pour le nombre de liberté ($n-1$) et le risque α (5 %) et n : nombre d'observations. Cette formule n'est valable que si le caractère étudié est

distribué selon la loi normale et la moyenne (m) peut alors s'écrire : $m \pm \frac{ts}{\sqrt{n}}$ au risque α (5 %). Les analyses de variance sont utilisées pour comparer le taux de croissance de la coque aux différentes stations et pour tester les droites de régressions linéaires entre les différents paramètres biométriques sont significatives. Les traitements statistiques ont été réalisés avec le programme MINITAB version 10.

5.3 RESULTATS

5.3.1 Conditions environnementales

La température de l'eau présente un cycle annuel caractéristique avec des maxima à 25°C et un minima de 6°C (Figure 5-2). Les températures du sédiment sont synchrones de celle de l'eau mais la variabilité annuelle est plus forte que celle de l'eau avec une fluctuation de 5 °C à 25 °C. La salinité de l'eau fluctue entre 25 et 34 ‰ et ne présente pas de variabilité journalière. Les salinités de l'eau interstitielle présentent le même cycle annuel aux 3 stations. Cependant, en mars et en mai, les deux stations du haut de plage montrent des salinités plus faibles de 5 ‰ qu'à la station B, indiquant l'influence plus marquée de la pluie. La période février à mars 1995 se caractérise aussi par des périodes de dessalure à 25 ‰.

Les analyses granulométriques montrent que les deux stations du haut et milieu de plage se caractérisent par un sable fin voire un sable fin envasé (95,9 % et 95,6 % de particules supérieurs à 100 µm, Tableau 5-1). A l'opposé la station B du bas de plage est caractérisée par un sable vaseux (70,2 % de sable et 23,1 % de vase particules inférieurs à 50 µ) et selon les prélèvements peut être une vase sableuse.

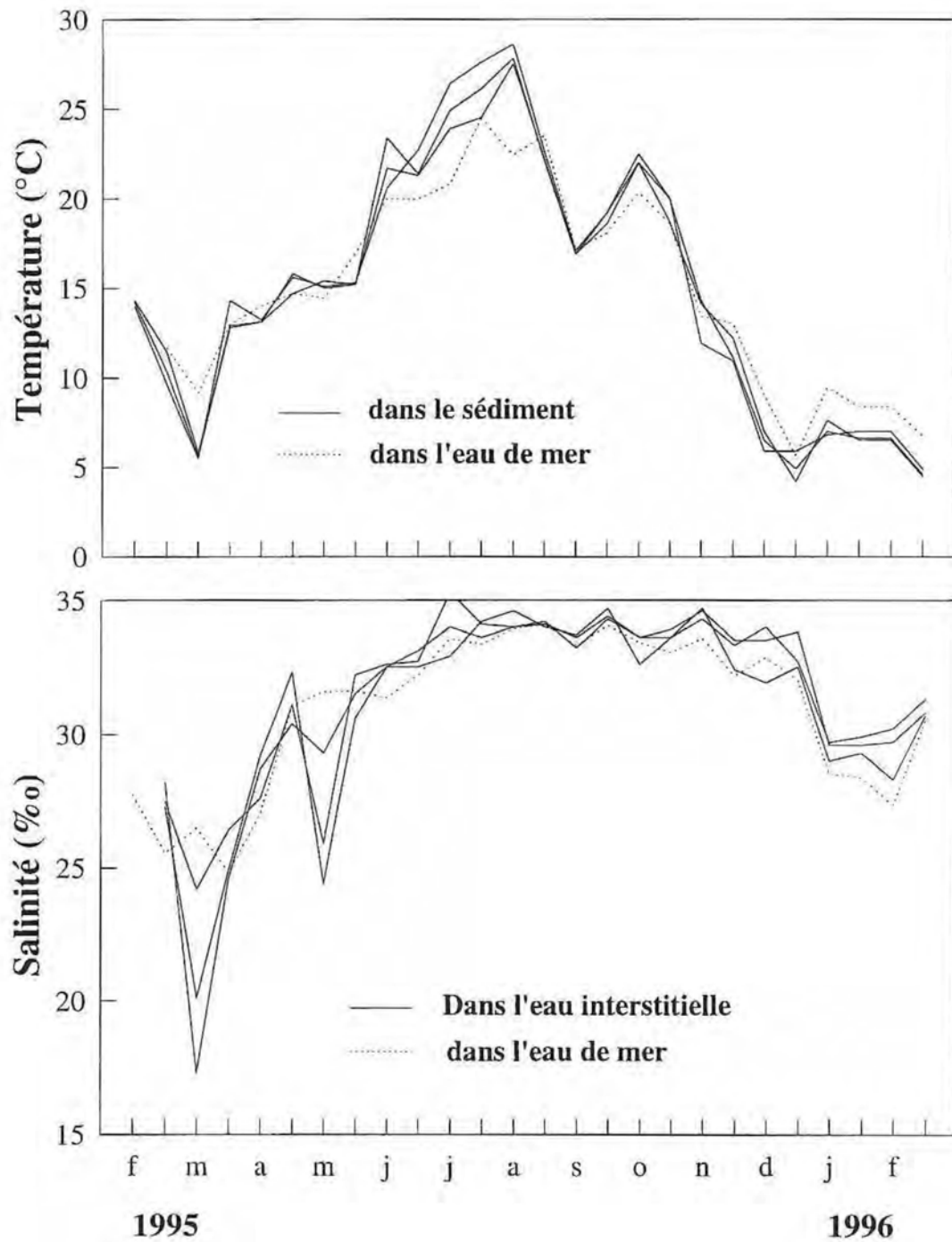


Figure 5-2. Variations saisonnières des températures (matin) et des salinités en 1995-1996 aux 3 stations de l'estran de Ronce-les-Bains.

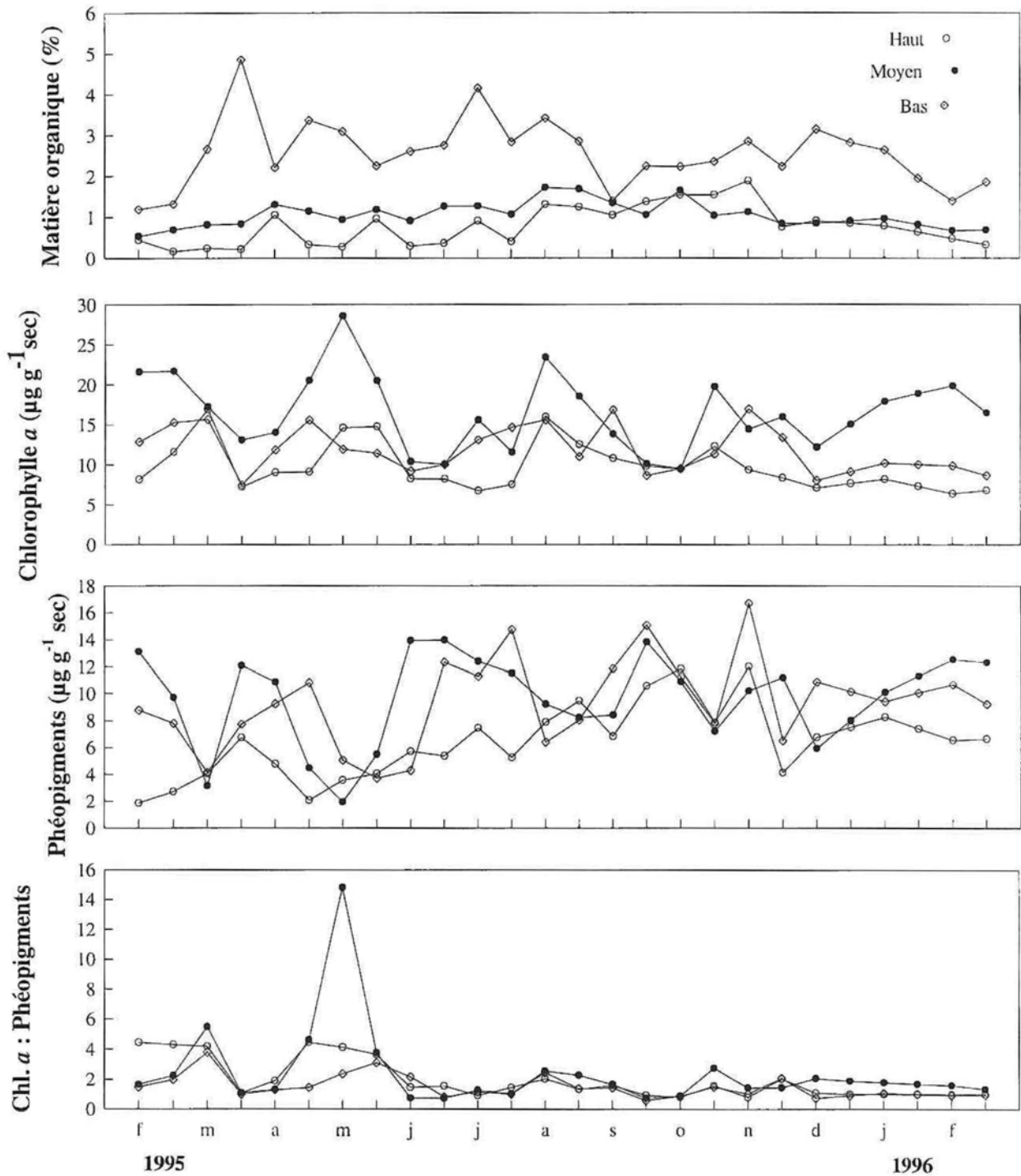


Figure 5-3. Variations saisonnières de la matière organique, chlorophylle a, phéopigments et du ratio chlorophylle a : phéopigments à la surface du sédiment.

Les concentrations en matière organique du sédiment montrent que les deux stations H et M présentent une teneur en matière organique constante ($< 1,5 \%$) alors que pour la station B, la teneur en matière organique est plus élevée avec une fluctuation entre 1% et 5% (Figure 5-3). Cependant, les biomasses phytobenthiques sont plus fortes à la station M qu'aux deux autres stations mais les 3 stations présentent le même cycle annuel avec des valeurs plus élevées au printemps et automne. Les teneurs en chlorophylle *a* varient entre 5 à $30 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{sec}$ pour les 3 stations. Les teneurs en phéopigments sont plus faibles fluctuant de 2 à $16 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{sec}$. Les rapports de chl *a*:phéopigments varient 1 à 6 avec un pic de 14 à la station M en mai. Pour toute l'année, cela indique que le pourcentage de chlorophylle active est supérieur à 50% .

5.3.2 Croissance de la coquille et des tissus

La croissance de la coquille est assez similaire entre les trois niveaux de la plage avec globalement des paramètres calculés L_{∞} proches de 30 mm . Cela semble logique en regard de la forte mortalité sélective par pêche à pied qui existe sur cette plage pour les individus de taille supérieure à 25 mm . Cette activité est continue au cours de l'année mais avec une période plus intense en été (juillet- août). Malgré cela, il existe une différence significative entre les L_{∞} moyens selon les trois niveaux avec $27,0 \pm 0,4$, $28,6 \pm 0,5$ et $29,7 \pm 0,7$ pour le haut, milieu et bas d'estran (Figure 5-4) montrant que la croissance de la coquille est corrélée avec le temps d'immersion. En revanche, le taux de croissance K est identique selon les niveaux ($0,10 \pm 0,01$). La taille de 25 mm est atteinte en 12 mois au site B, en 15 mois au site de mi – marée (M) et est seulement atteinte au bout de 18 mois pour le haut de plage (Tableau 5-2, Figure 5-4). Jones (1979) a déjà décrit ce phénomène du ralentissement de la croissance chez *Cerastoderma edule* pour un haut de plage comparativement aux autres positions sur

l'estran. Cet auteur décrit d'ailleurs les plus faibles taux de croissance observés dans la littérature chez *Cerastoderma edule* (Sauriau 1992).

Les variations saisonnières de la croissance des tissus avec l'âge sont en revanche beaucoup plus marquée selon les niveaux sur l'estran :

- En hivers, la biomasse des tissus tend asymptotiquement vers une valeur de 100 à 150 mg avec une valeur proche de 100 mg pour le haut de plage et des valeurs 30% supérieures, soit 150 mg pour les niveaux de mi-marée et bas de plage (Figure 5-4).

- En fin de printemps – début d'été, les écarts de biomasse individuelle sont croissants avec le niveau d'immersion. Il peut y avoir un facteur 4-5 au site B, un facteur 3-4 au site M et un facteur 3 en haut de plage entre la biomasse individuelle hivernale et la biomasse individuelle estivale.

Le modèle de Von Bertalanffy initial ou comportant une modulation saisonnière (Sauriau 1992) reproduit correctement les variations de la croissance de la coquille et des tissus (95% en moyenne de la variance est expliquée) même si au cours des 6 premiers mois apparaissent des divergences entre modèle et données. Un modèle de type Gompertz pourrait être utilisé pour y remédier (Figure 5-4).

Les modèles utilisés sont pour la croissance en longueur :

$$L = L_{\infty} (1 - e^{-K(t - t_0)}) \text{ et } L = L_{\infty} (1 - e^{(-K(t - t_0) + K' \sin(2\pi t/12 + p))})$$
 avec L longueur au temps t,

L_{∞} longueur asymptotique calculée, K coefficient de croissance annuelle, K' coefficient de croissance saisonnière, t_0 et p paramètres de calage temporels.

Les modèles utilisés sont pour la croissance en biomasse :

$$W = W_{\infty} (1 - e^{-K(t - t_0)})^b \text{ et } W = W_{\infty} (1 - e^{(-K(t - t_0) + K' \sin(2\pi t/12 + p))})^b$$
 avec W biomasse au

temps t, W_{∞} biomasse asymptotique calculée, K coefficient de croissance annuelle, K' coefficient de croissance saisonnière, t_0 et p paramètres de calage temporels.

Tableau 5-2. Longueur moyenne de coquille en mm (\pm 95 % intervalle de confiance) des groupes d'âge 0 - 4 aux 3 occasions durant l'année 1995

Groupe d'âge	Age (année)	février 1995			juin (août) 1995			décembre 1995		
		Haut	Moyen	Bas	Haut	Moyen	Bas	Haut	Moyen	Bas
0	0,1-0,2				12,12 (0,42)	12,52 (1,64)				
	0,5							15,59 (1,24)	17,35 (1,84)	19,88 (2,00)
	ANOVA							df = 2. 24	F = 13,31	P<0,001
1	0,7	14,89 (1,06)	15,06 (1,08)	14,95 (0,71)						
	1,0				21,19 (1,15)	22,70 (1,13)	25,55 (3,10)			
	ANOVA	df = 2. 27	F = 0,08	P>0,05	df = 2. 27	f = 19,87	P<0,001	df = 2. 27	F = 12,87	P<0,001
3	1,5							25,89 (1,20)	27,06 (1,71)	29,05 (1,26)
	2,7	25,98 (1,37)	27,16 (1,53)	27,66 (2,10)						
	ANOVA	df = 2. 27	F = 2,57	P>0,05	df = 2. 21	F = 10,06	P< 0,01	df = 1. 18	F = 5,31	P< 0,05
4	3,0				25,14 (0,64)	28,43 (1,33)	28,45 (1,51)			
	3,5								29,90 (0,92)	30,27 (1,21)
	ANOVA	df = 2. 27	F = 2,57	P>0,05	df = 2. 21	F = 10,06	P< 0,01	df = 1. 18	F = 5,31	P< 0,05
4	3,7	27,63 (0,90)	28,47 (2,47)	28,90 (0,86)						
	4,0				26,46 (2,12)	30,36 (0,90)	28,70 (0,92)			
	ANOVA	df = 2. 11	F = 0,52	P>0,05	df = 2. 21	F = 10,06	P<0,01	df = 2. 18	F = 2,72	P> 0,05
	4,5							27,33 (1,50)	28,95 (1,36)	29,16(2,81)

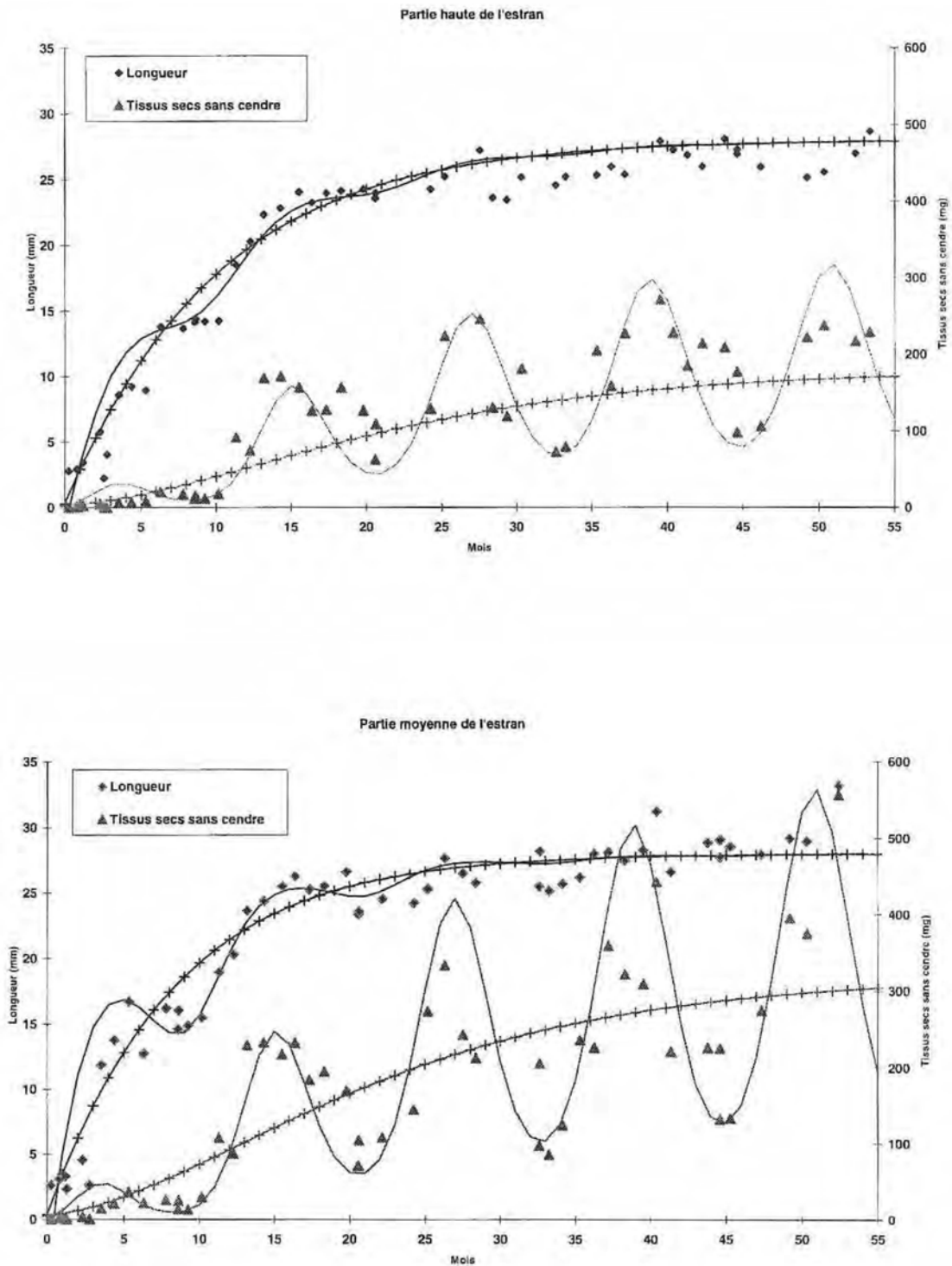


Figure 5-4 : Courbe de croissance de la coquille et des tissus secs sans cendre aux trois stations de l'estran de Ronce-les-Bains.

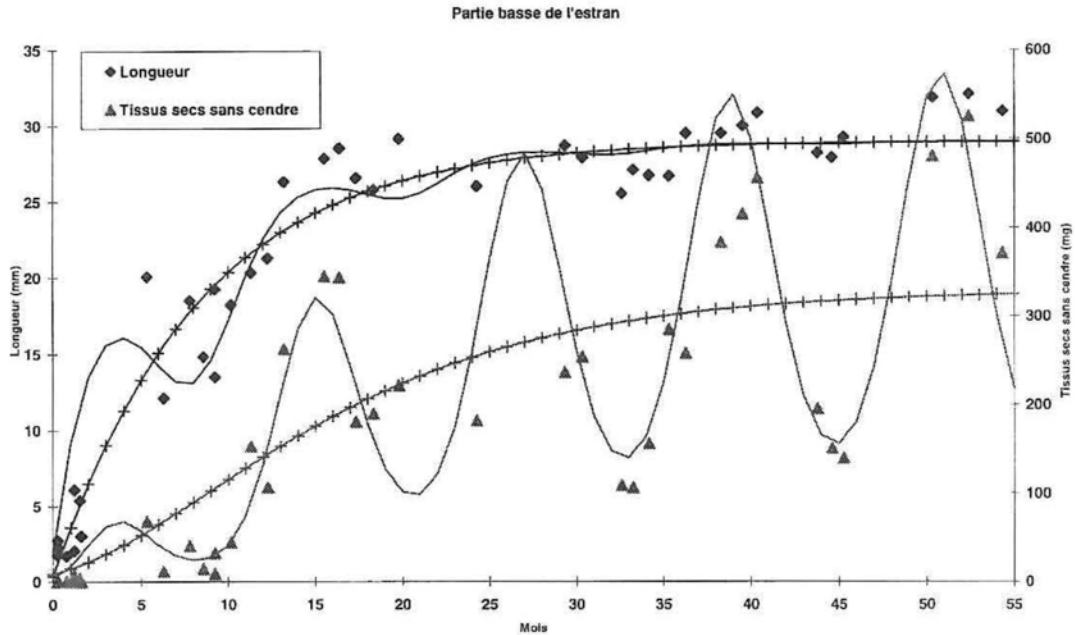


Figure 5-4 (suite) : Courbe de croissance de la coquille et des tissus secs sans cendre aux trois stations de l'estran de Ronce-les-Bains.

5.3.3 Indice de condition

Les valeurs de l'indice de condition ont été très faibles en février - mars 1995 au début de l'étude puis elles ont augmenté en avril - mai (Figure 5-5). Cet indice de condition a montré deux maxima successifs avec un petit décalage selon la station. Le premier maximum a été enregistré en mai 1995 en même temps dans les 3 stations. Les valeurs par la suite diminuent rapidement au début du juin. Pour les stations H et M, un deuxième maximum a été observé en juillet - août et cet indice de condition diminue lentement jusqu'à la fin de l'étude (février 1996). Toutefois un retard de deux mois, soit en septembre - octobre, a été noté à la station B, puis les valeurs baissent de novembre jusqu'en février 1996, mais avec une légère reprise en décembre 1995

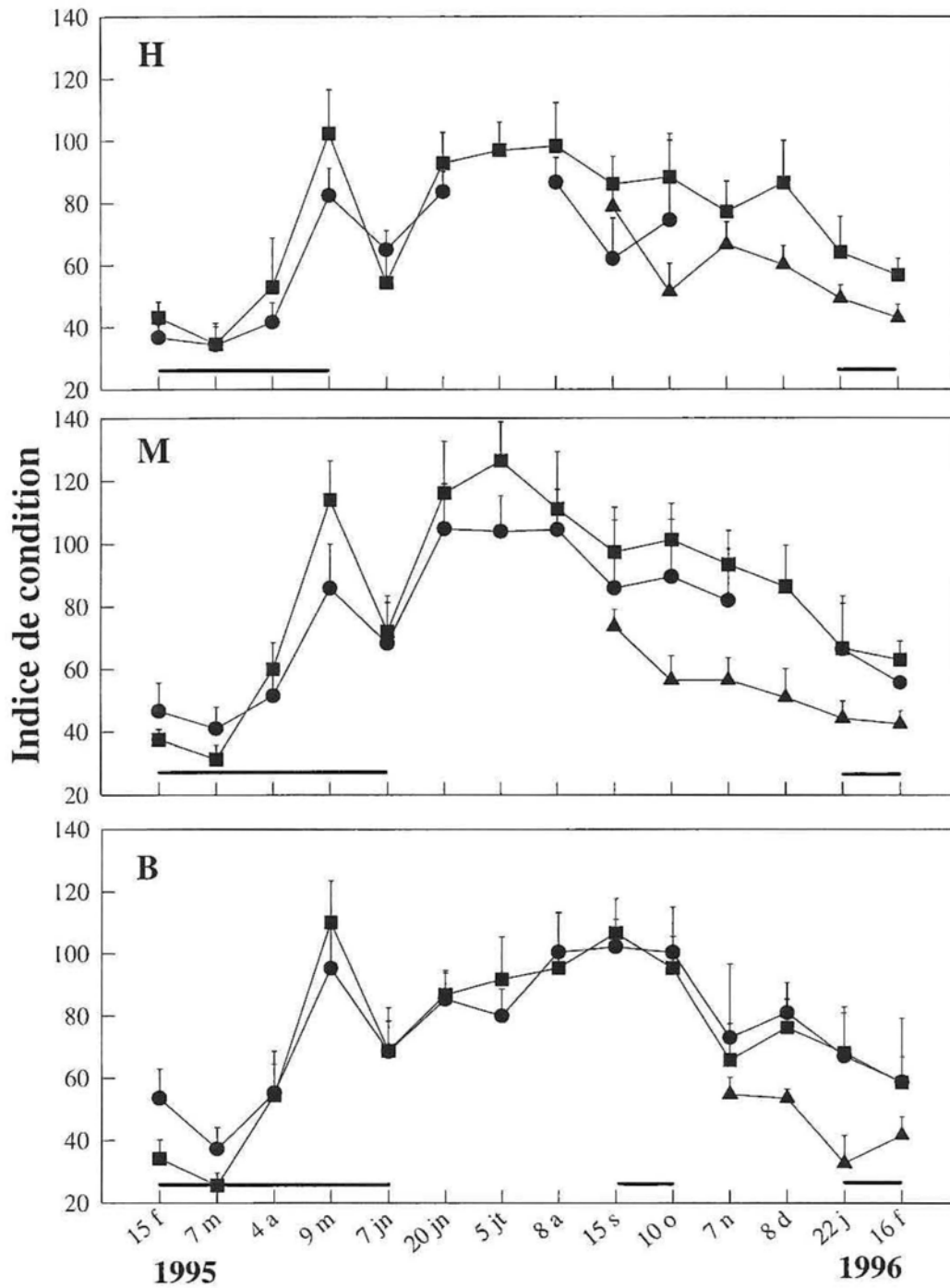


Figure 5-5. Evolution mensuelle d'un indice de condition (\blacktriangle cohorte 1995, \blacksquare cohorte 1994, \bullet cohorte 1992) et de l'activité reproductrice (— indique que plus de 80 % des individus sont sexuellement différenciés).

5.3.4 Activité reproductrice

Tous les individus qui ont servi à l'étude biométrique, sauf ceux âgés de moins d'un an, ont été examinés pour déterminer le sexe. Le cycle de reproduction de *Cerastoderma edule* de la population de Ronce-les-Bains se caractérise par une intense activité gonadique durant la période hivernale et printanière (Figure 5-5). Plus de 80 % des individus sont différenciés sexuellement de février 1995 jusqu'en mai 1995 à la station H et jusqu'au début de juin 1995 aux stations M et B. L'évolution saisonnière de l'activité reproductrice a montré une période de moindre activité entre juin et décembre pendant laquelle les gamètes ne sont pas mûrs aux stations H et M : la période de repos sexuel est située en été et automne. Pendant ce temps, à la station B, il existe une deuxième période reproductrice d'activité automnale (septembre à octobre), pendant laquelle des gamètes mûrs sont observables. Puis, en janvier - février 1996, il y a une augmentation intense du nombre d'individus différenciés dans les 3 stations conforme à une reprise de la gamétogenèse.

5.3.5 Evolution saisonnière des tissus

Les régressions de la longueur (mm) de coquille sur le poids sec (mg) de chair pour les échantillons mensuels sont calculées suivant la conversion logarithmique (Tableau 5-3). L'analyse de covariance indique des différences significatives ($P < 0,01$) entre les pentes (b) des équations allométriques pour les 3 stations. Comme montré par Navarro *et al.* (1989), il y a deux groupes de la valeur b selon la saison : printemps - été et automne - hiver. Deux valeurs de pente sont donc utilisées pour calculer l'évolution saisonnière du poids sec de chair car l'analyse de covariance révèle des différences non-significatives ($P > 0,05$) dans chacun des deux groupes. Pour comparer l'évolution saisonnière du poids sec de chair selon la station étudiée, la composition d'un animal standard de 28 mm de longueur de coquille est calculée pour chaque date échantillonnée.

Tableau 5-3. Equations d'allométrie mensuelles entre poids sec de chair (DW, mg) et longueur de coquille (l, mm) ($\log_{10}DW = A + b\log_{10}l$) pour la population de coque. \bar{a} : valeurs recalculées avec pentes communes (\bar{b}) obtenues par analyse de covariance. CI : intervalle de confiance. Les résultats des analyses de covariance afin de tester les différences de pente sont indiqués au bas de tableau

Site	Date	n	A	b	r ²	$\bar{b} \pm 95\% \text{ CI}$	\bar{a}	
Haut	15 fév. 1995	26	-2,6768	3,3117	0,886	3,5717 ± 0,1222	-3,0218	
	7 mar.	24	-2,7409	3,3541	0,970		-3,0285	
	4 avr.	25	-2,0714	2,9381	0,921	2,8039 ± 0,1662	-1,8985	
	9 mai	25	-1,2446	2,5684	0,976		-1,5677	
	7 juin	25	-2,0970	3,0767	0,813		-1,7210	
	20 juin	24	-1,0454	2,4310	0,856		-1,5593	
	5 juil	17	-0,9033	2,3503	0,844		-1,5290	
	8 août	27	-1,5728	2,8387	0,738		-1,5423	
	15 sép	34	-2,7609	3,6225	0,963	3,5717 ± 0,1222	-2,6924	
	10 oct.	35	-3,1160	3,8424	0,927		-2,7516	
	7 nov.	30	-2,2705	3,2082	0,849	3,7318 ± 0,1156	-2,7642	
	8 déc.	30	-2,9125	3,7230	0,969		-2,7487	
	22 jan. 1996	30	-2,9107	3,6382	0,971		-2,8208	
	16 fév	30	-3,2290	3,8499	0,973		-2,8539	
Moyen	15 fév. 1995	26	-2,9025	3,5195	0,967		3,7318 ± 0,1156	-3,1867
	7 mar.	21	-3,0345	3,5805	0,980			-3,2326
	4 avr.	25	-1,9564	2,9184	0,959	2,7743 ± 0,1356	-1,7619	
	9 mai	24	-1,0729	2,4640	0,942		-1,5013	
	7 juin	20	-1,8669	2,9480	0,869		-1,6280	
	20 juin	21	-1,5142	2,8097	0,895		-1,4643	
	5 juil	25	-1,1648	2,5929	0,837		-1,4226	
	8 août	27	-1,3508	2,7088	0,835		-1,4456	
	15 sép	35	-2,8492	3,7017	0,972	3,7318 ± 0,1156	-2,8904	
	10 oct.	35	-2,9981	3,7999	0,969		-2,9052	
	7 nov.	38	-3,3158	4,0029	0,831	3,7318 ± 0,1156	-2,9359	
	8 déc.	20	-3,1648	3,8985	0,973		-2,9423	
	22 jan. 1996	30	-3,0499	3,7320	0,934		-3,0495	
	16 fév	21	-3,0474	3,7281	0,985		-3,0523	
Bas	15 fév. 1995	22	-2,9573	3,5875	0,976		3,5164 ± 0,1518	-2,8634
	7 mar.	20	-2,8811	3,4646	0,926			-2,9500
	4 avr.	19	-2,2960	3,1786	0,935	2,5992 ± 0,2144	-2,7492	
	9 mai	20	-0,7790	2,2656	0,798		-1,2369	
	7 juin	24	-1,5809	2,7507	0,790		-1,3670	
	20 juin	22	-1,0561	2,4671	0,843		-1,2520	
	5 juil	17	-1,2322	2,6011	0,863		-1,2295	
	8 août	19	-1,9538	3,1126	0,912		-1,2167	
	15 sép	25	-1,3834	2,7357	0,848	3,5164 ± 0,1518	-1,1827	
	10 oct.	23	-2,6567	3,5953	0,762		-2,5409	
	7 nov.	26	-2,4376	3,3318	0,783	3,5164 ± 0,1518	-2,7061	
	8 déc.	27	-2,7510	3,5967	0,974		-2,6365	
	22 jan. 1996	26	-3,1322	3,7723	0,863		-2,7577	
	16 fév	28	-3,1409	3,7554	0,897		-2,8032	
<u>Site</u>	<u>Période</u>	<u>F_s</u>	<u>DF</u>	<u>Signification</u>	<u>\bar{b}</u>			
Haut	toute année	4,34	13. 354	P < 0,01				
	printemps –été	1,39	5. 115	NS (P > 0,05)	2,8039			
	automne-hiver	2,02	7. 211	NS (P > 0,05)	3,5717			
Moyen	toute année	6,07	13. 340	P < 0,01				
	printemps –été	1,62	5. 114	NS (P > 0,05)	2,7743			
	automne-hiver	0,79	7. 198	NS (P > 0,05)	3,7318			
Bas	toute année	3,38	13. 290	P < 0,01				
	printemps -été	1,47	5. 99	NS (P > 0,05)	2,5992			
	automne-hiver	0,94	7. 163	NS (P > 0,05)	3,5164			

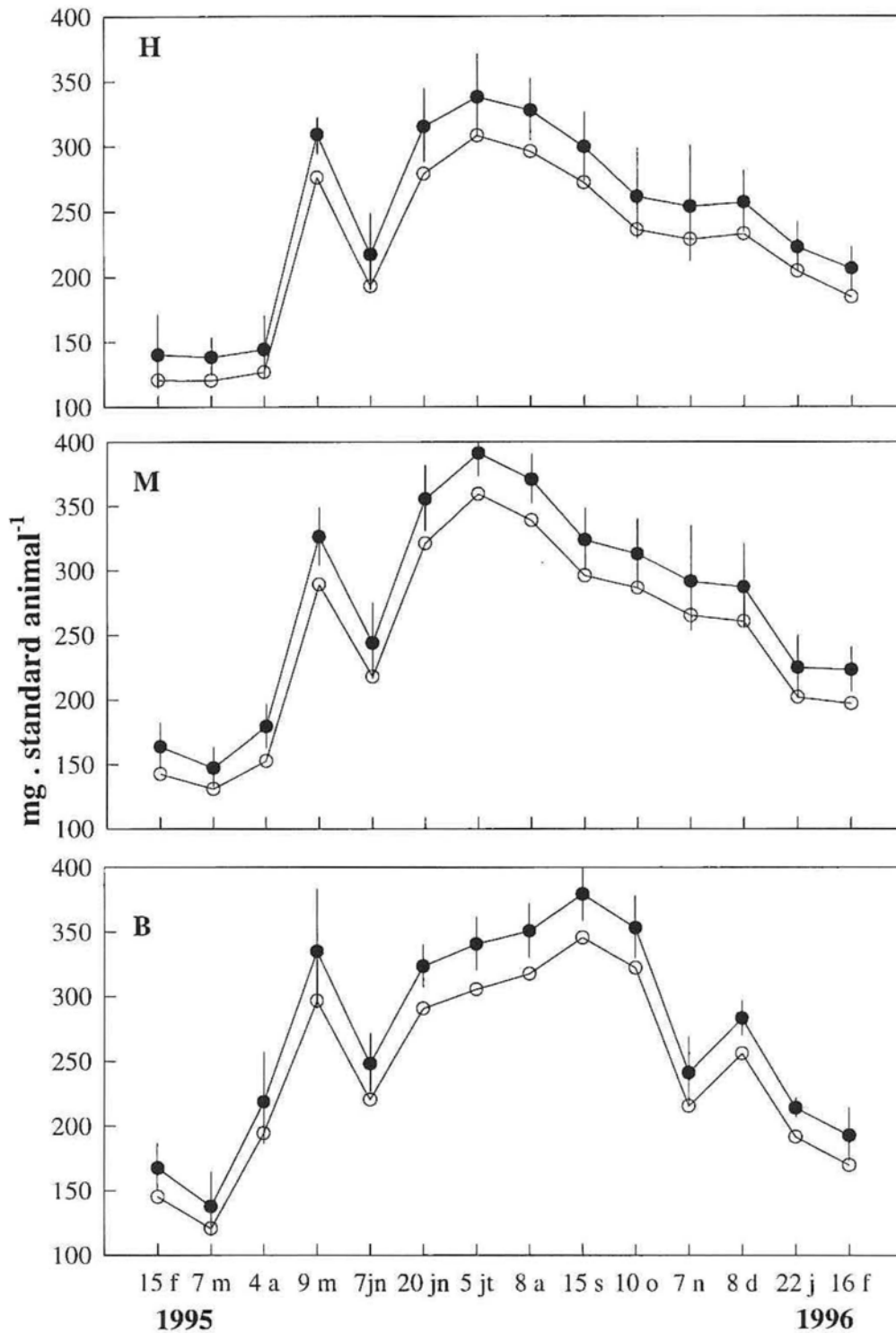


Figure 5-6. Evolution saisonnière du poids sec de chair (●) et du poids sec de chair sans cendre (○) d'un animal standard de 28 mm de longueur de coquille

L'évolution saisonnière du poids sec de chair de l'animal standard se caractérise par une succession de pics donc l'importance et la variabilité varient selon chaque station (Figure 5-6). Cette évolution est similaire à celle de l'indice de condition (Figure 5-5). Le poids sec de chair d'un animal standard est minimal avec une valeur de 150 mg dans les 3 stations en février 1995. Cette valeur est au même niveau à la station H en avril, alors qu'il y a déjà une très forte augmentation de la valeur du poids sec de chair à la station B à cette date. Après une forte augmentation entre avril et mai 1995, un pic est enregistré en mai dans les 3 stations mais les valeurs sont différentes : respectivement 309 mg, 326 mg et 335 mg aux stations H, M et B. Au début du juin, il apparaît une perte de poids sec (ponte de fin de printemps) avant une reprise estivale. Les coques aux stations H et M présentent un maximum en juillet 1995 mais le maxima est en septembre 1995 à la station B. De plus, pendant les périodes de maximum du poids sec de chair, les valeurs sont beaucoup plus fortes aux stations M et B, avec 391 mg et 379 mg respectivement, qu'à la station H avec 338 mg. Par la suite, la biomasse de chairs sèches diminue lentement et progressivement aux stations H et M jusqu'à la fin d'étude. Ceci indique que les coques s'amaigrissent lentement à partir d'août aux stations H et M. Cependant, à la station B, l'amaigrissement est plus tardif et brutal (novembre, ponte d'automne) puis une évolution similaire à celle des deux autres stations est notée. En ce qui concerne l'évolution saisonnière du poids sec de chair sans cendre, la tendance annuelle du poids sec de chair sans cendre est parallèle à celle du poids sec de chair.

Chapitre V : croissance, reproduction et biochimie de *Cerastoderma edule*

Tableau 5-4 : Equations d'allométrie mensuelle entre les constituants biochimiques de la chair (protéine, sucres totaux, glycogène et lipide, mg) et le poids sec de chair (DW, mg) ($\log_{10}\text{Constituant} = A + b\log_{10}\text{DW}$). Pour chaque date, la pente est testée par ANOVA. L'ensemble des pentes est testé par des analyses de covariance (ANCOVA). Les équations sont toutes significatives à $P < 0,001$ sauf * et ** indiquant $P < 0,05$ et $P < 0,01$ respectivement

Date	n	A	b ± 95% CI	r ²	b	n	A	b ± 95% CI	r ²	n	A	b ± 95% CI	r ²
Protéine													
						Haut				Moyen			Bas
15 fév. 1995	22	-0,0923	0,9507 ± 0,0329	0,995	-0,0778	21	-0,1138	0,9697 ± 0,0302	0,996	18	-0,1512	0,9781 ± 0,0494	0,991
7 mar.	19	-0,0937	0,9506 ± 0,0910	0,967	-0,0800	16	-0,1572	0,9950 ± 0,0277	0,998	16	-0,1466	0,9915 ± 0,0211	0,999
4 avr.	20	-0,1096	0,9648 ± 0,0410	0,995	-0,0741	18	-0,4009	1,0957 ± 0,0439	0,994	15	-0,3295	1,0596 ± 0,1070	0,972
9 mai	16	-0,1173	0,9306 ± 0,1139	0,956	-0,1439	14	-0,0478	0,9040 ± 0,0653	0,987	11	0,0323	0,8458 ± 0,1695	0,934
7 juin	15	0,0226	0,9096 ± 0,0998	0,968	-0,0490	11	0,1023	0,8547 ± 0,0912	0,980	15	-0,0586	0,9432 ± 0,0969	0,971
20 juin	13	-0,1641	0,9612 ± 0,1900	0,918	-0,1200	10	-0,2196	0,9800 ± 0,2477	0,912	13	0,1765	0,8281 ± 0,3485	0,713
5 juil	11	-0,3501	1,0170 ± 0,4897	0,710	-0,1739	18	-0,5507	1,0752 ± 0,2560	0,834	10	0,1560	0,8180 ± 0,5002**	0,640
8 août	14	-0,1404	0,8210 ± 0,3235	0,718	-0,1583	12	0,0881	0,8333 ± 0,1833	0,911	10	0,1313	0,8120 ± 0,2925	0,837
15 sép	21	-0,2368	0,9759 ± 0,0559	0,985	-0,1680	22	-0,0817	0,8939 ± 0,0269	0,996	17	0,1856	0,8087 ± 0,1317	0,919
10 oct.	21	-0,1946	0,9552 ± 0,0696	0,977	-0,1702	26	-0,1192	0,9082 ± 0,0387	0,990	15	-0,4205	1,0239 ± 0,3196	0,786
7 nov.	22	-0,2377	0,9855 ± 0,0534	0,987	-0,1514	28	0,0256	0,8285 ± 0,0849	0,939	16	-0,0182	0,8677 ± 0,2187	0,838
8 déc.	22	-0,1934	0,9263 ± 0,0650	0,978	-0,2251	18	-0,1182	0,8988 ± 0,0411	0,993	21	-0,0529	0,8796 ± 0,0641	0,977
22 jan. 1996	20	0,0600	0,8466 ± 0,0832	0,962	-0,1164	22	-0,0859	0,9266 ± 0,0825	0,965	19	-0,6045	1,1492 ± 0,1401	0,946
16 fév	20	-0,1219	0,9387 ± 0,0764	0,974	-0,1281	18	0,0633	0,8644 ± 0,0662	0,980	22	-0,0559	0,9444 ± 0,0656	0,978
ANCOVA		Fs = 1,18	DF = 13. 228	P > 0,05	b = 0,9421 ± 0,0154		Fs = 4,37	DF = 13. 226	P < 0,01		Fs = 3,05	DF = 13. 190	P < 0,01
Sucres totaux													
						Haut				Moyen			Bas
15 fév. 1995	22	-1,8287	1,0815 ± 0,1221	0,945		21	-2,0693	1,3061 ± 0,1885	0,917	18	-2,5332	1,6906 ± 0,1471	0,971
7 mar.	19	-1,8698	1,1621 ± 0,1689	0,925		16	-2,0274	1,2731 ± 0,1309	0,969	16	-2,1297	1,1958 ± 0,1441	0,958
4 avr.	20	-1,5268	1,0012 ± 0,1719	0,893		18	-1,2495	0,8848 ± 0,1404	0,918	14	-1,3457	0,9651 ± 0,1527	0,940
9 mai	16	-1,5044	1,0634 ± 0,2639	0,842		14	-1,2145	1,1513 ± 0,2050	0,924	11	-1,4661	1,2616 ± 0,3361	0,889
7 juin	15	-1,6084	1,2903 ± 0,4624	0,736		11	-1,7509	1,3867 ± 0,5211	0,801	14	-1,8968	1,3841 ± 0,4218	0,810
20 juin	13	-1,1394	1,1534 ± 0,4273	0,763		11	-2,3905	1,6632 ± 0,8161	0,702	11	-2,0536	1,5224 ± 0,9045*	0,617
5 juil	10	-1,6277	1,3397 ± 1,0189*	0,535		17	-1,4216	1,3016 ± 0,5092	0,664	10	-0,5079	0,9129 ± 0,5612*	0,638
8 août	14	-1,3497	1,2305 ± 0,6537**	0,638		12	-2,5245	1,7378 ± 0,6704	0,769	10	-1,9197	1,4480 ± 0,5074	0,851
15 sép	21	-1,9623	1,4583 ± 0,2887	0,855		22	-2,1135	1,5978 ± 0,0825	0,988	17	-1,1174	1,1997 ± 0,3805	0,751
10 oct.	21	-1,9395	1,4821 ± 0,1769	0,942		26	-1,8824	1,4971 ± 0,1388	0,954	15	-2,4789	1,7300 ± 0,3732	0,885
7 nov.	22	-1,7779	1,4899 ± 0,1409	0,961		28	-1,7850	1,5198 ± 0,1808	0,920	15	-2,2695	1,6275 ± 0,2799	0,925
8 déc.	22	-1,4046	1,2743 ± 0,0859	0,980		18	-2,1862	1,6701 ± 0,1489	0,972	21	-1,8651	1,5059 ± 0,1989	0,930
22 jan. 1996	20	-2,4791	1,6991 ± 0,1486	0,970		22	-2,5268	1,7128 ± 0,1027	0,984	19	-1,6344	1,2894 ± 0,2663	0,860
16 fév	20	-1,8934	1,3813 ± 0,1445	0,957		18	-1,8623	1,2897 ± 0,2210	0,904	22	-3,2153	1,9292 ± 0,1910	0,957
ANCOVA		Fs = 5,14	DF = 13. 225	P < 0,01		Fs = 5,76	DF = 13. 226	P < 0,01		Fs = 6,90	DF = 13. 185	P < 0,01	

Chapitre V : croissance, reproduction et biochimie de *Cerastoderma edule*

Tableau 5-3. Suite

Date	n	A	b ± 95% CI	r ²	n	A	b ± 95% CI	r ²	n	A	b ± 95% CI	r ²
Glycogène	Haut				Moyen				Bas			
15 fév. 1995	6		NS		11		NS		18	-4,1601	2,2429 ± 0,2437	0,960
7 mar.	15	-5,4130	2,5759 ± 0,5401	0,891	10	-4,1035	2,0945 ± 0,6806	0,863	14	-3,9024	1,6675 ± 0,7644	0,965
4 avr.	19	-1,5198	0,8583 ± 0,2378	0,773	18	-1,1943	0,7330 ± 0,2070	0,779	14	-1,5951	1,0150 ± 0,2544	0,863
9 mai	16	-1,1049	1,0715 ± 0,3144	0,789	13	-1,4461	1,2365 ± 0,3182	0,882	11	-1,3950	1,2115 ± 0,4258	0,821
7 juin	15	-1,7061	1,3128 ± 0,4959	0,716	11	-1,9273	1,4541 ± 0,5641	0,791	15	-1,8671	1,3438 ± 0,5220	0,704
20 juin	13	-1,2911	1,1946 ± 0,3697	0,821	11	-2,5098	1,7082 ± 0,8568	0,693	11	-1,9498	1,4546 ± 0,9188**	0,588
5 juil	11	-2,0252	1,4699 ± 0,7971**	0,659	17	-1,4970	1,3150 ± 0,5055	0,672	10	-0,4302	0,8492 ± 0,5038**	0,654
8 août	12	-1,8550	1,4090 ± 0,6412	0,706	12	-3,3154	2,0252 ± 0,7144	0,800	10	-1,8969	1,4671 ± 0,4935	0,855
15 sép	21	-2,1066	1,4918 ± 0,3370	0,819	22	-2,2842	1,6538 ± 0,1115	0,980	17	-1,0550	1,1658 ± 0,3152	0,806
10 oct.	21	-2,1501	1,5622 ± 0,1871	0,941	26	-2,4623	1,7137 ± 0,1922	0,934	15	-2,5192	1,7263 ± 0,3961	0,872
7 nov.	22	-1,7102	1,3932 ± 0,1673	0,938	28	-2,0921	1,5972 ± 0,0985	0,977	15	-2,1291	1,5544 ± 0,2808	0,917
8 déc.	22	-1,4615	1,2772 ± 0,0929	0,976	18	-2,2633	1,6659 ± 0,1546	0,970	21	-2,0791	1,5636 ± 0,1934	0,938
22 jan. 1996	20	-4,5569	2,5546 ± 0,2573	0,960	21	-3,9188	2,2371 ± 0,1672	0,976	19	-1,9802	1,3869 ± 0,2820	0,864
16 fév	20	-3,1215	1,8635 ± 0,2806	0,915	18	-2,7288	1,5721 ± 0,3162	0,874	22	-4,8854	2,5848 ± 0,2284	0,965
ANCOVA	Fs = 14,16 DF = 13. 205 P<0,01				Fs = 6,13 DF = 13. 207 P<0,01				Fs = 9,44 DF = 13. 184 P<0,01			
Lipide	Haut				Moyen				Bas			
15 fév. 1995	22	-1,0007	0,9832 ± 0,0310	0,995	21	-0,9884	0,9638 ± 0,0284	0,996	18	-0,9310	0,9305 ± 0,0258	0,997
7 mar.	19	-0,9236	0,9522 ± 0,0388	0,994	16	-0,8229	0,8859 ± 0,0353	0,993	16	-0,9326	0,9448 ± 0,0646	0,986
4 avr.	20	-0,8823	0,9637 ± 0,0336	0,995	17	-0,8364	0,9292 ± 0,0339	0,996	15	-0,8939	0,9631 ± 0,0313	0,997
9 mai	16	-0,8838	0,9424 ± 0,0967	0,969	14	-0,9371	0,9698 ± 0,1300	0,955	10	-0,6704	0,8644 ± 0,2000	0,925
7 juin	15	-0,8200	0,8937 ± 0,0152	0,926	11	-0,4563	0,6809 ± 0,2187	0,846	15	-1,1037	0,9786 ± 0,1523	0,936
20 juin	13	-1,3750	1,0875 ± 0,2885	0,862	11	-0,5171	0,7259 ± 0,1294	0,947	13	-0,9250	0,9085 ± 0,4015	0,693
5 juil	10	-1,4156	1,0887 ± 0,1732	0,963	17	-0,7655	0,8556 ± 0,2959	0,717	10	-0,7170	0,8559 ± 0,3020	0,842
8 août	14	-0,5819	0,7449 ± 0,2734	0,745	11	-1,0984	0,9236 ± 0,1634	0,948	10	-1,7419	1,2027 ± 0,5198	0,781
15 sép	21	-0,9391	0,9290 ± 0,0647	0,979	22	-0,8528	0,8584 ± 0,0163	0,998	17	-0,8873	0,8813 ± 0,3207	0,696
10 oct.	21	-0,8138	0,8647 ± 0,0507	0,985	26	-0,8313	0,8577 ± 0,0413	0,987	15	-0,2615	0,6462 ± 0,2153	0,764
7 nov.	22	-0,8244	0,8688 ± 0,0436	0,989	28	-0,6892	0,7946 ± 0,0335	0,989	16	-0,6315	0,7872 ± 0,1202	0,934
8 déc.	22	-0,8169	0,8490 ± 0,0479	0,986	18	-0,7580	0,8185 ± 0,0440	0,990	20	-0,9165	0,9044 ± 0,0662	0,979
22 jan. 1996	20	-0,8609	0,9210 ± 0,0431	0,991	22	-0,8574	0,9064 ± 0,0240	0,997	19	-0,6997	0,8420 ± 0,0584	0,982
16 fév	20	-0,8196	0,9029 ± 0,0792	0,970	18	-0,8911	0,9385 ± 0,1201	0,944	22	-0,7960	0,8816 ± 0,0674	0,974
ANCOVA	Fs = 2,92 DF = 13. 227 P<0,01				Fs = 5,07 DF = 13. 225 P<0,01				Fs = 2,05 DF = 13. 188 P<0,05			

5.3.6 Evolution saisonnière de la composition biochimique

La composition biochimique de la chair d'un animal standard de la plage de Ronces-Bains est calculée selon les équations de régression suivant la relation d'allométrie ($\log_{10} \text{Constituant} = A + b \log_{10} \text{Poids sec}$) entre les constituants (protéines, sucres totaux, glycogène, lipides et cendres) et poids sec de chair pour les données mensuelles (Tableau 5-4). L'analyse de covariance pour chaque constituant révèle les différences significatives ($P < 0,01$) entre les pentes sauf dans le cas des protéines à la station H de haut de plage. Les équations obtenues pour chaque date sont donc utilisées pour calculer la teneur en chaque constituant de l'animal standard mais pour les protéines à la station H, une valeur commune de b est utilisée.

L'évolution saisonnière de chaque constituant pour un animal standard (classe de taille 28 mm) aux 3 stations est présentée sur les figures 5-7, 5-8 et 5-9 respectivement pour les niveaux tidaux H, M et B. Il y a une forte élévation de la teneur en tous les constituants lors de l'augmentation printanière du poids sec de chair. Pendant cette période de croissance printanière (de mars à mai 1995), l'élévation des teneurs en protéine, sucres totaux (glycogène) et lipide explique 26 à 41 %, 21 à 25 % (20 à 23 %) et 8 à 10 % respectivement de l'augmentation du poids sec de chair. La teneur en lipide est maximale en mai 1995 et l'élévation de la teneur en sucres totaux est due à celle de la teneur en glycogène pour toutes les stations. Ces caractéristiques suggèrent que le développement maximal de la gonade est synchrone de l'accumulation du glycogène et des protéines. Apparaît ensuite, une chute des teneurs au début de juin comme celle du poids sec de chair (Figure 5-6) et de l'indice de condition (Figure 5-5). Pendant cette période, la diminution des teneurs en glycogène et lipide correspond à 24 - 51 % et 36 - 47 % respectivement de la valeur au début de mai 1995. En revanche, seulement 11 - 17 % de la teneur en protéine en mai est perdue aux stations H et M. Pour la station B, elle est même augmentée de plus 8 %.

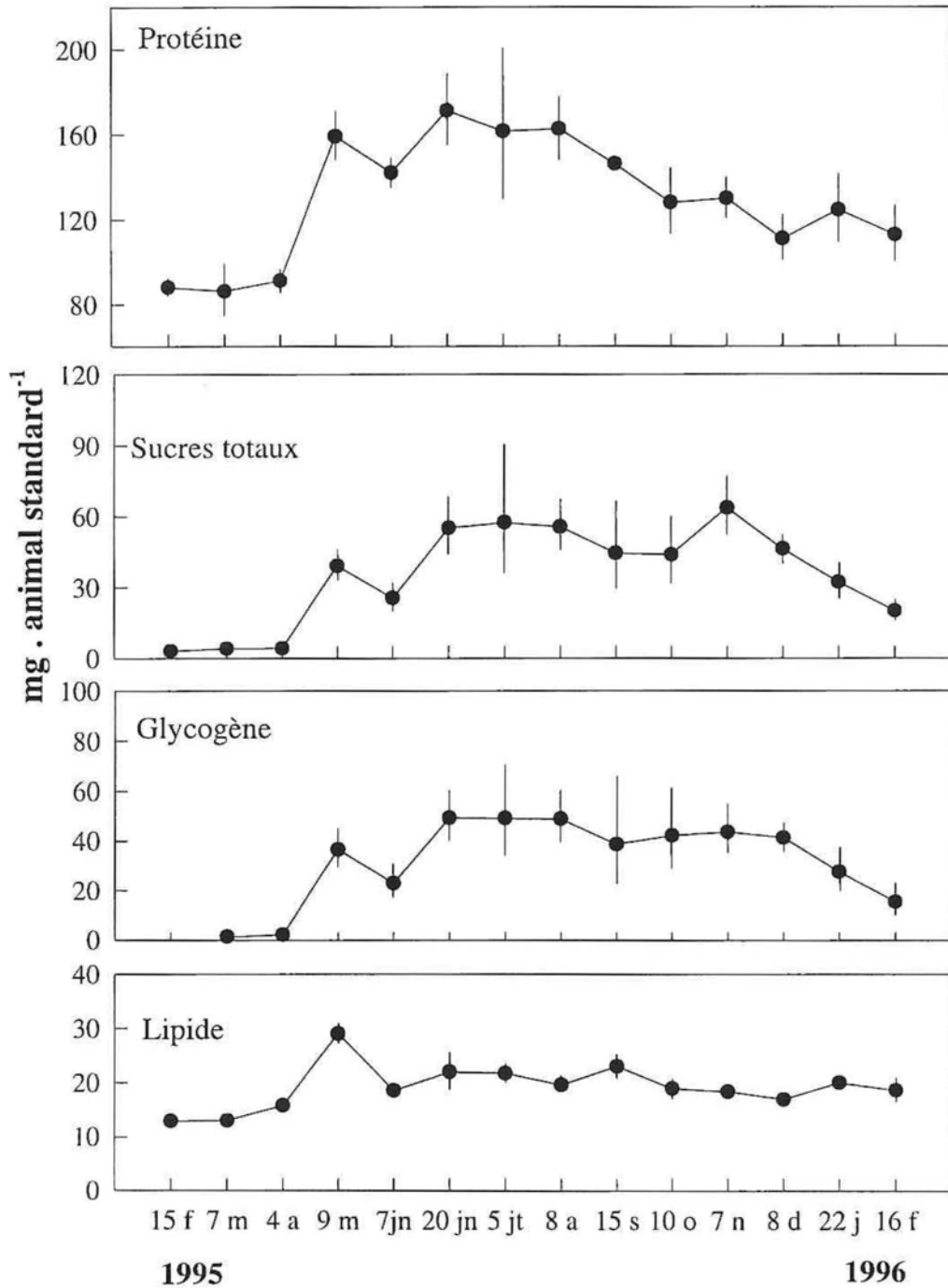


Figure 5-7. Evolution saisonnière de la composition biochimique d'un animal standard (classe de taille de 28 mm) à la station H.

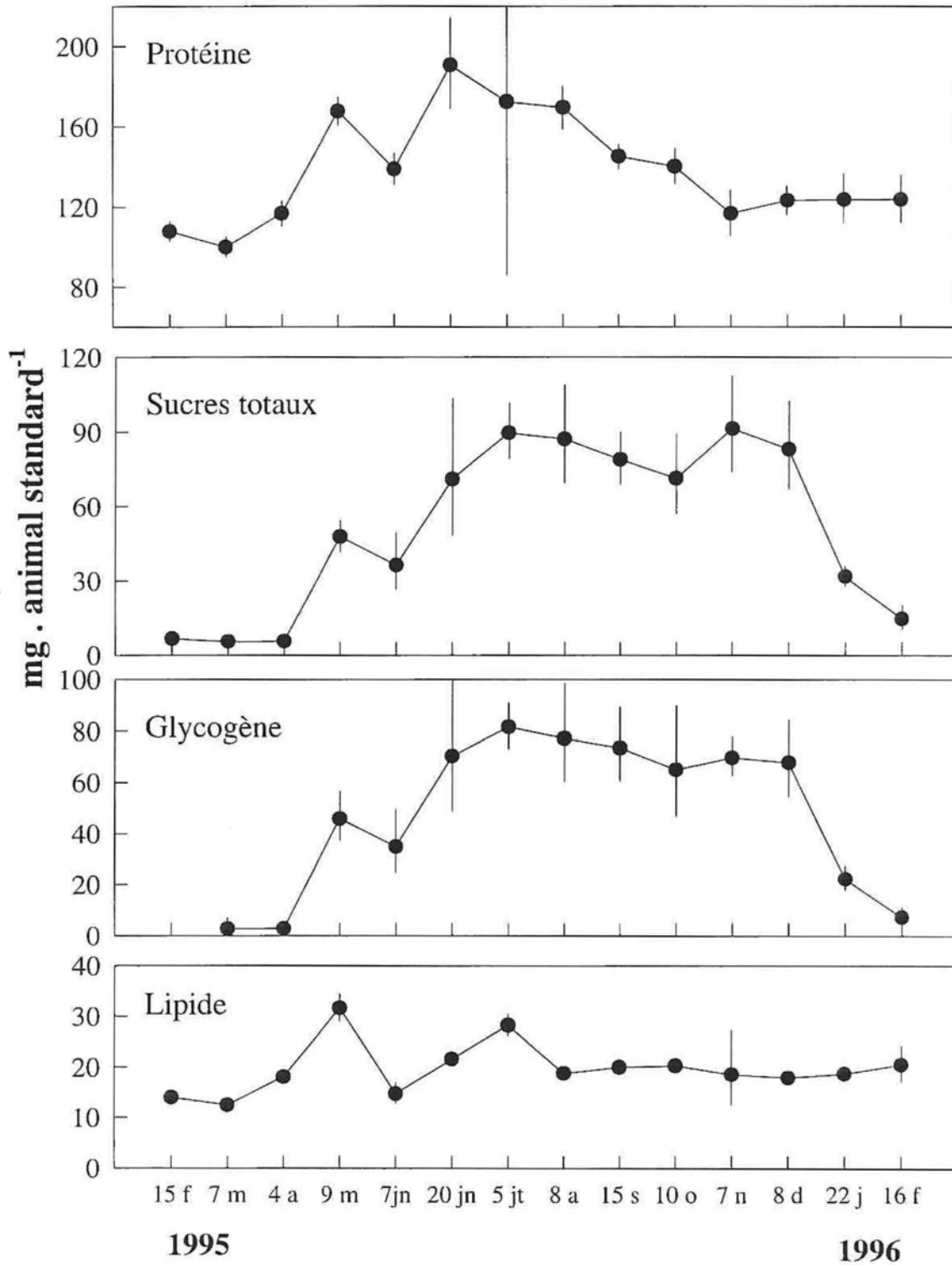


Figure 5-8. Evolution saisonnière de la composition biochimique d'un animal standard (classe de taille de 28 mm) à la station M.

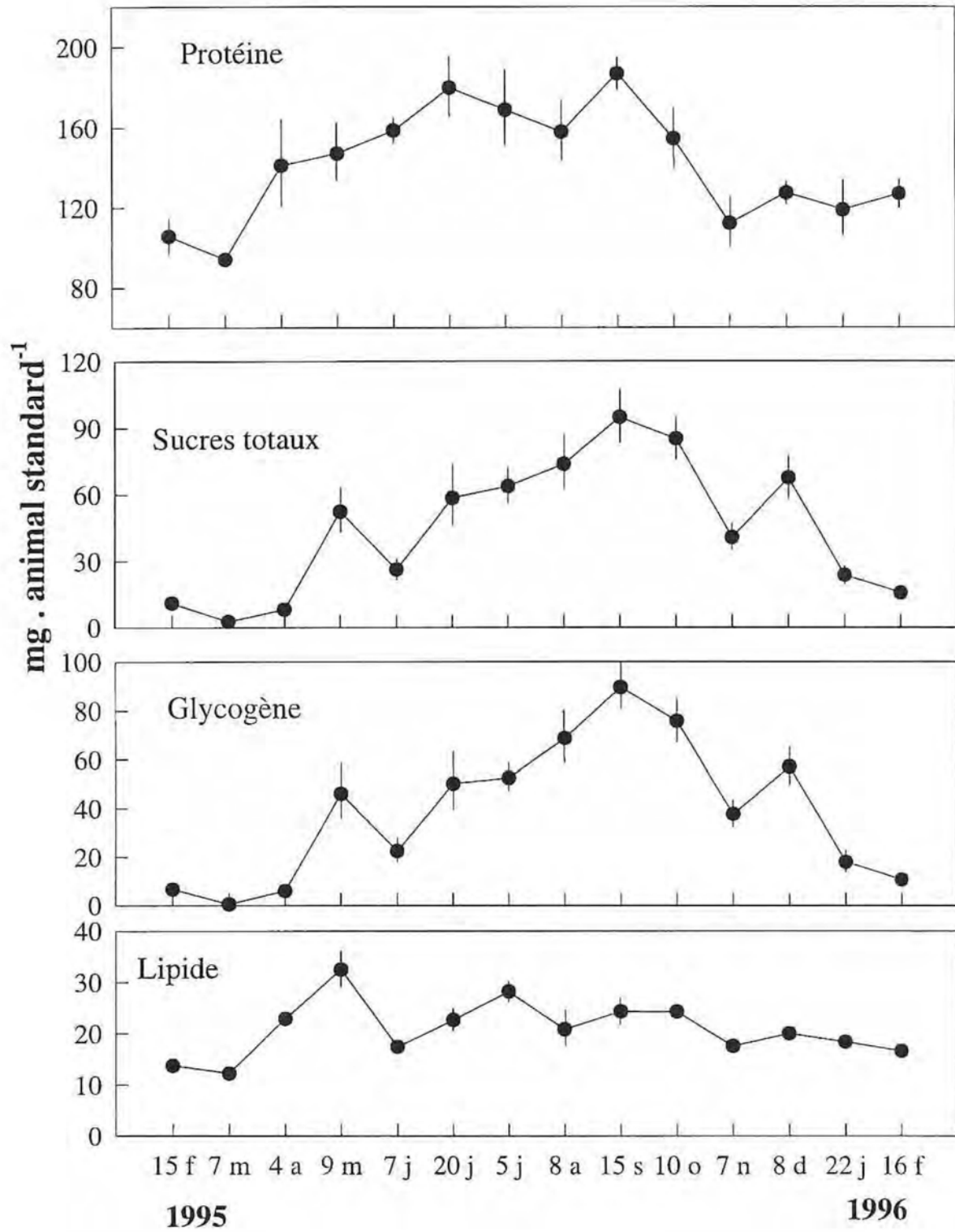


Figure 5-9. Evolution saisonnière de la composition biochimique d'un animal standard (classe de taille de 28 mm) à la station B.

Ceci indique, que la ponte de mai est synchronisée avec la croissance somatique printanière de la coque et peut même être masquée par l'accroissement rapide des constituants protéiques, comme il apparaît en bas de page.

Après la ponte de mai, la façon dont varient les teneurs en chaque constituant biochimique est très différente selon le constituant et la station. Les maxima de teneur en protéines sont enregistrés en juin-juillet puis la teneur diminue progressivement jusqu'au début d'hiver aux stations H et M. Cependant à la station B, les teneurs de protéine restent maximales jusqu'en septembre et montrent une chute rapide de septembre à novembre.

La teneur en glycogène, qui est maximale en fin juin- début juillet, reste plus ou moins constante jusqu'en décembre aux stations H et M. Comme pour l'évolution du poids sec de la chair, à la station B, la teneur en glycogène augmente progressivement de juin à septembre puis est diminuée fortement d'octobre à novembre. La teneur en glycogène baisse très fortement jusqu'en janvier 1996 aux 3 stations.

La teneur en lipides diminue au cours de la ponte puis reste constante après la ponte aux stations H et M à l'exception d'une augmentation à la station M en juillet. Mais à la station B, la teneur en lipide, qui fluctue pendant l'été, subit une chute d'octobre à novembre. Cela indique clairement la présence d'une seconde ponte en octobre-novembre 1995 à la station B avec une perte de 50 % et 28 % respectivement de glycogène et de lipides.

Concernant les proportions relatives des constituants biochimiques en chaque station, il apparaît clairement que protéine et glycogène sont les constituants majeurs des tissus, 50 – 90 % et jusqu'à 20 %, respectivement (Figures 5-10, 5-11 & 5-12). Les niveaux de ces deux constituants sont corrélés au cours du temps. Enfin, leurs proportions relatives dépendent de la taille des individus : pour l'animal standard de 16 mm, les protéine et lipides sont les plus abondants alors que l'animal standard de 28 mm l'ordre s'inverse et ces animaux sont plus riches en glycogène.

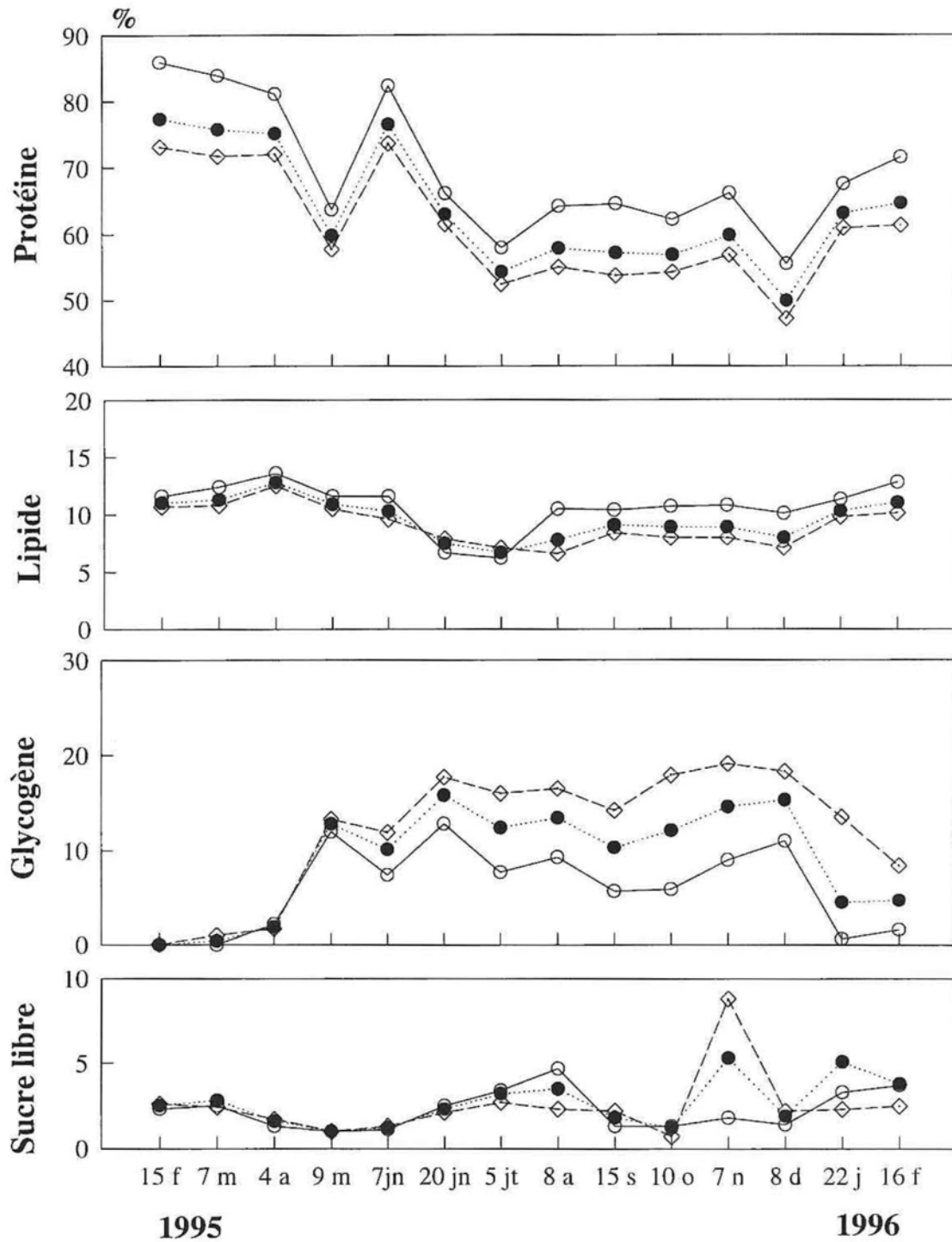


Figure 5-10 : Evolution saisonnière des pourcentages en protéine, lipide, glycogène et sucre libre à la station H : classe de taille de 28 mm (◇), 23 mm (●) et 16 mm (○).

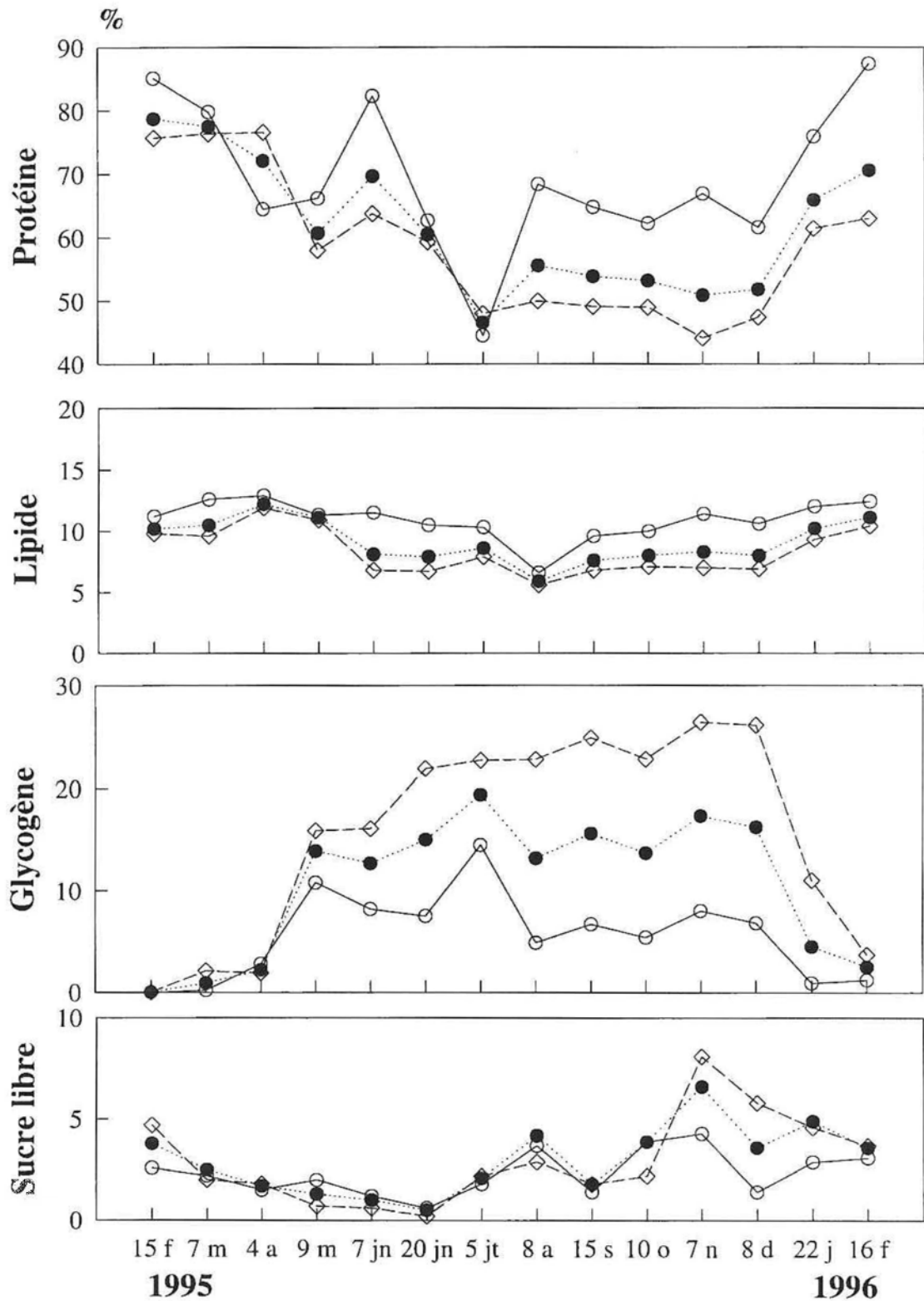


Figure 5-11 : Evolution saisonnière des pourcentages en protéine, lipide, glycogène et sucre libre à la station M : classe de taille de 28 mm (◇), 23 mm (●) et 16 mm (○).

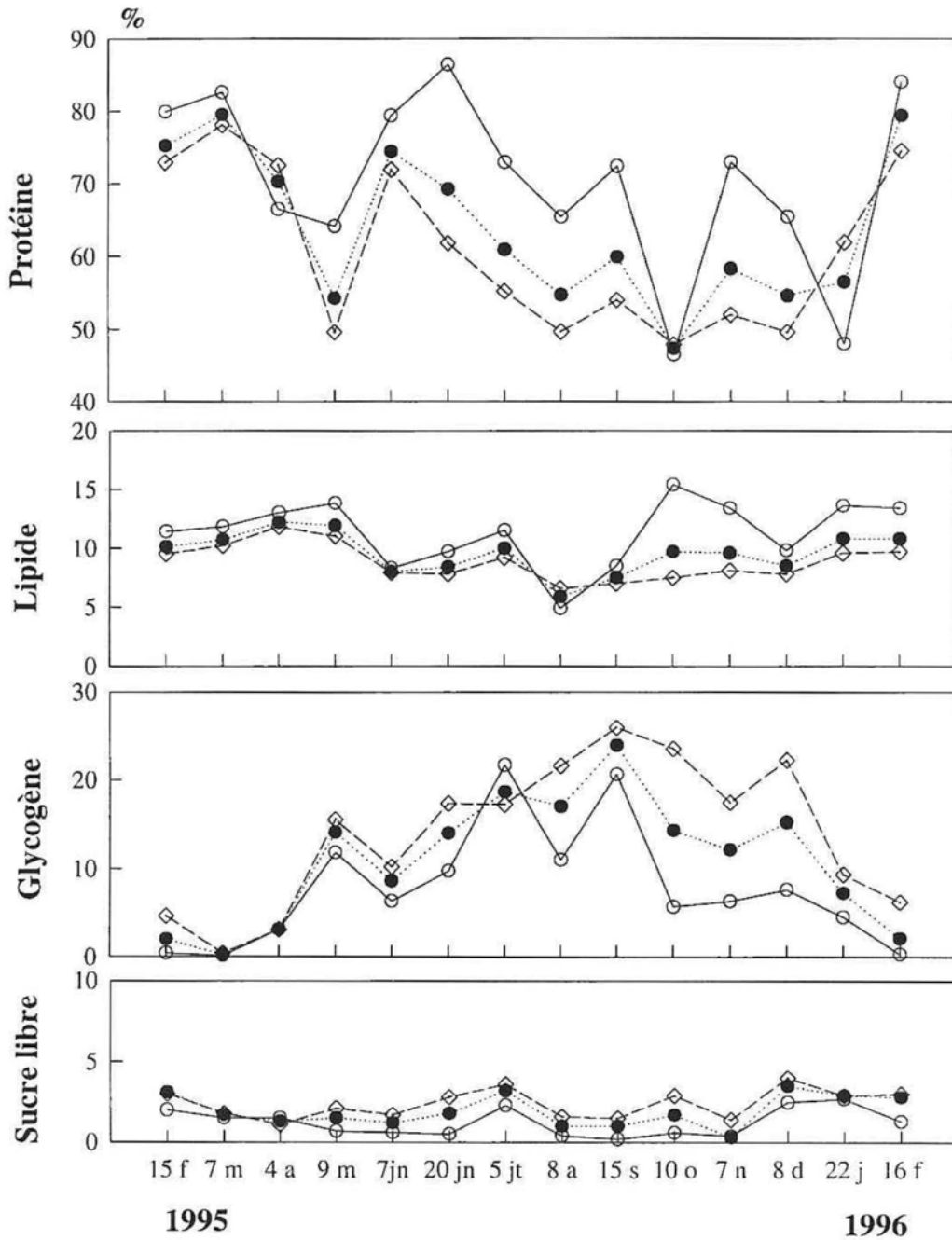


Figure 5-12 : Evolution saisonnière des pourcentages en protéines, lipides, glycogène et sucres libres à la station B : classe de taille de 28 mm (◇), 23 mm (●) et 16 mm (○).

La teneur en cendre de l'animal standard de 28 mm fluctue entre 9 et 16 % du poids sec de chair par saison aux 3 stations (Figure 5-13). En général, elle est forte en hiver et faible en été. La tendance temporelle selon la station est semblable.

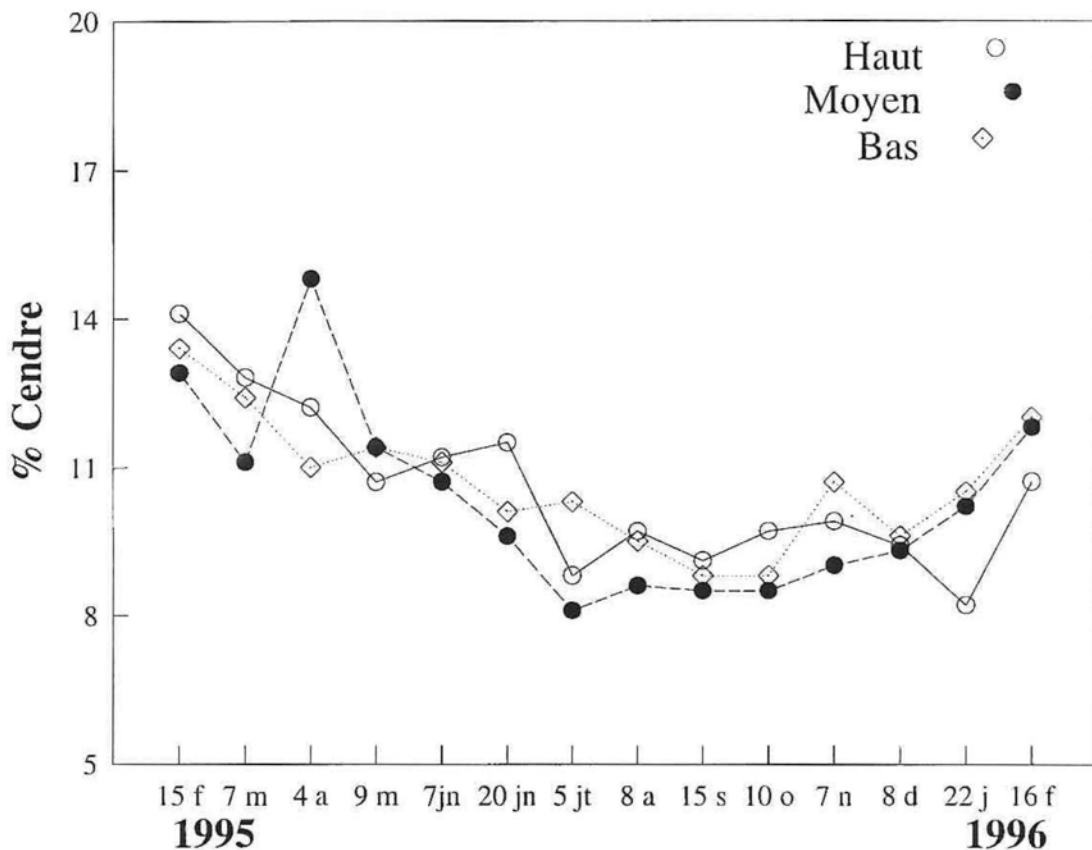


Figure 5-13. Evolution saisonnière de la teneur en cendre d'un animal standard (classe de taille de 28 mm) aux 3 stations.

L'évolution de la teneur en énergie totale, en énergie lipidique et en énergie des sucres permet aussi d'expliquer la contribution de chaque constituant à l'évolution saisonnière de l'activité reproductrice et du niveau des réserves d'énergie. D'après la figure 5-14, il est possible de calculer la contribution de protéines, lipides et sucres à l'énergie de maintien d'un animal standard pendant la période de faible activité gonadique voire de repos sexuel aux

stations H et M (Tableau 5-5) : 71 à 83 % protéines, 10 à 22 % lipides et 6 à 7 % sucres totaux. En revanche, à la station B, il n'est pas possible d'estimer l'énergie de maintien pendant l'amaigrissement automnal du fait de la présence d'une deuxième ponte en octobre.

Tableau 5-5. Contribution des protéines, sucres totaux et lipides à l'énergie de maintien d'un animal standard (classe de 28 mm de taille) pendant la période du repos sexuel (juillet 1995 jusqu'en décembre 1995) : ΔE , différence de la teneur en énergie ; % ΔE_{total} , pourcentage de ΔE pour l'énergie totale de maintien

Constituant	Station H		Station M	
	ΔE (kJ)	% ΔE_{total}	ΔE (kJ)	% ΔE_{total}
Protéines	0,89	83,2	1,16	70,7
Sucres totaux	0,07	6,5	0,12	7,3
Lipides	0,11	10,3	0,36	22,0
Total	1,07		1,64	

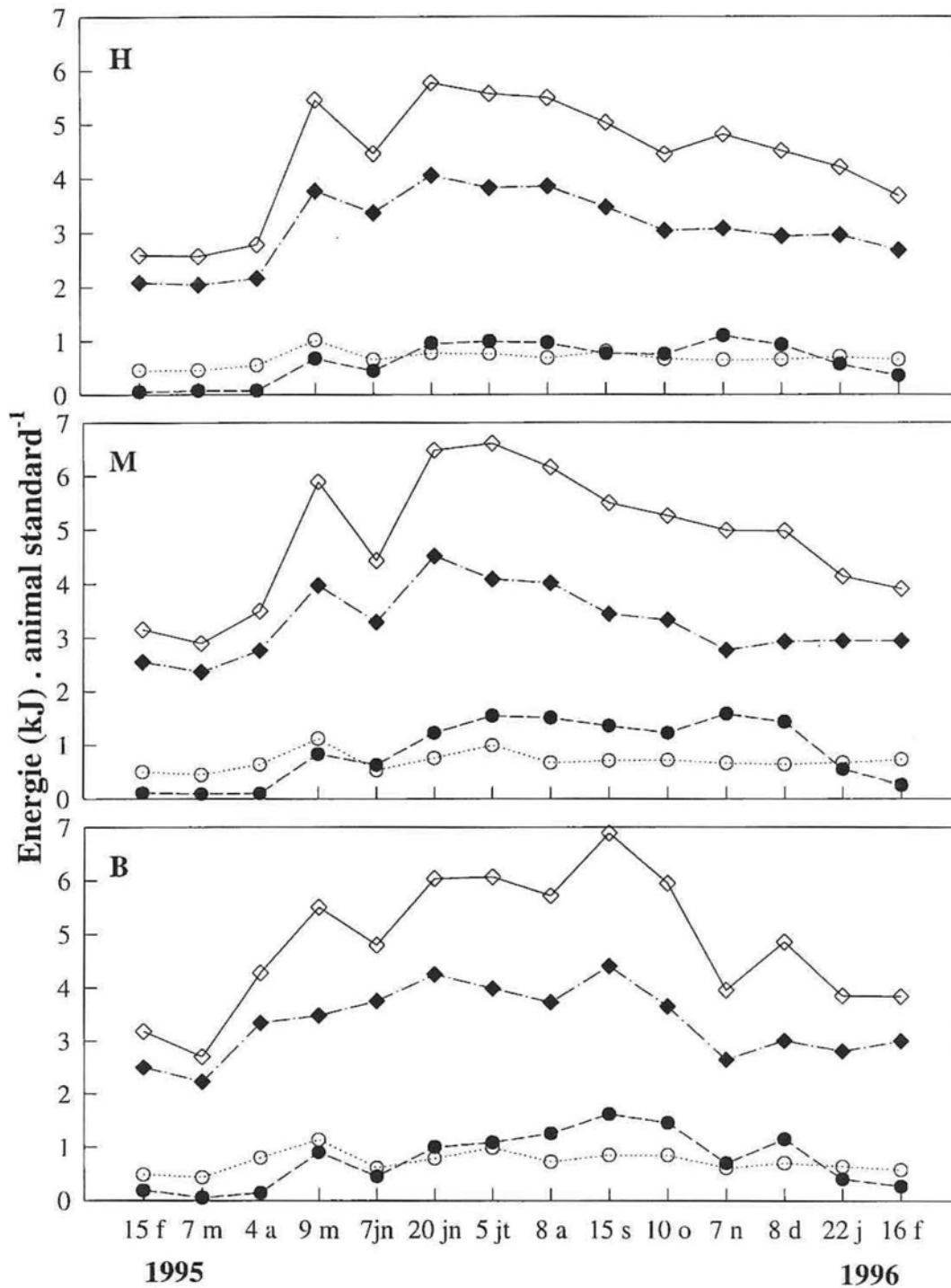


Figure 5-14. Evolution saisonnière de la teneur en énergie totale (\diamond), en énergie des protéines (\blacklozenge), en énergie lipidique (\circ) et en énergie des sucres (\bullet) d'un animal standard (classe de taille de 28 mm) aux 3 stations.

5.4 DISCUSSION

De plus courtes périodes de disponibilité de nourriture pour les organismes suspensivores doivent être attendues lorsque le niveau bathymétrique diminue. En conséquence, les taux de croissance des coques de Ronce-les-Bains sont corrélés au temps d'immersion c'est-à-dire à la durée potentielle d'alimentation comme trouvé par de nombreux auteurs chez cette espèce (Reise 1981, Essink & Bos 1985, Iglesias & Navarro 1990, Jensen 1992, de Montaudouin, 1996). Une telle relation entre les taux de croissance et le temps d'immersion est aussi bien connue chez d'autres suspensivores (Rodhouse *et al.* 1984, Gouletquer *et al.* 1987). Peterson & Black (1987, 1991) montrent aussi qu'une réduction du temps d'activité de pompage à basse mer permet d'expliquer les plus faibles croissances des suspensivores des zones d'estrans (mi-marée) vis-à-vis des zones subtidales. Ils suggèrent aussi que les déplétions locales de nourriture liées à l'activité des suspensivores puissent engendrer de moins bonnes croissances. De fait, plusieurs études (Peterson & Black 1987, Jensen 1992, de Montaudouin & Bachelet 1996) proposent que la réduction de la croissance des coques par compétition trophique intra spécifique n'apparaissent que lorsque la population couvre plus de 10% de la surface des sédiments (rapport de la superficie occupée par l'ensemble des individus vivants à la surface dans laquelle ils sont échantillonnés). Dans notre étude de 1995, l'aire occupée par les individus n'excède pas 10% même lors des maxima d'abondances en août 1995 avec $1072 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$ à la station M de mi-marée. De façon concordante, il semble peu probable de considérer la déplétion locale de nourriture due à l'activité de pompage par la population de coque d'un niveau tidal donné (compétition trophique intra spécifique) comme pouvant être un facteur déterminant pour expliquer les performances de croissance des coque des autres niveaux de la plage de Ronce-les-Bains en 1995 du fait des faibles abondances observées. Au contraire, les effets de la compétition inter spécifique entre la population de coque et les huîtres en élevage situé en bas de l'estran de

Ronce-les-Bains seraient plutôt attendus (par déplétion de la colonne en éléments particuliers lors de son passage sur les parcs ostréicoles de bas d'estrans avant son arrivée sur le banc de coque situé plus en haut de plage) comme déjà noté dans d'autres sites par Möller (1986) et Kamermans (1993) entre des coques et des bancs de moules *Mytilus edulis*.

Navarro & Iglesias (1995) ont montré qu'en plus d'une plus faible disponibilité de la nourriture, de plus forts taux d'activité métabolique liés à l'action de la température étaient responsables des moins bonnes performances de croissance pour *Cerastoderma edule* et *Tapes decussata* en été et en automne. Les écarts thermiques ne sont cependant pas très prononcés si référence est faite aux mesures de la température du sédiment pour les trois niveaux de la plage (Figure 5-2). Les écarts maximaux sont en juin – juillet de 2 à 3 °C, qu'il faut aussi pondérer des durées d'émersion. Il s'ajoute à cela que les coques du haut de plage ayant toujours des temps d'exposition plus longs aux conditions thermiques défavorables, une réponse physiologique des coques à l'exposition à l'air selon le gradient d'immersion. En effet, Widdows & Shick (1985 p.231) ont en effet démontré que : "In contrast to *Mytilus edulis*, air exposure caused a very marked reduction in the scope for growth and growth efficiency of *Cerastoderma edule* due to the maintenance of a relatively high rate of energy expenditure during air exposure and a slower recovery of feeding rate following reimmersion".

L'indice de condition utilisé, basé sur le rapport des tissus secs sans cendre à la masse de la coquille, est reconnu comme un bon indice de la condition physiologique des bivalves (Lucas & Beninger 1985). Guillou *et al.* (1990) ont ainsi montré que si l'indice de condition est interprété en simultanéité d'indices de développement gonadique, ils servent ensemble de bons indicateurs de la présence d'une période de ponte chez *Cerastoderma edule*, alors que le seul déclin brutal de l'indice de condition n'est qu'une présomption de ponte.

Dans l'étude présente, le cycle saisonnier de l'indice de condition a été synchronisé entre toutes les classes d'âge. Cependant, les variations simultanées de l'indice de condition et des stades macroscopiques de développement de la gonade indiquent clairement que les périodes de ponte chez *Cerastoderma edule* sont différentes entre le haut et le bas de l'estran. L'accroissement de l'indice de condition est simultanément observé aux 3 niveaux tidaux au début du printemps. Cependant, les coques du haut de plage et du niveau de mi-marée ne pondent qu'une fois dans l'année, entre mai et début juin. L'indice de condition décroît très fortement en mai pendant la ponte. Après une phase de croissance, un second pic de l'indice est observé en été puis décline lentement au cours de l'automne et l'hiver. Après la ponte, des conditions de repos sexuel apparaissent jusqu'en décembre et le cycle de gamétogenèse reprend ensuite en janvier (Figure 5-5). Au contraire, les coques plus bas sur l'estran, pondent deux fois dans l'année, la première fois en mai – début juin et la seconde entre octobre et début novembre. Comme pour les deux autres sites, l'indice de condition diminue fortement en mai pendant la ponte puis un accroissement apparaît jusqu'en octobre. Pendant cette période, les stades de repos sexuel sont observés chez une majorité d'individus mais un second cycle de développement apparaît au début de l'automne. Le second pic de l'indice de condition est accompagné par une diminution nette lors de la ponte d'automne. Après cela, l'indice se rétablit puis diminue comme pour les autres stations. Après la seconde ponte, un stade de repos sexuel apparaît avant la reprise de la gamétogenèse en janvier 1996. Le cycle reproducteur de *Cerastoderma edule* en haut de plage et niveau de mi – marée est similaire à ceux déjà décrits pour cette espèce (Boyden 1971, Hancock & Franklin 1972, Seed & Brown 1975, Jones 1979, Newell & Bayne 1980, Navarro *et al.* 1989). Un second développement gonadique et une seconde ponte similaires à ceux observés plus bas sur l'estran ont aussi déjà été observés (Boyden 1971, Hummel & Bogaards 1989, Fernandez Castro *et al.* 1989).

En fait, de nombreuses études ont démontré l'existence de différences dans le cycle reproducteur à micro échelle géographique en relation avec des différences environnementales (température et disponibilité de nourriture) (Bayne & Worrall 1980, Newell *et al.* 1982, Rodhouse *et al.* 1984, MacDonald & Thompson 1985, Wenne 1985, Bricelj *et al.* 1987, Harvey & Vincent 1989). Selon ces études, les populations situées dans des conditions environnementales moins favorables montrent un plus faible développement gonadique et des pontes moins synchrones, alors que les populations placées dans de plus favorables conditions thermiques et nutritives exhibent un schéma gamétogénétique polycyclique et un effort de reproduction plus élevé. Harvey & Vincent (1989) ont observé des différences selon les niveaux tidaux dans l'effort de reproduction, la biomasse individuelle des tissus et le poids de la coquille pour une même population de *Macoma balthica* colonisant deux niveaux tidaux sur l'estran. Ils concluent alors que ces différences sont dues aux facteurs environnementaux liés au temps d'immersion et indiquent que la plus grande contribution des individus des bas niveaux à la fécondité de la population pourrait réguler le recrutement à l'échelle de la population.

La température est un facteur critique pour contrôler le cycle reproducteur des bivalves comme indiqué par Lubet (1980). En effet, Guillou *et al.* (1992) ont montré de nettes différences géographiques dans le cycle reproducteur de deux populations de coque le long du littoral atlantique ceci sur plusieurs années : dans la première en baie de Morlaix, les périodes de ponte n'apparaissent pas avant l'été; dans la seconde en baie d'Arcachon, les périodes de ponte débutent au printemps (période 1988 – 1991 connue pour être une période de sécheresse en 1989-1991). Ces auteurs ont analysé ces différences sur la base des anomalies thermiques et établi des corrélations positives entre les variations thermiques et l'accroissement d'indice de condition et de l'abondance des recrutements. Guillou *et al.* (1990) ont aussi comparé le cycle reproducteur de 8 populations de coque de sites intertidaux le long du littoral atlantique

pour les années 1987-1988. Ces schémas sont variables en intensité et fréquence et ils concluent que cette variabilité ne peut être reliée au gradient latitudinal de part les grandes similarités des cycles thermiques. De façon similaire, les différences de cycle reproducteur selon le gradient tidal trouvées à Ronce-les-Bains ne peuvent être attribuées à l'influence de la température car il n'apparaît pas de différence thermique dans la température du sédiment des trois sites. Les seules différences qui apparaissent sont un écart positif de 2 à 3 °C pour le haut d'estran en période estivale (Figure 5-2), qui au contraire de générer des conditions plus favorables pour la reproduction induisent une dépense énergétique plus grande pour les individus.

De nombreuses études ont confirmé que la composition biochimique des bivalves est étroitement corrélée à la disponibilité des ressources nutritives et que leur cycle reproducteur est en relation étroite avec le cycle de stockage – utilisation des réserves accumulées dans la chair (Ansell & Trevallion 1967, Giese 1969, Anshell 1972, Gabbott 1975, Anshell & Bodoy 1979, Deslous-Paoli & Héral 1988, Ruiz *et al* 1992). C'est aussi le cas chez *Cerastoderma edule*, chez qui le cycle saisonnier des constituants biochimiques est étroitement dépendant du cycle saisonnier de leur accumulation – utilisation, tout ceci étant le reflet des conditions exogènes en particulier nutritionnelles (Newell & Bayne 1980, Ivell 1981, Navarro *et al.* 1989). Ainsi, Navarro *et al.* (1989) ont corrélé les différences inter annuelles du cycle reproducteur et des périodes de ponte avec les variations temporelles dans le cycle d'accumulation (liée aux ressources nutritives) et d'utilisation des réserves en glucides. Ce raisonnement est suivi dans cette étude, les différences notées dans le cycle reproducteur des coques selon les niveaux tidaux pouvant être interprétées par des cycles temporels différents des réserves glucidiques.

Dans cette étude, les cycles saisonniers des constituants biochimiques d'un animal standard sont effectivement bien corrélés aux variations de la biomasse des tissus (équivalent

aux variations d'un indice de condition) et de l'activité reproductrice pour chacun des niveaux tidaux. L'accumulation des réserves protéiques et glucidiques est observée simultanément aux accroissements de la masse des tissus pour toutes les stations au printemps corrélativement aux maxima des teneurs en chlorophylle *a* (Chapitre 3). C'est un cycle phytoplanctonique classique dans la baie (Héral *et al.* 1984). La mise en suspension de la surface des sédiments vaseux joue aussi un rôle important et contribue à une part majeure de la chlorophylle *a* de la colonne d'eau (Prou *et al.* 1994, Zurburg *et al.* 1994). Cariou-Le Gall & Blanchard (1995) ont aussi montré que les maxima de biomasses microphytobenthiques apparaissaient entre mars et juin sur les estrans vaseux orientaux de la baie de Marennes-Oléron. L'ensemble de ces composants algaux concourent aux maxima de chlorophylle observés au printemps et donc à l'accroissement maximal des réserves énergétique chez la coque au printemps.

Un lent amaigrissement tissulaire des coques est observé à partir de juin chez les coques du haut de l'estran et celles du niveau de mi - marée. Pendant cette période d'amaigrissement, les réserves protéiques contribuent majoritairement pour alimenter l'énergie de maintenance (Table 5-4). Ce rôle des protéines dans l'énergie de maintenance pendant des périodes de moindre disponibilité de nourriture et de repos sexuel a été montré pour divers bivalves (Gabott & Bayne 1973 pour *Mytilus edulis*, Beninger & Lucas 1984 pour deux espèces de *Tapes*, Navarro *et al.* 1989 pour *Cerastoderma edule*). Au contraire, les teneurs en glycogène restent assez stables après la période printanière d'intense accumulation et une diminution est observée simultanément au développement gonadique de l'année suivante (janvier 1996). Il est généralement accepté que les réserves en glycogène sont utilisées pour subvenir aux besoins énergétiques de la gamétogenèse chez *Cerastoderma edule* (Newell & Bayne 1980, Ivell 1981, Navarro *et al.* 1989, Iglesias & Navarro 1991). Les teneurs en lipides restent relativement faibles et stables (sauf lors des pontes) ce qui supporte l'idée que les lipides analysés sont des composés de structure. Un rôle de moindre importance

est dévolu aux lipides comme source énergétique chez *Cerastoderma edule* (Navarro *et al.* 1989) comme d'ailleurs chez les autres bivalves (Gabott & Bayne 1973, Beninger & Lucas 1984).

A l'opposé des individus du haut et milieu de plage, les coques du bas de plage continuent de grandir et d'accroître leurs réserves énergétiques au cours de l'été et l'automne. En conséquence, un second développement gonadique et une seconde ponte sont observés en automne. Il peut être suggéré que de la nourriture est toujours disponible dans la colonne d'eau pendant cette période et que le temps d'immersion plus élevé est un facteur important pour apporter aux individus du bas de plage des quantités de nourriture en surplus vis-à-vis de leur dépenses énergétiques. Du microphytobenthos remis en suspension doit contribuer à l'essentiel des teneurs en chlorophylle *a* de la colonne d'eau dans une période où elle est supposée être faible. Cette hypothèse est supportée par les résultats de l'analyse isotopique carbone – azote montrant, qu'au cours de la période estivale – automnale, le $\delta^{13}\text{C}$ des coques adultes se rapproche progressivement du $\delta^{13}\text{C}$ du microphytobenthos (Figure 6-4), avec toutefois une part de MOP du seston qui reste très significative (Figure 4-2 et Figure 6-4) dans l'énergie assimilée. De ce fait, des temps d'immersion plus longs doivent permettre aux coques situées plus du bas sur l'estran d'avoir des temps de pompage plus longs (pour ingérer du microphytobenthos remis en suspension) et un tel accroissement local des conditions trophiques doit être le facteur déterminant pour expliquer les meilleures croissances coquillères, tissulaires au cours de l'été - automne. Les analyses biochimiques suggèrent ainsi que l'énergie accumulée au cours de cette période est immédiatement convertie en effort de reproduction.

L'interprétation de l'évolution saisonnière des composés biochimiques, du cycle reproducteur et d'indice de condition confirme bien que l'existence de deux stratégies de reproduction chez *Cerastoderma edule* de Ronce-les-Bains. La première stratégie est la

suivante : la gamétogenèse hivernale est initiée à partir des réserves en glycogène accumulées au cours de l'année précédente (printemps – été) et la ponte apparaît au printemps suivant quelle que soit la position sur l'estran. C'est une ponte principale. La seconde stratégie apparaît développée par les individus placés dans des conditions trophiques favorables au cours de l'été – automne puisque l'énergie accumulée est directement convertie en gamètes pour une ponte automnale. Navarro & Iglesias (1995) expliquent que l'énergie assimilée en excès de celle nécessaire à la maintenance s'accroît rapidement avec la disponibilité de la nourriture. De ce fait, les différences observées dans le cycle reproducteur de la coque reflètent aussi des réponses phénotypiques de la coque à un environnement variable comme déjà souligné par de Montaudouin (1996) à propos de la variabilité de la croissance et de la condition physiologique chez la coque de divers sites en baie d'Arcachon. Navarro *et al.* (1989) ont aussi décrit à partir d'observations pluriannuelles que la gamétogenèse chez *Cerastoderma edule* apparaît en hiver lorsqu'elle est alimentée par les réserves en glycogène stockées au cours de l'année précédente, mais si ces réserves ne sont pas suffisantes, la période de reproduction apparaît simultanément à l'acquisition de nouvelles réserves énergétiques au printemps lorsque la nourriture disponible s'accroît naturellement. Ce serait une explication plausible aux observations de Guillou *et al.* (1992) et Guillou & Tartu (1994) sur une population de coque en baie de Morlaix avec une reproduction estivale et des recrutements automnaux-hivernaux. De façon similaire, Rodhouse *et al.* (1984) ont aussi montré que pour deux populations voisines de *Mytilus edulis*, les différences de stratégie reproductrice (fréquence et intensité des pontes) étaient reliées aux différences à micro échelle des ressources trophiques. Les observations de Beninger & Lucas (1984), montrant que deux espèces de palourdes *Tapes decussata* et *T. philippinarum* exposées aux mêmes habitats ont des variations synchrones de leur cycle reproducteur et constituants biochimiques, soutient aussi le rôle prépondérant de l'habitat local pour modifier le cycle reproducteur des bivalves.

En définitive, les résultats ici présentés soutiennent que les variations intra populations du cycle reproducteur chez *Cerastoderma edule* dépendent des conditions trophiques locales sous la dépendance du temps d'immersion.

5.5 CONCLUSION

Les performances de croissance de *Cerastoderma edule* à Ronce-les-Bains en taille de coquille et en biomasse de tissus sont fonction de la durée d'immersion, comme observé par de nombreux auteurs dans d'autres populations de cette espèce ou plus généralement de bivalves. Le cycle reproducteur varie aussi entre les niveaux tidaux : quel que soit le niveau tidal, les coques ont une ponte printanière mais les adultes du bas de plage ont une deuxième ponte en automne. Cette différence semble être corrélée avec le cycle de leurs réserves énergétiques comme attesté par l'examen détaillé de leurs compositions biochimiques. Les protéines et glycogène sont accumulés au printemps corrélativement à la croissance des tissus puis les protéines sont préférentiellement utilisées au cours de l'automne et l'hiver pour la maintenance métabolique. Les réserves de glycogène sont préférentiellement conservées jusqu'au début de la gamétogenèse hivernale qui voit les teneurs en lipides s'accroître à leur détriment. Les coques du haut et du milieu de plage lorsqu'elles s'amaigrissent, à partir de la fin de l'été, utilisent d'abord leur réserve de protéines. Au contraire, les individus du bas de plage continuent d'accumuler des réserves pendant cette période et cela leur permet de soutenir une seconde période d'activité gonadique au cours de l'automne.

Finalement, des temps d'immersion plus longs en bas de plage permettent d'expliquer la plus grande accumulation de réserves énergétiques chez la coque et par-là même les modifications à micro échelle spatiale à la fois de son cycle reproducteur, de ses constituants biochimiques et de son état physiologique au cours des saisons.

Chapitre VI

Production secondaire de *Cerastoderma edule* (L.) : quantification de l'importance du microphytobenthos pour sa nutrition

6.1 INTRODUCTION

La coque commune *Cerastoderma edule* (L.) est l'un des bivalves les plus communs le long des côtes européennes atlantiques (Tebble, 1966). La dynamique de population de cette espèce se caractérise par de grandes variations entre années et entre sites du succès de ses recrutements, des taux de survie et des taux de croissance de ses juvéniles (Kristensen 1957, Dörjes *et al.* 1986, Ducrotoy *et al.* 1991). Ainsi la contribution de chaque classe d'âge à la production secondaire des populations de coque est elle-même très variable comme montré par Evans (1977) et Möller & Rosenberg (1983). Parmi les principaux facteurs explicatifs de ce phénomène, peuvent être cités les conditions thermiques défavorables (Orton 1933, Beukema 1982, Guillou *et al.* 1992), la prédation par les crabes, les crevettes et les poissons plats (Reise 1985, Sanchez-Salazar *et al.* 1987), la compétition intra spécifique (André & Rosenberg 1991, Bachelet *et al.* 1992, Jensen 1993), le transport des recrues par les courants de marée (Baggerman 1953, de Montaudouin & Bachelet 1996), mais peu d'auteurs se sont penchés sur l'influence d'un changement dans les ressources nutritives disponibles pour ce suspensivore pendant les phases critiques de son cycle de vie. De ce fait, Jensen (1992) est

probablement le seul auteur à mentionner l'hypothèse d'une utilisation différentielle des ressources alimentaires par les coques juvéniles et adultes de façon à expliquer le non-synchronisme de leur période de croissance.

Connaître les sources de nourriture ingérées puis assimilées, ce qui de fait soutient la survie, la croissance et la production secondaire des animaux, est primordial pour la compréhension du fonctionnement des réseaux trophiques marins (voir les diagrammes de flux d'énergie dans les réseaux trophiques cités par Knox 1986). De nombreuses expériences ont été réalisées concernant l'écophysiologie de la nutrition chez *Cerastoderma edule* depuis les travaux de Newell & Bayne (1980). Cependant, la plupart de ces expérimentations de laboratoire se sont intéressées à la quantification du « scope for growth » et des réponses physiologiques d'individus de taille standard aux variations de la quantité et / ou de la qualité de nourritures artificielles contenant des proportions variées d'éléments inorganiques fins, de type pélites (Hawkins *et al.* 1990, Prins *et al.* 1991, Iglesias *et al.* 1992, Navarro *et al.* 1992, Iglesias *et al.* 1996, Navarro & Widdows 1997). De façon contrastée, peu d'expérimentations ont cherché à établir ces lois empiriques en utilisant des sédiments naturels comme source de nourriture (Navarro *et al.* 1992) ou en utilisant des animaux placés dans des conditions semi-naturelles (Urrutia *et al.* 1996). Il en ressort finalement que la proportion relative de chaque type de ressource alimentaire (phytoplancton, microphytobenthos, détritits de macroalgues, détritits terrestre, etc.) dans la production secondaire de *C. edule* n'est pas connue.

De nombreuses ressources nutritives sont bien sûr disponibles pour les suspensivores dans le seston des environnements littoraux et estuariens (Newell 1979, Dame 1996). Il est cependant difficile d'estimer l'importance relative de chacune des sources nutritives à la croissance et à la production secondaire des suspensivores parce que l'observation *in situ* de leur comportement alimentaire et de leur physiologie est difficile à réaliser pendant une période de temps assez longue (Bayne *et al.* 1977, Dame 1996). De même, les méthodes

indirectes comme les contenus stomacaux (Verwey 1952, Ivell 1981, Kamermans, 1994) ne sont pas satisfaisantes parce qu'elles donnent des informations ponctuelles sur les composés ingérés, et non sur les composés assimilés sur le long terme. Les techniques d'analyses isotopiques résolvent cette question (Fry & Sherr 1984). Les rapports $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ et $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ d'un animal reflètent ceux de la nourriture qu'il a assimilée sur une certaine période de temps (DeNiro & Epstein 1978, Fry & Sherr 1984). De ce fait, la technique des isotopes stables a été utilisée avec succès pour l'étude de nombreux réseaux trophiques estuariens, marins ou de marais salés littoraux (voir les revues de Fry & Sherr 1984, Michener & Schell 1994). La plupart de ces études étaient qualitatives et focalisées sur l'interprétation des variations spatiales et temporelles de la composition isotopique d'animaux et de leurs proies (Haines 1976, Stephenson & Lyon 1982, Hughes & Sherr 1983, Gearing *et al.* 1984, Simenstad & Wissmar 1985, Riera & Richard 1996, 1997). De ce point de vue, il faut souligner que peu a été fait pour coupler les résultats des analyses isotopiques donnant les proportions des ressources assimilées par les animaux et les estimations de leur production secondaire. Junger & Planas (1994) ont simplement défloré le sujet en combinant un modèle de mélange basé sur les isotopes du carbone avec un inventaire ponctuel mais quantitatif des biomasses d'invertébrés d'écosystèmes lacustres. Cependant, un bilan complet donnant la proportion relative des ressources trophiques assimilées à la production secondaire annuelle d'une espèce marine n'a pas été jusqu'alors réalisé.

Le but de ce chapitre est donc de quantifier la contribution relative des ressources naturellement disponibles à la production secondaire de la coque *Cerastoderma edule*, qui est le principal suspensivore endogé des estrans sableux à vaso-sableux en baie de Marennes-Oléron (Sauriau *et al.* 1989). Il peut être évidemment supposé que le phytoplancton est le principal apport nutritionnel de ce suspensivore vivant dans des habitats sableux à sablo-vaseux (Newell 1979, Loo & Rosenberg 1989). Que *C. edule* se nourrisse potentiellement de

microalgues épibenthiques a aussi été décrit par l'études de contenus stomacaux (Verwey 1952, Ivell 1981 et les références anciennes citées par l'auteur, Kamermans 1994). Il est cependant clair que la disponibilité du microphytobenthos pour les suspensivores se réalise grâce à leur remise en suspension par les courant de marée ou les clapôts de vent (Baillie & Welsh 1980, de Jonge & Beusekom 1992). Les eaux qui balayent les estrans de la baie de Marennes-Oléron sont caractérisées par de fortes teneurs en seston minéral (10 à 350 mg l⁻¹), une faible production primaire (Héral *et al.* 1983, Raillard & Ménesguen 1994) et une contribution majeure du microphytobenthos à la chlorophylle *a* dans le pool de matières organique particulaire en suspension (Prou *et al.* 1994, Zurburg *et al.* 1994). Par exemple, le microphytobenthos mis en suspension représente près de 50 % de la chlorophylle *a* en marée de vive-eau au printemps, et près de la totalité de la chlorophylle *a* en hivers, quel que soit le coefficient de marée (Zurburg *et al.* 1994). Ces chiffres sont aussi en accord avec les récentes estimations du stock de chlorophylle microphytobenthique réalisées sur les estrans de la baie de Marennes-Oléron (Guarini *et al.* 1998). Ces auteurs ont estimé que si seulement 10% des algues épibenthiques du premier centimètre des sédiments vaseux étaient érodés, cela permettrait de rendre compte de 30 à 90% (selon les saisons) de l'ensemble de la chlorophylle *a* en suspension dans la colonne d'eau de la baie. De façon concordante, les résultats de Riera & Richard (1996) à propos des variations mensuelles de la composition en isotopes stables du carbone de l'huître creuse *Crassostrea gigas* échantillonnée sur les vasières nord-est de la baie (Les Palles) montrent que les huîtres sont capables d'ingérer et / ou d'assimiler préférentiellement les microalgues épibenthiques parmi un large pool de matières organiques.

A notre connaissance, c'est la première fois qu'il est tenter d'estimer, de façon quantitative, l'hypothèse d'une contribution majeure du microphytobenthos (chapitre 4) à la production secondaire de *Cerastoderma edule*. L'intérêt d'une telle estimation est aussi de pouvoir mieux analyser les termes de la compétition trophique entre les coques et les autres

bivalves cultivés (huîtres et moules) en baie de Marennes-Oléron (Sauriau *et al.* 1989, Héral *et al.* 1989). Dans ce but, nous avons combiné les estimations de production secondaire annuelle de chaque classe d'âge des coques de l'estran de Ronces-les-Bains avec un modèle de mélange, basé sur les rapports isotopiques du carbone, entre deux sources de nourriture. L'utilisation d'un tel modèle de mélange à deux ressources nutritives (Fry & Sherr 1984) est apparu valide dans le cas de l'estran de Ronces-les-Bains car nous avons précédemment montré (chapitre 4) que seules deux sources de nourriture étaient principalement assimilées par les coques : (1) de la matière organique particulaire (MOP) principalement advectée par les eaux de la baie ou du proche littoral charentais et (2) du microphytobenthos (MPB) rendu disponible aux suspensivores grâce aux remises en suspension générées par les vents et les courants de marée.

6.2 MATERIEL & METHODES

6.2.1 Site d'étude

Cette étude a été réalisée sur l'estran de Ronces-les-Bains, plage située dans le sud de la baie de Marennes-Oléron. Les marées dans la baie sont semi-diurnes avec une amplitude proche de 6 m à la Rochelle. Les eaux marines entrent principalement par le Nord de la baie (Pertuis d'Antioche) et progressent en résiduelle vers le Sud grâce aux chenaux du centre (Dechambenoy *et al.* 1977). Les eaux marines entrent aussi par le Pertuis de Maumusson mais influencent seulement la partie sud du bassin (chapitre 3). Les apports d'eau estuarienne se font principalement par la Charente et éventuellement par la Gironde (en cas de très forte crue). L'estran de Ronces-les-Bains est proche de la Seudre qui draine en superficie l'essentiel des marais ostréicoles du bassin de Marennes-Oléron (Grelon 1978).

Sur les zones intertidales de la baie, la dynamique temporelle du seston est fortement corrélée au double régime des courants de marée et des vents (Raillard *et al.* 1994, Raillard &

Ménesguen 1994). Les variations saisonnières de la température sont typiques d'une zone tempérée, un minimum en hiver (décembre, 6 °C) et un maximum en été (juillet, 24 °C). De plus amples détails sur l'hydrographie et les conditions sédimentaires dans la baie ont été données par Héral *et al.* (1983) et Sauriau *et al.* (1989), voir aussi le chapitre 1.

Sur l'estran de Ronce-les-Bains, le banc de coque s'étend sur environ 50 hectares et peut être divisé en trois parties selon le type de sédiment et le temps d'émersion :

La partie haute de l'estran (23,8 ha) se caractérise par un sédiment de sables fins avec moins de 1% de matière organique (déterminé par perte au feu à 450°C). Les espèces dominantes sont *Arenicola marina*, *Abra tenuis*, *Hydrobia ulvae*, *Cerastoderma edule*, *Bathyporia* sp., *Scoloplos armiger* et *Scrobicularia plana*.

Dans la partie moyenne de l'estran, vers le niveau de mi-marée (11,3 hectares), le sédiment est aussi composé de sables fins avec environ 1% de matière organique. Les espèces dominantes sont *Hydrobia ulvae*, *Cerastoderma edule*, *Notomastus latericeus*, *Tharyx marioni*, *Scoloplos armiger*. Dans les années 1980-1985, cette partie de la plage était recouverte d'un herbier dense de *Zostera noltii* mais cet herbier a progressivement disparu dans les années 1985-1986 (Sauriau, comm. pers.). Il est possible de remarquer d'après les photographies aériennes de Grelon (1978, p. 243) que cet herbier était quasiment absent en 1964, justement après les hivers rigoureux de 1962-1963. Au cours de l'année 1995, seules quelques petites taches de *Zostera noltii* persistaient. L'aspect microtopographique de cet estran se caractérise dans la partie haute et moyenne de la plage par des « ripple-mark » de quelques centimètres de hauteur générés par les courants.

La partie basse de l'estran (13,3 ha), située au-dessus du niveau de basse mer de morte-eau se caractérise par un sédiment d'aspect plus lisse, composé de sables fins envasés (teneur en pélites de 23% en masse) avec 2,6% de matière organique. La macrofaune

est caractérisée par *Hydrobia ulvae*, *Abra tenuis*, *Tharyx marioni*, *Notomastus latericeus*, *Ampharete* sp. Le reste de l'estran est occupé par les parcs ostréicoles.

Bien que plusieurs espèces de macroalgues existent à Ronces-les-Bains, (*Chondria dasyphylla*, *Fucus serratus*, *Fucus vesiculosus*, *Enteromorpha compressa*, *Porphyra umbilicalis*, *Ulva rigida*) elles sont principalement situées dans ou à proximité des parcs ostréicoles. Le verdissement estival des estrans (développement généralisé des *Ulvae* spp. et des *Enteromorpha* spp.) n'est pas observé à Ronce-les-Bains. Cependant, *Chondria dasyphylla*, *Enteromorpha compressa* et *Ulva compressa* peuvent être récoltées tout au cours de l'année attachées aux coquilles de coques éparpillées sur l'estran.

6.2.2 Echantillonnage de la population de coque

Les coques ont été échantillonnées selon un transect de 300 m de long en trois stations respectant la topographie de l'estran : parties haute (H), moyenne (M) et basse (L). La durée de l'immersion est respectivement de 48 %, 55 % et 75 % aux trois sites échantillonnés. L'échantillonnage a été conduit mensuellement entre février 1995 et février 1996. Pour estimer les abondances et biomasses, 3 réplicats de 0,25 m² ont été échantillonnés en chaque station et tamisés sur maille carrée de 1 mm de côté. Les échantillons ont été stockés au formol neutralisé et dilué de 10 %.

Afin d'établir des relations « taille-poids », 10 coques par classe d'âge ont été récoltées à la main en chaque station, puis conservées 24 h dans de l'eau de mer filtrée. La plus grande longueur des coquilles a été mesurée au vernier (précision de 0,1 mm). La masse des tissus secs (DW) a été déterminée après lyophilisation. Les tissus sont ensuite brûlés au four à moufles (540 °C pendant 6 h) pour estimer les teneurs en cendres. Les teneurs en carbone organique ont été déterminées par analyse CHN (Perkin Elmer 2400) après acidification (10 % HCl) pour éliminer les carbonates. Les relations d'allométrie entre

longueur de coquille (L) et masse des tissus (W) ont été établies mensuellement $\log W = \log a + b \log L$ afin d'estimer la biomasse des individus dont seule la longueur de coquille a été mesurée.

L'âge des individus a été déterminé en comptant les anneaux d'arrêt hivernal de croissance qui sont clairement visibles pour cette population (Sauriau 1992).

6.2.3 Estimation des termes de production et d'élimination

Les termes de production (P) et d'élimination (E) pour chaque classe d'âge ont été calculés selon les méthodes de la somme des accroissements et de la somme des pertes (voir la revue de Crisp 1984).

$$P = \Sigma[(N_t + N_{t+1})/2 \cdot (W_{t+1} - W_t)], \quad E = \Sigma[(W_{t+1} + W_t)/2 \cdot (N_t - N_{t+1})],$$

Avec N_t = l'abondance d'une cohorte au temps t , W_t = la masse moyenne d'un individu d'une cohorte au temps t .

Les totaux des termes de production et d'élimination pour la population sont calculés par la somme des termes de production et d'élimination entre cohortes.

$$\text{La biomasse moyenne est } B = \Sigma(N_t \cdot W_t)/n,$$

avec n = le nombre de date échantillonnée sur l'année.

En général, les estimations de production secondaire pour *Cerastoderma edule* ont été calculées en biomasse de tissu sans cendres (Warwick & Price 1975, Hibbert 1976, Evans 1977, Jensen 1993) ou bien en teneur en carbone organique (Warwick *et al.* 1979). Pour convertir une masse de tissus secs (DW) en masse de tissus secs sans cendres (AFDW) ou en teneur en carbone organique (C), les deux droites de régression log - log ont été calculées (Figure 6-1) : $\text{AFDW} = 0,915 \text{ DW} - 0,003$ ($R^2 = 0,999$, $n = 729$),

$$C = 0,321 \text{ DW} + 0,001 \text{ (} R^2 = 0,987, n = 578 \text{)}.$$

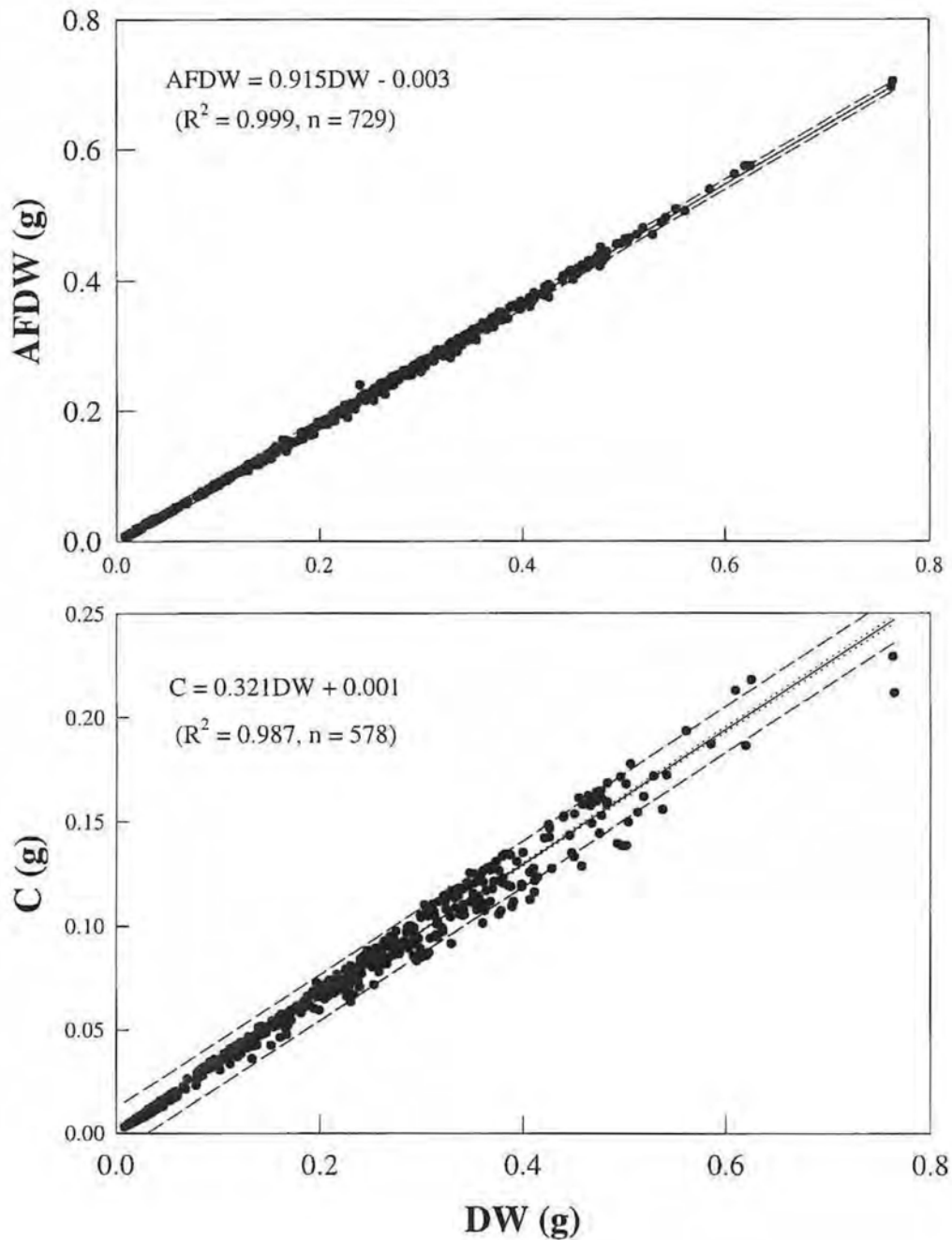


Figure 6-1 : Relation entre la masse des tissus secs sans cendre (AFDW), graphe du haut, la masse de carbone organique des tissus, graphe du bas, et la masse des tissus secs (DW) de *Cerastoderma edule*. La probabilité d'accepter au seuil d'erreur de 5% l'hypothèse de l'absence d'une régression linéaire est $P < 0,001$ pour chaque équation.

6.2.4 Echantillonnage pour analyses isotopiques

L'échantillonnage des coques et des sources de nourriture a été mené aux mêmes dates que l'échantillonnage quantitatif de la population de coques. Les espèces récoltées et les méthodes utilisées pour les analyses isotopiques ont été détaillées dans le chapitre 4.

L'utilisation d'un modèle de mélange à deux sources (voir sa justification dans le chapitre 4), microphytobenthos (MPB) et matière organique particulaire en suspension (MOP), en utilisant leurs valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ comme valeurs aux limites permet de calculer la contribution du microphytobenthos à la biomasse des individus analysés :

$$\% \text{ microphytobenthos} = \frac{\delta^{13}\text{C}_{\text{coque}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{MOP}} - f}{\delta^{13}\text{C}_{\text{microphytobenthos}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{MOP}}} \times 100$$

avec $f = +1 \text{ ‰}$, l'enrichissement moyen du carbone animal relativement au carbone de sa nourriture (DeNiro & Epstein 1978, Fry & Sherr 1984).

Les biomasses mensuelles, exprimées en unité de carbone, de chaque classe d'âge ont été ensuite pondérées de ce facteur de dépendance à la ressource en microphytobenthos, ce qui a permis d'exprimer les termes de production dans cette même unité. La contribution du carbone microphytobenthique à la production annuelle de chaque classe d'âge pour un site a été calculée par la sommation des estimations de productions mensuelles. Enfin, la contribution relative du microphytobenthos à la production annuelle de la population est pondérée de celle obtenue pour chaque classe d'âge selon la formule :

$$\% \text{ microphytobenthos} = \frac{\sum_{i=1}^x (\% \text{ microphytobenthos}_x \times \text{production}_x)}{\sum_{i=1}^x \text{production}_x}$$

avec $x = \text{classe d'âge}$.

6.3 RESULTATS

6.3.1 Recrutement, abondance et biomasse

L'abondance moyenne des coques sur l'année 1995 à Roncc-les-Bains fut respectivement de 262 ± 209 ind m^{-2} et 259 ± 277 ind m^{-2} aux stations H et M. Pour la partie basse de la plage (station B), l'abondance moyenne fut 8 fois plus faible (35 ± 35 ind m^{-2}) que celle des autres stations (Figure 6-2). Le recrutement de 1995 fut discernable dès début mai - juin quel que soit le site (Figure 6-3) mais le maximum des recrutements apparut en août - septembre (Figure 6-2) avec un décalage selon le niveau d'émergence. Les abondances maximales des recrues furent observées au niveau de la mi-marée, station M, avec plus de 1000 ind m^{-2} , elles furent plus faibles en haut de l'estran (700 ind m^{-2}) et négligeable en bas de l'estran (Figure 6-2).

Un recrutement secondaire apparut pendant l'automne 1995 (novembre - décembre) quel que soit le site, mais son intensité fut en comparaison du précédent 10 fois plus faible. A l'opposé du schéma spatial adopté par le recrutement estival, avec un maximum vers le niveau de mi-marée, il y eut pour le recrutement automnal une nette tendance décroissante corrélée avec le niveau d'émergence (Figure 6-2). De septembre pour la station H et d'août pour les stations M et B, les abondances de coques ont fortement décru corrélativement à une forte mortalité des recrues qui apparaît être identique pour les deux périodes de recrutement.

Trois cohortes (1992, 1994 et 1995) dominèrent la population en 1995 (Figure 6-2). La cohorte 1994 fut prépondérante aux stations H et M depuis le début de l'étude en février jusqu'au début de l'été. Les maxima d'abondances et de biomasse de cette classe d'âge furent mesurés en haut et milieu de plage (stations H et M) mais furent significativement réduits pendant les premiers mois de l'hiver 1995-1996. Par exemple, au niveau de la mi-marée, une biomasse maximale de 30 g m^{-2} fut mesurée en août et 6 mois plus tard elle n'était plus que de 2 g m^{-2} pour la cohorte 1994 (Figure 6-2). La structure en âge de la population de coques en

1995 fut aussi caractérisée par une absence relative de la cohorte 1993 et l'abondance de la cohorte 1992 à la fois au niveau de la mi-marée et en bas de plage. Des coques âgées de 4 ans (cohorte 1991) furent observées en chaque station mais leurs abondances furent très faibles, moins de 5 à 10 ind m⁻². Aucune coque de plus de 5 ans ne fut observée à Ronce-les-Bains en 1995 (Figures 6-2 & 6-3).

La biomasse moyenne (tissus secs sans cendres) de la population de *Cerastoderma edule* varia en 1995 de moins de 6 g m⁻² aux stations B et H à plus de 15 g m⁻² au niveau de la mi-marée (Figure 6-2, Tableau 6-1). La biomasse de la cohorte 1994 représenta en 1995 plus de 50 % de la biomasse totale en haut et milieu de plage (stations H et M, Figure 6-2). La cohorte de l'année 1992 fut prépondérante en bas de plage (66% de la biomasse totale) alors que les cohortes 1994 et 1995 ont eu des biomasses beaucoup plus faibles en bas de plage qu'aux deux autres stations. Le niveau de mi-marée (station M) apparaît alors comme un site optimal avec une biomasse moyenne annuelle 3 fois plus forte qu'aux deux autres sites et une contribution assez similaire des différentes cohortes à la structure démographique de la population, même pour la classe d'âge 1993 qui est quasiment absente du reste de l'estran (Figure 6-2, Tableau 6-1).

6.3.2 Croissance de la coquille

La croissance de la coquille a suivi en 1995 un schéma saisonnier similaire pour les trois stations échantillonnées mais ces trois stations diffèrent par leurs taux de croissance (Figure 6-3). Les individus du groupe 0 (cohorte 1995) grandirent depuis mai jusqu'à novembre aux stations de mi-marée et de bas d'estran (stations M et B) mais apparaissent avoir grandi de façon continue de juin 1995 à janvier 1996 en haut de plage, station H (Figure 6-3). Le taux de croissance du groupe 0 apparaît positivement corrélé au taux d'immersion :

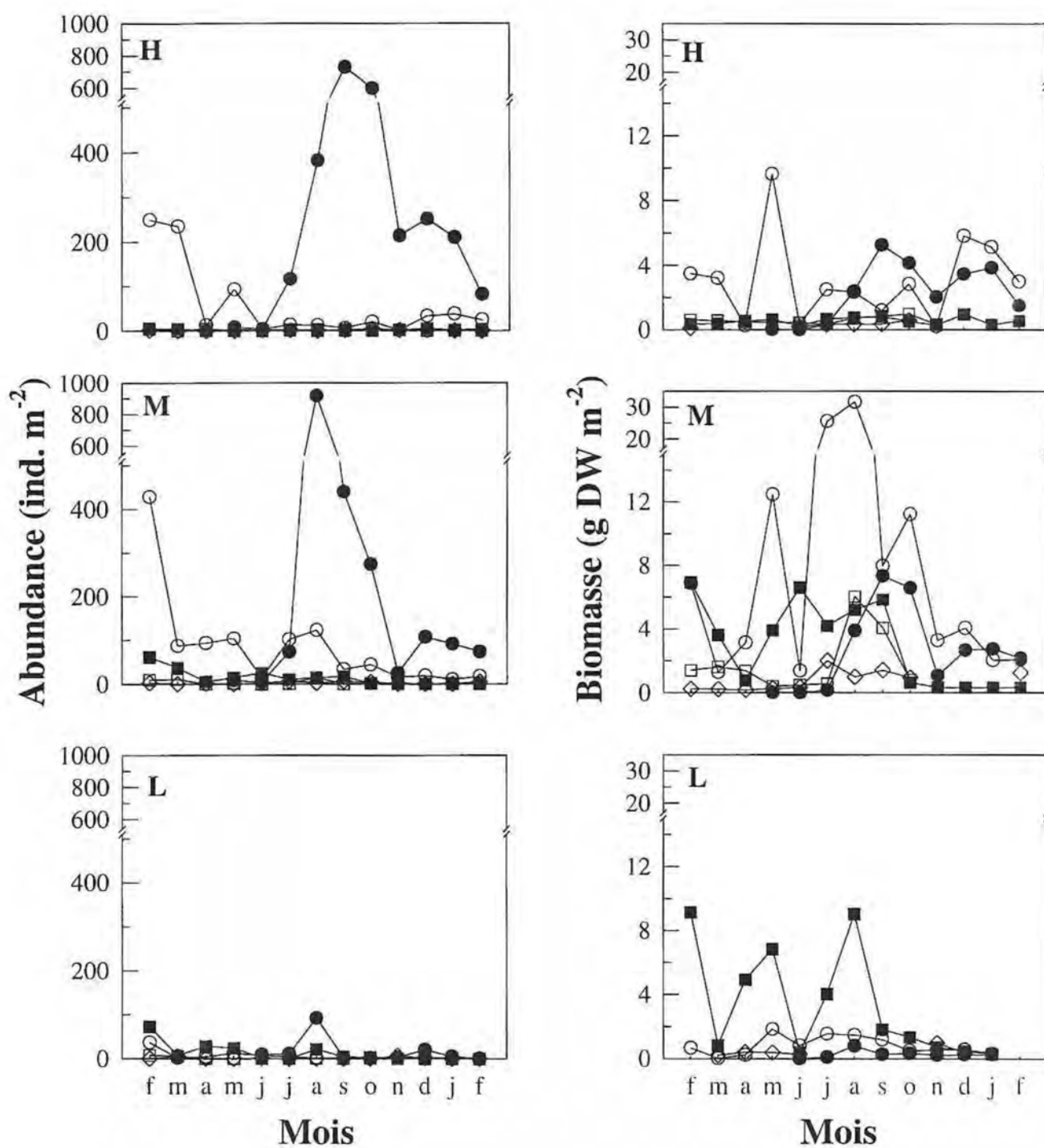


Figure 6-2 : Abondance moyenne (ind m⁻²) et biomasse moyenne (g DW m⁻²) de chaque classe d'âge de *Cerastoderma edule* aux trois stations depuis février 1995 jusqu'en février 1996. Classes d'âge 1995 (●), 1994 (○), 1993 (◇), 1992 (■) et 1991 (□).

ainsi au début de l'hiver 1995-1996, les juvéniles de 1995 avaient des tailles moyennes respectives de $13,7 \pm 2,0$ mm, $16,2 \pm 1,3$ mm et $18,5 \pm 2,2$ mm aux trois stations H, M et B. Le taux de croissance du recrutement automnal fut extrêmement faible et la plupart de ces individus sont morts au cours de leur premier hiver.

En 1995, la période principale de croissance du groupe 1 (classe d'âge 1994) s'est étalée depuis le printemps jusqu'au début de l'été (avril à septembre). Cependant, il apparaît nettement que la croissance de la cohorte 1994 dans le bas de plage a débuté beaucoup plus tôt dès le début mars (station B, Figure 6-3). A la fin de leur seconde période de croissance, la taille moyenne des individus nés en 1994 a atteint respectivement $24,3 \pm 1,6$ mm, $26,6 \pm 1,8$ mm et $29,1 \pm 2,0$ mm aux stations H, M et B. Une tendance similaire est observable pour la croissance de la cohorte 1993 malgré sa rareté. Aucune coque plus grande que 34 mm n'a pu être échantillonnée en 1995.

6.3.3 Estimation de la production secondaire

La production secondaire en 1995, tous groupes d'âge confondus, varia de $8 \text{ g m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (masse des tissus secs sans cendre) aux stations de haut et bas de plage à plus de $32 \text{ g m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ au niveau de la mi-marée. Convertie en unité de carbone organique, la production secondaire annuelle de 1995 varia de 2,73 à $11,39 \text{ g C m}^{-2}$ en 1995 selon les stations (Tableau 6-1). Alors que l'élimination annuelle en haut de plage ($7,05 \text{ g m}^{-2} \text{ an}^{-1}$) fut quasi égale à la production annuelle, l'élimination aux autres stations dépassa la production annuelle de 1 à $1,5 \text{ g m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ soit environ de -6 % au niveau de mi-marée et de -19% pour la bas de plage (Tableau 6-1).

Le ratio production annuelle sur biomasse moyenne ($P:B$ moyen) a suivi le même schéma spatial avec des valeurs respectives de 1,4, 2,3 et 1,7 an^{-1} selon le gradient hypsométrique. Il faut cependant noter que les valeurs du ratio $P:B$ moyen suivent toutes la

même tendance, quelles que soient les cohortes : elles sont corrélées au temps d'immersion avec un doublement voire un triplement des valeurs entre le haut de plage et le bas de plage.

La contribution d'une classe d'âge donnée à la production secondaire de 1995 diffère notablement entre les stations : les groupes 0 et 1 (cohortes 1995 et 1994) ont eu une contribution majeure (plus de 80 %) à la production annuelle en haut de plage et au niveau de la mi-marée. Au contraire, 64 % de la production annuelle de 1995 fut assurée par la cohorte 1992 (groupe 3) en bas de plage. La contribution de la classe d'âge 1993 à la production annuelle de la population resta mineure en proportion de celles des autres classes d'âge.

6.3.4 Utilisation d'un modèle de mélange à deux sources

Il a été précédemment démontré (chapitre 4) que 4 sources de nourriture bien distinctes étaient potentiellement disponibles pour les coques de l'estran de Ronce-les-Bains : de la matière organique particulaire (MOP) en provenance des chenaux et advectée à chaque période de flot sur l'estran (la MOP peut contenir du phytoplancton estuarien et marin soit vivant soit détritique), du microphytobenthos remis en suspension, des macroalgues (*Enteromorpha* spp., *Fucus* spp. *Ulva* spp.) sous forme de détritits et des plantes marines (*Zostera noltii*).

Concernant, la MOP, il n'apparaît aucune variation saisonnière significative dans le jeu des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP provenant des trois chenaux de Maumusson, Seudre et du Chapus. Des valeurs moyennes communes aux trois chenaux sont retenues avec en $\delta^{13}\text{C}$ une moyenne de $-22,2 \pm 1,1$ et en $\delta^{15}\text{N}$ une moyenne de $5,0 \pm 0,9\%$ (n=18).

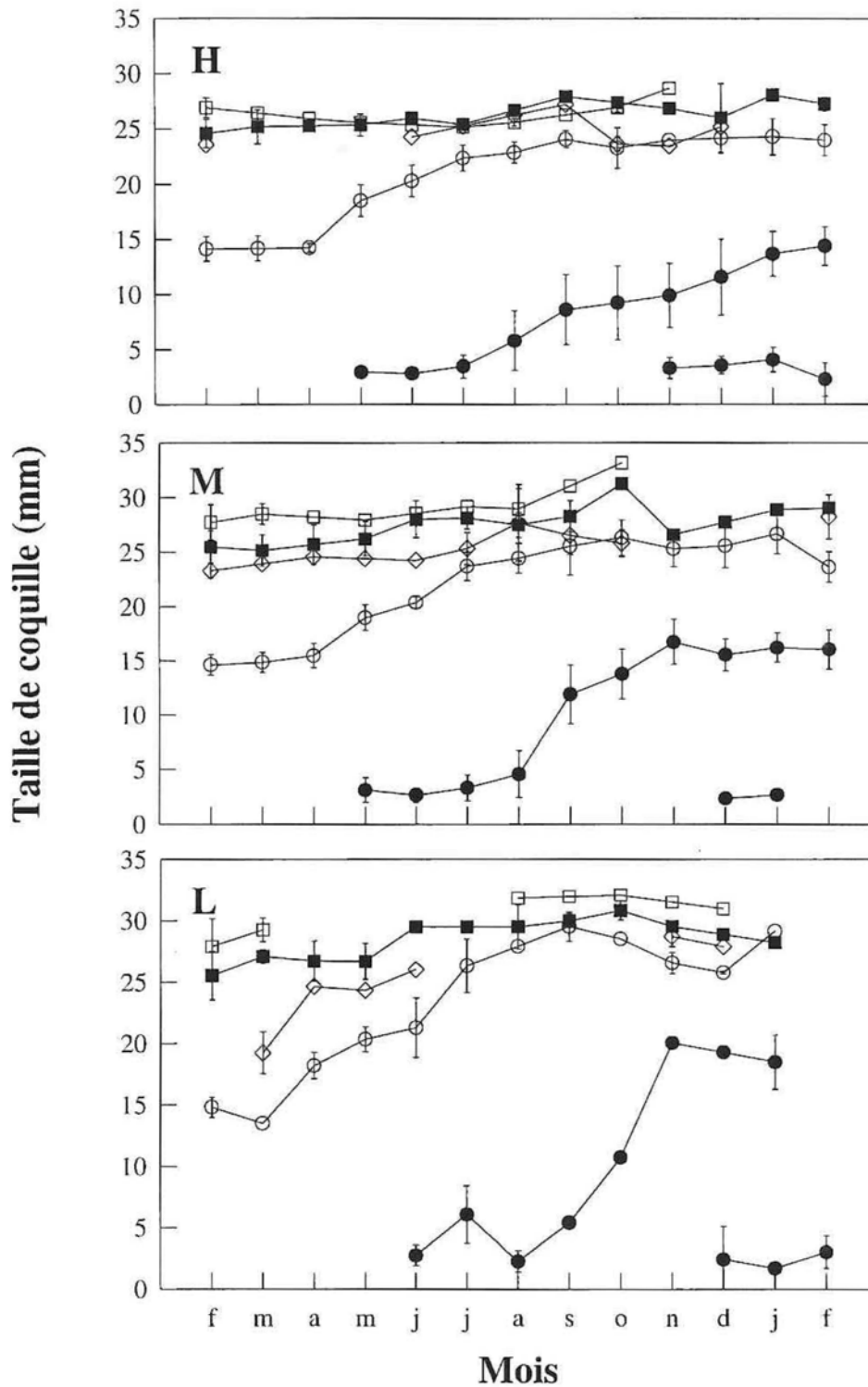


Figure 6-3 : Croissance de la coquille (mm) des classes d'âge aux trois stations depuis février 1995 jusqu'en février 1996. Classes d'âge 1995 (●), 1994 (○), 1992 (■) et 1991 (□). La moyenne ± 1 écart type sont indiqués.

Tableau 6-1 : Production (*P*), élimination (*E*), biomasse moyenne annuelle (*B* moyen) et rapport *P*:*B* moyen pour *Cerastoderma edule* de l'estran de Ronce-les-Bains. Le signe (*) indique que les estimations ont été faites de mai 1995 à février 1996 et le signe (**) que les estimations sont biaisées de par les fluctuations aléatoires des effectifs.
DW, poids sec ; *AFDW*, poids sec sans cendre

Station	Groupe d'âge	<i>P</i> g DW·m ⁻² ·an ⁻¹	<i>E</i> g DW·m ⁻² ·an ⁻¹	<i>B</i> g DW·m ⁻² ·an ⁻¹	<i>P</i> : <i>B</i> an ⁻¹
H	1995	4.46	-2.99	2.28*	1.96*
	1994	3.41	-3.72	3.05	1.12
	1993	0**	0.28	0.14	0**
	1992	0.47	-0.28	0.53	0.90
	1991	0.19	-0.72	0.44	0.42
total	g DW·m ⁻² ·an ⁻¹	8.53	-7.71	5.92	1.44
	g AFDW·m ⁻² ·an ⁻¹	7.79	-7.05	5.41	
	g C·m ⁻² ·an ⁻¹	2.73	-2.48	1.90	
M	1995	14.12	-11.98	2.65*	5.33*
	1994	14.60	-14.14	8.67	1.68
	1993	0.65	0.00	0.60	1.10
	1992	4.04	-8.10	2.99	1.35
	1991	2.08	-3.71	1.28	1.62
Total	g DW·m ⁻² ·an ⁻¹	35.49	-37.93	15.60	2.28
	g AFDW·m ⁻² ·an ⁻¹	32.47	-34.70	14.27	
	g C·m ⁻² ·an ⁻¹	11.39	-12.18	5.01	
L	1995	1.12	-1.12	0.18*	6.22*
	1994	1.56	-1.70	0.74	2.11
	1993	0.87	-0.97	0.20	4.35
	1992	4.99	-6.01	3.06	1.63
	1991	0**	-0.34	0.43	0**
Total	g DW·m ⁻² ·an ⁻¹	8.54	-10.14	4.60	1.86
	g AFDW·m ⁻² ·an ⁻¹	7.80	-9.28	4.20	
	g C·m ⁻² ·an ⁻¹	2.74	-3.26	1.47	

Concernant le microphytobenthos, Riera & Richard (1996) et Riera *et al.* (1996) ont extrait et dosé des diatomées benthiques issues de sédiments vaseux de la baie en diverses saisons et divers sites. Les valeurs qu'ils obtiennent en $\delta^{13}\text{C}$ ne permettent pas d'étayer l'hypothèse d'une variation saisonnière en $\delta^{13}\text{C}$ du microphytobenthos. Des valeurs moyennes en $\delta^{13}\text{C}$ de $-16,0 \pm 0,6$ (n=8) et en $\delta^{15}\text{N}$ de $5,3 \pm 0,8\%$ (n=8) sont retenues. La valeur en $\delta^{13}\text{C}$ du microphytobenthos est clairement distincte de celle de la MOP avec un écart de 6,2 ‰.

Concernant les macroalgues, les valeurs mesurées en $\delta^{13}\text{C}$ varient de -20,1 ‰ à -11,1 ‰ (n=18); Elles sont compatibles avec un transfert trophique vers les coques en incluant un enrichissement de 1 ‰ en $\delta^{13}\text{C}$ pour un seul niveau trophique. Cependant, si est considéré un enrichissement présumé de +3 à +4 ‰ pour un seul niveau trophique dans l'assimilation de l'azote, les valeurs mesurées en $\delta^{15}\text{N}$ des macroalgues (gamme de 6,9 à 10,6, n=19) suggèrent que les coques n'assimilent pas cette source de nourriture.

Une conclusion similaire est obtenue pour la zostère *Zostera noltii* ($\delta^{13}\text{C}$ de $-11,1 \pm 1,0$ et $\delta^{15}\text{N}$ de $7,0 \pm 0,5\%$ avec n=6) mais dans ce cas la rareté de l'espèce sur l'estran (quelques tâches de superficie inférieure à $1/10 \text{ m}^{-2}$) ne permet pas de supposer qu'elle intervient de façon majeure pour soutenir la croissance de la coque.

Finalement, seuls le microphytobenthos remis en suspension ($\delta^{13}\text{C} = -16,0 \pm 0,6 \text{ ‰}$) et la MOP du seston advectée sur l'estran ($\delta^{13}\text{C} = -22,2 \pm 1,1 \text{ ‰}$) constituent de façon évidente la nourriture majoritairement assimilée par les coques de cet estran (chapitre 4, Figure 4-2). Comme la valeur en $\delta^{13}\text{C}$ du microphytobenthos est clairement distincte de celle de la MOP (écart de 6,2 ‰), cela permet d'utiliser un modèle de mélange à deux sources, ce modèle étant basé sur les isotopes stables du carbone.

Ainsi, les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des coques adultes et des juvéniles peuvent être distribuées entre les deux bornes de l'équation du modèle de mélange (Figure 6-4). Les valeurs hivernales en $\delta^{13}\text{C}$ proches de -19 ‰ des coques adultes indiquent clairement l'assimilation dans les mois précédents de 66 % de carbone issu de la MOP et de 34 % de carbone issu du microphytobenthos. Au cours de leur croissance printanière et estivale, il apparaît clairement que la proportion de carbone issu du microphytobenthos augmente régulièrement chez les coques adultes : ainsi du printemps à l'automne, le carbone assimilé provient pour 57 à 65 % du microphytobenthos contre 35 à 43 % de carbone issu de la MOP. Sans aucune ambiguïté, les recrues du printemps (taille ≤ 5 mm) et les juvéniles de coques assimilent au cours de leur croissance estivale - automnale de 100 % à 85 % de carbone issu du microphytobenthos (Figure 6-4).

Les mesures isotopiques ont été obtenues tous les trois mois. Il peut être déduit des calculs des rapports P/B moyenne (Tableau 6-1) que le turn over moyen des individus adultes varie de 0,5 à 0,9 an (soit 6 à 10 mois) et que celui des juvéniles de 1995 varie de 0,2 à 0,5 an selon le site sur l'estran, soit de 2 à 6 mois. De ce fait, le pas de temps de 3 mois utilisé pour définir la composition isotopique des animaux apparaît pertinent au vue des larges périodes sur lesquelles les coques vont intégrer la variabilité temporelle des sources de nourriture. Cela permet aussi de combiner les estimations trimestrielle des pourcentages d'utilisation du microphytobenthos et de la MOP avec les estimations mensuelles des termes de production secondaire de chaque classe d'âge puis de sommer séparément ces estimations pour estimer la contribution pondérée du microphytobenthos et de la MOP à la production secondaire de la population (Tableau 6-2). Il ressort de ces estimations que 82 à 97 %, du haut vers le bas de plage, de la production secondaire annuelle des coques juvéniles de 1995 est issue du microphytobenthos. Pour les cohortes adultes, cette contribution n'est que de 67 à 60 %, du haut vers le bas de plage, de microphytobenthos à leur production annuelle.

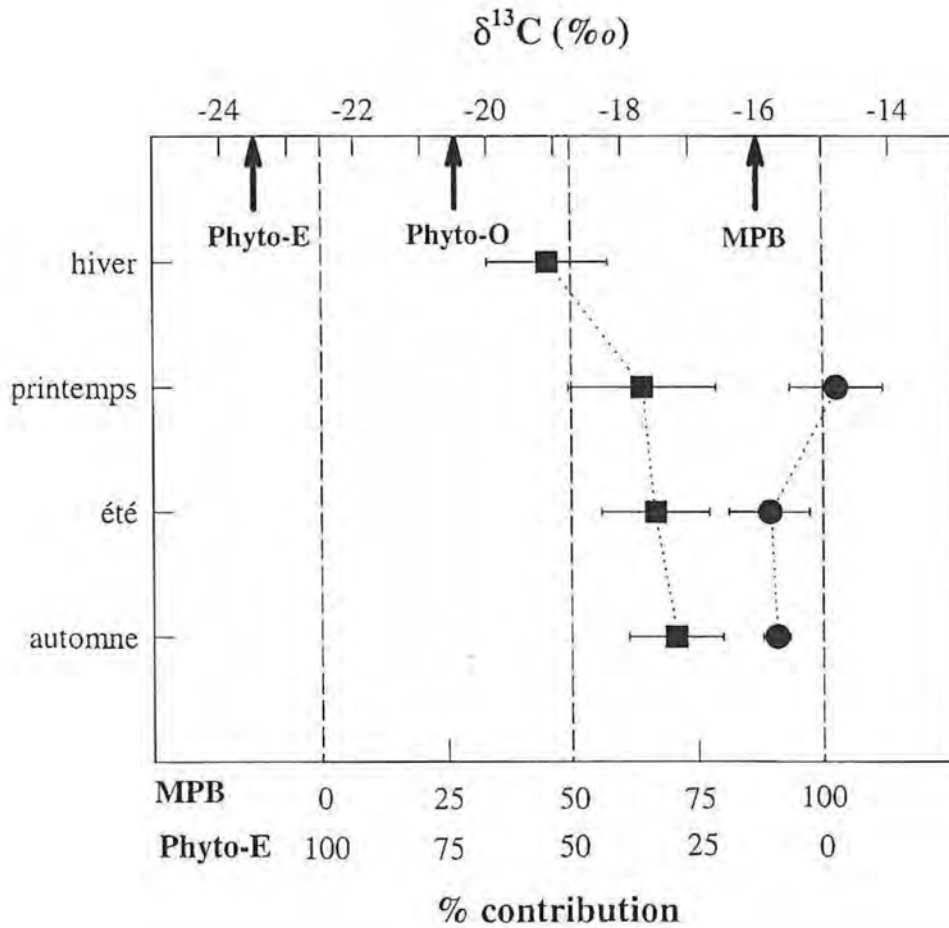


Figure 6-4. Variations saisonnières de la composition en isotope stable du carbone des *Cerastoderma edule* juvéniles (●) et adultes (■) (moyenne ± 1 écart type). Les flèches sur l'axe supérieur horizontal indiquent les deux sources de nourriture retenues dans le modèle de mélange : matière organique particulaire MOP à gauche et microphytobenthos MPB à droite. L'axe inférieur dont les origines (0 % et 100 %) sont décalées de + 1.0 ‰ du fait de l'enrichissement isotopique en carbone des consommateurs (lignes hachurées) donne directement les proportions de carbone assimilé issu de chacune des deux sources de nourriture.

Tableau 6-2 : Contribution du carbone issu du microphytobenthos à la production secondaire des juvéniles (1955) et des adultes (1991 à 1994) de *Cerastoderma edule*.

Station	Groupe d'âge	Production g C·m ⁻² ·an ⁻¹	Contribution de microphytobenthos g C·m ⁻² ·an ⁻¹ , (%)
H	Juveniles	1.43	1.18 (82)
	Adultes	1.30	0.87 (66)
	Total	2.73	2.05 (75)
M	Juveniles	4.53	4.01 (88)
	Adultes	6.86	4.12 (60)
	Total	11.39	8.12 (71)
L	Juveniles	0.36	0.34 (94)
	Adultes	2.38	1.42 (59)
	Total	2.74	1.77 (64)

Tableau 6-3 : Contribution pondérée du carbone issu du microphytobenthos à la production secondaire annuelle de la population de *Cerastoderma edule* de l'estran de Ronce-les-Bains (50 hectares) en baie de Marennes-Oléron.

Zone de plage	Surface x 10 ⁴ m ²	P de la population kg C	Contribution de microphytobenthos kg C, (%)
Haut	23.80	651.7	489.7 (75)
Milieu	11.32	1289.6	919.3 (71)
Bas	13.31	364.9	236.3 (65)
Total	48.43	2306.2	1645.3 (71)

Lorsque les estimations sont pondérées des superficies des trois zones de l'estran, les résultats indiquent que globalement la population de coques de Ronce-les-Bains retire de 65 à 75% de son carbone du microphytobenthos (Tableau 6-3).

6.4 DISCUSSION

6.4.1 Recrutement et croissance

Suite à l'activité de gamétogenèse hivernale avec une ponte principale en fin de printemps - début d'été (voir le chapitre 5), le recrutement estival qui en découle assure le renouvellement annuel de la population (Figure 6-2). Une ponte secondaire automnale existe dont l'importance dépend du niveau tidal (chapitre 5) mais le recrutement automnal reste mineur. Les recrues de l'automne disparaissent généralement au cours de leur premier hiver comme observé en 1984-1986 par Sauriau (1992). Cette dynamique du recrutement observée pour les coques de Ronce-les-Bains correspond assez bien au schéma décrit pour l'espèce le long des côtes nord - atlantiques avec généralement une activité de ponte polycyclique et des recrutements sur plusieurs saisons mais avec généralement un recrutement principal (Guillou *et al.* 1990, voir aussi la synthèse de Sauriau 1992). Il faut cependant noter que cette espèce montre une très grande plasticité de son cycle reproducteur ainsi que de l'intensité de ses recrutements (Seed & Brown 1978, Möller & Rosenberg 1983, Ducrotoy *et al.* 1991, Beukema *et al.* 1993). Ainsi en Bretagne nord, Guillou *et al.* (1992) et Guillou & Tartu (1994) décrivent une population avec une reproduction automnale et des recrutements principaux en hiver, ce qui est en opposition complète avec les caractéristiques trouvées chez la population de Ronce-les-Bains ou dans la baie d'Arcachon (Guillou *et al.* 1992). Curieusement, des résultats concordants avec ces deux schémas divergents ont été trouvés par Seed & Brown (1978) en Irlande du Nord selon les années (observations de 1972-1973, recrutement automnal, observations de 1974-1976 recrutement printanier). Il peut être conclu que les

caractéristiques locales (thermiques, trophiques, compétition, prédation) de chaque population sont alors déterminantes pour expliquer la variabilité annuelle du cycle reproducteur (chapitre 5) et des périodes de recrutement chez cette espèce.

Il ne semble pas apparaître de corrélation négative entre l'intensité du recrutement estival et le stock d'adultes en place (Figure 6-2). Au contraire, les maxima d'abondance des recrutements (900 ind m⁻²) sont observés au niveau de la mi-marée où la biomasse des adultes est maximale (30 à 40 g m⁻²). Pour les autres sites de l'estran de Ronce-les-Bains, les biomasses des adultes sont plus faibles (< 10 g m⁻²) mais les recrutements sont aussi plus faibles (haut de plage) voire nuls (bas de plage près des parcs ostréicoles). On aurait dû s'attendre à des résultats opposés en tenant compte de la relation inverse qui existe entre la biomasse des géniteurs et l'intensité des recrutements, relation inverse décrite par de nombreux auteurs (par exemples Hancock 1973, Bachelet *et al.* 1992a). Cependant, un examen plus fin des ordres de grandeur de ces deux variables montre que les observations de 1995 à Ronce-les-Bains sont toutes situées en dessous des seuils donnés par Bachelet *et al.* (1992). En effet, en dessous d'une biomasse de 30 à 40 g tissus secs m⁻², l'intensité des recrutements peut varier librement de 0 à 1.000 jusqu'à 10.000 recrues m⁻², en fonction des caractéristiques abiotiques des habitats comme suggéré par Bachelet *et al.* (1992b).

D'autres facteurs interviennent alors comme l'instabilité biosédimentaire (Ducrotoy & Desprez 1986, Ducrotoy *et al.* 1987) ou la prépondérance de la prédation dans les bas niveaux de l'estran (Reise 1985, Sutherland *et al.* 1987). Dans le cas de la plage de Ronce-les-Bains, l'instabilité des sédiments fins envasés du haut de plage, comme montrée par la présence constante tout au cours de l'année de ripples marks générés par les vagues et clapots de vents, permet d'expliquer les plus faibles taux de survie des recrutements et les plus faibles biomasses des adultes comparativement au niveau de la mi-marée. Le bas de plage est aussi plus envasé mais la population de coque y subit aussi, outre une prédation potentielle plus

élevée par les prédateurs naturels, une plus grande activité anthropique estivale (pêche à pied, retournement des sols) néfaste à la sédentarisation et à la survie des recrues (Figure 6-2). En ce bas de plage, seul le recrutement de l'année 1992, dont les adultes dominent en biomasse, semble avoir été bon. En définitive, la position médiane au niveau de la mi-marée apparaît comme un optimum pour la population de coque de Ronce-les-Bains, tant avec des maxima d'abondance des juvéniles et des adultes qu'avec un nombre élevé de classes d'âge représentées. Il ne semble cependant pas que cette caractéristique locale puisse être généralisée pour l'espèce car des exemples opposés sont observés avec des maxima de biomasse dans les bas niveaux des estrans (Jensen 1993, de Montaudouin 1996) ou en position constamment immergée (Möller & Rosenberg 1983).

6.4.2 Croissance

Il est bien établi que la croissance de la *Cerastoderma edule* est positivement corrélée au temps d'immersion. La plupart des auteurs ont établi cette relation en utilisant la taille de la coquille de certains groupes d'âge (par exemples. Jensen 1992, 1993, de Montaudouin 1996) sous la condition que les populations étudiées n'étaient pas soumises à une mortalité sélective selon la taille. Or c'est le cas de la population de Ronce-les-Bains. Il n'est donc pas surprenant de noter l'existence que de faibles différences significatives dans le paramètre de croissance L_{∞} selon les niveaux tidaux (chapitre 5) puisque à partir d'une taille de 25 mm les individus subissent une mortalité par pêche (Sauriau 1992). En revanche, pour les groupes d'âge ne subissant pas de mortalité par pêche (taille inférieure à 25 mm) il est clairement noté que la taille au premier hiver des groupes d'âge 0 et 1 augmente bien avec le temps d'immersion (Figure 6-3). De Montaudouin (1996) trouve des résultats similaires. La compétition intra spécifique (effet densité dépendant) peut aussi modifier les performances de croissance (Reise 1985, Peterson & Black 1987, Jensen 1992, 1993, de Montaudouin 1996). Cependant les

niveaux d'abondance ou de biomasse des adultes sont restés assez faibles en 1995 (100 ind m⁻² ou 30 g tissus sec m⁻², Figure 6-2) et il ne semble pas probable d'invoquer ici les conséquences de ces processus.

Il n'y a pas de synchronisme saisonnier de la croissance entre adultes et juvéniles, pour un niveau tidal donné sur la plage de Ronce-les-Bains (Figure 6-3). Les adultes (groupe 1+) grandissent préférentiellement au printemps - été avec un taux de croissance maximal d'avril jusqu'en juin alors que les juvéniles grandissent durant l'été - l'automne. Ce non synchronisme tient simplement aux périodes de recrutement qui sont estivales et / ou automnales. Ce schéma démographique décalé est généralement observé (Farrow 1971, Barnes 1973, Jensen 1992) mais les observations de Guillou & Tartu (1994) en baie de Morlaix et de Seed & Brown (1978) baie de Greyabbey (Irlande du Nord) font exceptions (les cohortes juvéniles et adultes grandissent au printemps) bien que les cohortes juvéniles apparaissent lors de l'automne - hiver précédent. Il est aussi intéressant de noter dans les observations de Seed & Brown (1978) que ce schéma peut varier selon les années : certaines années en baie de Greyabbey, les recrutements ont été automnaux (octobre - novembre) et d'autres années ils ont été printaniers (mai - juin). Ceci suggère comme indiqué par Jensen (1992) de prendre en compte l'hypothèse d'une utilisation de sources différentes de nourriture entre adultes et juvéniles dans le cas d'un non-synchronisme des périodes de croissance (compétition trophique intra-spécifique amoindrie). Dans le cas d'un synchronisme de la croissance, la compétition trophique intra spécifique serait accrue.

Il faut aussi noter, pour la population de Ronce-les-Bains, que la vidange gonadique chez les adultes apparaît en pleine période de croissance de la coquille (mai - juin), ce qui semble être une règle générale pour les bivalves traduisant le découplage des effets des facteurs agissant sur les processus de sécrétion (la coquille) de ceux agissant sur la gamétogenèse.

6.4.3. Production secondaire

Sur l'estran de Ronce-les-Bains, la production annuelle varie entre les niveaux tidaux (Tableau 6-1). Du même ordre de grandeur en haut et en bas d'estran (8 à 9 g tissus secs $m^{-2} an^{-1}$), la production annuelle est 4 fois plus élevée au niveau de la mi – marée (35 à 36 g tissus secs $m^{-2} an^{-1}$). Cela ne tient pas à des conditions de croissance plus élevées mais simplement à des abondances plus fortes à ce niveau tidal (Figure 6-2). Différents auteurs ont déjà mis en évidence ce phénomène d'une hétérogénéité de la production secondaire selon la position sur l'estran ou selon les années (Hibbert 1976, Wolf & de Wolf 1977, Jensen 1993). Le terme d'élimination annuelle est en chaque site soit égal soit supérieur au terme de production, ce qui signifierait que la population est en déclin sur la période considérée.

La biomasse moyenne annuelle suit le même schéma spatial de variation que les termes de production et d'élimination (un maximum au niveau de la mi – marée) mais les ordres de grandeur ne sont pas proportionnels : le ratio P / B_{moyen} n'est que de 1,4 en haut de plage, 2,3 en milieu de plage et 1,9 en bas de plage indiquant que la sous-population du niveau de mi – marée est la plus productive. Cette variation est à rapprocher de proportions différentes entre les classes d'âge, les recrues de 1995 et le groupe 1 participant pour plus de 80 % à la production annuelle du niveau de mi – marée alors qu'en bas de plage la cohorte de 1992 représente près de 60 % de la production annuelle (Tableau 6-1). Les valeurs de production annuelle observées à Ronce-les-Bains sont dans la gamme des valeurs indiquées pour cette espèce par différents auteurs avec de considérables variations puisque les ordres de grandeur vont de 1 à 100 (g tissus secs sans cendre $m^{-2} an^{-1}$) : 0,2 (Warwick & Price 1975), 3 - 18 (Evans 1977), 29 - 71 (Hibbert 1976), 7 - 102 (Jensen 1993) et même 10 - 120 (Wolf & De Wolf 1977).

6.4.4. Contribution du microphytobenthos à la production secondaire

La contribution du microphytobenthos aux tissus de *Cerastoderma edule* a pu être estimée par l'usage d'un modèle de mélange à deux sources de ^{13}C avec la MOP du seston et le microphytobenthos comme limites (Figure 6-4). Ce type de modèle de mélange à deux sources est couramment utilisé (Haines 1976 a, 1976b, McConnaughey & McRoy 1979, Hughes & Sherr 1983, Dunton & Schell 1987, Duggins *et al.* 1989, Junger & Planas 1994). La contribution du microphytobenthos à la production secondaire annuelle de la coque a ensuite été estimée grâce au couplage de ces résultats avec les estimations classiques des termes de production secondaire (Tableaux 6-2 et 6-3). Alors qu'en moyenne sur une base annuelle, $89,0 \pm 7,5 \%$ de la production secondaire des juvéniles est dérivée du microphytobenthos, cette source ne compte qu'en moyenne annuelle pour $62,7 \pm 3,8$ chez les coques adultes. A l'échelle de la population (Tableau 6-3), près de 70% de la production secondaire en carbone des coques est issue du microphytobenthos. Il semble apparaître un gradient d'utilisation du microphytobenthos depuis le bas de l'estran (65%) jusqu'en haut de l'estran (75%), mais cette tendance est générée par (1) une pondération des groupes d'âges dans la production secondaire variable selon le niveau d'immersion et (2) des contributions différentes du microphytobenthos au carbone assimilé par les juvéniles et adultes (Tableau 6-2).

Ces résultats suggèrent un lien très étroit entre *Cerastoderma edule* et le microphytobenthos, lien d'autant plus étroit que les individus sont plus jeunes (comme déjà discuté dans le chapitre 4). Ce résultat est cependant bien au-delà de ce qui pouvait être supposé des observations qualitatives de Ivell (1981) sur la présence de diatomées benthiques dans les contenus stomacaux de cette espèce. Ils confirment néanmoins les travaux expérimentaux de Iglesias *et al.* (1992) montrant que des adultes de *Cerastoderma edule* sont capables d'ingérer préférentiellement des microalgues vivantes parmi un pool de matières

minérales et organiques et confirment aussi par la quantification qui est faite ce qui pouvait être déduit des observations de De Jonge & van Beusekom (1992) ou Kammermans (1993) sur la présence du microphytobenthos en suspension dans la colonne d'eau des écosystèmes intertidaux nord-européens. En baie de Marennes-Oléron, Riera *et al* (1996) avaient déjà indiqué à partir de la technique des isotopes stables que les nématodes des vasière intertidales se nourrissent principalement de microphytobenthos et Riera & Richard (1996) ont aussi clairement démontré que le suspensivore *Crassostrea gigas* s'en nourrit préférentiellement lorsqu'il est situé dans un habitat où cette source de nourriture est disponible. D'une manière plus générale, le rôle du microphytobenthos comme source primaire de nourriture apparaît aussi très important dans les systèmes des « salt marshes » d'Amérique du Nord (Haines & Montague 1979, Sullivan & Moncreiff 1990, Currin *et al.* 1995, Page 1997) en parallèle à l'utilisation des débris de spartines.

La contribution relative du microphytobenthos et des autres producteurs primaires pourrait en fait varier selon l'habitat et / ou les saisons. Le rôle du microphytobenthos serait majeur dans les écosystèmes où les zones intertidales sont majoritairement représentées, où les caractéristiques des eaux limitent la production primaire phytoplanctonique et celle des macroalgues et où les shores à spartines ou zostères sont peu développés. De fait nos résultats supportent l'hypothèse avancée par Guarini (1998) que le microphytobenthos remis en suspension peut servir de nourriture principale pour l'ensemble des consommateurs primaires dans de tels écosystèmes où toute autre production primaire est fortement limitée par les fortes turbidités des eaux (Ravail-Legrand 1993).

CONCLUSION GENERALE

Conclusion générale

La détermination des flux de matières et des processus majeurs qui régulent les biomasses des populations végétales et animales est une démarche essentielle en écologie systémique pour comprendre comment fonctionnent les écosystèmes côtiers et littoraux. La frange intertidale de la baie de Marennes-Oléron peut être décrite comme un écosystème littoral très productif de par l'intensité des activités conchylicoles (huîtres et moules) qu'il soutient. Ainsi connaître l'origine et la contribution relative de matière organique quelle soit terrestre, marine ou littorale aux flux de matière dans les réseaux benthiques est de première importance pour la compréhension puis la gestion de cet écosystème. La mosaïque sédimentaire de la baie de Marennes-Oléron liée à sa position abritée dans les Pertuis charentais, la diversité des régimes hydrauliques qu'elle connaît liée au fort marnage de la côte atlantique et la diversité spécifique marine qu'elle recèle (de 800 à 900 espèces pour la seule macrofaune benthique) rendait *a priori* la tâche difficile pour comprendre les schémas de flux d'énergie et de structure des réseaux trophiques benthiques intertidaux dans cet écosystème, les qualifier puis les quantifier.

Cependant, il est maintenant reconnu que les isotopes stables en particulier ceux du carbone et de l'azote ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) peuvent être utilement utilisés comme « traceurs naturels » pour étudier la structure des réseaux trophiques et les flux d'énergie dans de nombreux écosystèmes (Fry & Sherr 1984, Owens 1987, Michener & Schell 1994). La composition isotopique des consommateurs peut être reliée à l'utilisation de sources nutritives d'origines diverses parce que (1) les sources primaires de nourriture terrestre, marine ou littorale sont distinguables par leur rapports isotopiques et (2) les consommateurs reflètent les rapports isotopiques de leur nourriture avec des enrichissements qui peuvent être prévus (DeNiro & Epstein 1978, 1981, Fry & Sherr 1984, Minagawa & Wada 1984). L'ensemble des données en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ présenté dans

Conclusion générale

ce travail concerne un total de 40 espèces parmi les plus abondantes sur les zones intertidales de la baie de Marennes-Oléron. Les analyses ont été faites selon un pas de temps saisonnier et selon trois radiales choisies comme représentatives de la diversité fonctionnelle des systèmes intertidaux de la baie.

Les principales sources primaires de matière organique que sont la végétation terrestre, le phytoplancton estuarien, les macroalgues, les herbiers de *Zostera noltii* et les microalgues benthiques ou microphytobenthos, possèdent une composition isotopique bien discriminée par l'utilisation couplée des deux rapports isotopique $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$. Bien que l'on puisse penser que de grandes quantités de détritiques terrestres peuvent être introduites dans la baie par les fleuves Charente et le panache estuarien de la Gironde, aucune évidence d'une signature organique terrestre n'est détectée dans les consommateurs des estrans intertidaux de la baie. Cependant, Riera & Richard (1996) et Riera (1998) ont montré l'opposé à partir des mêmes techniques isotopiques, à savoir une contribution prédominante de la matière organique dérivée de matériels terrestres dans la nourriture de l'huître *Crassostrea gigas*. Seulement, la population échantillonnée par ces auteurs était située dans la partie interne de l'estuaire de la Charente. Ainsi, la synthèse de leurs résultats et de ceux ici présentés montre que l'assimilation par les consommateurs de sources organiques d'origine terrestre est limitée à des zones géographiques particulières situées à proximité immédiate de cet estuaire. Les présents résultats sont aussi cohérents avec les études caractérisant la matière organique particulaire de la colonne d'eau de la baie. Par exemple, Feuillet-Girard et al. (1994) ont montré que le carbone organique d'origine détritique représente 84 % du COP et, à partir de la composition isotopique de cette matière organique, déduisent que la contribution maximale du carbone d'origine terrigène est inférieure à 20 % en période de crue hivernale et est négligeable en été avec une influence exclusivement marine (c'est aussi la période de croissance pour la plupart des espèces marines). Plus récemment, Pastoureaud et al. (1996)

Conclusion générale

montrent que, pendant la période printanière, les pigments non dégradés du matériel en suspension sont les chlorophylles *a* et *c* provenant des diatomées pélagiques et benthiques, et que les pigments des détritits sont principalement constitués de bio-dépôts conchyliques.

La composition isotopique des consommateurs primaires (suspensivores, déposivores) et secondaires (prédateurs, nécrophages) des estrans de la baie de Marennes-Oléron indique au contraire qu'ils trouvent leur nourriture dans le phytoplancton estuarien et le microphytobenthos. La proportion relative de ces deux sources de carbone est évidemment modulée par le comportement trophique des espèces mais le carbone issu du microphytobenthos apparaît toujours dominant. Ainsi les suspensivores comme *Crepidula fornicata*, *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Elminius modestus* et *Solen marginatus* utilisent ces deux sources alors que la principale nourriture des déposivores (*Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Hydrobia ulvae*, *Corophium volutator*) provient du microphytobenthos. La composition en isotopes stables trouvée chez les suspensivores de la baie sont tout à fait concordante avec les observations indiquant que le microphytobenthos remis en suspension représente une grande proportion de la chlorophylle *a* de la colonne d'eau (Prou et al. 1994, Zurburg et al. 1994). Elle vient aussi en support des hypothèses avancées par la modélisation de la production primaire du microphytobenthos sur les zones intertidales de la baie et du rôle que joue le microphytobenthos remis en suspension comme source de nourriture pour les réseaux trophiques pélagiques et benthiques de la baie (Guarini 1998, Guarini et al. 1998). L'importance du microphytobenthos comme source primaire pour les suspensivore avait déjà été postulée pour d'autres écosystèmes européens comme les Wadden hollandais (Kamermans 1994) ou l'Ems-Dollard (de Jonge & van Beusekom 1992, 1995).

Cependant, des signatures isotopiques différentes ont été localement mises en évidence. Ainsi, dans les herbiers intertidaux de *Zostera noltii* de l'île d'Oléron, des espèces

Conclusion générale

comme *Hydrobia ulvae* et *Littorina littorea* assimilent à l'évidence du carbone issu des zostères, soit à travers l'ingestion de bactéries, d'épiphytes ou plus probablement de détritiques des zostères. Cette signature isotopique particulière se retrouve aussi chez d'autres dépositivores de l'herbier et par voie de conséquence chez leurs prédateurs.

Généralement, il est considéré que les écosystèmes côtiers ou littoraux dépendent de la production primaire phytoplanctonique mais à des degrés divers. En effet, le fonctionnement trophique et le comportement global de ces écosystèmes sont conditionnés par la composition floristique et l'importance relative des différents groupes de végétaux. A cet égard, la classification de McLusky (1989) oppose schématiquement les deux cas extrêmes et représentatifs : le « type américain » où les vasières sont couvertes d'une végétation dense de plantes halophiles (des spartines) et le « type européen » où les vasières sont dépourvues de végétation macrophytique mais sont couvertes d'algues unicellulaires. Au plan fonctionnel, il est admis que le « type américain » se caractérise par l'importante dégradation de la biomasse des macrophytes dont une fraction alimente le réseau trophique estuarien (qualifié de détritique) ; le reste étant exporté hors des estuaires et venant enrichir les eaux côtières en MOP et MOD. C'est un type d'écosystème qui exporte une partie de la matière qu'il a produite. A l'opposé, le « type européen » est caractérisé par une production microphytobenthique localement utilisable par les consommateurs sans qu'il y ait un passage obligatoire par l'état détritique. Dans ce second cas, les autres sources de matière organique présentes dans l'écosystème (phytoplancton, MOP détritique) sont généralement importées depuis le domaine océanique ou continental. C'est donc un type d'écosystème qui importe une partie de son énergie et qui produit de façon autochtone une autre partie sous la forme d'une biomasse de haute valeur énergétique.

Conclusion générale

La baie de Marennes-Oléron est caractéristique d'un écosystème côtier de type européen dominé par de larges estrans sablo-vaseux et vaseux où les espèces de macro algues sont très peu représentées et où la turbidité des eaux empêchent leur développement durable (Hily 1976). Les résultats de la composition en isotopes stables des principales espèces de la macrofaune en plusieurs estrans représentatifs du fonctionnement trophique de cette baie supporte l'idée que la base trophique des réseaux benthiques intertidaux de cet écosystème est constituée de microphytobenthos. C'est une situation très différente de celle abondamment décrit dans la littérature à propos des « salt marsh » d'Amérique du Nord dans lesquels *Spartina* spp. fournit une contribution majeure sous forme détritique aux consommateurs des réseaux trophiques benthiques.

Cependant, bien que soient proches les compositions isotopiques respectives du microphytobenthos et d'autre part, des consommateurs primaires dépositores et de leurs prédateurs, ce qui valide la conclusion précédente, les suspensivores ont généralement un plus large spectre dans leurs valeurs en isotopes stables du carbone que celles du microphytobenthos. Cette caractéristique reflète les variations saisonnières, spatiales ou bien entre groupes d'âge dans les contributions relatives du microphytobenthos et de la MOP du seston de la baie (phytoplancton) dans leur nourriture comme montré pour *Cerastoderma edule* en particulier. Cette espèce représente de considérables biomasses dans la baie et est considérée comme le premier compétiteur trophique des huîtres cultivées (Sauriau et al. 1989). C'est aussi une espèce largement distribuée dans tous les systèmes intertidaux nord-européens (Reise 1985, Jensen 1993). Cependant, la dynamique de population de cette espèce intertidale présente de larges variations spatio-temporelles (Ducrotoy et al. 1991) et pour mieux quantifier les contributions relatives de ces deux sources de nourriture à l'échelle d'une population, il était indispensable de quantifier la production secondaire de cette espèce.

Conclusion générale

Un nouveau modèle d'étude est donc présenté pour établir le lien quantitatif entre la production secondaire de ce suspensivore et les sources primaires de nourriture mise à sa disposition *in situ*. Les contributions relatives du microphytobenthos et de la MOP à la production secondaire de la coque ont été estimées en utilisant un modèle de mélange basé sur les isotopes du carbone. En parallèle, une étude hydrologique a été conduite pour mettre en évidence la variabilité des constituants de la colonne d'eau (0.30 cm du fond) selon plusieurs échelles de temps depuis la variation horaire, tidale et jusqu'à la variation saisonnière. Compte tenu de l'éthologie alimentaire réelle de l'espèce dans leur habitat, j'ai clairement établi à partir des analyses isotopiques que les coques adultes obtiennent la plupart de leur nourriture d'une mixture faite de microphytobenthos remis en suspension et de MOP alors que les plus jeunes stades sont quasi exclusivement dépendants du microphytobenthos. L'utilisation de ressources différentes de nourriture par les adultes et les juvéniles peut conduire à proposer l'hypothèse d'une minimisation de la compétition trophique intra-spécifique entre adulte et juvénile. L'utilisation couplée des analyses isotopiques selon les classes d'âge et des calculs des termes de production secondaires par classe d'âge sur l'estran de sables envasés de Ronce-les-Bains a permis de montrer que 89 % de la production secondaire des juvéniles et 63 % de celle des adultes proviennent du microphytobenthos. A l'échelle de la population, 72 % de la production secondaire de *Cerastoderma edule* sont issus du microphytobenthos. Un tel résultat n'était pas prévisible par l'exploitation de l'étude hydrologique classique qui a été menée sur l'estran de Ronce-les-Bains.

En définitive, seule la technique des isotopes stables a permis de bien décrire le régime alimentaire intégré dans le temps de cette espèce. C'est une démarche indispensable pour établir précisément comment fonctionnent *in situ* les réseaux trophiques benthiques et qui peut permettre ensuite d'établir de nouvelles bases pour la modélisation des transferts trophiques chez cette espèce. Un autre avantage de la technique des isotopes stables est que

Conclusion générale

les sources de nourriture d'organismes de tous les groupes trophiques peuvent être potentiellement caractérisées avec une relative facilité, permettant ensuite de faire l'analyse des flux de matières dans l'ensemble d'un réseau trophique. Cette étude s'est limitée à décrire la structure trophique et les flux de carbone dans les zones intertidales. Mais pour comprendre comment dans la baie de Marennes-Oléron les flux de matières s'organisent, il sera nécessaire d'étendre ce type d'étude depuis le domaine benthique intertidal, jusqu'aux domaines subtidaux et pélagiques. Récemment, Guarini (1998) a suggéré que le transport rapide par les courants (associé à de courts temps de résidence dans la baie) des microalgues d'origine benthique remises en suspension puissent engendrer un flux de matière depuis la zone littorale vers le reste de la zone côtière. Il est aussi parfaitement connu que la zone littorale des Pertuis charentais est l'une des principales zones de nourricerie qui alimentent en retour les populations de poissons adultes pélagiques et benthodémersaux du golfe de Gascogne (Koutsikopoulos et al. 1989, 1995). De ces deux points de vue, la baie de Marennes-Oléron jouerait un rôle d'export de matière vers la zone côtière.

BIBLIOGRAPHIE

Bibliographie

- Alzieu C, Héral M (1984) Ecotoxicological effects of organotin compounds on oyster culture.
In : Perrsoone G, Jasper E, Claus C (eds) Ecotoxicological testing for the marine environment. Institute for marine scientific research, Bredene : 187-196
- Anderson FE (1970) The periodic cycle of particulate matter in a shallow, temperate estuary.
J Sediment Petrol 40 : 1128-1135
- Anderson FE, Black L, Watling LE, Mook W, Mayer LM (1981) A temporal and spatial study of mudflat erosion and deposition. J Sediment Petrol 51 : 729-736
- Anderson FE, Meyer LM (1986) The interaction of tidal currents on a disturbed intertidal bottom with a resulting change in particulate matter quality, texture and food quality.
Estuar Coast Shelf Sci 22 : 19-29
- André C, Jonsson PR, Lindegarth M (1993) Predation on settling bivalve larvae by benthic suspension feeders: the role of hydrodynamics and larval behaviour. Mar Ecol Prog Ser 97 :183-192
- André C, Rosenberg R (1991) Adult-larval interactions in the suspension-feeding bivalves *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria*. Mar Ecol Prog Ser 71 : 227-234
- Anonymes (1973) Etude des phénomènes régissant le bassin ostréicole de Marennes-Oléron.
Rapport général de synthèse 3 : Etude sédimentologique. Rapport LCHF, 37 p
- Ansell AD (1972) Distribution, growth and seasonal changes in biochemical composition for the bivalve *Donax vittatus* (da Costa) from Kames Bay, Millport. J Exp Mar Biol Ecol. 10 : 137-150
- Ansell AD, Bodoy A (1979) Comparison of events in the seasonal cycle for *Donax vittatus* and *D. trunculus* in European waters. Proc 13th Euro Mar Biol Symp, Naylor E, Hartnoll RG (eds) Pergamon Press, Oxford : 191-198.
- Ansell AD, Trevallion A (1967) Studies on *Tellina tenuis* da costa. I. Seasonal growth and biochemical cycle. J Exp Mar Biol Ecol 1 : 220-235

Bibliographie

- Bachelet G, Guillou J, Labourg PJ (1992) Adult-larval and juvenile interactions in the suspension-feeding bivalve, *Cerastoderma edule*: field observations and experiments. In : Colombo G et al. (eds). Marine eutrophication and population dynamics. Olsen & Olsen, Fredensborg : 175-182
- Bacher C (1989) Capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron : couplage d'un modèle de transport particulaire et d'un modèle de croissance de l'huître *Crassostrea gigas*. Aquat Living Resour, 2 :199-214
- Bacher C, Héral M, Deslous-Paoli J-M, Razet D (1991) Modèle énergétique uniboîte de la croissance des huîtres (*Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron. Can J Fish Aquat Sci 48 : 391-404
- Baggerman B (1953) Spatfall and transport of *Cardium edule* L. Arch Néerl Zool 10 : 315-342
- Baillie PW, Welsh BL (1980) The effect of tidal resuspension on the distribution of intertidal epipelagic algae in an estuary. Estuar Coast Shelf Sci 10 : 165-180
- Barghoorn ES, Knoll AH, Dembicki Jr H, Meinschein WG (1977) Variation in stable carbon isotopes in organic matter from the Gunflint Iron Formation. Geochim Cosmochim Acta 41 : 425-430
- Barnes RSK (1973) The intertidal lamellibranchs of Southampton Water, with particular reference to *Cerastoderma edule* and *C. glaucum*. Proc malac Soc Lond 40 : 413-433
- Barusseau J-P (1973) Evolution du plateau continental rochelais (golfe de Gascogne) au cours du pléistocène terminal et de l'holocène. Les processus actuels de la sédimentation. Thèse Doctorat d'Etat ès-Sciences Naturelles, Université de Bordeaux 1 : 409 p
- Bayne B, Worrall CM (1980) Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations. Mar Ecol Prog Ser 3 : 317-328

Bibliographie

- Bayne BL, Hawkins AJS, Navarro E, Iglesias JIP (1989) The effects of seston concentration on feeding, digestion and growth in the mussel *Mytilus edulis*. Mar Ecol Prog Ser 55 : 47-54
- Bayne BL, Iglesias JIP, Hawkins AJS, Navarro E, Héral M, Deslous-Paoli JM (1993) Feeding behaviour of the mussel *Mytilus edulis* L.: responses to variations in both quantity and organic content of seston. J Mar Biol Ass U K 73 : 813-829
- Bayne BL, Newell RIE (1983) Physiological energetics of marine molluscs. In : The Mollusca, Vol. 4, Physiology, part 1. Saleuddin ASM & Wilbur KM (eds.), Academic press, New York : 407-515
- Bayne BL, Widdows J, Newell RIE (1977) Physiological measurements on estuarine bivalve molluscs in the field. In: Biology of benthic organisms, Keengan BF, Ceidigh PO and Boaden PJS (eds.). Pergamon Press, Oxford, England : 57-68
- Beninger PG, Lucas A (1984) Seasonal variations in condition, reproductive activity, and gross biochemical composition of two species of adult clam reared in a common habitat: *Tapes decussatus* L. (Jeffreys) and *Tapes philippinarum* (Adams & Reeve). J Exp Mar Biol Ecol 79 : 19-37
- Berg JA, Newell RIE (1986) Temporal and spatial variations in the composition of seston available to the suspension feeder *Crassostrea virginica*. Estuar Coast Shelf Sci 23 : 375-386
- Beukema JJ (1982) Annual variation in reproductive success and biomass of the major macrozoobenthic species living in a tidal flat area of the Wadden Sea. Neth J Sea Res 16 : 37-45
- Beukema JJ, Essink K, Michaelis H, Zwarts L (1993) Year-to-year variability in the biomass of macrobenthic animals on tidal flats of the Wadden sea: how predictable is this food source for birds? Neth J Sea Res 31 : 319-330

Bibliographie

- Bligh EG, Dyer WF (1959) A rapid method of total lipid extraction and purification. Can J Biochem Physiol 37 : 911-917
- Boromthanasarat S (1986) Les bouchots à *Mytilus edulis* Linnaeus dans l'écosystème estuarien du bassin de Marennes-Oléron (France) : aspects biologique et bioénergétique. Thèse Doctorat de l'Université d'Aix Marseille II, 142 p
- Bouchet P, Danrigal F, Huyghens C (1979) Living seashells, molluscs of the English Channel and Atlantic coasts. Picton BE (ed), Blandford Press, Poole, Dorset, 144 p
- Boulhic M, Tardy J (1986) Cyclope neritea (Linné, 1758) : gastéropode prosobranchie nouvellement implanté sur les côtes de charente-maritime ; éthologie, structure de la population. Haliotis 15 : 41-49.
- Boutton TW (1991) Stable carbon isotope ratios of natural materials: I. Sample preparation and mass spectrometric analysis. In : Coleman DC & Fry B (eds) Carbon isotope techniques. Academic Press, San Diego : 155-171
- Boyden CR (1971) A comparative study of the reproductive cycles of the cockles *Cerastoderma edule* and *C. Glaucum*. J Mar Biol Ass U K 51 : 605-622
- Brafield AE, Newell GE (1961) The behaviour of *Macoma balthica*. J mar biol Ass UK 41 : 81-87
- Bricelj VM, Epp J, Malouf RE (1987) Intraspecific variation in reproductive and somatic growth cycles of bay scallops *Argopecten irradians*. Mar Ecol Prog Ser 36 : 123-137
- Burt WV (1955) Distribution of suspended materials in Chesapeake Bay. J Mar Res 14 : 47-62
- Calder JA, Parker PL (1973) Geochemical implications of induced changes in C¹³ fractionation, by blue-green algae. Geochim Cosmochim Acta 37 : 133-140

Bibliographie

- Cariou-Le Gall V, Blanchard GF (1995) Monthly HPLC measurements of pigment concentration from an intertidal muddy sediment of Marennes-Oléron Bay, France. *Mar Ecol Prog Ser* 121 : 171-179
- Castel J, Labourg PJ, Escaravage V, Auby I, Garcia ME (1989) Influence of seagrass beds and oyster parks on the abundance and biomass patterns of meio- and macrobenthos in tidal flats. *Estuar Coast Shelf Sci* 28 : 71-85
- Clark RB (1962) Observations on the food of *Nephtys*. *Limnol Oceanogr* 7 : 380-385
- Cloern JE (1982) Does the benthos control phytoplankton biomass in South San Francisco Bay? *Mar Ecol* 9 : 191-202
- Coffin RB, Fry B, Peterson BJ, Write RT (1989) Carbon isotope compositions of estuarine bacteria. *Limnol Oceanogr* 34 : 1305-1310
- Colijn F, de Jonge VN (1984) Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard estuary. *Mar Ecol Prog Ser* 14 : 185-196
- Créach V, Schricke MT, Bertru G, Mariotti A (1997) Stable isotopes and gut analyses to determine feeding relationships in saltmarsh macroconsumers. *Estuar Coast Shelf Sci* 44 : 599-611
- Crisp DJ (1984) Energy flow measurements. In: Holme NA & McIntyre AD (eds) *Methods for the study of marine benthos*, IBP Handbook 16. Blackwell Sci Publ, Oxford, p 284-372
- Currin CA, Newell RIE, Langdon CJ (1995) The role of standing dead *Spartina alterniflora* and benthic microalgae in salt marsh food webs: considerations based on multiple stable isotope analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 121 : 99-116
- Dame RF (1996) *Ecology of marine bivalves. An ecosystem approach*. CRC marine science series, CRC Press, Boca Raton, Florida : 254 p

Bibliographie

- Danovaro R, Fabiano M (1997) Seasonal changes in quality and quantity of food available for benthic suspension-feeders in the Golfo Marconi (North-western Mediterranean). *Estuar Coast Shelf Sci* 44 : 723-736
- Dauby P (1989) The stable carbon isotope ratios in benthic food webs of the Gulf of Calvi, Corsica. *Continental Shelf Res* 9 : 181-195
- de Jonge VN (1985) The occurrence of 'epipsammic' diatom populations: a result of interaction between physical sorting of sediment and certain properties of diatom species. *Estuar Coast Shelf Sci* 21 : 607-622
- de Jonge VN, van Beusekom JEE (1992) Contribution of resuspended microphytobenthos to total phytoplankton in the Ems estuary and its possible role for grazers. *Neth J Sea Res* 30 : 91-105
- de Jonge VN, van Beusekom JEE (1995) Wind- and tide-induced resuspension of sediment and microphytobenthos from tidal flats in the Ems estuary. *Limnol Oceanogr* 40 : 766-778
- de Montaudouin X (1996) Factors involved in growth plasticity of cockles *Cerastoderma edule* (L.), identified by field survey and transplant experiments. *J Sea Res* 36 : 251-265
- de Montaudouin X, Bachelet G (1996) Experimental evidence of complex interactions between biotic and abiotic factors in the dynamics of an intertidal population of the bivalve *Cerastoderma edule*. *Oceanol Acta* 19 : 449-463
- Dechambenoy C, Pontier L, Sirou F, Vouvé J (1977) Apport de la thermographie infrarouge aéroportée à la connaissance de la dynamique superficielle des estuaires (système Charente-Seudre-anse de l'Aiguillon) *C R Acad Sc Paris, Serie D* 284 : 1269-1272
- DeNiro MJ, Epstein S (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim Cosmochim Acta* 42 : 495-506

Bibliographie

- DeNiro MJ, Epstein S (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim Cosmochim Acta* 45 : 341-351
- Dermers S, Therriault J-C, Bourget E, Bah A (1987) Resuspension in the shallow sublittoral zone of a macrotidal estuarine environment: wind influence. *Limnol Oceanogr* 32 : 327-339
- Deslous-Paoli J-M (1985) *Crepidula fornicata* L (gastéropode) dans le bassin de Marennes-Oléron : structure, dynamique et production d'une population. *Oceanol Acta* 8 : 453-460
- Deslous-Paoli JM, Héral M (1988) Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultured in the bay of Marennes-Oléron. *Aquat Living Resour* 1 : 239-249
- Deslous-Paoli JM., Héral M, Jousset M, Boromthanarat S, Gouilletquer P. & Sauriau PG, (1988) Total lipid content and lipid energetic values of bivalve Molluscs. *Comp. Biochem. Physiol.* 89B : 51-33
- Desroy N, Retière C, Thiébaud E (1998) Infaunal predation regulates benthic recruitment: an experimental study of the influence of the predator *Nephtys hombergii* (Savigny) on recruits of *Nereis diversicolor* (O.F. Müller). *J Exp Mar Biol Ecol* 228 : 257-272
- Dörjes J, Michaelis H, Rhode B (1986) Long-term studies of macrozoobenthos in intertidal and shallow subtidal habitats near the island of Norderney (East Frisian coast, Germany). *Hydrobiologia* 142 : 217-232
- Dortch Q, Packard TT (1989) Differences in biomass structure between oligotrophic and eutrophic marine ecosystems. *Deep-Sea Res* 36 : 223-240
- Dubois M, Gilles KA, Hamilton JK, Robers PA, Smith F (1956) Colorimetric method for determinaton of sugars and related substances. *Analt Chem* 28 : 350-356

Bibliographie

- Ducrotoy J-P, Desprez M (1986) Evolution spatio-temporelle de populations estuariennes de bivalves, liées à des perturbations naturelles ou artificielles. *Haliotis* 15 : 283-299
- Ducrotoy J-P, Desprez M, Elkaim B (1987) Crise de la production des coques (*Cerastoderma edule*) en baie de Somme. II. Impact de la dynamique biosédimentaire. *Rev Trav Inst Pêches marit* 49 : 231-241
- Ducrotoy JP, Rybarczyk H, Souprayen J, Bachelet G, Beukema JJ, Desprez M, Dörjes J, Essink K, Guillou J, Michaelis H, Sylvand B, Wilson JG, Elkaim B, Ibanez F (1991) A comparison of the population dynamics of the cockle (*Cerastoderma edule*) in North-Western Europe. In: Elliott M & Ducrotoy JP (eds) *Estuaries and coasts : spatial and temporal intercomparisons*. ECSA 19 Symp. Olsen & Olsen : 173-183
- Duggins DO, Simenstad CA, Estes JA (1989) Magnification of secondary production by kelp detritus in Coastal Marine ecosystems. *Science* 245 : 170-173
- Essink K, Bos AH (1985) Growth of three bivalve molluscs transplanted along the axis of the Ems estuary. *Neth J Sea Res* 19 : 45-51
- Estep MLF, Tabita FR, Parker PL, Van Baalen C (1978) Carbon isotope fractionation by ribulose 1,5-biphosphate carboxylase from various organisms. *Plant Physiol* 61 : 680-687
- Evans S (1977) Growth, production, and biomass release of a non-stable population of *Cardium edule* L. (*Bivalvia*). *Zoon* 5 : 133-141
- Farrow GE (1971) Periodicity structures in the bivalve shell: experiments to establish growth controls in *Cerastodarma edule* from the Thames Estuary. *Palaeontology*, 14 : 571-588
- Faure G (1969). Bionomie et écologie de la macrofaune des substrats meubles de la côte charentaise. *Tethys* 1 : 751-778

Bibliographie

- Fegley SR, MacDonald BA, Jacobsen TR (1992) Short-term variation in the quantity and quality of seston available to benthic suspension feeders. *Estuar Coast Shelf Sci* 34 : 393-412
- Feller RJ, Taghon GL, Gallagher ED, Kenny GE, Jumars PA (1979) Immunological methods for food web analysis in a soft-bottom benthic community. *Mar Biol* 54 : 61-74
- Fenchel T, Kofoed LH (1976) Evidence for exploitative interspecific competition in mud snails (*Hydrobiidae*). *Oikos* 27 : 367-376
- Fenchel T, Kofoed LH, Lappalainen A (1975) Particle size-selection of two deposit feeders ; the amphipod *Corophium volutator* and the prosobranch *Hydrobia ulvae*. *Mar Biol* 30 : 119-128
- Fenton GE, Ritz DA (1988) Changes in carbon and hydrogen stable isotope ratios of macroalgae and seagrass during decomposition. *Estuar Coast Shelf Sci* 26 : 429-436
- Fernandez Castro N, Guillou J, Le Pennec M, Cardenas Lopez JJ (1989) Le cycle sexuel de *Cerastoderma edule* L. (Bivalve : Cardiidae) à Brouennou (Finistère). *Haliotis* 19 : 325-334
- Feuillet-Girard M, Héral M, Abrioux MF, 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. *Oceanol Acta* 17 : 271-284
- Fichez R (1991) Suspended particulate organic matter in a Mediterranean submarine cave. *Mar Biol* 108 : 167-174
- Fontugne MR, Jouanneau JM (1987) Modulation of the particulate organic carbon flux to the ocean by a macrotidal estuary : evidence from measurements of carbon isotopes in organic matter from the Gironde system. *Estuar Coast Shelf Sci* 24 : 377-387

Bibliographie

- Foster-Smith RL (1975) The effect of concentration of suspension and inert material on the assimilation of algae by three bivalves. *J Mar Biol Ass UK* 55 : 411-418
- Fréchette M, Bourget E (1985a) Energy flow between the pelagic and benthic zone: factors controlling particulate organic matter available to an intertidal mussel bed. *Can J Fish Aquat Sci* 42 : 1158-1165
- Fréchette M, Bourget E (1985b) Food-limited growth of *Mytilus edulis* in relation to the benthic boundary layer. *Can J Fish Aquat Sci* 42 : 1166-1170
- Fréchette M, Grant J (1991) An in situ estimation of the effect of wind-driven resuspension on the growth of the mussel *Mytilus edulis* L. *J Exp Mar Biol Ecol* 148 : 201-213
- Fretter V, Graham A (1978) The prosobranch molluscs of Britain and Denmark. *J Moll Stud Supple* 5 : 101-152
- Frontier S, Pichod-Viale D (1991) Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. Collection d'écologie 21, Masson (ed.), Paris : 392 p.
- Fry B (1988) Food web structure on Georgia bank from stable C, N, and S isotopic compositions. *Limnol Oceanogr* 33 : 1182-1190
- Fry B (1991) Stable isotope diagrams of freshwater food webs. *Ecology* 72 : 2293-2297
- Fry B, Arnold C (1982) Rapid $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ turnover during growth of brown shrimp (*Penaeus aztecus*). *Oecologia (Berlin)* 54 : 200-204
- Fry B, Lutes R, Northam M, Parker PL, Ogden J (1982) A $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ comparison of food webs in Caribbean seagrass meadows and coral reefs. *Aquat Botany* 14 : 289-398
- Fry B, Macko SA, Zieman JC (1987) Review of stable isotopic investigations of food webs in seagrass meadows. *Florida Mar Res Publ* 42 : 189-209
- Fry B, Parker PL (1979) Animal diet in Texas seagrass meadows: $\delta^{13}\text{C}$ evidence for the importance of benthic plants. *Estuar Coast Shelf Sci* 8 : 499-509

Bibliographie

- Fry B, Scalan RS, Parker PL (1983) $^{13}\text{C} / ^{12}\text{C}$ ratios in marine food webs of the Torres Strait, Queensland . Aust J Mar Fresh Res 34 : 707-715
- Fry B, Sherr EB (1984) $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. Contrib Mar Sec 27 : 13-47
- Gabbott PA (1975) Storage cycles in marine bivalve molluscs: a hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis. Proc 9th Europ mar biol Symp, Barnes H (ed) Aberdeen Univ Press : 191-211
- Gabbott PA, Bayne BL (1973) Biochemical effects of temperature and nutritive stress on *mytilus edulis* L. J mar biol Ass U K 53 : 269-286
- Galois R, Richard P, Fricourt B (1996) Seasonal variations in suspended particulate matter in the Marennes-Oléron Bay, France, using lipids as biomarkers. Estuar Coast Shelf Sci 43 : 335-357
- Gearing JN, Gearing PJ, Rudnick DT, Requejo AG, Hutchins MJ (1984) Isotopic variability of organic carbon in a phytoplankton-based, temperate estuary. Geochim Cosmochim Acta 48 : 1089-1098
- Gérard A (1997) Genetic bases and variability of physiological traits involved in growth in *Crassostrea gigas*. Rapport EU 95-421 : 128 p
- Gerdol V, Hughes RG (1994) Feeding behaviour and diet of *Corophium volutator* in an estuary in southeastern England. Mar Ecol Prog Ser 114 : 103-108
- Germaneau J, Sauriau P-G (1996) La mer des Pertuis : un système topographique filtrant les agents météo-océaniques. Bull Soc Sc Nat Ouest France 18 : 53-68
- Giese AC (1969) A new approach to the biochemical composition of the mollusc body. Oceanogr Mar Biol Annu Rev 7 : 175-229
- Glémarec M (1969) Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. Thèse Doctorat d'Etat ès-Sciences Naturelles de l'Université de Paris VI, 167 p

Bibliographie

- Gnaiger E (1983) Calculation of energetic and biochemical equivalents of respiratory oxygen consumption. In: Polarographic Oxygen Sensors, Ed. by Gnaiger E., Forstner H., Springer Verlag, Berlin : 337-345
- Goericke R, Montoya JP, Fry B (1994) Physiology of isotopic fractionation in algae and cyanobacteria. In: Lajtha K & Michener RH (eds) Stable isotopes in ecology and environmental science. Blackwell Sci Publ, Oxford, p187-221
- Goering J, Alexander V, Haubensack N (1990) Seasonal variability of stable carbon and nitrogen isotope ratios of organisms a north Pacific Bay. *Estuar Coast Shelf Sci* 30 : 239-260
- Gouletquer P (1989) Etude des facteurs environnementaux intervenant sur la production de la palourde japonaise d'élevage *Ruditapes philippinarum*. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale : 347p
- 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
- Grelon M (1978) Saintonge, Pays des huîtres verts. Éditions Rupella, La Rochelle, 361p
- Grizzel RE, Langan R, Howell WH (1992) Growth responses of suspension-feeding bivalve molluscs to changes in water flow: differences between siphonate and nonsiphonate taxa. *J Exp Mar Biol Ecol* 162 : 213-228
- Guarini J-M (1998) Modélisation de la dynamique du microphytobenthos des vasières intertidales du bassin de Marennes-Oléron. Effets des synchroniseurs physiques sur la régulation de production. Thèse Doctorat de l'Université de Paris VI, 177 p
- Guarini J-M, Blanchard GF, Bacher C, Gros P, Riera P, Richard P, Goulet D, Galois R, Prou J, Sauriau P-G (1998) Dynamics of spatial patterns of microphytobenthic biomass :

Bibliographie

- inferences from a geostistical analysis of two comprehensive surveys in Marennes-Oléron Bay (France). *Mar Ecol Prog Ser* 166 : 131-141
- Guillaumond B (1991) Utilisation de l'imagerie satellitaire pour les comparaisons spatiales et temporelles en zone intertidale. In: Elliot M & Ducrotoy JP (eds). *Estuaries and Coasts : Spatial and temporal intercomparisons*. ECSA19 Symposium. Olsen & Olsen, Fredensborg : 63-68
- Guillou J, Bachelet G, Desprez M, Ducrotoy J-P, Madani I, Rybarczyk H, Sauriau P-G, Sylvand B, Glémarec M (1990) Les modalités de la reproduction de la coque (*Cerastoderma edule*) sur le littoral français de la Manche et de l'Atlantique. *Aquat Living Resour* 3 : 29-41
- Guillou J, Bachelet G, Glémarec M (1992) Influence des fluctuations de température sur la reproduction et le recrutement de la coque *Cerastoderma edule* (L.). *Ann Inst océanogr Paris* 68 : 65-74
- Guillou J, Tartu C (1994) Post-larval and juvenile mortality in a population of the edible cockle *Cerastoderma edule* (L.) from northern britany. *Neth J Sea Res* 33 : 103-111
- Hackney CT, Haines EB (1980) Stable carbon isotope composition of fauna and organic matter collected in a Mississippi estuary. *Estuar Coast Shelf Sci* 10 : 703-708
- Haines EB (1976a) Relation between the stable carbon isotope composition of fiddler crabs, plants, and soils in a salt marsh. *Limnol Oceanogr* 21 : 880-883
- Haines EB (1976b) Stable carbon isotope ratios in the biota, soils, and tidal water of a Georgia salt marsh. *Estuar Coast Mar Sci* 4 : 609-616
- Haines EB (1977) The origins of detritus in Georgia salt marsh estuaries. *Oikos* 29 : 254-260
- Haines EB, Montague CL (1979) Food sources of estuarine invertebrates analyzed using $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios. *Ecology* 60 : 48-56

Bibliographie

- Hancock DA (1973) The relationship between stock and recruitment in exploited invertebrates. Rap P-V Réun Cons Int Explor Mer 64 : 113-131
- Hancock DA, Franklin A (1972) Seasonal changes in the condition of the edible cockle (*Cardium edule* L.). J appl Ecol 9 : 567-579
- Harvey M, Vincent B (1989) Spatial and temporal variations of the reproduction cycle and energy allocation of the bivalve *Macoma balthica* (L.) on a tidal flat. J Exp Mar Biol Ecol 129 : 199-217
- Hawkins AJS, Bayne BL, Bougrier S, Héral M, Iglesias JIP, Navarro E, Smith RFM, Urrutia MB (1998) Some general relationships in comparing the feeding physiology of suspension-feeding bivalve molluscs. J Exp Mar Biol Ecol 219 : 87-103
- Hawkins AJS, Navarro E, Iglesias JIP (1990) Comparative allometries of gut-passage time, gut content and metabolic faecal loss in *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule*. Mar Biol 105 : 197-204
- Héral M (1985) Traditional oyster culture in France. In : Aquaculture. Ed. by Barnabé G., Ellis Horwood Limited : 342-387
- Héral M, Bacher C, Deslous-Paoli JM (1989) La capacité biotique des bassins ostréicoles. In : Troadec JP (ed.) L'homme et les ressources halieutiques : essai sur l'usage d'une ressource renouvelable, IFREMER, Paris : 225-259
- Héral M, Berthomé J-P, Razet D, Garnier J (1978) Etude hydrologique du bassin de Marennes-Oléron. Un exemple : la sécheresse de l'été 1976. Rev Trav Inst Pêches marit 42 : 269-290
- Héral M, Deslous-Paoli JM, Prou J (1984) Ezssai de mise en évidence *in situ* de paramètres biotiques et abiotiques de l'eau et de l'interface eau-sédiment intervenant dans la production de l'huître *Crassostrea gigas*. Océanis 10 : 465-475

Bibliographie

- Héral M, Deslous-Paoli JM, Prou J, Razet D (1987) Relations 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, Razet D, Deslous-Paoli JM, Berthomé JP, Garnier J (1983) Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). *Rev Trav Inst Pêches Marit* 46 : 97-119
- Héral M, Razet D, Deslous-Paoli J-M, Garnier J (1984) Hydrobiologie du bassin de Marennes-Oléron. Résultats du réseau national d'observation 1977 à 1981. *Ann Soc Sci nat Charente-Maritime* 7 : 259-277
- Héral M, Razet D, Maestrini S, Garnier J (1980) Composition de la matière organique particulaire dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron. Apport énergétique pour la nutrition de l'huître. Note au CIEM, C. M. 1980/L : 44 Comité Oceanographie biologique
- Hibbert CJ (1976) Biomass and production of a bivalve community on an intertidal mud-flat. *J Exp Mar Biol Ecol* 25 : 249-261
- Hily C (1976) Ecologie benthique des Pertuis charentais. Thèse Doctorat 3^{ème} Cycle de l'Université de Bretagne Occidentale, Brest : 236 p
- Hobson KA, Ambrose Jr WG, Renaud PE (1995) Sources of primary production, benthic-pelagic coupling, and trophic relationships within the Northeast Water Polynya: insights from $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 128 : 1-10
- Hobson KA, Welch HE (1992) Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 84 : 9-18
- Hughes EH, Sherr EB (1983) Subtidal food webs in a Georgia estuary : $\delta^{13}\text{C}$ analysis. *J Exp Mar Biol Ecol* 67 : 227-242

Bibliographie

- Hughes RN (1969) A study of feeding in *Scrobicularia plana*. J mar biol Ass UK 49 : 805-823
- Hummel H (1985) Food intake of *Macoma balthica* (Mollusca) in relation to seasonal changes in its potential food on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea. Neth J Sea Res 19 : 52-76
- Hummel H, Bogaards RH (1989) Changes in the reproductive cycle of the cockle *Cerastoderma edule* after disturbance by means of tidal manipulation. 23th Europ mar biol Symp : 133-136
- Hylleberg J (1975) Selective feeding by *Abarenicola pacifica* with notes on *Abarenicola vagabunda* and a concept of gardening in lugworms. Ophelia 14 : 113-137
- Iglesias JIP, Navarro E (1990) Shell growth of the cockle *Cerastoderma edule* in the Mundaca Estuary (North Spain). J Moll Stud 56 : 229-238
- Iglesias JIP, Navarro E (1991) Energetics of growth and reproduction in cockles (*Cerastoderma edule*): seasonal and age-dependent variations. Mar Biol 111 : 359-368
- Iglesias JIP, Navarro E, Alvarez Jorna P, Armentia I (1992) Feeding, particle selection and absorption in cockles *Cerastoderma edule* (L.) exposed to variable conditions of food concentration and quality. J Exp Mar Biol Ecol 162 : 177-198
- Iglesias JIP, Urrutia MB, Navarro E, Alvarez-Jorna P, Larretxea X, Bougrier S, Heral M (1996) Variability of feeding processes in the cockle *Cerastoderma edule* (L.) in response to changes in seston concentration and composition. J Exp Mar Biol Ecol 197 : 121-143
- Incze LS, Mayer LM, Sherr EB, Macko SA (1982) Carbon inputs to bivalve mollusks: a comparison of two estuaries. Can J Fish Aquat Sci 39 :1348-1352

Bibliographie

- Ivell R (1981) A quantitative study of a *Cerastoderma - Nephys* community in the Limfjord, Denmark, with special reference to production of *Cerastoderma edule*. J Moll Stud 47 : 147-170
- Jørgensen BB (1980) Seasonal oxygen depletion in the bottom waters of a Danish fjord and its effect on the benthic community. Oikos 34 : 68-76
- Jørgensen CB (1966) Biology of suspension feeding. Pergamon Press, Oxford, England : 357 p
- Jennings S, Roñones O, Morales-Nin B, Polunin NVC, Moranta J, Coll J (1997) Spatial variation in the ¹⁵N and ¹³C stable isotope composition of plants, invertebrates and fishes on Mediterranean reefs: implications for the study of trophic pathways. Mar Ecol Prog Ser 146 : 109-116
- Jensen KT (1992) Dynamics and growth of the cockle, *Cerastodarma edule*, on an intertidal mud-flat in the Danish Wadden Sea: effects of submersion time and density. Neth J Sea Res 28 : 335-345
- Jensen KT (1993) Density-dependent growth in cockles (*Cerastodarma edule*): evidence from interannual comparisons. J mar biol Ass UK 73 : 333-342
- Jones AM (1979) Structure and growth of a high-level population of *Cerastoderma edule* (Lamellibranchiata). J Mar Biol Ass U K 59 : 277-287
- Jouanneau JM, Berger P, Boutier B, Ewald M, Fontugne M, Héral M (1985) Extension des apports solides et liquides d'origine estuarienne dans les eaux de surface du plateau aquitain interne. Rev Trav Inst Pêches marit 47 : 5-24
- Junger M, Planas D (1994) Quantitative use of stable carbon isotope analysis to determine the trophic base of invertebrate communities in a boreal forest lotic system. Can J Fish Aquat Sci 51 : 52-61

Bibliographie

- Kamermans P (1993) Food limitation cockles (*Cerastoderma edule* (L.)): influences of location on tidal flat and of nearby presence of mussel beds. *Neth J Sea Res* 31 : 71-81
- Kamermans P (1994) Similarity in food source and timing of feeding in deposit- and suspension-feeding bivalves. *Mar Ecol Prog Ser* 104 : 63-75
- Kerby NW, Raven JA (1985) Transport and fixation of inorganic carbon by marine algae. *Advances in Botanic Research* 11 : 77-123
- Kirboe T, Mhlenberg F, Nhr O (1980) Feeding, particle selection and carbon absorption in *Mytilus edulis* in different mixtures of algae and resuspended bottom material. *Ophelia* 19 : 193-205
- Knox GA (1986) Estuarine ecosystems: a system approach, Vol II. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida
- Korringa P (1976) Farming the cupped oysters of the genus *Crassostrea*. Development in Aquaculture and Fisheries Science 2. Elsevier, Amsterdam
- Koutsikopoulos C, Desaunay Y, Dorel D, Marchand J (1989) The role of coastal areas in the life history of sole (*Solea solea* L.) in the Bay of Bicay. *Sci Mar (Barc)* 53 : 567-575
- Koutsikopoulos C, Dorel Y, Desaunay Y (1995) Movement of sole (*Solea solea*) in the Bay of Bicay : coastal environment and spawning migration. *J mar bio Assoc U K* 75 : 109-126
- Krank K (1980) Variability of particulate matter in a small coastal inlet. *Can J Fish Aquat Sci* 37 : 1209-1215
- Kreger D (1940) On the ecology of *Cardium edule* L. *Arch Néerl Zool* 4 : 157-200
- Kristensen I (1957) Differences in density and growth in a cockle population in the Dutch Wadden sea. *Arch Néerl Zool* 12 : 350-453
- Kumlu M, Jones DA (1997) Digestive protease activity in planktonic crustaceans feeding at different trophic levels. *J mar biol Ass UK* 77 : 159-165

Bibliographie

- Lazure P, Jégou AM (1998) 3D modelling of seasonal evolution of Loire and Gironde plumes on Biscay Bay continental shelf. *Oceanol Acta* 21 :165-177
- Levinton JS (1972) Stability and trophic structure in deposit-feeding and suspension-feeding communities. *Amer Nat* 106 : 472-486
- Lewin JC, Guillard RRL (1963) Diatoms. *Annu Rev Microbiol* 17 : 373-414
- Lindsay P, Balls PW, West JR (1996) Influence of tidal range and river discharge on suspended particulate matter fluxes in the Forth Estuary (Scotland). *Estuar Coast Shelf Sci* 42 : 63-82
- Loo LO, Rosenberg R (1989) Bivalve suspension-feeding dynamics and benthic-pelagic coupling in an eutrophicated marine bay. *J Exp Mar Biol Ecol* 130 : 253-276
- Lowry OM, Roseborough NI, Farrand AL, Randall RJ (1951) Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J Biol Chem* 193 : 265-275
- Lubet PE (1980) Influence des facteurs externes sur la reproduction des Lamellibranches. *Océanis* 6 : 469-489
- Lucas A, Beninger PG (1985) The use of physiological condition indices in marine bivalve aquaculture. *Aquaculture* 44 : 187-200
- Möller P (1986) Physical factors and biological interactions regulating infauna in shallow boreal areas. *Mar Ecol Prog Ser* 30 : 33-47
- MacDonald BA, Thompson RJ (1985) Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. II. Reproductive output and total production. *Mar Ecol Prog Ser* 25 : 295-303
- Manahan DT, Crisp DJ (1982) The role of dissolved organic material in the nutrition of pelagic larvae: amino acid uptake by bivalve veligers. *Amer Zool* 22 : 635-646
- Mann KH (1988) Production and use of detritus in various freshwater, estuarine, and coastal marine ecosystems. *Limnol Oceanogr* 33 : 910-930

Bibliographie

- Mariotti A (1981) Apports de la géochimie isotopique à la connaissance du cycle de l'azote. Th Etat Sci, Univ Paris 6
- Mariotti A, Lancelot C, Billen G (1984) Natural isotopic composition of nitrogen as a tracer of origin for suspended organic matter in the scheldt estuary. *Geochim Cosmochim Acta* 48 : 549-555
- Marsh JB, Weinstein DB (1966) Simple charring method for determination of lipid. *J Lipid Res* 7 : 574-576
- Mayzaud P, Chanut JP, Ackman RG (1989) Seasonal changes of the biochemical composition of marine particulate matter with special reference to fatty acids and sterols. *Mar Ecol Prog Ser* 56 : 189-204
- Mayzaud P, Taguchi S (1979) Size spectral and biochemical characteristics of the particulate matter in Bedford Basin. *J Fish Res Board Can* 36 : 211-218
- Mayzaud P, Taguchi S, Laval Ph (1984) Seasonal patterns of seston characteristics in Bedford Basin, Nova Scotia, relative feeding: A multivariate approach. *Limnol Oceanogr* 29 : 745-762
- McClelland JW, Valiela I (1997) Nitrogen-stable isotope signatures in estuarine food webs: a record of increasing urbanization in coastal watersheds. *Limnol Oceanogr* 42 : 930-937
- McConnaughey T, McRoy CP (1979) $\delta^{13}\text{C}$ label identifies eelgrass (*Zostera marina*) carbon in an Alaskan Estuarine food web. *Mar Biol* 53 : 263-269
- McLusky (1989) *The estuarine ecosystem*. 2nd ed., Blackie, Chapman & Hall, New York, p215
- McMillan C, Parker PL, Fry B (1980) $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in seagrasses. *Aquat Bot* 9 : 237-249
- Meadows PS, Anderson JG (1968) Micro-organisms attached to marine sand grains. *J mar biol Ass UK* 48 : 161-175

Bibliographie

- Michener RH, Schell DM (1994) Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. In: Lajtha K & Michener RH (eds) Stable isotopes in ecology and environmental science. Blackwell Sci Publ, Oxford : 138-157 p
- Minagawa M, Wada E (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim Cosmochim Acta* 48 : 1135-1140
- Möller P (1986) Physical factors and biological interactions regulating infauna in shallow boreal area. *Mar Ecol Prog Ser* 30 : 33-47
- Möller P, Rosenberg R (1983) Recruitment, abundance and production of *Mya arenaria* and *Cardium edule* in marine shallow waters, western Sweden. *Ophelia* 22 : 33-35
- Monismith SG, Koseff JR, Thompson JK, O'Riordan CA, Nepf HM (1990) A study of model bivalve siphonal currents. *Limnol Oceanogr* 35 : 680-696
- Muschenheim DK (1987) The dynamics of near-bed seston flux and suspension-feeding benthos. *J Mar Res* 45 : 473-496
- Navarro E, Iglesias JIP (1995) Energetics of reproduction related to environmental variability in bivalva molluscs. *Haliotis* 24 : 43-55
- Navarro E, Iglesias JIP, Larranaga A (1989) Interannual variation in the reproductive cycle and biochemical composition of the cockle *Cerastoderma edule* from Mundaca Estuary (Biscay, North Spain). *Mar Biol* 101 : 503-511
- Navarro E, Iglesias JIP, Ortega MM (1992) Natural sediment as a food source for the cockle *Cerastoderma edule* (L.): effect of variable particle concentration on feeding, digestion and the scope for growth. *J Exp Mar Biol Ecol* 156 : 69-87
- Navarro E, Iglesias JIP, Ortega MM, Larretxea X (1994) The basis for a functional response to variable food quantity and quality in cockles *Cerastoderma edule* (Bivalvia, Cardiidae). *Physiol Zool* 67 : 468-496

Bibliographie

- Navarro JM, Clasing E, Urrutia G, Asencio G, Stead R, Herrera C (1993) Biochemical composition and nutritive value of suspended particulate matter over a tidal flat of southern Chile. *Estuar Coast Shelf Sci* 37 : 59-73
- Navarro JM, Thompson RT (1995) Seasonal fluctuations in the size spectra, biochemical composition and nutritive value of the seston available to a suspension-feeding bivalve in a subarctic environment. *Mar Ecol Prog Ser* 125 : 95-106
- Navarro JM, Widdows J (1997) Feeding physiology of *Cerastoderma edule* in response to a wide range of seston concentrations. *Mar Ecol Prog Ser* 152 : 175-186
- Newell RC (1979) The biology of intertidal animals. 3rd ed, Marine Ecological Survey, Faversham, Kent : 781 p
- Newell RIE, Bayne BJ (1980) seasonal changes in the physiology, reproductive condition and carbohydrate content of the cockle *Cardium* (= *Cerastoderma*) *edule* (Bivalvia: Cardiidae) *Mar Biol* 56 : 11-19
- Newell RIE, Hilbish TJ, Koehn RK, Newell CJ (1982) Temporal variation in the reproductive cycle of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia, Mytilidae) from localities on the east of the United States. *Biol Bull mar biol Lab Woods Hole* 162 : 299-310
- Newell RIE, Marshall N, Sasekumar A, Chong VC (1995) Relative importance of benthic microalgae, phytoplankton, and mangroves as sources of nutrition for penaeid prawns and other coastal invertebrates from Malaysia. *Mar Biol* 123 : 595-606
- Nichols FH (1985) Increased benthic grazing: an alternative explanation for low phytoplankton biomass in northern San Francisco Bay during the 1976-1977 drought. *Estuar Coast Shelf Sci* 21 : 379-388
- Nybakken JW (1982) Marine biology an ecological approach. Harper & Row, New York : 446 p

Bibliographie

- O'Riordan CA, Monismith SG, Koseff JR (1993) A study of concentration boundary-layer formation over a bed of model bivalves. *Limnol Oceanogr* 38 : 1712-1729
- Odum HT (1968) Work circuits and systems stress. In: Young H (ed.) *Cycling and productivity in forests*. University of Maine, Orono : 81
- Odum WE, Heald EJ (1972) Trophic analyses of an estuarine mangrove community. *Bull mar Sci* 22 : 671-738
- Officer CB, Smayda TJ, Mann R (1982) Benthic filter feeding: a natural eutrophication control. *Mar Ecol Prog Ser* 9 : 203-210
- Orton JH (1933) Summer mortality of cockles on some Lancashire and Cheshire Dee beds in 1933. *Nature, London* 132 : 314-315
- Owens NJP (1987) Natural variations in ^{15}N in the marine environment. In: Blaxter JHS, Southward AJ (eds) *Advances in marine biology*. Academic Press, London : 389-451
- Packard TT, Dortch Q (1975) Particulate nitrogen in North Atlantic surface waters. *Mar Biol* 33 : 347-354
- Page HM (1997) Importance of vascular plant and algal production to macro-invertebrate consumers in a Southern California salt marsh. *Estuar Coast Shelf Sci* 45 : 823-834
- Papy L (1941) *La côte atlantique de la Loire à la Gironde*. Delmas, Bordeaux : 528 p
- Parker PL (1964) The biogeochemistry of the stable carbon isotopes in a marine bay. *Geochim Cosmochim Acta* 28 : 1155-1164
- Parson TR, Stephens K, Strickland JDH (1961) On the chemical composition of eleven species of marine phytoplanktons. *J Fish Res Bd Can* 18 : 1001-1016
- Parsons TR (1975) Particulate organic carbon in the sea. In: *Chemical oceanography 2*, Ed. by J. P. Riley and G. Skirrow, 2nd ed. Academic Press, Inc., London : 647 p
- Parsons TR, Maita Y, Lalli CM (1984) *A manual of chemical and biological methods for seawater analysis*. Pergamon Press : 107-110

Bibliographie

- Pejrup M (1986) Parameters affecting fine-grained suspended sediment concentrations in a shallow micro-tidal estuary, Ho Bugt, Denmark. *Estuar Coast Shelf Sci* 22 : 241-254
- Peterson AW, Whitfield AK (1997) A stable carbon isotope study of the food-web in a freshwater-derived south African estuary, with particular emphasis on the ichthyofauna, *Estuar Coast Shelf Sci* 45 : 705-715
- Peterson BJ, Howarth RW (1987) Sulfur, carbon, and nitrogen isotopes used to trace organic matter flow in the salt marsh estuaries of Sapelo Island, Georgia. *Limnol Oceanogr* 32 : 1195-1213
- Peterson BJ, Howarth RW, Garritt RH (1985) Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs. *Science* 227 : 1361-1363.
- Peterson CH, Black R (1987) Resource depletion by active suspension feeders on tidal flats: influence of local density and tidal elevation. *Limnol Oceanogr* 32 : 143-166
- Peterson CH, Black R (1991) Preliminary evidence for progressive sestonic food depletion in incoming tide over a broad tidal sand flat. *Estuar Coast Shelf Sci* 32 : 405-413
- Peterson CH, Skilleter GA (1994) Control of foraging behavior of individuals within an ecosystem context: the clam *Macoma balthica*, flow environment, and siphon-cropping fishes. *Oecologia* 100 : 256-267
- Phil L, Rosenberg R (1984) Food selection and consumption of the shrimp *Crangon crangon* in some shallow marine areas in western Sweden. *Mar Ecol Prog Ser* 15 : 159-168
- Pick FR (1987) Carbohydrate and protein content of Lake seston in relation to plankton nutrient deficiency. *Can J Fish Aquat Sci* 44 : 2095-2101
- Pocklington R, Leonard JD (1979) Terrigenous organic matter in sediments of the St. Lawrence Estuary and the Saguenay Fjord. *J Fish Res Bd Can* 36 : 1250-1255
- Poulet SA, Cossa D, Marty J-C (1986) Combined analyses of the size spectra and biochemical composition of particles in the St. Lawrence estuary. *Mar Ecol Prog Ser* 30 : 205-214

Bibliographie

- Prins TC, Smaal AC, Pouwer AJ (1991) Selective ingestion of phytoplankton by the bivalves *Mytilus edulis* L. and *Cerastoderma edule* (L.). *Hydrobiol Bull* 25 : 93-100
- Prins TC, Smaal AC, Pouwer AJ, Dankers N (1996) Filtration and resuspension of particulate matter and phytoplankton on an intertidal mussel bed in the Oosterschelde estuary (SW Netherlands). *Mar Ecol Prog Ser* 142 : 121-134
- Prou J, Barillé L, Héral M, Ratiskpl G, Soletchnik P, Bougrier S, Razet R, Geairon P (1994) Influence du cycle semi-diurne et vives-eaux mortes-eaux sur la disponibilité du matériel particulaire et son utilisation par une population de *Mytilus edulis*. *Haliotis* 23 : 139-153
- Pulich WM, Scalan RS (1987) Organic carbon and nitrogen flow from marine cyanobacteria to semiaquatic food webs. *Contrib mar Sci* 30 : 27-37
- Purchon RD (1977) *The biology of the mollusca*. Pergamon Press, Oxford
- Raillard O (1991) Etude des interactions entre les processus physiques et biologiques intervenant dans la production de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) du bassin de Marennes-Oléron : essai de modélisation. Thèse Doctorat de l'Université de Paris VI, 212 p
- Raillard O, Le Hir P, Lazure P (1994) Transport de sédiments fins dans le bassin de Marennes-Oléron : mise en place d'un modèle mathématique. *La Houille Blanche* 4 : 63-71
- Raillard O, Ménesguen A (1994) An ecosystem box model for estimating the carrying capacity of a macrotidal shellfish system. *Mar Ecol Prog Ser* 115 : 117-130
- Rau GH, Ainley DG, Bengtson JL, Torres JJ, Hopkins TL (1992) $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ in Weddell Sea birds, seals, and fish: implications for diet and trophic structure. *Mar Ecol Prog Ser* 84 : 1-8

Bibliographie

- Rau GH, Mearns AJ, Young DR, Olsen RJ, Schafer HA, Kaplan IJR (1983) Animal $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ correlates with trophic level in pelagic food webs. *Ecology* 64 :1314-1318
- Ravail B, Héral M, Maestrini S, Robert J-M (1988) Incidence du débit de la Charente sur la capacité biotique du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *J Rec Océanogr* 13 : 48-52
- Ravail-Légrand B (1993) Incidences du débit de la Charente sur la capacité biotique du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. Thèse de Doctorat, Université de Nantes, 171 p
- Reibach PH, Benedict CR (1977) Fractionation of stable carbon isotopes by phosphoenolpyruvate carboxylase from C_4 plants. *Plant Physiol* 59 : 564-568
- Reise K (1985) Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions. Springer-Verlag, Berlin : 191 p
- Reise, K. (1981). Ökologische Experimente zur Dynamik und Vielfalt der Bodenfauna in den Nordseewatten. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 1981 : 1-15
- Richard P, Riera P, Galois R (1997) Temporal variations in the chemical and carbon isotope compositions of marine and terrestrial organic inputs in the bay of Marennes-Oléron, France. *J Coast Res* 13 : 879-889
- Richard P, Williams DF (1987) Utilisation des rapports isotopiques naturels dans l'étude des réseaux trophiques estuariens. *Océanis* 13 : 461-477
- Richardson CA, Ibarrola I, Ingham RJ (1993) Emergence pattern and spatial distribution of the common cockle *Cerastoderma edule*. *Mar Ecol Prog Ser* 99 :71-81
- 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 the study of trophic structure. *Mar Ecol Prog Ser* 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 Marenne-Oléron. *Estuar Coast Shelf Sci* 42 : 347-360

Bibliographie

- Riera P, Richard P (1997) Temporal variation of $\delta^{13}\text{C}$ in particulate organic matter and oyster *Crassostrea gigas* in Marennes-Oléron Bay (France): effect of freshwater inflows. Mar Ecol Prog Ser 147 : 105-115
- Riera P, Richard P, Grémare A, Blanchard G (1996) Food source of intertidal nematodes in the Bay of Marennes-Oléron (France), as determined by dual stable isotope analysis. Mar Ecol Prog Ser 142 : 303-309
- Riisgård HU (1991) Suspension feeding in the polychaete *Nereis diversicolor*. Mar Ecol Prog Ser 70 : 29-37
- Riisgård HU, Berntsen I, Tarp B (1996) The lugworm (*Arenicola marina*) pump: characteristics, modelling and energy cost. Mar Ecol Prog Ser 138 : 149-156.
- Rodhouse PG, Roden CM, Burnell GM, Hensey MP, McMahon T, Ottway B, Ryan TH (1984) Food resources, gametogenesis and growth of *Mytilus edulis* on the shore and in suspended culture: Killary Harbour, Ireland. J mar biol Ass U K 64 : 513-529
- Roman MR (1978) Tidal resuspension in Bizzards Bay, Massachusetts. II. Seasonal changes in the size distribution of chlorophyll, particulee concentration, carbon and nitrogen in suspended particulate matter. Estuar Coast Shelf Sci 6 : 47-53
- Ruiz C, Martinez D, Mosquera G, Abad M, Sánchez JL (1992) Seasonal variations in condition, reproductive activity and biochemical composition of the flat oyster, *Ostrea edulis*, from San Cibrán (Galicia, Spain) . Mar Biol 112 : 67-74
- Sackett WM, Moore WS (1966) Isotopic variations of dissolved inorganic carbon. Chem Geol 1 : 323-328
- Sanchez-Salazar ME, Griffiths CL, Seed R (1987) The effect of size and temperature on the predation of cockles *Cerastoderma edule* (L.) by the shore crab *Carcinus maenas* (L.). J Exp Mar Biol Ecol 111 : 181-193

Bibliographie

- Sauriau P-G (1987) Les mollusques non-cultivés du bassin de Marennes-Oléron : quantification et répartition géographique des stocks. *Haliotis* 16 : 527-541
- Sauriau PG (1991) Spread of *Cyclope neritea* (Mollusca: Gastropoda) along the north-eastern Atlantic coasts in relation to oyster culture and to climatic fluctuations. *Mar Biol* 109 : 299-309.
- Sauriau P-G (1992) Les mollusques benthiques du bassin de Marennes-Oléron : estimation et cartographie des stocks non cultivés, compétition spatiale et trophique, dynamique de population de *Cerastoderma edule* (L.). Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale : 309p
- Sauriau PG, Mouret V, Rincé JP (1989) Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivée du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *Oceanol Acta* 12 : 193-204
- Schoeninger MJ, DeNiro MJ (1984) Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. *Geochim Cosmochim Acta* 48 : 625-639
- Schubel JR (1971) Tidal variation of the size distribution of suspended sediment at a station in the Chesapeake Bay turbidity maximum. *Neth J Sea Res* 5 : 252-266
- Schwinghamer P, Tan FC, Gordon Jr DC (1983) Stable carbon isotope studies on the Pecks Cove mudflat ecosystem in the Cumberland Basin, Bay of Fundy. *Can J Fish Aquat Sci* 40 (Suppl 1) : 262-272
- Seed R, Brown RA (1975) The influence of reproductive cycle, growth, and mortality on population structure in *Modiolus modiolus* (L.), *Cerastoderma edule* (L.), and *Mytilus edulis* L., (Mollusca : Bivalvia). *Prog 9th Europ mar biol Symp*, Barnes H (ed) Aberdeen Univ Press : 257-274
- Seed R, Brown RA (1978) Growth as a strategy for survival in two marine bivalves, *Cerastoderma edule* and *Modiolus modiolus*. *J Anim Ecol* 47 : 283-292

Bibliographie

- Sherr EB (1982) Carbon isotope composition of organic seston and sediments in a Georgia salt marsh estuary. *Geochim Cosmochim Acta* 46 : 1227-1232
- Simenstad CA, Wissmar RC (1985) $\delta^{13}\text{C}$ evidence of origins and fates of organic carbon in estuarine and nearshore food webs. *Mar Ecol Prog Ser* 22 : 141-152
- Sleath JFA (1982) The suspension of sand by waves. *J Hydraulic Res* 20 : 439-452
- Smaal AC, Haas HA (1997) Seston dynamics and food availability on mussel and cockle beds. *Estuar Coast Shelf Sci* 45 : 247-259
- Smaal AC, Verhagen JGH, Coosen J, Haas HA (1986) Interaction between seston quantity and quality and benthic suspension feeders in the Oosterschelde, The Netherlands. *Ophelia* 26 : 385-399
- Smaal AC, Vonck APMA, Bakker M (1997) Seasonal variation in physiological energetics of *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule* of different size classes. *J mar biol Ass UK* 77 : 817-838
- Sokal RR, Rohlf FJ (1981) *Biometry*. 2nd Edition, Freeman WH & Co, New York : 859 p
- Soniat TM, Ray SM, Jeffrey LM (1984) Components of the seston and possible available food for oysters in Galveston Bay, Texas. *Contrib Mar Sci* 27 : 127-141
- Sornin A (1981) Processus sédimentaires et biodéposition liés à différents modes de conchyliculture – Baie de Cancale, Anse d'Aiguillon et Bassin de Marennes-Oléron. Thèse Doctorat 3^{ème} Cycle de l'Université de Nantes, 188p
- Sreepada RA, Rivonkar CU, Parulekar AH (1996) Particulate carbohydrate and proteins in the Bay of Bengal. *Estuar Coast Shelf Sci* 43 : 295-310
- Stephenson RL, Lyon GL (1982) Carbon-13 depletion in an estuarine bivalve: detection of marine and terrestrial food sources. *Oecologia (Berlin)* 55 : 110-113

Bibliographie

- Stephenson RL, Tan FC, Mann KH (1986) Use of stable carbon isotope ratios to compare plant material and potential consumers in a seagrass bed and a kelp bed in Nova Scotia, Canada. *Mar Ecol Prog Ser* 30 : 1-7
- Stump RK, Frazer JW (1973) Simultaneous determinations of carbon, hydrogen and nitrogen in organic compounds. Lawrence Livermore Laboratory, University of California, Report UCID 16198, 7 p
- Sullivan MJ, Moncreiff CA (1990) Edaphic algae are an important component of salt marsh food webs: evidence from multiple stable isotope analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 62 : 149-159
- Swanberg IL (1991) The influence of the filter-feeding bivalve *Cerastoderma edule* L. On microphytobenthos: a laboratory study. *J Exp Mar Biol Ecol* 151 : 93-111
- Tagatz ME (1968) The biology of the blue crab *Callinectes sapidus* Rathburn, in the St. Johns River, Florida. *Fish Bull* 67 : 614-625
- Tan RC, Strain PM (1983) Sources, sinks and distribution of organic carbon in the St. Lawrence Estuary, Canada. *Geochim Cosmochim Acta* 47 : 125-132
- Tebble N (1966) British bivalve seashells. A handbook for identification. Trustee of the British Museum, Natural History, London
- Tesson M (1973) Aspects dynamiques de la sédimentation dans la baie de Marennes-Oléron (France). Thèse Doctorat 3^{ème} Cycle de l'Université de Bordeaux , 138 p
- Thayer GN, Parker PL, LaCroix MW, Fry B (1978) The stable isotope ratios of some components of an eelgrass, *Zostera marina*, bed. *Oecologia* 35 : 1-12
- Tieszen LL, Boutton TW, Tesdahl KG, Slade NA (1983) Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia* 57 : 32-37

Bibliographie

- Uncles RJ, Barton ML, Stephens A (1994) Seasonal variability of fine-sediment concentrations in the turbidity maximum region of the Tamar Estuary. *Estuar Coast Shelf Sci* 38 : 19-39
- Urrutia MB, Iglesias JIP, Navarro E, Prou J (1996) Feeding and absorption in *Cerastoderma edule* under environmental conditions in the bay of Marennes-Oleron (western France). *J mar biol Ass UK* 76 : 431-450.
- Verwey J (1952) On the ecology of distribution of cockle and mussel in the Dutch Wadden Sea, their role in sedimentation and the source of thier food supply. *Arch Néerl Zool* 10 :171-239
- Virginia RA, Delwiche CC (1982) Natural ^{15}N abundance od presumed N_2 -fixing and non- N_2 -fixing plants from selected ecosystems. *Oecologia (Berlin)* 54 : 317-325
- Wada E, Hattori A (1991) Nitrogen in the sea: forms, abundances, and rate processes. CRC Press, Boca Raton, Florida
- Wada E, Terazaki M, Kabaya Y, Nemoto T (1987) ^{15}N and ^{13}C abundances in the Atlantic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. *Deep-Sea Res* 34 : 829-841
- Walne PR, Mann R (1975) Growth and biochemical composition in *Ostrea edulis* and *Crassostrea gisas*. *Proc 9th Europ mar biol Symp*, Barnes H (ed) Aberdeen Univ Press : 587-607
- Ward LG (1985) The influence of wind waves and tidal currents on sediment resuspension in middle Chesapeake Bay. *Geo-Marine Letters* 5 : 71-75
- Ward LG, Kemp WM, Boynton WR (1984) The influence of waves and seagrass communities on suspended particulates in an estuarine embayment. *Mar Geol* 59 : 85-103

Bibliographie

- Warwick RM (1986) A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Mar Biol* 92 : 557-562
- Warwick RM, Joint IR, Radford PJ (1979) Secondary production of the benthos in an estuarine environment. In: Jefferies RL, Davy AJ (eds) *Ecological processes in coastal environments*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 429-450
- Warwick RM, Price P (1975) Macrofauna production in an estuarine mud-flat. *J Mar Biol Ass U K* 55 : 1-18
- Waston DC, Norton TA (1985) Dietary preferences of the common periwinkle, *Littorina littorea* (L.). *J Exp Mar Biol Ecol* 88 : 193-211
- Wenne R (1985) Microgeographic differentiation of the reproductive cycle of *Macoma balthica* (L.) in the Gdansk Bay (South Baltic), and the relationship between this cycle and energy reserve changes. *Pol Arch Hydrobiol* 32 : 47-63
- Whelan T, Sackett MW, Benedict CR (1973) Enzymatic fractionation of carbon isotopes by phosphoenolpyruvate carboxylase from C₄ plants. *Plant Physiol* 51 : 1051-1054
- Widdows J, Fieth P, Worrall CM (1979) Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar Biol* 50 : 195-207
- Widdows J, Shick JM (1985) Physiological responses of *Mytilus edulis* and *Cardium edule* to aerial exposure. *Mar Biol* 85 : 217-232
- Retraubun ASW, Dawson M, Avans SM (1996) The role of the burrow funnel in feeding processes in the lugmorm *Arenicola marina* (L.). *J Exp Mar Bio Ecol* 202 : 107-118
- Wildish DJ, Kristmanson DD (1979) Tidal energy and sublittoral macrobenthic animals in estuaries. *J Fish Res Board Can* 36 : 1197-1206
- Wilson-Olmond EA, Powell EN, Ray SM (1997) Short-term and small-scale variation in food availability to natural oyster populations: food, flow and flux. *Mar Ecol* 18 : 1-34

Bibliographie

- Winter JE (1978) A review on the knowledge of suspension-feeding in lamellibranch bivalves, with special reference to aquaculture systems. *Aquaculture* 13 : 1-33
- Wolff WJ, de Wolf L (1977) Biomass and production of zoobenthos in the Grevelingen estuary, The Netherlands. *Estuar coast mar Sci* 5 : 1-24
- Wong WW, Benedict CR, Kohel RJ (1979) Enzymatic fractionation of the stable carbon isotopes of carbon dioxide by ribulose 175-biphosphate carboxylase. *Plant Physiol* 63 : 852-856
- Wright SH, Manahan DT (1989) Integumental nutrient uptake by aquatic organisms. *Ann Rev Physiol* 51 : 585-600
- Zurburg W, Smaal AAD, Héral M, Danker N (1994) Seston dynamics and bivalve feeding in the bay of Marennes-Oléron (France). *Neth J Aquat Ecol* 26 : 459-466

SUMMARY

Trophic structure in intertidal benthic food webs of Marennes-Oléron Bay was evaluated using stable carbon and nitrogen isotope ratios. Isotopic composition of the commonest 40 species reveals no evidences for the contribution of terrestrial detritus to the intertidal consumers. The isotopic composition of primary (suspension- and deposit-feeders) and secondary consumers (predators and scavengers) indicated that their major carbon sources were originated from phytoplankton and microphytobenthos on all intertidal flats. The relative importance of both sources was determined by feeding strategies but microphytobenthos is always the main diet for all species. Some isotopic signatures for additional food sources were also found in some habitats indicating that detrital carbon from seagrass, *Zostera noltii*, could be a significant source for deposit-feeding species and their predators.

We proposed a new attempt to elucidate the relationship between availability of diet and the secondary production of the cockle *Cerastoderma edule*, a suspension-feeder. Dual carbon and nitrogen isotope plot suggests that microphytobenthos and suspended POM are the main diet of cockles. Seasonal variations in the $\delta^{13}\text{C}$ values of adult cockles were found (mild winter of 1994-1995, high riverine run-off), but no significant seasonal variations were noted for juvenile cockles, excepted spat in June. These intra-specific differences reflect higher dependence of adult cockles on POM variability although spat and juveniles are closely linked to microphytobenthos. The relative contribution of POM and microphytobenthos to secondary production of cockles was assessed by using a simple stable isotope mixing model. Thus, 89 % and 63 % of annual secondary production came from microphytobenthos for juveniles and adults, respectively. It was estimated that 72 % of the overall annual secondary production of the cockle population resulted from microphytobenthos, strongly indicating the mediation through near-bed resuspension processes. Finally, our results suggest that the sources of organic matter functioning intertidal food webs of the Marennes-Oléron Bay are primarily autochthonous to the bay.

RESUME

La structure des réseaux trophiques intertidaux de la baie de Marennes-Oléron a été décrite par l'usage du traçage isotopique naturel du carbone et de l'azote. Aucune signature d'origine terrestre n'est détectée dans les 40 espèces communes analysées. La composition isotopique des consommateurs primaires (suspensivores, déposivores) et secondaires (prédateurs, nécrophages) indique que leur nourriture est composée de phytoplancton et de microphytobenthos. Leurs proportions relatives sont modulées par le comportement trophique des espèces mais le carbone issu du microphytobenthos est toujours dominant. Cependant, des signatures isotopiques différentes ont été observées indiquant que le carbone issu des herbiers de *Zostera noltii* est bien intégré, vraisemblablement sous forme détritique, par les déposivores intertidaux et leur prédateurs.

Une étude détaillée permet d'établir, pour la première fois, le lien quantitatif entre la production secondaire d'un suspensivore, la coque *Cerastoderma edule*, et ses ressources de nourriture *in situ*. L'analyse des signatures isotopiques C et N montre que le microphytobenthos et la MOP du seston sont assimilés préférentiellement. De nettes variations saisonnières du $\delta^{13}\text{C}$ des coques adultes ont été observées (hiver doux 1994-1995, fortes crues fluviales), alors qu'aucune variation saisonnière n'a été observée pour les coques juvéniles, excepté pour les stades les plus jeunes du recrutement (juin 1995). Ces différences intraspécifiques indiquent que les coques adultes sont plus dépendantes de la MOP du seston et de sa variabilité alors que les recrues et juvéniles sont étroitement liés au microphytobenthos. Les contributions relatives de la MOP et du microphytobenthos à la production secondaire de la coque ont été estimées en utilisant un modèle de mélange à deux sources. Ainsi, 89 % et 63 % de la production secondaire proviennent du microphytobenthos; respectivement pour les juvéniles et les adultes. Pour la population, 72 % de la production secondaire sont issus du microphytobenthos. En définitive, nos résultats suggèrent que les sources de matière organique gouvernant les flux d'énergie dans les réseaux trophiques benthiques intertidaux en baie de Marennes-Oléron sont essentiellement autochtones à la baie.

