

Université de Caen Basse-Normandie
Ecole Doctorale Chimie-Biologie
Institut de Biochimie et de Biologie Appliquée
Laboratoire de Biologie et Biotechnologies Marines

Syndicat Mixte de l'Equipement du
Littoral
Conseil général de la Manche

Doctorat de l'université de Caen

Spécialité : Sciences

**Etude et modélisation des paramètres physico-chimiques
sur la croissance de l'ormeau (*Haliotis tuberculata*) en élevage
en circuit semi-fermé.**

Thèse présentée le 14 novembre 1997 par
Olivier Basuyaux

Membres du jury:

Rapporteur	Pr. P. Lecorre	Université de Bretagne Occidentale
Rapporteur	Pr. Y. Le Gal	Laboratoire de Biologie Marine de Concarneau
Examineur	Pr. P. Nival	Université P & M Curie, Paris VI
Examineur	Pr. G. Prunus	Université de Caen
Examineur	O. Richard	Syndicat Mixte de l'Equipement du Littoral
Directeur	Pr. M. Mathieu	Université de Caen

Avant propos

Alors que nous étions à la phase finale de la rédaction de ce manuscrit, nous avons été frappé par le décès accidentel de Mme Françoise Deschamps, responsable administratif du SMEL, sans qui cette thèse n'aurait pas vu le jour; par sa détermination, ses encouragements, sa gentillesse et son sourire, elle a contribué grandement au bon déroulement de ce travail.

Ce travail n'aurait pas pu être réalisé sans le financement du Syndicat Mixte de l'Équipement du Littoral (conseil général de la Manche) et le conseil Régional de la Basse Normandie que je remercie vivement. L'ensemble de ce travail a été réalisé au centre expérimental du SMEL à Blainville sur mer.

Je tiens à remercier Monsieur le Dc. C. Asselin (Vice Président du conseil général et Président du SMEL) qui a accepté de financer et de m'accueillir dans les locaux du SMEL. Monsieur. O. Richard (Responsable technique du SMEL) et Monsieur. le Pr. M. Mathieu (Responsable du Laboratoire de Biologie et Biotechnologies Marines l'Université de Caen) pour la confiance qu'ils m'ont accordée en me proposant ce sujet de recherche.

Je remercie également les personnes qui ont accepté de participer au jury:

Monsieur le Pr. P. Lecorre de l'Université de Bretagne Occidentale qui a accepté d'être rapporteur et qui a permis d'améliorer le manuscrit. Je le remercie également pour m'avoir aidé dans les dosages physico-chimiques.

Monsieur le Pr. Y. Le Gal du Laboratoire de Biologie Marine de Concarneau, par sa participation active dans la commission d'évaluation du programme "orveau" du SMEL a suivi l'évolution des travaux, il a également accepté d'être rapporteur, ses conseils dans l'élaboration du manuscrit ont permis une meilleure cohésion du sujet.

Monsieur le Pr. P. Nival directeur de mon DEA à l'Université de Paris VI et qui m'a mis en contact avec le SMEL, et qui malgré son emploi du temps très chargé m'a fait l'honneur de participer au jury de cette thèse.

Monsieur le Pr. G. Prunus responsable du DESS "Exploitation des Ressources Vivantes Côtières" de l'université de Caen pour son intérêt porté à ces recherches et pour avoir accepté de participer au jury.

Monsieur O. Richard responsable du centre d'expérimentation du SMEL qui depuis le début des années 1980 s'intéresse à la biologie, l'écologie et la culture de l'orveau. C'est à son initiative que ce sujet m'a été proposé, ses connaissances approfondies sur l'animal et sa disponibilité ont permis d'avancer rapidement dans cette étude et je l'en remercie tout particulièrement.

Monsieur le Pr. M. Mathieu responsable du laboratoire de Biologie et Biotechnologies Marines de l'université de Caen et directeur de cette thèse qui m'a guidé pendant toute la durée de ce travail et particulièrement pour la rédaction, les corrections et la mise en forme des publications et de ce manuscrit.

Je voudrais également remercier les chercheurs, techniciens et le personnel du S.M.E.L.:

D. Birais pour m'avoir accepté en stage au S.M.E.L avant cette thèse

M. Langronne, C. Desrée et N. René pour leurs aides dans les formalités administratives et les commandes de matériel.

J.L. Lesoif pour l'entretien et la réparation des pompes, structure d'élevage, bateau, tracteur... qui permettent tout simplement de travailler dans de bonnes conditions.

J.L. Blin, L. Macé, S. Pacary et S. Pien pour m'avoir procuré les juvéniles, pour les prélèvements d'ormeaux en plongée et les récoltes d'algues.

Et tout particulièrement S. Pétinay pour avoir participé à la majorité des expérimentations et pour son aide dans les analyses physico-chimique et bactériologiques.

A tous merci pour les maintenances lors de mes absences , pour vos conseils et pour m'avoir enduré(!), pendant ces quelques années.

Je tiens également à remercier la société Echinox: S. Chicot, T.Labadie et A. Néron pour leur aide dans les expérimentations et leurs conseils judicieux et tout particulièrement M. Amat pour les traductions des articles et les nombreuses discussions constructives.

Je voudrais y associer tous les stagiaires et toutes les personnes qui m'ont aidé et notamment A. Masson pour les dosages CHN et P. Dumas pour ses connaissances approfondies dans les ajustements de courbes, J-L Nicolas pour son aide en bactériologie, J-P Robin pour ses conseils en statistiques ainsi que J. Clavier & O. Richard et S. Pétinay pour les photographies de ce manuscrit.

Ce travail est également celui de mes amis qui ont su me soutenir durant ces quelques années et notamment pendant la phase de rédaction:

Alain Brian, Philippe Cugier, Dany Guillard, Tarek Meziane , Nolwenn Rehault, Yann Toutain pour leur soutien.

Aline Migné pour ses corrections, ses précieux conseils éclairés, sa bonne humeur et son amitié

Valérie Blassel pour les discussions, les corrections... et surtout pour m'avoir supporté au quotidien pendant quelques années.

Cécile Day pour sa participation aux expérimentations, son soutien et sa présence.

Je voudrais également associer toute ma famille à ce travail et bien sûr tout particulièrement mes parents qui m'ont soutenu et encouragé pendant toutes mes études.

A tous ceux qui ont participé de près ou de loin à ce travail, Merci.

Avant propos	1
Sommaire	3
Introduction	10
I- Présentation de l'espèces	14
I.1- Taxonomie et nomenclature	14
I.2- Biologie de l'ormeau	17
I.2.1- Morphologie	17
I.2.2- Distribution	20
I.2.3- Habitat	20
I.2.4- La reproduction	22
I.2.5- Développement des juvéniles	23
I.2.6- Développement des adultes	24
II- Matériel et méthodes	26
II.1- Production de juvéniles d'ormeaux	26
II.1.1- Conditionnement des géniteurs	26
II.1.2- Induction de la ponte	28
II.1.3- Fécondation et vie larvaire	28
II.1.4- Croissance des juvéniles	28
II.2- Mesure des animaux	29
II.2.1- Mesure taille-poids	29
II.2.2- Calcul des taux de croissance	31
II.2.3- Calcul des quantités d'aliments ingérées et du taux de conversion	31
II.3- Protocoles d'analyses physico-chimiques	33
II.3.3.1- Matériel utilisé pour les mesures physico-chimiques	33
II.3.3.2- Dosage des sels azotés dissous	33
II.3.3.2.1- Dosage de l'azote ammoniacal	33
II.3.3.2.2- Dosage des nitrites	34

II.3.3.2.3- Dosage des nitrates	34
II.3.3.3- Dosage du système carbonate	34
II.3.3.4- Dénombrement bactérien	35
II.4- Qualité physico-chimique de l'eau de mer utilisée dans les expérimentations	37
II.5- Matériel et méthodes d'analyses statistiques des résultats	39
II.5.1- L'analyse de variance	39
II.5.2- Analyse statistique des résultats biométriques	40
II.5.2.1- L'analyse en composantes principales	40
II.5.2.2- L'analyse factorielle discriminante	40
II.5.3- Méthodes d'ajustement de courbes utilisées	40
II.5.3.1- Ajustement linéaire (modèle linéaire, multiplicatif, exponentiel, logarithmique)	40
II.5.3.2- Ajustement de courbe non-linéaire	41
III- Qualité physico-chimique des algues fourrages	42
III.1- Introduction	42
III.2- Etude qualitative des algues fourrages pour l'alimentation	45
III.2.1- Matériel et méthodes	45
III.2.2- Résultats	45
III.2.2.1- Evolution de la matière sèche dans <i>P. palmata</i> et <i>L. digitata</i>	45
III.2.2.2- Evolution de l'azote total dans <i>P. palmata</i> et <i>L. digitata</i>	47
III.2.2.3- Evolution du carbone total dans <i>P. palmata</i> et <i>L. digitata</i>	47
III.2.3- Expression mathématique des résultats	47
III.3- Discussion	52
IV- Influence des paramètres physiques sur la croissance de l'ormeau	56
IV.1- Introduction	56
IV.2- Influence de la température d'élevage sur la croissance de l'ormeau	57
IV.2.1- Matériel et méthodes	57
IV.2.1.1- Les animaux	57

IV.2.1.2- Structure d'élevage	58
IV.2.2- Résultats	58
IV.2.2.1- Influence de la température sur la croissance	58
IV.2.2.2- Taux de conversion	61
IV.2.2.3- Modélisation	61
IV.3- Influence de la lumière sur la croissance de l'ormeau	64
IV.3.1- Matériels et méthodes	64
IV.3.1.1- Les animaux	64
IV.3.1.2- Structures d'élevage	65
IV.3.1.3- Facteurs de comparaison	65
IV.3.2- Résultats	66
IV.3.2.1- Photopériode	66
IV.3.2.2- Intensité lumineuse	68
IV.4- Discussion	75
IV.4.1- Influence de la température d'élevage	75
IV.4.2- Influence de la lumière	79
IV.4- Conclusion	80
V- Influence des paramètres chimiques sur la croissance de l'ormeaux	81
V.1- Introduction	81
V.1.1- La salinité	82
V.1.2- le système carbonique	83
V.1.3- Les sels azotés	84
V.1.4- Le zinc	85
V.1.5- L'oxygène	85
V.2- Influence des facteurs chimiques sur la croissance de l'ormeau	87
V.2.1- Influence de la salinité sur la croissance et l'alimentation	87
V.2.1.1- Matériel et méthodes	87
V.2.1.2- Résultats	88
V.2.2- Etude de l'effet des variations du système carbonique	90
V.2.2.1- Matériels et Méthodes	90

V.2.2.1.1- <i>Matériels et méthodes pour l'expérimentation sur l'influence de l'alcalinité sur la croissance</i>	90
V.2.2.1.2- <i>Matériels et méthodes pour l'expérimentation sur l'influence du dioxyde de carbone sur la croissance</i>	91
V.2.2.2- Influence de l'alcalinité sur la croissance	92
V.2.2.3- Influence du dioxyde de carbone sur la croissance	95
V.2.3- Influence des sels azotés sur la croissance des ormeaux	96
V.2.3.1- matériels et méthodes	96
V.2.3.2- Résultats	97
V.2.3.2.1- Influence de l'ammoniaque sur la croissance et l'alimentation	97
V.2.3.2.2- Influence des nitrites sur la croissance et l'alimentation	98
V.2.3.2.3- Influence des nitrates sur la croissance et l'alimentation	101
V.2.4- Influence de la teneur en zinc sur la croissance	102
V.2.4.1- Matériels et Méthodes	102
V.2.4.2- Résultats	103
V.2.5- Consommation d'oxygène en fonction de la température et de l'alimentation	105
V.2.3.1- Matériels et méthodes	105
V.2.3.2- Consommation d'oxygène pour <i>Haliotis tuberculata</i>	108
V.2.3.3- Consommation d'oxygène pour <i>les algues fourrages</i>	110
V.4- Discussion	111
V.4.1- Influence de la salinité	111
V.4.2- Influence du système carbonique	111
V.4.3- Influences des sels azotés	113
V.4.3.1- L'ammoniaque	114
V.4.3.2- Les nitrites	114
V.4.3.3- Les nitrates	115
V.4.4- Influence du zinc	116
V.4.5- Consommation en oxygène	119

V.5- Conclusion	122
------------------------	------------

VI- Suivi d'une structure d'élevage et comparaison biométrique avec les ormeaux du milieu naturel	124
--	------------

VI.1- Introduction	124
---------------------------	------------

VI.2- Matériel et méthodes	127
-----------------------------------	------------

VI.2.1- Les animaux	127
----------------------------	------------

VI.2.2- Les structures d'élevage	127
---	------------

VI.2.3- Mesures physico-chimiques de l'eau d'élevage	128
---	------------

VI.2.4- Expression des résultats	128
---	------------

VI.2.4.1- Production nette, brute et morte	128
--	-----

VI.2.4.2- Taux de mortalité	128
-----------------------------	-----

VI.2.4.3- Coefficient d'occupation spatiale	130
---	-----

VI.2.5- Matériel et méthodes pour la comparaison biométrique	130
---	------------

VI.2.5.1- Sites de prélèvements	130
---------------------------------	-----

VI.2.5.2- Les animaux d'élevage	131
---------------------------------	-----

VI.2.5.3- Mesures prises en compte	131
------------------------------------	-----

VI.3- Résultats	133
------------------------	------------

VI.3.1- Suivi d'une cohorte d'ormeaux en élevage	133
---	------------

VI.3.1.1- Croissance-dispersion-mortalité	133
---	-----

VI.3.1.2- Alimentation	139
------------------------	-----

VI.3.1.3- Suivi des paramètres chimiques et bactériologique de l'eau d'élevage	144
--	-----

VI.3.1.3.1- Température et salinité d'élevage	144
---	-----

VI.3.1.3.2- Ammoniaque, nitrites et nitrates	144
--	-----

VI.3.1.3.3- Système carbonique	144
--------------------------------	-----

VI.3.1.3.4- Bactériologie	147
---------------------------	-----

VI.3.1.4- Fèces	147
-----------------	-----

VI.3.2- Comparaison biométrique de l'ormeau d'élevage et de l'ormeau de la nature	148
--	------------

VI.3.2.1- Comparaison inter-site	148
----------------------------------	-----

VI.3.2.2- Comparaison annuelle intrasite	150
--	-----

VI.3.2.2.1- Relations biométriques	150
------------------------------------	-----

VI.3.2.2.2- Morphologie de la coquille	151
--	-----

VI.3.2.2.3- Relation taille-poids	151
-----------------------------------	-----

VI.3.2.2.4- Importance pondérale du muscle, des viscères et de la coquille de l'ormeau	153
--	-----

VI.3.2.2.5- Evolution saisonnière	157
VI.3.2.3- Ormeaux d'élevage	157
VI.3.2.3.1- Relations biométriques	157
VI.3.2.3.2- Morphologie de la coquille	158
VI.3.2.3.3- Relation taille-poids	158
VI.3.2.3.4- Importance pondérale du muscle, des viscères et de la coquille de l'ormeau	159
VI.3.2.3.5- Evolution saisonnière	161
VI.4- Discussion	163
VI.4.1- L'élevage d'ormeaux dans une structure d'élevage en circuit semi-fermé	163
VI.4.2- Comparaisons biométriques de l'ormeau d'élevage et de l'ormeau de la nature	168
VI.4.2.1- La coquille	169
VI.4.2.2- Le muscle	169
VI.4.2.3- La masse viscérale	170
VI.5- Conclusion	171
VII- Modélisation du système d'élevage en circuit fermé	173
VII.1- Introduction	173
VII.2- Modélisation du système	175
VII.2.1- Sous modèle Ormeaux-Fèces-Alimentation: MOFA	175
VII.2.2- Sous modèle azote-bactérie: MAB	181
VII.2.2.1- Les organismes nitrifiants	181
VII.2.2.2- Les mécanismes biochimiques	181
VII.2.2.3- Paramètres affectant la nitrification	182
VII.2.2.4- Développement du modèle	183
VII.2.3- Sous modèle système carbonate: MSC	185
VII.2.3.1- Equilibre thermodynamique du système $\text{CO}_2\text{-HCO}_3^-\text{-CO}_3^{2-}$	187
VII.2.3.2- Algorithme de calcul	188

VII.2.4- Sous modèle échange gazeux: MEG	189
VII.2.4.1- Echange Air-eau	189
VII.2.4.2- La respiration	192
VII.2.4.3- Développement du modèle MEG	193
VII.3- Comparaison des résultats du modèle avec les expérimentations	196
VII.4- Simulations	198
VII.4.1- Influence du taux de renouvellement de l'eau	198
VII.4.2- Influence de l'alimentation	203
VII.4.3- Influence de l'émission de gamètes	203
VII.5- Discussion	206
Conclusion générale et perspectives	207
Bibliographie	211
Liste des publications	227
Liste des figures	228
Liste des tableaux	233
Liste des photographies	237
Résumé	Verso

Introduction

La Basse Normandie, avec une production qui atteint 46000 T est la première région conchylicole française, toutefois ce développement rapide depuis quelques années trouve ses limites avec la saturation des parcs ostréicoles et la volonté de conserver des performances de croissance satisfaisantes. La diversification des cultures permettrait d'augmenter les productions aquacoles tout en maintenant cet équilibre. La coquille saint-Jacques, la palourde ou encore la coque sont des espèces à haut potentiel aquacole dont l'élevage est envisageable (Webber et Riordan, 1976; Breber, 1985; Fleury *et al.*, non pub. 1991; Spencer, 1996), toutefois ces espèces filtreuses peuvent être en compétition trophique avec les huîtres et les moules. Par contre le développement aquacole de macro-herbivores benthiques peut s'avérer intéressant. L'ormeau et l'oursin apparaissent comme des espèces susceptibles de présenter un intérêt aquacole pour plusieurs raisons.

Le premier argument se situe sur le plan économique, en effet ces deux espèces présentent des prix de ventes relativement élevés. L'ormeau est commercialisé entre 7 et 10 francs pièce pour des animaux de 60-65 mm de longueur de coquille en Irlande et aux USA (La Touche *et al.*, 1993), en France, son prix atteint plus de 200 francs le kg en restauration et l'ormeau de pêche est vendu environ 160 francs le kg dans la grande distribution. D'autre part, les marchés de l'Extrême et du Moyen-Orient apparaissent très prometteurs puisque les prix peuvent atteindre 500 francs le kg. L'oursin est vendu 6 francs pièce (40-50 mm) dans la grande distribution et plus de 1000 fr. le kg de gonades, le marché étant principalement situé dans deux régions: la région parisienne et la région méditerranéenne.

Le second intérêt de l'aquaculture est à mettre en relation avec la diminution rapide des stocks due à la sur-exploitation de l'oursin en Méditerranée et de l'oursin et de l'ormeau en Bretagne. Ces deux espèces présentant la caractéristique commune d'avoir une croissance

lente dans le milieu naturel (entre 5 et 7 ans pour avoir des animaux commercialisables), la reconstitution des stocks peut donc prendre plusieurs dizaines d'années.

On recense 75 espèces d'ormeaux dans le monde, dont 25 ont une valeur commerciale intéressante, réparties principalement en Amérique du Nord, Mexique, Asie, Australie, Nouvelle Zélande et Afrique du Sud. Ce sont des espèces de grandes tailles (sauf *Haliotis diversivolor supertexta* qui n'exède pas 50 mm), la plus grande espèce est américaine: *Haliotis rufescens* qui peut mesurer jusqu'à 275 mm (Jarayabhand et Paphavasit, 1996), l'espèce la plus prisée au Japon étant *Haliotis discus hannai* (180-200 mm). Une seule espèce est présente en Europe, *Haliotis tuberculata* (130 mm), dont les caractéristiques sont relativement proches de l'espèce japonaise: *H. discus hannai*, et de très bonne qualité gustative.

Les études sur la pêche des ormeaux ont débuté au début du 19ème siècle au Japon et au début du 20ème siècle aux USA, la recherche dans les autres pays étant plus récente (Mottet, 1978). Aujourd'hui le marché mondial de l'ormeau est de l'ordre de 20 000 tonnes par an principalement issues de la pêche. C'est au début des années 50, que les premiers essais d'élevage ont été réalisés au Japon et en Chine (Ino, 1951), aujourd'hui ces pays produisent une grande quantité d'ormeaux en élevage extensif mais restent de gros importateurs. L'aquaculture de l'ormeau se limite généralement à la production de juvéniles que l'on introduit en mer pour une recapture trois ou quatre ans plus tard (Fleming et Hone, 1996). Aux USA, plusieurs élevages d'ormeaux se sont développés depuis les années 70, aujourd'hui deux entreprises fonctionnent et plusieurs autres sont en phase de développement. Deux techniques sont utilisées pour la production: soit des cages en mer (sur le fond ou en surface), soit des bacs d'élevage à terre avec un courant d'eau permanent. Les ormeaux sont commercialisés à une taille de 5 cm pour les "ormeaux cocktail" ou de plus de 8 cm (Ebert, 1992). En Nouvelle Zélande plusieurs fermes sont également en développement depuis le début des années 90 (Tong et Moss, 1992). Depuis quelques années les recherches portent plus particulièrement sur la conception d'un aliment de synthèse en complément ou à la place des macroalgues ce qui permettrait d'augmenter la croissance et d'assurer un approvisionnement régulier (Fleming *et al.*, 1996; Capinpin et Corre, 1996; Rivero et Viana, 1996; Coote *et al.*, 1996).

En France au début des années 1980, IFREMER a étudié la possibilité d'élevage en mer d'*H. tuberculata*, toutefois, la durée d'élevage et la mortalité importante ont conduit à l'abandon des essais pour des arguments de rentabilité. En 1977, *H. tuberculata* et, en 1986, *H. discus hannai* sont introduits en Irlande par le SRL (Shellfish Research Laboratory, Galway, Irlande) qui étudie la possibilité d'élevage en mer. Les résultats sont positifs et plusieurs fermes aquacoles fonctionnent aujourd'hui en Irlande et à Guernesey (La Touche *et*

al., 1993). En Israël depuis quelques années, des recherches portent sur la possibilité d'élevage à terre d'*Haliotis tuberculata* (Shpigel et al., 1996).

En ce qui concerne l'oursin, un vingtaine d'espèces se partagent le marché dans le monde, trois d'entre elles sont présentes sur les côtes françaises: *Paracentrotus lividus*, *Psammechinus miliaris* et *Sphaerechinus granularis*. Dans les années 60, une aquaculture de repeuplement d'oursins se met en place au Japon pour une gestion des peuplements naturels d'oursins comestibles. Ce type d'aquaculture extensive est appelé à se développer dans plusieurs pays du fait de la diminution des ressources (Le Gall, 1987). En France, c'est dans les années 80, que les premières recherches sur la production intensive d'oursins dans des structures à terre sont réalisées à l'Université de Caen, laissant présager des vitesses de croissance rapides et une bonne rentabilité des élevages (Le Gall, 1987, 1989).

L'élevage à terre d'invertébrés marins se limite généralement à l'écloserie et à l'élevage de juvéniles, la phase de grossissement étant réalisée dans le milieu naturel. A la fin des années 1980, le SMEL (Syndicat Mixte de l'Équipement du Littoral) engage des recherches sur l'élevage à terre en conditions contrôlées de l'oursin, *Paracentrotus lividus*, de l'ormeau, *Haliotis tuberculata*, de l'écloserie à la taille commercialisable. Ce type d'élevage permet une augmentation sensible des vitesses de croissance par rapport aux élevages en mer mais permet également d'éliminer les prédateurs et l'influence des conditions climatiques. Ce qui permet en outre l'installation de structures sur la plupart des sites proches du littoral. L'élevage peut être subdivisé en quatre parties:

Conditionnement des géniteurs

Écloserie

Prégrossissement

Grossissement

A ces quatre parties s'en ajoute une cinquième pour l'oursin qui est le remplissage gonadique avant commercialisation. Des problèmes de mortalité chez l'oursin en grossissement et l'optimisation de la production ont nécessité une étude pragmatique complète des conditions d'élevage des animaux dans la phase grossissement. Toutefois, la complexité et la multitude des facteurs pouvant entraîner des modifications de croissance impliquent la nécessité de développer un modèle prédictif de la croissance et de la qualité physico-chimique de l'eau. Ce modèle a pour but une meilleure compréhension des phénomènes et une

optimisation des paramètres aquacoles (collaboration entre le SMEL et l'équipe du Pr. Jangoux au Centre de recherche et d'études côtière (CREC) et à l'Université Libre de Bruxelles). Les expérimentations présentées dans ce rapport portent uniquement sur l'ormeau.

Après une présentation de l'espèce étudiée et du matériel et des méthodes utilisés, ce travail se décompose en cinq points:

- Etude de la qualité physico-chimique de l'alimentation

- Etude des paramètres physiques sur la croissance

- Etude des paramètres chimiques sur la croissance

- Suivi d'une cohorte en élevage et comparaison biométrique avec une population naturelle

- Modélisation du système et applications

Parallèlement à ce travail, une ferme pilote d'ormeau d'une capacité initiale de 10 puis de 30 tonnes par an s'est développée à Pirou dans la Manche (Echinixe) permettant de développer l'aspect zootechnique et ergonomique de l'élevage en collaboration avec le SMEL (structure d'élevage, trieuse-calibreuse, techniques de travail...). Une étude économique sur la rentabilité de tels élevages est en cours de réalisation.

Ainsi, l'ensemble des expérimentations réalisées (SMEL-Université de Caen), le développement aquacole et l'étude économique permettra de vérifier la faisabilité biologique, technique et économique de ces élevages.

Chapitre I

Présentation de l'espèce

I.1- Taxonomie et nomenclature

On recense 75 espèces d'ormeaux réparties sur la plupart des côtes tempérées ou semi-tropicales (Mottet, 1978). Tous les membres de la famille des Haliotidae sont aplatis avec une coquille de forme ovale percée de plusieurs trous. Les espèces sont généralement placées sous le genre *Haliotis* (Linnaeus). En Australie ou au Japon, cette famille des Haliotidae est divisée en 15 sous-genres basés sur des différences du rapport du poids de coquille sur le poids total ainsi que sur la forme de la coquille. La classification complète généralement retenue est la suivante (Grassé, 1968; Mottet, 1978; Clavier et Richard, 1985; Campbell, 1995).

Embranchement (phylum)	<i>Mollusque</i>
Classe	<i>Gastéropode</i> , Cuvier, 1798
Sous-Classe	<i>Prosobranchia</i> , Milne-Edward, 1848
Ordre	<i>Archeogastéropode</i> , Thiele, 1925
Superfamille	<i>Pleurotomariodea</i> , Swainson, 1840
Famille	<i>Haliotidae</i> , Rafinesque, 1815
Genre	<i>Haliotis</i> , Linné, 1758
Sous genre	<i>Eurotis</i> , Habe & Kosuge, 1964
Espèce	<i>tuberculata</i> , Linné, 1758

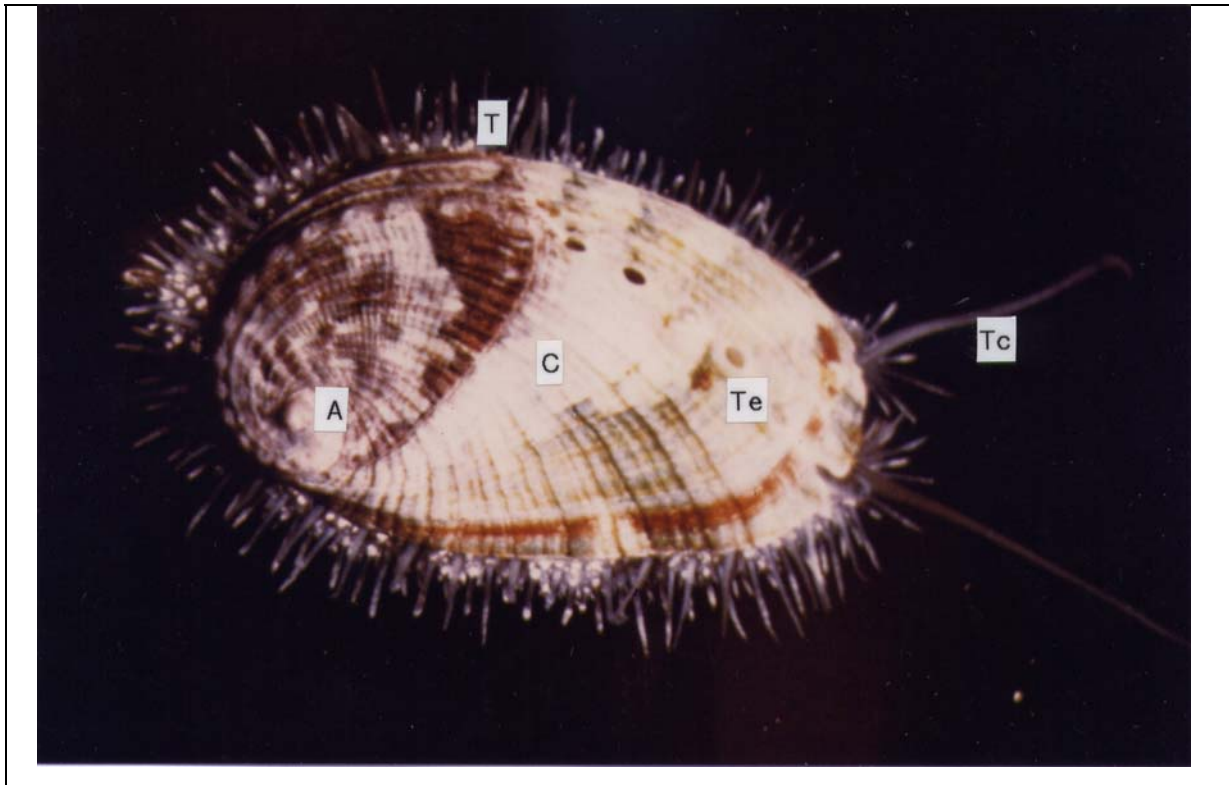


Photo 1

Haliotis tuberculata - Face dorsale - A: apex, C: coquille, T: tentacules, Tc: tentacules céphaliques, Te: trous exhalants.



Photo 2

Haliotis tuberculata - Face ventrale - B: bouche, E: Epipodium, M: muscle, Pp: *Palmaria palmata*, T: tentacules, Tc: tentacules céphaliques.

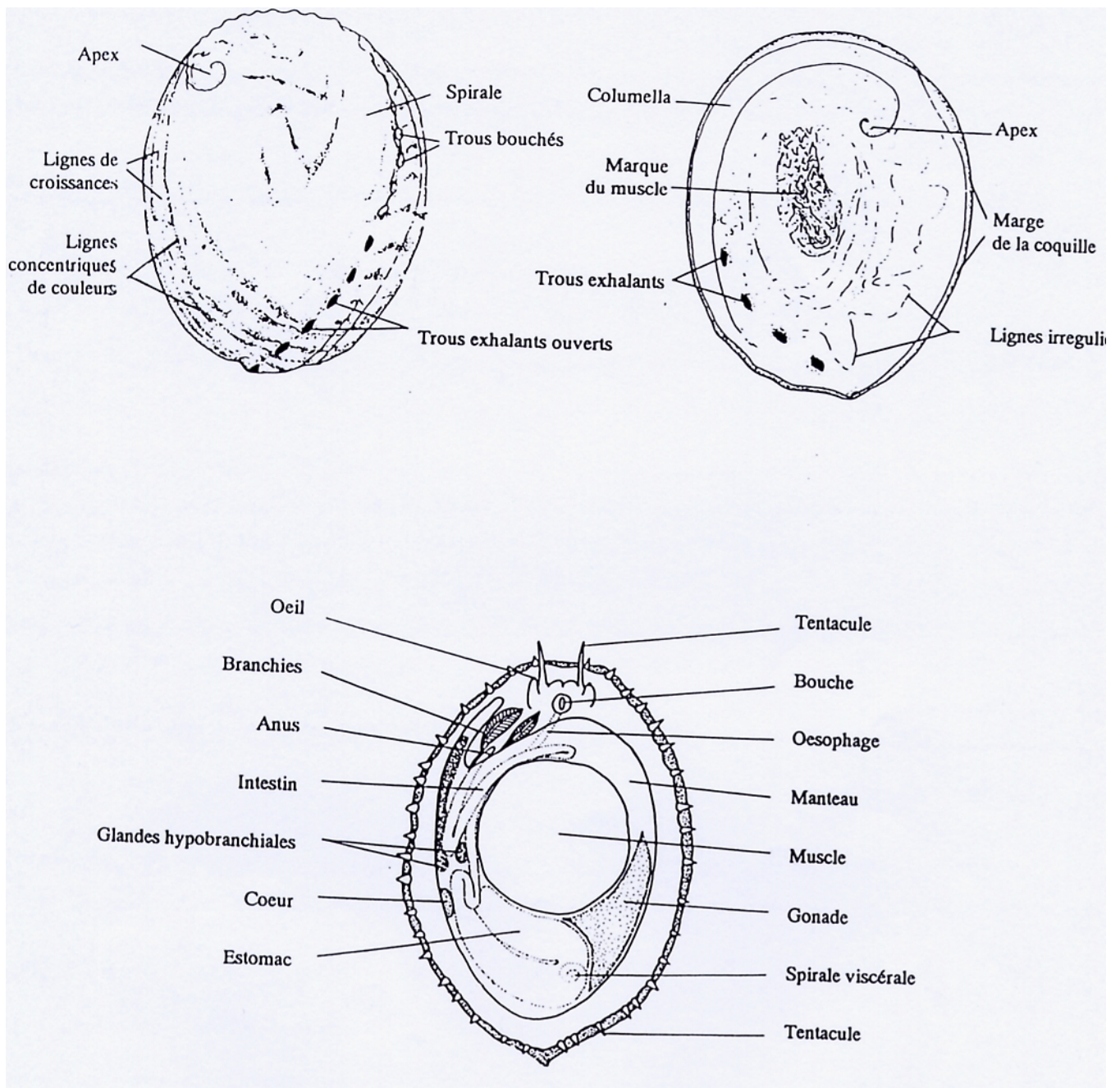


Figure 1- Morphologie de la coquille de l'ormeau d'après Howorth (1991) et anatomie d'après Fallu (1991).

H. tuberculata est le seul représentant de la famille des Haliotidae en Europe. Plusieurs auteurs (Wagner et Abbott, 1967; Abbott et Dance, 1982) considèrent *H. lamellosa*, espèce des côtes méditerranéennes européennes comme étant une sous espèce d' *H. tuberculata*, Gaillard (1958) suggère le premier que *H. lamellosa* soit une variété d'*H. tuberculata*, puis Bruschi *et al.* (1985) et Gaillard (1987) comme une sous espèce. D'autres auteurs en font une espèce distincte (références dans Mgaya et Mercer, 1994). Toutefois, Colombero et Tagliaferi (1983) montrent que *H. tuberculata* et *H. lamellosa* possèdent le même nombre de chromosomes et la même morphologie chromosomique, seules des expériences d'hybridation permettraient de déterminer avec certitude s'il s'agit de deux espèces distinctes.

Wagner et Abbott (1967) et Lindberg (1992) citent plusieurs synonymes d'*H. tuberculata*:

<i>H. adriatica</i>	Nardo, 1847
<i>H. bistriata</i>	Gmelin, 1791
<i>H. incica</i>	Reeve, 1846
<i>H. lamellosa</i>	Lamarck, 1822
<i>H. lucida</i>	Requien, 1848
<i>H. pellucida</i>	von Salis, 1793
<i>H. reticulata</i>	Reeve, 1846
<i>H. rugosa</i>	Lamarck, 1822
<i>H. vulgaris</i>	da Costa, 1778

Le nom Haliotis vient du grec halos (mer) et otos (oreille), le nom d'espèce *tuberculata* se rapporte aux excroissances qui ornent la coquille. Plusieurs noms d'usage courant sont utilisés pour désigner l'ormeau des côtes françaises: ormeau, ormet, ormier, oreille de mer... et ormer dans les îles anglo-normandes (Clavier et Richard, 1985).

I.2- Biologie de l'ormeau

I.2.1- Morphologie

L'ormeau est un gastéropode à coquille fortement aplatie dont la dernière spire et très développée, la coquille est généralement percée de 5 à 7 trous permettant la circulation de l'eau de mer pour la respiration, l'excrétion et l'émission des gamètes. La coquille de forme ovoïde couvre la totalité de l'animal. Un pied musculaire de forme et taille sensiblement similaire à celles de la coquille lubrifié par du mucus permet le déplacement de l'animal. Ce

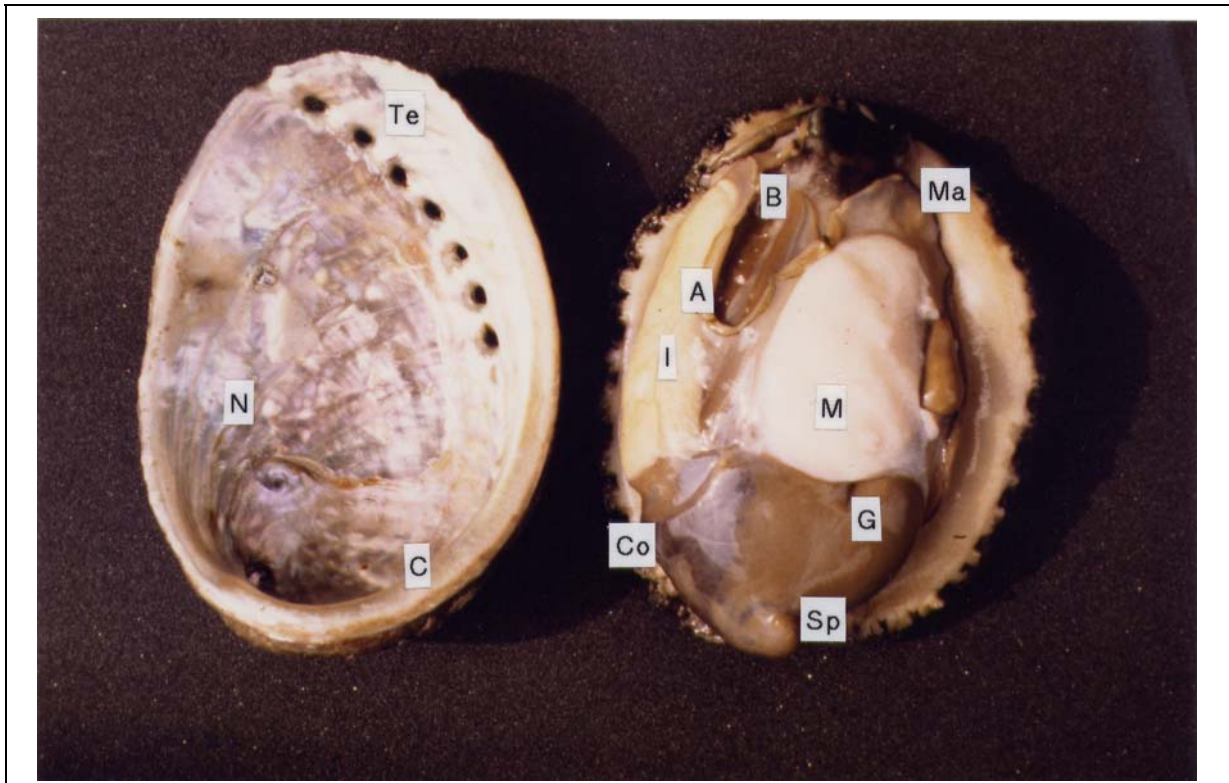


Photo 3

Haliotis tuberculata - Animal séparé de sa coquille - A: anus, B: branchies, C: coquille, Co: Coeur, G: Glande génitale et glande digestive, I: intestin, N: nacre, M: section du muscle, Ma: manteau, Sp: spirale viscérale, Te: trous exhalants.

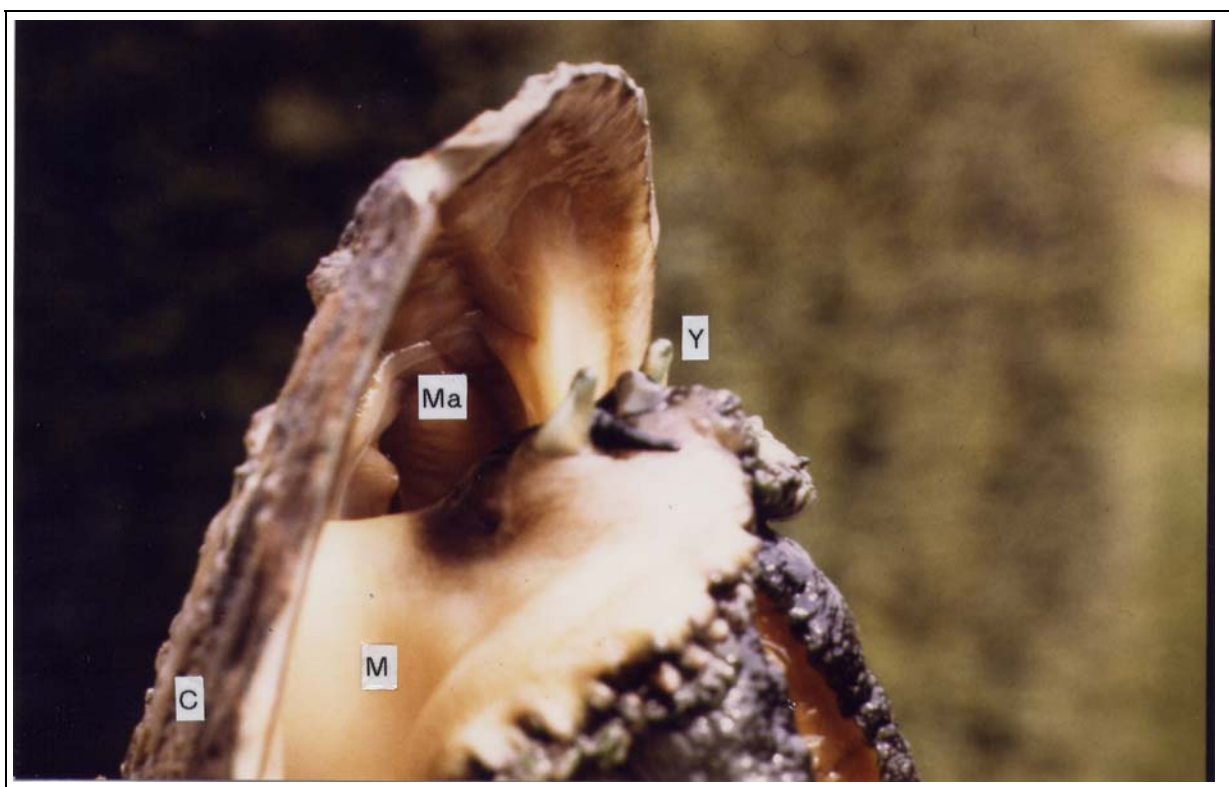


Photo 4

Haliotis tuberculata - Vue de la tête - C: coquille, M: muscle, Ma: manteau, Y: yeux.

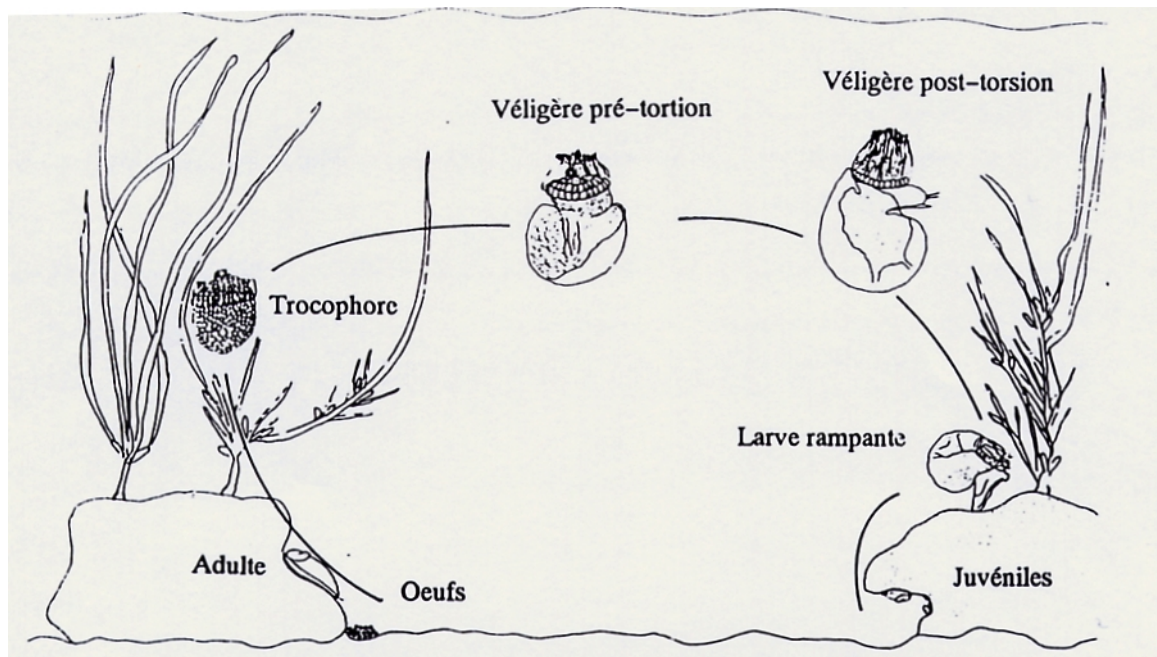


Figure 2- Habitat de l'ormeau en fonction de son stade biologique (Mc Shane, 1992).

Le pied est attaché à la coquille en son centre par une colonne musculaire. Le muscle pédieux est frangé de petits organes sensoriels situés sur l'épipodium, l'animal possède deux tentacules céphaliques à proximité des yeux (fig.1).

Autour de la colonne musculaire se trouvent la masse viscérale comportant les branchies, le coeur, l'intestin ainsi que la gonade et la glande digestive étroitement imbriquées.

La morphologie complète est décrite par Crofts (1929) et Graham (1988).

I.2.2- Distribution

H. tuberculata est présent sur la côte Est de l'Atlantique de la France au sud du Sénégal. La limite de répartition au nord serait Dunkerque (Clavier et Richard, 1985) mais la limite la plus généralement reconnue est la presqu'île du Cotentin (Cherbourg), les densités sont importantes dans cette région ainsi qu'autour des îles anglo-normandes, des îles Chausey et sur toutes les côtes bretonnes jusqu'à Concarneau. On en retrouve ensuite en densité plus faible en Espagne, dans les îles Canaries, les îles du cap Vert, les Açores et sur les côtes ouest de l'Afrique entre la Mauritanie et le sud du Sénégal. En Méditerranée, il est présent en faible densité sur la plupart des côtes européennes et d'Afrique du Nord.

I.2.3- Habitat

L'ormeau habite généralement sur la face inférieure de blocs rocheux ou dans les anfractuosités d'un substrat dur situé à faible profondeur, entre +1 et -10 m par rapport au zéro des cartes (Crofts, 1929; Forster, 1962). Clavier et Richard (1985) définissent l'habitat de l'ormeau comme étant *toute anfruosité durable située à faible profondeur, dont les parois sont constituées, au moins en partie de substrat dur*. Toutefois, l'ormeau est capable de se déplacer sur du sable grossier ou du gravier (Minchin, 1975; Breen, 1980).

Les oeufs sont plus denses que l'eau et se déposent au fond, après l'éclosion les larves trocophores nagent activement dans la masse d'eau. Cette phase planctonique de courte durée est fonction de la température de l'eau, et varie de 3 à 6 jours (Koike, 1978; Hayashi, 1980; Forster *et al.*, 1982). Les juvéniles sont trouvés sur de nombreux substrats caractérisés par la présence d'algues encroûtantes (*Lithothamnium spp*) généralement considérées comme étant le substrat optimal pour le développement larvaire juste après la métamorphose (Morse et Morse, 1984).

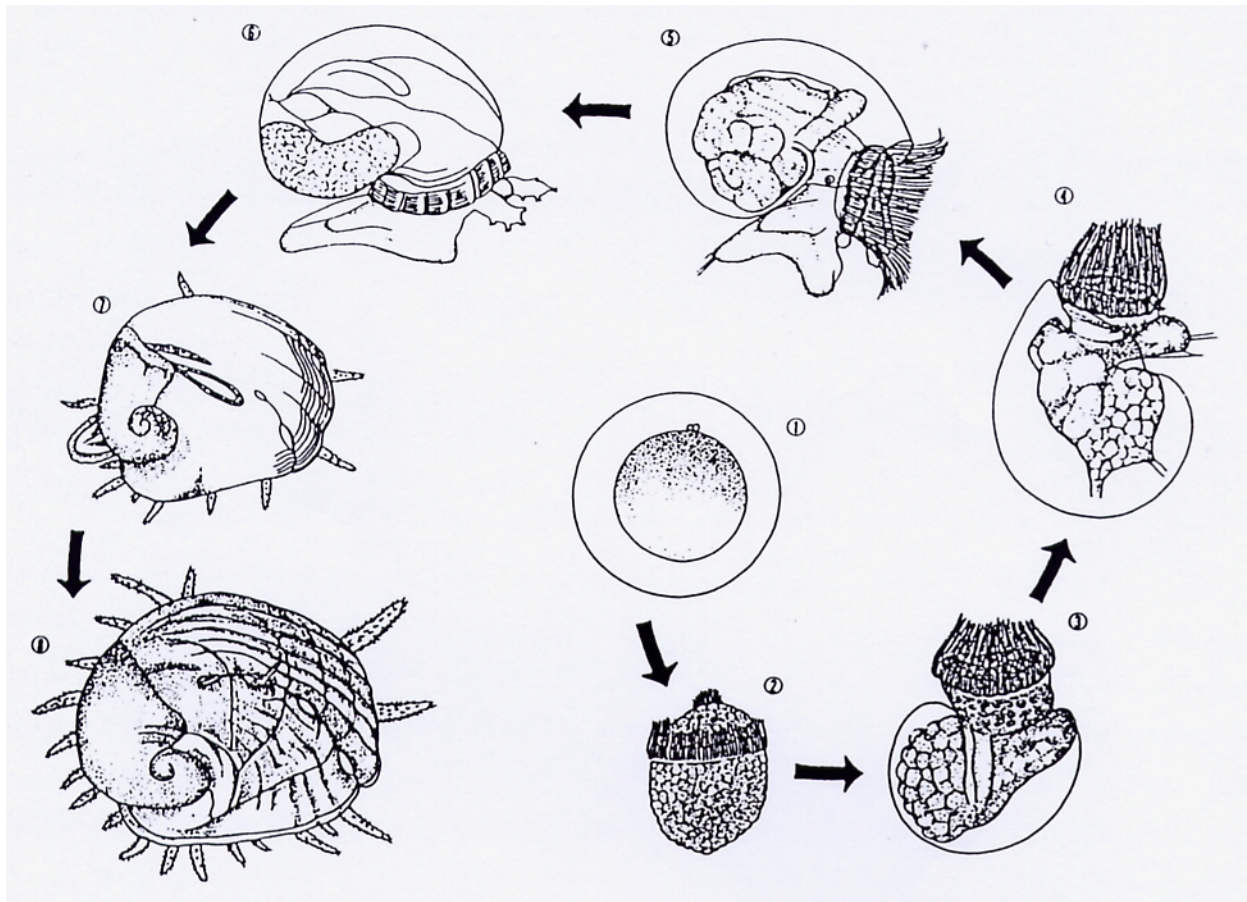


Figure 3- Développement larvaire de l'ormeau d'après Ikenoue et Kafutu (1992). 1- Oeuf, 2- Larve trocophore nageuse (19 heures), 3- Larve véligère avant torsion (29 heures, 0.26 mm), 4- Larve véligère (2.5 jours, 0.29 mm), 5- Fin du stade véligère, apparition du pied (5j, 0.29 mm), 6- Larve rampante (13 jours), 7- Jeune ormeau avec le premier trou exhalant, 8- Jeune ormeau.

I.2.4- La reproduction

Sexualité et maturité

Les ormeaux sont gonochoriques, toutefois quelques cas d'hermaphrodismes ont été constatés par Girard (1972) et Cochard (1980). La détermination macroscopique du sexe des ormeaux peut être réalisée par l'examen des gonades en période de maturation; la couleur du complexe gonade-glande digestive est claire chez le mâle (beige ou vert très pâle) et plus foncée chez la femelle (brun ou vert foncé) (Stephenson, 1924). En période de repos sexuel, ce complexe peut être de couleur claire ce qui ne permet pas de distinguer les deux sexes. Il n'existe pas de dimorphisme de la structure de la coquille (Crofts, 1929) ou de morphométrie (Mgaya et Mercer, 1994). Dans le milieu naturel, le sex-ratio est proche de 1:1 chez *H. ovina* (Jaraybhand et Paphavasit, 1996), toutefois dans l'étude de Clavier et Richard (1985) les prélèvements indiquent une proportion de mâles légèrement plus importante que celle des femelles.

Généralement le cycle sexuel comporte une période de ponte de mi-juin à mi-novembre (Girard, 1972) avec un ou deux pics d'émission des gamètes précédés par une phase de gamétogénèse (février à avril). Les mâles sont matures plus tôt que les femelles dans la saison et sont plus précoces (Girard, 1972; Hayachi, 1980). Dans l'archipel de Glénan, Girard (1972) indique que les mâles commencent à maturer à l'âge de deux ans pour une taille de 25 à 40 mm et les femelles à trois ans pour une taille de 38 à 54 mm. Cochard (1980) dans la rade de Brest, montre que des ormeaux de 30 mm de longueur de coquille peuvent se reproduire. Hayashi (1980) montre que la maturation sexuelle sur les côtes de Guernesey est atteinte pour des animaux de 40 et 49 mm pour les mâles et les femelles respectivement. Dans la région de Saint Malo, Berthou *et al.* (1985) indiquent une taille de 65 mm de longueur de coquille alors que Clavier et Richard (1985) sur la même région suggèrent que la maturité est atteinte entre 20 et 40 mm, ce qui correspond à un âge de 2 à 3 ans.

La gamétogénèse

La gamétogénèse a été étudiée chez de nombreux Haliotidae, la structure des gonades comme le déroulement de la gamétogénèse sont très similaires chez les différentes espèces (Mottet, 1978). La maturation des gamètes est influencée par plusieurs paramètres. Les basses températures ralentissent la maturation, celle-ci est complète lorsque le nombre de degrés jour atteint 1500 (Cochard, 1980; Flassch et Aveline, 1984; Hahn, 1994). Selon Cochard (1980) les mitoses goniales seraient déclenchées par la photopériode, la température et des facteurs

internes permettraient le déroulement de la gamétogénèse et une synchronisation des pontes (Hahn, 1992).

L'ormeau connaît plusieurs cycles de maturation suivis de résorption des ovocytes entre décembre et février. Ceux-ci se développeraient ensuite lentement entre février et avril, puis plus rapidement pour atteindre leur densité maximale en été (Hayashi, 1980) .

Les pontes

Les pontes ne sont pas synchrones d'un site à l'autre, particulièrement pour les populations des îles anglo-normandes (Stephenson, 1924; Hayashi, 1980), mais sont synchrones à l'intérieur d'un même site. Girard (1972) indique que la période de ponte se situe de mi-juin à mi-novembre sur les côtes bretonnes. Croft (1929) considère que les pontes sont possibles du début du printemps jusqu'en automne. Hayashi (1980) signale plusieurs facteurs pouvant déclencher les pontes et notamment le degré de maturation et les stimuli extérieurs. D'autres facteurs peuvent influencer les pontes tels que la présence de gamètes dans l'eau, des facteurs hormonaux et la disponibilité en nourriture (Mgaya et Mercer, 1994). Le muscle est une importante réserve de nutriments pour la gamétogénèse (Webber, 1970; Hayashi, 1983).

La fécondation externe a lieu après émission des gamètes mâles et femelles de façon synchrone, les mâles émettant leurs gamètes en premier suivi rapidement par les femelles (Stephenson, 1924). Breen et Adkins (1980) décrivent un regroupement des géniteurs pour la ponte pour *H. kamtshatkana*, mais ce comportement n'a pas été observé chez *H. tuberculata*.

I.2.5- Développement des juvéniles

Les oeufs mesurent 210 µm de diamètre et sont plus denses que l'eau. L'éclosion a lieu 13 heures après la fécondation à 20°C (Koike, 1978)(fig. 3). Les larves trochophores ciliées sont nageuses et évoluent en stade veligère lorsque la région apicale commence à s'aplatir et les tentacules céphaliques à se développer. La première torsion à 90° s'effectue 40 heures après la fécondation. Après trois jours, la base des cils commence à se développer en sole pédieuse, premier signe du caractère benthique des ormeaux (Mgaya et Mercer, 1994). C'est pendant ces trois premiers jours de vie pélagique que la dispersion de l'espèce peut se réaliser sur de grandes distances (Forster *et al.*, 1982; Tegner et Burtlet, 1985). Toutefois, l'hydrodynamique dans les zones côtières est souvent complexe (Strathamann *et al.*, 1981; Eckman, 1983; Shanks et Wright, 1987; Mc Shane *et al.*, 1988), ainsi Prince *et al.* (1987) considèrent que la dispersion des larves reste limitée.

Après le quatrième jour, la larve veligère devient benthique, elle peut se déplacer en rampant et s'alimenter en broutant la flore benthique (Morse, 1984). La seconde torsion de 90° commence le cinquième jour et se finit le douzième jour. L'ormeau alimenté en *Ulva spp.* atteint 3.2 mm en 90 j, 6.2 mm en 160 jours et 21.2 mm en 431 jours à 20°C (Koike, 1978).

I.2.6- Développement des adultes

Un ormeau, *H. tuberculata*, peut atteindre 15 ans ou plus (Berthou *et al.*, 1985) et une taille de 123 mm (Stephenson, 1924). Dans des endroits peu exploités, nous avons pu mesurer des ormeaux de 131.5 mm de longueur, 87.2 mm de largeur pour un poids de 333.6 g, un ormeau d'une longueur de plus de 150 mm pour un poids de 450 g a été pêché au Nord-ouest du Cotentin (Haliosub, comm. pers.).

La mesure de la croissance des ormeaux dans le milieu naturel peut être réalisée par différentes méthodes: l'analyse de l'histogramme de distribution de fréquences de tailles, l'utilisation des stries d'accroissement et le marquage des animaux (Clavier et Richard, 1985; Day et Fleming, 1992).

La méthode généralement utilisée pour obtenir la relation entre l'âge et la longueur de la coquille est l'analyse de la distribution des fréquences de tailles pour distinguer les cohortes. Toutefois, les variations des dates de fixation des larves et des vitesses de croissance contribuent à une mauvaise appréciation des cohortes (Day et Fleming, 1992). Le remplacement de la méthode de détermination graphique de Cassie (1954) par l'utilisation de programme informatique utilisant des courbes de croissance théorique, permet d'obtenir de meilleures estimations (Schnute et Fournier, 1980; Mc Donald, 1987).

L'utilisation de la méthode d'estimation de l'âge par l'analyse des stries d'accroissement est assez contestée par plusieurs auteurs. En effet, cette méthode est basée sur les marques faites sur la coquille lors des ralentissements de croissance qui peuvent avoir plusieurs origines: ralentissement de croissance hivernale, ralentissement de croissance lié à la reproduction ou à un stimulus extérieur important. Forster (1967) utilise plusieurs exemples afin de valider cette méthode. Il trouve que certains individus ont trop de marques et d'autres pas assez par rapport à leur âge. Cochard (1982) indique qu'il est difficile de distinguer les marques, et que leur répartition est accidentelle et aléatoire, mais que les stries d'hiver sont les plus fréquentes. Clavier et Richard (1985) qui utilisent cette technique indiquent que pendant les trois premières années, les stries d'accroissement principales sont dues à arrêt hivernal tandis que pour des animaux plus âgés la strie principale est due à la reproduction.

Plusieurs auteurs utilisent des ormeaux marqués afin d'étudier la croissance, les mesures successives permettent d'obtenir des taux de croissance pour chaque classe de taille

et de connaître les variations saisonnières de la croissance . Ainsi, Clavier et Richard (1985) indiquent que l'ormeau a une croissance rapide de mai à novembre et lente le restant de l'année. Forster (1967) indique que la période de croissance maximale se situe entre le mois d'août et les mois de décembre-janvier après la période de reproduction, et durant toute la période estivale lorsque l'ormeau est immature. Toutefois, la croissance des ormeaux montre une forte variabilité spatiale et temporelle.

Chapitre II

Matériel et méthodes

II.1- Production de juveniles d'ormeaux pour les expérimentations

La totalité des ormeaux utilisés dans les expérimentations sont issus de l'écloserie (photo 5) du Syndicat Mixte de l'Equipement du Littoral (Blainville sur mer, France). L'eau de mer utilisée pour toute la production de juveniles est prélevée par forage sous dune puis filtrée à 1µm et stérilisée par rayonnement UV.

II.1.1- Conditionnement des géniteurs

Les ormeaux, d'une taille de 60 à 80 mm sont conditionnés dans les structures d'élevage en circuit semi-fermé à 18°C. La structure d'élevage est soumise à une photopériode 18:6(L:O). Les animaux sont alimentés sans limitation avec un mélange de *Palmaria palmata*, *Laminaria digitata* et *Porphyra sp.*. Les ormeaux sont utilisés pour la ponte lorsqu'ils ont accumulé environ 1500 degré-jours.

La reproduction est réalisée en croisant des ormeaux d'élevage issus de cohortes différentes et des ormeaux de la nature pour maintenir l'hétérozygotie.



Photo 5

Ecloserie du SMEL - B- bac d'élevage larvaire F: Filtres,, R: réserve d'eau de mer thermorégulée, S: système d'aération, T: thermorégulation de la pièce, UV: stérilisateur ultraviolet.



Photo 6

Bac d'élevage larvaire 3 mois après la fécondation.

II.1.2- Induction de la ponte

Les mâles et les femelles sont séparés dans des bacs contenant 10 litres d'eau de mer à 18°C. La ponte est induite par addition d'eau oxygénée selon la méthode décrite par Pena (1986). Préalablement un tampon Tris (2M) est ajouté (4 ml/l) pour maintenir le pH entre 8 et 9, avant addition de 4 mmol.l⁻¹ d'eau oxygénée. Les animaux sont laissés pendant deux heures dans cette solution, l'eau est ensuite remplacée par de l'eau de mer. L'émission de gamètes se produit une demi-heure après (Pena, 1986). Environ 1 million de gamètes sont émis par femelle.

II.1.3- Fécondation et vie larvaire

Les gamètes mâles et femelles sont ensuite mélangés. Clavier (1992a) a préconisé une concentration en spermatozoïdes de 10⁵ à 10⁶ cellules.ml⁻¹ afin d'obtenir un taux de fécondation maximal. Au delà de cette concentration, Clavier (1992a) constate une destruction de l'oeuf par lyse du vitellus ou un développement anormal de l'embryon.

Les gamètes sont laissés en contact 30 minutes, puis les oeufs sont tamisés sur une maille de 60µm et transférés dans un bac d'incubation de 250 l sans aération. L'éclosion intervient 13 heures après la fécondation. Les taux habituels de fécondation sont de 70%, pour 75% de larves normales obtenues à 24 heures. Les larves trocophores nagent en surface, attirées par la lumière. Ainsi, cela permet de séparer les oeufs non éclos et les larves trocophores. Ces dernières sont placées en bac d'élevage larvaire de 250 l sans alimentation jusqu'à leur fixation qui intervient le quatrième jour.

II.1.4- Croissance des juvéniles

Les larves sont alors transférées dans un bac préalablementensemencé avec du phytoplancton benthique (diatomées). Les juvéniles sont gardés trois mois dans ces conditions (18-20°C) pour atteindre 2.5 à 4 mm. Un apport de *Palmaria palmata* permet d'accélérer la vitesse de croissance. Le pourcentage de survie entre 1 jour et 3 mois est de 0.1 à 1%.

Les juveniles sont transférés à l'intérieur de paniers dans une structure d'élevage de type toboggan avec une alimentation sans limitation en *P. palmata* jusqu'à l'âge d'un an environ où leur taille atteint 25 à 35 mm pour la moyenne de la cohorte. Entre 3 mois et un an le taux de survie est de 60% (photo 6).

II.2- Mesure des animaux

II.2.1- Mesure taille-poids

Mesure de la taille

Plusieurs mesures peuvent être envisagées pour l'estimation de la taille de la croissance ou des paramètres biométriques de l'ormeau. La mesure de la longueur (L) et de la largeur (l) sont les plus souvent utilisées, la mesure de la hauteur (h) de l'ormeau vivant est parfois utilisée, notamment pour connaître la taille et la forme des abris à utiliser (nous ne l'utiliserons pas dans les expériences décrites dans cette étude).

La longueur de la coquille est définie comme la longueur maximale de la coquille, de même la largeur est définie comme étant la largeur maximale (fig. 4). Ces mesures sont déterminées avec un pied à coulisse d'une précision de 0.1 mm.

Pour des animaux morts, la hauteur de la coquille posée à plat et la longueur déroulée (LD) de la coquille peuvent fournir des renseignements intéressants (voir chapitre 6). La mesure de la hauteur de coquille est réalisée en posant cette dernière à plat grâce à un pied à coulisse de précision 0.1 mm. La longueur déroulée est la longueur de la ligne sur laquelle sont situées les trous exhalants. Cette longueur est obtenue en projetant la spirale sur une plaque transparente, puis en la mesurant à l'aide d'un curvimètre avec une précision de ± 2.5 mm. Cette mesure n'est pas la longueur exacte de la spirale puisqu'elle ne prend pas en compte la courbure de la coquille (projection plane).

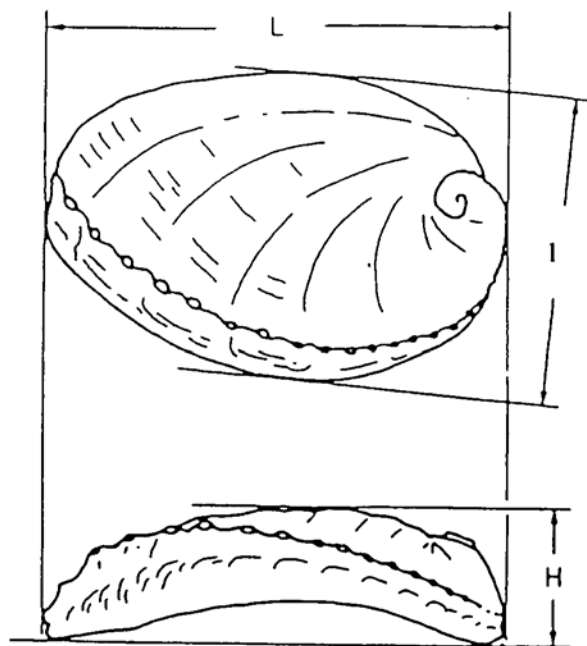


Figure 4- Mesure de la longueur, largeur et hauteur de la coquille de l'ormeau (Mgaya et Mercer, 1994).

Mesures pondérales

La mesure du poids frais (W) est délicate car l'eau contenue dans la cavité palléale ainsi que l'eau à la surface du corps sont des facteurs qui varient rapidement lorsque l'animal est sorti de l'eau. Ainsi, un mode opératoire précis a été défini pour cette mesure. Plusieurs animaux de tailles différentes ont été sortis de l'eau, placés sur papier absorbant et mesurés toutes les 30 secondes. La diminution du poids, due à l'égouttage est importante pendant les deux premières minutes, puis diminue lentement pour se stabiliser, entre 5 et 10 minutes, la diminution de poids n'est plus que de 0.3% du poids de l'orveau.

La mesure du poids frais se fera donc après cinq minutes d'égouttage sur papier absorbant sur une balance de précision de $\pm 0,01$ g étalonnée (ou contrôlée) avant chaque expérimentation.

II.2.2- Calcul des taux de croissance

L'évolution de la croissance des animaux est évaluée par le taux de croissance pondérale (GRP en $\%.j^{-1}$) et la croissance linéaire de la coquille (GL en $mm.j^{-1}$)

$$GRP = ((\frac{W_f}{W_i})^{\frac{1}{t}} - 1) \times 100$$

Cette formule est la résultante de la suite:

$$W_{j+1} = (1 + \frac{GRP}{100}) \times W_j$$

$$GL = \frac{L_f - L_i}{t}$$

où W_i et W_f sont les poids initiaux et finaux, L_f et L_i sont les longueurs initiales et finales et t le nombre de jours d'expérimentation

II.2.3- Calcul des quantités d'aliments ingérées et du taux de conversion

Pour toutes les expérimentations de courte durée, les ormeaux sont alimentés avec l'algue rouge *Palmaria palmata* fraîche sans aucune limitation. La quantité d'aliments ingérée est obtenue par différence entre la quantité apportée et la quantité enlevée en fin d'expérience. Cette quantité sera exprimée en poids sec après passage à l'étuve à 90°C jusqu'à stabilisation du poids. La quantité ingérée (Q_i), en grammes (Ps ou Pf) par kilogramme d'animaux (Pf) et par jour, est calculée, ainsi que le taux de conversion exprimé en grammes d'aliments ingérés (Ps ou Pf) par gramme de gain de poids frais (TC en Ps/Pf ou Pf/Pf) selon les formules suivantes:

$$Q_i = \frac{2Q}{t(B_i + B_f)}$$

$$TC = \frac{Q}{B_f - B_i}$$

Où Q est la quantité d'alimentation fournie, Bi et Bf la biomasse initiale et finale et t le nombre de jours d'expérimentation.

II.3- Protocoles d'analyses physico-chimiques

II.3.3.1- Matériel utilisé pour les analyses physico-chimiques

La salinité et la température sont mesurées grâce à un conductimètre/salinomètre WTW LF 196. L'oxygène est mesuré par un oxymètre WTW 325 muni d'une sonde WTW 320 et le pH par un pH-mètre Metrohm ($\pm 0,01$) étalonné par deux tampons à pH $4,00 \pm 0,02$ à 25°C (Methrom) et pH $9,18 \pm 0,01$ à 25°C (Tacussel), les analyses des carbonates et du CO_2 sont réalisés grâce à une burette à piston (dosimate 665, Metrohm). Les mesures colorimétriques sont réalisées par un spectrophotomètre UV-visible Spectrascan 2830 (Jasco).

Les analyses de l'azote total et de carbone total sont réalisées par analyseur CHN Perkin Elmer Mod 240 au Laboratoire d'Océanologie de l'Université de Bretagne Occidentale.

Les poids secs sont réalisés après stabilisation du poids dans une étuve à 90°C à ventilation mécanique Memmert.

II.3.3.2- Dosage des sels azotés dissous

La mesure de l'ammoniaque est réalisée par la méthode de Koroleff (1970), la mesure des nitrites par la méthode de Bendschneider et Robinson (1952) et celle des nitrates par la méthode de Wood *et al.* (1967) préconisée par Aminot et Chaussepied (1983).

La mesure de l'ammoniaque étant délicate, trois analyses par échantillon sont effectuées, la valeur conservée pour les résultats est la médiane des trois mesures. Une seule analyse de nitrites et de nitrates est effectuée par échantillon.

II.3.3.2.1- Dosage de l'azote ammoniacal

L'azote ammoniacal est présent sous deux formes; l'ammoniac NH_3 et l'ion ammonium NH_4^+ dont les proportions relatives sont fonctions du pH, de la température et de la salinité. La forme NH_3 est la plus toxique en élevage. La méthode de Koroleff (1970) permet de mesurer l'azote ammoniacal total ($\text{NH}_3 + \text{NH}_4^+$), cette méthode permet une bonne précision et une bonne sensibilité. Il s'agit d'une réaction de l'ammoniaque avec l'hypochlorite en milieu basique formant une monochloramine, qui réagit avec le phénol pour former le bleu d'indophénol mesurable par spectrophotométrie à 640 nm.

II.3.3.2.2- Dosage des nitrites

Les nitrites sont des intermédiaires fugaces entre l'ammoniaque et les nitrates, leur concentration est généralement faible.

La méthode de Bendschneider et Robinson (1952) est fondée sur la réaction de Griess. En milieu acide, les ions nitrites forment un diazoïque avec le sulfanilamide, qui réagit avec le N-naphtyl-éthylènediamine pour former un composé chimique de couleur rose mesurable par spectrophotométrie à 543 nm.

II.3.3.2.3- Dosage des nitrates

Les nitrates sont stables en solution aqueuse. La méthode de mesure est basée sur une réduction des nitrates en nitrites suivie d'un dosage classique de nitrites (ci dessus). La réduction est effectuée par le passage de l'échantillon sur une colonne de cadmium traité au cuivre.

II.3.3.3- Dosage du système carbonate

L'alcalinité d'une eau de mer est une grandeur qui indique le déficit protonique de cette eau par rapport à un état de référence. L'alcalinité totale (ou titre alcalimétrique complet) fait référence au niveau de l'état protonique: H_2CO_3 , H_3BO_3 , SO_4 , F et H_2O .

La mesure de l'alcalinité est utilisée en aquaculture car c'est un paramètre conservatif qui peut-être déterminé avec grande précision. L'addition ou l'élimination de CO_2 ne fait pas varier l'alcalinité.

Le principe du dosage est le suivant: l'alcalinité totale de l'eau de mer est déterminée par mesure du pH après addition d'une quantité connue d'acide chlorhydrique. Cette mesure permet de calculer la concentration en acide chlorhydrique excédentaire et par conséquent d'en déduire la quantité d'acide ayant servi à neutraliser l'alcalinité. La mesure de plusieurs relations pH/Quantité d'acide ajouté permet d'augmenter la précision de la mesure.

Connaissant la température, le pH, la salinité de l'échantillon, ce dosage permet de calculer: l'alcalinité totale (AT), l'alcalinité due au carbonate (AC), la concentration en CO_2 , en HCO_3^- , en CO_3^{2-} , et en borates. Les équations utilisées pour ces calculs sont issues de Copin-Montégut (1989), ces valeurs sont calculées automatiquement par le logiciel Alcal 1.0 (Basuyaux, non pub.).

II.3.3.4- Dénombrement bactérien

Dénombrement bactérien sur boîte de Pétri

La flore bactérienne totale ainsi que la concentration en vibrions sont déterminés par dénombrement sur boîte de Pétri grâce à deux milieux de culture: le Bacto Marine Agar 2216 (DIFCO) et le TCBS Agar (DIFCO) respectivement. Les milieux de culture sont préparés à partir de l'eau de mer de forage stérilisée par rayonnement UV (3/4) et d'eau distillée (1/4).

La mise en culture des échantillons est réalisée juste après le prélèvement. Les boîtes sont ensemencées après dilution à 10^{-3} , 10^{-4} et 10^{-5} pour la flore totale et 10^{-1} et 10^{-2} pour les vibrions. La lecture est réalisée après incubation à 20°C pendant 7 jours pour la flore totale et 48 heures pour les vibrions. Pour que la mesure soit valable, le nombre de colonies par boîte doit être comprise entre 30 et 300 colonies (Petinay, comm. pers., 1995).

Observation par épifluorescence

Les observations et les comptages peuvent être réalisés par coloration de l'ADN bactérien par le DAPI (4,6 Diamino-2-Phénylindole), l'observation est ensuite réalisée par microscopie à épifluorescence.

Cinq millilitres d'échantillon à analyser sont prélevés auxquels sont ajoutés 200 µl de formol (formaldéhyde à 35%). L'incubation de 4,5 ml du mélange et 0,5 ml de DAPI (0,01 g.l⁻¹) est réalisée dans un tube pendant 10 minutes, avant filtration sur membranes isopores noires (0,2µm; Millipore). Le filtre est rincé à l'eau distillée plusieurs fois et placé sur une lame de microscope avec une goutte de glycérine tamponnée et recouvert d'une lamelle. Cette préparation peut être conservée pendant plusieurs mois.

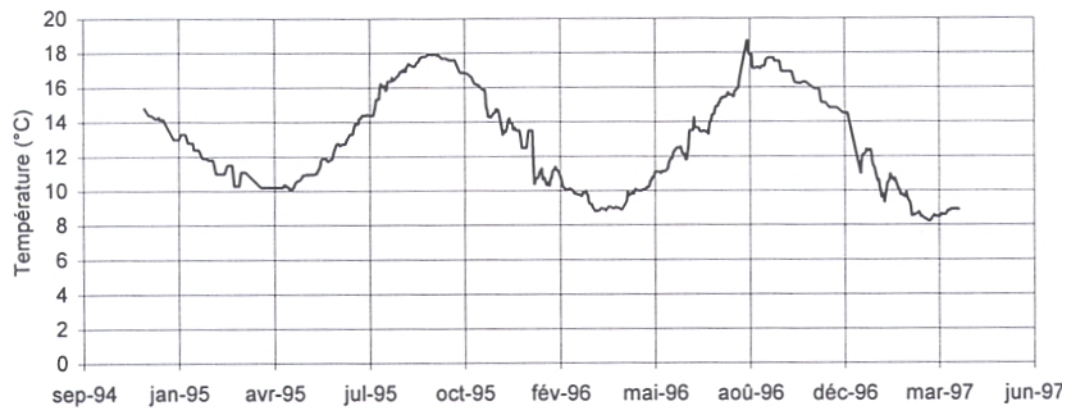


Figure 5.
Evolution de la température de l'eau de forage de septembre 1994 à avril 1997

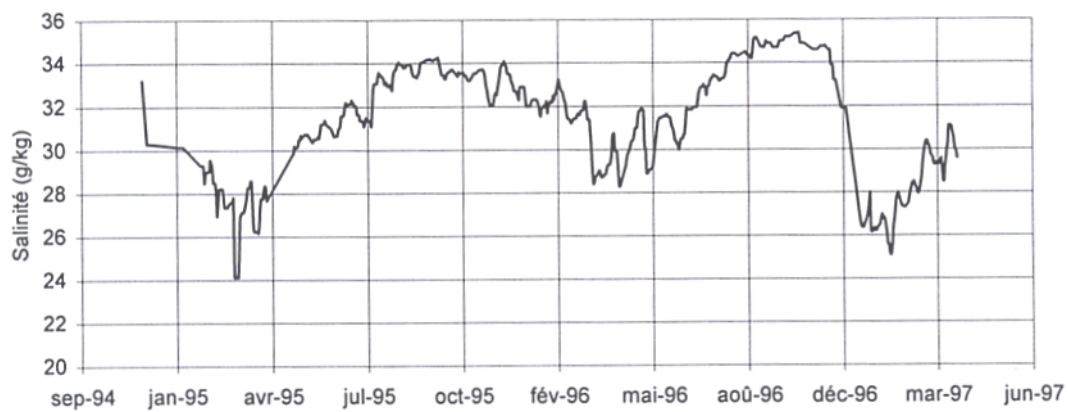


Figure 6.
Evolution de la salinité de l'eau du forage de septembre 1994 à avril 1997

II.4- Qualité physico-chimique de l'eau de mer utilisée dans les expérimentations

L'eau de mer utilisée dans l'ensemble des expérimentations est une eau de mer prélevée par forage sous dune et dont les caractéristiques physico-chimiques diffèrent d'une eau côtière.

	Eau de mer de forage (m±e.t.)	Eau de mer standard	Remarques
Température (°C)	8 (mars) à 18 (septembre)	5 à 20	fig. 5
Salinité (‰)	28 (printemps) à 35 (automne); fluctuations avec la marée.	33 à 35	fig. 6
pH	7,5 à 8,7	8,12	
Alcalinité totale (meq.l ⁻¹)	4,27±0,45	2,31	
Alcalinité carbonates (meq.l ⁻¹)	4,23±0,45		
[CO ₂] (mol.l ⁻¹)	1,5±5,1 10 ⁻⁴	0,179 10 ⁻⁴	
[HCO ₃ ⁻] (mol.l ⁻¹)	3,9±0,5 10 ⁻³	1,98 10 ⁻³	
[CO ₃ ²⁻] (mol.l ⁻¹)	1,7±1,4 10 ⁻⁵	0,13 10 ⁻⁵	
[Ca ²⁺] (mg.l ⁻¹)	412	412	
[NH ₃ -4] (µgN.l ⁻¹)	17±10	1-100	fig. 7
[NO ₂] (µgN.l ⁻¹)	0,7±1,0	0,01-1	fig. 7
[NO ₃] (µgN.l ⁻¹)	949±568	0-500	fig. 7
Flore totale (UFC.ml ⁻¹)	0-2000	≈10 ⁴ -10 ⁵	
Vibrions (UFC.ml ⁻¹)	0		

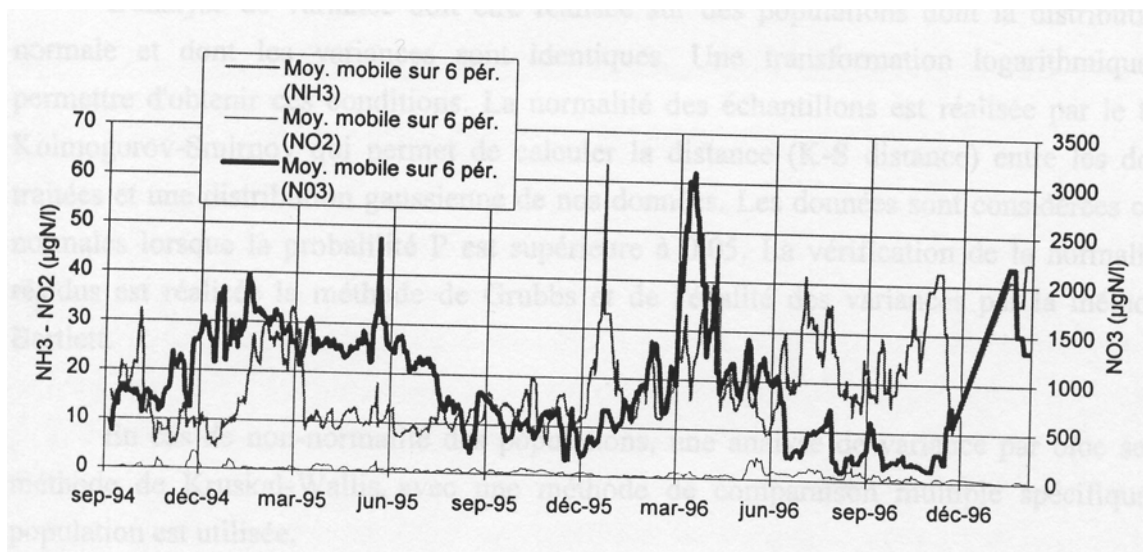


Figure 7.
Evolution de la concentration en ammoniacque, nitrites et nitrates dans l'eau de forage.

II.5- Matériel et méthodes d'analyses statistiques des résultats

II.5.1- L'analyse de variance

L'analyse de variance (ANOVA) permet de comparer plusieurs groupes d'individus entre eux. Nous l'utiliserons afin de vérifier que les animaux utilisés dans les expérimentations comparatives entre différents traitements sont identiques en taille (poids et/ou taille) avant toute expérimentation. La plupart des résultats de ces expériences seront également analysés par ce test, soit par une analyse de variance simple soit par une analyse de variance à plusieurs facteurs (par exemple: effet de l'agent testé et effet du lot).

L'analyse de variance doit être réalisée sur des populations dont la distribution est normale et dont les variances sont identiques. Une transformation logarithmique peut permettre d'obtenir ces conditions. La normalité est réalisée par le test de Kolmogorov-Smirnov qui permet de calculer la distance (K-S distance) entre les données traitées et une distribution gaussienne de nos données. Les données sont considérées comme normales lorsque la probabilité P est supérieure à 0,05. La vérification de la normalité des résidus est réalisée par la méthode de Grubbs et de l'égalité des variances par la méthode de Bartlett.

En cas de non-normalité des populations, une analyse de variance par bloc selon la méthode de Kruskal-Wallis avec une méthode de comparaison multiple spécifique à la population est utilisée.

Les tests de Tukey et Student-Newman-Keuls (SNK) permettent des comparaisons bilatérales pour chaque groupe. Le test de Dunnett permet une comparaison unilatérale par rapport à un groupe de contrôle. Le test de Dunn est un test qui permet de comparer soit tous les échantillons, soit par rapport à un contrôle, ce test permet de comparer des groupes dont la taille est différente.

Nous retiendrons un risque de première espèce de 5% ($\alpha=0,05$) pour tous les tests statistiques utilisés. Un groupe sera considéré comme significativement différent d'un autre groupe lorsque $P<0,05$ et très significatif lorsque $P<0,001$. Les logiciels Sigmastat 2.0 (Jandel Scientific Software), Systat (Systat) et StatITCF (Institut technique des céréales et des fourrages, Paris) sont utilisés pour les analyses de variance.

II.5.2- Analyse statistique des résultats biométriques

Deux méthodes complémentaires sont utilisés pour l'analyse des données biométriques

II.5.2.1- L'analyse en composantes principales

L'analyse en composantes principales (ACP) est une méthode statistique essentiellement descriptive qui permet de connaître les liaisons entre des variables. Nous utiliserons l'ACP dans l'analyse biométrique des ormeaux afin d'identifier les variables les mieux corrélées entre elles et ainsi déterminer les relations biométriques les plus intéressantes à utiliser. Elle permet également d'identifier les variables non corrélées ou aléatoires.

II.5.2.2- L'analyse factorielle discriminante

L'analyse factorielle discriminante (AFD) permet de comparer plusieurs populations entre elles par rapport à plusieurs variables. Ainsi, grâce à la distance de Mahalanobis, nous pouvons connaître l'écart qui existe entre plusieurs populations et ainsi former des groupes de populations. L'AFD permet également un classement des individus par groupes et ainsi, elle peut déterminer la proportion d'animaux bien identifiables dans chaque groupe. L'AFD sera utilisée dans l'analyse biométrique des ormeaux afin de comparer des animaux provenant de différents sites répartis sur l'aire de répartition de l'ormeau. Nous utiliserons le logiciel StatITCF pour cette analyse (Institut technique des céréales et des fourrages, Paris)

II.5.3- Méthodes d'ajustement de courbes utilisées

II.5.3.1- Ajustement linéaire (modèle linéaire, multiplicatif, exponentiel, logarithmique)

Une analyse de régression linéaire avec ou sans transformation logarithmique permet d'estimer une courbe théorique simple à partir de données expérimentales. Le coefficient de corrélation et le F de Fisher avec sa probabilité associée permet d'estimer la validité du modèle. Toutes les régressions sont réalisées par le logiciel Excel 5.0 pour Windows (Microsoft) qui utilise l'algorithme des moindres carrés.

II.5.3.2- Ajustement de courbe non-linéaire

Approximation par la méthode des moindres carrés

Cette méthode permet d'estimer des courbes théoriques complexes dont on connaît la formulation mathématique par rapport à des points expérimentaux. C'est une méthode de calcul itérative dont l'objectif est de minimiser le carré de l'écart à la moyenne de la valeur calculée. Nous utiliserons cette technique afin de déterminer les coefficients des courbes de Gauss à partir d'un logiciel réalisé en Quick Basic (QB45).

Utilisation d'un logiciel

Afin de déterminer l'équation de courbes complexes nous utiliserons deux logiciels: Fig-P 6.0 (Biosoft) qui est basé sur l'aspect statistique et qui permet une grande souplesse d'utilisation et Table-Curve (Jandel) qui permet d'essayer un grand nombre d'équations afin d'ajuster au mieux les données. Les équations retenues sont fonctions du coefficient de corrélation, du F de Fisher et d'un paramètre de sur-paramétrisation. Ces deux logiciels sont utilisés dans la partie 3 pour la formulation mathématique des quantités de matières sèches, d'azote et de carbone dans les algues fourrages.

Chapitre III

Qualité physico-chimique des algues fourrages

III.1- Introduction

Les études sur les préférences alimentaires de l'ormeau sont nombreuses (revue dans Mgaya et Mercer, 1994). Les ormeaux sont des animaux principalement herbivores (Mottet, 1978; Clavier et Richard, 1985). Les algues rouges sont particulièrement appréciées par les ormeaux: *Palmaria palmata* (photo 8), *Delesseria* et *Griffithsia*, mais également les algues brunes et vertes; *Laminaria digitata* (photo 7), *Ulva lactuca*, *Chondrus crispus* et *Enteromorpha intestinalis* (Bossy et Culley, 1976; Koike *et al.*, 1979; Culley et Peck, 1981; Mercer *et al.*, 1993). Dans la nature, des hydrozoaires, bryozoaires, éponges, diatomées et foraminifères sont trouvés dans le contenu digestif des ormeaux (Bossy et Culley, 1976). Mai *et al.* (1994) montrent que les acides aminés contenus dans les algues et notamment l'arginine, la méthionine et la thréonine peuvent devenir limitants pour la croissance des ormeaux. Les auteurs préconisent un mélange d'algues afin de minimiser cette limitation. Les études menées par Mercer *et al.* (1993) confirment cette "supplémentation mutuelle".

La mise au point d'une alimentation artificielle permettrait d'éviter ce type de limitation. Depuis quelques années, de très nombreuses études sur la formulation d'une alimentation artificielle ont été réalisées pour plusieurs espèces d'ormeaux (revue dans Fleming *et al.*, 1996; Capinpin et Corre, 1996; Britz, 1996 a,b; Gorfine et King, 1991; Viana *et al.*, 1994). Toutefois, ce type d'alimentation reste d'un coût élevé et ne permet pas un bon développement économique (Fleming *et al.*, 1996), de plus, si de nombreux aliments sont à l'étude, peu d'aliments artificiels sont actuellement disponibles à la vente. D'autre part, l'élevage basé sur une alimentation naturelle algale, permet de préserver l'image du produit et d'obtenir une meilleure valorisation du produit.

Chez *H. tuberculata*, quelques expérimentations sur l'utilisation d'aliments artificiels, ou d'alimentations autres qu'algales n'ont pas donné de résultats satisfaisants (Durdux, comm. pers., 1996). Mai *et al.* (1995) indiquent que *P. palmata* permet d'obtenir des taux de croissance au moins similaires à ceux obtenus avec les aliments artificiels testés. Ainsi, notre choix pour l'alimentation de l'élevage d'ormeau s'est porté sur un mélange de deux algues présentes en quantité suffisante sur le littoral normand: une algue rouge *P. palmata* riche en protéines et une algue brune, *L. digitata* riche en polysaccharides.

L'étude du circuit fermé passe par le contrôle des entrées et des sorties. Les entrées se limitent au renouvellement d'eau et à l'alimentation. De nombreux auteurs ont étudié les variations saisonnières des principaux éléments chimiques des algues dans le milieu naturel (Black, 1948; Chaumont, 1978; Citharel et Villeret, 1961, Morgan *et al.*, 1980; Chapman et Craigie, 1977; Dion, 1983; Maita *et al.*, 1991; Mizuta *et al.*, 1992). Ces auteurs montrent des variations importantes de la matière sèche, de l'azote total, du carbone et de la majorité des constituants des algues (minéraux et vitamines). D'autres auteurs ont montré que des variations importantes de ces mêmes éléments pouvaient provenir de l'environnement: température, lumière, salinité, composés azotés dans l'eau, profondeur d'implantation de l'algues (Morgan *et al.*, 1980; Morgan et Simpson, 1981a,b ; Maita *et al.*, 1991), Jones (1956) indiquent des variations très importantes dans une population homogène pour une même date de prélèvement. Pour toutes ces raisons, il nous est apparu indispensable d'étudier les algues utilisées dans cette étude.

Nous nous limiterons simplement à un aspect global de la qualité de l'algue, pour cela nous avons analysé sur une période de trois ans la proportion de matière sèche dans les deux algues et sur une période de deux ans la proportion d'azote et de carbone total. Ces analyses visent à estimer les flux d'azote dans notre système d'élevage (chapitre 6).



Photo 7

Champ d'algues brunes, *Laminaria digitata* - C: crampon, L: lame, S: stipe.



Photo 8

Algue rouge, *Palmaria palmata*. F: *Fucus* sp., Ld: jeune pousse de *Laminaria digitata*, Pp: *P. palmata*.

III.2- Etude qualitative des algues fourrages pour l'alimentation

III.2.1- Matériel et méthodes

Les algues sont prélevées tous les quinze jours sur les rochers au large de Blainville sur mer (Manche - France), et sont stockées dans un bassin aéré en plein air. Les poids secs sont réalisés dans un délai de trois jours qui suivent le prélèvement. La mesure de la matière sèche est réalisée sur trois échantillons. Seule, la lame de *L. digitata* est analysée, elle est coupée en morceaux de 5 cm de longueur. *P. palmata* est débarrassée des impuretés (Fucus...). Environ 100 g d'algue sont pesés précisément ($\pm 0,01$ g) et déposés dans une étuve ventilée à 90°C jusqu'à stabilisation du poids puis pesées. La proportion de matière sèche est définie ainsi:

$$Ms = Ps/Pf$$

Où Ps est le poids d'algue séchée et Pf le poids d'algue fraîche.

La moyenne et l'intervalle de confiance des trois échantillons sont calculés.

Les algues séchées sont ensuite broyées et tamisées (vide de maille de 250 μ m) et placées au congélateur à -20°C. Les analyses de l'azote et du carbone sont réalisés par analyseur CHN Perkin Elmer Mod 240. Les résultats sont exprimés en pourcentages du poids sec.

III.2.2- Résultats

III.2.2.1- Evolution de la matière sèche dans *P. palmata* et *L. digitata*

Les figures 8 et 9 montrent l'évolution de la matière sèche dans l'algue rouge *P. palmata* et dans l'algue brune *L. digitata*. Les variations saisonnières sont très significatives ($P < 0,001$). La proportion de matière sèche est minimale au mois d'avril avec 9 à 10% pour *P. palmata* et 11% pour *L. digitata*. Le maximum est observé au mois de septembre, avec 18% pour *P. palmata* et 22% pour *L. digitata*. L'été 1996 est particulier, les proportions maximales de matière sèche y sont plus faibles avec 16,7 et 18,5% pour *P. palmata* et *L. digitata* respectivement.

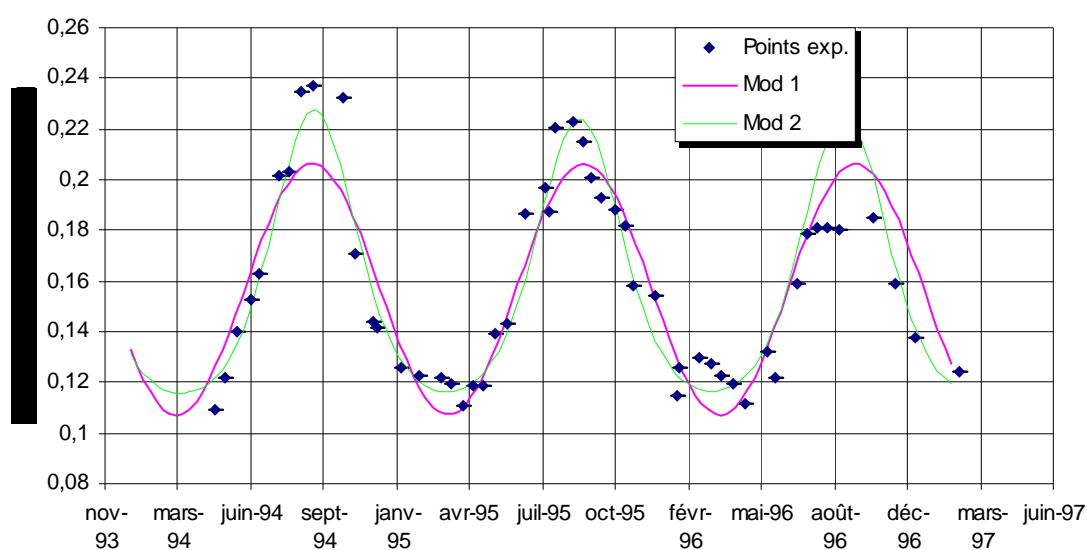


Figure 8.
Evolution de la matière sèche dans *L. digitata*. Deux équations mathématiques sont représentées (mod 1: \sin^2 , mod 2: combinaison de fonctions simples).

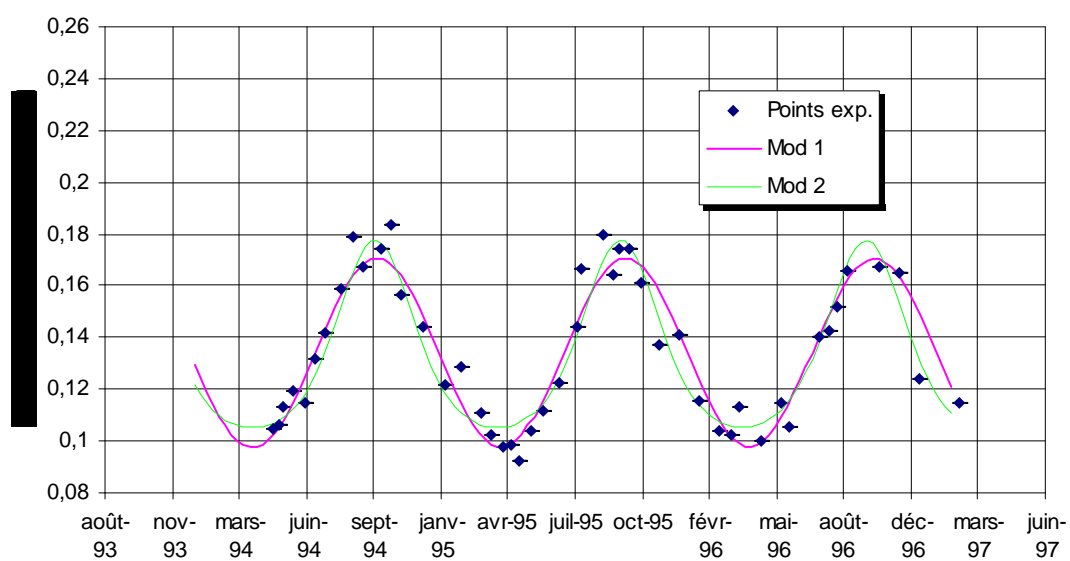


Figure 9.
Evolution de la matière sèche dans *P. palmata*. Deux équations mathématiques sont représentées (mod 1: \sin^2 , mod 2: combinaison de fonctions simples).

III.2.2.2- Etude de l'azote total dans *P. palmata* et *L. digitata*

La figure 10 montre l'évolution du pourcentage de l'azote total dans l'algue sèche pour les deux espèces sur une période de deux ans. Nous observons une évolution périodique annuelle. Le minimum observé est de 1,1% du poids sec au mois de novembre en 1994 et 0,9% en Août 1995 pour *L. digitata*. Il est 1,4 et 1,8% en Août 1994 et 1995 respectivement pour *P. palmata*. Les maxima, environ 5 et 5,5 pour *L. digitata* et *P. palmata* respectivement, sont observés début mai 1995 et mars 1996. L'augmentation d'azote dans l'algue est progressive sur 9 mois, la chute est rapide sur trois mois, nous observons des pics étroits pour les maxima et larges pour les minima.

III.2.2.3- Etude du carbone total dans *P. palmata* et *L. digitata*

La figure 11 montre l'évolution du pourcentage de carbone dans l'algue sèche pour les deux espèces. Nous observons une évolution périodique annuelle mais moins nette que pour la matière sèche et l'azote total. Le minimum de carbone est observé en avril 1994 et février 1995 pour *L. digitata* (23 et 23.5 % respectivement) et mai 1994 et 1995 pour *P. palmata* (22,3 et 20,6%Ps respectivement). Les maxima sont observés en septembre pour *L. digitata* (33,6 en 1994 et 35,6 en 1995). Pour *P. palmata*, Il semblerait qu'il y ait deux pics la première année, le premier en août 1994 (30,9%Ps), le second en janvier 1995 (32,5%Ps) et un pic la seconde année en septembre 1995 (35,5%Ps). A l'inverse de l'azote, nous observons des minima étroits et des maxima larges, les augmentations de la proportion en carbone sont rapides, mais les diminutions lentes.

III.2.3- Expressions mathématique des résultats

Plusieurs expressions mathématiques des résultats peuvent être retenues: des fonctions périodiques simples (sinus ou cosinus), des fonctions polynomiales d'ordre élevé (de 7 à 12) ainsi que des combinaisons de fonctions simples ($\sin \times \cos$, $\exp(\sin)$, $\log \times \cos$ poly+sin). Les fonctions simples ne s'ajustent pas aux différentes formes de pics (étroit ou large) et à l'asymétrie des courbes. Pour améliorer l'ajustement, il faut modifier la fonction sinus de base pour prendre en compte les pics étroits (dilatation de l'échelle des ordonnées: $\exp(\sin x)$), les pics larges (compression de l'échelle des ordonnées: $\log(1+\sin x)$) ou les pics asymétriques (augmenter la raideur d'un des côtés du pic $(\sin x) \times (1 + \cos(x+\delta)^n)$ avec $\delta=0$ si plus raide à gauche, $\delta=\pi$ si plus raide à droite). Le tableau 1 résume pour chaque courbe le nombre de paramètres de l'expression, l'erreur type, la coefficient de corrélation, le F de Fisher et la probabilité associée.

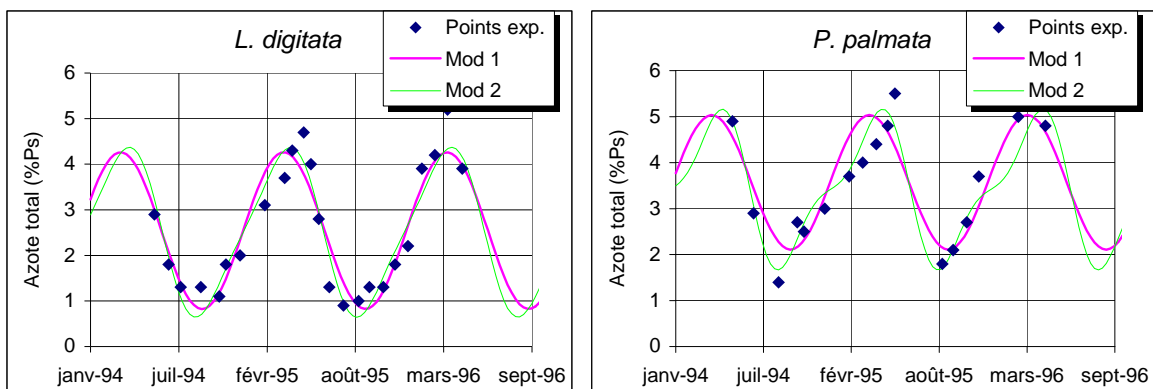


Figure 10.

Evolution de l'azote total dans *L. digitata* et *P. palmata*. Deux équations mathématiques sont représentées (mod 1: \sin^2 , mod 2: combinaison de fonctions simples).

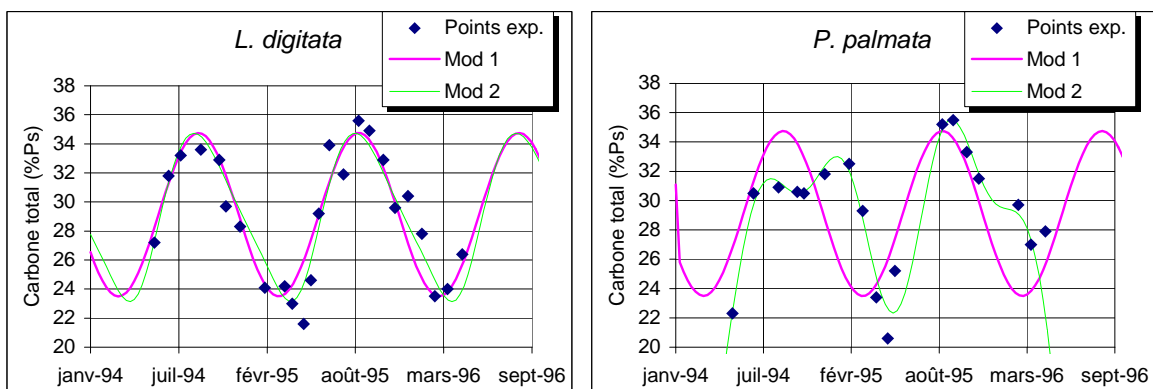


Figure 11.

Evolution du carbone total dans *L. digitata* et *P. palmata*. Deux équations mathématiques sont représentées (mod 1: \sin^2 , mod 2: combinaison de fonctions simples).

Tableau 1

Comparaison de trois expressions mathématiques pour la proportion de matière sèche, d'azote et de carbone dans *L. digitata* et *P. palmata*. Le nombre de points expérimentaux, le nombre de paramètres du modèle, l'erreur type, le coefficient de corrélation, le F de Fisher de l'ajustement, le degré de liberté, la probabilité associée et le surparamétrage sont indiqués

	Modèles	Nombre de mesures	Ajustement			F de Fisher			Surparamétrage
			N	σ	r^2	F calc	d. d. l.	proba	
Ps/Pf <i>L. digitata</i>	\sin^2	49	4	0,02	0,85	86,19	45	0,0000	*
	poly (deg 10)	49	11	0,01	0,92	42,76	38	0,0000	***
	$\sin^*(q+\cos)^n$	45	5	0,01	0,92	-	40	-	**
Ps/Pf <i>P. palmata</i>	\sin^2	45	4	0,01	0,92	156,35	41	0,0000	*
	poly (deg 8)	45	9	0,01	0,89	36,78	36	0,0000	***
	exp(sin)	45	3	0,01	0,92	-	42	-	*
Azote <i>L. digitata</i>	\sin^2	24	4	0,51	0,88	47,27	20	0,0000	*
	poly (deg 12)	24	13	0,46	0,94	15,49	11	0,0035	***
	$\sin^*(q+\cos)^n$	24	4	0,46	0,90	-	20	-	*
Azote <i>P. palmata</i>	\sin^2	18	4	0,65	0,80	18,14	14	0,0043	*
	poly (deg 8)	18	9	0,62	0,88	8,24	9	0,2368	***
	$\sin^*(q+\cos)^n$	18	4	0,47	0,89	-	14	-	*
Carbone <i>L. digitata</i>	\sin^2	24	4	1,87	0,83	32,99	20	0,0000	*
	poly (deg 7)	24	8	1,77	0,88	16,65	16	0,0003	***
	$\text{Log}(\sin)^*(q+\cos)^n$	24	5	1,60	0,88	-	19	-	**
Carbone <i>P. palmata</i>	\sin^2	18	4	3,59	0,40	3,14	14	5,9058	*
	poly (deg 10)	18	11	1,53	0,95	12,17	7	0,1588	***
	poly (4) + $\sin \times \sin$	18	10	1,22	0,95	-	8	-	***

*: pas de surparamétrage, ** faible surparamétrage, *** paramétrage important.

D'une manière générale le F de Fisher est meilleur avec un modèle périodique ($y = a + b \sin^2(2\pi x/d + c)$) qu'avec un lissage polynomial ($y = a + bx + cx^2 + dx^3 + \dots$); à l'inverse le coefficient de détermination et l'erreur standard sont meilleurs dans le cas d'un polynôme. Cela provient du grand nombre de paramètres que nécessite la détermination d'un polynôme, alors que la fonction périodique n'en réclame que 4 (tab 1).

Il y a deux exceptions à ce constat. La première est la proportion de carbone pour *P. palmata*, le F de Fisher est meilleur avec une fonction polynomiale qu'avec une fonction périodique, cela est dû au caractère irrégulier du phénomène saisonnier. La seconde est relative à la proportion de matière sèche dans *P. palmata* où le coefficient de corrélation et l'erreur standard sont meilleurs avec une fonction périodique. Toutefois, les fonctions polynomiales de haut degré impliquent des paramètres très petits de l'ordre de 10^{-20} qui provoquent des erreurs de calcul très importantes, de plus ce type de fonction est très surparamétré, ainsi nous n'utiliserons pas ces modèles.

Sur les figures 8 à 11 sont comparés les points expérimentaux et les deux modèles, le modèle 1 correspond à la fonction périodique \sin^2 le modèle 2 correspond à la combinaison de plusieurs fonctions simples. Les modèles proposés correspondent bien aux points expérimentaux. Le modèle 2 semble meilleur pour la proportion de matière sèche de *L. digitata* avec un coefficient de corrélation plus élevé que pour le modèle 1 ($r^2=0,92$), cela est dû aux extrema et la diminution rapide de la proportion de matière sèche qui sont mieux représentés. Pour *P. palmata*, les deux modèles semblent équivalents avec un coefficient de corrélation identique ($r^2=0,92$), toutefois la seconde expression n'a que trois paramètres au lieu de quatre pour la première. L'évolution de l'azote totale dans *L. digitata* est bien représenté par le modèle 2 avec de meilleurs coefficients de corrélation (0,90 et 0,89 pour le modèle 2 et 0,88 et 0,80 pour le modèle 1 pour *L. digitata* et *P. palmata* respectivement). Le modèle 2 permet de bien montrer le décrochement en novembre-décembre pour *P. palmata*. Pour le carbone total, l'ajustement est meilleur pour le modèle 2 ($r^2=0,88$) pour *L. digitata*. Par contre, en ce qui concerne *P. palmata* le modèle 1 montre un coefficient de corrélation très faible et un F de Fisher non significatif (tab 2). Le modèle 2 a un coefficient de corrélation meilleur ($r^2=0,95$) mais une très forte surparamétrisation, de plus cette fonction n'est pas périodique (tab. 3).

Tableau 2.

Paramètres des équations des modèles 1: $Y = a + b \times \sin^2(2\pi X/d + c)$. X est le nombre de jours depuis le 01/01/94.

	a	b	c	d
Ps/Pf <i>L. digitata</i>	0,107±0,004*	0,099±0,006*	2,61±0,07*	745,11±10,25*
Ps/Pf <i>P. palmata</i>	0,098±0,002*	0,073±0,003*	2,42±0,05*	740,06±7,80*
Azote <i>L. digitata</i>	0,82±0,18**	3,44±0,30*	0,99±0,11*	739,68±18,65*
Azote <i>P. palmata</i>	2,11±0,27*	2,92±0,41*	4,00±0,19*	718,73±32,77*
Carbone <i>L. digitata</i>	23,50±0,68*	11,25±1,12*	2,59±0,12*	726,27±19,35*
Carbone <i>P. palmata</i>	25,17±1,43*	10,07±2,45**	0,87±0,26***	567,14±26,32*

* $P \leq 0,0001$, ** $P \leq 0,001$, *** $P \leq 0,01$

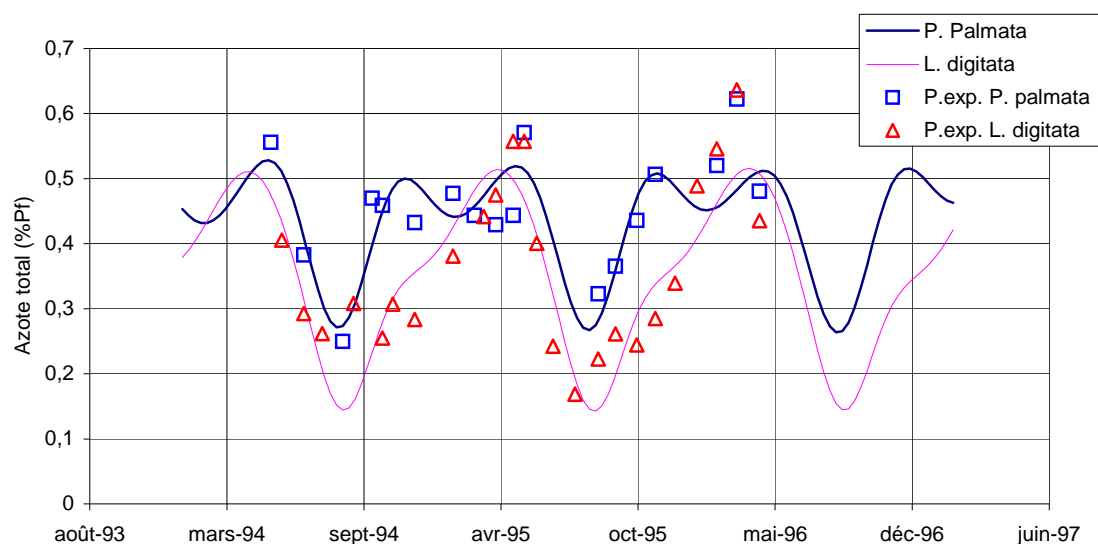


Figure 12.

Evaluation de la quantité d'azote dans *P. palmata* et *L. digitata* dans l'algue fraîche d'après les formulations mathématiques.

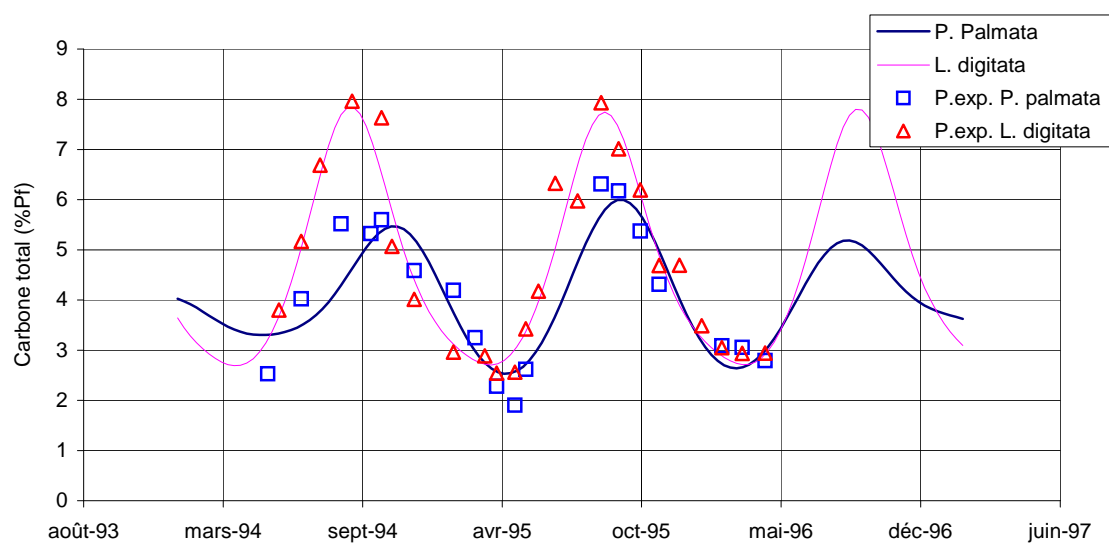


Figure 13.

Evaluation de la quantité de carbone dans *P. palmata* et *L. digitata* dans l'algue fraîche d'après les formulations mathématiques.

Tableau 3.

Equations mathématiques des modèles 2. X est le nombre de jours depuis le 01/01/94.

$$\text{Ps/Pf } L. \textit{digitata} \quad Y = 0,1 + \{0,013 \exp[\sin(\varphi (X-159))]\} \times \{14,13 + \cos[\pi+0,83\varphi(X-159)]\}^{0,49}$$

$$\text{Ps/Pf } P. \textit{palmata} \quad Y = 0,094 + 0,031 \exp[\sin(\varphi(X-176,07))]$$

$$\text{Azote } L. \textit{digitata} \quad Y = 2,51 + \sin[\varphi(X+19,30)] \times \{2,18 + \cos[\varphi(X+19,30)+\pi]\}^{0,736}$$

$$\text{Azote } P. \textit{palmata} \quad Y = 3,41 + \sin[\varphi(X+13,19)] \times \{1,38 + \cos[\varphi(X+13,19)+\pi]\}^{1,10}$$

$$\text{Carbone } L. \textit{digitata} \quad Y = 22,72 + \log[2,04 \sin(\varphi(X - 181))] \times \{6,12 + \cos[\varphi(X - 181)]\}^{1,72}$$

$$\begin{aligned} \text{Carbone } P. \quad Y = 29,02 - \{1,84e-9 (X-174,70)(X-341,82)(X-630,67)(X-762,46)\} + \{0,0033X\} - \\ \textit{palmata} \quad \{5,13 \times \sin[0,0255(X-188,58)] \times \sin[0,0046(X-188,6)]\} \end{aligned}$$

$$\varphi = 2\pi / 365$$

III.3- Discussion

Les variations de la matière sèche dans les algues sont du même ordre de grandeur que celles observées par Black (1948) sur *L. digitata* en Ecosse, toutefois le minimum et le maximum apparaissent plus tardivement dans cette étude (1 mois de décalage environ) ainsi que dans l'étude de Haug et Jensen (1954) sur les côtes norvégiennes. La proportion maximale de protéines observée par Black (1948) au mois de février-mars est de 14% et le minimum au mois de septembre-octobre avec 4% de protéines, les résultats de notre étude montrent un maximum en avril (4,5-5%N/Ps # 27% protéines) et un minimum en septembre (0,9N/Ps # 5,4% protéines), soit des pourcentages plus importants. Citharel et Villeret (1961) indiquent un pourcentage de 1,03% d'azote total pour des algues récoltées en été sur les côtes françaises. Mizuta *et al.* (1992) montrent que le taux d'azote est maximum au mois de mars pour *L. japonica*. Jurkovic *et al.* (1995) indiquent une proportion de 13% de protéines sur cette laminaire commercialisée pour la consommation humaine.

Chaumont (1978) a étudié les variations des composés azotés dans *P. palmata* pour différents sites de récolte en Bretagne. Cet auteur montre un minimum d'azote pendant la période estivale (juillet-août- 1,3%NPs) et un maximum au mois de mars (4-5,5%N/Ps) avec

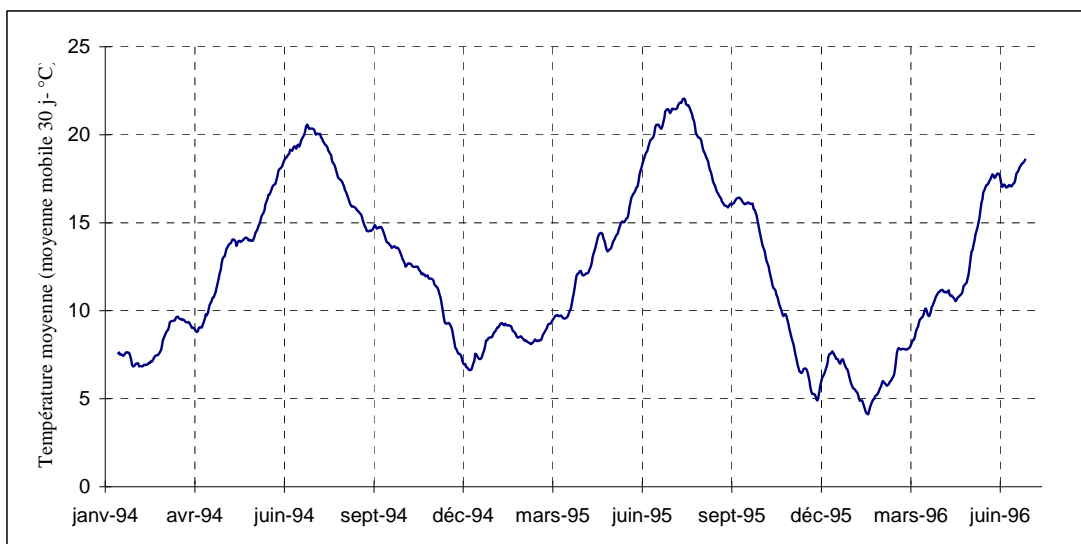


Figure 14.

Moyenne des températures de l'air à Granville de janvier 1994 à juillet 1996
(Données Météo-France)



Figure 15.

Durée moyenne d'insolation pour la région de Valognes (Manche) de janvier 1994 à décembre 1996
(Données Météo-France)

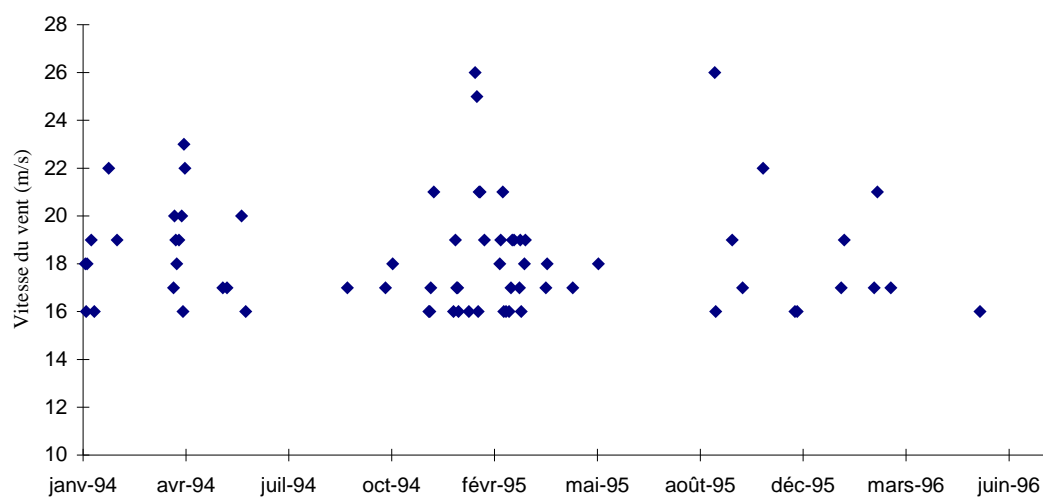


Figure 16.

Vitesse du vent (>15m/s) à Granville de janvier 1994 à juillet 1996 (données Météo France).

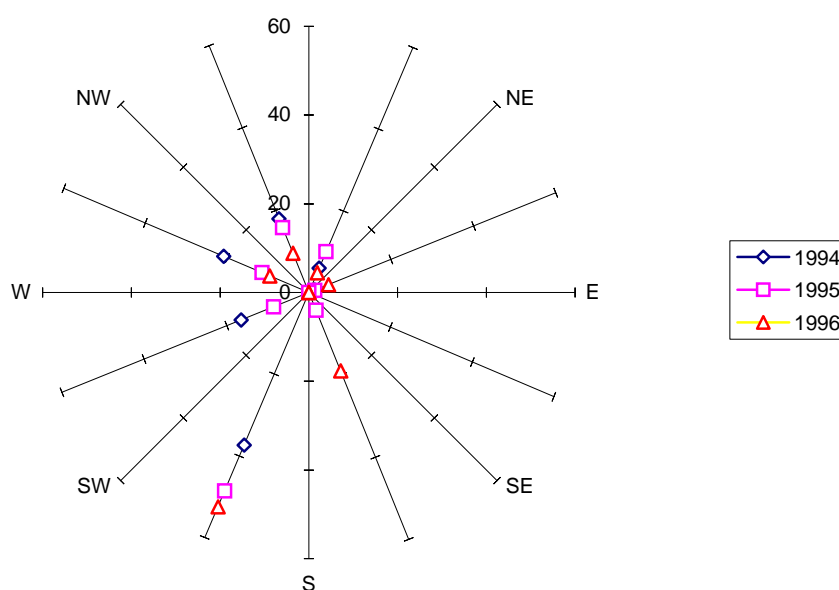


Figure 17.

Fréquence (en %) de la direction principale du vent supérieur à 15m/s (données Météo-France)

de fortes variations en fonction de l'âge du thalle et de sa maturité sexuelle ainsi qu'une variation inter-annuelle. Ces données sont très proches de celles de notre station d'étude. L'azote protéique et pour une moindre part l'azote soluble constituent la majorité des formes azotées dans *P. palmata* (Chaumont, 1978).

Collin et Gueguen (1930) indiquent que la floridosine est l'unique glucide présent et s'accumule par photosynthèse proportionnellement à l'ensoleillement, ce qui explique que l'on observe les valeurs de carbone maximales en été.

Les données recueillies sur les trois années pour la matière sèche et sur les deux années pour l'azote total et le carbone montrent des différences assez importantes entre les années, ainsi que des différences avec les données d'autres auteurs sur d'autres sites. Plusieurs auteurs concluent que les conditions météorologiques entraînent des variations importantes de la qualité physico-chimiques des algues et notamment effet de la température et de l'ensoleillement. Les variations que l'on observe entre les données de Black (1948) en Ecosse et les nôtres sont probablement liées aux différences météorologiques entre les deux sites de prélèvement. Toutefois, les variations inter-annuelles que nous constatons sur notre site ne semblent pas provenir de variations climatiques, en effet les données de température (de l'air)(fig. 14), de durée d'insolation (fig. 15), de vitesse et de direction du vent pour des vitesses supérieures à 15 m.s⁻¹ (fig 16 et 17), ne font ressortir que de faibles différences pendant les trois années d'expérimentation. Nous pouvons remarquer quelques différences sur les températures moyennes; l'été 1995 a été plus chaud de 2°C avec des pics de température de l'air à plus de 30°C qui a pu endommager les algues exondées pendant cette période et l'hiver 1995/96 plus froid de 2°C qui a pu retarder la pousse des algues. les maxima de durée d'insolation montrent quelques différences, en effet ce maximum est fin juin en 1994, début août en 1995 et début juin en 1996. Les coups de vents nombreux entre octobre 1994 et avril 1995 sont beaucoup moins nombreux l'année suivante. Les faibles précipitations en 1996 par le biais des apports terrigènes pourraient expliquer éventuellement ces variations.

L'amplitude de ces variations dans la composition de l'aliment justifie la prise en charge de ces paramètres dans la modélisation globale. Sur le plan pratique, on peut envisager la mise au point de techniques de conservation et de stockage qui limiteraient la fréquence des récoltes tout en conservant un aliment de qualité constante.

Chapitre IV

Influence des paramètres physiques sur la croissance de l'ormeau

IV.1- Introduction

L'un des principaux intérêts de l'élevage en circuit fermé est de permettre le contrôle des facteurs physiques qui sont souvent des facteurs limitants y compris dans les élevages en mer ou en circuit ouvert.

La température de l'eau est un facteur prépondérant pour la majorité des invertébrés (ectothermes) (Danioux, 1987, Burnett *et al.*, 1988). La température agit sur le métabolisme et par conséquent sur la plupart des fonctions physiologiques dont la croissance somatique et la reproduction. En effet, l'étude des performances de croissance dans le milieu naturel (Clavier & Richard, 1985, Peck, 1989) montre que la température y joue un rôle déterminant. D'autres auteurs (Cochard, 1980) ont montré l'influence de la température sur la gamétogénèse de l'ormeau. Dans les élevages en circuit fermé ou semi-fermé, il est aisé de contrôler la température de l'eau, toutefois, l'apport de calories influe sur les coûts de production. Il est donc essentiel de définir les températures optimales sur le plan de la croissance pendant toute la durée de la phase de grossissement, et en particulier en fonction de la taille des animaux. Nous testerons les températures à l'intérieur d'une gamme compatible avec la croissance des ormeaux, soit entre 15 et 22°C.

Selon de nombreuses publications les ormeaux sont des mollusques lucifuges (Clavier et Richard, 1985, Crofts, 1929, Forster, 1962, Hayashi, 1982, Stephenson, 1924). L'effet de la

photopériode sur la gamétogénèse et sur les pontes est démontré par Cochard (1980) et Fallu (1991). Kim et Cho (1976) préconisent une photopériode égale à la photopériode solaire afin de conditionner les ormeaux pour la ponte. Ebert et Houk (1984) montrent que la photopériode a un effet sur les consommations et les taux de conversion des algues fourrages, et par ce biais, un effet indirect sur la croissance. Gaty et Wilson (1986) observent que les ormeaux sont nettement moins mobiles lorsque l'intensité lumineuse est forte. Dans les fermes aquacoles du Japon, les producteurs d'*Haliotis discus hannai* utilisent des photopériodes de 12:12 et 16:8 (Ikenoue et Kafuku, 1992) respectivement au nord et au sud du pays, alors qu'aux USA, les producteurs ont choisi un éclairage permanent pour *Haliotis rufescens*.

Si tous les auteurs s'accordent à dire que la photopériode et l'intensité lumineuse ont un effet important, l'influence réelle de ces facteurs sur la vitesse de croissance n'a pas été testée. Or ce paramètre est primordial en élevage à terre car il détermine les conditions d'éclairage des halls d'élevage. L'influence de la photopériode et l'intensité lumineuse sur la croissance est pris en compte ainsi que l'effet de la lumière sur le comportement des ormeaux. En effet, on peut supposer que les ormeaux s'abritent de la lumière au détriment de leur activité de recherche de nourriture, ce qui peut se traduire par une baisse de croissance.

IV.2- Influence de la température d'élevage sur la croissance de l'ormeau

IV.2.1- Matériel et méthodes

IV.2.1.1- Les animaux

Les ormeaux, *Haliotis tuberculata*, proviennent d'un élevage en circuit fermé (Centre expérimental du SMEL, Blainville, France). Ils sont répartis en lots d'une trentaine d'animaux âgés de 2 à 3 ans dont la taille initiale est comprise entre 35 et 75 mm. Les animaux sont maintenus à la température testée pendant une semaine avant le début de l'expérience. L'alimentation fournie est constituée de *Palmaria palmata ad libitum*. Pour faciliter les mesures individuelles et le suivi des mortalités (inférieures à 3%), les animaux sont individuellement identifiés grâce à une étiquette numérotée (6×6 mm), en matière plastique de couleur rouge, fixé sur la coquille grâce à de la colle cyanocrilate après ponçage et séchage local de la coquille, selon la technique utilisée par Forster (1967) modifiée par Clavier & Richard (1985).

IV.2.1.2- Structure d'élevage

L'expérience est réalisée en bac de 150 litres avec des habitats en PVC en forme de gouttières (5cm × 5 cm × 60 cm). Un renouvellement de 30% de l'eau est effectué quotidiennement. L'eau de forage utilisée est stockée pendant 24 heures, en bac de 120 litres, pour ajuster sa température avec celle des bacs ($\pm 1^{\circ}\text{C}$) et dégazer le CO_2 en excès dans l'eau. La température de chaque bac est mesurée quotidiennement avec un thermomètre de précision au dixième de degré.

Les températures testées sont 12, 15, 18, 21 et 24°C . L'eau est chauffée par thermoplongeur avec une précision d'environ $\pm 1^{\circ}\text{C}$.

Les bacs d'élevage sont maintenus dans l'obscurité afin d'éliminer le stress dû à la lumière (Forster, 1962). L'alimentation en oxygène est réalisée par des diffuseurs dans le bac d'élevage à partir d'un surpresseur extérieur au bâtiment d'élevage.

Durant l'expérience, nous avons été confrontés à des émissions de gamètes qui provoquent une perte de poids importante et un arrêt temporaire de la croissance de la coquille. Les bacs ayant subi ces émissions de gamètes ne sont pas pris en compte dans les calculs des taux de croissance moyens.

IV.2.2- Résultats

IV.2.2.1- Influence de la température sur la croissance

La croissance pondérale varie très significativement en fonction de la température d'élevage (Tukey, $F=30,36$; $P<0,001$) et de la taille des animaux (longueur de coquille) (Tukey, $F=20,40$; $P<0,001$). Les meilleurs taux de croissance sont obtenus pour des animaux de taille comprise entre 30 et 40 mm de longueur de coquille (Fig. 8 - Tab. 4).

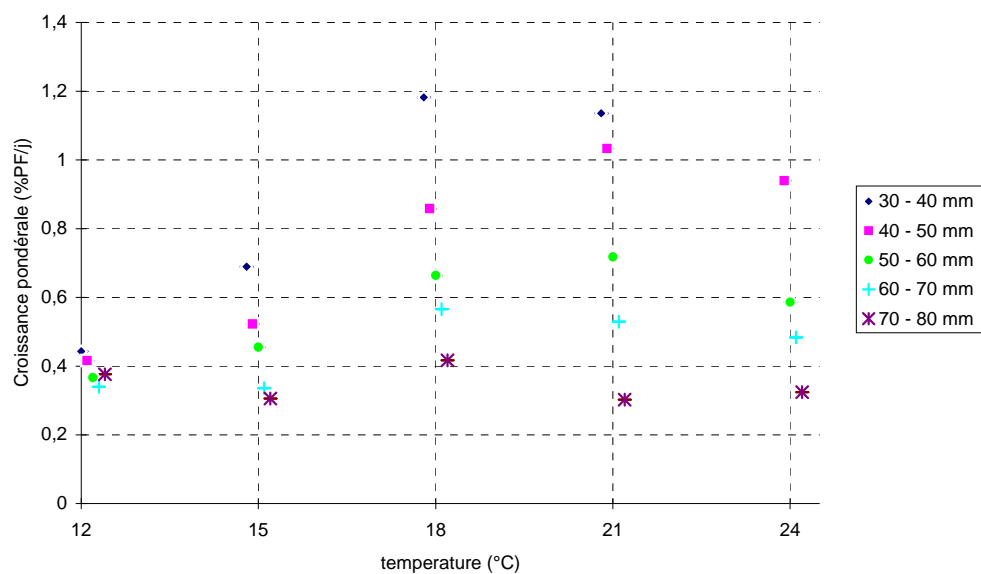


Figure 18.

Evolution de la croissance pondérale relative chez l'ormeau en fonction de la taille et de la température (valeurs moyennes avec intervalle de confiance à 95%).

Tableau 4.a

Taux de croissance moyen journalier et intervalle de confiance (%.j⁻¹) des ormeaux en fonction de la température d'élevage et de la taille. Les résultats de l'analyse de variance sont présentés, les lettres a,b et c indiquent l'appartenance à des groupes homogènes pour P<0.05 dans une même classe de taille.

classe de taille (mm)	12°C %.j ⁻¹	15°C %.j ⁻¹	18°C %.j ⁻¹	21°C %.j ⁻¹	24°C %.j ⁻¹
30 - 40	0,44 ±0,11(29) ^a	0,68 ±0,11(17) ^b	1,18 ±0,21(12) ^c	1,13 ±0,25(15) ^c	
40 - 50	0,42 ±0,09(44) ^a	0,52 ±0,08(34) ^a	0,86 ±0,09(85) ^b	1,03 ±0,16(40) ^b	0,94 ±0,23(44) ^b
50 - 60	0,36 ±0,06(42) ^a	0,45 ±0,07(43) ^a	0,66 ±0,06(97) ^b	0,72 ±0,13(52) ^b	0,59 ±0,10(42) ^b
60 - 70	0,34 ±0,07(43) ^a	0,34 ±0,06(49) ^a	0,57 ±0,05(129) ^b	0,53 ±0,11(46) ^b	0,48 ±0,13(43) ^{ab}
70 - 80	0,38 ±0,35(02) ^{ab}	0,30 ±0,15(05) ^a	0,42 ±0,16(14) ^b	0,30 ±0,36(05) ^b	0,32 ±0,15(02) ^b

Tableau 4.b

Croissance podérale (moyenne et intervalle de confiance (95%)) de l'ormeau en fonction de la température d'élevage et de la taille (mm.j⁻¹).

classe de taille (mm)	12°C mm.j ⁻¹	15°C mm.j ⁻¹	18°C mm.j ⁻¹	21°C mm.j ⁻¹	24°C mm.j ⁻¹
30 - 40	0,048 ±0,015	0,064 ±0,021	0,146 ±0,034	0,097 ±0,024	
40 - 50	0,044 ±0,011	0,099 ±0,016	0,121 ±0,011	0,120 ±0,014	0,130 ±0,029
50 - 60	0,045 ±0,010	0,082 ±0,013	0,104 ±0,013	0,087 ±0,017	0,130 ±0,069
60 - 70	0,039 ±0,011	0,078 ±0,016	0,089 ±0,009	0,067 ±0,014	0,086 ±0,029
70 - 80	0,066 ±0,021	0,048 ±0,029	0,099 ±0,020	0,022 ±0,027	0,054 ±0,026

Le taux de croissance pondérale diminue avec l'augmentation de la longueur de coquille de l'animal (Tukey, P<0,05). Pour les températures d'élevage les plus basses, la différence du taux de croissance pondérale entre les animaux de petite taille et ceux de grande taille est réduite. La température qui permet d'obtenir les meilleurs taux de croissance varie ainsi selon la taille des individus. Pour les animaux compris entre 40 et 50 mm, cette température optimale est proche de 22°C, pour les animaux de taille supérieure à 70mm, elle est de 17°C. Pour des températures supérieures à ces valeurs optimales, la croissance diminue comme l'avait montré Xusheng *et al.* (1990) chez *Haliotis discus Hannai*. Les intervalles de confiance sont relativement élevés mais la plupart des données sont significatives d'après l'analyse de variance.

IV.2.2.2- Taux de conversion

Les taux de conversion ne varient pas de façon significative ($P>0,05$) avec la température (Tab. 5)

Tableau 5

Variation des taux de conversion ($M \pm IC$ 95%) chez l'ormeau en fonction de la température d'élevage.

température	taux de conversion
12°C	0,65 \pm 0,28
15°C	0,65 \pm 0,18
18°C	0,76 \pm 0,12
21°C	0,61 \pm 0,27
24°C	0,59 \pm 0,04

IV.2.2.3- Modélisation

Pour modéliser la croissance en fonction de la température, nous utiliserons le taux de croissance pondérale dont l'expression graphique est assimilable à une courbe de Gauss.

L'équation d'une courbe de Gauss est la suivante :

$$GPR_{(t,L)} = GRP_{\max(L)} \cdot e^{-\frac{(T_{opt(L)} - T)^2}{2\sigma_{(L)}^2}} \quad (E1)$$

où $GRP_{(T,L)}$ est la croissance fonction de la température et de la taille (longueur de coquille)

T la température (°C)

L longueur de coquille (mm)

$GRP_{\max(L)}$ la croissance optimale pour la température optimale $T_{opt(L)}$

$\sigma_{(L)}$ la demi-largeur de la gaussienne (écart type).

A partir des courbes obtenues expérimentalement, nous pouvons estimer GRP_{max} , T_{opt} et σ pour chaque classe de taille. Pour cela nous utiliserons la méthode des moindres carrés pour une approximation des paramètres (tab. 4). Le taux de croissance pondérale maximale diminue lorsque la taille des animaux augmente. Pour les animaux de petite taille, les températures optimales pour lesquelles la croissance est la plus forte sont plus élevées et se situent dans une fourchette étroite. Pour les animaux de grande taille, ces températures sont plus basses et s'inscrivent dans une fourchette plus large (σ augmente avec la taille).

Les différents paramètres de cette relation varient avec la taille des ormeaux et peuvent être développés (fig. 19):

GRP_{max} : La croissance maximale est fonction de la classe de taille (fig. 19.a). Cette courbe peut être ajustée à une gaussienne :

$$GRP_{max}(L) = 1,44e^{-\frac{(16-L)^2}{49^2}} \quad (E2)$$

T_{opt} : la température optimale est fonction de la taille des ormeaux. Cette température peut-être évaluée par une courbe gaussienne (fig. 19.b) à laquelle une constante sera ajoutée correspondant à la température optimale de croissance des très gros individus (Xusheng *et al.*, 1990):

$$T_{opt(L)} = 7.1e^{-\frac{(41-L)^2}{2 \times 25,4^2}} + 15 \quad (E3)$$

σ : Sigma est la demi largeur de la gaussienne et peut être évalué par une courbe de type linéaire ($r^2=0,88$), (fig. 19.c):

$$\sigma_{(L)} = 0,0382L + 5,2962 \quad (E4)$$

Ces équations permettent de calculer le taux de croissance pondérale pour des ormeaux de tailles comprises entre 35 et 75 mm élevés à des températures comprises entre 12 et 24°C (fig. 23). Les croissances calculées sont très proches des croissances mesurées (Tab 6).

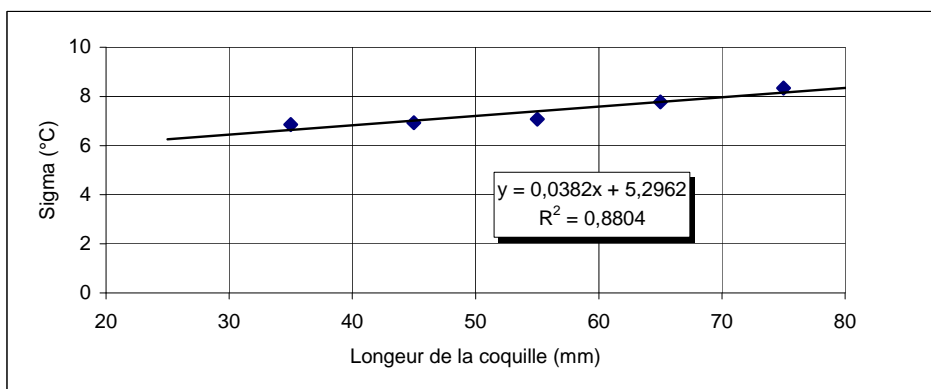
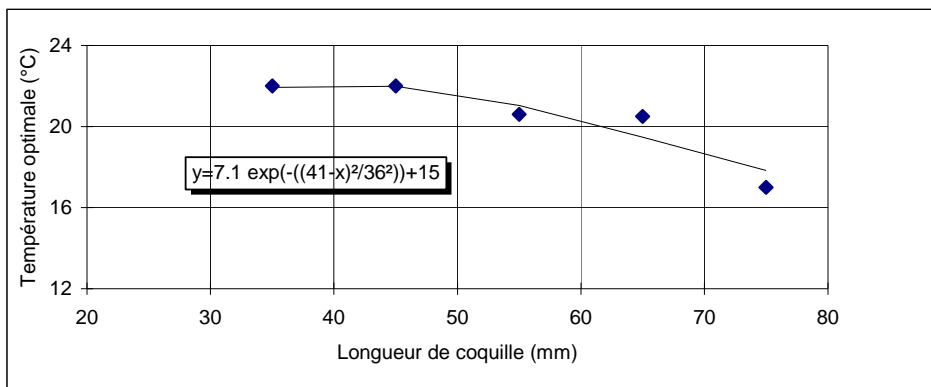
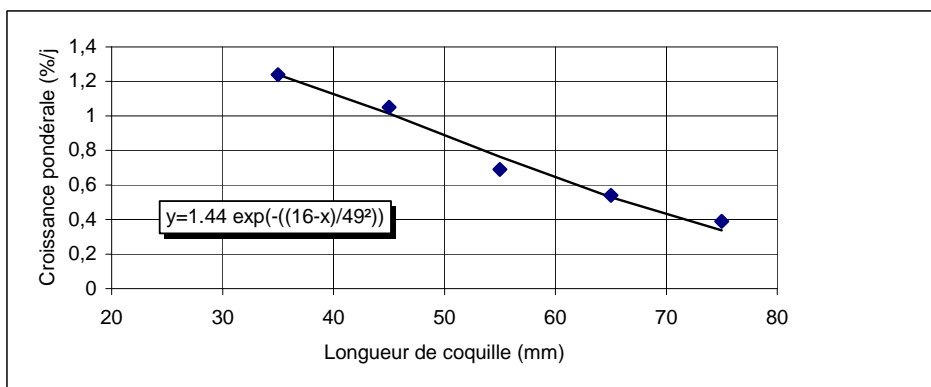


Figure 19 a,b,c

Détermination des paramètres pour la modélisation du taux de croissance des ormeaux en fonction de la température et de la taille.

Figure 19.a

Evolution du taux de croissance pondérale maximale (%/j) en fonction de la longueur de coquille de l'ormeau (mm) (régression exponentielle en trait plein).

Figure 19.b

Evolution de la température optimale (°C) pour la croissance des ormeaux en fonction de la longueur de coquille (régression exponentielle en trait plein).

Figure 19.c

Evolution de la demi-largeur de la gaussienne (sigma) en fonction de la longueur de coquille et détermination de son expression mathématique par une gaussienne (déterminée par la méthode des moindres carrés).

Tableau 6

Comparaison des croissances maximales mesurées et calculées (%Pf/j) en fonction de la classe de taille de l'ormeau.

classe de taille (mm)	croissance maximale mesurée (%Pf/j)	croissance maximale calculée (%Pf/j)
30 - 40	1,18	1,24
40 - 50	1,03	1,01
50 - 60	0,72	0,76
60 - 70	0,57	0,53
70 - 80	0,42	0,34

Pour convertir ces données pondérales en longueur de coquille nous utiliserons la formule suivante :

$$W = 8,9 \cdot 10^{-5} \times L^{3,13} \quad (r^2=0,98, n=202).$$

Soit:

$$L = 10^{(0,313 \log W + 1,3)} \quad (E5)$$

IV.3- Influence de la lumière sur la croissance de l'ormeau

IV.3.1- Matériels et méthodes

IV.3.1.1- Les animaux

Expérimentation	Taille (mm)	Poids (g)	Nombre d'individus par lot	Nombre de lots	Alimentation (sans limitation)	Statistique (Kruskal- Wallis)
Photopériode	59,3±0,3	31,24±0,68	20	8	<i>P. palmata</i>	P<0.05
Intensité lumineuse	63,1±0,2	40,2±0,3	20	8	<i>P. palmata</i>	P<0.05

Chaque lot est mis dans les conditions expérimentales une semaine avant le début des mesures afin de limiter les effets de stress dus à un changement brutal des conditions d'élevage.

IV.3.1.2- Structures d'élevage

L'expérience est réalisée en bacs de 250 l remplis de 180 l d'eau de mer. Des abris en forme de U (quatre segments d'une longueur 60 cm chacun) sont placés dans chaque bac afin de procurer un support aux ormeaux.

L'eau de mer utilisée provient d'un forage sous dune. La température d'élevage est $18,5^{\circ}\text{C} \pm 1$. Un renouvellement de 30 % de l'eau est effectué quotidiennement.

La source lumineuse utilisée est un tube fluorescent TLD 18W/33, "blanc industrie" pour un volume total du bac de $0,43 \text{ m}^3$.

Quatre durées d'éclairement sont testées: 24 h (lumière continue), 12 h (alternance 12 h de lumière et 12 h d'obscurité), 0 h (obscurité) et 6 h (15 minutes toutes les heures). L'intensité au centre du bac mesurée à l'aide d'un luxmètre (Chauvin Arnoux, CDA 815) est de $1000 \pm 10\%$ lux à la surface de l'eau. Les photopériodes sont réalisées grâce à des programmeurs.

Cinq intensités lumineuses sont testées: 0, 1, 10, 100 et 1000 lux avec une précision de 10% au centre du bac et en surface. Les différentes intensités sont obtenues en plaçant des grilles de différentes mailles entre la surface de l'eau et la source lumineuse.

IV.3.1.3- Facteurs de comparaison

Les facteurs de comparaison sont: la vitesse de croissance en poids et en longueur de coquille (en mm) ainsi que le nombre d'ormeaux visibles dans chaque bac (aspect comportemental). L'expérience est réalisée sur 4 périodes de 15 jours. Les animaux utilisés pour l'expérience sur l'influence de l'intensité lumineuse sont identifiés par étiquetage, ce qui permet de calculer des croissances individuelles. Pour l'expérience sur la photopériode, les animaux ne sont pas identifiés, les calculs portent sur le poids moyen et la longueur moyenne de coquille pour chaque lot.

La quantité d'aliments ingérée n'est pas prise en compte car les algues (*palmaria palmata*) comme tous les végétaux ont une croissance différente en fonction de la lumière (intensité et photopériode).

Nous n'avons pas constaté de mortalité anormale dans les bacs d'élevage lors des expériences.

IV.3.2- Résultats

IV.3.2.1- Photopériode

L'analyse de variance montre que la photopériode influence significativement le taux de croissance pondérale (GRP) (Tukey, $P < 0,05$) ainsi que la croissance linéaire (GL) de la coquille (Tukey, $P < 0,05$) et très significativement la proportion d'ormeaux visibles (V) dans les bacs d'élevage (Tukey, $P < 0,001$). Ces trois facteurs ont une forte corrélation positive ($\text{Cor (GL/GRP/V)} > 0,98$)(fig. 20).

Tableau 7

Taux de croissance pondérale en poids frais (C% en $\% \cdot j^{-1}$), croissance linéaire journalier ($\text{mm} \cdot j^{-1}$), et pourcentage d'ormeaux visibles dans les bacs d'élevage à différentes conditions de lumière (photopériode). Les moyennes et les intervalles de confiance (95%) des quatre répliquats sont indiqués dans le tableau.

Photopériode	Croissance (%Pf.j ⁻¹)	Accroissement ($\text{mm} \cdot j^{-1}$) 1)	Visible (%)
Obscurité	0,58±0,21a	0,060±0,012a	44,8±3,7a
Flash 15 min/h	0,30±0,21a	0,033±0,016a	26,8±2,4b
12/12	0,16±0,03b	0,017±0,007b	11,4±1,7c
Lumière	0,31±0,13a	0,036±0,007a	19,1±2,1b

Les meilleures taux de croissance pondérale sont obtenus à l'obscurité (0,58±0,21%·j⁻¹). Ce taux de croissance relatif diminue fortement dans les élevages subissant un éclaircissement.

Les croissances sont similaires lorsque les animaux sont placés en lumière continue ou lorsqu'ils sont éclairés 15 minutes par heure (soit 6 heures par jour). Les croissances les plus faibles sont observées lorsque les animaux sont éclairés avec une photopériode 12:12.

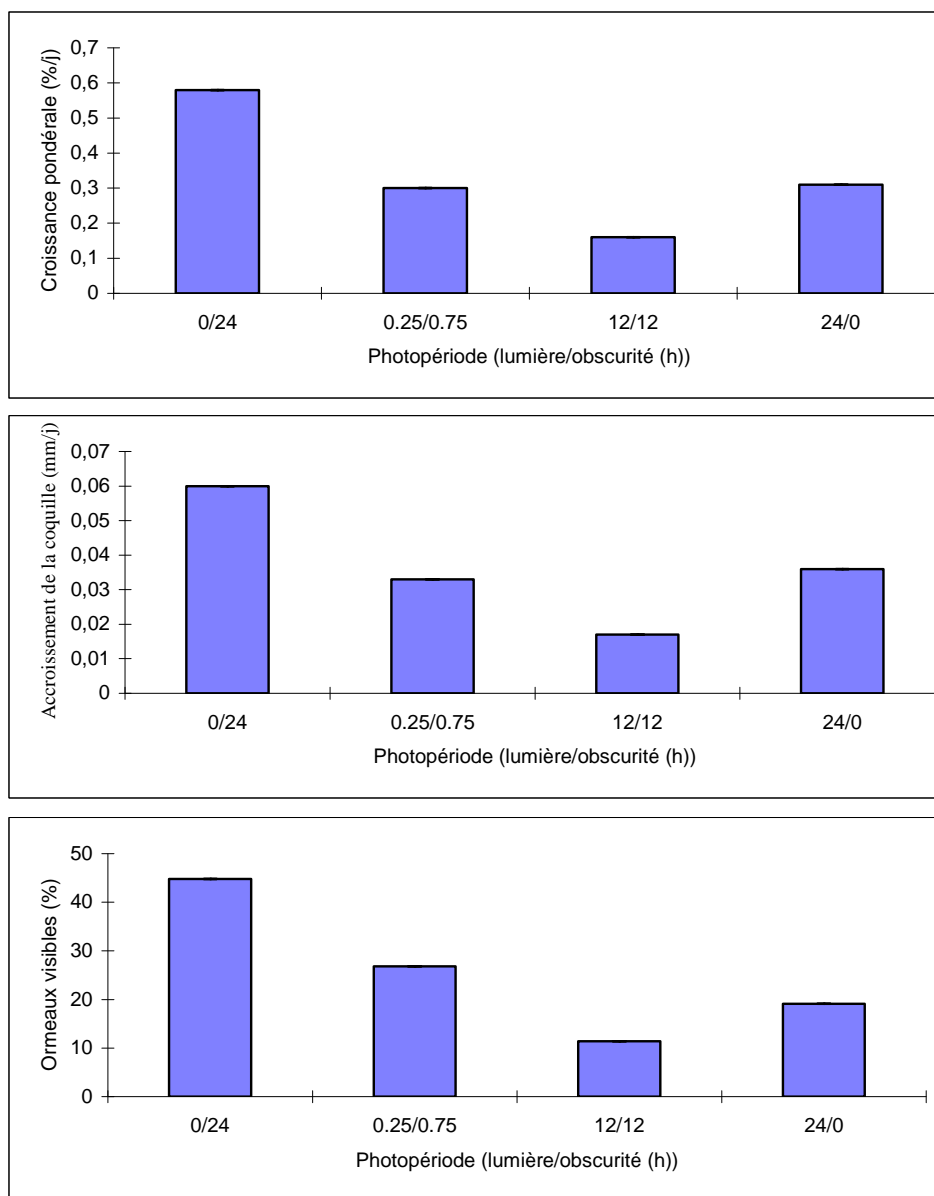


Figure 20.

Evolution du taux de croissance pondérale (a), de la croissance linéaire (b) et pourcentage d'ormeaux visibles (c) en fonction de la photopériode (valeurs moyennes et intervalles de confiance, 95%)

Les croissances linéaires évoluent dans le même sens et dans les mêmes proportions. Nous observons une diminution de 50% de la croissance pour une lumière permanente et pour une photopériode de 15 minutes de lumière par heure et près de 75% de diminution de croissance pour une photopériode de 12:12 par rapport à l'obscurité permanente.

Ces résultats sont complétés par l'analyse comportementale des animaux vis à vis de la lumière. Les ormeaux visibles se trouvent le plus souvent dans les angles et sur les arêtes des bacs, généralement dans la partie la plus éloignée de la source lumineuse. Ils peuvent se trouver également sur les supports mais sont le plus souvent sur la face inférieure. On peut dénombrer en moyenne $44,8 \pm 3,7\%$ d'ormeaux visibles lorsqu'ils sont placés à l'obscurité et seulement $11,4 \pm 1,7\%$ lorsqu'ils sont en alternance lumière / obscurité (12/12).

Expression mathématique des résultats

Il semble difficile de trouver une formulation simple des résultats car les ormeaux semblent répondre à deux stimuli: la durée de l'éclairement et le changement brutal de luminosité. Cette hypothèse permettrait d'expliquer que nous observons une meilleure croissance pour 24 heures d'éclairement que pour 12 heures d'éclairement. Or, nous n'avons pas assez d'informations pour déterminer les équations mathématiques. Nous limiterons donc à un pourcentage de diminution de croissance par rapport à la croissance à l'obscurité:

$$\text{GRP}_{(T,L,i)} = \beta_{(i,d)} \times \text{GRP}_{(T,L,0)} \quad (\text{E6})$$

Avec

$\text{GRP}_{(T,L,i)}$ la croissance pondérale pour une température T, une longueur de coquille L et une intensité lumineuse i

$\beta_{(i,d)}$ est le facteur de décroissance fonction de l'intensité lumineuse (i) et du nombre d'heures d'éclairement (d).

$$\beta_{(1000,6)} = 0,5$$

$$\beta_{(1000,12)} = 0,25$$

$$\beta_{(1000,24)} = \text{GRP}_{(T,L,1000)} / \text{GRP}_{(T,L,0)} \quad (\text{voir E7})$$

IV.3.2.2- Intensité lumineuse

L'analyse de variance montre que l'intensité lumineuse influence très significativement le taux de croissance pondérale (GRP) (Dunn, $P < 0,001$) ainsi que la croissance linéaire (GL) de la coquille (Dunn; $P < 0,001$) et la proportion d'ormeaux visibles (V) dans les bacs d'élevage (Dunn, $P < 0,001$). Nous remarquons que les trois facteurs ont une corrélation strictement positive mais cette corrélation est assez faible entre la croissance et la proportion des ormeaux visibles ($\text{Cor (GL/V)} = 0,23$, $\text{Cor (GRP/V)} = 0,51$)(fig. 21, tab 8).

Tableau 8

Taux de croissance pondérale en poids frais (C% en %Pf/j), croissance linéaire journalier (mm/j), et pourcentage d'ormeaux visibles dans les bacs d'élevage à différentes conditions de lumière (intensité). Les moyennes et les intervalles de confiance (95%) de l'ensemble des individus sont indiqués dans le tableau.

Intensité (lux)	Croissance (%Pf/j)	Accroissement (mm/j)	Visible (%)
0	0,37±0,05a	0,022±0,008a	35,8±4,0a
1	0,49±0,08a	0,040±0,011a	15,9±2,6b
10	0,38±0,07a	0,022±0,008a	11,1±3,7b
100	0,21±0,06b	0,014±0,007b	5,2±1,3c
1000	0,23±0,06b	0,019±0,005b	3,6±1,5c

Les taux de croissance pondérale sont maxima pour une intensité de 1 lux (0,49±0,08%Pf/j) et identiques pour 0 et 10 lux (0,37±0,05 et 0,38±0,07%Pf/j). Ces valeurs sont statistiquement différentes des valeurs obtenues à 100 et 1000 lux (0,21±0,06 et 0,23±0,06%Pf/j). On observe les mêmes résultats avec les accroissements linéaires.

L'analyse comportementale des animaux montre que plus l'intensité lumineuse est élevée, plus les animaux se cachent; ainsi, ce paramètre n'est pas en relation directe avec la croissance des animaux, particulièrement à 0 et 1 lux, où l'on a 35,8±4,0% et 15,9±2,6% d'animaux visibles alors que les croissances sont de 0,37±0,05 %Pf/j et 0,49±0,08%Pf/j respectivement.

Expression mathématique des résultats

Nous pouvons exprimer les résultats obtenus grâce à une équation mathématique. Nous pouvons utiliser une courbe de Gauss qui semble bien adaptée à l'influence de l'intensité lumineuse. Dans un premier temps, nous allons chercher l'équation mathématique dans les conditions de l'expérience, c'est à dire pour des animaux de 60 mm environ. Nous extrapolerons ensuite, le résultat à l'ensemble des tailles.

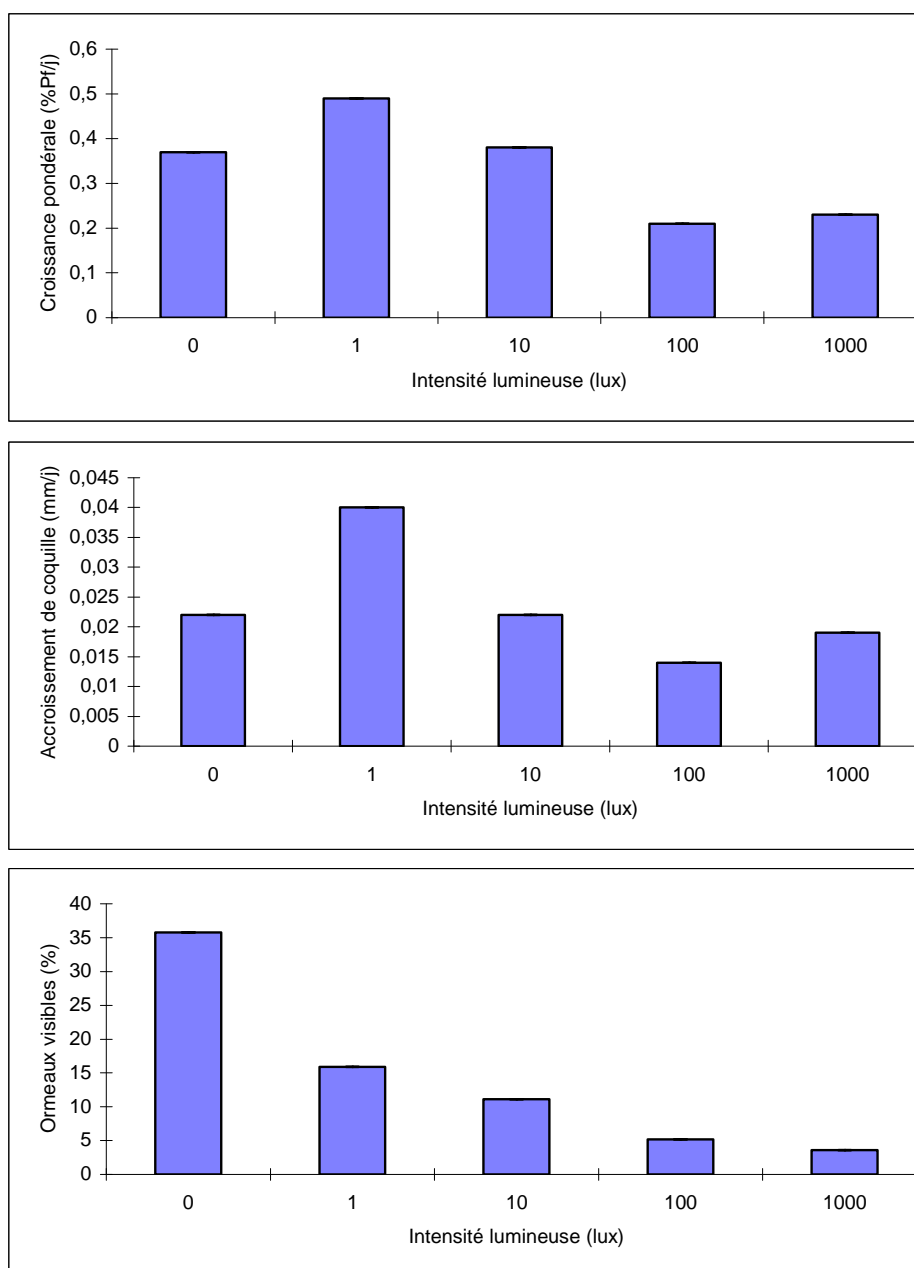


Figure 21.

Evolution du taux de croissance pondérale (a), de la croissance linéaire (b) et pourcentage d'ormeaux visibles (c) en fonction de l'intensité lumineuse. (valeurs moyennes et intervalles de confiance, 95%).

L'équation d'une courbe de Gauss est la suivante:

$$GRP = GRP_{\max} \cdot e^{-\frac{(I_{opt}-I)^2}{2\sigma^2}} + d$$

où GRP est la croissance

I est le logarithme de l'intensité lumineuse (i)

GRP_{\max} la croissance optimale pour l'intensité lumineuse optimale I_{opt}

σ la largeur de la gaussienne

d le centrage en ordonnée (croissance minimale)

Nous pouvons déterminer les paramètres par la méthode des moindres carrés en considérant une échelle logarithmique. Pour des raisons mathématiques (log 0 n'existe pas) nous considérerons que l'intensité à l'obscurité est 0,1 lux.

d = 0,2 (croissance minimum observée (100 et 1000 lux))

$GRP_{\max} = 0,50 - d = 0,3$

$I_{opt} = \log(i_{opt}) = \log(1) = 0$

$\sigma = 0,93$ (demi largeur de la gaussienne en son milieu)

Ainsi, pour des ormeaux d'une longueur de coquille de 60 mm et à 18°C, la croissance de l'ormeau peut s'exprimer sous la forme:

$$GRP_{(18,60,i)} = 0,30 * \exp(-(\log(i))^2 / 1,74) + 0,2$$

Cette formule permet d'obtenir une bonne approximation de la croissance en fonction de l'intensité lumineuse (fig. 22) pour les conditions de l'expérience.

On ne connaît pas C_{\max} (croissance à 1 lux) mais C_0 (croissance à l'obscurité) a été déterminée dans l'expérience sur la température. Si l'on veut extrapoler à toutes les tailles et à toutes les températures, il faut donc calculer C_{\max} à partir de la croissance à l'obscurité (C_0).

Nous devons déterminer les croissances minimales à 1000 lux (d) qui sont fonctions de la température et de la longueur de coquille, nous ferons hypothèse que cette valeur est directement proportionnelle à la croissance maximale ($C_{\max(T,L)}$):

$$d = \alpha \times GRP_{\max(T,L)}$$

d'où

$$\alpha = d/GRP_{\max(T,L)}$$

pour $L=60\text{mm}$ et $T = 18^\circ\text{C}$:

$$\alpha = 0,2/0,5 = 0,4$$

$$GRP_{\max(T,L)} = GRP_{(T,L,0)} / (\exp(-(I_0)^2/\sigma^2)) - d$$

$$GRP_{\max(T,L)} = GRP_{(T,L,0)} / (\exp(-1/1,74)) - d$$

$$GRP_{\max(T,L)} = 1,77 \times C_{(T,L,0)} - d$$

Soit

$$GRP_{\max(T,L)} = 1,77 \times C_{(T,L,0)} - 0,4 \times C_{\max(T,L)}$$

$$GRP_{\max(T,L)} = 1,27 \times C_{(T,L,0)}$$

On peut dès lors proposer une expression mathématique:

$$GRP_{(T,L,i)} = 1,27 \times GRP_{(T,L,0)} \times \exp(-(\log(i))^2/1,74) + 0,4 \times 1,27 \times GRP_{(T,L,0)}$$

Soit:

$$GRP_{(T,L,i)} = GRP_{(T,L,0)} \cdot (1,27 e^{-\frac{(\log i)^2}{1,74}} + 0,51) \quad (E7)$$

où $GRP_{(T,L,0)}$, fonction de la température et de la taille, est déterminée par l'équation (E1).

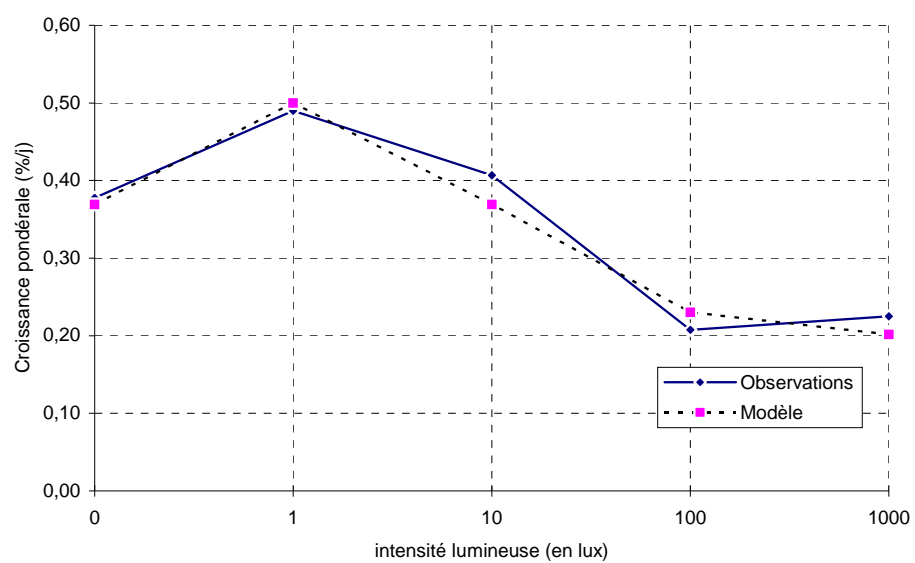


Figure 22.

Evolution du taux de croissance pondérale observée et calculée pour des ormeaux en fonction de l'intensité lumineuse.

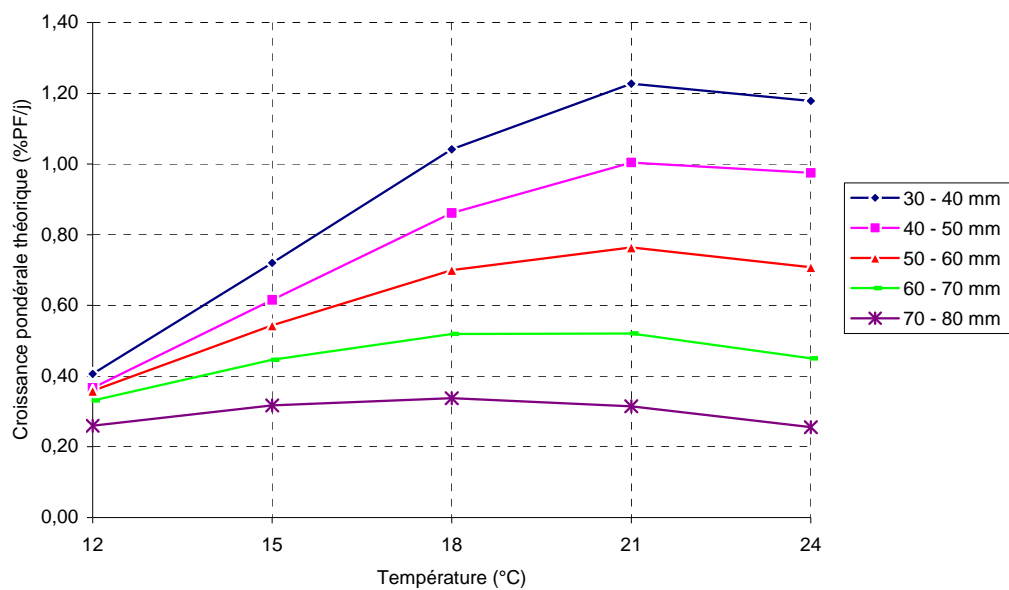


Figure 23.

Taux de croissance relative théorique à différentes conditions de température pour des ormeaux de différentes classes de tailles.

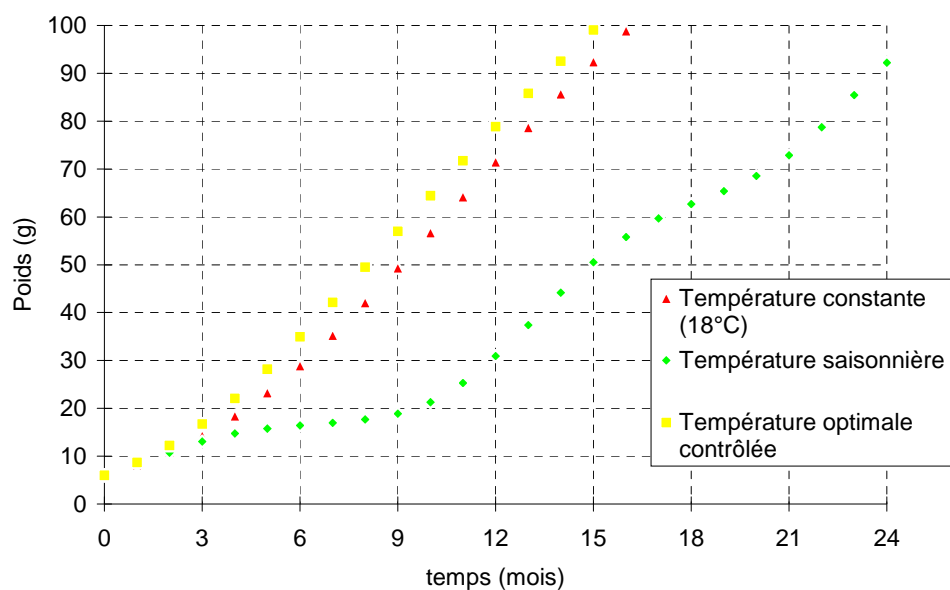


Figure 24.

Croissance théorique de l'ormeau sous trois conditions de températures différentes

IV.4- Discussion

IV.4.1- Influence de la température d'élevage

Cette étude a pour objectif principal de permettre d'extrapoler les performances de croissance à partir des températures appliquées. Par exemple, il peut s'avérer utile de déterminer le temps nécessaire pour obtenir un ormeau de 75 mm (soit 66 g) dans diverses conditions de température. Trois cas sont envisagés:

- 1- Croissance à température variant en fonction des saisons (sinusoïde de 10°C l'hiver à 18°C l'été)
- 2- Croissance à température contrôlée et maintenue constamment optimale en fonction de la taille des individus.
- 3- Croissance à température constante (18°C)

La figure 23 représente le taux de croissance pondérale calculé pour différentes conditions de température et pour des ormeaux de taille comprise entre 30 et 80 mm. Les courbes de croissance théoriques que l'on obtiendrait avec les 3 protocoles sont représentées dans la figure 24, à partir d'une taille initiale de 35 mm (6 g).

Si l'on considère des variations saisonnières de la température (élevage en circuit ouvert), les paliers dans le modèle de croissance correspondent aux périodes hivernales (températures basses) comme cela a été décrit par de nombreux auteurs pour les ormeaux de la nature (Chen, 1984; Clavier et Richard, 1985; Keesing et Wells, 1989). Par contre cette extrapolation ne tient pas compte des phases de maturation qui provoquent selon certains auteurs un ralentissement de la croissance dans les conditions naturelles. Selon la modélisation, l'élevage à température optimale toute l'année ne permet pas de gagner beaucoup de temps par rapport à un élevage à température constante (18°C), or le maintien à cette température optimale est assez difficile à mettre en oeuvre dans un élevage car cela suppose que tous les ormeaux grandissent à la même vitesse, ou que l'on dispose de structures d'élevage pour chaque classe de taille.

Extrapolation du modèle aux ormeaux des populations naturelles

Si l'on applique ce modèle (extrapolé aux basses températures) à une gamme de températures variant entre 7 et 18°C comme dans la nature, nous constatons qu'il faudrait environ 21 mois pour qu'un ormeau passe de 35 mm (6 grammes) à 75 mm (65 grammes),

sans tenir compte du ralentissement dû à la maturation. Clavier et Richard (1985) montrent que dans la nature (Saint Malo), un ormeau passe de 35 à 75 mm en 26 mois environ ce qui concorde bien avec notre modèle. Ils constatent également, à la suite d'études sur des ormeaux marqués, que les différences de croissance entre l'été et l'hiver diminuent lorsque l'ormeau grandit. Le modèle de Gompertz utilisé par Clavier & Richard (1985) est basé sur une croissance moyenne constante toute l'année (fig. 24), ce qui ne correspond pas à la réalité (Ino, 1951; Newman, 1968; Barkai et Griffiths, 1986).

L'extrapolation de notre modèle pour des ormeaux de grande taille montre une surestimation de la croissance par rapport au modèle Gompertz (figure 25). Par ailleurs, le modèle Gompertz d'après Clavier & Richard (1985) propose une limite de 170 grammes (105 mm) après 9 ans de croissance et à partir d'un ormeau de 6 grammes ce qui est en contradiction avec les observations dans le milieu naturel puisque l'on trouve couramment des ormeaux de 300 grammes et plus exceptionnellement des ormeaux de près de 450 g (160-170 mm) dans certains endroits peu accessibles (Pointe de la Hague, Iles Minquiers). Notre modèle permet une meilleure simulation dans les grandes tailles.

Comparaisons avec d'autres modèles

Trois modèles de croissance des populations naturelles peuvent être comparés (tab. 9)

- modèle linéaire (accroissement par an)
- modèle de von Bertalanffy: $L_{t+1} = a + b L_t$ on en déduit les coefficient $K = -\ln b$ et $L_{\infty} = a/(1-b)$.
- modèle de Gompertz: $\ln L_{t+1} = a + b \ln L_t$ on en déduit les coefficient $K = -\ln b$ et $L_{\infty} = a/(1-b)$

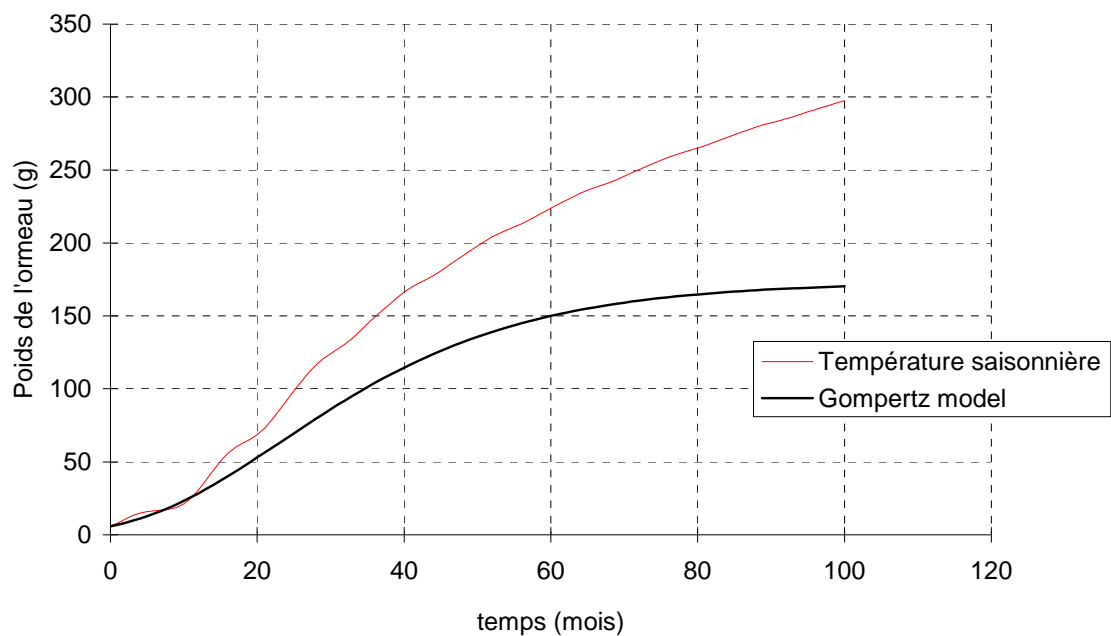


Figure 25.

Evolution du poids moyen des ormeaux en fonction du temps. Comparaison du modèle température (variation saisonnière de température) et du modèle Gompertz (croissance constante toute l'année).

Tableau 9: Tableau synthétique des modèles utilisés pour estimer la croissance d'*Haliotis tuberculata* selon différents auteurs (d'après Day et Fleming, 1992).

T: ormeau marqué, ISA utilisation des incréments de croissance sur les stries d'accroissement, ASA utilisation du nombre de stries pour la relation longueur-age.

Auteurs	Méthode	Modèle	Paramètres	zone
Forster, 1967	T, ISA	linéaire (<55 mm)	15-16 mm.an ⁻¹	
	T	von Bertalanffy	K=0,39; L ∞ =99	subtidale
	ISA		K=0,27; L ∞ =108	
	ISA		K=0,29; L ∞ =119	intertidale
Hayashi, 1980	T	linéaire (<55 mm)	20 mm.an ⁻¹	intertidale
	T	von Bertalanffy	K=0,45; L ∞ =115	
Cochard, 1982	ISA	von Bertalanffy	K=0,25; L ∞ =105	
Clavier et Richard, 1985	T,F, ASA	von Bertalanffy	K=0,37; L ∞ =108	
	T, F, ASA	Gompertz	K=0,53; L ∞ =105	
Clavier et Richard, 1985	F	linéaire	35 mm en deux ans	

Le modèle de Gompertz s'ajuste généralement bien aux données mesurées, par contre le modèle de von Bertalanffy ne permet pas de décrire correctement la croissance pour des animaux de petite taille (Clavier et Richard, 1985). Toutefois, les auteurs utilisent une L ∞ inférieure à 120 et souvent inférieure à 110, ainsi, ils excluent les ormeaux dont la taille est supérieure à ces valeurs. Le modèle linéaire n'est utilisé que pour des animaux de moins de 55 mm (Forster, 1967; Hayashi, 1980).

Plusieurs études de la croissance de l'ormeau en milieu naturel ont été développées (voir l'article de synthèse Mgaya et Mercer, 1994) où plusieurs modèles sont proposés sous différentes approches. Les modèles de Gompertz et von Bertalanffy sont considérés meilleurs que le modèle logistique développé par Greenier et Takekawa (1992). Le modèle de Von Bertalanffy s'adapte mieux à la croissance des juvéniles (moins de 20 mm). Pour les animaux de plus de 30 mm de longueur de coquille, celui de Gompertz est préférable car il tient compte du point d'inflexion de la courbe de croissance. Le modèle proposé dans cette étude est basé sur l'influence de la température en utilisant des relations simples. Ce modèle permet de connaître le taux de croissance pour des températures de 12 à 24°C et pour des animaux de 35 à 75 mm de longueur de coquille, mais on peut l'extrapoler aux températures plus basses et à des animaux de taille supérieure. L'influence de la température sur la croissance est clairement confirmée et quantifiée par l'expérimentation. La température optimale varie en fonction de la taille de l'animal mais une température constante de 18-20°C semble être

satisfaisante pour une croissance somatique proche du maximum. Il est également possible d'envisager un élevage à température contrôlée en fonction de la taille des individus, mais le faible gain de croissance observé par rapport à l'élevage en température constante, ne semble pas compenser les problèmes techniques de tri régulier et le nombre de structures d'élevage à prévoir.

L'optimum de température défini ci dessus est nettement plus élevé que la température moyenne de la mer. Hetch (1994) dans une étude sur le préférendum de température d'*Haliotis midae* considère que les ormeaux ne doivent pas être élevés à la température de leur aire de répartition maximale mais plutôt à des températures plus chaudes. Le système d'élevage en circuit fermé à température contrôlée permet de réduire par deux la durée du cycle d'élevage pour obtenir des ormeaux de 80 mm par rapport au milieu naturel. Ainsi, l'objectif d'obtenir des ormeaux de 80 mm en deux ans et demi paraît réalisable en intervenant uniquement sur les conditions thermiques. Pour que ce modèle simule mieux la croissance, il faut tenir compte des diminutions de cette croissance pendant la période de maturation et de la perte de poids que l'émission des gamètes provoque (chapitre 6). Ce facteur sera pris en compte dans le modèle final (chapitre 7).

IV.4.2- Influence de la lumière

Très peu d'études sont réalisées sur l'influence de la lumière (photopériode et intensité lumineuse) sur les invertébrés marins. Or, dans cette étude, l'influence de la lumière sur la croissance des ormeaux apparaît nettement. Il peut s'agir d'une action indirecte de la lumière: les animaux se cachant sous les abris, ont un accès moins fréquent à l'alimentation, ce qui provoque une diminution de la croissance.

L'équation mathématique développée sur la base de la température peut être complétée par l'effet de l'intensité lumineuse sur la croissance. En effet, l'action de l'intensité lumineuse sur la croissance pondérale peut être résumée sous la forme d'une équation mathématique. L'expression de la croissance pondérale est alors fonction de la température, de la taille de l'ormeau et de l'intensité lumineuse.

Les taux de croissance élevés obtenus pour une intensité d'1 lux sont à mettre en relation avec les observations des animaux dans la nature, dont les déplacements et la recherche de nourriture sont maxima au crépuscule et à l'aurore (Clavier & Richard, 1985); l'éclairement de faible intensité pourrait être un stimulus de la prise d'alimentation. Pour une intensité de 10 lux en lumière continue, les croissances mesurées sont identiques à celles

obtenues à l'obscurité. Nous pouvons donc faire l'hypothèse raisonnable que pour des intensités lumineuses de 0 à 10 lux, l'influence de la photopériode est très faible.

Ces résultats peuvent être comparés aux expérimentations réalisées par Greenier et Takekawa (1992) sur *Haliotis rufescens* qui utilisent trois types d'éclairement différents dans une expérimentation sur la croissance: la lumière naturelle (avec photopériode naturelle), la lumière artificielle (avec photopériode naturelle) et l'obscurité permanente. Il met en évidence une meilleure croissance linéaire lorsque les animaux sont à l'obscurité. Par contre, la lumière naturelle a un effet négatif plus marqué que la lumière artificielle. Mais les auteurs ne précisent pas l'intensité lumineuse avec laquelle les animaux ont été éclairés, ni le type de lampe utilisé.

La photosensibilité des ormeaux apparaît très tôt dès le développement larvaire. En effet, l'ormeau au stade trochophore semble très nettement avoir un phototropisme positif (Yano et Ogawa, 1977; Rho, 1991), alors qu'il devient négatif pour le stade véligère (Yano et Ogawa, 1977).

IV.4- Conclusion

ê Les ormeaux, *Haliotis tuberculata* ont une croissance qui varie en fonction de la température et de la taille des individus. Ainsi, les petits animaux auront un taux de croissance pondérale plus rapide que les gros. La température optimale pour une croissance maximale varie en fonction de la taille des animaux. Les petits animaux ont un preferendum autour de 21°C alors que les animaux de taille supérieure ont une croissance maximale entre 15 et 18°C. La température d'élevage devra donc être définie en fonction de ces paramètres mais également en fonction du coût de la régulation thermique (chauffage l'hiver et réfrigération l'été).

ê Les ormeaux sont des animaux lucifuges se cachant dans des failles et sous les pierres limitant ainsi ses déplacements. Ainsi, les ormeaux présentent des différences de croissance en fonction de l'intensité lumineuse et de la photopériode par rapport à l'obscurité.

ê Les équations mathématiques développées permettent de connaître la croissance en fonction de la température d'élevage, la taille des individus, l'intensité lumineuse et dans une certaine mesure la photopériode.

Chapitre V

Influence des paramètres chimiques sur la croissance de l'ormeau

V.1- Introduction

Les facteurs chimiques pouvant intervenir sur la croissance des animaux en élevage intensif peuvent être classés en deux catégories: abiotiques et biotiques. On peut distinguer les caractères intrinsèques de l'eau d'élevage sur lesquels les animaux n'interviennent pas ou peu, c'est le cas de la salinité ou des métaux lourds, et les caractères résultant d'une activité biologique intense: gaz dissous (oxygène et dioxyde de carbone), sels azotés (ammoniaques, nitrites et nitrates). D'une manière générale, la plupart de ces facteurs chimiques peuvent devenir des facteurs limitants en aquaculture intensive. Généralement, l'accumulation d'azote inorganique, l'appauvrissement en oxygène, la dégradation de la matière organique et le développement de bactéries sont les principaux problèmes que l'on rencontre en élevage (Phelepp *et al.*, 1984; Millamena *et al.*, 1991; Pruder *et al.*, 1992; Boyd et Fast, 1992; Gasset, 1993). Lorsqu'il s'agit d'animaux à test ou à coquille calcaire (oursins et ormeaux), un déséquilibre du système carbonique se traduit par la disparition des carbonates et accumulation du dioxyde de carbone (Smith et Key, 1975; Jangoux *et al.*, comm. pers., 1996).

V.1.1- La salinité

Les effets des variations de salinité sur les invertébrés ont fait l'objet de nombreux travaux (revue dans Emmerson, 1969). Il apparaît que la majorité des invertébrés marins ont un liquide extracellulaire dont l'osmolarité et la composition ionique sont proches de celles de l'eau de mer (Potts et Parry, 1964); ce sont des animaux essentiellement osmoconformes. Mais il existe des moyens de compenser les baisses de la salinité qui varient selon les groupes zoologiques (mollusques: Burton (1983), Gilles (1982); crustacés: Pequeux (1995), Gilles (1982)).

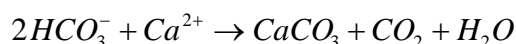
Les mollusques sont généralement des animaux osmoconformes pouvant habiter en permanence dans des eaux polyhalines (Drouin et Himmelman., 1985). Les mécanismes leur permettant de résister aux basses ou hautes salinités sont nombreux et dépendent de la vitesse et de la durée des changements de salinité (Schoffeniels et Gilles, 1972; Burton, 1983). Chez les *Haliotidae*, les adaptations comportementales sont limitées aux cantonnements dans les failles ou sous les blocs où les variations de la salinité sont plus faibles. Les mécanismes cellulaires ont donc une grande importance. La régulation du volume cellulaire, du volume de l'hémolymph et la possibilité d'excrétion sont les trois principaux modes de régulation (Burton, 1983).

Les seuils de tolérance sont relativement bien connus (Roller et Stickle, 1994, Peck, 1983). Mais de nombreux auteurs montrent que des composantes environnementales, physiologiques ou génétiques influencent en grande partie la résistance aux variations de salinité par rapport à la normale (Greenwood et Bennett, 1981; Pagett, 1981; Himmelman *et al.*, 1983, 1984).

Si les limites létales de tolérance à la salinité sont connues, l'influence directe de ce facteur sur la croissance des animaux n'a pas été testée, or ce paramètre est très important en élevage car il détermine des plages de croissance optimale. C'est le cas pour l'orveau (Gastéropode, *Haliotidae*), *Haliotis tuberculata*. En effet, en élevage en circuit fermé à terre on peut être confronté à des variations de salinité dans les structures d'élevage, soit par évaporation, soit par l'approvisionnement en eau pouvant provenir d'un forage sensible aux pluviosités (cas des forages sous dune).

V.1.2- le système carbonique

La coquille des ormeaux est constituée de carbonate de calcium sous forme d'aragonite et de calcite (Erasmus *et al.*, 1994; Dauphin et Denis, 1995). La croissance coquillière nécessite donc une consommation importante en carbonate et en calcium et magnésium qui s'accompagne d'une production de CO₂.



L'alcalinité totale (AT) de l'eau de mer est le bilan des charges électriques négatives portées par les ions majeurs de l'eau de mer. Nous utiliserons préférentiellement l'alcalinité due aux carbonates (AC) qui est la somme des charges négatives des carbonates (Copin-Montegut, 1989). La consommation de carbonates implique donc une diminution directe de l'alcalinité, par contre les variations de pH dûes notamment à la concentration en CO₂ n'impliquent pas de variations d'alcalinité. La respiration n'a donc pas d'effet sur l'alcalinité (Smith et Key, 1975).

Les structures d'élevage étant maintenues à l'obscurité, aucune photosynthèse ne peut être réalisée, la respiration des animaux et des algues fourrages augmentent les concentrations en CO₂ dans l'eau d'élevage. Or si l'on peut maintenir une concentration d'oxygène proche de 100% de la saturation dans les structures d'élevage, la concentration en CO₂ reste élevée. En effet les échanges de CO₂ par diffusion sont cent fois plus faibles que les échanges d'oxygène (Kanwisher, 1963; Smith et Kinsey, 1978). Ainsi, il en résulte un appauvrissement en carbonates dû à la squelettogénèse, entraînant un déséquilibre important et une diminution du pH. Cette acidification est accentuée par l'augmentation de la concentration en CO₂ due à la respiration. L'acidification de l'eau de mer peut aller jusqu'à entraîner une dissolution des coquilles calcaires.

De très nombreux auteurs se sont intéressés aux problèmes liés à l'oxygénation (revue dans Davis, 1975; EIFAC, 1973; Hussenot, comm. pers., 1987), par contre, très peu se sont intéressés aux conséquences d'une augmentation de la concentration en CO₂ qui est souvent en très faible quantité dans l'eau de mer sauf dans quelques cas particuliers (Hussenot, 1985). Les seuils de toxicité pour le CO₂ en eau de mer sont inconnus. En eau douce, le "tampon carbonate" étant quasiment absent, la quantité de CO₂ est plus importante et peut provoquer des diminutions de croissance et des mortalités (Hussenot, 1987; Smart *et al.*, 1979, Spotte, 1979).

Nous testerons donc l'influence d'une diminution importante de carbonates ainsi que d'une augmentation du dioxyde de carbone sur la croissance de l'ormeau *Haliotis tuberculata* en élevage.

V.1.3- Les sels azotés

En système d'élevage intensif en circuit fermé ou semi fermé, il peut se produire des accumulations des sels azotés sous forme inorganique: ammoniacque, nitrites et nitrates, même avec des changements d'eau fréquents (Chen *et al.*, 1989). L'ammoniacque provient d'une part de l'ammonification des déchets organiques (fèces, restes alimentaires, animaux morts) par des bactéries hétérotrophes qui utilisent ces déchets comme source de nutriments (Rheinheimer, 1991), et d'autre part, de l'excrétion animale issue de la désamination et transamination par la digestion et l'assimilation de la nourriture par les animaux. L'ormeau rejette directement de l'ammoniacque (Barkai et Griffiths, 1987, 1988, Peck *et al.*, 1987). En milieu aqueux l'ammoniacque est sous une forme non ionisée (NH_3) en équilibre avec une forme ionisée (NH_4^+) et les ions hydroxydes. L'équilibre entre ces deux formes est fonction du pH, de la température, et de la salinité (Colt et Tchobanoglous., 1976, Bower et Bidwell, 1978). La forme non ionisée est la plus toxique du fait de sa haute solubilité à travers les membranes cellulaires (Armstrong *et al.*, 1978, Thurston *et al.*, 1981).

Les bactéries autotrophes aérobies (Nitrosomonas et Nitrobacter) utilisent l'ammoniacque dans leur métabolisme comme source d'énergie. L'ammoniacque est oxydé en nitrites puis nitrates (Sharma et Ahlert, 1977). Les nitrites sont toxiques dans les systèmes d'élevage notamment pour les poissons puisqu'ils transforment l'hémoglobine en méthémoglobine réduisant ainsi le transport d'oxygène dans le sang. Des observations de même nature sont réalisées pour les mollusques et les crustacés (Colt et Armstrong., 1981). Les nitrates sont considérés comme faiblement toxiques (Epifano et Srma, 1975, Graff, 1964, Muir *et al.*, 1991); la toxicité serait due chez les poissons à une augmentation de ferrihémoglobine dans le sang qui entraînerait des dérèglements dans les centres hématoprotéiques (Grabda *et al.*, 1974), ainsi qu'à des problèmes d'osmorégulation (Colt et Tchobanoglous, 1976).

Dans les structures actuelles d'élevage d'ormeaux, les concentrations en sels azotés peuvent atteindre 1 mgN/l d'ammoniacque ($\text{NH}_3+\text{NH}_4^+$) et de nitrite (NO_2) et 50 mgN/l de nitrate (NO_3) avec un renouvellement de l'eau de 20% par jour (Basuyaux, non publiées). Or si les seuils de LC50 sont bien connus pour certains invertébrés tels que la crevette (Chen et Lei, 1990; Chen *et al.*, 1990; Chen et Chen, 1992; Chen et Lin, 1992a,1992b; Muir *et al.*, 1991, Wajsbrot *et al.*, 1989), les seuils de toxicité sur les ormeaux sont inconnus. Nous

étudierons les limites à partir desquelles les sels azotés ont une influence sur la croissance et la consommation d'aliment des animaux.

V.1.4- Le zinc

L'un des problèmes techniques rencontré avec le système d'élevage en toboggan (Birais et Le Gall, 1986) est une détérioration rapide des bacs d'élevage par une résistance insuffisante aux fortes charges (eau + animaux). Ces structures étaient réalisées en PVC, mais les calculs de résistance de matériaux montrent qu'il est nécessaire que le bâti de ces structures soit métallique. Afin de les préserver de la corrosion, ces bâtis sont galvanisés. Une condensation peut se produire entraînant un égouttement dans les bacs d'élevage d'une eau très chargée en zinc. Nos mesures indiquent une concentration de 217 mgZn.l^{-1} dans l'eau ruisselante. Les faibles renouvellements de l'eau des structures d'élevage ($20\%.\text{j}^{-1}$) entraînent une accumulation de zinc pouvant atteindre 0.1 à 0.2 mgZn.l^{-1} dans l'eau d'élevage. Or plusieurs études sur les animaux aquatiques montrent que de telles concentrations peuvent être toxiques à court terme (revue dans Skidmore, 1964) avec des effets létaux de 0.01 mgZn.l^{-1} à 330 mgZn.l^{-1} pour les espèces considérées dans cette étude. Pour *Haliotis tuberculata*, peu d'études ont été réalisées sur la toxicité des métaux lourds pour les adultes. Par contre, certaines études sur les métaux lourds ont porté sur larves d'ormeaux (Hunt et Anderson, 1989).

Notre étude a pour but de préciser l'influence de la concentration en zinc à moyen terme sur la mortalité, la croissance et l'alimentation d'*H. tuberculata* en élevage et ainsi de savoir si un traitement (peinture, plastification) doit être réalisé sur les bâtis métalliques galvanisés.

V.1.5- L'oxygène

L'élevage en circuit fermé utilisant la technique des toboggans présente l'avantage d'avoir une eau en circulation permanente avec des chutes d'eau en fin de chaque plateau, ce qui permet une bonne oxygénation par rapport aux techniques en eau stagnante. Toutefois, pour des biomasses importantes, le taux d'oxygène dans l'eau des structures peut devenir limitant.

La consommation d'oxygène de l'ormeau est peu documentée. Seuls, Gaty et Wilson (1986), mesurent la consommation d'oxygène chez *H. tuberculata*, pour trois températures (8 , 16 , et 24°C) à jeun, et à 16°C alimenté par l'algue verte, *Ulva lactuca*. L'alimentation en

élevage est actuellement constituée par une algue rouge *Palmaria palmata* (Koike *et al.* 1979; Mercer *et al.*, 1993) et une algue brune, *Laminaria digitata*.

L'étude de la consommation en oxygène est effectuée pour cinq températures (de 12 à 24°C) et en fonction trois régimes alimentaires pour des animaux de différentes tailles.

V.2- Influence des facteurs chimiques sur la croissance de l'ormeau

V.2.1- Influence de la salinité sur la croissance et l'alimentation

V.2.1.1- Matériel et méthodes

Les animaux

Taille (mm) M+95%CI	Poids (g) M+95%CI	Nombre d'individus par lot	Nombre de lots	Alimentation (sans limitation)	Statistique (Kruskal- Wallis)
46,1 ± 1,3 I	13,67 ± 1,26	15	10	<i>P. palmata</i> Ps/Pf=0,16	P>0.05

Les ormeaux sont issus d'une éclosion et sont élevés en circuit fermé (salinité variable de 30 à 35‰). La durée d'expérimentation est de quatre semaines précédées de dix jours d'acclimatation.

Pour chaque salinité testée, deux lots sont utilisés et placés dans deux bacs indépendants. Les animaux sont placés dans les bacs d'élevage dix jours avant le début de l'expérimentation afin d'ajuster progressivement la salinité définitive de l'eau, selon une variation maximale de 1‰ par jour.

Système expérimental

Trois séries de cinq bacs en PVC opaques d'une contenance de 20 litres sont utilisées pour l'expérience. Les cinq bacs situés sur le niveau le plus élevé sont utilisés comme réserve d'eau de mer à la salinité désirée. Les deux autres séries, situées sur deux niveaux inférieurs d'étagères, reçoivent les animaux à tester.

Les températures des bacs d'élevage sont régulées au degré près dans un bain marie à 19°C. Ces bacs sont munis d'un couvercle opaque évitant ainsi les risques de contaminations (évaporation-condensation). Les animaux sont maintenus à l'obscurité pendant toute la durée de l'expérimentation. L'oxygénation est réalisée par un système de diffuseurs alimentés par un surpresseur.

Qualité de l'eau

Les salinités testées sont les suivantes: $26,0 \pm 0,1$; $29,0 \pm 0,1$; $32,0 \pm 0,1$; $35,0 \pm 0,1$ et $38,0 \pm 0,1$ ‰ (moyenne \pm 95% IC). Les salinités inférieures à 34‰ (salinité du forage) sont obtenues en mélangeant l'eau de mer issue d'un forage sous dune à de l'eau douce préalablement stockée trois jours en cuve avec un système d'aération. Les salinités supérieures à 34‰ sont obtenues en ajoutant une quantité nécessaire de sel de mer (Greenwood et Bennett, 1981). Un renouvellement quotidien de 50% de l'eau des bacs d'élevage est réalisé par siphonnage, permettant ainsi le retrait des fèces.

La salinité et la température sont mesurées quotidiennement. L'oxygène, le pH, l'alcalinité, et les sels azotés sont mesurés chaque semaine. Les caractéristiques de l'eau d'élevage sont les suivantes (moyenne \pm 95% CI): pH: $8,1 \pm 0,1$, alcalinité: $4 \pm 0,5$ meqmol/l, $\text{NH}_3\text{-N}$: $<0,5$ mgN/l, NO_2 : $<0,5$ mgN/l, NO_3 : <1 mgN/l, O_2 : $> 90\%$ de saturation, Température: $18,8 \pm 0,6$ °C.

V.2.1.2- Résultats

Nous n'avons pas observé de mortalité au cours des expériences quelques soient les salinités testées.

Tableau 10. - Poids initial (Wi), longueur de coquille initiale (Li), croissance linéaire moyenne (GL), taux de croissance pondéral (GRP), consommation alimentaire (Qi) et taux de conversion (TC) pour les ormeaux sous différentes conditions de salinité. Les moyennes et l'intervalle de confiance (95%) sont exprimés pour les 30 individus (Pi, Li, Cp, Cl, TCp)¹ et les deux répliquats (Qi, TC).

Salinité (g/kg)	Wi. (g)	Li. (mm)	GL ($\mu\text{m.j}^{-1}$)	GRP (%Pf.j ⁻¹)	Qi (gPs/kgPf.j ⁻¹)	TC (Ps/Pf)
26	$12,70 \pm 0,79\text{a}$	$45,6 \pm 0,9\text{a}$	$28,5 \pm 6,0\text{ a}$	$0,443 \pm 0,164\text{ a}$	$33,2 \pm 0,3\text{ a}$	$1,23 \pm 0,27\text{ a}$
29	$13,69 \pm 0,93\text{a}$	$46,0 \pm 0,9\text{a}$	$42,5 \pm 11,0\text{ a}$	$0,524 \pm 0,127\text{ a}$	$37,2 \pm 1,3\text{ b}$	$1,23 \pm 0,22\text{ a}$
32	$13,54 \pm 0,90\text{a}$	$45,9 \pm 0,9\text{a}$	$35,2 \pm 10,0\text{ a}$	$0,361 \pm 0,128\text{ a}$	$37,9 \pm 1,4\text{ b}$	$1,52 \pm 0,11\text{ a}$
35	$14,54 \pm 0,75\text{a}$	$46,7 \pm 0,7\text{a}$	$40,1 \pm 9,0\text{ a}$	$0,435 \pm 0,140\text{ a}$	$36,0 \pm 1,4\text{ b}$	$1,44 \pm 0,06\text{ a}$
38	$13,84 \pm 0,99\text{a}$	$46,3 \pm 1,1\text{a}$	$43,7 \pm 9,9\text{ a}$	$0,521 \pm 0,089\text{ a}$	$36,4 \pm 0,2\text{ b}$	$1,30 \pm 0,21\text{ a}$

¹Dans chaque colonne, une même lettre indique que les moyennes ne sont pas statistiquement différentes ($P < 0,05$).

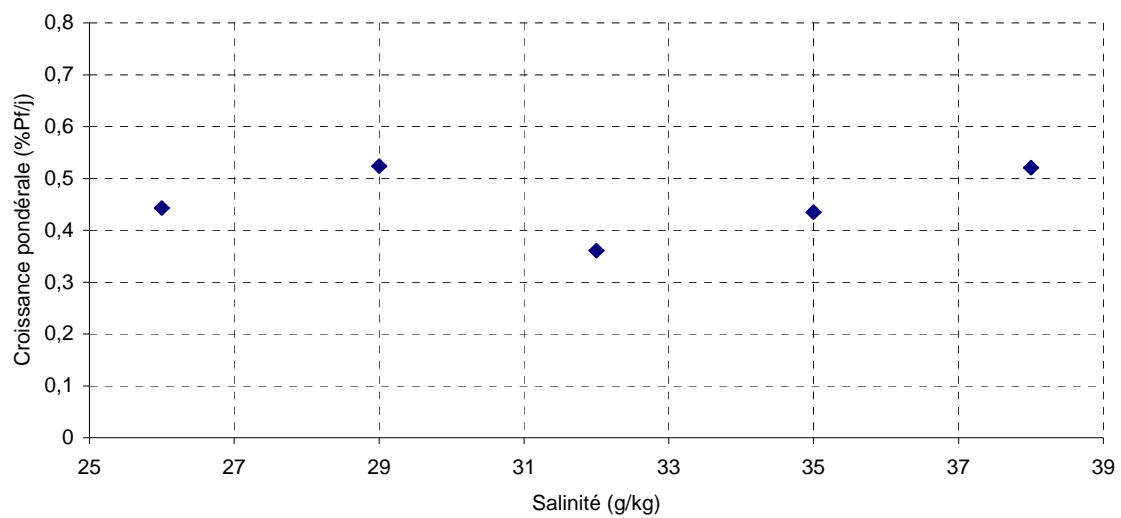


Figure 26.

Influence de la salinité sur la croissance de l'ormeau. La moyenne, l'intervalle de confiance (95%) et la courbe de régression sont indiquées.

Les croissances linéaires varient de 28,5 à 43,7 $\mu\text{m.j}^{-1}$ et les croissances pondérales de 0,443 à 0,524 %Pf.j⁻¹ mais ces croissances (tab. 10) ne montrent pas de différences significatives en fonction de la salinité en élevage (Kruskal-Wallis, $P>0,1$). Toutefois il semblerait que le taux de croissance tend à diminuer à une salinité de 26‰. Cela se vérifie sur la consommation alimentaire où l'on observe une consommation de 33,2 %g.kg⁻¹.j⁻¹ à 26‰ alors qu'elle est de 36 à 37,9g.kg⁻¹.j⁻¹ pour les salinités supérieures ou égales à 29‰ (fig. 26).

Le taux de conversion varie de 1,23 à 1,52 Ps/Pf mais nous ne constatons pas de différences significatives.

V.2.2- Etude de l'effet des variations du système carbonique

V.2.2.1- Matériels et Méthodes

V.2.2.1.1- Matériels et méthodes pour l'expérimentation sur l'influence de l'alcalinité sur la croissance

Les animaux

Taille (mm) M+95%C I	Poids (g) M+95%CI	Nombre d'individ us par lot	Nombre de lots	Alimentation (sans limitation)	Statistique (Kruskal- Wallis)
30,0 ± 0,4	3,95 ± 0,18	15	10	<i>P. palmata</i>	P>0.5

Pour chaque alcalinité testée, deux lots sont utilisés et placés dans deux bacs indépendants. Les animaux sont acclimatés dans les bacs d'élevage une semaine avant le début de l'expérimentation.

Qualité de l'eau

Les alcalinités testées sont les suivantes: 4,5; 3,5; 2,5; 1,5 et 0,5 meq.l⁻¹. Les alcalinités souhaitées sont obtenues à partir d'eau de forage sous dune riche en carbonates (4 à 4,5 meq.l⁻¹) que l'on ajuste avec une solution d'acide chlorhydrique (Labosi, pur) ou du carbonate de sodium (Solvay, 99,3 % min).

Un renouvellement quotidien de 50% de l'eau des bacs d'élevage est réalisé par siphonnage, permettant ainsi le retrait des fèces. Les caractéristiques de l'eau d'élevage sont les suivantes: pH: de 7,5 à 8,5 (tab. 11 et 12), NH₃₋₄: <0,5 mgN.l⁻¹, NO₂: <0,5 mgN.l⁻¹, NO₃: <2 mgN.l⁻¹, O₂: > 90% de saturation, salinité: 35,2±0,1‰.

Système expérimental

Trois séries de cinq bacs en PVC d'une contenance de 20 litres sont utilisées pour l'expérience. Cinq bacs sont utilisés comme réserve d'eau de mer à la concentration en zinc désirée. Les deux autres séries reçoivent les animaux à tester.

Les températures des bacs d'élevage sont régulées (18,0 ± 0,1°C). Ces bacs sont munis d'un couvercle évitant ainsi les risques de contaminations extérieures. L'oxygénation est réalisée par un système de diffuseurs alimentés par un surpresseur.

V.2.2.1.2- Matériels et méthodes pour l'expérimentation sur l'influence du dioxyde de carbone sur la croissance

Les animaux

Taille (mm) M+95%C I	Poids (g) M+95%CI	Nombre d'individ u par lot	Nombre de lot	Alimentation (sans limitation)	Statistique (Kruskal- Wallis)
31,4 ± 0,6	4,29 ± 0,64	18	4	<i>P. palmata</i>	P>0.5

Pour chaque concentration testée, des ormeaux numérotés sont utilisés et placés dans des bacs indépendants. Les animaux sont acclimatés dans les bacs d'élevage une semaine avant le début de l'expérimentation.

Qualité de l'eau

Les concentrations en dioxyde de carbone testées sont les suivantes: 0,015; 0,346; 0,392 et 0,561 mmol.l⁻¹. Les concentrations en dioxyde de carbone sont obtenues en augmentant la concentration en CO₂ de l'air par du CO₂ comprimé (Air Liquide). L'alcalinité et le CO₂ sont mesurées plusieurs fois pendant l'expérimentation dans les bacs d'élevage.

Un renouvellement de 100% de l'eau des bacs d'élevage est réalisé après une semaine par siphonnage. Les caractéristiques de l'eau d'élevage sont les suivantes: pH: de 6,9 à 8,2, NH₃₋₄: <0,5 mgN.l⁻¹, NO₂: <0,5 mgN.l⁻¹, NO₃: <2 mgN.l⁻¹, O₂: > 80% de saturation, salinité: 32,5±0,2‰, Alcalinité 3,2 à 4,5 meq.l⁻¹.

Système expérimental

Un bac de 20 l est placé dans une enceinte close (250 l) avec un système de diffuseurs d'air utilisant l'air de l'enceinte enrichie en CO₂. Des tuyaux permettent de réaliser les renouvellements d'eau avec des échanges gazeux minimum. Les quatre enceintes sont placées dans une pièce tempérée à 19±1°C et à l'obscurité.

V.2.2.2- Influence de l'alcalinité

Les alcalinités testées n'ont pas entraîné de mortalité massive des animaux.

L'alcalinité de l'eau d'élevage a une influence significative sur la croissance pondérale d'*H. tuberculata* (Dunn; P<0,01; α=0,05) (tab. 10 et 11). Par contre, l'influence de ce paramètre sur l'alimentation et le taux de conversion est moins nette, seule, la consommation de *P. palmata* par les ormeaux diminue significativement avec la diminution d'alcalinité (Tukey; P<0,01; α=0,05).

Tableau 11

Influence de l'alcalinité sur la croissance et la consommation alimentaire de l'ormeau. Le nombre d'individus en élevage (n), la longueur de coquille (Li en mm), le poids initial (Pi en g), la croissance pondérale (GRP en %Pf.j⁻¹), l'accroissement de la coquille (GL en mm.j⁻¹), la consommation de *Palmaria palmata* (Qi en gPs/kgPF.j⁻¹) et le taux de conversion (TC en gPs/kgPf) sont indiqués en fonction de l'alcalinité (meq.l⁻¹)(moyenne et intervalle de confiance).

Alcalinité en meq/l	pH	n	Li (mm)	Pi (g)	GRP (%Pf.j ⁻¹)	GL (mm.j ⁻¹)	Qi (gPs/kg.j ⁻¹)	TC (gPS/kgPf)
4,12±0,15	8,45±0,04	29	30,1±1,0a	4,01±0,45a	0,76±0,22a	0,077±0,009a	105,3±5,3a	1,11±0,06
3,17±0,15	8,33±0,05	29	29,5±0,9a	3,77±0,38a	0,79±0,25a	0,071±0,012ab	119,3±9,8a	1,25±0,2
2,34±0,13	8,22±0,06	30	30,2±0,9a	4,00±0,35a	0,77±0,21a	0,062±0,011ab	116,1±7,9a	1,22±0,33
1,25±0,10	7,95±0,09	29	30,1±1,1a	3,99±0,45a	0,74±0,20a	0,054±0,014b	95,1±18,5a	0,95±0,04
0,57±0,07	7,62±0,10	30	30,2±1,0a	3,98±0,37a	0,32±0,13b	0,003±0,005c	32,7±13,6b	0,76±0,09
P (α=0,05)	-	-	0,8496	0,9103	0,0059	0,0000	0,0088	0,3773

La croissance pondérale reste constante pour une alcalinité comprise entre 1,5 à 4,5 meq.l⁻¹ (de 0,74 à 0,79 %Pf.j⁻¹) et diminue fortement pour une alcalinité de 0,5 meq.l⁻¹. Par contre, il existe une relation directe entre l'alcalinité et l'accroissement de coquille. En effet, l'accroissement pour une alcalinité normale de 2,5 meq.l⁻¹ est de 0,062±0,011 mm.j⁻¹ alors qu'elle est de 0,077±0,009 et 0,054±0,014 mm.j⁻¹ pour 4,5 et 1,5 meq.l⁻¹ respectivement. L'accroissement est quasiment nul pour une alcalinité de 0,5 meq.l⁻¹. La consommation de *P. palmata* est sensiblement constante pour une alcalinité de 2,5 à 4,5 meq.l⁻¹ et diminue fortement pour une alcalinité de 0,5 meq.l⁻¹. De même, le taux de conversion est constant pour une alcalinité de 2,5 à 4,5 meq.l⁻¹ et diminue fortement pour une alcalinité de 0,5 meq.l⁻¹ (fig 27).

L'analyse en régression permet d'obtenir des expressions mathématiques significatives sous la forme: GRP= a ln(X) + b

$\text{GRP} = 0,1190 \ln(\text{AC}-0,5) + 0,6775$	(Pa=0,0154; Pb=0,0002; F=24,90; r ² =0,89) (E8)
---	--

Avec GRP le taux croissance relatif pondérale (%Pf.j⁻¹), AC l'alcalinité des carbonates (meq.l⁻¹), Pa et Pb les probabilités associées au coefficient a et b des courbes de régression et le F de Fisher.

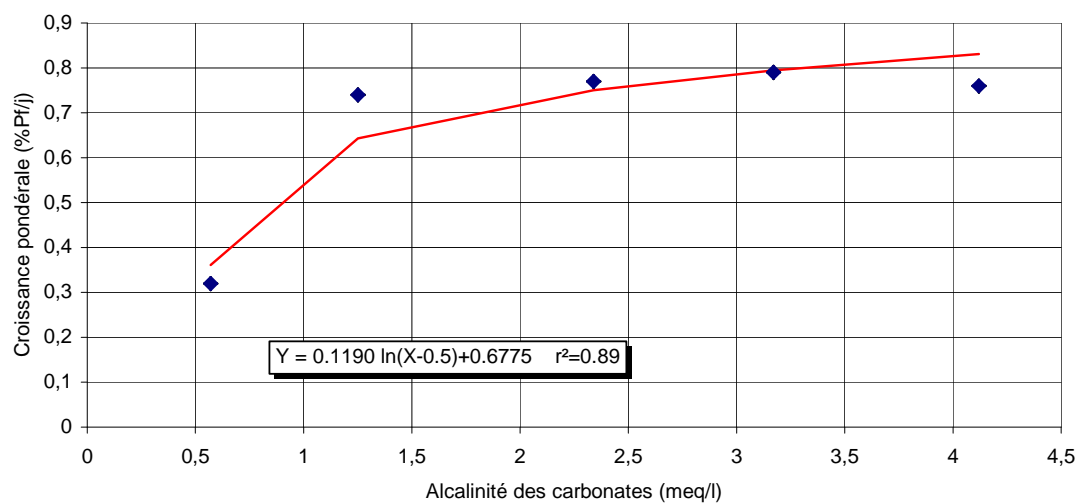


Figure 27.

Influence des carbonates sur la croissance de l'ormeau. La moyenne, l'intervalle de confiance (95%) et la courbe de régression sont indiqués.

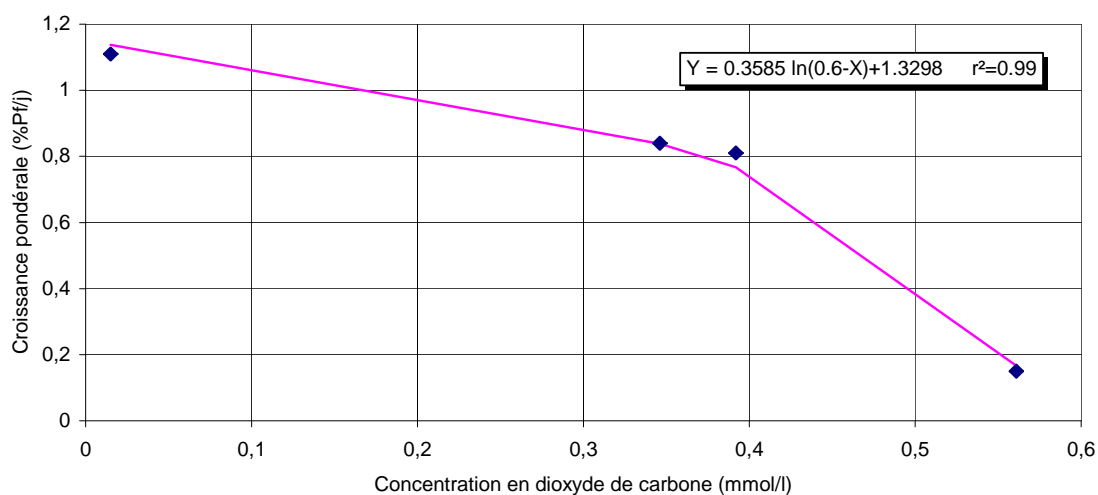


Figure 28.

Influence du dioxyde de carbone sur la croissance de l'ormeau. La moyenne, l'intervalle de confiance (95%) et la courbe de régression sont indiqués.

V.2.2.3- Influence du dioxyde de carbone sur *H. tuberculata*

Le dioxyde de carbone n'a pas provoqué de mortalité dans les bacs expérimentaux.

Le dioxyde de carbone induit une baisse de croissance très significative sur la croissance de l'ormeau en élevage (Tukey, $P < 0,001$, $\alpha = 0,05$).

Tableau 12

Influence de la concentration en dioxyde de carbone sur la croissance de l'ormeau. Le nombre d'individus en expérimentation (n), la longueur de coquille (Li en mm), le poids initial (Pi en g), la croissance pondérale (GRP en %Pf.j⁻¹), l'accroissement de la coquille (GL en mm.j⁻¹), la consommation de *Palmaria palmata* (Qi en gPs/kgKf.j⁻¹) et le taux de conversion (TC en gP/kgPf) sont indiqués en fonction de la concentration en CO₂ (mmol.l⁻¹)(moyenne et intervalle de confiance).

CO ₂ en mmol/l	n	Li (mm)	Pi (g)	GRP (%Pf.j ⁻¹)	GL (mm.j ⁻¹)	Qi (gPs/kg.j ⁻¹)	TC (gPS/kgPf)
0,015	18	30,86±2,54a	4,17±1,05a	1,11±0,17a	0,091±0,012a	116,9	0,58
0,346	17	31,97±2,00a	4,36±0,88a	0,84±0,23a	0,031±0,005b	68,1	0,46
0,392	19	31,33±2,68a	4,25±1,17a	0,81±0,28a	0,059±0,007c	81,9	0,57
0,561	18	31,41±2,54a	4,36±1,18a	0,15±0,13b	0,027±0,007b	50,1	1,66
P ($\alpha=0,05$)	-	0,5671	0,9455	<0,001	<0,001	-	-

La croissance pondérale est de 1,11±0,17 %Pf.j⁻¹ pour une concentration de 0,015 mmol.l⁻¹ de CO₂. La croissance diminue de 25% pour une concentration de 0,35 mmol.l⁻¹ de CO₂ et de plus de 85% pour une concentration de 0,561 mmol.l⁻¹ de CO₂. L'accroissement quotidien est de 0,091 mm.j⁻¹ pour une concentration de 0,015 mmol.l⁻¹ et 0,027 mm.j⁻¹ pour 0,561 mmol.l⁻¹. La consommation de *P. palmata* est de 116,9 et 50,1 gPs/kg.j⁻¹ pour 0,015 et 0,561 mmol.l⁻¹ de CO₂ respectivement. Le taux de conversion est de 0,58 et 1,66 pour des concentrations de 0,015 et 0,561 mmol.l⁻¹ de CO₂ respectivement (fig. 28 - tab 12).

L'analyse en régression permet d'obtenir des expressions mathématiques significatives sous la forme: $TC_p = a \ln(X) + b$

$$\text{GRP} = 0,3585 \ln(0,6 - [\text{CO}_2]) + 1,3298 \quad (\text{Pa}=0,0029; \text{Pb}=0,0008; \text{F}=341,86; \text{r}^2=0,99) \text{ (E9)}$$

Avec GRP la croissance pondérale (%Pf.j⁻¹), [CO₂] la concentration en dioxyde de carbone (mmol.l⁻¹), Pa et Pb les probabilités associées aux coefficients a et b des courbes de régression et le F de Fisher.

V.2.3- Influence des sels azotés sur la croissance des ormeaux

VI.2.3.1- matériels et méthodes

	Taille (mm) M+95%C I	Poids (g) M+95%CI	Nombre d'individu u par lot	Nombre de lot	Alimentation (sans limitation)	Statistique (Kruskal- Wallis)
ammoniaque	36,5±1,9	7,70±1,33	15	10	<i>P. palmata</i>	P>0.5
nitrites	39,7±2,1	9,81±1,66	15	10	<i>P. palmata</i>	P>0.5
nitrates	43,4±2,5	12,20± 2,19	15	10	<i>P. palmata</i>	P>0.5

La consommation en grammes de poids sec par kilogramme d'animaux et par jour est mesurée.

Les tests de toxicité sont conduits en duplicats en bac de 20 l. Cinq concentrations de chaque sel azoté sont testées sur les animaux. Les animaux sont placés dans les bacs une semaine avant le début de l'expérience. La durée de l'expérience est de 15 jours. La durée d'expérimentation est de 15 jours.

Un renouvellement de 100% de l'eau est réalisé chaque jour. Les solutions d'ammoniaque, de nitrite et de nitrate sont préparées à partir de chlorure d'ammonium (Prolabo)(Chen et al, 1990), de nitrite de sodium (Jansen Chimica)(Chen et al, 1990) et de nitrate de sodium (Prolabo)(Muir et al, 1991). Les concentrations testées sont 0; 0,5; 1; 5 et 10 mg N-NH₃₋₄/l (0; 0,023; 0,045; 0,226; 0,451 mgN-NH₃/l à 18,5°C; pH=8,1 et S=35‰ selon Johansson et Wedborg (1980)); 0; 0,5; 1; 2; et 5 mg N-NO₂/l et 0; 25; 50; 100; 250 mg N-NO₃/l.

Une mesure des sels azotés est réalisée régulièrement afin de vérifier les concentrations dans chaque bac. Une dérive de 10% par rapport à la valeur théorique est tolérée.

V.2.3.2- Résultats

Nous n'avons pas observé de mortalité au cours des expérimentations quels que soient les sels azotés testés et les concentrations utilisées.

V.2.3.2.1- Influence de l'ammoniaque sur la croissance et l'alimentation

Nous observons un effet très significatif de la teneur en ammoniaque sur la croissance d' *H. tuberculata* (Tukey, $P < 0,001$) (tab. 13). En effet la croissance pondérale est de $1,83 \pm 0,37 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$ pour le témoin; cette croissance est relativement stable pour des concentrations en ammoniaque de 0,5 et 1 $\text{mgN-NH}_3 \cdot 4 \cdot \text{l}^{-1}$ et diminue rapidement ensuite pour atteindre $0,76 \pm 0,22 \text{ \%} \cdot \text{j}^{-1}$ pour une concentration de 10 $\text{mgN-NH}_3 \cdot 4 \cdot \text{l}^{-1}$. Cette diminution est très significative pour des concentrations de 10 $\text{mgN-NH}_3 \cdot 4 \cdot \text{l}^{-1}$, mais l'on remarque une diminution de croissance dès 5 $\text{mgN-NH}_3 \cdot 4 \cdot \text{l}^{-1}$. Cela se vérifie sur la croissance linéaire qui est de $0,11 \pm 0,01 \text{ mm} \cdot \text{j}^{-1}$ à 10 $\text{mgN-NH}_3 \cdot 4 \cdot \text{l}^{-1}$ alors qu'elle est de $0,17 \pm 0,01 \text{ mm} \cdot \text{j}^{-1}$ pour le témoin. La consommation de *Palmaria palmata* diminue régulièrement avec la concentration en ammoniaque, elle est significativement différente pour des concentrations de 1, 5 et 10 $\text{mgN-NH}_3 \cdot 4 \cdot \text{l}^{-1}$. Nous pouvons en déduire qu'il y a un effet négatif de l'ammoniaque sur la croissance pour des concentrations supérieures à 1 $\text{mgNH}_3 \cdot 4 \cdot \text{l}^{-1}$. Ce ralentissement de croissance s'accompagne d'une diminution de la quantité d'aliments ingérées avec la concentration en ammoniaque, cette diminution devient significativement plus faible pour des concentrations de 1 $\text{mgN-NH}_3 \cdot 4 \cdot \text{l}^{-1}$ par rapport au témoin (fig. 29).

Tableau 13

Influence de l'ammoniaque sur la croissance de l'ormeau. Les moyennes et les intervalles de confiance du taux de croissance pondérale (GRP en %Pf.j⁻¹), de la croissance linéaire (GL en mm.j⁻¹) et du taux d'ingestion (Qi en g.kg⁻¹.j⁻¹) sont indiqués dans le tableau.

	GRP (%Pf.j ⁻¹)	GL (mm.j ⁻¹)	Qi (g.kg ⁻¹ .j ⁻¹)
0	1,83±0,37a	0,17±0,01ab	15,6±1,9a
0,5	1,80±0,27a	0,19±0,01a	13,0±2,8a
1	1,79±0,36a	0,21±0,01a	11,9±1,9b
5	1,64±0,30a	0,15±0,02b	10,9±1,7b
10	0,76±0,22b	0,11±0,01c	8,4±0,2c

On constate une diminution de croissance de l'ordre de 50% à 10 mgN-NH₃.l⁻¹ (0,451 mgN-NH₃.l⁻¹) par rapport au témoin.

L'analyse en régression permet d'obtenir des expressions mathématiques significatives sous la forme: GRP= a ln(X) + b :

$\text{GRP} = 0,4457 \ln(11 - [\text{NH}_3]) + 0,7757$	$(\text{Pa}=0,0002; \text{Pb}=0,0003; \text{F}=451,36; \text{r}^2=0,99) \text{ (E10)}$
--	--

Avec GRP le taux croissance relative pondérale (%Pf.j⁻¹), [NH₃] la concentration en dioxyde de carbone (mmol.l⁻¹), Pa et Pb les probabilités associées aux coefficients a et b des courbes de régression et le F de Fisher.

V.2.3.2.2- Influence des nitrites sur la croissance et l'alimentation

Les nitrites ont un effet très significatif sur la croissance pondérale (Dunn, P<0,001), mais non significatif sur la croissance linéaire (Tukey, P>0,05) (tab. 14).

Tableau 14

Influence des nitrites sur la croissance de l'ormeau. Les moyennes et les intervalles de confiance du taux de croissance pondérale (GRP en %Pf.j⁻¹), de la croissance linéaire (GL en mm.j⁻¹) et du taux d'ingestion (Qi en g.kg⁻¹.j⁻¹) sont indiqués dans le tableau.

	GRP (%Pf.j ⁻¹)	GL (mm.j ⁻¹)	Qi (g.kg ⁻¹ .j ⁻¹)
0	1,18±0,11a	0,16±0,03a	14,6±1,1a
0,5	1,46±0,12b	0,13±0,03a	15,6±0,1a
1	1,49±0,11b	0,15±0,04a	14,0±1,4a
2	1,96±0,10c	0,17±0,04a	15,6±0,5a
5	1,87±0,14c	0,15±0,03a	15,5±0,9a

La croissance pondérale augmente avec la concentration en nitrites; la croissance est maximale (1,96±0,10) pour une concentration de 2 mgN-NO₂/l, et diminue légèrement à 5 mgN-NO₂/l (1,87±0,14 % .j⁻¹) mais elle reste très supérieure à la croissance du témoin (1,18±0,11 % .j⁻¹). La croissance linéaire montre une augmentation pour une concentration de 2 mgNO₂/l mais qui est moins sensible que la croissance pondérale. On ne constate pas de différence dans la consommation de *P. palmata* (fig. 30).

Il existe un effet positif très net des nitrites sur la croissance de l'ormeau *H.tuberculata* avec une augmentation de croissance pondérale de près de 70% pour une concentration de 2 mgN-NO₂/l par rapport au témoin.

L'analyse en régression permet d'obtenir des expressions mathématiques significatives sous la forme: $GRP=aX^2 + bX + c$

$$GRP = -0,0749[NO_2]^2 + 0,516[NO_2] + 1,168(n=5; r^2=0,99) \text{ (E11)}$$

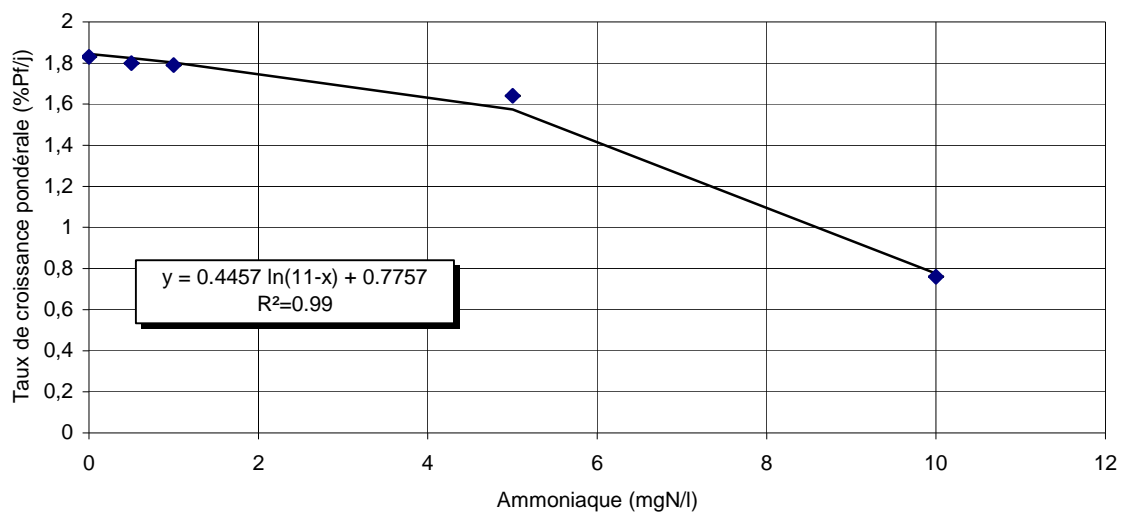


Figure 29.

Influence de la concentration en ammoniaque sur la croissance de l'ormeau. La moyenne, l'intervalle de confiance (95%) et la courbe de régression sont indiqués.

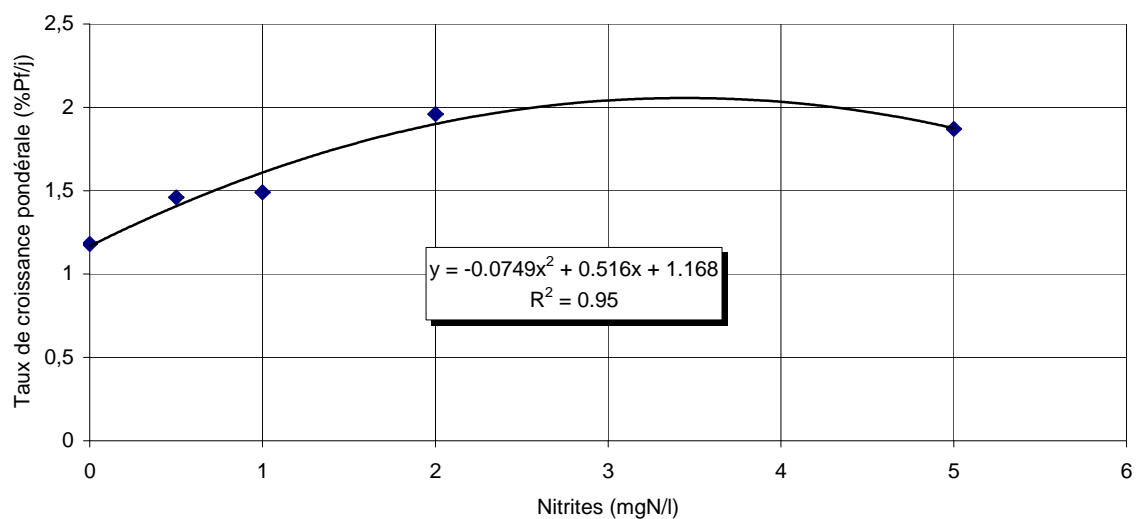


Figure 30.

Influence de la concentration en nitrites sur la croissance de l'ormeau. La moyenne, l'intervalle de confiance (95%) et la courbe de régression sont indiqués.

V.2.3.2.3- Influence des nitrates sur la croissance et l'alimentation

Nous observons un effet très significatif de la concentration en nitrate dans l'eau d'élevage sur la croissance pondérale (Dunn, $P < 0,001$); l'effet sur la croissance linéaire n'est pas significatif (Dunn, $P > 0,05$) (Tab. 15).

Tableau 15

Influence des nitrates sur la croissance de l'ormeau. Les moyennes et les intervalles de confiance du taux de croissance pondérale (GRP en %Pf.j⁻¹), de la croissance linéaire (GL en mm.j⁻¹) et du taux d'ingestion (Qi en g.kg⁻¹.j⁻¹) sont indiqués dans le tableau.

	GRP (%Pf.j ⁻¹)	GL (mm.j ⁻¹)	Qi (g.kg ⁻¹ .j ⁻¹)
0	0,72±0,23	0,09±0,01a	7,5±0,4a
25	0,80±0,21a	0,11±0,01a	7,9±1,3a
50	0,92±0,22a	0,09±0,01a	7,3±0,3a
100	0,78±0,24a	0,10±0,01a	7,9±0,4a
250	0,21±0,03b	0,09±0,02a	6,1±1,1a

La croissance pondérale augmente légèrement avec la concentration en nitrates jusqu'à une valeur de 50 mgN-NO₃.l⁻¹ (0,92±0,21%.j⁻¹) mais cette augmentation n'est pas significative par rapport au témoin. La croissance diminue ensuite faiblement jusque 100 mgN-NO₃.l⁻¹ et très rapidement à 250 mgN-NO₃.l⁻¹ (0,21±0,03%.j⁻¹). On ne constate pas de différence significative sur la croissance linéaire. La consommation de *P. palmata* est plus faible pour une concentration de 250 mgN-NO₃.l⁻¹ par rapport aux concentrations plus faibles (fig. 31).

Nous constatons une toxicité assez forte qui se traduit par une diminution de croissance pour une concentration de 250 mgN-NO₃.l⁻¹. Toutefois, il semblerait qu'il y ait une amélioration de la croissance pour une concentration de 50 mgN-NO₃.l⁻¹ chez l'ormeau.

L'analyse en régression permet d'obtenir des expressions mathématiques significatives sous la forme: $GRP = aX^2 + bX + c$

$GRP = -0,00002[NO_3]^2 + 0,0032[NO_3] + 0,7098 \quad (n=5; r^2=0,94) \text{ (E12)}$
--

V.2.4- Influence de la teneur en zinc sur la croissance

V.2.4.1- Matériels et Méthodes

Les animaux

Taille (mm) M+95%CI	Poids (g) M+95%CI	Nombre d'individu par lot	Nombre de lot	Alimentation (sans limitation)	Statistique (Kruskal- Wallis)
32,5 ± 0,6 I	5,30 ± 0,32	10	10	<i>P. palmata</i>	P>0.9

Pour chaque concentration en zinc testée, deux lots sont utilisés et placés dans deux bacs indépendants. Les animaux sont acclimatés dans les bacs d'élevage une semaine avant le début de l'expérimentation.

Système expérimental

Trois séries de cinq bacs en PVC d'une contenance de 20 litres sont utilisées pour l'expérience. Cinq bacs sont utilisés comme réserves d'eau de mer à la concentration en zinc désirée. Les deux autres séries reçoivent les animaux à tester.

Les températures des bacs d'élevage sont régulées à 18±1°C. Ces bacs sont munis d'un couvercle évitant ainsi les risques de contaminations extérieures. L'oxygénation est réalisée par un système de diffuseurs alimentés par un surpresseur.

Qualité de l'eau

Les concentrations en zinc testées sont les suivantes: 0; 0,2; 0,4; 0,6 et 0,8 mgZn.l⁻¹. Les concentrations en zinc sont obtenues à partir d'une solution mère d'oxyde de zinc (ZnO, Sigma, min 99%) à 0,4gZn.l⁻¹ (0,498gZnO.l⁻¹). Les concentrations en zinc sont vérifiées régulièrement par test colorimétrique Microquant (Merck, 0,1-5 mgZn.l⁻¹). Les valeurs obtenues sont égales ou légèrement inférieures aux doses souhaitées. Un renouvellement quotidien de 50% de l'eau des bacs d'élevage est réalisé par siphonnage, permettant ainsi le retrait des fèces.

V.2.4.2- Résultats

Mortalité

Une mortalité significative (Tukey, $P < 0,01$) est observée pour les doses maximales testées ($0,8 \text{ mg.l}^{-1}$) avec $9,5 \% \cdot \text{j}^{-1}$ de mortalité (tab. 16)

Tableau 16

Influence de la concentration en zinc dans l'eau de mer sur *H. tuberculata*. La croissance linéaire (GL en $\text{mm} \cdot \text{j}^{-1}$), le taux de croissance pondérale (GRP en $\% \cdot \text{j}^{-1}$), la consommation d'aliments (Q_i en $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$), le taux de conversion (TC en gPs/gPs), et le taux de mortalité (M en $\% \cdot \text{j}^{-1}$) sont indiqués dans le tableau. La probabilité P associée au F de Fisher est indiquée.

Zn (mgZn.l^{-1})	GL ($\text{mm} \cdot \text{j}^{-1}$)	GRP ($\% \cdot \text{j}^{-1}$)	Q_i ($\text{g} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$)	TC (Ps.Pf^{-1})	M ($\% \cdot \text{j}^{-1}$)
0,0	$0,117 \pm 0,044\text{a}$	$1,21 \pm 0,57\text{a}$	$19,3 \pm 0,2$	$1,64 \pm 0,45$	0
0,2	$0,106 \pm 0,018\text{a}$	$0,68 \pm 0,34\text{a}$	$12,6 \pm 1,9$	$1,75 \pm 0,03$	0
0,4	$0,038 \pm 0,035\text{b}$	$-0,72 \pm 0,70\text{b}$	$8,6 \pm 1,6$	$-1,44 \pm 0,91$	0
0,6	$0,012 \pm 0,015\text{b}$	$-1,11 \pm 0,39\text{b}$	$4,7 \pm 2,4$	$-0,48 \pm 0,43$	0
0,8	$-0,004 \pm 0,020\text{b}$	$-0,88 \pm 0,34\text{b}$	$5,9 \pm 3,6$	$-0,70 \pm 0,15$	$9,47 \pm 5,31$
P	$<0,001$	$<0,001$	0,001	0,001	0,008

Croissance

La concentration en zinc a un effet très significatif sur la croissance (Dunn, $<0,001$)(tab. 16).

La croissance pondérale est fortement négative à partir de $0,4 \text{ mgZn.l}^{-1}$. Nous observons une diminution de croissance pondérale de près de 50% pour une concentration de $0,2 \text{ mgZn.l}^{-1}$. La croissance linéaire est nulle à $0,8 \text{ mgZn.l}^{-1}$. Les analyses de régression montrent des pentes significativement négatives de $-0,50$ ($P < 0,01$, $r^2 = 0,96$) et $-2,98$ ($P < 0,05$, $r^2 = 0,83$) pour la croissance linéaire et la croissance pondérale respectivement (fig. 32)

GRP = $-2,985\text{Zn} + 1,03$	($P_a = 0,0326$; $P_b = 0,0767$; $F = 14,2$; $r^2 = 0,83$) (E13)
--------------------------------	---

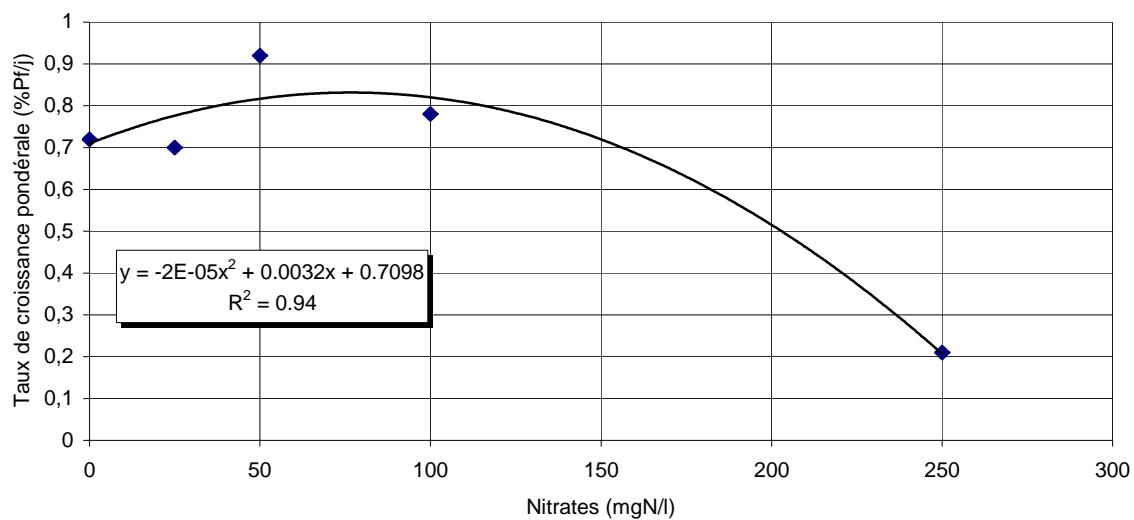


Figure 31.

Influence de la concentration en nitrates sur la croissance de l'ormeau. La moyenne, l'intervalle de confiance (95%) et la courbe de régression sont indiqués.

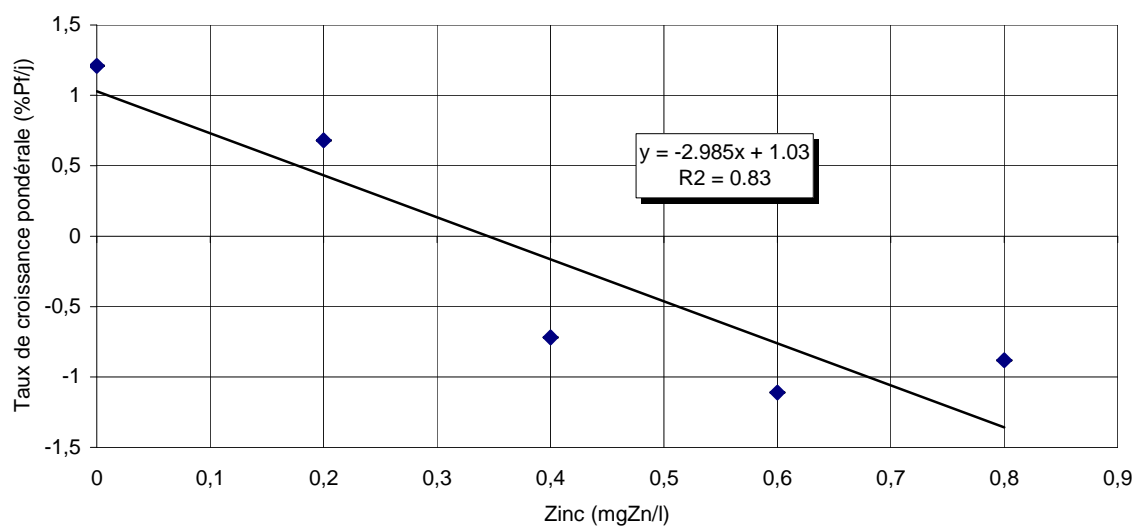


Figure 32.

Influence de la concentration en zinc sur la croissance de l'ormeau. La moyenne, l'intervalle de confiance (95%) et la courbe de régression sont indiqués.

Alimentation

La consommation alimentaire diminue significativement avec l'augmentation de la concentration en zinc testée (Kruskal-Wallis, $P < 0,01$). Une diminution de la prise d'aliment est observée avec $19,3 \pm 0,2 \text{ g.kg}^{-1}.\text{j}^{-1}$ et $5,9 \pm 3,6 \text{ g.kg}^{-1}.\text{j}^{-1}$ pour 0 et $0,8 \text{ mgZn.l}^{-1}$ respectivement.

V.2.5- Consommation d'oxygène en fonction de la température et de l'alimentation

V.2.5.1-Matériels et méthodes

Les animaux

Les expérimentations ont été réalisées en janvier-février pour les ormeaux. Les animaux sont issus d'une éclosure et sont élevés en circuit fermé. Des ormeaux de 40 à 85 mm de longueur de coquille (9 à 90 g de poids frais) sont mis en élevage séparément à cinq températures d'eau différentes (12, 15, 18, 21 et 24°C) et trois régimes alimentaires: à jeun, alimentés en *P. palmata* et alimentés en *L. digitata* sans limitation.

La consommation de l'oxygène des algues fourrages a été réalisée sur trois échantillons de *Palmaria palmata* et *Laminaria digitata*. Ces algues ont été récoltées quelques jours avant l'expérimentation et stockées dans un bac aéré à l'extérieur.

Qualité de l'eau d'élevage

Les animaux sont placés dans les conditions d'expérience quinze jours avant la mesure de la consommation en oxygène. Pendant cette période, les bacs d'élevage de 180 litres d'eau de mer sont oxygénés en permanence afin de maintenir un taux d'oxygène proche de 100% de saturation. Un renouvellement de 30% de l'eau est effectué quotidiennement avec une eau de forage. Les bacs d'élevage sont munis d'une régulation thermique permettant de maintenir les températures stables au demi-degré près et sont placés à l'obscurité.

Mesure de la consommation d'oxygène

Les animaux sont prélevés dans les bacs d'élevage et placés dans une chambre respirométrique avec aération pendant 30 minutes afin de limiter les perturbations comportementales des animaux. La chambre respirométrique est thermostatée. Après arrêt de l'oxygénation, une mesure de la concentration en oxygène est réalisée en début et fin d'expérience. La pesée de la chambre respirométrique avec l'eau et les animaux, de la chambre respirométrique seule et de l'animal après égouttage ainsi que la mesure de la salinité et de la température sont réalisées afin de connaître précisément le volume d'eau (V) de la chambre après introduction de l'animal selon la formule:

$$V = (P_t - P_c - P_b) / \rho(t, S, 0)$$

où P_t est le poids total, P_c le poids de la chambre respirométrique, P_b la biomasse et $\rho(t, S, 0)$ la masse volumique de l'eau de mer pour une température t , une salinité S et à la pression atmosphérique standard. $\rho(t, S, 0)$ est calculée avec la formule adoptée par Millero *et al.* (1976, dans Copin-Montegut, 1989).

Trois volumes de chambre respirométrique sont utilisés: 350, 500 et 1000 ml en fonction de la taille des individus. La respiration des ormeaux est mesurée individuellement. Une mesure de l'évolution de la teneur en oxygène sans animaux est réalisée pour chaque chambre respirométrique à chaque température et pour chaque type d'alimentation.

La consommation globale en oxygène (C) est calculée selon la formule:

$$C = 60 \times \Delta O_2 \times \frac{V}{t}$$

Où ΔO_2 est la différence d'oxygène entre le début et la fin de l'expérience, V le volume d'eau et t la durée de l'expérience.

La concentration en oxygène en fin d'expérience ne devra pas être inférieure à 4,5 mgO₂.l⁻¹ afin d'avoir une concentration en oxygène toujours supérieure au seuil minimal acceptable couramment employé en aquaculture (4,5-5 pour les poissons et 3-4 pour les crevettes, selon Hussenot, 1987). Le temps d'expérimentation varie entre 30 minutes et 1 heure en fonction de la température et du régime alimentaire afin d'obtenir un ΔO_2 entre 1 et 3 mgO₂.l⁻¹ lorsque l'on a des animaux dans la chambre respirométrique.

La consommation en oxygène des animaux (R) est la différence entre la consommation mesurée avec les animaux et la consommation mesurée pour une chambre respirométrique vide.

Les consommations sont exprimées sous deux formes: une expression exponentielle correspondant le mieux à la physiologie de l'animal ($R=aW^b$) et une expression linéaire permettant une gestion aquacole plus simple ($R=aX+b$) où la consommation d'oxygène est exprimée en $\text{mgO}_2\cdot\text{h}^{-1}$. Les consommations en oxygène exprimées de cette façon sont très difficiles à comparer entre elles. Ainsi le rapport R/P (consommation/poids de l'animal) est calculé pour chaque détermination (en $\text{mgO}_2\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$); ce rapport permet de comparer directement les valeurs obtenues par une analyse de variance par rang (Kruskall-Wallis) à deux facteurs par le test de Tukey.

Les consommations seront également exprimées en fonction de la température et du poids des animaux: $R=a \cdot P^b \cdot T^c$ et $R=a+bP+cT$ calculées par une analyse multirégression.

V.2.5.2- Résultats: consommation d'oxygène pour *Haliotis tuberculata*

Les consommations en oxygène (en mgO₂.h⁻¹) d'*H. tuberculata*, pour différentes tailles en phase de grossissement, élevés à différentes températures (12, 15, 18, 21 et 24°C) et ayant des régimes alimentaires différents (à jeun, *P. palmata* et *L. digitata*) sont indiquées dans le tableau 17.

Tableau 17

Relation entre la consommation des ormeaux en oxygène (en mg/l/h): régression exponentielle (aW^b , r^2), régression linéaire ($aX+b$, r^2) ainsi que le nombre de déterminations (n).

Régime alimentaire	Température (°C)	a P ^b			a P + b			
		a	b	r ²	a	b	r ²	n
A jeun (E14)	12	0,1375	0,5895	0,85	0,0192	0,4022	0,82	15
	15	0,0583	0,8620	0,90	0,0301	0,1955	0,91	15
	18	0,0591	0,8768	0,81	0,0378	-0,0165	0,85	15
	21	0,2128	0,6159	0,86	0,0368	0,5250	0,84	15
	24	0,1711	0,7087	0,92	0,0445	0,5093	0,92	15
Palmaria (E15)	12	0,0993	0,7141	0,84	0,0229	0,4623	0,72	15
	15	0,0935	0,8105	0,68	0,0362	0,4385	0,75	14
	18	0,0554	0,9482	0,85	0,0465	-0,0331	0,90	15
	21	0,2528	0,6092	0,81	0,0369	0,8585	0,73	15
	24	0,2162	0,7036	0,72	0,0528	0,7913	0,63	15
Laminaire (E16)	12	0,0315	0,9586	0,86	0,0321	-0,2308	0,78	27
	15	0,0785	0,8345	0,85	0,0346	0,3213	0,90	15
	18	0,0919	0,8724	0,74	0,0627	-0,1420	0,81	12
	21	0,4852	0,4528	0,77	0,0300	1,2890	0,71	15
	24	0,2004	0,7692	0,90	0,0718	0,4864	0,8	15

L'analyse de variance sur le rapport R/P permet de montrer qu'il existe un effet très significatif (Tukey, $P < 0,001$) de la température sur la consommation d'oxygène et ceci quel que soit le régime alimentaire. Le régime alimentaire a une influence significative sur la consommation d'oxygène. Toutefois, on ne constate pas d'effet significatif à 12 et 15°C (Tukey, $P > 0,05$) entre les trois régimes alors que l'on constate un effet significatif à 18, 21 et 24°C (Tukey, $P < 0,05$).

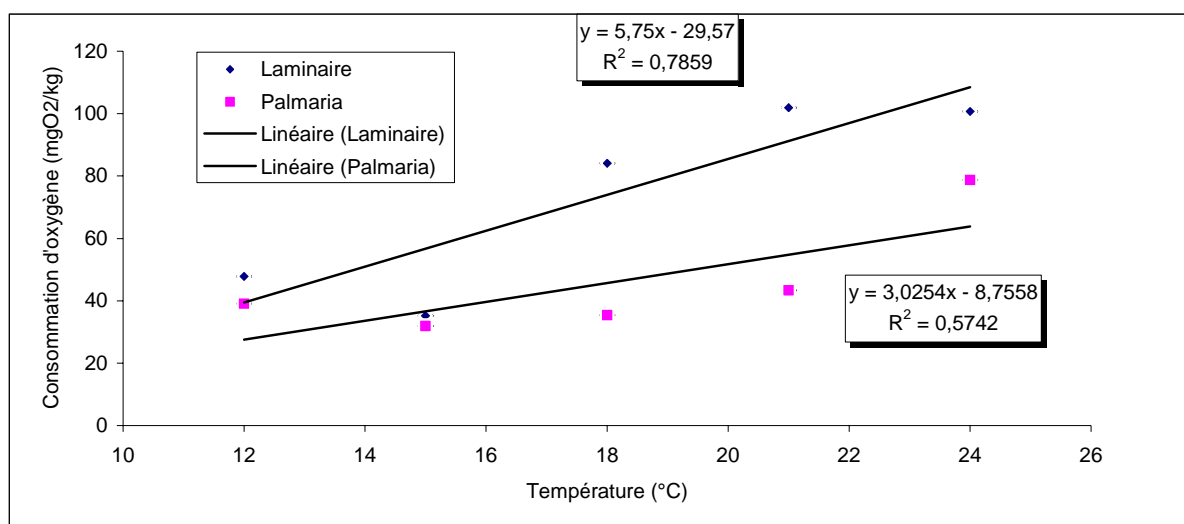


Figure 33.

Consommation d'oxygène par *Laminaria digitata* et *Palmaria palmata* à l'obscurité pour différentes températures d'eau. La moyenne et l'intervalle de confiance des trois répliquats sont indiqués sur le graphique.

Nous constatons que la consommation d'oxygène est sensiblement identique, que les ormeaux soient alimentés en *L. digitata* ou en *P. palmata*. Les consommations en oxygène maximales sont de $0,086 \pm 0,009$ et $0,074 \pm 0,010$ $\text{mgO}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gPF}^{-1}$ à 24°C pour une alimentation en *L. digitata* et *P. palmata* respectivement; les consommations minimales sont observées à 12°C et sont de $0,031 \pm 0,005$; $0,027 \pm 0,002$ et $0,034 \pm 0,004$ $\text{mgO}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gPF}^{-1}$ chez les animaux à jeun, alimentés en *L. digitata* et alimentés en *P. palmata* respectivement.

V.2.5.3- Consommation d'oxygène par les algues fourrages

La consommation d'oxygène par les algues fourrages montre des différences importantes entre les trois répliquats, toutefois, les consommations d'oxygène sont statistiquement différentes en fonction de la température de l'eau (Tukey, $P < 0.01$). La consommation d'oxygène varie de $40 \text{ mgO}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ d'algue fraîche à $78 \text{ mgO}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ et $101 \text{ mgO}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$ à 24°C pour *Laminaria digitata* et *Palmaria palmata* respectivement. Une régression linéaire permet de connaître la consommation (C en $\text{mgO}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{kg}^{-1}$) d'un kilogramme d'algue fraîche par rapport à la température (T en $^\circ\text{C}$)(fig. 33).

<i>Laminaria digitata</i>	$C = 5.75 \times T - 29.57$	$r^2 = 0.79$; $F = 7.21$; $P > 0.05$ (E17)
<i>Palmaria palmata</i>	$C = 3.02 \times T - 8.76$	$r^2 = 0.57$; $F = 7.85$; $P > 0.05$ (E18)

V.4- Discussion

V.4.1- Influence de la salinité

L'ormeau se révèle très peu sensible aux différentes salinités que nous avons testées. Nous n'avons pas eu de mortalité pendant l'expérimentation et la salinité n'a que peu d'effet en tant que paramètre isolé. Notre étude montre qu'il n'y a pas de réduction statistique de croissance pour des salinités comprises entre 26 et 38‰. Peck (1983) a montré que l'ormeau pourrait avoir une croissance à 24 ‰. Les faibles diminutions de croissance et d'alimentation observées à 26‰ par rapport aux autres salinités testées semblent indiquer que cette salinité est la valeur minimale et compatible avec des taux maximaux de croissance. Les observations de Freeter et Graham (1964) puis La Touche *et al.* (1993) indiquent que l'ormeau est un animal strictement marin et que la salinité doit être comprise entre 30 et 35‰, mais qu'il peut supporter des salinités plus basses à condition qu'il ne subisse pas d'autres perturbations (des basses températures par exemple). Clavier et Richard (1985) indiquent que l'on trouve des ormeaux dans l'estuaire de la Rance, où ils sont soumis à des différences de salinité qui ne semblent pas modifier leur croissance.

Les capacités d'adaptation de l'ormeau à des variations de salinité semblent relativement élevées et compatibles avec les contraintes d'un élevage en circuit fermé. Les limites de tolérance de cette espèce dépassent en effet largement les variations normales constatées dans ce type de structure d'élevage.

V.4.2- Influence du système carbonique

Chez *H. tuberculata*, la croissance pondérale ne varie pas pour des alcalinités comprises entre 1,5 et 4,5 meq.l⁻¹ mais l'accroissement de la coquille est sensiblement plus rapide lorsque l'alcalinité est importante. La croissance diminue rapidement pour une alcalinité de 0,5 meq.l⁻¹. D'après les expressions mathématiques, la diminution de 50% de la croissance est obtenue pour une alcalinité de 0,58 meq.l⁻¹. Chez *H. tuberculata*, la coquille forme une protection partielle qui ne recouvre que la masse viscérale, la croissance pondérale n'est donc pas strictement liée à l'accroissement de la coquille. Le rapport entre les parties molle et la coquille fluctue au cours de l'année (Clavier et Richard, 1985; Chapitre 6). Il est probable que la croissance d'*H. tuberculata* soit limitée par la croissance de ses parties molles.

Les processus de biominéralisation chez les invertébrés sont influencés par des facteurs internes et externes (Saleuddin *et al.*, 1995). Dubois et Chen (1989) distinguent deux procédés de biominéralisation; un procédé biologique induit et un procédé biologique contrôlé, avec toutefois un large éventail d'exemples entre ces deux processus extrêmes. Le processus d'induction est le stade où le minéral se forme par l'élaboration d'une matrice organique sur laquelle viennent se former les cristaux minéraux. Dans le cadre du processus de contrôle biologique, la minéralisation est strictement régulée par l'animal.

Chez les mollusques, bien que certains facteurs physiques influencent la croissance de la coquille directement (température), le contrôle hormonal est déterminant (Geraerts, 1976; Dogterom et Van der Schors, 1980; Saleuddin et Kunigelis, 1984; Saleuddin *et al.*, 1995). D'autres facteurs externes autres que la température influencent également la croissance mais par l'intermédiaire d'une action hormonale, c'est le cas pour la lumière (Kunigelis et Saleuddin, 1978). La minéralisation est réalisée par l'intermédiaire du transport actif de calcium du manteau contrôlé par une hormone (Saleuddin et Kunigelis, 1984). L'analyse de la composition chimique de la coquille de plusieurs espèces d'ormeaux indique une variabilité importante de minéraux d'origine strictement biologique et donc un contrôle génétique important (Dauphin et Denis, 1995). Toutefois, les résultats de cette étude indiquent que la croissance de la coquille est accélérée par la présence de carbonates en quantité importante.

Les observations montrent donc que la biominéralisation chez l'ormeau est plutôt un processus de contrôle biologique, mais que la concentration en carbonate influence la vitesse d'accroissement de la coquille. Toutefois cette étude ne permet pas de mettre en évidence que ces apports en carbonates n'impliquent pas de modification dans la structure des minéraux.

L'exposition des ormeaux à des concentrations élevées en CO_2 induit un ralentissement ou un arrêt de la croissance. Les expressions mathématiques permettent entre autres de calculer la valeur responsable d'une diminution de 50% de la croissance pondérale: soit $0,480 \text{ mmol.l}^{-1}$ pour *H. tuberculata*. Chez les poissons, l'augmentation de la concentration en CO_2 et la diminution du pH entraînent une diminution de l'affinité du pigment respiratoire pour l'oxygène (effet Bohr)(Spotte, 1979). Les ectothermes montrent des réponses variées à l'effet Bohr mais la plupart des invertébrés ne montrent pas de réponse (Spotte, 1979). En eau douce, Smart *et al.* (1979), indiquent une baisse de croissance pour

Salmo gairdneri pour une concentration de 50-60 mg.l⁻¹ (1,13-1,36 mmol.l⁻¹) par néphrocalcinose (dépôt de calcaire dans les reins).

Dans nos structures d'élevage les concentrations en CO₂ peuvent atteindre exceptionnellement dix fois les concentrations normales en CO₂ de l'eau de mer. Cela impliquerait des baisses de croissance de 9% pour *H. tuberculata* selon l'expression mathématique déterminée dans cette étude.

V.4.3- Influences des sels azotés

Les expérimentations réalisées permettent de connaître le seuil de toxicité au delà duquel les ormeaux *H. tuberculata* montrent une diminution de croissance significative. Ces observations ont des implications majeures en aquaculture car elles vont permettre de calculer les renouvellements d'eau à effectuer périodiquement, calculer les densités maximales et étudier le bien fondé de la mise en place de filtres biologiques.

Les valeurs obtenues sont difficiles à comparer avec les données existant dans la littérature car la plupart des auteurs étudient la LC50. Toutefois, on peut appliquer le coefficient empirique de Sprague (1971) qui indique un "niveau acceptable" (ou "seuil acceptable") égal à 10% de la LC50 à long terme. D'autre part la majorité des études de toxicité des sels azotés ont été réalisées sur les crevettes ainsi que sur les salmonidés (truite et saumon). Or d'après les travaux de Crawford et Allen (1977) et Weber (1966), les espèces d'eau douce seraient plus sensibles que les espèces d'eau de mer à cause de la présence en eau de mer de calcium en quantité importante qui inhiberait l'action des sels azotés et plus particulièrement des nitrites et des nitrates.

Les expérimentations ont été réalisées sur des animaux en phase de grossissement, les résultats obtenus ne peuvent pas être extrapolés aux animaux en prégrossissement (inférieur à 10 mm) et en nurserie.

V.4.3.1- L'ammoniaque

Nous pouvons déterminer un seuil acceptable en ammoniaque de $1 \text{ mgN-NH}_3\cdot\text{l}^{-1}$ (soit $0,045 \text{ mgN-NH}_3\cdot\text{l}^{-1}$) pour l'ormeau et une légère toxicité à $5 \text{ mgN-NH}_3\cdot\text{l}^{-1}$ ($0,226 \text{ mgN-NH}_3\cdot\text{l}^{-1}$). Des valeurs similaires sont obtenues sur *Paracentrotus lividus* dans les mêmes conditions expérimentales (Basuyaux et Mathieu, in press) Chen et Lei (1990) et Chen *et al.* (1990) trouvent un 144h-LC50 de 42,6 et 36,71 $\text{mgN-NH}_3\cdot\text{l}^{-1}$ pour la crevette *P. monodon* post-juvenile et juvénile respectivement, soit des seuils acceptables de l'ordre de 4,26 et 3,67 $\text{mgN-NH}_3\cdot\text{l}^{-1}$. Chen et Lin (1992b), trouvent un 56 j-LC50 de 10,15 $\text{mgN-NH}_3\cdot\text{l}^{-1}$ pour *P. penicillatus* juvéniles, soit un seuil acceptable de 1,01 $\text{mgN-NH}_3\cdot\text{l}^{-1}$. Daniels et Boyd (1987) trouvent des 96h-LC50 de 0,98 et 1,72 $\text{mgN-NH}_3\cdot\text{l}^{-1}$ pour la truite de mer, *Cynoscion nebulosus*, âgée de 1 et 4 mois respectivement, soit des seuils acceptables de l'ordre de 0,098 et 0,172 $\text{mgN-NH}_3\cdot\text{l}^{-1}$. Les valeurs que nous obtenons sont similaires à celles qui sont observées sur les espèces de crevettes et de poissons d'eau de mer car les seuils acceptables calculés se situent dans la gamme 1 à 5 $\text{mgN-NH}_3\cdot\text{l}^{-1}$ ($0,045\text{-}0,226 \text{ mgN-NH}_3\cdot\text{l}^{-1}$) que nous avons déterminée. Les valeurs de seuil acceptable calculées avec le coefficient de Weber (1966) sont souvent surévaluées car elles ne sont pas calculées sur le \propto LC50 mais sur des LC50 à 96 ou 144 h. Chen et Lin (1992b) qui utilisent une 56j-LC50 obtiennent un seuil acceptable de 1,01 $\text{mgN-NH}_3\cdot\text{l}^{-1}$ soit le même que celui que nous avons déterminé.

Les données sur des espèces d'eau douce telles que *Macrobrachium rosenbergii* sont légèrement supérieures (Strauss *et al.*, 1991), (seuil acceptable de 0,202 $\text{mgN-NH}_3\cdot\text{l}^{-1}$ calculé à partir de la 96h-LC50). De plus les données de Colt et Tchobanoglous (1976) sur le poisson chat *Ictalurus punctatus*, permettent de calculer un seuil acceptable de 0,38 $\text{mgN-NH}_3\cdot\text{l}^{-1}$ (à partir d'une 96h-LC50), nettement supérieur aux valeurs que nous obtenons. Nous pouvons donc dire que *H. tuberculata* se comporte d'une façon similaire aux espèces d'eau de mer étudiées et notamment à la crevette et à la truite de mer.

V.4.3.2- Les nitrites

Le seuil acceptable pour l'ormeau est supérieur à 5 $\text{mgN-NO}_2\cdot\text{l}^{-1}$. Dans les mêmes conditions expérimentales, Basuyaux et Mathieu (in press) indique un seuil acceptable de 1-2 $\text{mgN-NO}_2\cdot\text{l}^{-1}$ pour *Paracentrotus lividus*. Colt et Armstrong (1981), dans un travail de synthèse sur la toxicité des nitrites sur les crustacés, mollusques et poissons, indiquent une valeurs de LC50 à 96 h compris entre 8,5 et 15,4 $\text{mgN-NO}_2\cdot\text{l}^{-1}$. Ceci implique un niveau acceptable de 0,85 à 1,54 mgN/l . Sprague (1971) propose un seuil acceptable de 1,36 $\text{mgN-NO}_2\cdot\text{l}^{-1}$ (basé sur la 96h-LC50) pour les larves de *P. monodon*; cette valeur est plus haute que les valeurs calculées par Jayasankar et Muthu. (1983) sur *P. indicus* qui trouvent des seuils acceptables de 0,18 $\text{mgN-NO}_2\cdot\text{l}^{-1}$. Les données de Chen et Lin (1992b) permettent de calculer

des seuils acceptables de 4,09 et 3,85 mgN-NO₂.l⁻¹ pour les juvéniles de *P. penicillatus* à 34 et 25 ppm. Chen et Lei (1990) indiquent une concentration maximum acceptable pour la croissance et la mue de *P. monodon* de 2 mgN-NO₂.l⁻¹ et qu'une concentration de 4 mgN-NO₂/l réduit la croissance pondérale de 13,7% par rapport au témoin après 30 jours d'exposition. Wickins (1976) indique qu'une concentration de 6,4 mgN-NO₂.l⁻¹ entraîne une diminution de 50% de croissance pondérale pour *P. indicus* après 34 j. En ce qui concerne les poissons, Crawford et Allen (1977) n'observent pas de mortalité sur le saumon pour des concentrations de 10 mgN-NO₂.l⁻¹ et pas non plus d'effet de stress pour une concentration de 0,5 mgN-NO₂.l⁻¹.

Pour ce qui est des espèces d'eau douce, Colt et Armstrong (1981) indiquent que la croissance du poisson chat est réduite pour des concentrations de 1,6 mgN-NO₂.l⁻¹. Pour les crevettes, *M. rosenbergii*, Armstrong *et al.* (1976) constatent une diminution de 35% de croissance pour une concentration de 1,8 mgN-NO₂.l⁻¹ après 8 jours d'exposition par rapport au contrôle.

Les données bibliographiques indiquent en général des seuils acceptables de 1 à 2 mgN-NO₂.l⁻¹, comme c'est le cas chez l'oursin *P. lividus* (Basuyaux et Mathieu, in press.). Aucun auteur ne cite l'effet positif des nitrites sur la croissance chez l'ormeau. Toutefois Chen et Chen (1992) indiquent une diminution de la concentration en NO₂ dans les premières heures après le remplacement quotidien de la solution test qu'ils attribuent à une absorption par certains tissus. Toutefois dans notre cas, l'hypothèse la plus probable est une assimilation de l'azote par les algues fourrages, ensuite ingérées par les ormeaux. La toxicité des nitrites ne serait effective que pour des concentrations beaucoup plus élevées.

V.4.3.3- Les nitrates

La concentration acceptable se situe pour l'ormeau, *H. tuberculata* entre 100 et 250 mgN-NO₃.l⁻¹. Toutefois, il semble qu'il existe aussi un effet positif des nitrates qui permettent une meilleure croissance pour des concentrations de 50 mgN-NO₃.l⁻¹. Les nitrates n'étant pas considérés comme toxiques, peu d'études de leurs effets ont été réalisées. Toutefois, Basuyaux et Mathieu (in press) dans les mêmes conditions trouvent un seuil acceptable entre 100 et 250 mgN-NO₃.l⁻¹ chez l'oursin *P. lividus*. Or en circuit fermé ou semi fermé, les concentrations en nitrates sont souvent très supérieures à ce qui est observé dans la nature (Kinne, 1976). D'une part par l'apport important lors de l'alimentation des larves avec des microalgues dont l'eau est très riche en nitrates (Kinne, 1976; Liao, 1985) et d'autre part par le manque de zone anoxique dans les structures d'élevages, zone permettant d'éliminer les nitrates en azote gazeux

(Gaujous, 1995). Généralement le niveau acceptable en nitrates dans les eaux d'élevage est de 20 mgN-NO₃.l⁻¹ (88,6 mgNO₃.l⁻¹) (Kinne, 1976, Spotte, 1979). La plupart des données sur les seuils de toxicité sont très élevées; Colt et Armstrong (1981) trouvent des LC50 de l'ordre du gramme N-NO₃.l⁻¹ soit un seuil acceptable de l'ordre de 100 mgN-NO₃/l. Pour les poissons d'eau douce, Gradba *et al.* (1974) trouvent que des concentrations en nitrates de l'ordre de 5 mgN-NO₃.l⁻¹ provoquent un effet nocif sur la truite par augmentation de ferrihémoglobine. Muir *et al.* (1991) montrent que les larves de *P. monodon* sont très sensibles aux nitrates avec des concentrations de 2 à 20 mgN-NO₃.l⁻¹.

Il semble que la toxicité des nitrates soit assez différente selon les espèces et le stade de développement. Toutefois, les concentrations trouvées dans cette étude sont assez similaires au seuil acceptable trouvé pour les espèces marines adultes. Les poissons d'eau douce et les larves seraient beaucoup plus sensibles et la toxicité serait liée au phénomène d'osmorégulation chez les animaux aquatiques (Colt et Tchobanoglous, 1976). Pour expliquer l'augmentation de croissance lors de la présence de nitrates, nous pouvons imaginer la même hypothèse que pour les nitrites. Cette hypothèse pourrait être vérifiée par utilisation d'azote radioactif.

V.4.4- Influence du zinc

H. tuberculata est sensible au zinc; en effet, une perte de poids apparaît pour des concentrations de 0,4 mgZn.l⁻¹, ce qui entraîne probablement une mortalité à plus long terme. Nous observons des mortalités pour une concentration de 0,8 mgZn.l⁻¹. L'arrêt de croissance pondérale calculé d'après la droite de régression se situe pour une concentration de 0,34 mgZn.l⁻¹. Si l'on considère que l'arrêt de croissance peut être un signe précurseur de la mortalité, ces valeurs doivent être proches du LC50 à long terme. On peut appliquer le coefficient de Sprague (1971) qui indique un "niveau acceptable" égal à 10% du LC50 à long terme, ce qui implique un niveau acceptable de 0,034 mgZn.l⁻¹. Il semblerait que la diminution de croissance soit consécutive à la diminution de prise d'alimentation par les animaux. Basuyaux et Mathieu (in prep.) indiquent un seuil acceptable de 0.088 mgZn.l⁻¹ chez l'oursins *P. lividus* dans les mêmes conditions expérimentales. Ces valeurs sont à comparer aux LC50 obtenues sur les premiers stades d'autres espèces. Dinnel *et al.* (1989) trouvent des valeurs proches de 0,3 mgZn.l⁻¹ (96hEC50) pour le sperme d'oursin (entre 0,262 et 0,383 mgZn.l⁻¹ selon l'espèce) mais des concentrations beaucoup plus faibles pour les embryons (entre 0,023 et 0,051 mgZn.l⁻¹). Pavicic *et al.* (1994) indiquent que le zinc est beaucoup plus toxique pendant les premiers stades chez la moule. Bougis (1961) indique qu'une concentration de 0,2 mgZn.l⁻¹ perturbe notablement le développement des larves

d'oursins, et 0,03 mgZn.l⁻¹ exerce un effet toxique. Les valeurs pour les larves d'ormeaux sont légèrement plus élevées, Hunt et Anderson (1989) indiquent un 48hEC50 de 0,068mgZn.l⁻¹ et ne constatent pas d'effet à 48 heures pour une dose de 0,038 g.l⁻¹. Malheureusement ces auteurs ne donnent pas de seuil de toxicité chez les adultes.

La résistance au zinc est très variable en fonction de l'espèce. Strömberg (1982) indique une diminution de croissance de *Mytilus edulis* (mollusque) pour des concentrations de 0,01 mgZn.l⁻¹ avec 48 h d'exposition. Lussier *et al.* (1985) indiquent un 96h-LC50 de 0,5 mgZn.l⁻¹ chez *Mysidopsis bahia* (crustacé) et Reish (1978) un 96h-LC50 de 10,7 mgZn.l⁻¹ chez *Capitella capitata* (polychaète).

La concentration létale en zinc est très variable en fonction des paramètres physico-chimiques de l'eau ainsi que de la condition des animaux utilisés dans les expériences. En effet, plusieurs auteurs (revue dans Skidmore, 1964; Bradley et Sprague, 1985) indiquent que le CaCO₃ joue un rôle très important dans le degré de toxicité du zinc; plus l'alcalinité est importante, plus les taux de survie sont importants. Il existerait un effet antagoniste entre le calcium et le zinc (Lloyd, 1960; Matthiessen et Brafield, 1973). Cela implique que nos valeurs sont probablement sous-évaluées par rapport à une eau de mer standard. En effet, l'eau de mer utilisée dans nos expériences est une eau de forage sous dune environ deux fois plus riche en carbonates qu'une eau de mer standard.

L'oxygène est un facteur pouvant modifier la concentration létale. Lloyd (1960) indique sur la truite arc en ciel qu'une réduction de la concentration en oxygène de 8,9 à 3,8 mgO₂/l implique une diminution de la dose létale d'un facteur 1,4. Selon Mouabad *et al.* (1988), la consommation d'oxygène par *Dreissena polymorpha* augmente avec la concentration en zinc. L'hypothèse avancée par ces auteurs étant une augmentation des dépenses énergétiques due à l'altération physiologique provoquée par le métal et l'évacuation active de granules métalliques demandant une augmentation de la production de mucus (George et Pirie, 1980; Mouabad *et al.*, 1988). Dans les structures d'élevage, la concentration en oxygène peut être inférieure à la saturation provoquant ainsi une sensibilité accrue au zinc. D'autre part, l'augmentation du taux de conversion dans notre expérience peut avoir la même origine que l'augmentation de la consommation d'oxygène pour *Dreissena polymorpha* (Mouabad *et al.*, 1988), c'est à dire une augmentation des dépenses énergétiques de l'animal pour évacuer les sels métalliques.

Vis à vis de ces paramètres, la température d'élevage est également un facteur important (Skidmore, 1964; Bradley et Sprague, 1985; Mouabad *et al.*, 1988). L'augmentation de la température augmentant la sensibilité des animaux au zinc. La température de l'eau utilisée pour les mesures de toxicité du zinc correspondent aux conditions optimales précédemment définies pour l'élevage.

La variation de la concentration létale en fonction de la taille des individus est discutée par plusieurs auteurs dont les résultats sont contradictoires, toutefois, il apparaît des

différences très importantes entre les larves et les adultes (Skidmore, 1964). Pour d'autres sels métalliques (Cuivre et argent) et pour la crevette, les LC50 pour l'adulte sont très supérieures aux LC50 du sperme et des embryons, mais cette constatation est inversée pour le cadmium (Dinnel *et al.*, 1989). Nos expériences ont été réalisées sur des individus de petite taille mais nous ne pouvons pas apprécier l'impact sur des individus de grande taille.

Tous les paramètres physico-chimiques de l'eau peuvent être à l'origine de variations dans la réponse toxique du zinc. Ces variations ont deux origines: la forme chimique du zinc peut varier en fonction des paramètres physico-chimiques (température, pH, alcalinité, autres composés présents), et peut être plus ou moins toxique pour les animaux; soit le zinc précipite (Maarouf *et al.*, 1988) soit il est complexé (Brunetti *et al.*, 1991). Le zinc peut également avoir une influence amplifiée si l'animal est affaibli par un autre facteur. Des résultats similaires sont observés pour la toxicité des composés azotés en fonction de la température, de la salinité, de l'oxygène, du stade de développement (Chen et Lin, 1991, 1992a,b; Straus *et al.*, 1991, Chen et Nan, 1992).

Les mécanismes de la toxicité des métaux lourds ne sont pas encore totalement expliqués et semblent différents selon les métaux. En effet, si certains métaux ont un effet additif (Zn + Cd) d'autre ont un effet synergique (Zn + Ni) et d'autres un effet antagoniste (Skidmore, 1964), ce qui montre bien que les métaux lourds n'ont pas la même action sur la physiologie des animaux. Pour le zinc, une hypothèse est souvent retenue. Il agirait directement sur les branchies provoquant une inflammation et le détachement des cellules épithéliales augmentant la distance de diffusion entre l'eau et le sang, des granulocytes ensuite apparaissent dans les lamelles (Skidmore et Tovell, 1972; Matthiessen et Bradfield, 1973). Certains auteurs constatent une production importante de mucus pour évacuer par exocytose des granules concentrés en métal (George et Pirie, 1980; Mouabad *et al.*, 1988). Il peut aussi se produire une coagulation du mucus sur les branchies provoquant une diminution des échanges gazeux, de l'excrétion azotée, de la balance osmotique et de la circulation sanguine (Skidmore, 1964, Mouabad *et al.*, 1988) entraînant la mort des individus.

Il en résulte que les concentrations létales que l'on peut dégager de cette étude sont nettement fonction des paramètres physico-chimiques de l'eau d'élevage. D'autre part, l'action directe sur les branchies et la possibilité d'évacuer les sels de zinc de l'organisme permettent de supposer que les incidents physiologiques provoqués par le zinc ne sont pas irréversibles et disparaissent lorsque les animaux ne sont plus exposés.

V.4.5-Consommation en oxygène

Le résultat de l'analyse multirégression en fonction de la température et du poids total des ormeaux pour chaque régime alimentaire est indiqué dans les tableaux 18 (régression exponentielle) et 19 (régression linéaire). Nous observons de meilleurs coefficients de corrélation pour les régressions exponentielles que pour les régressions linéaires.

Tableau 18

Résultats de l'analyse multirégression exponentielle de la consommation d'oxygène (R en $\text{mgO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$) en fonction du poids total (P en g) et de la température (T en $^{\circ}\text{C}$): $R = a P^b T^c$. Le nombre d'expérimentations (n), les indices de probabilité F et P sont indiqués pour les ormeaux sous différents régimes alimentaires.

	a	b	c	n	r^2	F	P
A jeun (E19)	0,00776	0,701	0,971	74	0,93	212,9	<0,001
Palmaria (E20)	0,00801	0,733	0,988	75	0,90	148,3	<0,001
Laminaire (E21)	0,00149	0,752	1,572	84	0,93	270,3	<0,001

Tableau 19

Résultats de l'analyse multirégression linéaire de la consommation d'oxygène (R en $\text{mgO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$) en fonction du poids total (P en g) et de la température (T en $^{\circ}\text{C}$): $R = a + bP + cT$. Le nombre d'expérimentations (n), les indices de probabilité F et P sont indiqués pour les ormeaux sous différents régimes alimentaires.

	a	b	c	n	r^2	F	P
A jeun (E22)	-1,5559	0,0330	0,1054	74	0,92	110,69	<0,001
Palmaria (E23)	-1,8474	0,0376	0,1340	75	0,87	204,8	<0,001
Laminaire (E24)	-3,0397	0,0410	0,1988	84	0,91	186,4	<0,001

Les consommations d'oxygène de l'ormeau, *H. tuberculata*, en phase de grossissement sont déterminées pour trois régimes alimentaires et cinq températures d'élevage en fonction de la taille des animaux. Ces consommations sont modélisées pour chaque régime alimentaire. La plupart des auteurs utilisent une expression exponentielle afin de modéliser la consommation d'oxygène. Si cette expression est proche de la réalité physiologique, elle est très mal adaptée en élevage. En effet, pour connaître la consommation globale d'une structure d'élevage, il faudrait connaître la taille de chaque individu avec l'expression exponentielle. Or si nous utilisons une modélisation linéaire de la consommation, il suffit de connaître le

nombre et la biomasse globale des animaux en élevage pour déterminer les besoins en oxygène qui sont alors:

$$\text{Besoins en oxygène} = n (a + c T) + b B$$

où n est le nombre d'individus, B la biomasse (en g), T la température d'élevage (en °C) et a, b, et c les coefficients déterminés dans cette étude.

Cette relation donne une bonne approximation pour des ormeaux dont le poids est compris entre 10 et 90 g et des oursins dont le poids est compris entre 5 et 60 g, soit dans la partie linéaire de la courbe de la consommation d'oxygène en fonction de la taille. Pour des animaux de petite taille, l'approximation serait surévaluée.

Pour un ormeau de 10 g de poids frais total à jeun, la consommation d'oxygène calculée par les modèles est de 0,71; 0,86 et 0,76 mgO₂.h⁻¹ pour le modèle exponentiel, linéaire et le modèle exponentiel de Gaty et Wilson (1986) respectivement. Pour un ormeau de 50 g de poids frais total, la consommation d'oxygène calculée est de 2,2; 2,2 et 3,0 mgO₂.l⁻¹ pour le modèle exponentiel, linéaire et le modèle de Gaty et Wilson (1986) respectivement. Nous constatons donc que les trois expressions donnent des résultats proches pour un animal de 10 g, avec une légère surévaluation pour le modèle linéaire. Par contre, pour un animal de 50 g de poids frais, il existe un écart assez important entre le modèle de Gaty et Wilson (1986) et les deux expressions développées dans cette étude qui donnent des résultats similaires. Gaty et Wilson (1986) utilisent dans leurs expériences des animaux de petites tailles (poids maximum de 12,56g), qui peut expliquer la différence observée dans la consommation d'oxygène; leur modélisation est meilleure pour les petites tailles que pour des individus de grandes tailles.

Nous pouvons comparer nos résultats avec ceux de Segawa (1991) qui travaille sur l'ormeau *Sulculus diversicolor aqualilis* à 24°C sur des animaux à jeun. Ainsi, l'expression mathématique qu'il donne permet de calculer la consommation d'oxygène pour un ormeau de 10 g après 15 jours de jeûne, soit une consommation de 0,886 mgO₂/h. Dans les mêmes conditions, le modèle exponentiel développé ci-dessus donne une valeur très proche de 0,853 mgO₂/h.

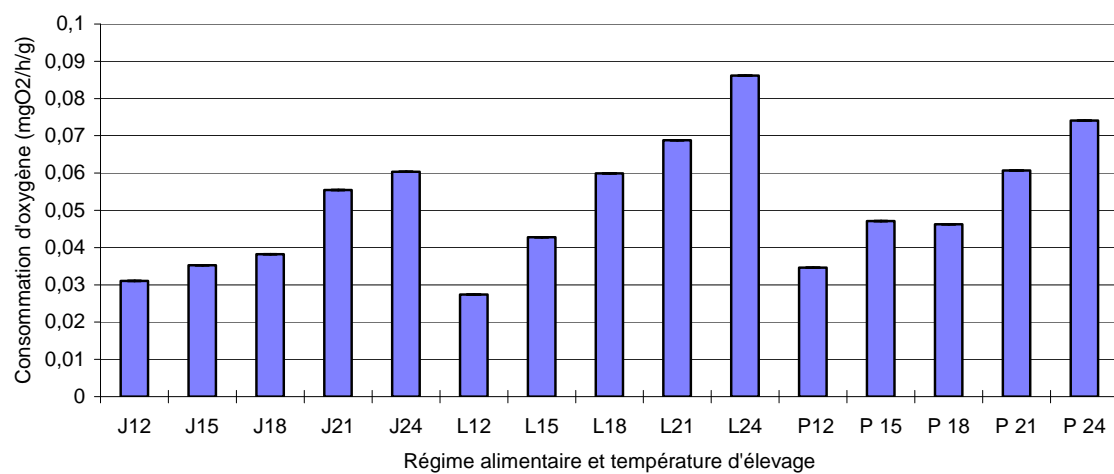


Figure 34.

Consommation d'oxygène chez l'ormeau pour cinq températures (12 à 24°C) et trois régimes alimentaires (J: à jeun; P: palmaria; et L: laminaires). Moyennes et intervalles de confiance (95%) sont indiqués.

La comparaison des résultats obtenus par Gaty et Wilson (1986) et d'autres auteurs, concernant plusieurs espèces de prosobranches (Bayne et Newell, 1983) place l'ormeau parmi les espèces à faibles besoins en oxygène. D'autres auteurs ont étudié la respiration de certains gastéropodes mais les conditions de mesure sont très différentes (température, alimentation) et rendent difficiles les comparaisons. Les modèles développés permettent de calculer la consommation dans différentes conditions. Comparé aux bivalves comme la moule *Mytilus edulis* dont la consommation est de 54 mgO₂.h⁻¹.kg⁻¹ (14°C, active)(Hamburger *et al.*, 1983) et 30 mgO₂.h⁻¹.kg⁻¹ (10°C, à jeun)(Widdows *et al.*, 1979), l'ormeau consommerait respectivement 70 et 45 mgO₂.kg⁻¹.h⁻¹ dans des conditions similaires. Ainsi, les consommations de l'ormeau et de la moule sont assez proches.

Le déplacement des animaux implique une forte augmentation de la consommation en oxygène (Newell et Pye, 1971; Uki et Kikuchi, 1975) mais dans les structures d'élevage l'accès permanent à l'alimentation en algues limite probablement le déplacement.

V.5- Conclusion

Les différents facteurs chimiques testés permettent de mettre en évidence des seuils de toxicité à partir desquels ces facteurs chimiques ont une influence négative sur la croissance. Le tableau 20 résume les principaux résultats en comparaison avec les valeurs indiquées par Basuyaux et Mathieu (in press et in prep.).

Tableau 20

Tableau récapitulatif des seuils de toxicité de l'ormeau pour les paramètres chimiques testés en comparaison avec l'oursn.

	Oursins	Ormeaux
Salinité (‰)	[32-35]	[29-38]
CO ₂ (mmol/l)	< 0,15	<0,15
AC (meq/l)	>1,5; la croissance est améliorée lorsque AC augmente	>1,5
NH ₃₋₄ (mgN/l)	<1	<1
NO ₂ (mgN/l)	<1	<5; effet positif pour 3 mgN/l
NO ₃ (mgN/l)	<100	<100; effet positif pour 50 mgN/l
Zn (mgZn/l)	<0,088	<0,034

Il apparaît clairement que l'oursin est plus sensible que l'ormeau à certains facteurs tels que la salinité, les carbonates et les sels azotés. En ce qui concerne le zinc, l'ormeau est plus sensible que l'oursin. Toutefois, les différences observées entre les deux espèces sont relativement peu importantes. Les seuils minimaux acceptables pour l'oxygène sont relativement bien connus pour de nombreuses espèces utilisées en aquaculture, ainsi, nous utiliserons un seuil minimal de 4 mgO₂/l. Les mesures de la respiration effectuées dans cette étude permettront de calculer les biomasses maximales en élevage par rapport à ce facteur. Il apparaît que pour une biomasse égale, les ormeaux consomment environ deux fois plus d'oxygène que les oursins (Basuyaux et Mathieu, in prep.).

Pour tous les paramètres chimiques étudiés, une expression mathématique des résultats a pu être déterminée. Toutefois, la plupart des expériences ont été réalisées pour une classe de taille, pour une température, en ne considérant qu'un seul facteur. Dans la suite du travail, nous extrapolerons ces résultats pour toutes les classes de taille et pour toutes les températures. Ainsi, nous calculerons un taux de toxicité (TT) pour chaque facteur:

$$TT_i = GRP(A) / GRP(normal)$$

pour un facteur i, où GRP(A) est la croissance pondérale calculée pour la concentration du facteur (salinité, azote, zinc...) et GRP(normal) le taux de croissance pondérale pour une concentration normale du facteur (Salinité: 35‰; [CO₂]: 0,015 mmol.l⁻¹; AC: 2,5 meq.l⁻¹, [NH₃]:[NO₂]:[NO₃]:[Zn]:0 mg.l⁻¹)

Chapitre VI

Suivi d'une structure d'élevage et comparaison biométrique avec les ormeaux du milieu naturel

VI.1- Introduction

Les expérimentations réalisées dans les chapitres précédents ont permis de préciser les valeurs de certains paramètres physico-chimiques permettant d'obtenir les meilleurs taux de croissance. Ces expérimentations ont été réalisées sur de courtes périodes, avec des animaux appartenant à une classe de taille donnée et dans des conditions assez différentes de l'élevage standard en circuit fermé. Ainsi, il apparaît nécessaire de réaliser une expérimentation sur une longue période afin de déterminer le comportement d'une cohorte d'individus et de mesurer la qualité de l'eau dans les structures d'élevage. Ceci permet en outre de vérifier que l'on reste dans les gammes optimales de croissance, particulièrement par rapport à la quantité d'azote dissous, d'oxygène, de gaz carbonique et de carbonates. Cette expérimentation est réalisée dans une enceinte strictement contrôlée où la biomasse et l'alimentation sont déterminées et les principaux paramètres physico-chimiques contrôlés.

Cet élevage d'une durée de deux ans a dû être commencé avant de connaître les optimums de tous les paramètres d'élevage, ainsi, des choix arbitraires ont dû être faits par rapport à certains paramètres tels que la température, les renouvellements d'eau, la salinité, la concentration en carbonates ou le rythme d'alimentation. Néanmoins, cette expérimentation permet de mieux comprendre le fonctionnement du système d'élevage et de déterminer la durée réelle pour obtenir des animaux de taille marchande. De même, une approche du bilan azoté du système peut ainsi être réalisée sur une longue période.

L'élimination du caractère saisonnier (température constante) dans l'élevage, devrait permettre d'éviter les variations importantes de la qualité de chair de l'ormeau pendant l'année et notamment sa mauvaise qualité constatée pendant la période estivale (Clavier & Richard, 1985). Cette étude doit permettre de comparer les paramètres biométriques des ormeaux d'élevage en circuit fermé en conditions contrôlées avec ceux des ormeaux des populations naturelles. Les informations sur la croissance des ormeaux (*Haliotis tuberculata*) en milieu naturel sont peu nombreuses et d'une manière générale, différentes populations peuvent ne pas avoir la même dynamique d'un site à un autre. Il est donc nécessaire d'apprécier la variabilité biométrique des populations naturelles, dans différentes stations de leur aire de répartition et dans le temps.

L'ormeau *Haliotis tuberculata* est signalé de Dunkerque (France) au Sénégal (Gaillard, 1958), mais sa densité est maximale dans la partie septentrionale de son aire de répartition soit de Cherbourg (Manche) à Concarneau (Finistère), (Clavier et Richard, 1985). Cette étude se propose dans un premier temps de faire une analyse biométrique de cinq sites afin de comparer des ormeaux de différents biotopes naturels à un instant donné, puis une analyse biométrique mensuelle sur le site des Iles Chausey, ces résultats étant ensuite comparés avec un suivi mensuel sur des ormeaux d'élevage.

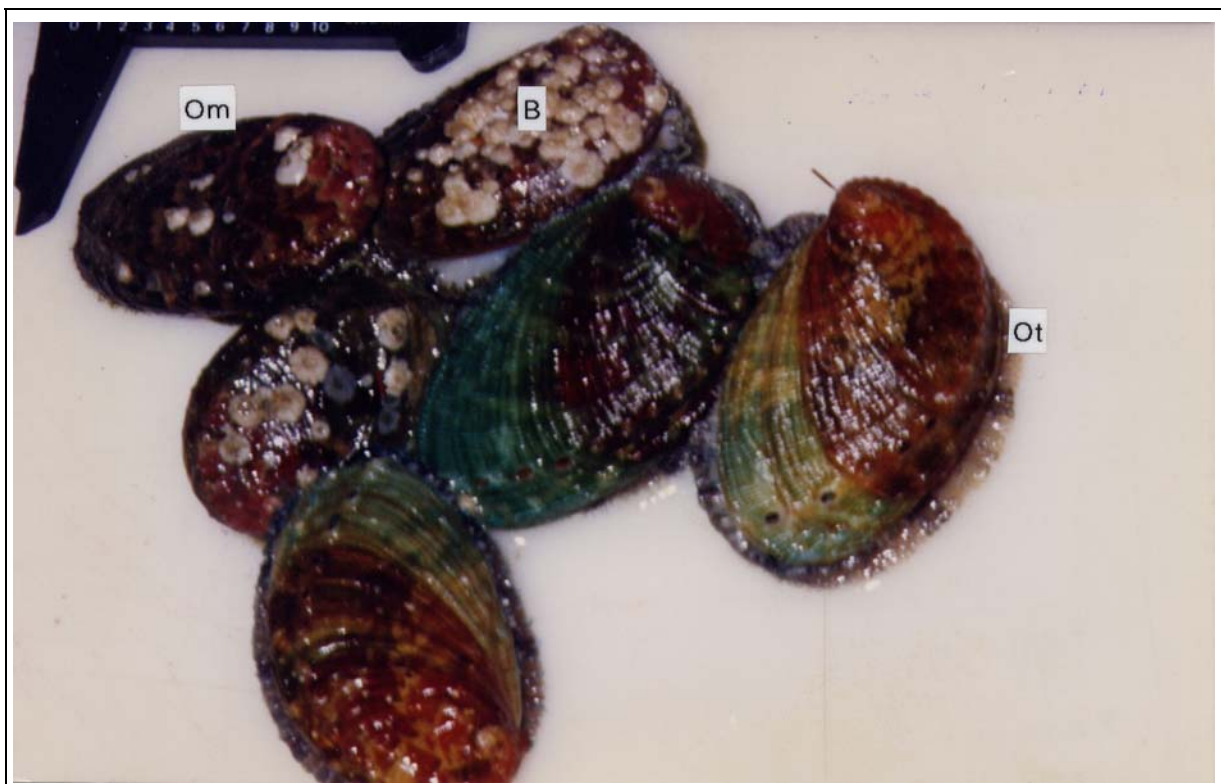


Photo 9

Haliotis tuberculata - B: *Balanus sp.*, Om: Ormeau élevé en mer, Ot: Ormeau élevé à terre.

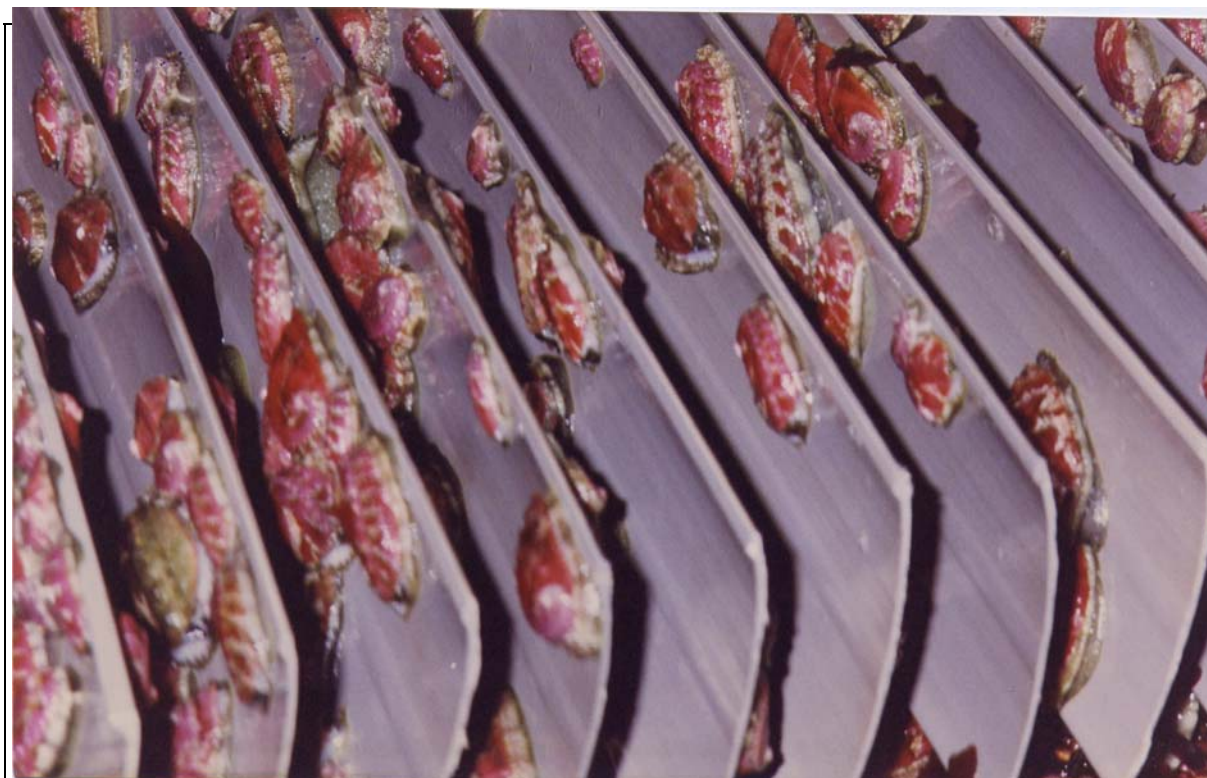


Photo 10

Haliotis tuberculata en élevage à terre sur leur support.

VI.2- Matériel et méthodes

VI.2.1- Les animaux

Une cohorte de 603 ormeaux âgés d'un an, d'une taille moyenne de 26.3 ± 4.3 mm pour un poids de 2.9 ± 1.4 g est placée dans une structure d'élevage d'octobre 1994 à octobre 1996.

Une trentaine d'animaux sont individuellement identifiés grâce à un carré numéroté de $6\text{mm} \times 6\text{mm}$, en matière plastique, fixé sur la coquille grâce à de la colle cyanocrilate après ponçage et séchage local de la coquille, selon la technique utilisée par Forster (1967) et reprise par Clavier and Richard (1985). Le marquage des ormeaux n'entraîne pas d'effet sur le comportement et l'activité des animaux (Braden et Shepherd, 1991; Hara et Kikuchi, 1992). Chaque mois ces animaux sont mesurés et pesés. Tous les trois mois (soit 8 périodes de trois mois), l'ensemble des individus de la cohorte est mesuré et pesé individuellement.

Jusqu'à l'âge de 12 mois les animaux sont alimentés avec l'algue rouge (*Palmaria palmata*) seule, entre 12 et 14 mois la proportion de *P. palmata* diminue régulièrement jusqu'à 20% au profit d'une algue brune (*Laminaria digitata*, 80%). Cette proportion est maintenue ensuite pendant toute la durée de l'élevage. L'alimentation est apportée sans limitation en moyenne tous les deux jours. Lorsque les algues se dégradent, elles sont retirées et pesées en séparant les deux espèces, les quantités retirées sont remplacées par des algues fraîches afin de conserver la proportion initiale.

Une observation quotidienne des animaux permet de retirer les animaux morts. La longueur de coquille de ces derniers est mesurée.

VI.2.2- Les structures d'élevage

La structure d'élevage (photo 11) est constituée de trois étages inclinés (2%) de 2.2 m de longueur et 0.6 m de large, d'une réserve de $2.4 \times 0.6 \times 0.5$ m, et d'une pompe débitant $8 \text{ m}^3/\text{h}$ environ. L'eau de mer, pompée dans la réserve est envoyée en amont de l'étage le plus haut, puis circule ensuite par gravité dans chaque étage pour retomber dans la réserve. Le volume d'eau total dans la structure d'élevage et la réserve est de 750 l. Chaque jour, un renouvellement de 120 litres d'eau de mer est effectué. La température est maintenue constante ($19 \pm 1^\circ\text{C}$) par un système de régulation thermique. Les ormeaux sont disposés directement dans la structure d'élevage où sont placés des abris en PVC en forme de lames perpendiculaires au courant (d'une hauteur de 6 cm) et espacées de 3 cm (photo 10). Une réserve d'eau de mer de 120 l permet de stocker l'eau pendant 24 h afin de limiter les chocs

thermiques et de dégazer le CO₂ en excès. Lors d'émissions de gamètes par les animaux, un renouvellement massif de l'eau est effectué (200-300%)

VI.2.3- Mesures physico-chimiques de l'eau d'élevage

L'ammoniaque, les nitrites, les nitrates, le pH et la salinité sont mesurés chaque jour dans l'eau de forage et l'eau d'élevage. L'alcalinité et la concentration en CO₂ sont mesurées chaque semaine. L'oxygène dissous est mesuré périodiquement mais sa valeur est toujours supérieure à 95% de la saturation. Deux analyses bactériologiques portant sur la flore totale et les vibrions sont réalisées chaque semaine.

Plusieurs récoltes des fèces sont effectués pendant la période d'élevage. Un filet à plancton de 50µm de vide de maille est placé à la fin du plateau le plus en aval pendant 24h récoltant ainsi tous les fèces produites pendant cette période, une chasse d'eau avant la mise en place du filet et juste avant de le retirer permet de limiter l'accumulation sur les plateaux d'élevage. Les fèces sont ensuite tamisées sur 6 tamis: 1000µm, 500 µm, 300µm, 150µm, 100µm et 50µm. Les fèces récoltées sont pesées avant et après passage à l'étude à 90°C ventilée jusqu'à stabilisation du poids.

VI.2.4- Expression des résultats

VI.2.4.1- Productions nette, brute et morte

La production nette (Pn en gramme) est la différence entre la biomasse finale et initiale, la perte par mortalité (Pm en gramme) est le nombre d'animaux morts multiplié par le poids moyen d'un individu dans la période concernée. La production brute (Pb en gramme) est la somme de Pn et Pm.

VI.2.4.2- Taux de mortalité

Pour les ormeaux, la mortalité est comptabilisée chaque jour. La longueur de coquille des animaux morts est mesurée. Une moyenne annuelle est ensuite calculée en fin d'expérimentation



Photo 11

Structure d'élevage expérimentale - A: arrivée d'eau de recirculation, C: chute d'eau, E: échangeur thermique, G: goulotte, P: panier avec les animaux, R: réserve.

VI.2.4.3- Coefficient d'occupation spatiale

Un coefficient d'occupation spatiale est calculé (Richard, comm. pers.) suivant la formule suivante:

$$K = \frac{St}{Si.n}$$

Où St (en mm²) est la surface totale disponible (y compris les bords et les abris), Si la surface moyenne individuelle (en mm²) et n le nombre d'individus sur la surface considérée.

VI.2.5- Matériel et méthodes pour la comparaison biométrique de l'ormeau d'élevage et de l'ormeau de la nature

VI.2.5.1- Sites de prélèvements

Les sites choisis sont situés sur toute la zone de répartition maximale soit du nord au sud: Cherbourg, Les Iles Chausey, Paimpol, Le Conquet (Brest), Les Iles de Glénan. La région de Brest jusqu'aux Abers a été visitée sans succès, seulement deux ormeaux ont été trouvés sur le site de Lampol-Plouarzel (Brest-nord), ainsi que quelques coquilles vides, le site du Conquet ne sera donc pas retenu dans cette étude.

Plusieurs sondages par site sont effectués afin de trouver une zone où la densité est suffisante pour effectuer un prélèvement d'une trentaine d'individus de toutes tailles. Les prélèvements sur les cinq sites sont effectués au mois de juillet 1994. La température de l'eau varie de 15 à 16°C selon le site et la profondeur.

L'étude biométrique a été effectuée sur un échantillon de 132 ormeaux répartis suivant les sites de la façon suivante: Paimpol (32), Cherbourg (28), Glénan (43), Chausey (29).

Les variations annuelles pour les animaux du milieu naturel seront estimées à partir d'ormeaux prélevés sur le site des Iles Chausey. Après avoir sondé plusieurs sites nous avons retenu le site de la Grande Helluaire-ouest où la densité bien que moyenne nous a paru suffisante pour y pratiquer nos prélèvements pendant un an. Un prélèvement de trente individus par mois est réalisé de mars 1994 à avril 1995, sauf mai 1994, octobre 1994, et

janvier 1995 pour des raisons météorologiques. La température de l'eau sur le site est mesurée à chaque prélèvement et varie de 8°C (février) à 18°C (août).

La zone de prélèvement s'étend sur une centaine de mètres de longueur et d'une vingtaine de mètres de largeur, la profondeur maximale est d'une dizaine de mètres en dessous du zéro des cartes. Le zone est constituée de roches granitiques moyennement faillées avec des petits champs de blocs de toutes tailles. Ce type de substrat est particulièrement apprécié des ormeaux (habitats préférentiels des ormeaux selon Clavier & Richard (1985), Stephenson (1924), Forster (1962), Forster *et al.* (1982), Cooper *et al.* (1977), Breen (1980), Inoue (1976)). Cette zone, orientée sud/sud-ouest, est délimitée vers le large par un banc de sable moyennement fin.

VI.2.5.2- Les animaux d'élevage

Les animaux sont issus de la cohorte étudiée précédemment, les prélèvements ont débuté en août 1995 et se sont terminés en juillet 1996. Chaque mois, dix animaux ont été prélevés de façon à respecter l'histogramme des fréquences de taille de la cohorte.

VI.2.5.3- Mesures prises en compte

Chaque individu est mesuré (poids, longueur, largeur) immédiatement après le prélèvement. La dissection de chaque individu va permettre, ensuite, de peser la coquille, le muscle (avec la tête) et les viscères (avec la gonade) en poids frais et en poids sec. Sur la coquille, le nombre de trous exhalants, la mesure de la hauteur ainsi que le niveau d'incrustations sont évalués.

La longueur, la largeur et la hauteur sont mesurées à l'aide d'un pied à coulisse avec une précision de $\pm 0,1$ mm. La mesure de la hauteur de la coquille est effectuée en posant cette dernière à plat (Newman, 1968).

Les poids sont appréciés sur une balance au centième de gramme selon le protocole suivant:

L'animal est égoutté (posé sur la coquille) durant cinq minutes sur du papier absorbant (méthode validée) afin d'éliminer l'eau située sur la coquille ainsi que dans la cavité palléale. L'ormeau est ensuite pesé pour déterminer le poids frais de l'animal (Ptf).

L'ormeau est disséqué pour séparer le muscle, la masse viscérale et la coquille. A l'aide d'un couteau, on sépare la coquille du muscle et des viscères en sectionnant la tige charnue du pied qui adhère à la coquille. Pour cela, on introduit la lame dans la région antérieure gauche entre la coquille et les viscères en prenant garde de ne pas endommager les viscères. La coquille est ensuite essuyée à l'aide de papier absorbant, numérotée puis pesée (Pcf). Le muscle (avec la tête) est égoutté puis pesé (Pmf), les viscères sont pesés (Pvf). La quantité d'eau qui se trouve dans la cavité paléale est calculée:

$$\text{eau libre} = \text{Ptf} - \text{Pcf} - \text{Pvf} - \text{Pmf}$$

Les poids secs sont obtenus après stabilisation du poids à l'étuve ventilée (90°C). Une analyse C/N sur analyseur CHN (Perkin Elmer Mod 240) est réalisée sur les viscères et le muscle.

L'incrustation de certains organismes (*Cliona celata*, *Polydora sp.*), sur la coquille est parfois importante (Clavier, 1992c), nous avons donc défini un niveau d'incrustation qui est la différence pondérale entre la coquille séchée et la coquille débarrassée de ses incrustations à l'aide d'une brosse métallique. Le taux d'incrustation est le pourcentage du poids des incrustations séchées par rapport au poids de coquille séchée.

Pour les animaux d'élevage, l'incrustation de certains organismes sur la coquille est nulle ou négligeable.

Afin d'évaluer les évolutions saisonnières, le rapport P/L^3 qui représente une comparaison de grandeur physique (Mottet, 1978) est utilisé, ce rapport est appelé indice de condition pour le muscle (Clavier & Richard, 1985). Cette technique sera étendue pour la comparaison du poids de viscères et de coquille en poids frais et sec.

VI.3- Résultats

VI.3.1- Suivi d'une cohorte d'ormeaux en élevage

VI.3.1.1- Croissance-dispersion de taille-mortalité

Croissance et dispersion de fréquence de taille

La croissance des ormeaux est rapide la première année avec une augmentation de 31,3 mm pour atteindre 57,6 mm alors qu'elle n'est que de 13 mm la seconde année pour atteindre 70,6 mm en moyenne (fig. 35). Les mesures sur l'ensemble de la population et la détermination du sexe permettent de montrer que le sex ratio est proche de 1:1,1. On constate une différence significative (Tukey ou Dunn, $P < 0,01$) de longueur de coquille entre celle des mâles et des femelles, celle-ci ayant une taille légèrement plus importante que celle des mâles, cette différence augmente légèrement au cours du temps (tab. 21)

Tableau 21

Sex ratio et différence de longueur de coquille entre les mâles et les femelles dans la cohorte d'ormeaux. Lm et Lf sont les longueurs moyennes de coquille des mâles et des femelles. La probabilité ainsi que le test statistique utilisé sont indiqués dans le tableau pour chaque date.

Date	Sex ratio M:F	Lm (mm)	Lf (mm)	Lm-Lf (mm)	P	test statistique
95/01	1:0,89	34,9	36,9	2,0	<0,001	Tukey
95/04	1:1,12	43,8	46,0	2,2	<0,001	Dunn
95/07	1:1,08	52,3	54,6	2,3	<0,001	Dunn
96/04	1:1,22	64,8	68,2	2,4	<0,001	Tukey
96/07	1:1,08	68,4	70,6	2,2	<0,001	Dunn
96/10	1:1,23	69,5	72,0	2,5	0,003	Tukey

La taille des animaux situés sur les lames est généralement significativement (Tukey; $P < 0,05$ pour cinq mesures sur huit) plus importante que celle des animaux disposés sur le fond à l'exception de la mesure d'avril 1996. D'autre part, nous constatons que les croissances pour les animaux sur les lames sont plus importantes que pour les animaux disposés sur le fond.

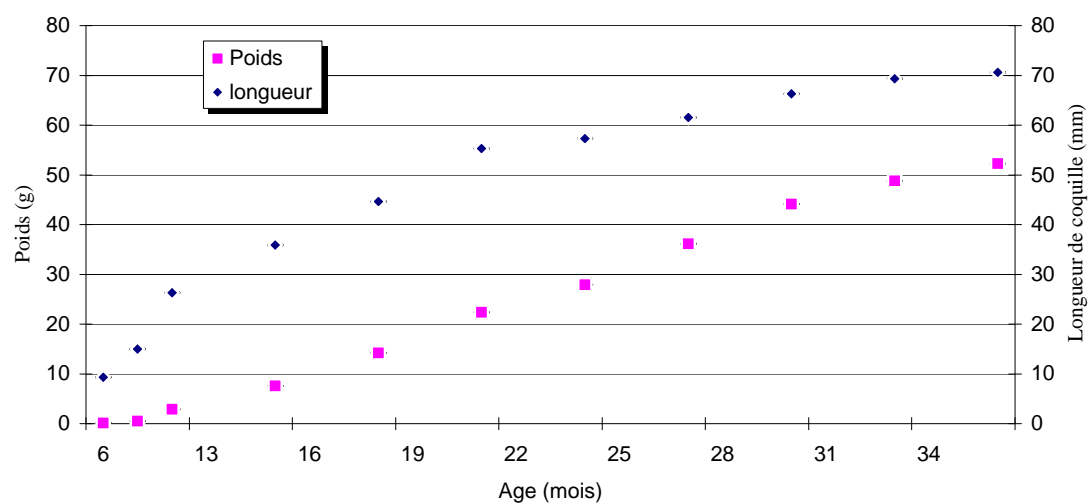


Figure 35.

Moyenne et écart type du poids et de la longueur de coquille de l'ormeau en fonction de l'âge de la cohorte en circuit semi-fermé.

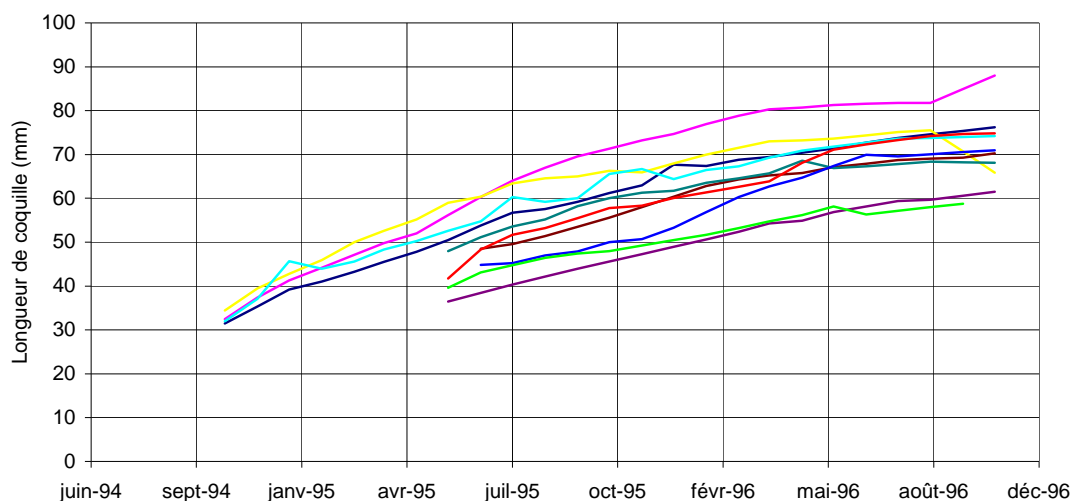


Figure 36.

Evolution de quelques longueurs de coquille d'ormeaux numérotés pendant les deux ans d'élevage. Les mesures sont réalisées chaque mois.

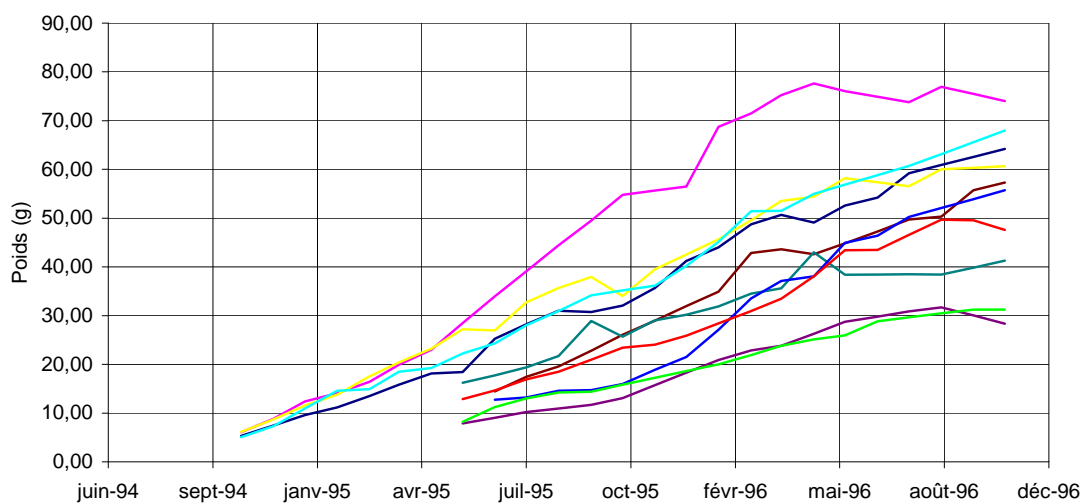


Figure 37.

Evolution de quelques poids individuels d'ormeaux numérotés pendant les deux ans d'élevage. Les mesures sont réalisées chaque mois.

Les mesures mensuelles individuelles sur un nombre restreint d'individus permettent d'observer qu'il n'y a pas de "rattrapage" des petits par rapport aux gros. Ainsi, un individu plus petit que la moyenne dans une cohorte restera plus petit que la moyenne même après un ou deux ans d'élevage. De plus, la dispersion s'accroît dans la cohorte (fig. 36 et 37), surtout pendant les premiers mois d'élevage. Ces mesures permettent de montrer que dans les conditions d'élevage la croissance est continue et n'a pas de caractère saisonnier.

Le test statistique de Kolmogorov-Smirnov indique que les histogrammes de fréquences de tailles sont de type "normales" (Kolmogorov-Smirnov, $P > 0,05$) lorsque l'histogramme est basé sur 10 intervalles. Nous pouvons dire que le mode de distribution est proche d'une distribution normale. L'écart type de la cohorte (σ) peut donc être calculé par rapport à la fréquence maximale observée:

$$\sigma = \frac{1}{F_{\max} \sqrt{2\pi}}$$

avec F_{\max} , la fréquence maximale observée de la cohorte

La figure 38 indique la fréquence maximale observée en fonction de la longueur de coquille moyenne de la cohorte, ce qui permet de calculer la dispersion théorique.

$$F_{\max} = 1,3255 \times L^{-0,7329} \quad (r^2=0,95; n=13)$$

La figure 39 indique les histogrammes de fréquences de tailles mesurées et calculées de la cohorte à 12, 24 et 36 mois.

Mortalité

Nous pouvons distinguer deux types de mortalité (fig. 40), une mortalité de fond (dont les causes ne sont pas déterminées) et une mortalité consécutive à l'émission de gamètes dans la structure d'élevage (échappement des animaux de la structure d'élevage et affaiblissement). La mortalité de fond touche principalement des animaux dont la taille est inférieure à la moyenne (Kruskal-Wallis, $P < 0,05$), alors que la mortalité consécutive aux émissions de gamètes touche les animaux de toute taille (moyenne de taille identique à la moyenne des animaux vivants). La mortalité de fond représente 7,5%/an répartie de façon homogène dans le temps tandis que la mortalité consécutive aux émissions de gamètes est

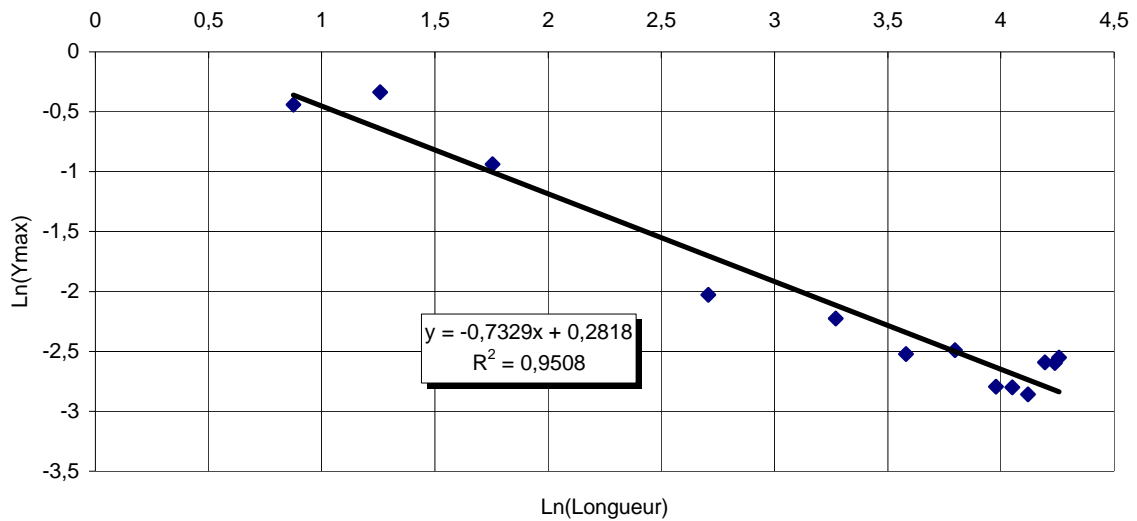


Figure 38.

Fréquence maximale de la cohorte en fonction de la longueur moyenne des ormeaux

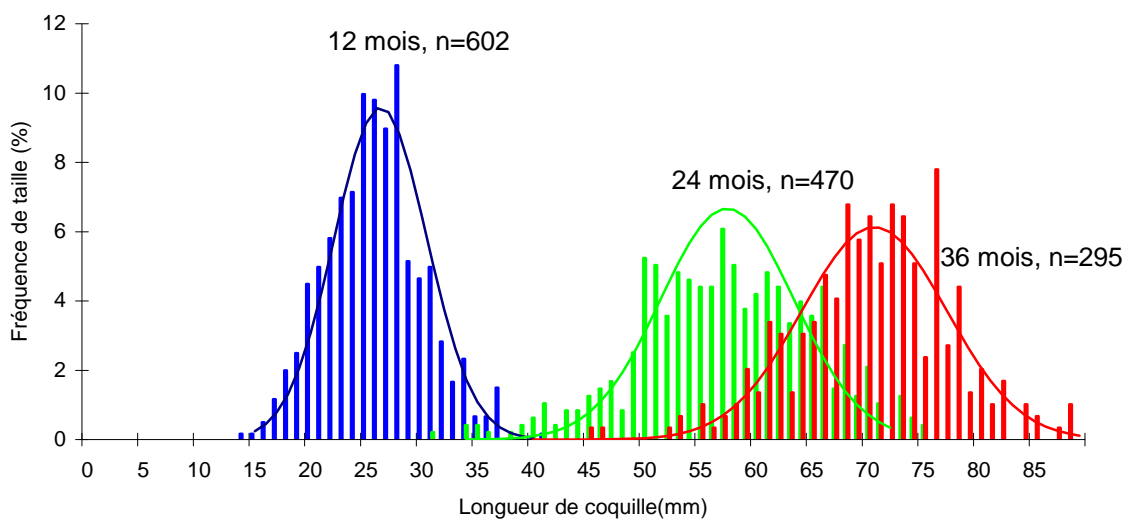


Figure 39.

Histogramme des fréquences de taille de la cohorte d'ormeaux en élevage en circuit semi fermé. Les courbes théoriques sont calculées à partir des 12 mesures globales de la cohorte.

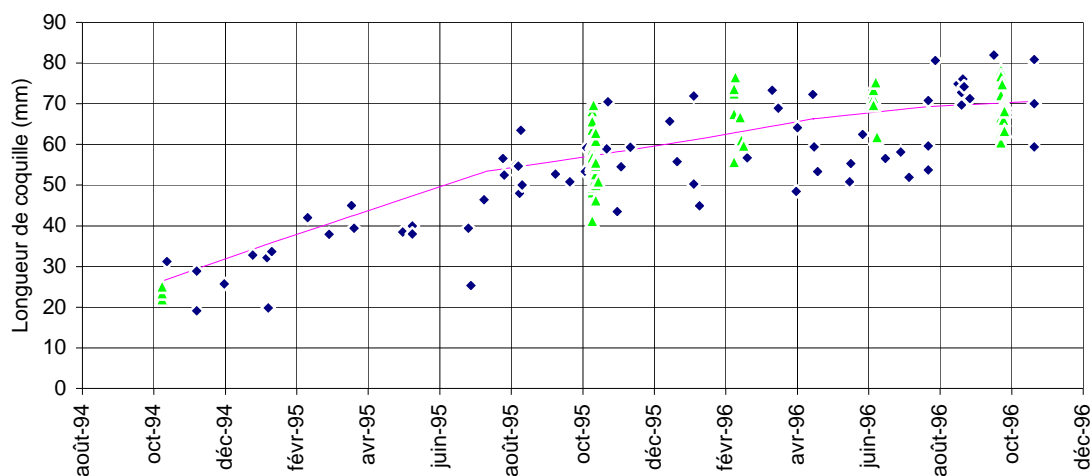


Figure 40.

Evolution de la taille des ormeaux morts dans le cycle d'élevage. Le graphique indique la mortalité de fond (losange), la mortalité post-ponte (triangle) ainsi que la taille moyenne des ormeaux en élevage (courbe).

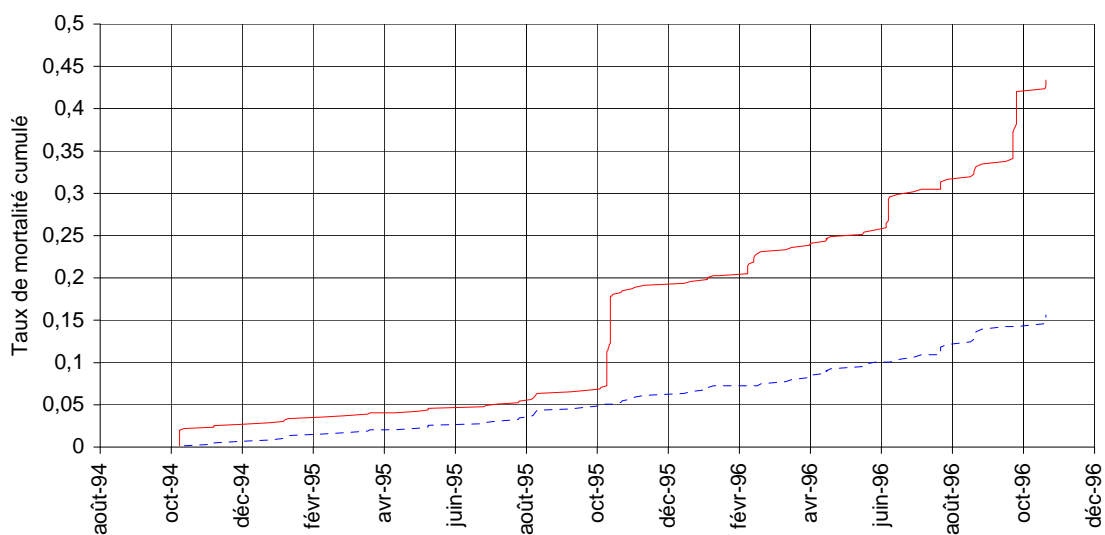


Figure 41.

Taux de mortalité cumulé de la cohorte sans les mortalité post-ponte (trait pointillé) et avec les mortalité post-ponte (trait plein)

ponctuelle et représente 6% à chaque ponte. Or cinq périodes d'émissions de gamètes ont été observées dans la structure d'élevage pendant les deux ans. Une première ponte en début d'expérimentation et les quatre autres pendant la seconde année d'expérimentation, très régulièrement espacées dans le temps (tous les quatre mois environ).

La mortalité cumulée (fig. 41) approche 45% sur les deux années d'élevage dont seulement 15% de mortalité de fond.

VI.3.1.2- Alimentation

La quantité d'algues ingérées exprimée en poids frais ou en poids sec par jour pour l'ensemble de la cohorte présente des variations saisonnières, en effet, nous constatons que la consommation d'algues augmente du mois d'octobre 1994 (début d'expérimentation) au mois d'avril 1995 pour diminuer ensuite jusqu'au mois d'octobre. La même tendance est observée la seconde année d'expérimentation avec toutefois une chute ponctuelle de l'alimentation au mois de mars (figure 42, 43). Nous pouvons constater que généralement la consommation diminue fortement juste avant une ponte et augmente très rapidement juste après (14/10/95, 10/2/96, 6/6/96, 20/9/96).

La quantité d'aliments ingérée par kilogramme d'ormeaux et par jour (fig. 44 et 45) montre une augmentation du mois d'octobre 1994 au mois de mars avril 1995 suivie d'une diminution régulière jusqu'en octobre 1995, une évolution similaire est observée la seconde année avec toutefois une diminution des quantités ingérées par unité de biomasse par rapport à la première année. Il semble donc que plus les individus sont gros, moins leur consommation relative d'aliments est importante. L'analyse de régression multivariable permet de modéliser la consommation d'aliment par rapport à la qualité de l'algue (Ps/Pf) et au poids moyen de l'ormeau:

$C = 0,00335 \times Ps/Pf^{-1,0389} \times W^{-0,4204}$	$r^2=0,76; F=1106.57; P<0,0001$
---	---------------------------------

Où C est la consommation d'algues en poids sec par kilogramme d'ormeaux de poids moyen W et Ps/Pf est la quantité de matière sèche déterminée dans le chapitre précédent.

On peut remarquer que les minima de consommation observés sont corrélés aux minima d'azote contenu dans les algues (septembre) et donc à la teneur en protéines, ainsi, la qualité des algues pourrait influencer directement sur la quantité d'aliments ingérés.

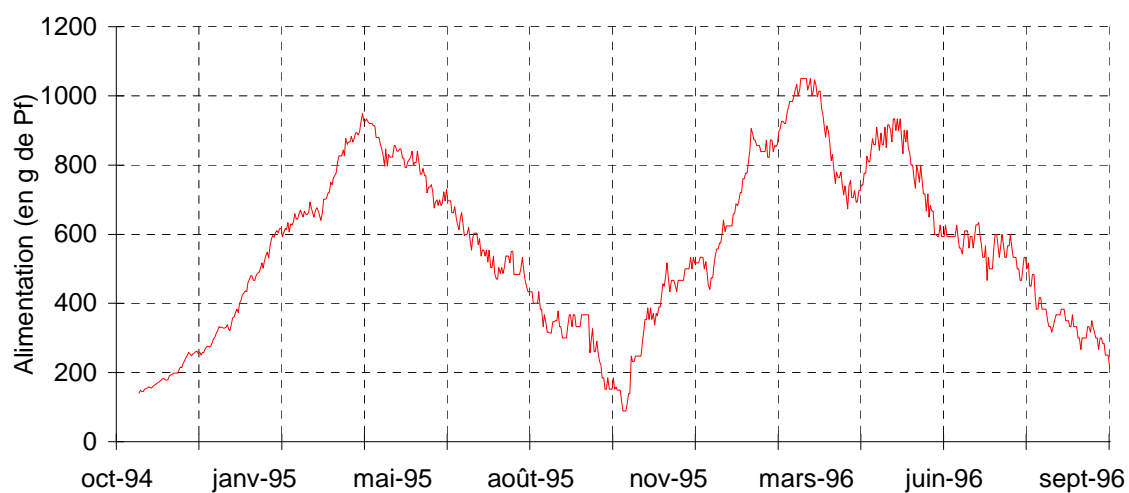


Figure 42.

Evolution de la quantité d'algue (*L. digitata* + *P. palmata*) ingéré par les ormeaux en grammes de poids frais.

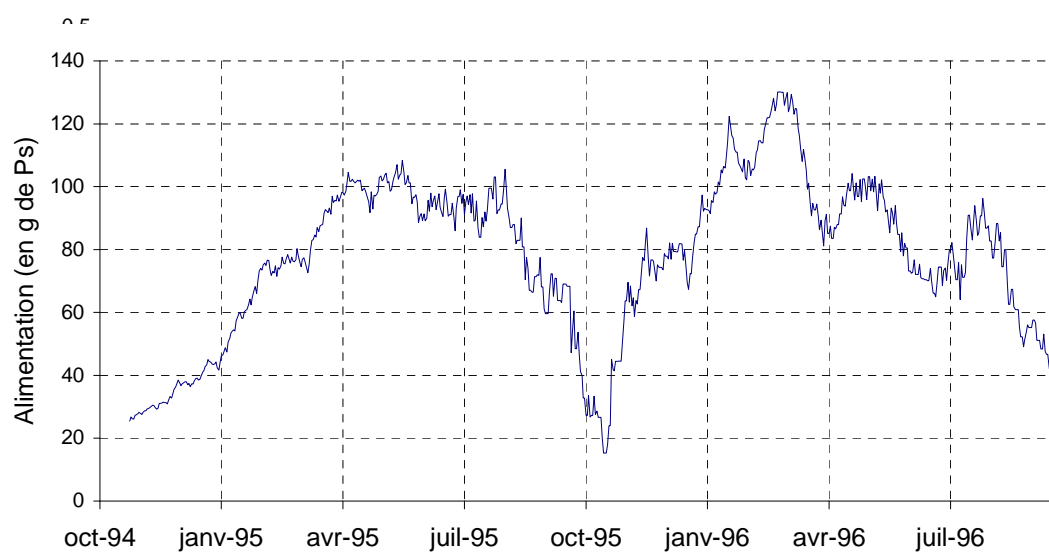


Figure 43.

Evolution de la quantité d'algue (*L. digitata* + *P. palmata*) ingéré en poids sec par les ormeaux en grammes de poids frais.



Figure 44.

Consommation d'algues en poids frais en fonction de la biomasse d'ormeaux dans la structure d'élevage



Figure 45.

Consommation d'algues mesurée et calculée en poids sec en fonction de la biomasse d'ormeaux dans la structure d'élevage.

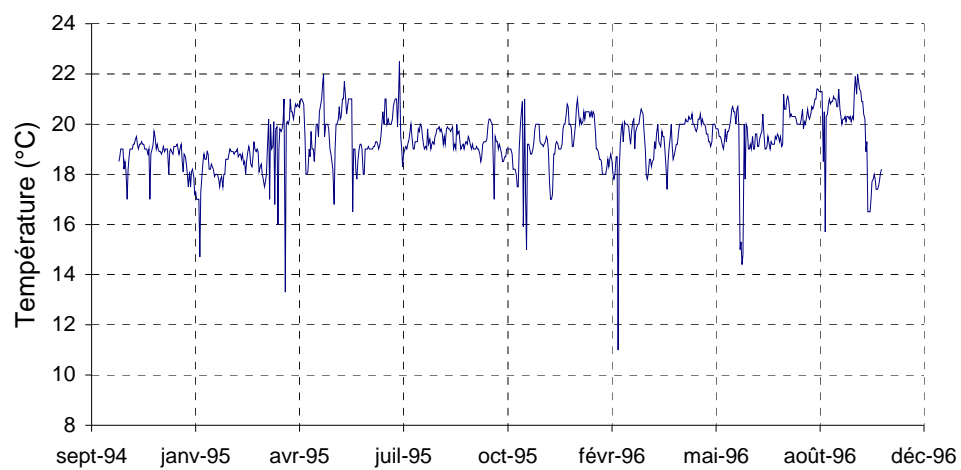
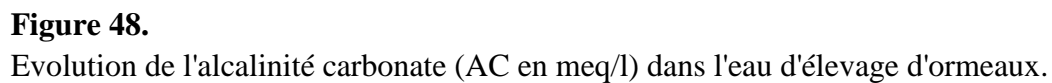
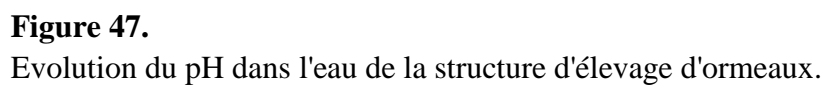


Figure 46.

Evolution de la température dans l'eau de la structure d'élevage d'ormeaux.



Le taux de conversion est de 1,17 gPs d'algues apportées pour un gain de production brute d'un gramme, ce taux augmente avec le temps pour atteindre 2,39 après un an d'élevage et 4,7 après deux ans d'élevage.

VI.3.1.3- Suivi des paramètres chimiques et bactériologiques de l'eau d'élevage

VI.3.1.3.1- Température et salinité d'élevage

La température d'élevage fluctue généralement entre 18 et 20°C avec des augmentations à 21°C en mai 1995 et septembre 1996, des baisses de température rapides inférieures à 15°C correspondant à des courtes périodes de circuit ouvert (2 jours maximum) après chaque ponte dans la structure d'élevage (fig. 46).

La salinité fluctue de 30‰ (période 2) et 34,9‰ (période 8).

VI.3.1.3.2- Ammoniaque, nitrites et nitrates

La concentration en sels azotés dans la structure d'élevage semble subir des variations saisonnières (fig. 49). L'azote est principalement sous forme de nitrates avec des concentrations maximales de 30mg.l⁻¹ au mois de d'avril 1995 et mars 1996. Ce pic de nitrates est précédé par un pic de nitrites à une concentration de 500 µgN.l⁻¹ en janvier-février 1995 et 1996, l'ammoniaque est généralement en faible concentration (inférieur à 200 µgN.l⁻¹), toutefois des pics d'ammoniaque (500 µgN.l⁻¹) et un pic de nitrites peuvent apparaître après une émission de gamètes dans la structure d'élevage, notamment en octobre 1995 et 1996. L'évolution des composés azotés dans l'eau d'élevage est directement corrélée à la quantité d'aliments consommée. Ainsi, on peut constater que pour une quantité d'aliments ingérée inférieure à 600 g d'algues, soit de 2 à 2,5 gN ingéré par jour, nous ne mesurons que très peu de sels azotés dans l'eau d'élevage.

VI.3.1.3.3- Système carbonique

Les carbonates sont toujours en quantité importante dans l'eau d'élevage, l'alcalinité due aux carbonates est généralement comprise entre 3 et 4 meq.l⁻¹ (fig. 48). Le pH diminue pendant les sept premiers mois d'expérimentation de 8,5 à 8,1, il se stabilise ensuite à des valeurs comprises entre 7,9 et 8,1 (fig. 47).

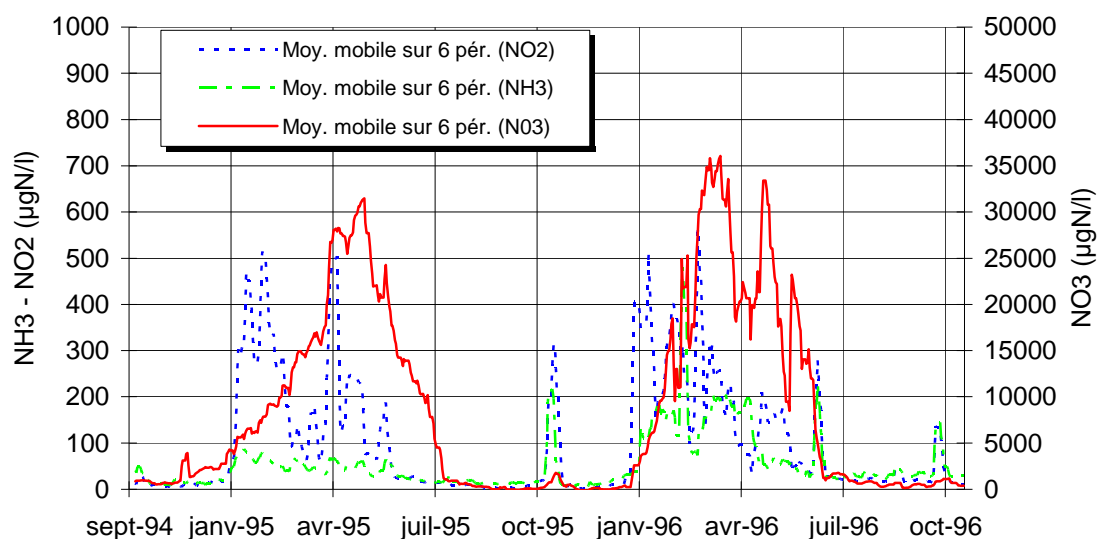


Figure 49.

Evolution des composés azotés dans l'eau de la structure d'élevage d'ormeaux.
Les concentrations en ammoniacque, en nitrites et en nitrates sont indiquées en µg/l.

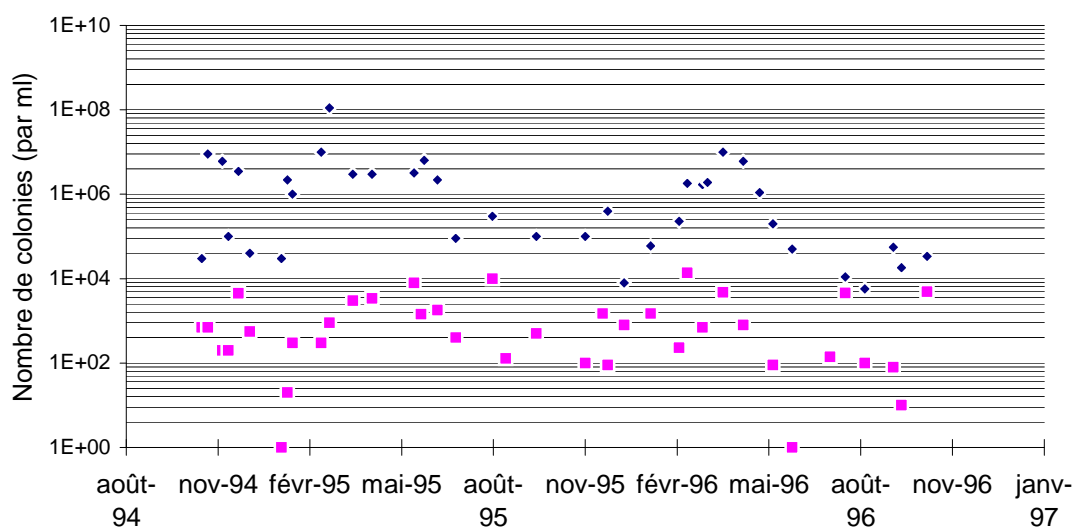


Figure 50.

Evolution de la flore bactérienne totale (losange) et vibrions (carré) libres dans l'eau d'élevage.

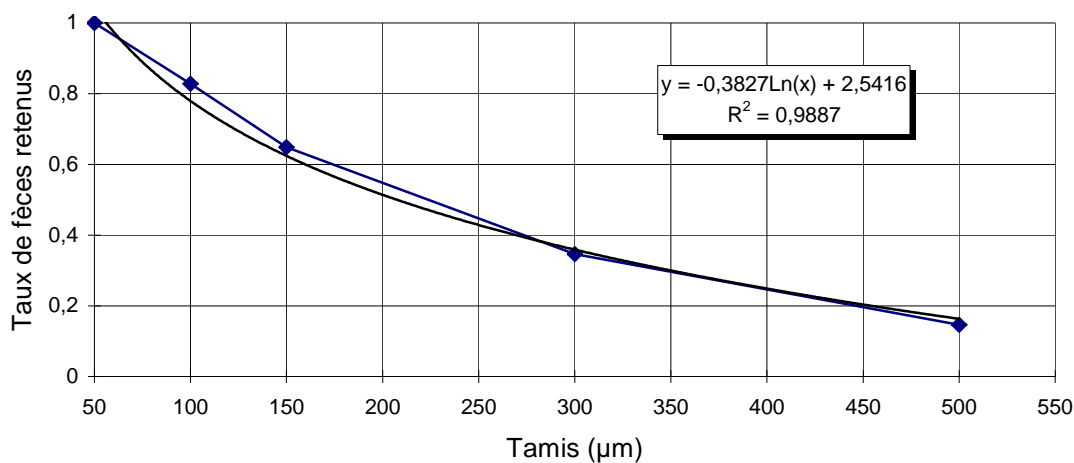


Figure 51.

Répartition cumulée de la taille des fèces moyennes de l'ormeau avec une alimentation mixte *L. digitata* et *P. palmata*. La régression logarithmique retenue est indiquée sur le graphique ainsi que l'intervalle de confiance cumulé (95%).

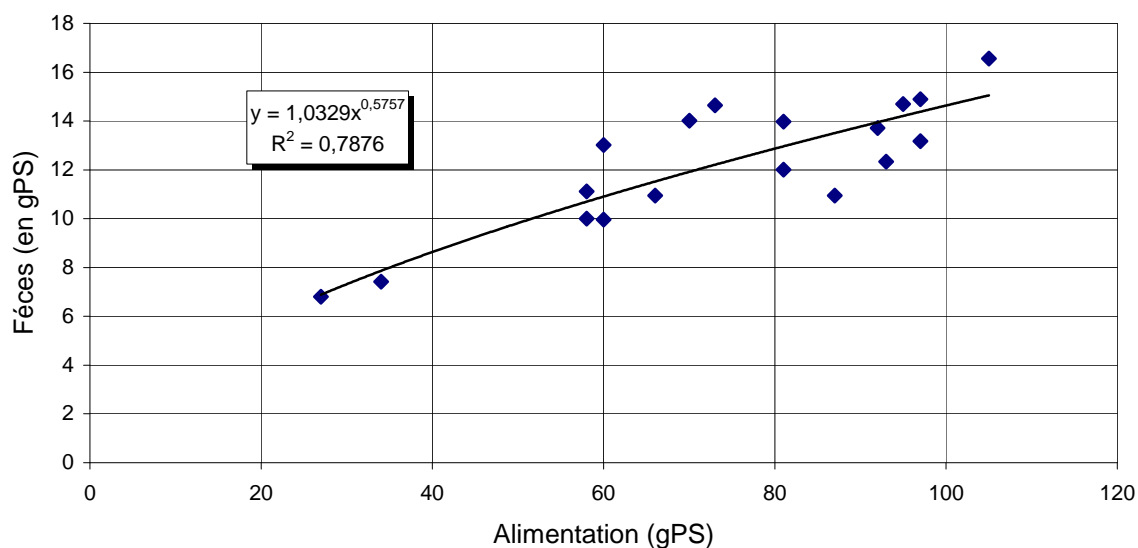


Figure 52.

Quantité de fèces quotidiennes récoltées dans la structure d'élevage en fonction de la quantité moyenne d'algues ingérées (*L. digitata* et *P. palmata*).

VI.3.1.3.4- Bactériologie

La flore bactérienne totale se situe généralement entre 10^4 et 10^5 col.ml⁻¹ avec une augmentation entre 10^6 et 10^7 col.ml⁻¹ du mois de février au mois de juin pour les deux années d'élevage (fig. 50). Il semblerait que ce caractère saisonnier se reproduit pour les vibrions avec des concentrations entre 10^3 et 10^4 col.ml⁻¹ entre mars et juin 1995 et avril 1996, généralement les concentrations sont comprises entre 10^2 et 10^3 col.ml⁻¹. Le rapport moyen du log FT/log Vib est de $0,47 \pm 0,19$ (M \pm 95%IC).

VI.3.1.4- Fèces

La quantité de fèces augmente avec la quantité d'algues distribuée suivant une courbe de type puissance (fig. 51):

$\text{Fèces} = 1,0329 A^{0,5757}$	$r^2=0,79; n=18$
------------------------------------	------------------

La figure 51 indique le taux de fèces retenues sur un tamis par rapport au vide de maille de ce tamis, ainsi on remarque que seulement 35% en masse des fèces sont d'une taille inférieure à 300 μ m. Une mesure d'azote total et de carbone total par analyseur CHN indique 1,7 % d'azote et 27,1% de carbone pour des fèces prélevées au mois de novembre 1995.

VI.3.2- Comparaison biométrique de l'ormeau d'élevage et de l'ormeau de la nature

VI.3.2.1- Comparaison inter-site

Les relations longueur/largeur de coquille (0,970 en corrélation totale) et longueur/hauteur (0,943 en corrélation totale) ne montrent pas de différences significatives entre les sites, la dispersion intra-site étant plus importante que la dispersion inter-site. Ces deux relations sont linéaires avec une pente de 0,67 ($r^2=0,972$) et 0,24 ($r^2=0,889$) respectivement pour la relation longueur/largeur et longueur/hauteur.

Le nombre de trous exhalants ne montre pas de relation directe avec les différentes variables mesurées (la corrélation totale ne dépassant pas 0,247). Cette variable semble donc être aléatoire. Le nombre minimum de trous exhalants de l'échantillon est de 3 et le maximum de 8. La moyenne est de 5,6 ($\pm 0,9$). Les animaux ayant 5 ou 6 trous représentent 75 % de la population observée.

Le poids frais de muscle est bien corrélé au poids total avec un coefficient de corrélation de 0,96 ($P_{tf}/M_{uf} = 3,246$, $r^2=0,93$). Cette variable montre des différences assez importantes entre les quatre sites (tab. 22), les ormeaux de Chausey et dans une moindre mesure les ormeaux de Cherbourg ont un muscle moins développé que les ormeaux de Paimpol et des Iles de Glénan. Cette observation est confirmée par la mesure des poids secs (tab. 23). La relation entre les poids frais et sec de muscle est une relation linéaire avec une pente de 3.7 ($r^2= 0,98$). Nous pouvons donc dire que le muscle contient 27% de matière sèche à cette époque de l'année.

Tableau 22: Pourcentage du poids de muscle, viscères, coquille et eau interstitielle par rapport au poids total frais pour les différents sites et l'intervalle de confiance.

	Paimpol	Cherbourg	Glénan	Chausey
Muscle	0,34 \pm 0,01a	0,29 \pm 0,01b	0,32 \pm 0,01a	0,29 \pm 0,02b
Viscères	0,24 \pm 0,01a	0,21 \pm 0,01b	0,18 \pm 0,01c	0,15 \pm 0,01d
Coquille	0,23 \pm 0,01a	0,28 \pm 0,02b	0,26 \pm 0,01cb	0,29 \pm 0,02b
Eau	0,19 \pm 0,01a	0,22 \pm 0,03ab	0,24 \pm 0,02bc	0,27 \pm 0,02c

Tableau 23: Pourcentage en poids sec de muscle, viscères, coquille par rapport au poids total sec pour les différents sites et l'intervalle de confiance.

	Paimpol	Cherbourg	Glénan	Chausey
Muscle	0,25±0,01a	0,19±0,01b	0,23±0,02a	0,20±0,01b
Viscères	0,16±0,01a	0,13±0,01b	0,12±0,01b	0,10±0,01c
Coquille	0,59±0,01a	0,68±0,01b	0,65±0,02c	0,70±0,02b

Le poids frais de viscères est bien corrélé au poids frais de muscles (0,94) et au poids frais total (0,92) ($P_{tf}/P_{vf} = 5,18$, $r^2=0,84$), les ormeaux de Chausey et dans une moindre mesure les ormeaux de Cherbourg ont une masse viscérale moins développée que les ormeaux de Paimpol et des Iles de Glénan (tableau 30). La dispersion est de plus en plus grande lorsque l'ormeau grandit. La relation poids frais total / poids sec de viscères est linéaire avec une pente de 4,1 ($r^2=0,97$) Les viscères contiennent 24,5% de matière sèche à cette époque de l'année. Les différences entre les sites sont confirmées par les courbes poids de viscères secs et frais par rapport à la longueur de coquille.

Le poids frais de coquille est bien corrélé au poids frais total (0,96) mais aussi à la hauteur de coquille (0,92) et mieux qu'à la longueur (0,88). La relation avec le poids frais total est linéaire ($P_{tf}/C_{qf} = 3,37$, $r^2=0,83$). Nous constatons, là aussi des différences entre sites mais qui sont l'inverse des deux facteurs précédents; les coquilles des ormeaux de Chausey sont plus lourdes que celles de Paimpol (tab.23). Celles des ormeaux des îles de Glénan étant un intermédiaire entre ces deux autres sites. La relation poids frais de coquille/poids sec de coquille est une relation de type linéaire de pente 1,09 ($r^2=1,0$), la coquille (avec ses incrustations) contient 92% de matière sèche.

L'analyse factorielle discriminante montre une différence significative entre les quatre sites (statistique de Wilks) mais uniquement sur le premier axe (53% d'inertie). Néanmoins si l'on fait une analyse discriminante sur les ormeaux de taille supérieure à 90 mm de longueur de coquille (55 animaux), la différence entre les sites est très nettement marquée, le test statistique de Wilks montre que les quatre sites sont bien différenciés pour les deux premiers axes qui représentent 87% d'inertie.

Tableau 24: Distance de Mahalanobis entre les groupes

(PA= Paimpol, CG= Cherbourg, GL= Iles de Glénan, CH= Iles de Chausey)

1/ Pour l'ensemble des individus

2/ Pour les individus supérieurs à 90 mm

1/	PA	CG	GL	CH	2/	PA	CG	GL	CH
PA	0,00				PA	0,00			
CG	1,40	0,00			CG	2,53	0,00		
GL	1,30	1,26	0,00		GL	1,70	2,08	0,00	
CH	1,37	1,34	1,23	0,00	CH	1,94	2,34	1,54	0,00

Si l'on étudie la distance de Mahalanobis (tab. 24) entre les groupes (pour les animaux dont la taille est supérieure à 90 mm), nous constatons que le site de Cherbourg est le plus éloigné des trois autres et que les sites de Chausey et des îles de Glénan sont les plus proches. D'après ces constatations nous pouvons donc dire qu'il n'y a pas d'évolution nord-sud mais que chaque site a ses propres spécificités, par exemple Chausey est "plus proche" (selon la distance de Mahalanobis) des îles de Glénan que de Cherbourg. D'autre part les extrêmes de la zone étudiée ne se rapprochent pas. La distance de Mahalanobis sur l'ensemble de l'échantillon ne permet pas une bonne approche des différences (tab. 24), les distances entre les sites sont plus faibles (1,4 au lieu de 2,5 pour la population des ormeaux de grandes tailles).

L'étude des individus permet de connaître l'appartenance statistique à chaque site. Cette étude permet de bien classer 57% des individus sur l'analyse globale et 80% pour l'analyse des individus de taille supérieure à 90 mm. Les ormeaux du site de Chausey sont moins bien différenciés que les autres sites.

VI.3.2.2- Comparaison annuelle intrasite

VI.3.2.2.1- Relations biométriques

L'analyse factorielle en composante principale nous permet de constater que le nombre de trous exhalants des ormeaux n'est pas corrélé à un autre facteur (correlation totale inférieur à 0,1) et que le taux d'incrustation est faiblement corrélé (correlation totale inférieur à 0,5). En

ce qui concerne les autres facteurs, nous pouvons constater qu'ils sont toujours bien corrélés à au moins un autre facteur.

Cette constatation est confirmée par la valeur des vecteurs propres et la contribution à la variation totale de l'analyse factorielle qui montre que plus de 75% de l'information est regroupée sur le premier axe (la plupart des variables sont liées entre elles), le deuxième axe (7,4%) est composé principalement de la variable "Nombre de trous" et le troisième axe (6,5%) de la variable "% d'incrustation". Cela veut dire que toutes les variables sont liées ensemble sauf le "Nombre de trous" et le "pourcentage d'incrustation" qui sont, en grande partie, indépendantes.

VI.3.2.2.2- Morphologie de la coquille

Les relations biométriques sur la coquille de l'ormeau sont bonnes avec une faible dispersion. Ces relations sont linéaires avec une pente de 0,67 ($r^2=0,95$) pour la relation longueur/largeur, 0,24 ($r^2=0,73$) pour la relation longueur/hauteur.

Le nombre de trous exhalants moyen est de 5,7. Il n'existe aucune relation avec les autres facteurs. Ainsi cette variable semble être aléatoire avec une répartition gaussienne entre 2 et 8 avec un maximum à 6 avec 44% de la population. Les animaux ayant 5 ou 6 trous représentent 71% de la population observée.

Le taux d'incrustation est moyennement corrélé aux autres facteurs et ne permet pas d'obtenir une bonne relation mathématique bien que la courbe semble être exponentielle. Ce taux d'incrustation est faible jusqu'à 80 mm (<2 %), augmente légèrement entre 80 et 100 mm (de 0 à 5%) pour augmenter très rapidement après 100 mm. La dispersion est de plus en plus grande lorsque la taille de l'animal augmente. Il peut atteindre 10 à 15% et exceptionnellement 25 et 30% du poids sec de coquille

VI.3.2.2.3- Relation taille-poids

Le poids frais est corrélé à la longueur de la coquille avec un coefficient de corrélation total de 0,94.

$P_{tf} = 1,089 \cdot 10^{-4} \cdot L^{3,287} \quad (r^2=0,95, N=235)$
--

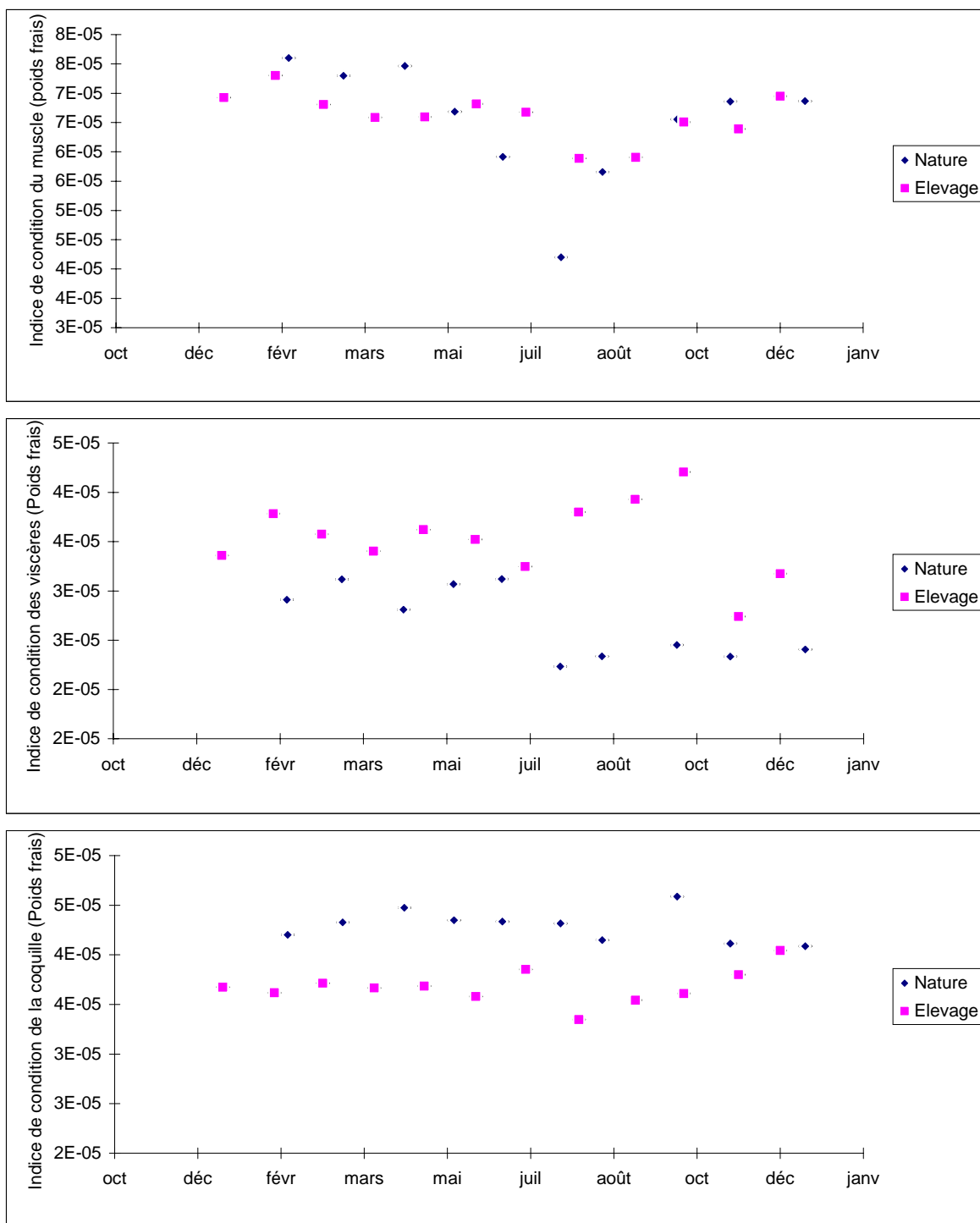


Figure 53.

Evolution saisonnière de l'indice de condition (frais) du muscle, des viscères et de la coquille des ormeaux des populations naturelles et des ormeaux d'élevage (Moyenne et intervalle de confiance)

Le coefficient allométrique moyen sur l'année est de 3,28 statistiquement différent de 3 ($P < 0,001$). Cette relation n'est donc pas isométrique pour la série. Ce coefficient varie en fonction des saisons avec un maximum l'hiver (3,6) et un minimum l'été (3,0).

VI.3.2.2.4- Importance pondérale du muscle, des viscères et de la coquille de l'ormeau

Nous constatons une bonne relation entre tous les poids frais, les poids secs (total et coquille) et la longueur de coquille. Les relations entre les poids secs de muscle et de viscères sont un peu moins bonnes mais peuvent être calculées grâce au poids frais de muscle et de viscères où la relation est bonne.

Dans toutes ces relations nous constatons que la dispersion est d'autant plus grande que la taille de l'ormeau est importante.

Ces relations (pente des droites de régression, tab. 25) permettent de calculer le pourcentage de chaque partie de l'ormeau par rapport au poids frais et au poids sec, ainsi que la quantité d'eau contenue dans chaque partie.

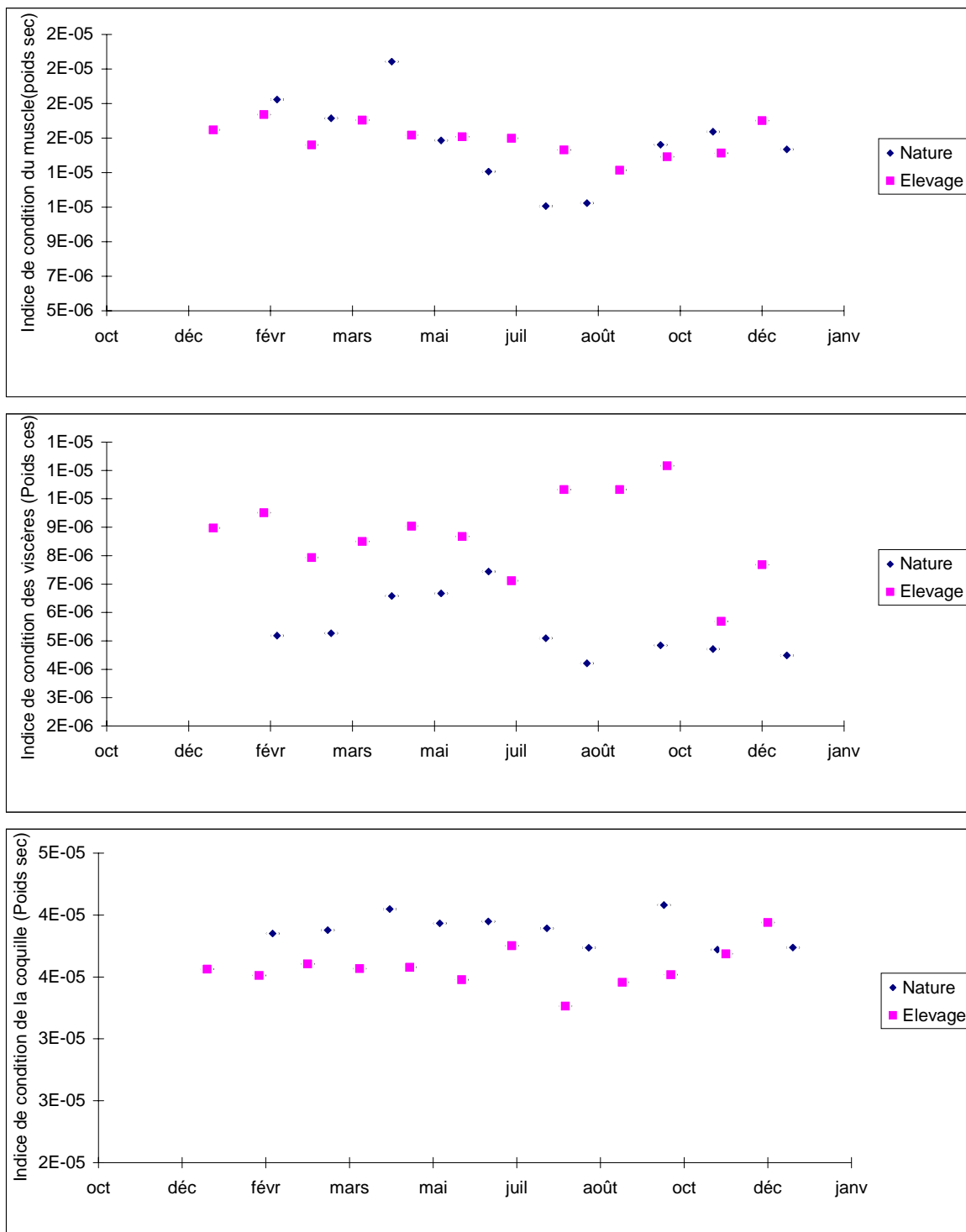


Figure 54.

Evolution saisonnière de l'indice de condition (sec) du muscle, des viscères et de la coquille des ormeaux des populations naturelles et des ormeaux d'élevage (Moyenne et intervalle de confiance)

Tableau 25: Valeurs des constantes ($Y=aX+b$) et du coefficient de corrélation des équations biométriques pour la population d'ormeaux naturels de Chausey et des ormeaux d'élevage.

Y	X	Populations naturelles			Elevage		
		a	b	r ²	a	b	r ²
Largeur	Longueur	0,673	-	0,95	0,652	-	0,91
Hauteur	Longueur	0,239	-	0,73	0,225	-	0,81
Poids frais de muscle	Poids frais total	0,412	-	0,82	0,470	-	0,97
Poids frais de viscères	Poids frais total	0,176	-	0,84	0,236	-	0,89
Poids frais de coquille	Poids frais total	0,303	-	0,87	0,250	-	0,95
Poids sec de muscle	Poids sec total	0,237	-	0,75	0,262	-	0,94
Poids sec de viscères	Poids sec total	0,089	-	0,67	0,143	-	0,74
Poids sec de coquille	Poids sec total	0,674	-	0,95	0,596	-	0,98
Poids sec de muscle	Poids frais de muscle	0,230	-	0,91	0,228	-	0,97
Poids sec de viscères	Poids frais de viscères	0,203	-	0,86	0,248	-	0,89
Poids sec de coquille	Poids frais de coquille	0,875	-	0,98	0,973	-	1,00
Log(Poids total frais)	Log(Longueur)	3,287	-4,402	0,95	3,032	-3,895	0,97
Log(Poids total sec)	Log(Longueur)	3,359	-4,948	0,94	3,007	-4,240	0,97

En moyenne pour un ormeau de 100g, le muscle représente 41g (avec tête et partie comestible), les viscères; 17,5g et la coquille; 30g (tab. 26).

Tableau 26: Proportion de muscle, viscères, et coquille en poids frais et sec par rapport au poids total ainsi que proportion de matières sèches dans les différentes parties de l'ormeau dans la nature.

	Frais	Sec	Ps/Pf
Muscle	0,433±0,010	0,247±0,003	0,225±0,004
Viscères	0,178±0,004	0,092±0,003	0,203±0,004
Coquille	0,290±0,007	0,661±0,009	0,909±0,006
Eau libre	0,098±0,010	-	-

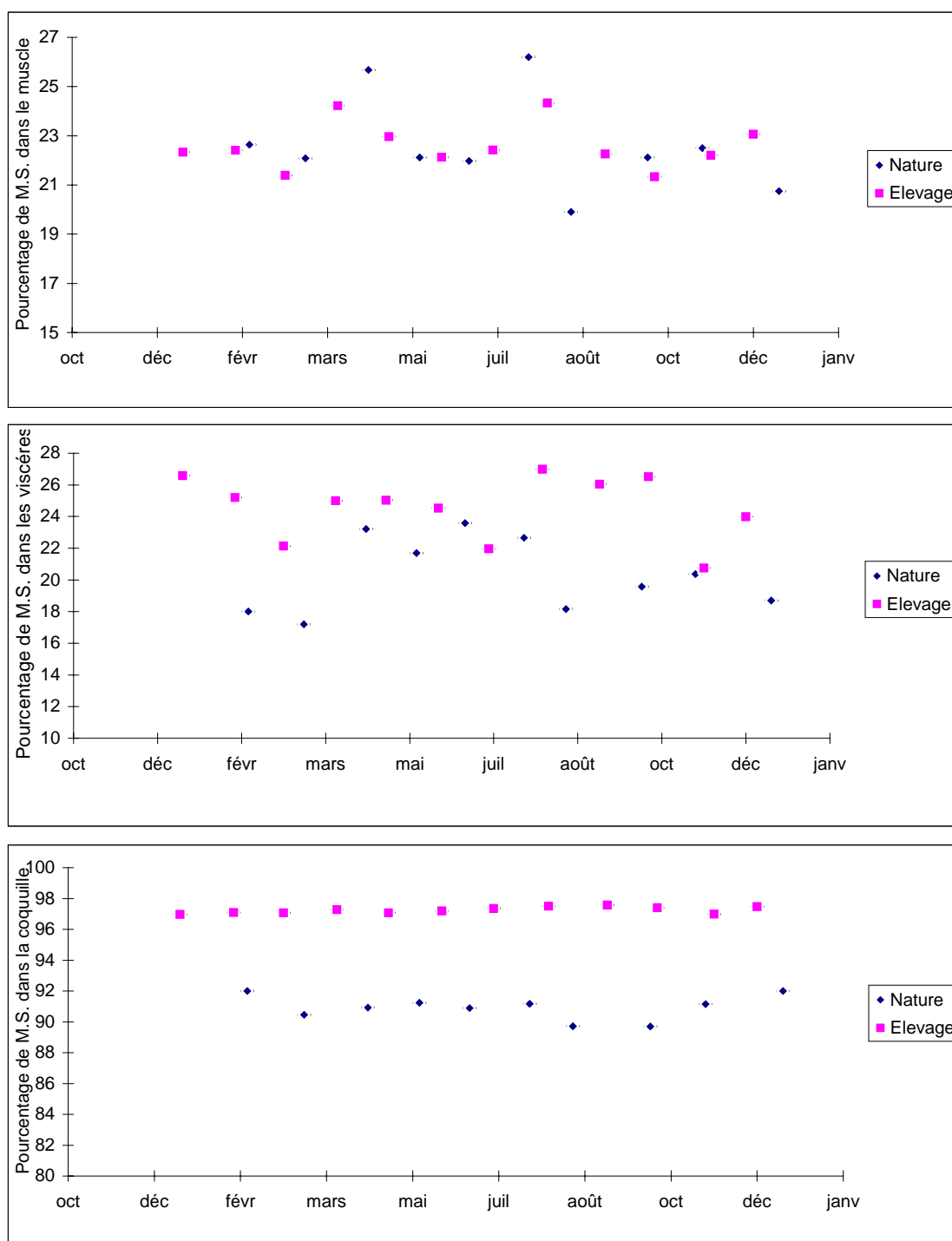


Figure 55.

Evolution saisonnière de la matière sèche dans le muscle, les viscères et la coquille des ormeaux des populations naturelles et des ormeaux d'élevage (Moyenne et intervalle de confiance)

VI.3.2.2.5- Evolution saisonnière

Les indices de condition pour la coquille (P_{cf}/L^3 et P_{cs}/L^3) sont significativement (Dunn, $P>0,05$) constants toute l'année en poids frais et en poids sec (fig. 53c). Cela permet de justifier les variations des autres courbes.

Les variations significatives (Dunn, $P<0,001$) observées pour l'indice de condition du muscle en poids frais (fig. 53a) sont identiques à celle constatées par Clavier & Richard (1985), avec un minimum en juillet et un maximum en mars, cela implique que le muscle est nettement plus lourd de février à avril qu'en juillet. Cette relation se retrouve en poids sec (fig. 54a)(Dunn, $P<0,001$) où l'on observe un minimum en juillet et août. Au mois d'août, il existe une différence entre les indices en poids frais et ceux en poids secs, cela veut dire que le muscle aurait tendance à se charger en eau avant de se charger en matière sèche. Cette différence s'observe sur la figure 55a, où nous constatons que c'est au mois d'août que l'on observe le taux de matière sèche le plus faible dans le muscle, ces différences sont significatives (Dunn, $P<0,001$).

En ce qui concerne l'indice de condition pour les viscères (fig. 53b), il est maximum de mars à juin puis chute brutalement pendant l'été, avec un minimum en juillet pour les poids frais et en août pour les poids secs (fig. 54b), ces différences sont significatives (Dunn, $P<0,001$).

Le suivi de la quantité de matière sèche dans chaque partie de l'ormeau en fonction du temps (P_s/P_f)(fig. 55) ne fait pas apparaître de différence pour la coquille (Dunn, $P>0,05$), par contre il y a un maximum en juillet et en avril (26%) pour le muscle et un minimum en août (19,9%) (Dunn, $P<0,001$). En ce qui concerne les viscères, le rapport P_s/P_f est stable d'avril à juillet (22-23%) puis devient plus faible le restant de l'année (18-20%) significativement différent (Dunn, $P<0,001$).

VI.3.2.3- Ormeaux d'élevage

VI.3.2.3.1- Relations biométriques

L'analyse factorielle en composante principale permet de constater que le nombre de trous exhalants des ormeaux n'est pas corrélé à un autre facteur (tous les coefficients sont inférieurs ou égaux à 0,2). Le taux d'incrustation est toujours nul, nous n'en avons pas tenu compte dans l'analyse factorielle. En ce qui concerne les autres facteurs, ils sont toujours bien

corrélés à au moins un autre facteur. Les coefficients de corrélation sont plus élevés que ceux observés dans la nature (Chausey).

Les trois premiers axes incluent plus de 96% de l'information, ce qui montre que les facteurs sont assez liés. L'observation des vecteurs propres montre que l'on a 85.5% des informations sur le premier axe, ce qui correspond à l'ensemble des facteurs sauf le nombre de trous qui représente à lui seul le deuxième axe (8,1%). Le troisième axe, bien qu'avec un vecteur propre faible (2,8%), résulte des variations de la masse viscérale (frais et sec).

VI.3.2.3.2- Morphologie de la coquille

Les relations portant sur la coquille sont bonnes avec une dispersion assez faible . Ces relations sont linéaires avec une pente de 0,65 ($r^2 = 0,91$) pour la relation longueur/largeur) et de 0,22 ($r^2 = 0,8$) pour la relation longueur/hauteur de coquille. On remarquera une différence avec les valeurs obtenues en milieu naturel que ce soit sur Chausey (0,67 et 0,24)) ou sur les autres sites (0,67 et 0,24), ce qui signifie que les ormeaux d'élevage sont plus étroits et moins hauts que les ormeaux de la nature.

Le nombre de trous exhalants n'est pas corrélé aux autres facteurs, il varie entre 4 (25,8%) et 7 (0,8%) avec une majorité d'ormeaux qui possèdent 5 trous exhalants (54,1%). Il y a donc une différence avec les ormeaux prélevés sur Chausey puisqu'ils comportaient 6 trous exhalants (44%). il n'y a pas de différence significative entre les mâles et les femelles (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$).

Le taux d'incrustation est nul sur toutes les coquilles quelle que soit la dimension des individus en élevage. Pour des animaux de cette gamme de taille dans la nature, le niveau d'incrustation est de 0 à 5 g. Mais il faut remarquer que les animaux d'élevage sont plus jeunes (2 ans et demi), que les animaux de la nature (5 ou 6 ans, Forster, 1967), ce qui permet d'expliquer en partie cette différence. De plus les structures d'élevage étant à terre, les organismes épibiontes sont moins nombreux.

VI.3.2.3.3- Relation taille-poids

Le poids frais est très bien corrélé à la longueur de coquille avec un coefficient de corrélation total de 0,97.

$P_{tf} = 1,27 \cdot 10^{-4} \times L^{3,032} \quad (r^2=0,97, n=120)$
--

Le coefficient allométrique moyen sur l'année est de 3,03 avec une variation de 2,57 à 3,30, ce coefficient n'est pas statistiquement différent de 3. Cette relation est donc isométrique ce qui n'est pas le cas pour les ormeaux de Chausey (3,287).

VI.3.2.3.4- Importance pondérale du muscle, des viscères et de la coquille de l'ormeau

Il existe une bonne relation entre tous les poids frais, les poids secs (total et coquille) et la longueur de coquille. Les relations entre les poids secs de muscle et de viscères sont un peu moins bonnes mais peuvent être calculées grâce au poids frais de muscle et de viscères où la relation est bonne.

Ces relations (pente des droites de régression, tab. 27) permettent de calculer le pourcentage de chaque partie de l'ormeau par rapport au poids frais et au poids sec, ainsi que la quantité d'eau contenue dans chaque partie (tab. 27).

Tableau 27: Proportion de muscle, viscères, et coquille en poids frais et sec par rapport au poids total ainsi que proportion de matières sèches dans les différentes parties de l'ormeau en élevage.

	Frais	Sec	Ps/Pf
Muscle	0,454±0,007	0,252±0,005	0,227±0,003
Viscères	0,243±0,007	0,147±0,006	0,248±0,006
Coquille	0,253±0,007	0,602±0,007	0,973±0,001
Eau libre	0,049±0,005	-	-

En moyenne pour un ormeau de 100 g, le muscle représente 47 g, les viscères 23,6 g et la coquille 25 g. Ces valeurs sont assez éloignées de celles obtenues sur les ormeaux de Chausey. La coquille contient moins d'eau, ce qui est probablement dû au fait que les ormeaux du milieu naturel ont de nombreuses incrustations qui retiennent beaucoup d'humidité et contiennent beaucoup d'eau. La quantité d'eau dans le muscle des ormeaux d'élevage est identique à celle du muscle des ormeaux de la nature ($22,7 \pm 0,3$), mais il y a une différence pour la quantité d'eau dans les viscères ($24,8 \pm 0,6$ et $20,3 \pm 0,4$), (tab. 28).

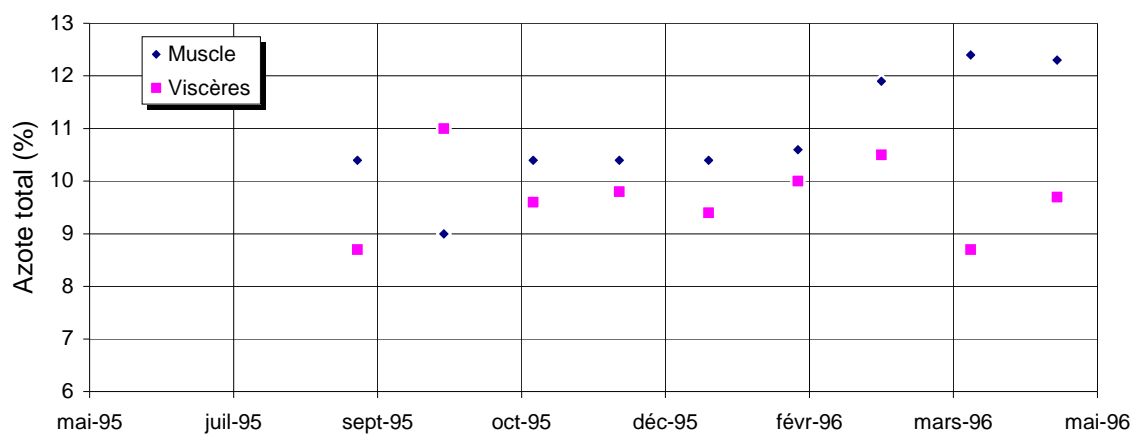


Figure 56.

Evolution de la quantité d'azote total par rapport au poids sec du muscle et de la masse viscérale de l'ormeau d'élevage.

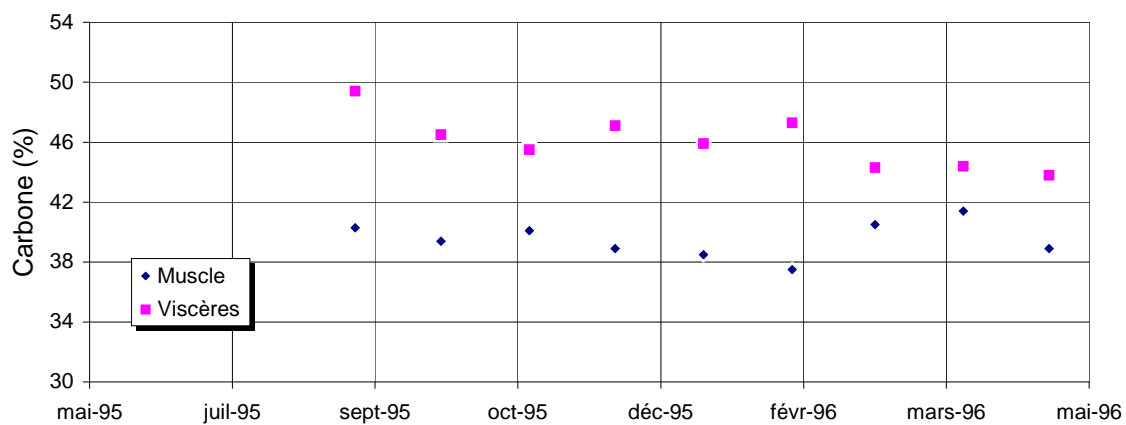


Figure 57.

Evolution de la quantité de carbone total par rapport au poids sec du muscle et de la masse viscérale de l'ormeau d'élevage.

VI.3.2.3.5- Evolution saisonnière

Une variation saisonnière de l'indice de condition sur la coquille est constatée (fig. 53c), mais les variations observées ne sont pas statistiquement différentes en poids frais et en poids secs (Kruskal-Wallis, $P>0,05$). Par contre nous observons des différences très significatives pour le poids de viscères en frais (Tukey, $P<0,001$) et en sec (Dunnett, $P<0,001$) et des différences significatives pour le poids de muscle frais (Dunnett, $P=0,002$).

L'indice de condition du muscle (fig. 53a) est maximum pendant les mois d'hiver et minimum pendant les mois d'été, particulièrement en juillet et août. Ces observations sont similaires à ce que l'on observe dans la nature. D'autre part, dans la nature, l'indice de condition minimum est de $4,00E-05$ alors qu'il est au minimum de $5,89E-05$ pour l'élevage. Le maximum est identique en élevage et dans la nature, de l'ordre de $7,30E-05$. Cette observation implique que les différences entre l'été et l'hiver sont très nettement atténuées en élevage, la diminution d'indice dans la nature est de 45% alors qu'elle n'est que de 19% en élevage à température constante. La même observation peut être faite sur les poids secs (fig. 54a).

En ce qui concerne les viscères (glande digestive et gonade), le maximum se situe au mois d'octobre avec un indice de $4,2E-05$ et un minimum en novembre avec un indice de $2,7E-05$, soit 35% de diminution (fig. 53b). Une ponte massive spontanée dans les structures d'élevage a eu lieu, le 14 octobre, deux autres pontes plus faibles ont eu lieu le 10 février et le 6 juin qui correspondent au minima de l'indice de condition des viscères.

La proportion de matière sèche de chaque partie de l'orveau en fonction du temps (PS/PF) peut être calculée. Il n'y a pas de différences significatives sur la coquille (Kruskal-Wallis, $P>0,1$) avec une moyenne de 97,2% de MS, pour un taux de MS de 90,9% pour les animaux de la nature (fig. 55).

En ce qui concerne le muscle, la proportion moyenne de matière sèche (22,6%) est identique à celle rencontrée dans la nature (fig. 55a). L'amplitude de la variation de cette proportion est faiblement significative (Dunnett, $P<0,001$) pour les orveaux d'élevage, et plus importante dans la nature où le pourcentage de matière sèche varie de 19,9 à 26%.

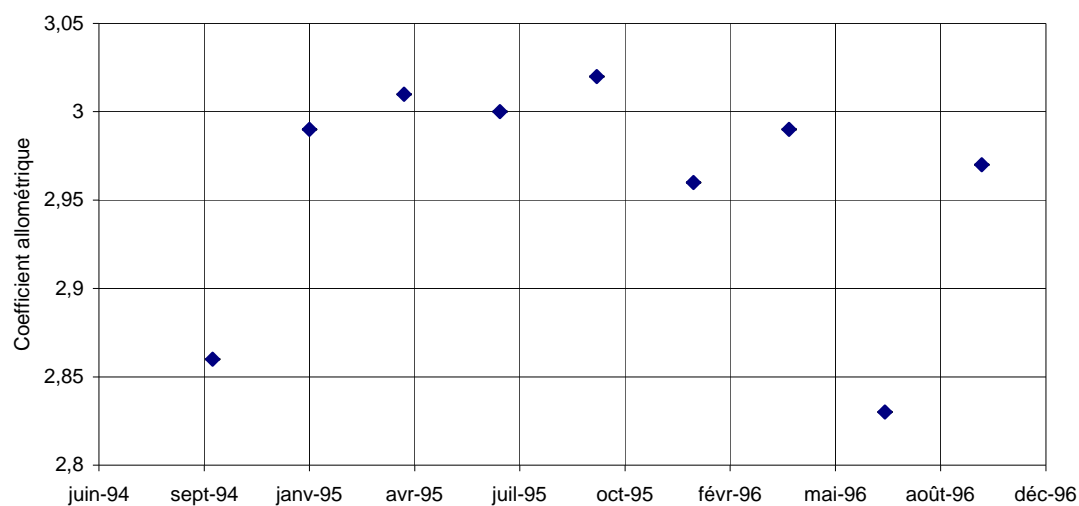


Figure 58.

Evolution du coefficient allométrique calculé sur l'ensemble de la cohorte d'ormeaux.
(valeurs moyennes et intervalles de confiance à 95%).

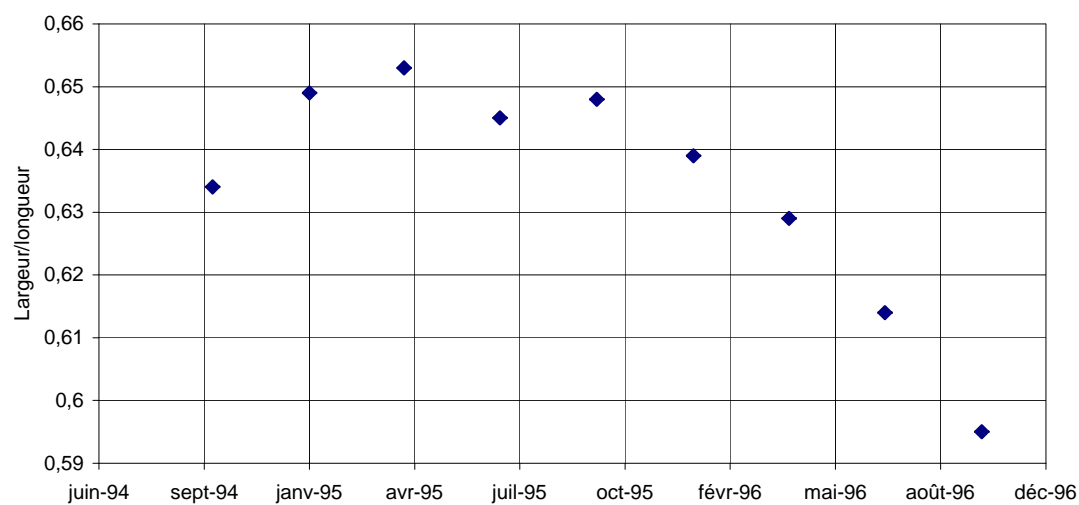


Figure 59.

Evolution de la pente de la relation largeur/longueur calculée sur l'ensemble de la cohorte d'ormeaux (valeurs moyennes et intervalles de confiance à 95%).

En ce qui concerne les viscères (fig. 55b), les différences pendant l'année sont statistiquement très significatives (Dunnett, $p < 0,001$). Le maximum (27,0%) se situe au mois d'août et les trois minima pendant les mois d'octobre, mars, et juillet avec respectivement 20,1, 22,1 et 21,9%, la moyenne étant de 24,6%. Cette valeur est nettement supérieure au pourcentage de matière sèche des viscères pour les animaux de la nature avec 20,3% en moyenne (17,2%-23,6%). Les minima sont observés juste après les émissions de gamètes, ce qui semblerait indiquer que les viscères se chargent d'eau après la ponte.

La quantité d'azote total (fig. 56) dans le muscle ($10,87 \pm 0,73$, $M \pm 95\%CI$) varie de 9 à 12,5% du poids sec et de 8,5 à 11% du poids sec dans les viscères ($9,71 \pm 0,49$, $M \pm 95\%CI$). On observe deux diminutions rapides de la quantité d'azote dans les viscères au mois d'octobre 1995 et mars 1995, cela peut être corrélé à la diminution de l'indice de condition des viscères (fig. 54b) et de la matière sèche (fig. 55b) que l'on a observé à ces mêmes époques correspondant à une émission de gamètes. La covariance entre la quantité d'azote dans le muscle et les viscères est négative (-0,32), lorsque la quantité d'azote augmente dans le muscle, elle diminue dans les viscères et inversement.

La quantité de carbone dans le muscle est de $39,5 \pm 0,78$ ($M \pm 95\%CI$) et $46,02 \pm 1,16$ dans le muscle. La covariance entre la quantité de carbone dans le muscle et les viscères est négative (-0,53).

VI.4- Discussion

VI.4.1- L'élevage d'ormeaux dans une structure d'élevage en circuit semi-fermé

La croissance des ormeaux est rapide la première année d'élevage et diminue très sensiblement la seconde année, cette observation est peut être à mettre en relation avec plusieurs émissions de gamètes dans la structure d'élevage. En effet, l'émission de gamètes provoque une perte de poids de l'ormeau, l'analyse biométrique des ormeaux d'élevage montre que cette perte est de 35,7% du poids de viscères ce qui représente 8,4% du poids total pour la ponte du mois d'octobre 1995. Cela équivaut pour des animaux de cette taille (57,6 mm; 27,5 g) à environ trois semaines d'élevage. Peck *et al.* (1987) étudient la part de la reproduction dans le budget énergétique de l'ormeau *H. tuberculata*, les auteurs montrent que pour un animal de 50g, le rapport entre la part d'énergie utilisée pour la croissance somatique par rapport à la croissance gonadique est de 1:0,4, ce rapport diminue avec le poids de l'animal, il est de 1:0,2 pour un animal de 10 g. La contribution pour la reproduction est négligeable pour des animaux de petite taille. Peck *et al.* (1987) ont effectué leur expérimentation à 15°C or

Barkai et Griffiths (1988) étudiant le budget énergétique d'*H. midae* montrent que le rapport augmente avec la température d'élevage. Notre expérimentation étant réalisée à 19°C, il est probable que l'utilisation énergétique pour la reproduction pour *H. tuberculata* soit plus importante que les valeurs obtenues par Peck *et al.* (1987) 15°C.

La dispersion des fréquences de tailles au cours de 2 ans d'élevage augmente puis a tendance à se stabiliser; toutefois l'écart reste important (entre 45 et 88 mm à 2 ans). On constate que les animaux situés sur le fond sont de taille inférieure aux animaux situés sur les lames. D'autre part, la croissance des animaux sur le fond est inférieure à la croissance des animaux sur les lames, ce qui est probablement dû à un accès plus difficile à l'alimentation, qui entraîne une augmentation de la dispersion. La distribution de fréquences de tailles dans notre expérience est de type normal pour un coefficient d'occupation spatiale de 7,2 en moyenne sur les deux années d'élevage. Ces données sont à mettre en relation avec les résultats obtenus par Mgaya et Mercer (1995). Ces auteurs montrent l'influence de la densité d'élevage (coefficient d'occupation spatial ou densité: 10; 5 et 2,5) sur la croissance, la dispersion ainsi que la morphologie des animaux. La croissance diminue lorsque la densité augmente. Les histogrammes de fréquence de taille sont de type lognormal, cette distribution a tendance à s'aplatir avec l'augmentation de la densité à la suite d'une compétition entre individus. Les auteurs montrent que le coefficient allométrique est proche de 3 pour des densités de 10 et 5 et qu'il augmente pour une densité de 2,5 pour devenir significativement supérieur à trois. Une augmentation de la densité provoque donc une augmentation de poids de l'ormeau par rapport à la longueur de coquille. Dans notre étude ce coefficient allométrique est généralement de trois sauf au mois d'octobre 1994 et juillet 1996 où il est significativement inférieur à 3 (fig. 58), mais ces mesures ont été réalisées après une ponte qui explique une diminution du poids, et donc une diminution de ce coefficient. Nous constatons également une variation de la pente de la relation longueur-largeur avec le temps (fig. 59), en effet la pente augmente légèrement pendant les premiers mois d'élevage (de 0,634 à 0,641) puis diminue ensuite assez rapidement la seconde année pour atteindre 0,595. Mgaya et Mercer (1995) montrent que cette valeur diminue avec la densité d'élevage et trouve des valeurs comprises entre 0,685 (pour 10) et 0,630 (pour 2,5). Cela signifie qu'une augmentation de la densité implique une diminution de croissance en largeur de coquille par rapport à la longueur, ce même changement de morphologie apparaît également dans notre étude alors que la densité est sensiblement constante.

La mortalité de fond que nous observons (7,5 % par an) est relativement faible par rapport aux mortalités constatées dans le milieu naturel. Dans la nature le taux de mortalité peut-être estimé par différentes techniques: analyses des distributions de fréquence d'âge et de taille, marquage d'animaux, étude des coquilles des animaux morts, modèles de population

(Shepherd et Breen, 1992). Berthou *et al.* (1985) estiment un taux de mortalité proche de 20% par an pour une population naturelle en Bretagne, Clavier et Richard (1985) montrent une variation de ce taux de mortalité en fonction de l'âge des ormeaux, en effet ce taux est de 80% pour des animaux très jeunes, 23% pour des animaux d'1 à 2 ans et de 10-12 ans, 13% pour des animaux de 4 ans.

En élevage, La Touche *et al.* (1993) enregistrent des taux de mortalité de 6% par an pour des ormeaux de 10 à 70 mm pour *H. tuberculata* et 2% pour *H. discus hannai*. Les causes de mortalité sont multiples: écrasement de l'ormeaux entre les abris et le bord du bac d'élevage, lésions au pied lors des mesures, maladies... Dans la nature les causes sont différentes, les variations de températures, les gelées, de salinité, les tempêtes, les maladies et les pollutions peuvent être la cause de mortalités importantes (Shepherd et Breen, 1992), les prédateurs tels que les roussettes (Bossy et Culley, 1976, les raies (Croft, 1929), les pieuvres (Stephenson, 1924; Croft, 1929), les étoiles de mer (Stephenson, 1924; Croft, 1929; Forster, 1962) et de nombreux crustacés (Clavier et Richard, 1985) consomment de nombreux ormeaux. Les épibiontes et notamment *Cliona sp.* et *Polydora sp.* sont responsables d'une mortalité importante pour des animaux de taille supérieure à 80 mm (Clavier et Richard, 1985; Clavier, 1992c, Oakes et Fields, 1996). L'élevage en circuit fermé permet d'éliminer la plupart des causes de mortalité observée dans le milieu naturel mais induit une mortalité importante dû au comportement de ponte des animaux. Nous avons également constaté à plusieurs reprises dans les structures d'élevage que les ormeaux morts étaient consommés en partie par les autres (cannibalisme) ce qui est peut-être révélateur d'un manque de protéines dans l'alimentation.

L'alimentation est un facteur important pour la vitesse de croissance des animaux (Leighton et Boolootian, 1963; Day et Flemming, 1992; Mai *et al.*, 1995). Plusieurs études montrent que *P. palmata* est préférable à *L. digitata* (Mazurie, comm. pers., 1975; Koike *et al.*, 1979; Culley et Peck, 1981; Mai *et al.*, 1992, 1993; Mercer *et al.*, 1993) toutefois, la difficulté de récolte de *P. palmata* sur les côtes de la Manche ne permet pas de les utiliser comme aliment principal. D'autre part, l'utilisation d'une alimentation à base d'algues fraîches entraîne des variations importantes dans la qualité de l'aliment (Chapitre 5) impliquant des variations d'appétence particulièrement au début de l'automne où la quantité d'azote dans les algues est la plus faible. Toutefois nous ne remarquons pas d'arrêt de croissance très important. Nous constatons que la quantité ingérée diminue avec la taille des animaux de 12% (1 an) à 2% (3 ans) de leur poids par jour. Ces valeurs sont assez faibles, Mottet (1978) indique des consommations d'algues de 10 à 20% du poids et jusque 39%, avec un taux de conversion qui varie très fortement en fonction de l'algue et de la taille des animaux. Pour un jeune animal on estime un taux de conversion de 6g d'algues pour 1 g de gain de poids, ce taux augmente avec l'âge et se situe plus généralement à 10 à 15gPf d'algues par gramme de

gain. Dans notre expérience, ce taux est assez faible le premier trimestre avec 1,17 g de poids sec par gramme de gain en poids frais ce qui représente 8,1 g de poids frais d'algues par gramme de gain de poids frais, ce taux se maintient entre 11 et 16 les quatre trimestres suivants pour augmenter à plus de 30 les deux derniers trimestres. Les valeurs obtenues la première année sont donc conformes avec les données de la littérature, l'augmentation très importante la seconde année d'élevage est probablement un mécanisme de compensation après la perte de poids due aux émissions de gamètes.

La quantité d'azote inorganique dans l'eau d'élevage est une variable saisonnière synchrone avec la quantité d'azote dans les algues ingérées par les animaux. Les concentrations obtenues en ammoniacque ($200\mu\text{gN/l}$) en nitrites ($500\mu\text{gN/l}$) et en nitrates (30mgN/l) sont 3 à 4 fois inférieures aux seuils de toxicité (chapitre 4) pour l'ormeau. Toutefois de telles valeurs pourraient induire une diminution de la résistance des animaux à un autre stress. La mise en place de filtre biologique bactérien entraînerait une diminution des concentrations en ammoniacque et en nitrite mais avec une forte diminution de pH pouvant atteindre des valeurs de pH de 5-6 (Bower et Turner, 1981; Nijhof et Bovendeur, 1990; Rijn et Rivera, 1990; Ceçen et Gönenç, 1995) et une consommation d'oxygène importante (Manthe *et al.*, 1988). L'augmentation des densités d'élevage ou une diminution des renouvellements provoqueraient une augmentation importante des nitrates qui pourraient devenir toxiques. Dans ce cas la mise en place de filtre biologique algal permettrait d'éliminer ces nitrates en surplus (Cohen et Neori, 1991; Neori *et al.*, 1991; 1996; Rijn, 1996). Toutefois, si ce type de filtre permet également une consommation du CO_2 , il entraîne une diminution de l'alcalinité du milieu et donc une acidification. Ainsi, l'utilisation de filtres biologiques qu'il soit algal ou bactérien implique un contrôle permanent du pH et de l'alcalinité de l'eau d'élevage.

Les consommations d'aliments, les suivis de la croissance et de la mortalité et la qualité physico-chimique de l'eau nous permettent de réaliser un bilan azoté. Ce bilan sera réalisé en gramme d'azote par périodes de 3 mois sur la structure d'élevage d'ormeaux.

Les apports azotés du système d'élevage (A_t) correspondent à la quantité d'algues distribuées (A_a) ainsi qu'aux apports en sels azotés dissous de l'eau d'entrée (A_d). De ces apports les animaux vont fixer une partie dans le cadre de leur croissance (S_c). Le reste (R_t) sera évacué sous différentes formes: sels azotés dissous (R_d), fèces (R_f), émissions de gamètes (R_g), mortalité (R_{mor}) et prélèvement d'ormeaux pour les mesures biométriques (R_{mes}).

Tableau 28

Bilan azoté d'une structure d'élevage en circuit semi-fermé d'ormeaux. Les quantités d'azote sont exprimées en gN par période de trois mois. Aa: apport azoté par les algues, Ad: apport azoté par l'eau de forage, At: somme de Aa et Ad, St étant la somme de l'azote piégée dans le système (Sb+Sb), Rf, évacuation de l'azote par les fèces, Rd, évacuation de l'azote sous forme d'azote inorganique, Rmor évacuation d'ormeaux morts, Rmes Utilisation d'ormeaux pour les mesures biométriques, Rt étant la somme des retraits. Le bilan étant égal à At-St-Rt.

P	Apport			St	Retrait						Bilan
	Aa (gN)	Ad (gN)	At (gN)		Rf (gN)	Rd (gN)	Rmor (gN)	Rmes (gN)	Rg (gN)	Rt (gN)	(gN)
1	41	13	53	48	9	24	2	0	3	38	-33
2	182	16	198	70	21	152	1	0		174	-46
3	333	14	347	84	25	189	2	0		216	47
4	206	6	212	1	19	4	33	14		70	141
5	70	5	75	51	19	14	3	17	26	79	-55
6	247	16	263	24	29	258	15	22	31	355	-116
7	208	9	217	-12	23	117	17	25	34	216	13
8	169	3	172	-19	14	6	38	0	33	91	100
T	1456	82	1537	247	159	764	111	78	127	1239	51

Le bilan azoté sur la structure d'élevage d'ormeaux est presque équilibré sur les deux ans d'élevage puisque le solde est de 51 gN avec un apport total de 1537 gN soit une erreur de 3% dans le bilan (tab. 28). Toutefois, nous constatons des écarts assez importants par période de trois mois pour certaines périodes. Ce déséquilibre est probablement dû à l'approximation réalisée sur la quantité d'azote contenu dans les fèces que l'on a supposé constante toute l'année. Ce bilan montre qu'une très grande partie de l'azote apporté au système ne fait que transiter et qu'une très faible partie est conservée par les animaux. La sortie du système se faisant principalement sous forme d'azote inorganique dans l'eau d'élevage. Nous constatons également que les pertes d'azote par les émissions de gamètes sont relativement importantes. Nous n'avons pas fait figurer l'azote sous forme bactérienne qui ne représente que de très faibles quantités de l'ordre du gramme d'azote par période. Ainsi, sur l'ensemble des deux ans nous pouvons dire que 28% de l'azote sont utilisés par les animaux (vivant + mort + mesure biométrique), 10% sont évacués sous forme de fèces, 8% par les émissions de gamètes et 50% sous forme d'azote inorganique dans l'eau d'élevage (fig. 83).

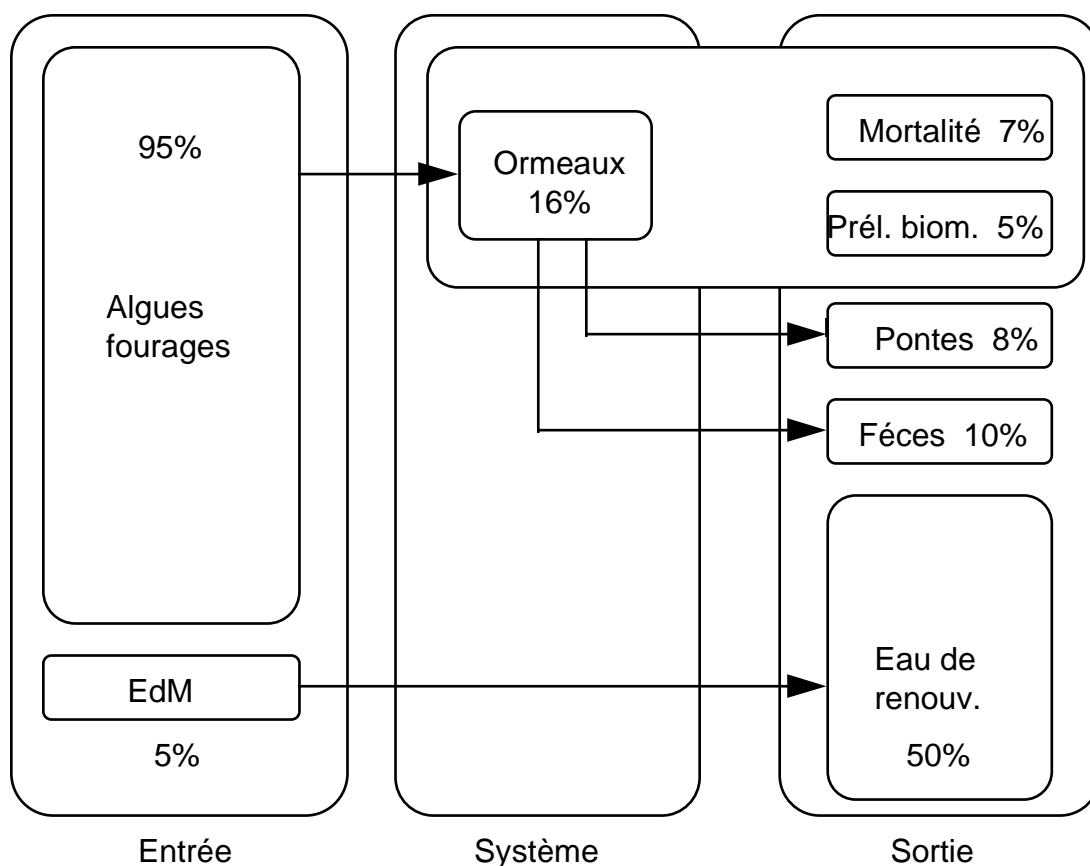


Figure 60

Bilan azoté d'une structure d'élevage d'ormeaux en circuit semi-fermé en pourcentage pondéral d'azote sur deux ans d'élevage (EdM: eau de mer, Eau de renouvel.: eau évacuée par renouvellement, prél. biom: prélèvement d'ormeaux pour la biométrie).

VI.4.2- Comparaisons biométriques de l'ormeau d'élevage et de l'ormeau de la nature

Nous constatons que l'ormeau, *Haliotis tuberculata* peut présenter des caractéristiques différentes selon les sites de son aire de répartition. Les différences observées s'accroissent avec la taille (>90 mm). La différence est marquée pour le poids de coquille, ce qui sous-entend qu'il existe des différences de croissance entre les sites. Ces différences de croissance pourraient être dues aux différences de température de l'eau mais également aux capacités trophiques du milieu ou à des différences génétiques. En effet, Jegoux (1994) montre des différences de plusieurs degrés entre les sites à certaines périodes de l'année et notamment en

été où la température de l'eau atteint 19°C en Bretagne sud, 17,5 dans le Cotentin et 16°C en Bretagne nord.

La relation taille/poids est déterminée pour les animaux des populations naturelles et d'élevage. Cette relation montre une différence importante du coefficient allométrique. Il est de 3,29 pour les ormeaux de Chausey qui est à rapprocher du coefficient allométrique pour la population de Saint Malo (3,17 statistiquement différent de 3), alors qu'il est de 3,03 pour les ormeaux d'élevage (non statistiquement différents de 3). La relation taille/poids chez l'ormeau d'élevage est donc isométrique.

VI.4.3.1- La coquille

Nous constatons une légère différence dans les relations longueur/largeur et longueur/hauteur de la coquille.

Le niveau d'incrustation atteint 5 grammes dans la nature pour des animaux de 80 mm alors qu'il est nul en élevage. Il faut toutefois remarquer que les animaux d'élevage sont plus jeunes (2 an et demi) que les animaux de la nature (5 à 6 ans pour des animaux de 80 mm, Forster, 1967). De plus les animaux d'élevage ne sont pas directement en contact avec les agents infestants tels que *Cliona celata* et *Polydora sp.* (Clavier, 1992c; Oakes et Fields, 1996),

D'un manière générale, la coquille est moins lourde en élevage (25% du poids total) que dans la nature (30% à Chausey, 28% à Saint Malo (Clavier et Richard, 1985)). La différence observée sur le taux de matière sèche est due probablement à deux facteurs, d'une part aux épibiontes nombreux sur les coquilles des ormeaux de la nature qui sont riches en eau; en particulier des éponges (*Cliona celata*: Clavier, 1992) et d'autre part aux excavations faites dans la coquille notamment par les polychètes (Oakes et Fields, 1996; Hoeksma, 1983).

VI.4.3.2- Le muscle

Le muscle est plus développé en élevage (47%) que dans la nature (41% à Chausey, 42% à Saint malo (Clavier et Richard, 1985)) bien que les moyennes annuelles des indices de condition soient très semblables. Cet indice de condition du muscle varie très fortement pour les ormeaux de Chausey (similaire à ce qui est observé sur les populations de Saint Malo) avec un minimum en juillet et un maximum en mars, Burge *et al*, (1975) trouvent des résultats semblables sur deux autres espèces d'ormeaux: *H. rufescens* et *H. fulgens*.

C'est aussi pendant l'été que le taux de matière sèche est le plus faible dans le muscle, Watanabe *et al.* (1991) constatent un taux d'humidité maximum juste après l'émission des gamètes chez *H. discus*, Oleaechea *et al.* (1993) et Hatae *et al.* (1995) observent des résultats similaires sur *H. discus*, mais ils montrent que la texture du muscle est différente (augmentation du taux de collagène durant l'hiver), la quantité de collagène diminuant avant la ponte chez *H. cracheroidii* (Weber, 1970). Cela est observé également chez le poisson par Sato *et al.* (1986) et Hatae *et al.* (1986). Le muscle est probablement utilisé comme source d'énergie et de métabolite lors de la gamétogénèse comme c'est le cas chez la coquille Saint-Jacques.

Clavier et Richard (1985) et Watanabe *et al.* (1991) indiquent que le muscle de l'ormeau est d'une meilleure qualité gustative pendant la saison froide, lorsque l'indice de condition est maximum (en mars pour *H. tuberculata* dans la région de Saint Malo, et en décembre pour *H. discus* dans le district de Amatsukominato (Japon)). Il apparaît dans cette étude sur *H. tuberculata*, que la meilleure qualité soit atteinte en février/avril à Chausey et en janvier en élevage avec des variations saisonnières très réduites en élevage par rapport à la nature.

VI.4.3.3- La masse viscérale

L'indice de condition viscéral est minimum, dans la nature, au mois de juillet ($2,2E-05$) et maximum au mois de juin ($3,1E-05$), soit 26% de diminution, avec un indice moyen de $2,7E-05$ contre $3,5E-05$ en élevage. Cela indique que l'ormeau d'élevage a une masse viscérale plus importante tout au long de l'année. Nous constatons que les dates d'émission des gamètes sont très différentes entre l'élevage et la nature. Si dans la nature, plusieurs pontes peuvent avoir lieu pendant l'été avec une première émission des gamètes fin juin (Cochard, 1980; Girard, 1972), en élevage, des émissions de gamètes peuvent avoir lieu toute l'année, il est donc difficile de définir un cycle tel qu'on peut le décrire dans la nature. Cet étalement des pontes est lié à la température de l'eau (19°C , constante toute l'année), ainsi, les ormeaux sont perpétuellement en condition de maturation. Une ponte spontanée a lieu tous les quatre mois qui correspond à une accumulation de 1200-1500 degrés jour (à partir de 7°C), conforme à l'énergie thermique nécessaire à la maturation complète (Cochard, 1980, Hahn, 1994). Outre le fait que l'émission de gamètes implique une pollution organique des eaux d'élevage, les gamétogénèses répétées représentent une perte énergétique importante et donc une diminution potentielle de croissance (Barkai et Griffiths, 1988). De plus,

l'augmentation du volume gonadique entraîne une diminution de la glande digestive et par ce biais une diminution de l'activité digestive (Girard, 1972, Boolootian *et al.*, 1962) qui implique une diminution de croissance somatique en élevage.

VI.5- Conclusion

Il apparaît clairement que l'élevage d'ormeau est réalisable en circuit semi-fermé en structure expérimentale. Basé sur une alimentation qui peut encore être améliorée, une durée d'élevage de trois ans permet d'obtenir des ormeaux de 70 mm en moyenne. Toutefois, une mortalité importante est constatée, principalement due aux comportements de ponte des animaux, cette mortalité peut être réduite en modifiant les structures d'élevage (couvercle grillagé par exemple). Les performances de croissance peuvent être améliorées sur la première année d'élevage par une alimentation en algues riches en protéines (*Palmaria palmata*, *Porphyra umbilicalis*) qui permet d'augmenter d'environ 5 mm la longueur de coquille à un an par rapport aux animaux que nous avons utilisés dans notre expérience. L'élimination des animaux les plus petits (queue de lot) et des tris successifs permettrait de réduire la compétition intra-spécifique. La maturation et les pontes successives entraînent une perte d'énergie pour la croissance somatique d'autant plus que le muscle est utilisé comme réserve lors de la maturation. L'utilisation d'ormeaux stériles permettrait d'augmenter rapidement la croissance somatique des animaux. Le bilan azoté montre que la proportion d'azote étant évacuée sous forme inorganique est importante, ainsi, une alimentation plus riche en protéines entraînerait une augmentation de la quantité d'azote dans l'eau d'élevage qui pourrait devenir toxique pour les animaux. De même, l'augmentation des croissances impliquerait une demande plus importante en carbonate et des rejets plus importants de CO₂. Les paramètres physico-chimiques doivent donc être contrôlés très régulièrement pour une meilleure gestion des renouvellements.

ê L'étude biométrique montre que les populations d'ormeaux ne sont pas homogènes sur leurs aires de répartition. De plus, l'effet saisonnier est très marqué en ce qui concerne la qualité de l'ormeau des populations naturelles. En effet, l'ormeau est de meilleure qualité pendant l'hiver que pendant l'été où le muscle est plus maigre. Les variations observées étant très importantes puisque l'on peut avoir des différences de 40% en poids sec sur le muscle. Ceci entraîne une grande variabilité de la qualité commerciale de l'ormeau en fonction de la date et du site de prélèvement.

Les différences biométriques saisonnières sont de plus faibles amplitudes en élevage. De plus on constate que pour un animal de même taille, l'ormeau d'élevage est plus lourd que l'ormeau de la nature, de plus les coquilles sont moins pesantes pour les ormeaux d'élevage. Ainsi, la partie comestible est plus importante en élevage (47%) que dans la nature (41%).

Chapitre VII

Modélisation du système d'élevage en circuit fermé

VII.1- Introduction

De nombreux paramètres sont susceptibles de modifier la croissance des ormeaux en élevage en circuit semi fermé. L'impact de ces paramètres évoluant avec la croissance de l'ormeau et la stratégie d'élevage adoptée, leur simple analyse ne permet pas de connaître leur influence sur la durée de l'élevage. Par exemple, le modèle simple de croissance développé dans le chapitre 3 indique des croissances plus rapides que celles observées dans nos structures d'élevage, de plus ce modèle ne permet pas d'appréhender les limites du système. Une modélisation globale du système est donc envisagée. Ce modèle doit prendre en compte la plupart des paramètres physico-chimiques (azote inorganique, système carbonique), mais aussi, les paramètres d'élevage tels que les densités d'élevage et le type d'alimentation. Le modèle développé (MCF: modèle circuit fermé) peut être sous divisé en quatre sous modèles imbriqués (fig. 61).

- Un sous-modèle de croissance des ormeaux permettant de calculer également les quantités de fèces et d'azote apportées au système (MOFA: modèle ormeaux-fèces-azote).
- Un sous-modèle permettant d'intégrer toutes les espèces chimiques du système carbonique (MSC: modèle système carbonique).
- Un sous-modèle d'échange gazeux, oxygène et dioxyde de carbone, entre les différents compartiments (biomasse-eau-air) du système d'élevage (MEG modèle d'échange gazeux).
- Un sous-modèle du système azoté prenant en compte deux classes de bactéries: nitrifiantes et nitratantes (MAB: modèle azote-bactéries).

Ce modèle sera validé grâce à l'expérimentation menée sur le suivi d'une cohorte d'ormeaux pendant une durée de deux ans sur laquelle les principaux paramètres ont été étudiés.

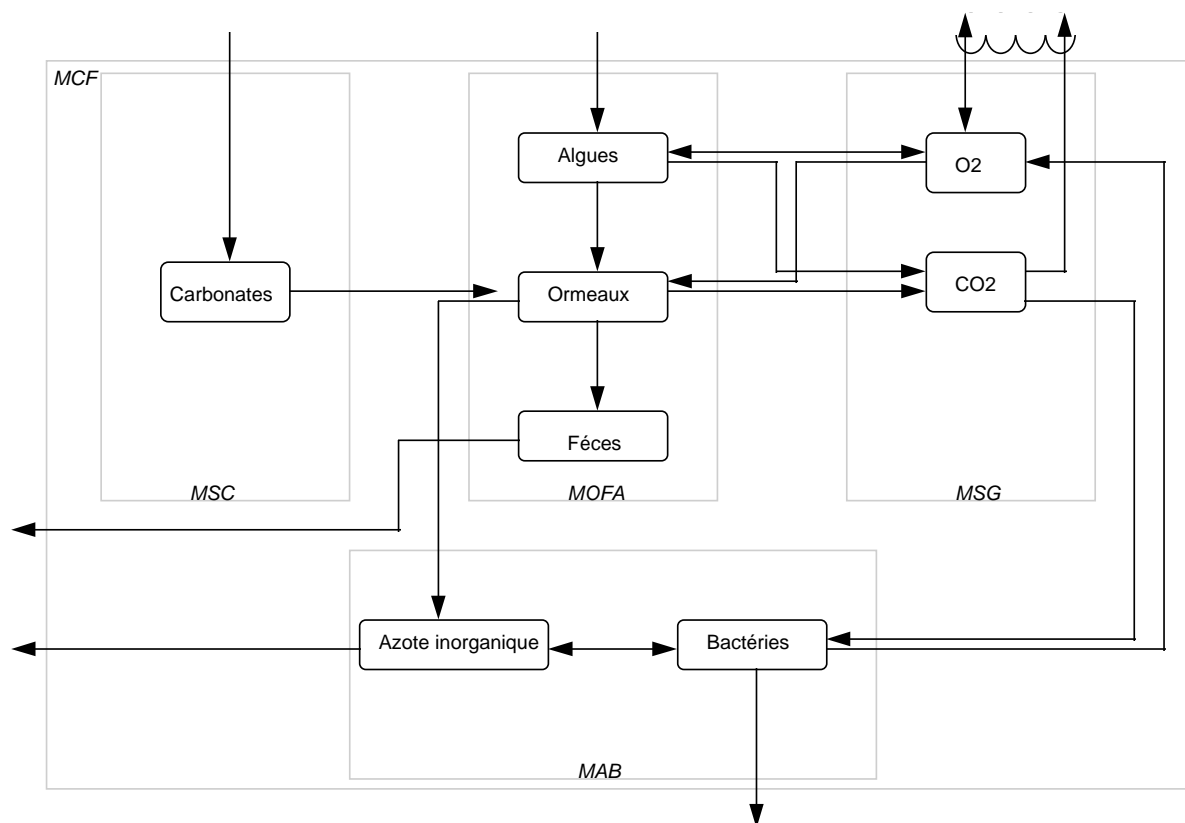


Figure 61.

Structure générale du modèle de croissance de l'ormeau en circuit semi-fermé. CE modèle est subdivisé en quatre sous modèles: MSB (modélisation du système carbonate), MOFA (Modèle ormeaux - fèces - alimentation), MEG (modélisation des échanges gazeux), MAB (modélisation du système azote - bactéries).

VII.2- Modélisation du système

VII.2.1- Sous modèle Ormeaux-Fèces-Alimentation: MOFA

Le modèle développé est basé sur la croissance pondérale en fonction de la température d'élevage d'après les résultats obtenus dans le chapitre 4. Toutefois, cette expression mathématique ne permet pas à elle seule d'obtenir une croissance des animaux proches de ce que l'on trouve en élevage. Il est fortement probable que la croissance somatique des ormeaux est altérée par la maturation et les émissions de gamètes. Il apparaît, d'après nos résultats que l'ormeau produit du muscle en période de repos et des gamètes en période de maturation, la production de coquille étant continue sauf juste après une émission de gamètes. Ainsi, le modèle doit tenir compte de ces paramètres. L'ormeau sera donc modélisé en trois compartiments: le muscle, la masse viscérale et la coquille, chacun ayant une dynamique propre basée sur le taux de croissance globale et sur les résultats du chapitre 6 sur la biométrie.

La croissance de l'ormeau peut être modifiée par d'autres facteurs physico-chimiques, ainsi, l'intensité lumineuse, la concentration en ammoniacque, nitrites et nitrates, l'alcalinité et la concentration en dioxyde de carbone agira directement sur la croissance en utilisant les expressions mathématiques développées dans les chapitres 4 et 5.

Le taux de croissance globale est calculé grâce à l'équation de la croissance en fonction de la température et de la taille des individus (chap. 4). Ce taux de croissance est ensuite majoré ou minoré en fonction des paramètres physico-chimiques de l'eau d'élevage. Cette croissance totale est répartie entre le muscle, les viscères et la coquille en fonction de taille et de l'état de maturation des animaux. La mortalité et la quantité d'algues ingérées sont calculées, ce qui permet d'estimer l'excretion azotée et la quantité de fèces rejetés.

Les équations du modèle sont les suivantes.

Variable d'état

Wc	Poids de coquille	en g
Wm	Poids de muscle	en g
Wv	Poids de viscère	en g
N	Nombre d'animaux en élevage	

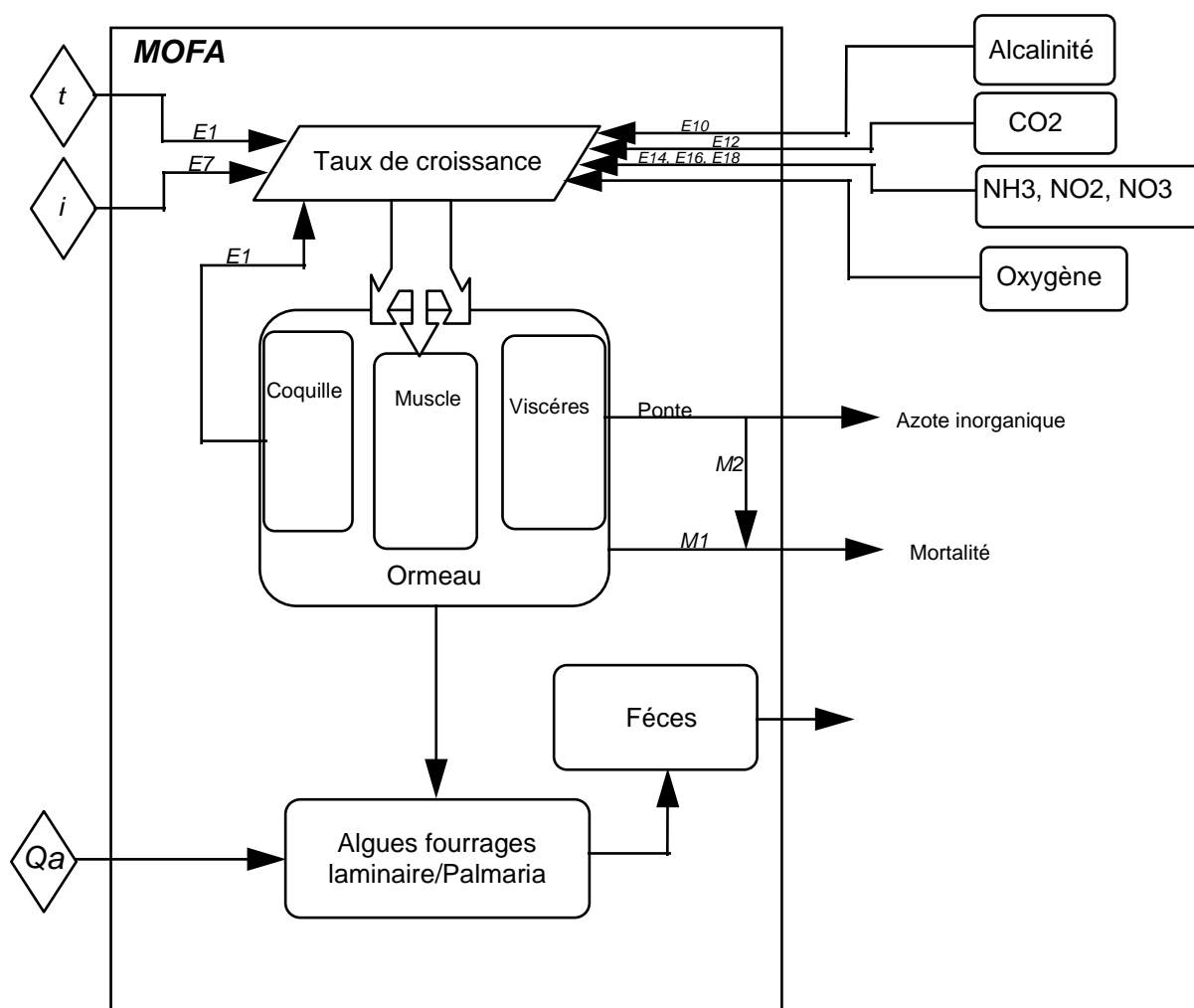


Figure 62.
Schématisation du sous modèle MOFA permettant de calculer les taux de croissance des ormeaux, la quantité de fèces rejetée et la quantité d'algues fourrages ingérées.

Processus biologiques

Calcul du taux de croissance de l'ormeau

$$\mu_{orm}^{brut} = C_{max} \cdot e^{-\frac{(T_{opt}-T)^2}{2\sigma^2}}$$
$$\mu_{orm} = \mu_{orm}^{brut} \times TTNO_2 \times TTNO_3 \times TTNH_3 \times TTAC \times TTCO_2 \times TTdens \times TTlum$$

$$C_{max} = 1,44e^{-\frac{(16-L)^2}{2400}}$$

$$T_{opt} = 7,1e^{-\frac{(41-L)^2}{1290}} + 15$$

$$\sigma = 0,0382 \times L + 5,962$$

$$TTNO_2 = \frac{-0,0749[NO_2]^2 + 0,516[NO_2] + 1,168}{1,168}$$

$$TTNO_3 = \frac{-0,00002[NO_3]^2 + 0,032[NO_3] + 0,7098}{0,7098}$$

$$TTNH_3 = \frac{0,4457 \ln(11 - [NH_3]) + 0,7757}{1,8444}$$

$$TTAC = \frac{0,119 \times \ln(AC - 0,5) + 0,6775}{0,76}$$

$$TTCO_2 = \frac{0,3585 \times \ln(0,6 - [CO_2]) + 1,3298}{1,1375}$$

$$TTdens = \frac{dens - 1}{dens - 1 + K_{dens}}$$

$$TTlum = 1,27 \times e^{-\frac{(\ln i)^2}{1,74}} + 0,51$$

$$W = W_m + W_c + W_v$$

$$TC = \exp[3,430588 + 0,35512 \ln(W) - 12,2289 \text{pspf} (j - 30)]$$

$$C_{pf} = \frac{TC \times \Delta W \times N}{1000}$$

$$C_{ps} = C_{pf} \times PsPf(t)$$

$$F = 1,0329 \times [C_{ps} \times W]^{0,5757} \times N$$

$$A_{azot} = \frac{C_{ps} \times N \times W \times N_{alg}}{100} - \frac{1,7 \times F}{100} - 0,1087 \frac{dW_m}{dt} - 0,0971 \frac{dW_v}{dt} + P \cdot W_v$$

Variables d'état

Wm	Poids de muscle
Wv	Poids de viscères
Wc	Poids de coquille
N	Nombre d'animaux

Paramètres

μ_{orm}	Taux de croissance pondérale de l'ormeau	%. j^{-1}
C_{max}	Taux de croissance maximale	%. j^{-1}
T_{opt}	Température de croissance maximale	°C
TT_{NO2}	Taux de toxicité des nitrites	
TT_{NH4}	Taux de toxicité de l'ammoniaque	
TT_{NO3}	Taux de toxicité des nitrates	
TT_{AC}	Taux de toxicité de l'alcalinité	
TT_{CO2}	Taux de toxicité du dioxyde de carbone	
TT_{dens}	Taux de variation de croissance dû à la densité d'élevage	
TT_{lum}	Taux de variation de croissance dû à la lumière	
dj	Nombre de degrés jour ($dj = \sum_{t=0}^j (t - 7)$)	°C
C_{ps}	Consommation d'algues en poids sec	gPs.kg $^{-1}$. j^{-1}
C_{pf}	Consommation d'algues en poids frais	gPf.kg $^{-1}$. j^{-1}
F	Quantité de fèces	gPs
A _{azot}	Quantité d'azote apportée dans l'eau	mgN
N _{alg}	Taux d'azote dans les algues	%Ps

P facteur de ponte, si $\frac{W_v}{L^3} \geq 0,0000475$ alors $P=0,346$, sinon $P=0$

PsPf(t) Proportion de matière sèche dans les algues
au temps t

α	Proportion de croissance de coquille	0,253
β	facteur de proportion de croissance des viscères	0,243
γ	facteur de proportion de croissance du muscle	0,697

dens Densité d'élevage

K_{dens} Constante de Michaelis Menten pour l'influence
de la densité sur la croissance 3

djmax Nombre de degrés jour théoriques nécessaires à
la maturation 1500°C

M_1 Taux de mortalité 7,5 %.an⁻¹

M_2 Taux de mortalité post-ponte 5%.ponte⁻¹

Equations différentiels

$$\frac{dW_c}{dt} = \alpha \cdot \mu_{orm} \cdot W_c$$

$$\frac{dW_v}{dt} = \beta \cdot \left(1 + \frac{dj}{dj_{maw}}\right) \cdot \mu_{orm} \cdot W_v - P \cdot W_v$$

$$\frac{dW_m}{dt} = \left(\gamma - \beta \left(1 + \frac{dj}{dj_{maw}}\right)\right) \cdot \mu_{orm} \cdot W_c$$

$$\frac{dN}{dt} = -(M_1 + M_2)N$$

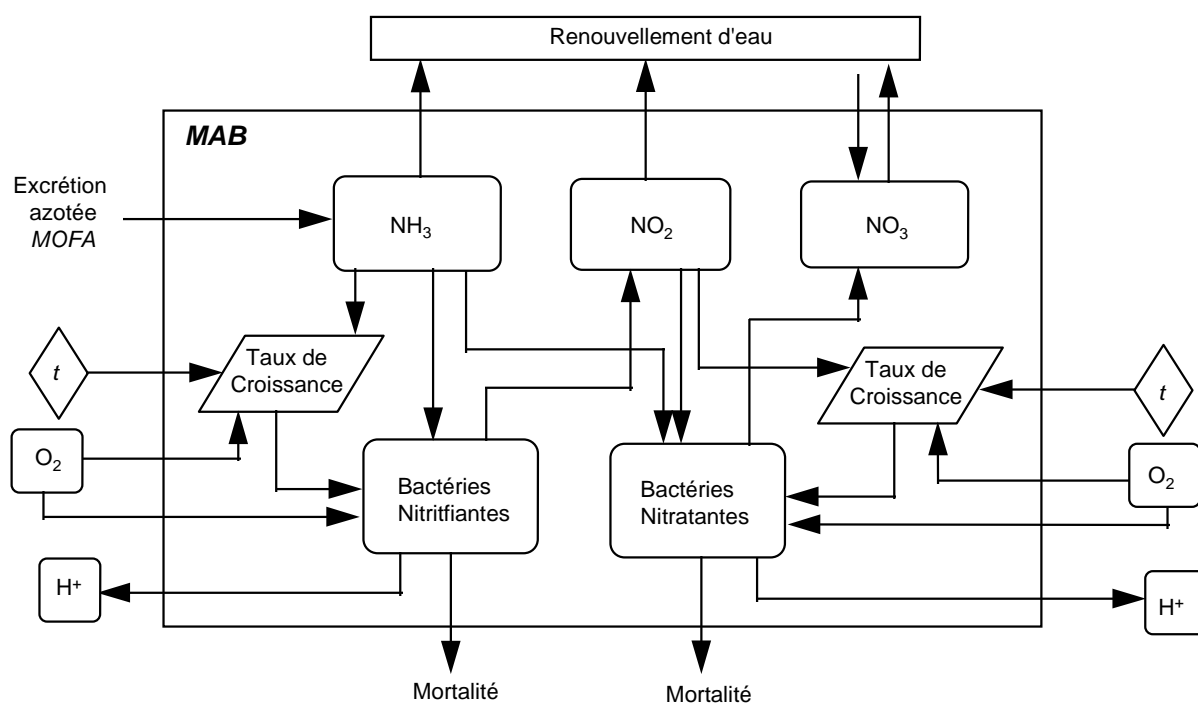


Figure 63.
Schématisation du sous modèle MAB permettant de calculer les concentrations en ammoniaque, nitrites et nitrates dans l'eau d'élevage ainsi que les fluctuations de la flore bactérienne.

VII.2.2- Sous modèle azote-bactérie: MAB

Les ormeaux produisent de grandes quantités d'azote inorganique principalement sous forme d'ammoniaque. Cette quantité d'azote produite peut être calculée par le bilan azoté, les quantités entrantes (algues fourrage) et sortantes sous forme de fèces étant connues. Dans l'eau, l'ammoniaque est utilisé par la flore bactérienne pour en tirer l'énergie nécessaire à leur développement. Les micro-organismes capables de transformer l'ammoniaque en nitrites puis en nitrates sont principalement aérobies autotrophes (leur source de carbone est le CO₂). Dans nos élevages, cette flore bactérienne est sous forme fixée et sous forme libre dans l'eau, la proportion entre ces deux formes étant difficiles à apprécier, toutefois les formes fixées sont en général très majoritaires, dans des filtres bactériens classiques Blancheton *et al.* (1987) estiment que la biomasse nitrifiante est de 10 ou 20 fois inférieures à celle présente dans un procédé à culture fixée. Ainsi, nous considérerons dans le modèle uniquement la biomasse fixée, les fluctuations de la biomasse libre observée (chapitre 6) n'étant que le reflet des fluctuations de la biomasse fixée (fig.63).

VII.2.2.1- Les organismes nitrifiants

Les organismes participant à la nitrification sont bien connus, il s'agit principalement de bactéries mais également de champignons. Dans certaines conditions, des populations d'hétérotrophes participent à la nitrification (*Nocardia*, *Arthrobater*, *Aspergillus Flavius*...) (Blancheton *et al.*, 1987), toutefois, leur activité reste faible par rapport aux autotrophes. Nous utiliserons le modèle de Winogradsky qui divise la nitrification en deux phases: la nitritation (ou nitrosation), transformation de l'ammoniaque en nitrite et la nitratation; transformation des nitrites en nitrates. Les principales espèces qui participent à la nitritation sont: *Nitrosomonas sp.*, *Nitrosococcus sp.*, *Nitrosospira sp.* et *Nitrocystis sp.* et celles qui participent à la nitratation sont *Nitrobacter Winogradski*, *Bactodena sp.* et *Microdenna sp.*.

VII.2.2.2- Les mécanismes biochimiques

Ces organismes sont des chimiotrophes stricts qui utilisent l'azote minéral comme source d'énergie par réaction d'oxydation. Cette énergie leur permet d'utiliser le dioxyde de carbone comme source de carbone par réduction.

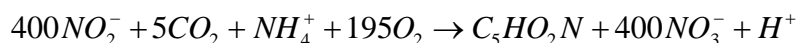
Des équations d'oxydation des sels azotés ont été établies par l'Agence américaine de protection de l'environnement (EPA, 1975) en utilisant l'hypothèse que la biomasse bactérienne correspond à une formule chimique brute théorique de C₅H₇NO₂. Toutefois ces équations impliquent l'utilisation d'une grande quantité de bicarbonates présents en faible

quantité dans l'eau de mer. Un autre modèle proposé par Haug et Mc Carty (1972), donne des équations légèrement différentes.

Nitritation



Nitratation



Nous utiliserons ces équations dans le modèle pour la transformation de l'ammoniaque et des nitrites. Ainsi, la transformation de 1 gN-NH₃ permet la production de 0,98 gN-NO₂ et 0,13 g de bactéries nitrifiantes. La transformation de 1 gN-NO₂ et 0,0025 gN-NH₃ permet la production de 1gN-NO₃ et 0,017 g de bactérie nitratante.

VII.2.2.3- Paramètres affectant la nitrification

Les paramètres agissant sur la nitrification sont nombreux et de nombreuses études permettent de bien connaître leurs actions.

Oxygène dissous

Les équations précédentes permettent de calculer la quantité d'oxygène nécessaire à la nitrification, il faudrait 4.18 gO₂ pour oxyder 1 gN-NH₃, toutefois Adam (1974) et Martin (1979) indiquent que la quantité d'oxygène nécessaire est inférieure aux besoins théoriques. La quantité d'oxygène nécessaire pour obtenir une bonne vitesse d'oxydation est relativement faible, Martin (1979) indique une constante de demi-saturation de 0.42 mgO₂/l (constante de Michelis-Menten). Toutefois, de basses concentrations en oxygène peuvent entraîner une accumulation de nitrites (Ceçen et Gönenç, 1995; Rijn et Rivera, 1990; Rijn, 1990).

Influence de la température

Blancheton *et al.* (1987) indiquent un effet important de la température sur la vitesse de nitrification, entre 5°C et 30°C, cette vitesse est exponentielle et l'on peut utiliser la relation empirique:

$$V = V_{\max} \cdot e^{0,06(t-20)}$$

Toutefois les valeurs indiquées par les différents auteurs sont légèrement différentes et sont fonction de la nature des bactéries (fixées ou libres).

Influence de la lumière

De nombreux auteurs indiquent que les fortes intensités lumineuses sont néfastes pour la nitrification (Kinne, 1970; Olson, 1981; Diab et Shillo, 1988)

Influence du pH

La courbe de la vitesse de nitrification en fonction du pH est une courbe de type gaussienne avec un optimum à 8.4 (Alleman, 1985; Blancheton *et al.*, 1987), la vitesse de nitrification étant environ de $0.5 \times V_{\max}$. Nous pourrions donc utiliser l'équation suivante dans le modèle:

$$V = 0,5V_{\max} \left(1 + e^{-\frac{(8,4-pH)^2}{0,5^2}} \right)$$

Inhibition des réactions de nitrification et de nitratisation

Les bactéries nitrifiantes sont sensibles à de fortes concentrations en nitrites (Painter, 1970), en ammoniacque (19.6 mgN/l) et en nitrates (1960 mgN/l) (Jones et Hood, 1980), de même les bactéries nitrifiantes sont sensibles aux fortes concentrations en ammoniacque (Painter, 1970), en nitrites (5.04 mgN/l) et en nitrate (1960 mgN/l) (Jones et Hood, 1980). Toutefois ces valeurs sont très supérieures aux valeurs observées en élevage et nous n'en tiendrons pas compte dans le modèle.

VII.2.2.4- Développement du modèle

Le modèle est basé sur deux classes de bactéries ayant le rôle de nitrification (B1) pour la première et de nitratisation pour la seconde (B2), chacun ayant un taux de croissance et de mortalité différent. La figure 63 représente le fonctionnement et les entrées-sorties du sous modèle azote-bactérie MAB. Les entrées d'azote inorganique se font par l'excrétion azotée calculée dans le sous modèle MOFA sous forme d'ammoniacque, celle-ci à la vitesse de la production bactérienne B1 qui est fonction de la température, de la concentration en ammoniacque (Michaelis-Menten) et du pH. Une partie de l'azote ammoniacal est utilisée pour la production bactérienne mais la majeure partie est transformée en nitrites avec

consommation d'oxygène et production d'ions hydrogène. Les nitrites sont transformés en nitrates à la vitesse de la production bactérienne B2 qui est fonction de la concentration en nitrites (Michaelis-Menten), la température de l'eau (fonction exponentielle), l'ensemble des nitrites prélevés est transformé en nitrates, ces bactéries utilisent l'ammoniaque comme source d'azote. Nous supposons que la majorité des bactéries sont fixées et donc pas sensibles au renouvellement de l'eau, mais qu'elles subissent une mortalité (m1 et m2). Les sorties d'ammoniaque, nitrite et nitrates se font par le renouvellement de l'eau d'élevage.

Les équations du modèle sont les suivantes.

Processus biologiques

$$\mu_1 = \mu_{\max 1} \times \frac{[NH_3]}{[NH_3] + K_{nh3}} \times e^{0,06(T-20)} \times 0,5(1 + e^{\frac{(8,4-pH)^2}{0,5^2}})$$

$$\mu_2 = \mu_{\max 2} \times \frac{[NO_2]}{[NO_2] + K_{no2}} \times e^{0,06(T-20)} \times 0,5(1 + e^{\frac{(8,4-pH)^2}{0,5^2}})$$

Variables d'état

B1	Bactéries nitrifiantes	en mg.l ⁻¹
B2	Bactéries nitratantes	en mg.l ⁻¹
[NH ₃]	Concentration en ammoniaque	en mgN.l ⁻¹
[NO ₂]	Concentration en nitrites	en mgN.l ⁻¹
[NO ₃]	Concentration en nitrates	en mgN.l ⁻¹

Paramètres

μ _{max1}	Taux de croissance des bactéries nitrifiantes	0,5 j ⁻¹
μ _{max2}	Taux de croissance des bactéries nitratantes	0,3 j ⁻¹
K _{NH3}	Constante de demi-saturation de B1	0,1 mgN-NH ₃ .l ⁻¹
K _{NO2}	Constante de demi-saturation de B2	0,1 mgN-NH ₃ .l ⁻¹
m1	Taux de mortalité des bactéries nitrifiantes	0,05 %.j ⁻¹
m2	Taux de mortalité des bactéries nitratantes	0,05 %.j ⁻¹

V1	Taux de déammonification des bactéries nitrifiantes	7,69 mgN-NH3.mgB.1 ⁻¹
V2	Taux d'assimilation des bactéries nitratantes	0,15 mgN-NH3.mgB.1 ⁻¹
V3	Taux de nitrification des bactéries nitrifiantes	7.54 mgN-NH3.mgB.1 ⁻¹
V4	Taux de nitratation des bactéries nitratantes	58,82 mgN-NO2.mgB.1 ⁻¹
R	Taux de renouvellement	%.j ⁻¹
A _{azot}	Apport en ammoniacque	mgN.1 ⁻¹
[NO ₃] _f	Concentration en nitrate dans l'eau de forage	1 mgN.1 ⁻¹

Equations différentielles

$$\frac{dB_1}{dt} = \mu_1 \cdot B_1 - m_1 \cdot B_1$$

$$\frac{dB_2}{dt} = \mu_2 \cdot B_2 - m_2 \cdot B_2$$

$$\frac{d[NH_3]}{dt} = A_{azot} - V_1 \frac{dB_1}{dt} - V_2 \frac{dB_2}{dt} - R[NH_3]$$

$$\frac{d[NO_2]}{dt} = V_4 \frac{dB_1}{dt} - V_3 \frac{dB_2}{dt} - R[NO_2]$$

$$\frac{d[NO_3]}{dt} = V_3 \frac{dB_2}{dt} - R[NO_3] + R[NO_3]_f$$

L'évolution des sels azotés étant très rapide, nous utiliserons, dans le modèle une échelle de temps de 3 minutes pour le calcul des concentrations en ammoniacque, nitrites et nitrates ainsi que pour les biomasses bactériennes.

VII.2.3- Sous modèle système carbonate: MSC

Les ormeaux, par leur consommation de bicarbonate et le rejet de CO₂ influencent directement l'équilibre du système carbonate et le pH de l'eau d'élevage. Ce sous modèle permet de calculer des différentes concentrations en carbonate et bicarbonate ainsi que l'alcalinité due aux carbonates et le pH. Ce système est fonction principalement de la température et de la salinité. Les équations et les constantes de dissociation utilisées dans ce modèle sont principalement issues de Copin-Montégut (1989) (fig. 64).

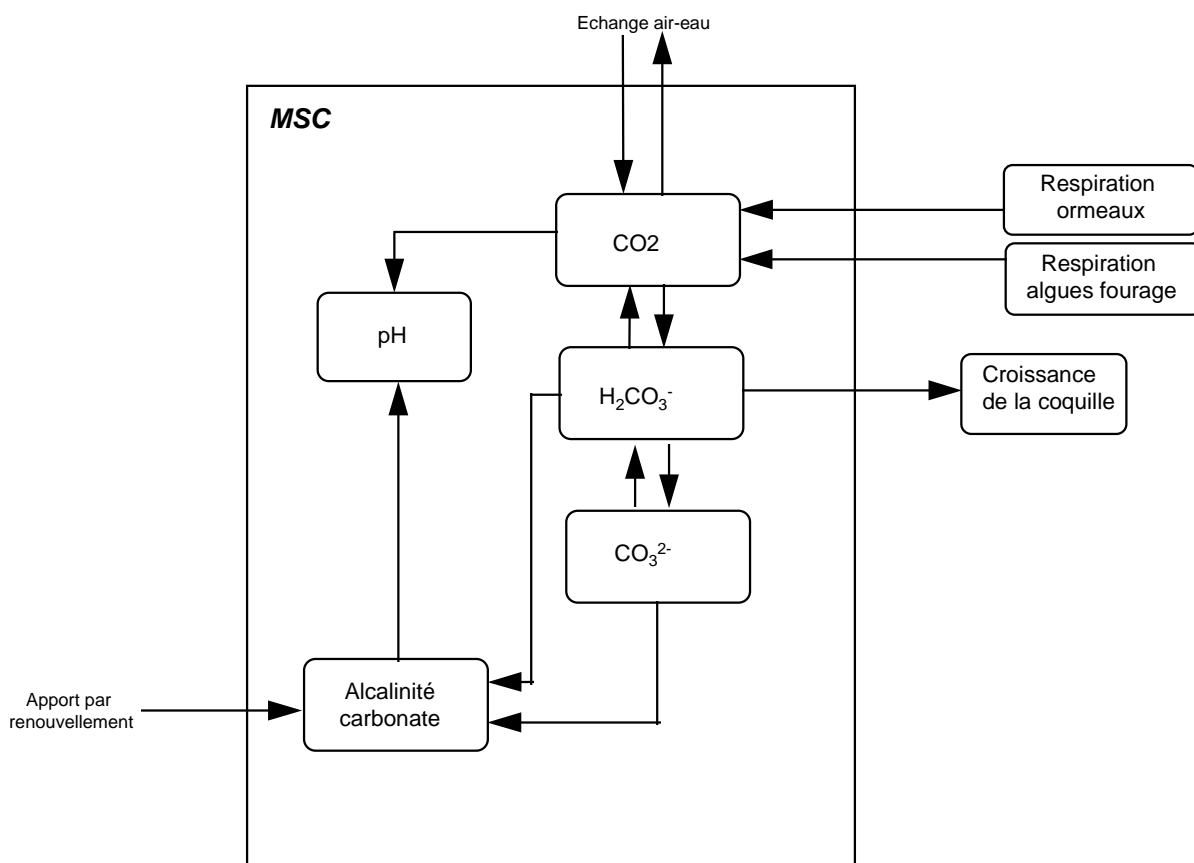


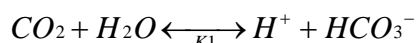
Figure 64.

Schématisation du sous modèle MSC permettant de calculer les concentrations des espèces chimiques qui influencent le système carbonique ainsi que le pH de l'eau d'élevage.

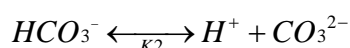
VII.2.3.1- Equilibre thermodynamique du système CO₂-HCO₃⁻-CO₃²⁻

Il existe quatre formes de carbone inorganique en solution: deux formes neutres CO_{2(aq)} et H₂CO₃ et deux formes ioniques HCO₃⁻ et CO₃²⁻. L'équilibre des deux premières formes étant très rapide, nous ne considérons qu'une seule forme dans le modèle égale à la somme de ces deux espèces.

Dissociation du dioxyde de carbone



Dissociation de l'ion bicarbonate



Dickson et Millero (1987) établissent les équations permettant de calculer les constante K1 et K2 en fonction de la température et la salinité. Nous négligerons l'effet de la pression qui est relativement constante dans l'élevage, les hauteurs d'eau ne dépassant pas 0.6 m.

$$pK_1 - pK_{10} = (19,894 - \frac{840,39}{T} - 3,0189 \ln T) \cdot S^{\frac{1}{2}} + 0,00679 \cdot S$$

$$pK_2 - pK_{20} = (17,176 - \frac{690,59}{T} - 2,6719 \ln T) \cdot S^{\frac{1}{2}} + 0,02169 \cdot S$$

où pK0 représente la valeur à dilution infinie (S=0), T est la température absolue en degrés Kelvin et S la salinité en ‰.

$$pK_{10} = \frac{6320,81}{T} - 126,3405 + 19,568 \ln T$$

$$pK_{20} = \frac{5143,69}{T} - 90,1833 + 14,613 \ln T$$

Le calcul de l'alcalinité totale tient compte de l'équilibre de dissociation de l'acide borique grâce à la constante d'équilibre Kb.

$$\ln Kb - \ln K_{b0} = (0,5998 - \frac{75,25}{T}) \cdot S^{\frac{1}{2}} + 0,01767 \cdot S$$

avec

$$\ln K_{10} = 148.0248 - \frac{8966,90}{T} - 24,4344 \ln T$$

VII.2.3.2- Algorithme de calcul

La concentration en CO₂ est calculée en utilisant les consommations en oxygène et les échanges air-eau (modèle MEG) et l'alcalinité des carbonates peut être calculée en tenant compte des consommations par les animaux (modèle MOFA) et par les apports de carbonate par renouvellement. L'algorithme par itération permettant de calculer les concentrations des espèces chimiques peut ainsi être le suivant.

$$[HCO_3^-] = \frac{-K \cdot [CO_2] + [(8AC + K[CO_2]) \cdot K \cdot [CO_2]]}{4}$$

$$[CO_3^{2-}] = \frac{AC - [HCO_3^-]}{2}$$

$$[H^+] = K1 \cdot \frac{[CO_2]}{[HCO_3^-]}$$

$$AT = AC + 1,2 \cdot 10^{-5} S \cdot \frac{Kb}{[H^+] + Kb}$$

Avec $K = \frac{K1}{K2}$

Le sous modèle MSC peut être schématisé de la façon suivante:

Variable d'état

AC	Alcalinité due aux carbonates	eq.l ⁻¹
[CO ₂]	Concentration en dioxyde de carbone	mol.l ⁻¹

Variables calculées à l'équilibre

[HCO ₃ ⁻]	Concentration en bicarbonate	mol.l ⁻¹
[CO ₃ ²⁻]	Concentration en carbonate	mol.l ⁻¹
pH	Potentiel hydrogène (ou pH)	

AT	Alcalinité totale	eq.l ⁻¹
----	-------------------	--------------------

Paramètres

R	Taux de renouvellement de l'eau	%.j ⁻¹
<i>R_{orm}</i>	Respiration des ormeaux	molCO ₂ .h ⁻¹
<i>R_{alg}</i>	Respiration des algues fourrages	molCO ₂ .h ⁻¹
<i>K_{CO2}</i>	Echanges de dioxyde de carbone entre l'air et l'eau.	
a	Facteur de dilution	
<i>Prel</i>	Utilisation du carbonate par les ormeaux	mol.j ⁻¹

Equations différentielles

$$\frac{dAC}{dt} = R.(AC_f - AC) - a.\frac{dW_c}{dt}$$

$$\frac{d[CO_2]}{dt} = a.R_{orm} + a.R_{alg} - K_{CO2}[CO_2]$$

VII.2.4- Sous modèle échange gazeux: MEG

Les échanges gazeux sont des paramètres importants en aquaculture qui se révèle souvent comme des facteurs limitants. La loi de Henry nous indique qu'à l'équilibre la solubilité d'un gaz en solution est directement proportionnelle à sa pression partielle, sauf pour le CO₂ en eau de mer (fig. 65).

VII.2.4.1- Echange Air-eau

L'oxygène

La solubilité de l'oxygène dans l'eau dépend de la température, de la salinité et de la pression partielle en oxygène. En considérant que la pression partielle est constante, l'équation de Weiss (1970) permet de connaître la solubilité (C en ml.l⁻¹) pour une température T en Kelvin et une salinité S:

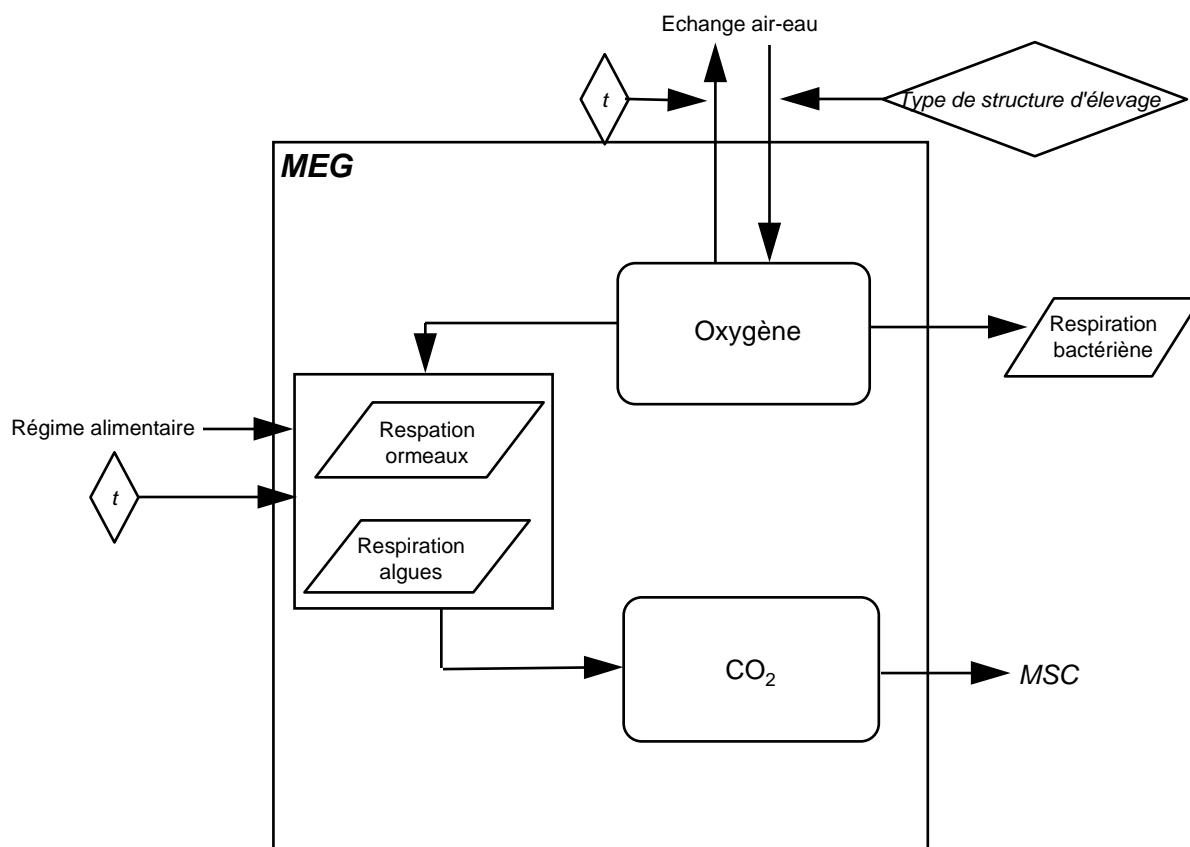


Figure 65.

Schématisation du sous modèle MEG permettant de calculer les échanges gazeux du système d'élevage et particulièrement le dioxyde de carbone et l'oxygène.

$$\ln C = A_1 + A_2 \frac{100}{T} + A_3 \ln \frac{T}{100} + A_4 \frac{T}{100} + S(B_1 + B_2 \frac{T}{100} + B_3 \frac{T^2}{10000})$$

Avec $A_1 = -173,4292$

$A_2 = 249,6339$

$A_3 = 143,3483$

$A_4 = -21,8492$

$B_1 = -0,033096$

$B_2 = 0,014259$

$B_3 = -0,00117$

Ainsi, la concentration en oxygène à l'équilibre en $\text{mgO}_2.\text{l}^{-1}$ est:

$$O_{2eq} = 16 \times \frac{C}{22,4}$$

Selon la formule, pour une eau à 20°C et 35 %°, la concentration à l'équilibre est 7,37 $\text{mgO}_2.\text{l}^{-1}$.

Dans notre système d'élevage, nous observons deux possibilités d'échange gazeux: dans les toboggans (flux laminaire) et au niveau des chutes d'eau. Zieminski *et al.* (1976) indiquent une formule de transfert des gaz de l'état gazeux à l'état dissous et inversement:

$$\frac{dC}{dt} = \frac{KA}{V} \cdot (C_{O2eq} - C_{O2})$$

Avec $\frac{dC}{dt}$, le transfert en grammes d'oxygène dissous par heure

K , la vitesse de diffusion dépendant du film à l'interface air-eau, cette valeur est de l'ordre de 10^{-4} m.s^{-1} .

A , la surface de contact air-eau

V le volume d'eau

C_{O2eq} et C_{O2} les concentrations en oxygène à l'équilibre et dans l'eau d'élevage

Pour une chute d'eau:

$$\frac{K \cdot A}{V} = 1 - \frac{1}{1 + 0,69h(1 - 0,011h)(1 + 0,046temp)}$$

Avec h la hauteur de chute d'eau et $temp$ la température de l'eau en °C. Dans la suite $\frac{K.A}{V}$ sera noté K_{O_2} .

Le dioxyde de carbone

Le transfert du CO_2 est plus complexe car il fait intervenir les espèces du système carbonique. En effet, si l'on considère une couche de transfert laminaire épaisse, la diminution de la concentration en dioxyde de carbone à travers cette couche va modifier l'équilibre du système carbonate, ainsi, Quinn et Otto (1971) puis Emerson (1975) proposent un modèle basé sur la conservation de l'électroneutralité en tous points du film stagnant (Copin-Montégut, 1989). Toutefois, ce modèle demande de connaître les concentrations de toutes les espèces chimiques aux limites de cette couche laminaire. Si, pour la partie inférieure, les concentrations de ces espèces sont égales aux concentrations des ces mêmes espèces dans la masse d'eau, ces concentrations en surface sont inconnues. Deux cas simples peuvent être envisagés:

- La diffusion moléculaire est rapide par rapport à la vitesse de réaction, auquel cas il n'apparaît pas de gradient de concentration des espèces et le transfert le CO_2 s'écrit de même façon qu'un gaz non réactif tel que l'oxygène.

- La diffusion des molécules est lente par rapport à la cinétique de la réaction et par conséquent, les espèces de la partie supérieure de la couche laminaire en contact avec l'air sont en équilibre avec le CO_2 , ainsi le transfert du CO_2 correspond au transfert de la somme des espèces chimiques du système carbonique à savoir $\Sigma CO_2 = CO_2 + HCO_3^- + CO_3^{2-}$

Pour simplifier, nous utiliserons dans le modèle la même formule mathématique que pour l'oxygène, toutefois, avec un coefficient de transfert plus faible (Kanwisher, 1963; Smith and Kinsey, 1978).

VII.2.4.2- La respiration

Respiration des ormeaux

La respiration des ormeaux a été déterminée dans le chapitre 4 en fonction de la température et d'un régime alimentaire monospécifique. Dans le cas d'un régime alimentaire de deux algues nous utiliserons une moyenne pondérée de la consommation d'oxygène. Afin de simplifier les calculs nous utiliserons l'expression linéaire qui permet d'estimer la consommation de l'ensemble des animaux en connaissant la biomasse totale et le nombre

d'individus (tableau 21). Les expérimentations menées sur le quotient respiratoire ne nous ont pas permis de déterminer un RQ avec précision. Boucher-Rodoni et Boucher (1993) indiquent un RQ de 0,74 sur *Nautilus macromplalus* et Boucher *et al.* (1994), un RQ de 1,17 à l'interface des sédiments dans un lagon tropical et Clavier *et al.* (1994), 1,14 dans un lagon corallien. Ainsi, nous choisirons un RQ de 1 dans ce modèle qui semble être une valeur moyenne pour les animaux utilisant les carbonates dissous.

Respiration des algues fourrages

Les quantités d'algues fourrages peuvent être importantes dans les structures d'élevage (plusieurs kilogrammes ou dizaines de kilogrammes). Les structures d'élevage étant généralement à l'obscurité, les consommations d'oxygène sont importantes. Nous utiliserons les consommations d'oxygène calculées dans chapitre 4 pour différentes températures.

Utilisation de l'oxygène par les bactéries

Les équations chimiques de nitrification indiquent une consommation d'oxygène de 76 et 195 moles d'oxygène pour 55 et 400 moles de NH_3 et NO_2 dégradés respectivement. Nous utiliserons donc ces constantes dans le modèle.

VII.2.4.3- Développement du modèle MEG

Le modèle est schématisé ci-dessous. L'oxygène étant utilisé pour la respiration des animaux, des algues fourrages et des bactéries, les échanges air-eau permettent d'apporter l'oxygène nécessaire au système. Le dioxyde de carbone est apporté par les animaux et est évacué par les échanges air-eau. Le dioxyde de carbone participe à l'équilibre du système carbonique (modèle MSC).

Variable d'état

$[\text{O}_2]$	Concentration en oxygène	mg.l^{-1}
$[\text{CO}_2]$	Concentration en dioxyde de carbone	mol.l^{-1}

Paramètres

R_{orm}	Respiration des ormeaux	$\text{mgO}_2.\text{h}^{-1}$
R_{alg}	Respiration des algues fourrages	$\text{mgO}_2.\text{h}^{-1}$
R_{b1}	Respiration des bactéries 1	$\text{mgO}_2.\text{h}^{-1}$
R_{b2}	Respiration des bactéries 2	$\text{mgO}_2.\text{h}^{-1}$
$K^1_{CO_2}$	Echanges de dioxyde de carbone entre l'air et l'eau dans les chutes d'eau	h^{-1}
$K^1_{O_2}$	Echanges d'oxygène entre l'air et l'eau dans les chutes d'eau	h^{-1}
$K^2_{CO_2}$	Echanges de dioxyde de carbone entre l'air et l'eau en courant laminaire	h^{-1}
$K^2_{O_2}$	Echanges d'oxygène entre l'air et l'eau en courant laminaire	h^{-1}
a	Facteur de dilution	

Equations différentielles

$$\frac{d[O_2]}{dt} = K^1_{O_2} ([O_2]_{\max} - [O_2]) + K^2_{O_2} ([O_2]_{\max} - [O_2]) - a.R_{orm} - a.R_{alg} - (R_{b1} + R_{b2})$$

$$\frac{d[CO_2]}{dt} = a.R_{orm} + a.R_{alg} + (R_{b1} + R_{b2}) - K^1_{CO_2} ([CO_2] - [CO_2]_{\min}) - K^2_{CO_2} ([CO_2] - [CO_2]_{\min})$$

Les calculs de la concentration en oxygène et de dioxyde de carbone seront réalisés en aval et en amont de chaque plateau d'élevage en supposant que la biomasse est uniformément répartie dans toute la structure.

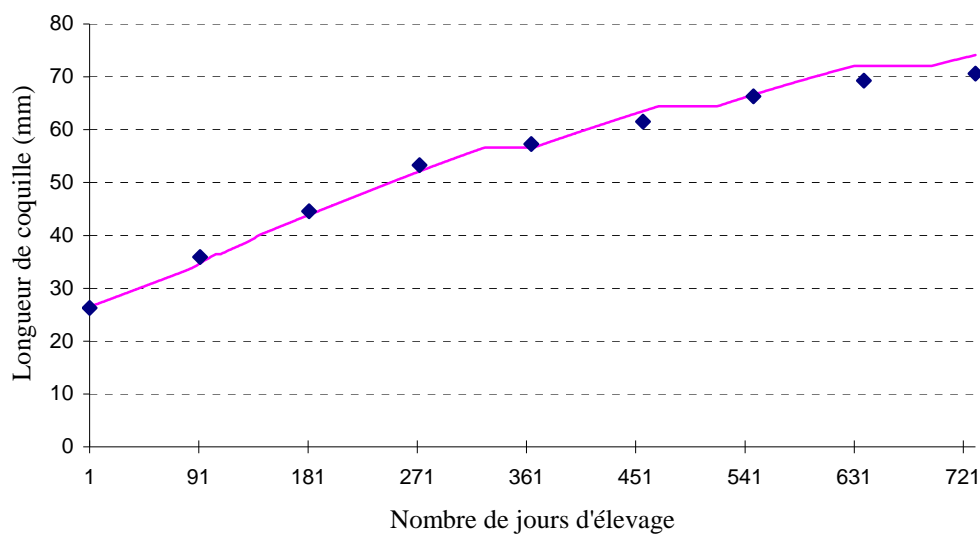


Figure 66.

Comparaison des croissances calculées par le modèle avec les croissances mesurées dans une structure expérimentale d'ormeaux.

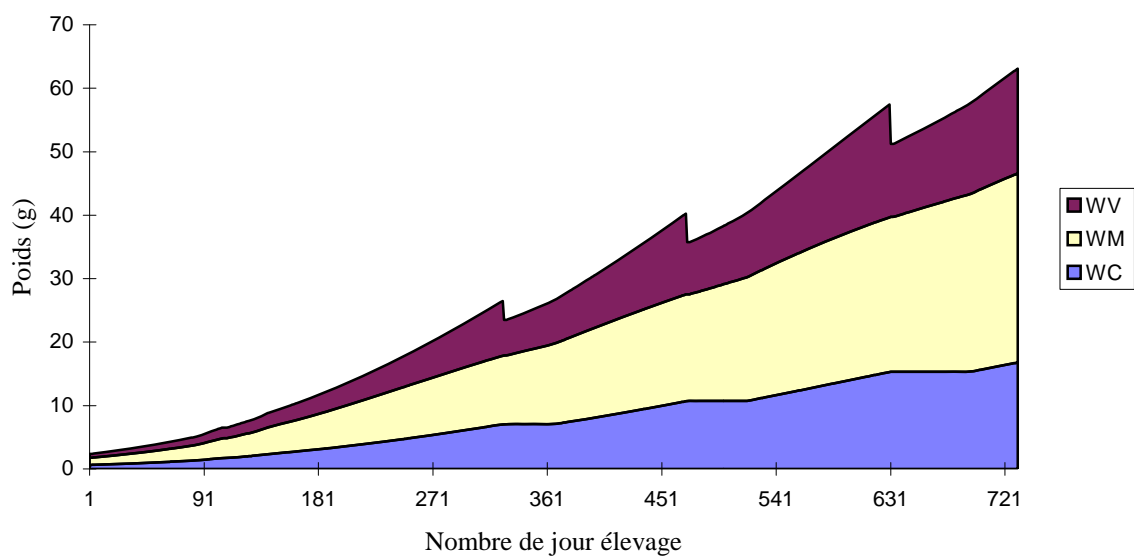


Figure 67.

Evolution pondérale du poids de muscle (WM), de viscères (WV) et de coquille (WC) dans une structure d'élevage d'ormeaux d'après le modèle développé.

VII.3- Comparaison des résultats du modèle avec les expérimentations

La validation du modèle est réalisée grâce aux résultats de l'expérimentation sur le suivi de la cohorte (chapitre 6). Les données de départ sont les suivantes:

Température de l'eau:	Constante à 18°C
Eclairage	Obscurité permanente
Nombre d'individus	603
Poids initial	26.3 mm
Alimentation	80% <i>L. digitata</i> + 20% <i>P. palmata</i>
Structure d'élevage	3 goulottes de 2,2×0,6 m, 750 l

Les résultats du modèle sont très proches des mesures effectuées. Après deux ans d'élevage à partir d'animaux de 26.3 mm de longueur moyenne de coquille, le modèle indique une taille moyenne de 74 mm alors que nous avons trouvé 71 mm dans l'expérimentation (fig. 66). Le modèle montre les variations des poids de muscles, gonades et viscères dans les ormeaux, les fluctuations du poids de viscères correspondent aux cycles d'émission de gamètes que nous observons dans les structures d'élevage. Le calcul des indices de conditions donne des valeurs semblables aux valeurs obtenues après dissection des ormeaux.

Le modèle permet de d'évaluer les concentrations en oxygène, carbonates, bicarbonate, CO₂, ammoniacque, nitrites et nitrates. L'alcalinité de l'eau diminue la première année d'élevage pour se stabiliser entre 3 et 3,5 avec une même évolution pour le pH qui se stabilise à 7,9. Cette évolution est conforme aux mesures que nous avons effectuées dans la structure d'élevage. Le modèle montre des variations importantes de carbonates et de pH au moment des émissions de gamètes, dues à un arrêt de croissance de coquille des ormeaux. Les mesures effectuées montrent des variations d'alcalinité de même ampleur (fig. 68), mais moins brutales, en effet il est probable qu'en élevage, il ne s'agit que d'un ralentissement de la croissance. La concentration d'oxygène est supérieure à 6,5 sauf juste après les émissions de gamètes où la concentration en oxygène peut devenir inférieure à 4 cela reproduit bien les concentrations mesurées dans les structures d'élevage.

Le calcul des concentrations en sels azotés montre un pic d'ammoniacque après environ deux mois d'élevage suivi d'un pic de nitrites, l'augmentation des sels azotés est progressif pour atteindre 20 mgN.l⁻¹, puis diminue assez rapidement jusqu'à 8 mgN.l⁻¹, on trouve ensuite un autre pic à 30 mgN.l⁻¹. Le modèle montre des pics d'ammoniacque et de nitrites juste après une émission de gamètes. L'évolution est similaire à ce qui est mesuré dans la structure d'élevage, toutefois, nous constatons dans la structure d'élevage des périodes où la quantité de

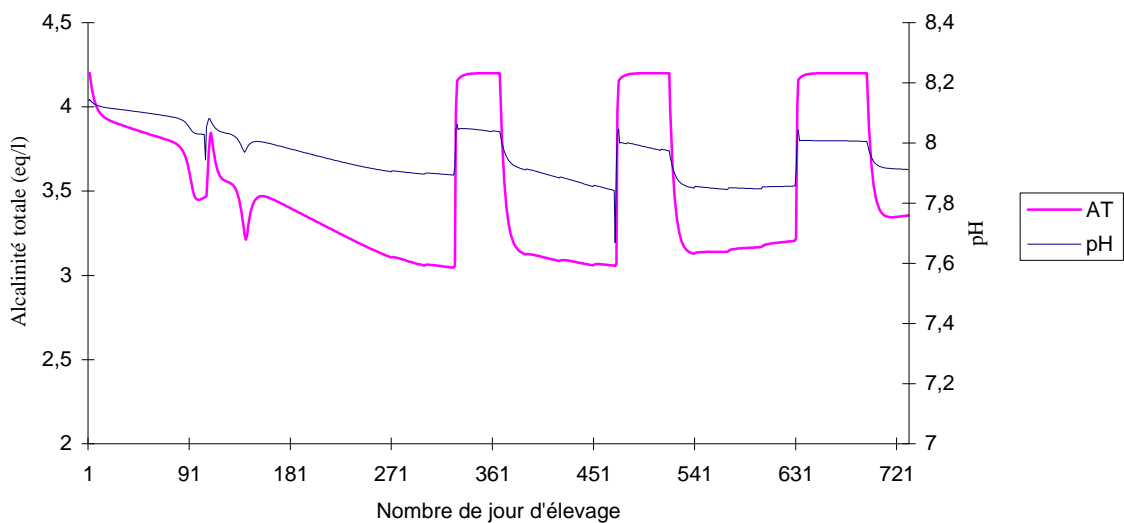


Figure 68.

Evolution de l'alcalinité et du pH de l'eau dans une structure d'élevage expérimentale d'ormeaux d'après le modèle développé.

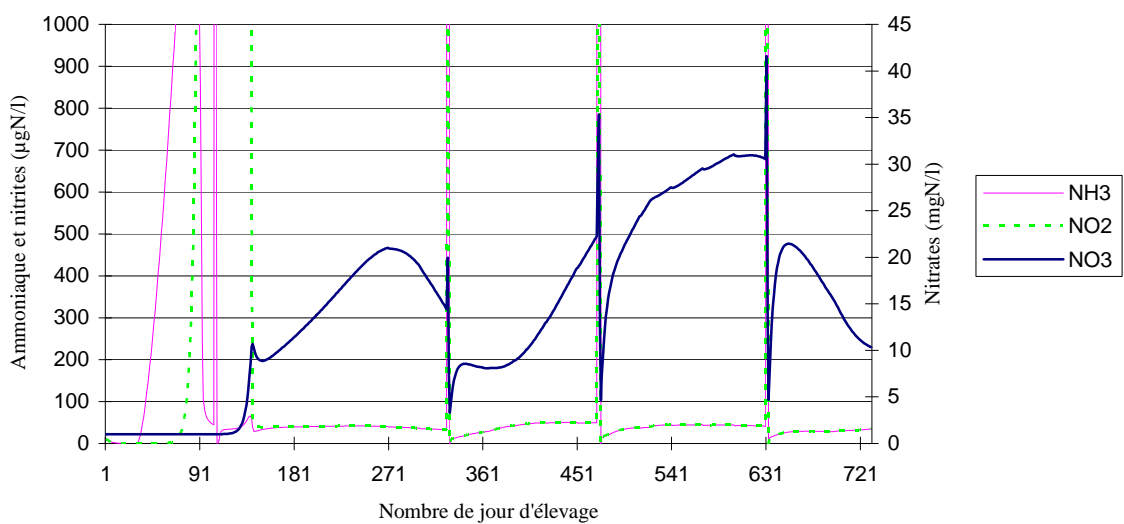


Figure 69.

Evolution de la concentration en ammoniac, nitrites et nitrates dans une structure d'élevage expérimentale d'ormeaux d'après le modèle développé.

nitrates est très faible entre 1 et 2 mgN.l⁻¹, le modèle donnant des concentrations supérieures de l'ordre de 8 mgN.l⁻¹. Les variations de flores bactériennes totales suivent la même évolution que les nitrates (fig. 69).

Le modèle permet donc d'obtenir une bonne approximation de la croissance de l'ormeau ainsi que de l'évolution des paramètres physico-chimiques. Il peut donc être utilisé pour évaluer l'influence de différents facteurs sur la croissance des ormeaux et la productivité d'une structure d'élevage.

VII.4- Simulation

A partir de ce modèle nous pouvons réaliser diverses simulations en fonction des paramètres zootechniques d'élevage tels que la densité d'élevage, le renouvellement ou l'alimentation mais également connaître l'influence des émissions de gamètes sur la vitesse de croissance.

Deux paramètres sont importants en aquaculture: la productivité d'une structure d'élevage (exprimée en gramme par jour) et la durée de l'élevage pour atteindre une taille commercialisable. Nous étudierons ces paramètres sur la base de quatre tailles moyennes de vente: 60, 70, 80 et 90 mm sur une structure expérimentale identique à l'expérimentation du chapitre 6 avec une eau de mer issue d'un forage (caractéristiques de l'eau de mer utilisée dans nos expérimentations) qui permettra de dégager les tendances pour obtenir des croissances maximales en élevage. Pour chaque simulation la productivité est calculée pour cinq températures d'élevage: 12, 15, 18, 21 et 24°C et pour cinq densités initiales: 200, 400, 600, 800 et 1000 ormeaux pour la structure d'élevage expérimentale.

VII.4.1- Influence du taux de renouvellement de l'eau

Les figures 70 et 71 représentent la productivité de la structure d'élevage en g.j⁻¹ en fonction de la densité initiale, de la température pour quatre taux de renouvellement quotidien de l'eau: 10, 20, 30 et 40% par jour. Les résultats du modèle montrent que la productivité augmente avec le taux de renouvellement de l'eau, ce qui est particulièrement visible pour une taille commercialisable de 60 mm, toutefois, peu de différences sont constatées entre 20 et 40%, le renouvellement d'eau le plus favorable à la croissance serait donc entre 20 et 30% par jour. D'autre part on remarque que la productivité diminue avec la taille moyenne commercialisable et particulièrement pour 80 et 90 mm quel que soit le taux de renouvellement de l'eau.

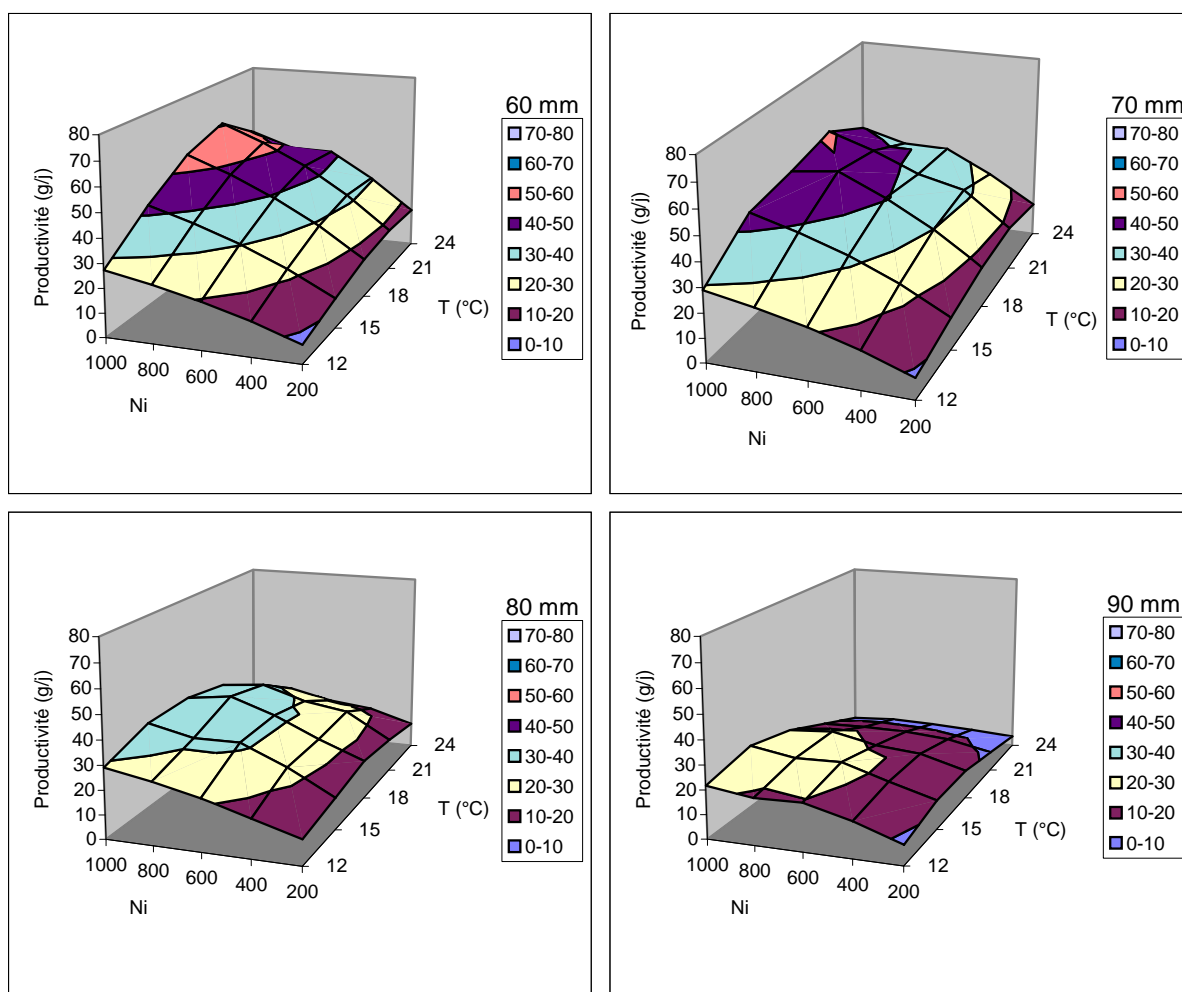


Figure 70.

Evolution de la productivité d'une structure expérimentale d'élevage d'ormeaux en fonction de la température d'élevage, du nombre d'animaux dans la structure à un an et de la taille moyenne de commercialisation pour un renouvellement d'eau quotidien de 20%.

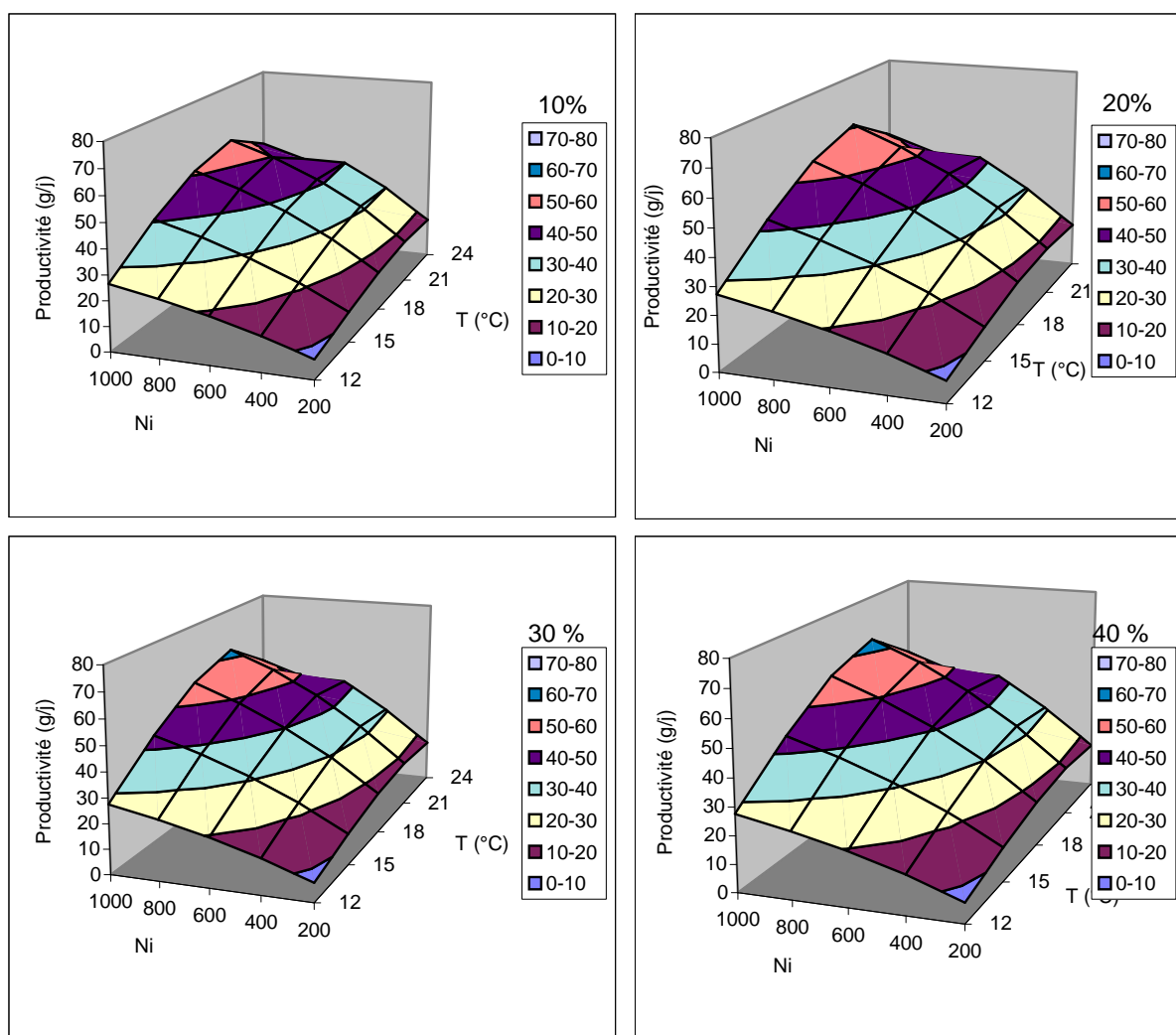


Figure 71.

Evolution de la productivité d'une structure expérimentale d'élevage d'ormeaux en fonction de la température d'élevage, du nombre d'animaux dans la structure à un an et du renouvellement d'eau (10, 20 , 30 et 40 % par jour) pour une taille moyenne de 60 mm.

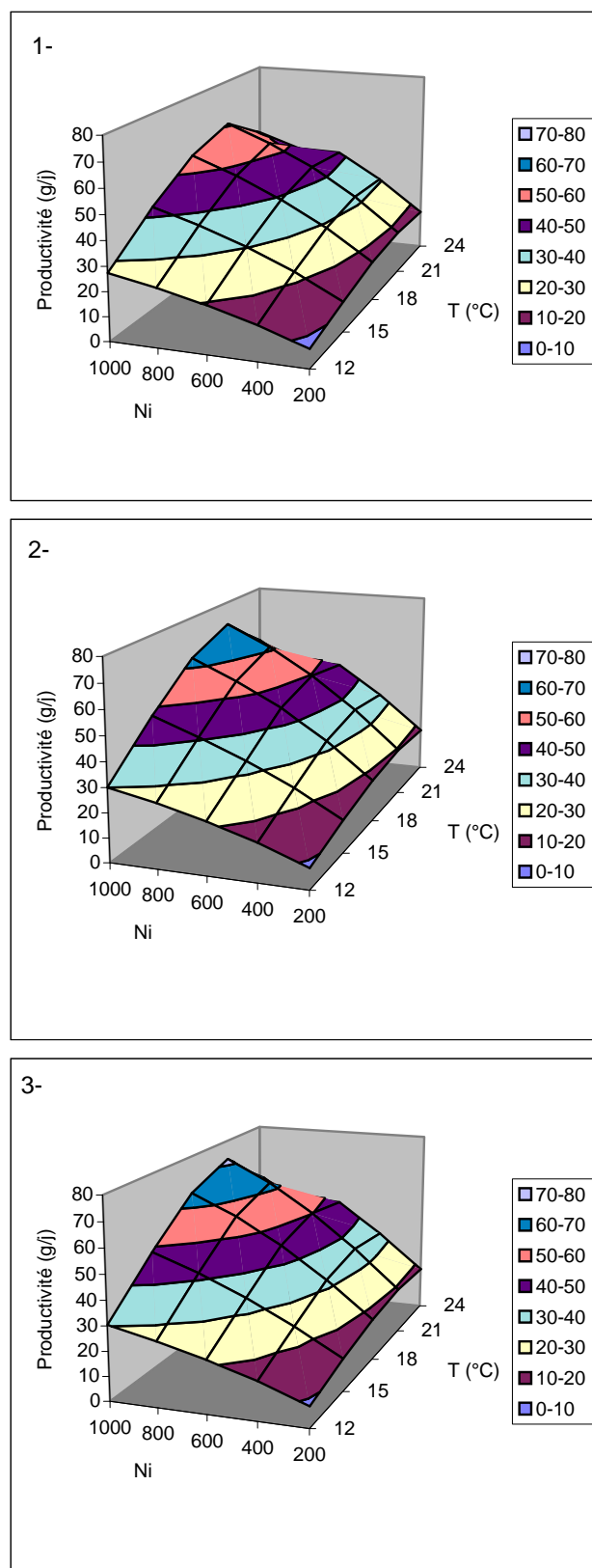


Figure 72.

Evolution de la productivité d'une structure expérimentale d'élevage d'ormeaux en fonction de la température d'élevage, du nombre d'animaux dans la structure à un an et du régime alimentaire pour un ormeau moyen de 60 mm et un renouvellement d'eau quotidien de 20%

1- 20% PP, 80 % LD; 2- 50% PP- 50 % LD; 3- 80% PP, 20% LD.

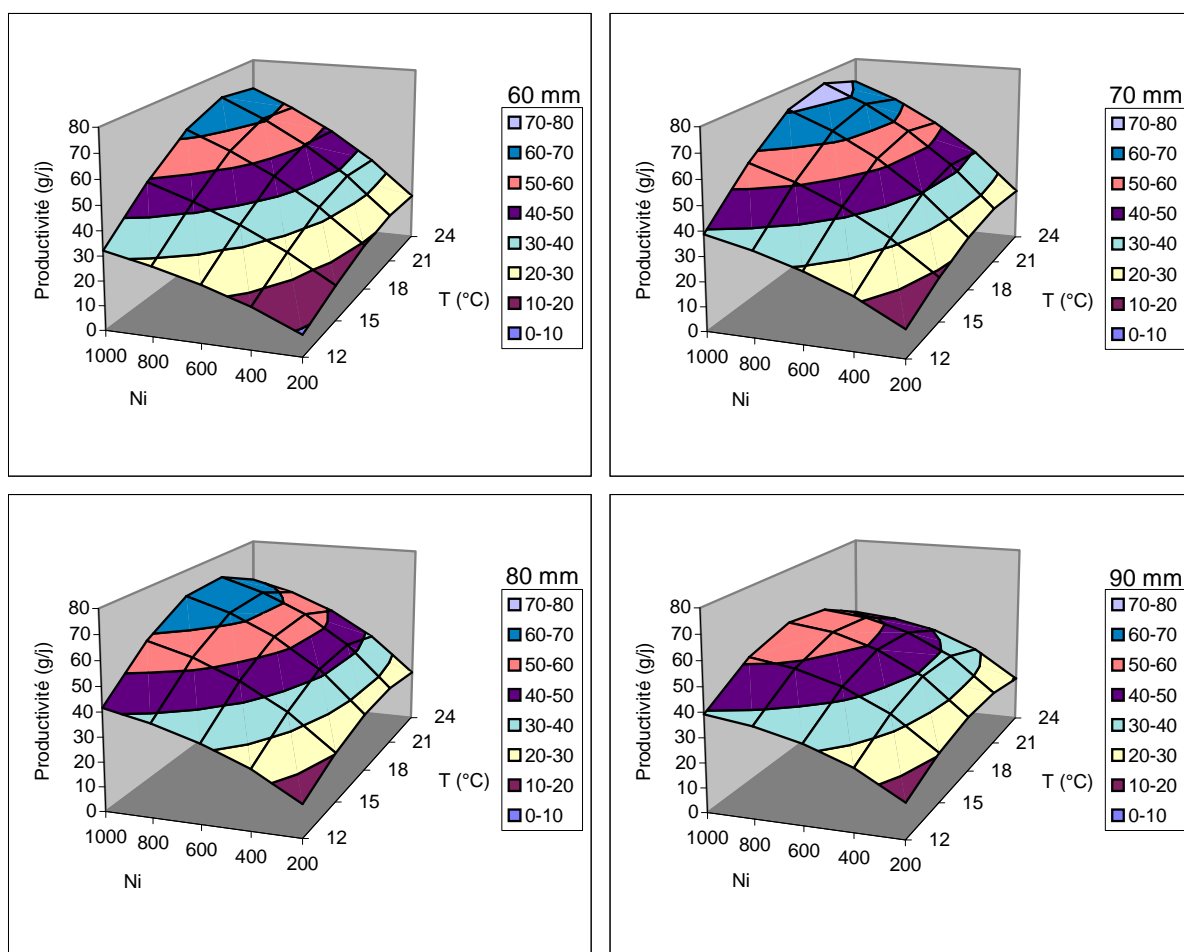


Figure 73.

Evolution de la productivité d'une structure expérimentale d'élevage d'ormeaux en fonction de la température d'élevage, du nombre d'animaux dans la structure à un an et de la taille moyenne de commercialisation pour un renouvellement d'eau quotidien de 20% sans émission de gamètes.

Les simulations montrent une évolution de la température de croissance maximale en fonction de la taille commercialisable, en effet cette température est de 21°C pour une taille commercialisable de 60 mm et diminue à 15°C pour une taille commercialisable de 90 mm. De même il apparaît une évolution de la densité optimale, avec 1000 individus pour une taille commercialisable moyenne de 60 mm qui diminue à 800 pour 80 mm et 600 pour 90 mm.

VII.4.2- Influence de l'alimentation

Trois alimentations différentes ont été testées: 20, 50 et 80% de *P. palmata* avec respectivement 80, 50 et 20% *L. digitata* en fonction de la température, de la densité initiale et de la taille commercialisable. Les simulations montrent que la productivité augmente avec la proportion de *Palmaria palmata* dans l'alimentation, elle est de 50-60 pour une alimentation basée sur 20% *P. palmata*, 60-70 pour une alimentation basée sur 50% de *P. palmata* et légèrement supérieure à 70 g.j⁻¹ pour une alimentation basée sur 80% de *P. palmata* (figure 72).

VII.4.3- Influence de l'émission de gamètes

Le modèle permet de simuler une croissance des ormeaux sans émission de gamètes (figure 73), la simulation montre une productivité maximale: 70-80g.j⁻¹ de la structure d'élevage pour une taille commercialisable de 70 mm contre 60 mm lorsqu'il y a émission de gamètes (figure 70) avec une productivité de 60g.j⁻¹ soit environ 15% en plus, mais cette différence est beaucoup plus marquée pour une taille de commercialisation de 90 mm où la productivité passe de 20-30g.j⁻¹ à 50-60g.j⁻¹ soit le double de productivité. En ce qui concerne le nombre de jours d'élevage, la simulation indique peu de différence pour des tailles de commercialisation de 60 et 70 mm, en effet pour 600 mm, le modèle indique 438j d'élevage à 21° pour 1000 individus pour atteindre 60 mm (figure 74) contre 412 jours dans les mêmes conditions lorsqu'il n'y a pas d'émission de gamètes (figure 75) et 660 jours à 18° et 800 individus pour atteindre 70 mm contre 612 lorsqu'il n'y a pas d'émission de gamètes. Par contre, pour des animaux de 80 mm, il faut 200 jours pour compenser les émissions de gamètes à 18° pour 800 individus.

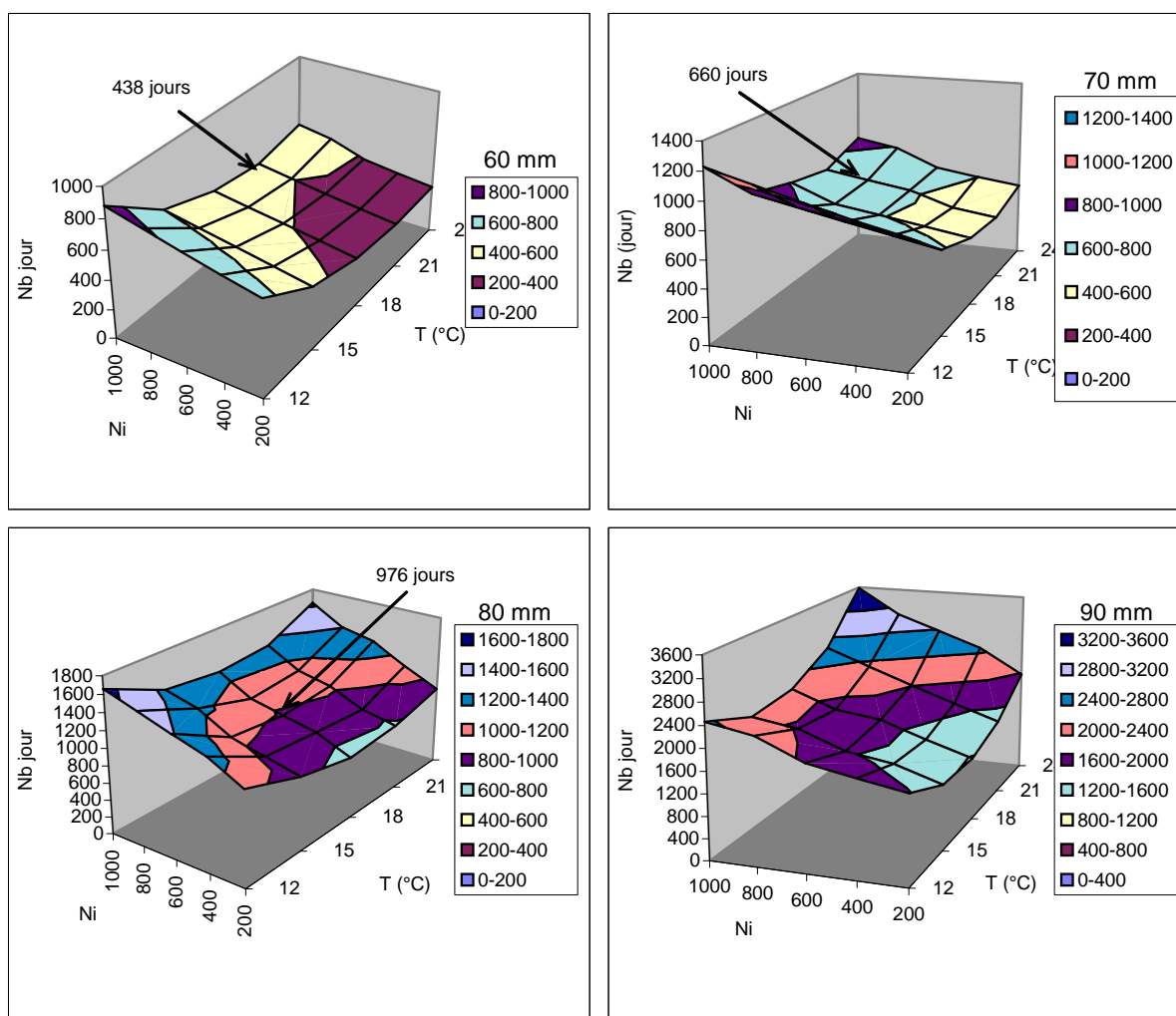


Figure 74.

Evolution du nombre de jour d'élevage dans d'ormeaux en fonction de la température d'élevage, du nombre d'animaux dans la structure à un an et de la taille moyenne de commercialisation pour un renouvellement d'eau quotidien de 20% avec émission de gamètes.

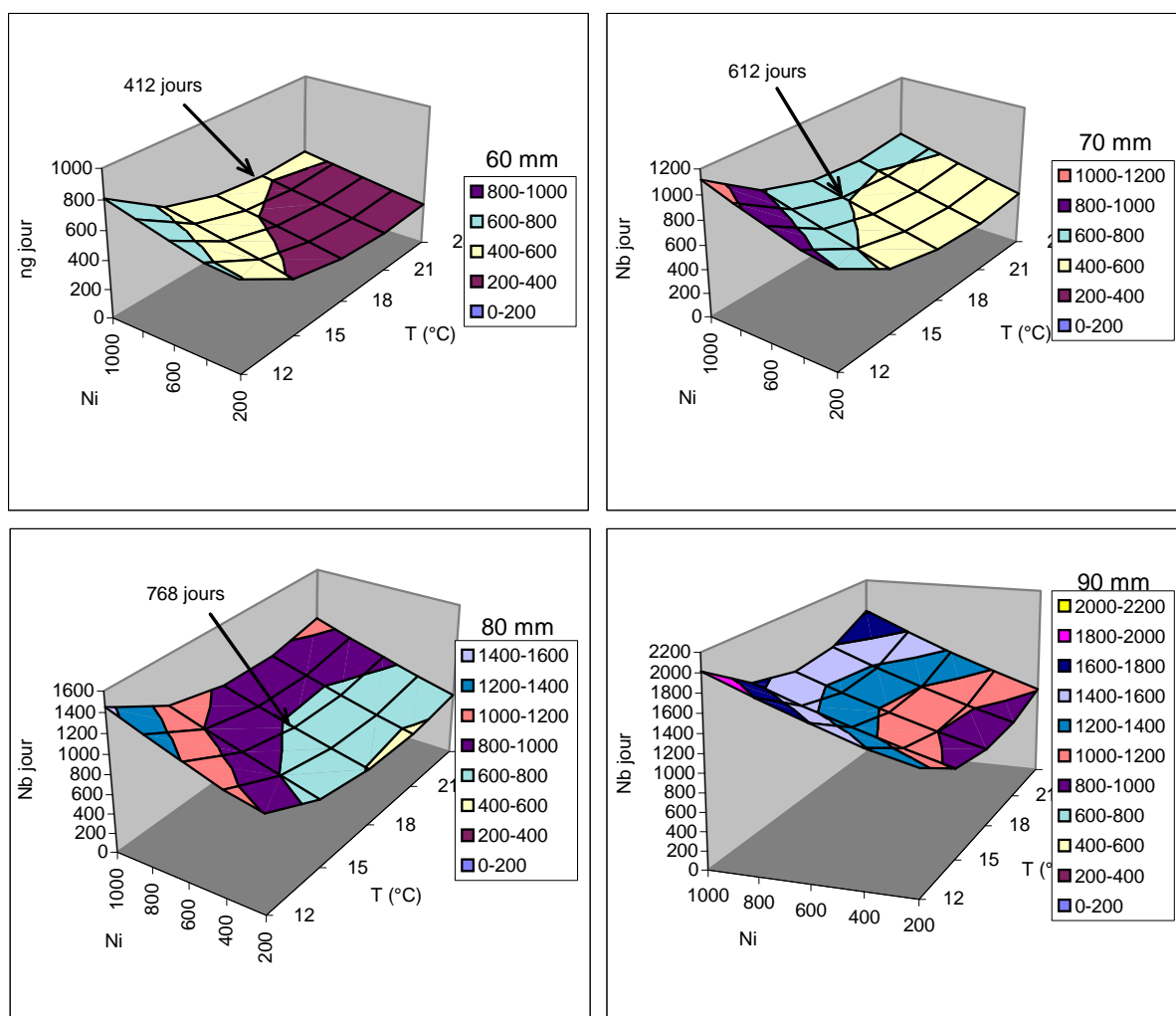


Figure 75.

Evolution du nombre de jours d'élevage de l'ormeaux en fonction de la température d'élevage, du nombre d'animaux dans la structure à un an et de la taille moyenne de commercialisation pour un renouvellement d'eau quotidien de 20% sans émission de gamètes.

VII.5- Discussion

ê Le modèle développé permet de prendre en compte l'influence des principaux facteurs sur la croissance des ormeaux et sur la qualité d'eau et par ce biais permet de bien simuler la croissance des ormeaux dans notre structure expérimentale sur une durée de deux ans dans les conditions de l'expérience du chapitre 6. L'écart entre le modèle et l'expérimentation n'étant que de 3 mm pour des animaux de 71 mm de longueur moyenne de coquille, ce qui peut correspondre aux stress liés à certains paramètres qui ne sont pas pris en compte dans le modèle telle que la manipulation des animaux pour les mesures. Ainsi, ce modèle peut être utilisé pour simuler différents scénarios qui permettent de connaître l'influence des principaux facteurs sur la productivité d'une structure d'élevage expérimentale. Ainsi, il apparaît clairement que les ormeaux doivent être commercialisés lorsqu'ils atteignent 60 ou 70 mm et la température de l'eau d'élevage sera déterminée selon la taille commercialisable souhaitée. Pour des animaux de taille supérieure il serait très intéressant d'obtenir des animaux stériles afin d'éliminer les pertes énergétiques et les ralentissements de croissance lors des émissions de gamètes. Les productivités calculées par le modèle peuvent être très sensiblement augmentées par une gestion aquacole des animaux, en effet ce modèle est basé sur l'évolution d'une cohorte seule dans une structure d'élevage, il apparaît donc que cette structure d'élevage n'est pas optimisée puisque pendant les premiers mois d'élevage, seulement une partie de la structure sera utilisée.

ê La durée d'élevage des ormeaux pour une taille commercialisable de 70 mm est de 660 jours environ soit une durée d'élevage comprise entre 2 ans et demi et trois ans, ce qui est relativement court et permet de limiter les risques liés à la durée de l'élevage (Weber et Riordan, 1976). Cette durée pouvant être réduite en augmentant la vitesse des juvéniles notamment par une alimentation plus riche en protéines apportées dès qu'ils sont capables d'ingérer des macroalgues (3,5-4 mois), toutefois la diminution de cette durée est relativement faible, en effet pour des juvéniles mesurant cinq millimètres de plus à 1 an, la diminution de la durée d'élevage est de 40 jours. La diminution de la durée d'élevage peut également être réalisée par la production d'ormeaux stériles qui permettrait de gagner quelques mois d'élevage.

ê Les productivités et les durées d'élevage sont primordiales en aquaculture mais ne sont pas les seuls paramètres à considérer pour déterminer les conditions d'élevage les plus intéressantes. Une augmentation de la productivité ou une diminution de la durée d'élevage peut engendrer des coûts de production plus importants. Ainsi, il apparaît clairement qu'un tel modèle doit être couplé avec un modèle économique et un modèle de gestion aquacole afin de choisir les meilleures orientations pour l'élevage.

Conclusion générale et perspectives

L'objectif de ce travail était de définir les conditions optimales de l'élevage de l'orveau en circuit fermé ou semi-fermé. L'intégration des différents paramètres étudiés dans un modèle mathématique est destinée à faciliter la gestion ultérieure de ces élevages à l'échelle commerciale.

Les influences de la température et de la lumière ont été étudiées chez l'orveau. Le suivi des croissances pondérales a permis de déterminer les températures optimales d'élevage en fonction de la taille des orveaux. Il apparaît clairement que la température d'élevage qui permet d'obtenir des croissances maximales est fonction de la taille des individus, en effet pour des petits animaux, une température d'élevage de 21°C est très favorable alors que pour des individus de grandes tailles une température de 15 à 18°C permet d'obtenir des croissances maximales. Ainsi une température constante d'élevage à 18-19°C semble être intéressante pour la croissance des orveaux en circuit semi-fermé. Toutefois, le choix de la température d'élevage devra être défini également en fonction du coût de la régulation thermique et de la gestion aquacole, en effet maintenir les animaux constamment à leur température de croissance maximale implique des tris réguliers et des structures d'élevage distinctes en fonction de la taille. La mise en équation de la croissance de l'orveau en fonction de ce paramètre permet de proposer un modèle dont l'approche est différente de celle des modèles existants et qui peut également être extrapolé aux orveaux des populations naturelles; toutefois, ce modèle n'intégrant pas tous les paramètres de la croissance et notamment les émissions de gamètes estivales, surestime les vitesses de croissance.

Des tests de croissance sur l'orveau, démontrant l'influence de la photopériode et de l'intensité lumineuse ont été effectués. Ces deux paramètres ont un effet significatif sur la croissance. Ainsi, les orveaux ont une croissance maximale pour une intensité lumineuse de 1 lux, cette croissance diminue brutalement pour des intensités de 100 et 1000 lux. Les élevages réalisés en obscurité permanente permettent d'obtenir les meilleures performances de croissance, comparées à celles obtenues avec différentes photopériodes. La diminution de croissance entre l'obscurité et une photopériode de 12/12 (à 1000 lux) est de 75%. La lumière agit sur les orveaux, qui en se cachant sous des abris, se limitent l'accessibilité à la nourriture ce qui provoque une diminution de la croissance. Le fait que les intensités faibles (1 lux)

soient favorables à l'ormeau en élevage est à corrélérer avec le comportement des animaux dans le milieu naturel où l'ormeau s'alimente à l'aurore et au crépuscule lorsque l'intensité lumineuse est faible.

L'influence de plusieurs paramètres chimiques a été étudiée sur la croissance et l'alimentation des ormeaux.

La salinité a peu d'effet chez l'ormeau dans la gamme comprise entre 26‰ et 38‰. Toutefois, il semblerait que 26‰ soit la limite inférieure tolérée.

L'ormeau n'est sensible qu'à des alcalinités très faibles ($0,5 \text{ meq.l}^{-1}$) où l'on observe une réduction de la croissance de l'ordre de 50%. Il apparaît clairement que l'exposition des ormeaux à des concentrations élevées en dioxyde de carbone induit un ralentissement ou un arrêt de la croissance. Une diminution de 50% de la croissance étant atteinte pour une concentration de CO_2 de l'ordre de $0,45 \text{ mmol.l}^{-1}$.

La toxicité des sels azotés a été étudiée, les effets de ces composés sur la croissance et la consommation alimentaire étant les paramètres pris en compte. L'ammoniaque possède une toxicité importante. Une réduction de la croissance égale à 50% est obtenue avec 10 mgN.l^{-1} . Nous observons un effet très bénéfique des nitrites (40% d'amélioration de la croissance) où les croissance sont maximales avec 2 mgN.l^{-1} . Des résultats similaires sont obtenus pour les nitrates. Une concentration égale à 100 mgN.l^{-1} présente un effet positif sur la croissance.

D'autres facteurs peuvent influencer la croissance tels que la présence de sels métallique dans l'eau d'élevage pouvant provenir des matériaux utilisés pour la construction de la structure, des pompe de circulation ou encore des sondes de température. Par exemple le zinc peut se montrer très toxique dès les faibles concentrations ($0,2 \text{ mg.l}^{-1}$). Des indices de croissance négatifs apparaissent pour des concentrations de $0,6 \text{ mgZn.l}^{-1}$.

En aquaculture l'oxygène peut devenir un facteur limitant, toutefois les quantités minimales pour les différentes espèces sont relativement bien connues, il semblerait que $4 \text{ mgO}_2.\text{l}^{-1}$ soit une concentration minimale pour la plupart des espèces. Il est donc important de connaître avec précision les consommations d'oxygène par les animaux. Les consommations en fonction du régime alimentaire, de la température, et de la taille des individus ont été mesurées. Cette étude permet de mettre en évidence une consommation d'oxygène très supérieure pour des animaux alimentés comparés à ceux qui sont à jeun. Des différences de consommation d'oxygène en fonction du régime alimentaire ont été mises en évidence. Cette étude a permis de montrer que la respiration des algues fourrages (à l'obscurité) n'est pas négligeable dans la gestion des élevage, il apparaît notamment qu'il est important d'éviter des alimentations massives dans les structures d'élevage.

L'alimentation est un facteur important à maîtriser, ces aliments "naturels" utilisés présentent des variations de la qualité physico-chimique. Un suivi de la qualité des algues (*Laminaria digitata* et *Palmaria palmata*) destinées à l'alimentation est réalisé sur une période de trois ans avec un prélèvement minimum tous les mois (deux fois par mois à certaines périodes). Le poids sec, les teneurs en azote total et en carbone sont mesurés sur deux années. Cette étude fait apparaître des variations très importantes de la qualité de l'algue au cours du temps; ces variations sont suffisamment reproductibles d'une année sur l'autre pour permettre leur modélisation. L'utilisation d'un mélange *L. digitata* et *P. palmata* semble être une bonne alimentation pour les ormeaux (Richard, Comm. pers).

La croissance, la dispersion de taille et la mortalité des animaux ainsi que l'évolution de la qualité de l'eau ont été mesurées en élevage en circuit semi fermé pour l'ormeau et pour l'oursin. Une étude biométrique sur les ormeaux d'élevage a été réalisée afin de les comparer aux populations naturelles.

Le grossissement d'ormeaux sur une période de deux ans à été réalisé (à partir d'ormeaux d'un an). A l'âge de trois ans, la moyenne de la cohorte atteint plus de 70 mm de longueur de coquille (dispersion entre 50 et 90 mm environ), la mortalité est de 7,5%.an⁻¹, toutefois, les émissions de gamètes provoquent une sortie des animaux de l'eau et donc une mortalité importante d'environ 5% par ponte. La consommation d'algue varie selon la taille des animaux mais également selon la qualité des algues fourrages, cette variation de la qualité des algues est responsable également des variations dans les concentrations en nitrates et de la quantité de bactéries dans l'eau d'élevage. La diminution de l'alcalinité est liée à l'absorption de bicarbonates par les animaux, la respiration provoquant une légère augmentation de la concentration en dioxyde de carbone dans l'eau d'élevage. Un bilan azoté de la structure d'élevage est en équilibre et montre que 50% de l'azote apporté se transforme en azote inorganique (principalement en nitrates) et que 28% est utilisé par les animaux.

L'étude biométrique montre que les populations naturelles présentent une variabilité importante selon les sites de prélèvement et selon les saisons. En effet l'ormeau est de meilleure qualité l'hiver que pendant la période de reproduction estivale où la proportion de muscle est plus faible, cette variation atteint 40% de différence sur les poids secs. Les différences biométriques des ormeaux d'élevage sont de plus faible amplitude, l'ormeau d'élevage est légèrement plus lourd pour une même longueur de coquille que l'ormeau de la nature, la partie comestible étant plus importante.

L'ensemble de ces données permet de modéliser la croissance de l'ormeau en fonction de la structure d'élevage et de la qualité physico-chimiques de l'eau. Ce modèle a été calibré sur l'expérimentation menée sur deux années, il permet de calculer une évolution de la croissance proche de celle observée en élevage, de plus les caractères physico-chimiques de l'eau (ammoniaque, nitrites, nitrates, alcalinité, pH, oxygène) peuvent être correctement

évalués. Ainsi, nous pouvons utiliser ces données pour tester différents protocoles. Ces différents protocoles montrent que la productivité d'une structure d'élevage est maximale si les animaux sont commercialisés à une taille de 60 - 70 mm qui peut être atteinte en deux ans et demi environ selon les conditions d'élevage. Le modèle montre qu'une alimentation basée sur un mélange *P. palmata* + *L. digitata* (50%) permettrait de gagner sensiblement en productivité. De même, l'influence réelle des émissions de gamètes peut être mesurée en terme de vitesse de croissance, il apparaît clairement un gain de productivité important lorsqu'il n'y a pas d'émission de gamètes. Le renouvellement de l'eau est également un facteur important, le modèle montre qu'un renouvellement de 30% semble être le plus avantageux. Par contre une augmentation de la croissance la première année ne permet pas de gagner beaucoup de temps sur la durée globale d'élevage. Ce modèle permet de donner une bonne approche de l'aspect biologique de l'élevage, toutefois, le couplage avec un modèle économique et un modèle de gestion aquacole est nécessaire pour définir les paramètres d'élevage permettant une optimisation de la production.

L'ensemble des expérimentations réalisés dans ce travail permet d'identifier un certain nombre de paramètres d'élevage à améliorer. Deux points sont importants à étudier plus précisément pour l'augmentation de la productivité: l'élimination ou la réduction des émissions de gamètes et l'alimentation.

ê Les émissions de gamètes dans les structures d'élevage provoquent une diminution de la productivité et une augmentation des taux de mortalité, ainsi, la production d'ormeaux stériles apparaît être une voie intéressante de recherche; deux solutions peuvent être envisagées, soit la stérilisation pendant la phase de fécondation (production de triploïdes), soit la stérilisation post fécondation par utilisation des rayons X.

ê L'étude de *Laminaria digitata* et *Palmaria palmata* montre des variations saisonnières importantes, d'autre part des expérimentations montrent que d'autres algues permettent une bonne croissance, ainsi, deux voies de recherche peuvent être intéressantes: d'une part la production d'algues en milieu contrôlé, et d'autre part l'étude de la croissance en fonction d'une large gamme d'algues seules ou associées par deux ou trois en fonction de la saison. La production d'algues en milieu contrôlé permettrait d'obtenir une alimentation dont les variations physico-chimiques seraient plus faibles ainsi qu'un approvisionnement plus régulier (indépendant de la météorologie) qui permettrait une croissance et une gestion de l'eau plus régulière.

Références
bibliographiques

A

Abbott R. & S.P. Dance, 1982. Compendium of Seashells. A colour guide to more than 4200 of the world's marine shells. Edité par E.P. Dutton. Inc., New York: 411 pp.

Adam C.E., 1974. Treatment of a high strength phenolic and ammonia waste stream by single and multistage activated process. Proc. 29th indust. Conf. Purdue University: 613-630.

Alleman J.E., 1985. Elevated nitrate occurrence in biological wastewater treatment systems. *Water Sci. and Technol.*, 17: 409-419.

Aminot A. & M. Chaussepied, 1983. Manuel des analyses chimiques en milieu marin. Edité par Centre National pour l'Exploitation des Océans, France: 395 pp.

Armstrong D.A., M.J. Stephenson & A.W. Knight, 1976. Acute toxicity of nitrite to larvae of the giant malaysian prawn, *Macrobrachium rosenbergii*. *Aquaculture*, 9: 39-46.

Armstrong D.A., D. Chippendale, A.W. Knight & J.E. coll., 1978. Interaction of ionized and un-ionized ammonia on short-term survival and growth of prawn larvae, *Macrobrachium rosenbergii*. *Biol. Bull.*, 154: 15-31.

B

Barkai R. & L. Griffiths, 1986. Diet of the south african abalone *Haliotis midae*. *S. Afr. J. mar. Sci.*, 4: 37-44.

Barkai R. & L. Griffiths, 1987. Consumption, absorption efficiency, respiration and excretion in the south african abalone *Haliotis midae*. *S. Afr. J. mar. Sci.*, 5: 523-529.

Barkai R. & L. Griffiths, 1988. An energy budget for the south african abalone *Haliotis midae* Linnaeus. *J. Moll. Stud.*, 54: 43-51.

Basuyaux O. & M. Mathieu, 1997. The effect of water temperature on the growth rate of the abalone, *Haliotis tuberculata* L. in a closed recirculating culture system. *Aquaculture*, in press.

Bayne B.L. & R.C. Newell, 1983. Physiological energetics of marine molluscs. *In* The mollusca. Edité par A.S.M. Saleuddin & K.L. Wilbur. Academic Press, New York. 4(1): 407-515.

Bendschneider K. & R.J. Robinson, 1952. A new spectrophotometric method for determination of nitrite in sea water. *J. mar. Res.*, 11: 87-96.

- Berthou P., J.P. Beurier, D. Buestel & J. Clavier**, 1985. Etat actuel des connaissances sur les stocks naturels d'ormeaux: éléments halieutiques et juridiques. *Pêche Maritime*, 64: 288-294.
- Birais D. & P. Le Gall**, 1986. 200 mètres de toboggan pour oursins. *Aqua revue*, 5: 31-35.
- Black W.A.P.**, 1948. The seasonal variation in chemical constitution of some of the sublittoral seaweeds common to Scotland. Part II. *Laminaria digitata*. *J. Soc. Chem. Ind.*, 67: 169-172.
- Blancheton J.P., G. Chanu & P. Divanach**, 1987. Le contrôle des produits azotés. La nitrification des effluents aquacoles. In *Le traitement de l'eau de mer en aquaculture, Rapport du groupe de travail, Vol. 2, Rapport des thèmes abordés*, Septembre 1987. Edité par Ifremer, France. 3: 1-18.
- Booolootian R.A., A. Farmanfarmain & A.C. Giese**, 1962. On the reproductive cycle and breeding habits of two western species of *Haliotis*. *Biol. Bull. (Woods Hole)*. 122(2):183-193.
- Bossy S.F. & M.B. Culley**, 1976. Abalone fishing in Britain's Channel Island. *Fishing News International*, 15(9): 55-62.
- Boucher-Rodoni R. & G. Boucher**, 1993. Respiratory quotient and calcification of *Nautilus macromphalus* (Cephalopoda: Nautiloidea). *Mar. Biol.*, 117: 629-633.
- Boucher G., J. Clavier & C. Garrigue**, 1994. Oxygen and carbon dioxide fluxes at the water-sediment interface of a tropical lagoon. *Mar. Ecol. Prog. ser.*, 107: 185-193.
- Bougis P.**, 1961. Sur l'effet biologique du zinc en eau de mer. *C. R. Acad. Sci. Paris*. 253: 740-741.
- Bower C.E. & J.P. Bidwell**, 1978. Ionization of ammonia in seawater: effects of temperature, pH and salinity. *J. Fish. Res. Board Can.*, 35(7): 1012-1016.
- Bower C.E. & D.T. Turner**, 1981. Accelerated nitrification in new seawater culture systems: effectiveness of commercial additives and seed media from established systems. *Aquaculture*, 24: 1-9.
- Boyd C.E. & A.W. Fast**, 1992. Pond monitoring and management. In *Marine shrimp culture: Principles and practices*. Edité par Arlo W. Fast & L. James Lester, 23: 497-513.
- Braden K.L. & S.A. Shepherd**, 1991. Transplanting greenlip abalone, *Haliotis laevis*. *Seafish*, 16(1): 10-11.
- Bradley R.W. & Sprague J.B.**, 1985. The influence of pH, water hardness and alkalinity on the acute lethality of zinc to rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 731-736.
- Breber P.**, 1985. On-growing of the carpet-shell clam (*Tapes decussatus* L.): two years experiment in Venice Lagoon. *Aquaculture*, 44: 51-56.
- Breen P.A.**, 1980. The northern abalone, muscled mollusc. *Diver* 6(6): 26-28.
- Breen P.A. & B.E. Adkins**, 1980. Spawning in a British Columbia population of northern abalone, *Haliotis kamtschatkana*. *Veliger*, 23: 177-179.
- Britz P.J.**, 1996a. Effect of dietary protein level on growth performance of South African abalone, *Haliotis midae*, fed fishmeal-based semi-purified diets. *Aquaculture*, 140: 55-61.
- Britz P.J.**, 1996b. The suitability of selected protein sources for inclusion in formulated diets for the South African abalone, *Haliotis midae*. *Aquaculture*, 140: 63-73.
- Brunetti R., M. Marin, M. Bressan, M. Zordan & A. Soggia**, 1991. Effects of the chelating agent nitrilotriacetic acid (NTA) on the toxicity of metals (Cd, Cu, Zn and Pb) in the sea urchin *Paracentrotus lividus* Lmk. *Vie et milieu*, 41(1): 39-43.

Bruschi A., I. Ceppodomo, C. Galli & P. Piani, 1985. Caratterizzazione ecotipologica delle coste italiane. Catalogo dei Molluschi conchiferi viventi del Mediterraneo. Edité par ENEA. Rome. 111 pp.

Burge, R., S. Schultz & M. Odemar, 1975. Draft report on recent abalone research in California with recommendations for management. *Calif. Dept. Fish. Game*: 62 pp.

Burnett L.E., D.A. Scholnick & C.P. Mangum, 1988. Temperature sensitive of molluscan and arthropod hemocyanins. *Biol. Bull.*, 174: 153-162.

Burton R.F., 1983. Ionic regulation and water balance. *In* The Mollusca. Edité par Saleudin A.S. and K.M. Wilbur, New York, 5(2): 291-312.

C

Campbell N.A., 1995. Biology, 3rd ed. Edité par The Benjamin, Cummings Pub. Co., Inc., USA: 1190 pp.

Capinpin E.C. Jr & K.G. Corre, 1996. Growth rate of the philippine abalone, *Haliotis asinina* fed an articial diet and macroalgae. *Aquaculture*, 144: 81-89.

Cassie R.M., 1954. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, 5: 513-522.

Ceçcen F. & I. E. Gönenc, 1995. Criteria for nitrification and denitrification of high-strength wastes in two upflow submerged filters. *Wat. Env. res.*, 67(2): 132-142.

Chapman A.R.O. & J.S. Craigie, 1977. Seasonal growth in *Laminaria longicruris*: relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. *Mar. Biol.*, 40: 197-205.

Chaumont J.P., 1978. Variations de la teneur en composés azotés du *Rhodymenia palmata* Grev. *Bot. Mar.*, 21: 23-29.

Chen H.C., 1984. Recent innovations in cultivation of edible molluscs in Taiwan, with special reference to the small abalone *Haliotis diversicolor* and the hard clam *Meretrix lusoria*. *Aquaculture*, 39: 11-27.

Chen J. & S. Chen, 1992. Effects of nitrite on growth and molting of *Penaeus monodon* juveniles. *Comp. Biochem. Physiol.*, 101C(3): 453-458.

Chen J. & S. Lei, 1990. Toxicity of ammonia and nitrite to *Penaeus monodon* juveniles. *J. of the World Aquac. Soc.*, 21(4): 300-306.

Chen J., P. Liu & S. Lei, 1990. Toxicities of ammonia and nitrite to *Penaeus monodon* adolescents. *Aquaculture*, 89: 127-137.

Chen J. & C. Lin, 1991. Lethal effects of ammonia and nitrite on *Penaeus penicillatus* juveniles at two salinity levels. *Comp. Biochem. Physiol.*, 100C (3): 477-482.

Chen J. & C. Lin, 1992a. Effet of ammonia on growth of *Penaeus penicillatus* juveniles. *Comp. Biochem. Physiol.*, 101C(3): 443-447.

Chen J. & C. Lin, 1992b. Lethal effects of ammonia on *Penaeus chinensis* Osbeck juveniles at different salinity levels. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 156: 139-148.

Chen J. & F.H. Nan, 1992. Effect of temperature, salinity and ambient ammonia on lethal dissolved oxygen of *Panaeus chinensis* juveniles. *Comp. Biochem. Physiol.*, 101C (3): 459-461.

- Chen J., P.C. Liu, Y.T. Lin & C.K. Lee**, 1989. High-intensive culture study of tiger prawn *Panaeus monodon* in Taiwan. In *Aquaculture - A biotechnology in progress*. Edité par N. De Pauw, E. Jaspers, H. Ackefors and N. Wilkins. European Aquaculture Society, Bredene, Belgium: 377-382.
- Citharel J. & S. Villeret**, 1961. Recherche sur le métabolisme azoté de quelques algues marines des côtes Bretonnes. In *IV Congrès International des Algues Marines*. Edité par Pergamon Press., Oxford-London-New York-Paris. 291-300.
- Clavier J.**, 1992a. Fecondity and optimal sperm density for fertilization in the ormer (*Haliotis tuberculata* L.). In *Abalone of the world*. Edité par S.A. Shepherd, M.J. Tegner & S.A. Guzman del Proo, Fishing News Books, Oxford: 88-92.
- Clavier J.**, 1992b. The ormer (*Haliotis tuberculata*) fishery of France and the Channel Islands. In *Abalone of the world: biology, fisheries and culture*. Edité par S.A. Shepherd, M.J. Tegner & S.A. Guzman del Proo, Fishing News Books, Oxford: 454-457.
- Clavier, J.**, 1992c. Infestation of *Haliotis tuberculata* shells by *Cliona celata* and *Polydora species*. In *Abalone of the world: biology, fisheries and culture*. Edité par S.A. Shepherd, M.J. Tegner & S.A. Guzman del Proo, Fishing News Books, Oxford: 16-20.
- Clavier J. & O. Richard**, 1985. Etude sur les ormeaux dans la région de Saint-Malô. Edité par l'Association pour la mise en valeur du littoral de la côte d'émeraude, Dinard, France: 285 pp.
- Clavier J., G. Boucher & C. Garrigue**, 1994. Benthic respiratory and photosynthetic quotients in a tropical lagoon. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 317: 937-942.
- Cochard J.C.**, 1980. Recherches sur les facteurs déterminant la sexualité et la reproduction chez *Haliotis tuberculata* L. en rade de Brest. Thèse de 3ème cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest: 167 pp.
- Cochard J.C.**, 1982. La croissance de l'ormeau *Haliotis tuberculata* L. en rade de Brest. *Haliotis*, 12: 61-69.
- Cohen I. & A. Neori**, 1991. *Ulva lactuca* biofilters for marine fishpond effluents I. Ammonia uptake kinetics and nitrogen content. *Bot. mar.*, 34: 475-482.
- Colin H. & E. Gueguen**, 1930. La constitution de principe sucré de *Rhodomenia palmata*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 191: 163-194.
- Colombera D. & F. Tagliaferri**, 1983. Chromosomes from male gonads of *Haliotis tuberculata* and *Haliotis lamellosa*. (Haliotidae, Archeogasteropoda, Mollusca). *Caryologia*, 36: 231-234.
- Colt J. & D.A. Armstrong**, 1981. Nitrogen toxicity to crustaceans, fish, and molluscs. In *Proceedings of the bioengineering symposium for fish culture section*. Edité par Allen L.J., L.J. Kinney, American fisheries society, Bethesda, Maryland: 34-47.
- Colt J. & G. Tchobanoglous**, 1976. Evaluation of short-term toxicity of nitrogenous compounds to Channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Aquaculture*, 8: 209-224.
- Cooper J., M. Wieland & A. Hines**, 1977. Subtidal abalone population in an area inhabited by sea otter. *Veliger*, 20(2): 163-167.
- Coote T.A., P.W. Hone, R. Kenyon & G.B. Maguire**, 1996. The effet of different combinaitons of dietary calcium and phosphorus on the growth of juvenile *Haliotis laevis*. *Aquaculture*, 145: 267-279.
- Copin-Montégut G.**, 1989. Physico-chimie de l'eau de mer. *Oceanis*, 15: 142 pp.
- Crawford R.E. & G.H. Allen**, 1977. Seawater inhibition of nitrite toxicity to chinook salmon. *Trans. of the am. fish. soc.*, 106: 105-109.

Crofts D.R., 1929. *Haliotis*. *Liverpool Marine Biology Committee Memoirs on typical British Marine Plants and Animals*, 29: 1-174.

Culley M.B. & L.S. Peck, 1981. The feeding preferences of the ormer, *Haliotis tuberculata* L. *Kiel. Meer. Sonder.*, 5: 570-572.

D

Daniel H.V. & C.E. Boyd, 1987. Acute toxicity of ammonia and nitrite to spotted seatrout. *The progress. Fish. cult.*, 49: 260-263.

Danioux C., 1987. Le contrôle thermique de l'eau. *In* Le traitement de l'eau en aquaculture, vol 2. Edité par Ifremer, France: 49 pp

Dauphin Y. & A. Denis, 1995. Incidences d'une analyse statistique de la composition chimique localisée dans coquilles de quelques espèces d'*Haliotis* (Mollusca: Archeogasteropoda). *Annal. Sci. Nat. Zool.*, 16: 7-19.

Davis J.C., 1975. Minimal dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis on canadian species: a review. *J. Fish. Board Can.*, 32(12): 2295-2332.

Day R.W. & A.E. Fleming, 1992. The determinants and measurement of abalone growth. *In* Abalone of the world. Edité par S.A. Shepherd, M.J. Tegner & S.A. Guzman del Proo, Fishing News Books, Oxford: 141-168.

Diab S. & M. Shillo, 1988. Effect of light on the activity and survival of *Nitrosomonas sp.* and *Nitrobacter sp.* isolates from fish ponds. *Israeli J. of Aquaculture*, 40: 50-56.

Dickson A.G. & F.J. Millero, 1987. A comparison of the equilibrium constants for the dissociation of carbonic acid in seawater media. *Deep Sea Res.*, 34(10A): 1733-1743.

Dinnel P.A., J.M. Link, Q.J. Stober, M.W. Letourneau & W.E. Roberts, 1989. Comparative sensitivity of sea urchin sperm bioassays to metals and pesticides. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 18: 748-755.

Dion P., 1983. Stratégies écologiques chez trois algues marines rhodophycées se distinguant par l'importance relative de leurs thalles rampant et dressé: *Palmaria Palmata*, *Mastocarpus stellatus* et *Petrocelis cruenta*. Thèse de doctorat de l'université de Pierre & Marie Curie-Paris: 100 pp.

Dogterom A.A. & R.C. Van der Schors, 1980. The effect of the growth hormone of *Lymnaea stagnalis* on (bi)carbonate movements, especially with regard to shell formation. *General and comparative endocrinology*, 41: 224-229.

Drouin G. and J.H. Himmelman, 1985. Impact of tidal salinity fluctuations on echinoderm and mollusc populations. *Can. J. Zool.* 63: 1377-1387.

Dubois P. & Chen C.P., 1989. Calcification in echinoderms. *In* Echinoderm studies. Edité par Michel Jangoux and John M. Lawrence, A.A. Balkema, Rotterdam, Brookfield. 3: 109-177.

E

Ebert E.E., 1992. Abalone aquaculture: a North America regional review. *In* Abalone of the world: biology, fisheries and culture. Edité par S.A. Shepherd, M.J. Tegner & S.A. Guzman del Proo, Oxford. Fishing News Books: 570-582.

Ebert E.E & Houk J.L., 1984. Elements and innovation in the cultivation of red abalone *Haliotis rufescens*. *Aquaculture*, 39: 375-392.

Eckman J.E., 1983. Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. *Limnol Oceanogr.*, 28: 241-257.

EIFAC tech. Pap., 1973. Water quality criteria for european freshwater fish. In Report on dissolved oxygen and inland fisheries. Edité par Food and Aquaculture Organization of the United Nations, Rome: 10 p.

Emmerson D.N., 1969. Influence of salinity on ammonia excretion rates and tissue constituents of euryhaline invertebrates. *Comp. Biochem. Physiol.* 29: 1115-1133.

Emerson S., 1975. Chemically enhanced CO₂ gas exchange in a eutrophic lake: a general model. *Limnol. Oceanogr.*, 70: 743-753.

EPA (Environ. Protect. Agency), 1975. Processus design manual for nitrogen control Office of technology transfer, OHIO (USA).

Epifano C.E. & R.F. Srna, 1975. Toxicity of ammonia, nitrite ion, nitrate ion, and orthophosphate to *Mercenaria mercenaria* and *Crassostrea virginica*. *Mar. Biol.*, 33: 241-246.

Erasmus J., P.A. Cook & N. Sweijd, 1994. Internal shell structure and growth lines in the shell of the abalone *Haliotis midae*. *J. Shellfish Res.*, 12(2): 493-501.

F

Fallu R., 1991. Abalone farming. Edité par Fishing News Books, Oxford: 195 pp.

Flassch J-P & C. Aveline, 1984. Production de jeunes ormeaux à la station expérimentale d'Argenton. Publication du Centre National d'Exploitation des Océans. Rapport scientifique et technique n°50. Brest: 68 pp.

Fleming A.E. & P.W. Hone, 1996. Abalone aquaculture: introduction. *Aquaculture*, 140: 1-4.

Fleming A.E., R.J. Van Barneveld & P.W. Hone, 1996. The development of artificial diets for abalone: A review and future directions. *Aquaculture*, 140: 5-53.

Forster G.R., 1962. Observations on the ormer population of Guernsey. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 42 : 493-498.

Forster G.R., 1967. The growth of *Haliotis tuberculata* : results of tagging experiments in Guernsey 1963-65. *J. mar. Biol. Ass. UK.*, 47: 287-300.

Forster G.R., G.W. Potts & R. Swinfen, 1982 - Changes in the ormer population of Guernsey and Jersey *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 62 : 717-727.

Freeter Y. & Graham A., 1964. Reproduction. In Physiology of mollusca, Vol 1. Edité par K.M. Willbur and C.M. Yonge, New-York, Academic Press: 127-164.

G

Gaillard J.M., 1958. *Haliotis tuberculata* Linné. Systématique et distribution. *Bull. du lab. de Dinard*, 44: 7-11.

Gaillard J.M., 1987. Gastéropodes. In Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Méditerranée et mer Noire. Zone de pêche 37. Volume 1. Végétaux et invertébrés. Edité par W. Fisher, M-L Bauchot & M. Schneider, Food and Aquaculture Organization of the United Nations, Rome: 513-632.

Gasset E., 1993. Elevage intensif du loup (*Dicentrarchus labrax*) en circuit fermé en phase d'alevinage. *Aqua revue*, 50: 24-32.

Gaty G. & J.H. Wilson, 1986. Effect of body size, starvation, temperature and oxygen tension on the oxygen consumption of hatchery-reared ormer *Haliotis tuberculata* L. *Aquaculture*, 56: 229-237.

Gaujous D., 1995. La pollution des milieux aquatiques: aide-mémoire. Edité par Gaujous D., Tec. & Doc, Lavoisier, Paris, France: 217 pp.

George S. & B.J.S. Pirie, 1980. Metabolism of zinc in mussel *Mytilus edulis*: A combined ultrastructural and biochemical study. *J. mar. Biol. Ass. UK.*, 60: 575-590.

Geraerts W.P.M., 1976. Control of growth by the neurosecretory hormone of the light green cells in the freshwater snail *Lymnaea stagnalis*. *Gen. and Comp. Endocrin.*, 29: 61-71.

Gilles R., 1982. Osmoregulatory process in molluscs and crustaceans from media with fluctuating salinity regime. *Biom. Fisiol. Animal. Univ. S. Paulo*, 6: 1-36.

Girard A., 1972. La reproduction de l'ormeau, *Haliotis tuberculata* L. *Rev. Trav. ISTPM*, 36(2): 163-184.

Gorfine H. & R. King, 1991. New food for abalone. *Austasia aquaculture*, Sept/Oct: 40

Graaf (De) Fr., 1964. Maintenance problems in large public aquaria. *Archs neerl. Zool.*, 16: 142-143.

Grabda E, T. Einszporn-Orecka, C. Felinska & R. Zbanysek, 1974. Experimental methemoglobinemia in trout. *Acta Ichthyol. Piscatoria*, 4: 43-71.

Graham A., 1988. Molluscs: prosobranch and pyramidellid gastropods. In Keys and notes for the identification of species (2nd ed). Synopses of the British Fauna (new series) 2, Leiden, Brill: 112 pp.

Grassé P.P., 1968. Traité de Zoologie: anatomie, systématique, biologie. Tome V, fascicule III. Mollusques gastéropodes & scaphopodes. Edité par Masson et Cie, Paris, France: 1083 pp.

Greenier J.L. & J.Y. Takekawa, 1992. Growth models and food conversion of cultured juvenile red abalone (*Haliotis rufescens*). In Abalone of the World, Biology, Fisheries and Culture. Edité par S.A. Shepherd, M.J. Tegner & S.A. Guzman del Proo, Oxford, 9: 527-537.

Greenwood P.J. & T. Bennett, 1981. Some effect of temperature-salinity combinations on the early development of the sea urchin *Parechinus angulosus*. Fertilization. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 51, 119-131.

H

Hahn K.O., 1992. Review of endocrine regulation of reproduction in abalone *Haliotis* spp. In Abalone of the world. Edité par S.A. Shepherd, M.J. Tegner & S.A. Guzman del Proo, Fishing News Books, Oxford: 49-58.

Hahn K.O., 1994. Gametogenic cycle of the japanese abalone (ezoawabi), *Haliotis discus hannai*, during conditioning with effective accumulative temperature. *Aquaculture*, 122: 227-236.

Hamburger K., F. Molhenberg, A. Randlov & H.U. Riisgard, 1983. Oxygen consumption and growth in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 75 (2/3): 303-306.

Hara M. & S. Kikushi, 1992. Increasing the growth rate of abalone, *Haliotis discus hannai*, using selection techniques. U.S. Department of commerce, NOAA Technical report NMFS, 106: 21-26.

Hatae K. A. Tobimazu, M. Takeyama & J.J. Matsumoto, 1986. Contribution of the connective tissues on the texture differences of various fish species. *Bull. Jpn Soc. Sci. Fish.* 52: 2001-2007.

Hatae K. H. Nakai, A. Shimada, T. Murakami, K. Takada & Y. Shirojo S. Watabe, 1995. Abalone (*Haliotis discus*): Seasonal variations in chemical composition and textural properties. *J. Food Sci.* 60(1): 32-35 & 39.

Haug A. & A. Jensen, 1954. Seasonal variations in the chemical composition of *Alaria esculenta*, *Laminaria saccharina*, *Laminaria hyperborea* and *Laminaria digitata* from Northern Norway. *Rep. Norw. Inst. Seaweed Res.*, 4: 1-14.

Haug H. & P.L. Mc Carty, 1972. Nitrification with submerged filters *J.W.P.C.F.*, 44 (11): 2080-2102.

Hayashi I., 1980. The reproductive biology of shore population of the ormer, *Haliotis tuberculata*. *J. mar. Biol. Assoc. UK*, 60: 415-430.

Hayashi I., 1982. Small scale laboratory culture of the ormer, *Haliotis tuberculata*. *J. mar. Biol. Assoc. UK*, 62: 835-844.

Hayashi I., 1983. Seasonal changes in condition factors and in the C:N ratio of the foot of the ormer, *Haliotis tuberculata*. *J. mar. Biol. Assoc. UK*, 63: 85-95.

Hecht, T., 1994. Behavioural thermoregulation of the abalone, *Haliotis midae*, and the implications for intensive culture. *Aquaculture*, 126: 171-181.

Himmelman J.H., H. Guderley, G. Vignault, G. Drouin & P.G. Wells, 1984. Response of the sea urchin, *Strongylocentrotus droebrachiensis*, to reduced salinities: importance of size, acclimatation, and interpopulation differences. *Can J. Zool.* 62(6): 1015-1021.

Himmelman J.H., Y. Lavergne, F. Axelsen, A. Cardinal & E. Bourget, 1983. Sea urchins in the Saint Lawrence estuary: their abundance, size structure and suitability for commercial exploitation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40: 474-486.

Hoeksma B.W., 1983. Excavation patterns and spiculae dimensions of the boring sponge *Cliona celata* from SW Netherlands. *Senckenb. Marit.*, 15: 55-85.

Howorth P.C., 1991. The abalone book. Edité par Naturegraph Publishers, Inc, Happy Camp, California, USA: 80 pp.

Hunt J.W. & B.S. Anderson, 1989. Sublethal effects of zinc and municipal effluents on larvae of red abalone *Haliotis rufescens*. *Mar. Biol.*, 101: 545-552.

Hussenot J., 1985. Les nappes salées souterraines des marais de l'Atlantique et leurs utilisations aquacoles. In Actes du colloque Aquaculture en milieu de marais. 7-8 novembre 1985, Noirmoutier en l'Île, France. 8 pp.

Hussenot J., 1987. Le contrôle des gaz dissous en aquaculture marine. In Le traitement de l'eau de mer en aquaculture, Rapport du groupe de travail, Brest, Ifremer, 2(5): 1-25.

I

Ikenoue H. & T. Kafuku, 1992. Modern methods of aquaculture in Japan. Second revised edition. *Development in aquaculture and fisheries science*, 24: 206-216.

Ino T., 1951. American *Haliotis kamtschatkana* and the far eastern *Haliotis kamtschatkana*. *Bull. Biogeogr. Soc. Japan*, 15(1): 39-41.

Inoue M., 1976. Awabi (Abalone) Fish prop. *Data Book* : 19-60. (Traduction in MOTTET, 1978)

Jarayabhand P. & N. Paphavasit, 1996. A review of the culture of tropical abalone with special reference to Thailand. *Aquaculture*, 140: 159-168.

Jayasankar P. & M.S. Muthu, 1983. Toxicity of nitrite to the larvae of *Penaeus indicus* H. Milne Edwards, *Indian J. Fish.*, 30(2): 231-240.

Jegou A.M., 1994. Cartographie de la température de surface de la mer sur les côtes bretonnes. Edité par Publication de l'Ifremer, France: 35 pp.

Johansson O. & M. Wedborg, 1980. The ammonia-ammonium equilibrium in sea water at temperatures between 5 and 25°C. *J. Solut. Chem.*, 9(1): 37-44.

Jones R.D. & Hood M.A., 1980. Inorganic nitrogen on the rate of ammonium oxydation by nitrifiers isolated from wetland environments. *Microb. Ecol.*, 6: 339-347.

Jones R.F., 1956. On the chemical composition of the brown alga *Himmenthalia elongata* (L.) S.F.Gray. *Biol. Bull., USA*, 110(2): 169-178.

Jurkovic N., N. Kolb & I. Colic, 1995. Nutritive value of marine algae *Laminaria japonica* and *Undaria pinnatifida*. *Die Nahrung*, 39(1): 63-66.

Kanwisher J., 1963. On the exchange of gases between the atmosphere and the sea. *Deep sea Res.*, 10: 195-207.

Keesing J.K. & F.E. Wells, 1989. Growth of the abalone *Haliotis roei* Gray. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, 40: 199-204.

Kim Y. & C. Cho, 1976. Technical study on the artificial precocious breeding of abalone, *Haliotis discus hannai*, Ino. *Bull. Korean. Fish. Soc.*, 9(1): 61-68.

Kinne O., 1970. Marine Ecology, Vol 1. Edité par O. Kinne, John Wiley & Sons Lts. Interscience, London: 616 pp.

Kinne O., 1976. Marine Ecology, Vol 3. Edité par O. Kinne, John Wiley & Sons Lts. Interscience, London. 577 pp.

Koike Y., 1978. Biological and ecological studies on the propagation of the ormer, *Haliotis tuberculata* Linnaeus. I: Larval development and growth of juveniles. *La mer (Bull. de la soc. Franco-japonaise d'Océanogr.)*: 16(3): 124-136.

Koike Y., Flassch J. & Mazurié J., 1979. Biological and ecological studies on the propagation of the ormer, *Haliotis tuberculata* Linnaeus. II: Influence of food and density on the growth of juveniles. *La Mer (Bull. de la Soc. Franco-Japonaise d'Océano.)*, 17(1): 43-52.

Korroleff F., 1970. Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. Informations on the techniques and methods for sea water analysis. *Rapp. p.v. Réunion. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 3: 19-22.

Kunigelis S.C. & A.S.M. Saleuddin, 1978. Regulation of shell growth in the pulmonate gastropod *Helisoma duryi*. *Can. J. Zool.* 56: 1975-1980.

La Touche B., K. Moylan K. & W. Twomey, 1993. Abalone on-growing manual. *Aquaculture Explained*, 14: 1-39.

Le Gall P., 1987. La pêche de l'oursin en Bretagne. In Colloque international sur *Paracentrotus lividus* et les oursins comestibles. Edité par Boudouresque C.F., Gis Posidonie publ., Marseille, France: 311-324.

Le Gall P., 1989. Echinoculture. In *Aquaculture* 2ème édit., vol 1. Edité par Barnabe G., Lavoisier, France: 468-491.

Leighton D.L. & R.A. Boolootian, 1963. Diet and growth in the black abalone *Haliotis cracherodii*. *Ecology*, 44 (2): 227-238.

Liao I.C., 1985. A brief review of the larval rearing techniques of penaeid prawns. In *Proceeding of the first international conference on the culture of penaeid prawns/shrimps*. Edité par Taki Y., J.H. Primavera & A.L. Jose. Aquaculture development center, Iloilo, Philipines: 65-78.

Lindberg D.R., 1992. Evolution, distribution and systematics of Haliotidae. In *Abalone of the word*. Edité par S.A. Shepherd, M.J. Tegner & S.A. Guzman del Proo. Fishing News Books, Oxford: 3-18.

Lloyd R., 1960. The toxicity of zinc sulphate to rainbow trout. *Ann. Appl. Biol.*, 48: 84-94.

Lussier S.M., J.H. Gentile & J. Walker, 1985. Acute and chronic effects of heavy metals and cyanide on *Mysidopsis bahia*. *Aquat. toxic.*, 7: 25-35.

Maarouf A.M., A. Mouabad & J.C. Pihan, 1988. Bioaccumulation et relargage du zinc chez la moule d'eau douce *Dreissena polymorpha* Pallas. Effet de l'EDTA. *Haliotis*, 18: 251-259.

Mc Donald P.D.M., 1987. Analysis of length-frequency distributions. In *The age and growth of fish*. Edité par R.C. Summerfelt & G.E. Hall, Iowa State University Press. Ames, Iowa: 371-384.

Mc Shane P.E., 1992. Early life history of abalone: a review. In *Abalone of the word*. Edité par S.A. Shepherd, M.J. Tegner and S.A. Guzman del Proo. Fishing News Books, Oxford: 120-138.

Mc Shane P.E., K.P. Black & M.G. Smith, 1988. Recruitment processes in *Haliotis rubra* (Mollusca: Gastropoda) and regional hydrodynamics in southeastern Australia imply localized dispersal of larvae. *J. exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 124: 175-203.

Mai K, J.P. Mercer & J. Donlon, 1992. Growth and biochemical composition in the Purple Sea Urchin *Paracentrotus lividus* fed on selected macroalgae. In *Irish-American technical exchange on the aquaculture of abalone, sea urchin lobsters and kelp*. November 17- 19- Galway Ireland-Martin Ryan Institute: p 33.

Mai K, J.P. Mercer & J. Donlon, 1994. Comparative studies on the nutrition of two species abalone, *Haliotis tuberculata* L. and *Haliotis discus hannai* Ino. II Amino acid composition of abalone and six species of macroalgae with an assessment of their nutritional value. *Aquaculture*, 128: 115-130.

Mai K, J.P. Mercer & J. Donlon, 1995. Comparative studies on the nutrition of two species of abalone, *Haliotis tuberculata* L. and *Haliotis discus hannai* Ino. III Response of abalone to various levels of dietary lipid. *Aquaculture*, 134: 65-80.

Maita Y., H. Mizuta & M. Yanada, 1991. Nutrient environment in natural and cultivated grounds of *Laminaria japonica*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 42(3): 98-106.

- Manthe D.P., R.F. Malone & S. Kumar**, 1988. Submerged rock filter evaluation using an oxygen consumption criterion closed recirculating systems. *Aquacultural engineering*, 7: 97-111.
- Martin F.**, 1979. Le problème de l'azote dans l'eau. Edité par Techniques et documentation, 1er édition: 294 pp.
- Matthiessen P. & A.E. Brafield**, 1973. The effects of dissolved zinc on the gills of the stickleback *Gasterosteus aculeatus* (L.). *J. Fish. Biol.*, 5: 607-613.
- Mercer J.P., K.S. Mai & J. Donlon**, 1993. Comparative studies on the nutrition of two species of abalone, *Haliotis tuberculata* L. and *Haliotis discus hannai* Ino. I Effects of algal diets on growth and biochemical composition. *Invert. Reprod. and devel.*, 23: 75-88.
- Mgaya Y.D. & J.P. Mercer**, 1994. A review of the biology, ecology, fisheries and mariculture of the european abalone *Haliotis tuberculata* Linnaeus 1758 (Gasteropoda: Haliotidae). *Biol. and environ.: Proc. of the royal irish academy*, 94B(3): 285-304.
- Mgaya Y.D. & J.P. Mercer**, 1995. Characterisation of size variability and the effect of intraspecific competition on the development of size variation in the abalone *Haliotis tuberculata* Linnaeus. *Biol. and environ.: Proc. of the royal irish academy*, 95B(2): 77-86.
- Minchin D.**, 1975. The righting response in haliotids. *Veliger*, 17: 249-250.
- Millamena O.M., C.M. Casalmir & P.F. Subosa**, 1991. Performance of recirculating systems for prawn hatchery and broodstock maturation tanks. *Aquacultural Engineering*, 10: 161-171.
- Millero F.J., A. Gonzalez & G.K. Ward**, 1976. The density of seawater solutions at one atmosphere as a function of temperature and salinity. *J. Mar. Res.*, 34(1): 61-93.
- Mizuta H., Y. Maita & M. Yanada**, 1992. Seasonal changes of nitrogen metabolism in the sporophyte of *Laminaria japonica* (Phaeophyceae). *Nippon Suisan Gakkaishi*, 58(12): 2345-2350.
- Morgan K.C., J.L.C. Wright & F.J. Simpson**, 1980. Review of chemical constituents of the red alga *Palmaria palmata*. *Econ. Bot.*, 34: 27-50.
- Morgan K.C. & F.J. Simpson**, 1981a. Cultivation of *Palmaria palmata*: effect of high concentrations of nitrate and ammonium on growth and nitrogen uptake. *Aquatic Botany*, 11: 167-171.
- Morgan K.C. & F.J. Simpson**, 1981b. Cultivation of *Palmaria palmata*: effect of light intensity and nitrate supply on growth and chemical composition. *Bot. mar.*, 24: 273-277.
- Morse D.E.**, 1984. Biochemical and genetic engineering for improved production of abalones and other valuable molluscs. *Aquaculture* 39: 71-76.
- Morse A.D. & D.E. Morse**, 1984. Recruitment and metamorphosis of *Haliotis* larvae induced by molecules uniquely available at the surface of crustose red algae. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 75: 191-215.
- Mottet M.G.**, 1978. A review of the fishery biology of abalones. Edité par Washington department of fisheries, Technical report 37: 81 pp
- Mouabad A., A.M. Maarouf & J.C. Pihan**, 1988. Effect de la température et de l'exposition au zinc dissous sur l'activité respiratoire de la moule d'eau douce *Dreissena polymorpha*. *Haliotis*, 18: 261-268.
- Muir P.R., D.C. Sutton & L. Owens**, 1991. Nitrate toxicity to *Penaeus monodon* protozoa. *Mar. Biol.*, 108: 67-71.

N

Nakanishi T., 1978. Effects of temperature, low salinity and hypoxia on the heart rate of an abalone *Haliotis discus hannai*. *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.* 43: 59-67.

Neori A., I. Cohen & H. Gordin, 1991. *Ulva lactuca* Biofilters for marine fishpond effluents II. Growth rate, Yield and C:N Ratio. *Botanica marina*, 34: 483-489.

Neori A., M.D. Krom, S.P. Ellner, C.E. Boyd, D. Popper, R. Rabinovitch, P.J. Davison, O. Dvir, D. Zuber, M. Ucko, D. Angel & H. Gordin, 1996. Seaweed biofilters as regulators of water quality in integrated fish-seaweed culture units. *Aquaculture*, 141: 183-199.

Newell R.C. & V.I. Pye, 1971. Quantitative aspects of the relationship between metabolism and temperature in the winkle, *Littorina littorina* (L.). *Comp. Biochem. Physiol. B*, 38: 635-650.

Newman G.G., 1968. Growth of the south African abalone, *Haliotis midae*. *Union South Africa Div. Fish. Invert. Rep.* 67: 1-24.

Nijhof M. & J. Bovendeur, 1990. Fixed film nitrification characteristics in sea-water recirculation fish culture systems. *Aquaculture*, 87: 133-143.

O

Oakes F.R. & R.C. Fields, 1996. Infestation of *Haliotis rufescens* shells by a sabellid polychaete. *Aquaculture*. 140: 139-143.

Oleachea R.P., H. Ushio, S. Watabe, K. Takada K. & K. Hatae, 1993. Toughness and collagen content of abalone muscles. *Biotech. Biochem.* 57: 6-11.

Olson R.J., 1981. Differential photoinhibition of marine nitrifying bacteria: a possible mechanism for the formation of the primary nitrite maximum. *J. mar. Res.*, 39: 227-238.

P

Pagett R.M., 1981. The penetration of brackish water by the Echinodermata. *In* Feeding and survival strategies of estuarine organisms. Edited par N. Jones & W.J. Wolff. Plenum Publishing Corp., New York. 135-151.

Painter H., 1970. A review of litterature of inorganic nitrogen metabolism in micro-organisms. *Wat. Res.*, 46: 393-450.

Pavicic J., B. Smodis, M. Skrebin, I. Kregar & P. Stegnar, 1994. Embryo-larval tolerance of *Mytilus galloprovincialis*, exposed to elevated seawater metal concentrations- II- Stage-specific fluctuations in sensitivity toward Zn and Cd and their bioaccumulation into veliger larvae. *Comp. Biochem. Physiol.*, 109C(1): 37-46.

Peck L.S., 1983. An investigation into the growth and early development of the ormer, *Haliotis tuberculata* L. Ph.D. thesis (C.N.A.A.) Portsmouth Polytechnic: 386 pp.

Peck, L.S., 1989. Feeding, growth and temperature in the ormer, *Haliotis tuberculata* L. *Progress in Underwater Science*, 14: 95-107.

Peck L.S., M.B. Culley & M.M. Helm, 1987. A laboratory energy budget for the ormer *Haliotis tuberculata* L., *J. exp. Biol. Ecol.*, 106: 103-123.

Pena J.B., 1986. Preliminary study on the induction of artificial spawning in *Haliotis coccinea canariensis nordsieck*. *Aquaculture*, 52: 35-41.

Pequeux A., 1995. Osmotic regulation in crustaceans. *J. Crust. Biol.*, 15(1): 1-60.

Phelepp C., D. Vitale-Lelong, Y. Martin & B. Tanguy, 1984. Grossissement de jeunes dorades (*Sparus aurata*) suivi biologique et comparaison entre différentes conditions d'élevage. *Recherches biologiques en aquaculture*, 1: 193-213.

Potts W.T.W. & G. Parry, 1964. Respiration and electrolyte regulation. *In* Osmotic and ionic regulation in animals. Edité par Macmillan, New-York: 330-341.

Prince J.D., T.L. Sellers, W.B. Ford & S. Telbot, 1987. Expérimental evidence for limited dispersal of haliotid larvae (genre: *Haliotis*; Mollusca: *Gastropoda*). *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 106: 243-263.

Pruder G.D., E.O. Duerr, W.A. Walsh, A.L. Lawrence & W.A. Bray, 1992. The technical feasibility of pond liners for rearing pacific white shrimp (*Panaeus vannamei*) in terms of survival, growth, water exchange rate and effluent water quality. *Aquacult. Engineering*, 11: 183-201.

Q

Quinn J.A. & N.C. Otto, 1971. Carbon dioxide exchange at the air-sea interface: flux augmentation by chemical reaction. *J. Geophys. Res.*, 84: 1539-1549.

R

Reish D.J., 1978. The effects of heavy metals on polychetous annelids. *Revue int. Oceanogr. med.*, 49: 99-104.

Rheinheimer G., 1991. Aquatic microbiology. 4th Edition. Edité par John Wiley & Sons: 355 pp.

Rho S., 1991. Effects of light and sea water of reduced salinity on vertical distribution of swimming larvae of *Haliotis discus hannai* Ino. *Bull. Mar. Res. Inst. Cheju. Natl. Univ*, 15: 33-43.

Rijn (van) J., 1990. Aerobic biofiltration in an aquaculture unit-nitrate accumulation as a result of nitrification and denitrification. *Aquacult. engineering*, 9: 217-234.

Rijn (van) J., 1996. The potential for integrated biological treatment systems in recirculating fish culture - A review. *Aquaculture*: 139: 181-201.

Rijn (van) J. & G. Rivera, 1990. Aerobic and anaerobic biofiltration in an aquaculture unit-nitrite accumulation as a result of nitrification and denitrification. *Aquacul. engineering*. 9: 217-234.

Rivero L.E. & M.T. Viana, 1996. Effect of pH, water stability and toughness of artificial diets on the palability for juvenile abalone *Haliotis fulgens*. *Aquaculture*, 144: 353-362.

Roller R.A. & W.B. Stickle, 1994. Effect of adult salinity acclimation on survival and early development of *Strongylocentrotus droebachiensis* and *Strongylocentrotus pallidus*. *Can J. Zool.*, 72: 1931-1939.

S

Saleuddin A.S.M. & S.C. Kunigelis, 1984. Neuroendocrine control mechanisms in shell formation. *Amer. Zool.*, 24: 911-916.

Saleuddin A.S.M., H.R. Khan, M.V. Sevala, A. Maurella & S.C. Kunigelis, 1995. Hormonal control of biomineralization in selected invertebrates. *Bull. inst. océanogr. Monaco*, 14(2): 127-140.

Sato K., Yoshinaka M. & Shimazu Y., 1986. Collagen content in the muscles of fishes in association with their swimming movement and meat texture. *Bull. Jpn. Sci. Fish.* 52: 1595-1600.

Schoffeniels E. & Gilles R., 1972. Ionoregulation and osmoregulation in Mollusca. In "Chemical zoology", vol. 7 (M.Florkin and B.Scheer editors). Academic Press, New York, London: 393-420.

Schnute J. & D. Fournier, 1980. A new approach to length-frequency analysis: growth structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1337-1351.

Segawa S., 1991. Oxygen consumption and ammonia excretion by abalone *Sulcatus diversicolor aqualitis* in starved condition. *Nip. Suis. Gak.* 57(11): 2001-2006.

Shanks A.L. & W.G. Wright, 1987. Internal-wave-mediated shoreward transport of cyprids, megalopae, and gammarids and correlated longshore differences on the settling rate of intertidal barnacles. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 114: 1-13.

Sharma B. & R.C. Ahlert, 1977. Nitrification and nitrogen removal. *Water Res.*, 11: 879-925.

Shepherd S.A. & P.A. Brenn, 1992. Mortality in abalone: its estimation, variability and causes. In Abalone of the world. Edité par S.A. Shepherd, M.J. Tegner & S.A. Guzman del Proo, Fishing News Books, Oxford: 276-304.

Skidmore J.F., 1964. Toxicity of zinc compounds to aquatic animals with special reference to fish. *The quarterly review of biology.* 39(3): 227-248.

Skidmore J.F. & P.W.A. Tovell, 1972. Toxic effects of zinc sulphate on the gills of rainbow trout. *Water Res.*, 6: 217-230.

Smart G.R., D. Knox, J.G. Harrison, J.A. Ralph, R.H. Richards & C.B. Cowey, 1979. Nephrocalcinosis in rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson; the effect of exposure to elevated CO₂ concentration. *J. Fish Diseases*, 2: 279-289.

Smith S.V. & G.S. Key, 1975. Carbon dioxide and metabolism in marine environments. *Limnol. Oceanogr.* 20: 492-495.

Smith S.V. & D.W. Kinsey, 1978. Calcification and organic carbon metabolism as indicated by carbon dioxide. In Coral reefs: research methods. Edité par Stoddart A & M.E. Johanne, Unesco, Manila: 469-486.

Spencer B.E., 1996. Clam cultivation: localized environmental effects. Results of an experiment in River Exe, Devon (1991-1995), MAFF. *Direct. Fish. Res., Lowestoft*: 1-10.

Spotte S., 1979. Fish and invertebrate culture - Water management in closed systems (second edition). Edité par A. Wiley - Interscience publication. J Wiley & Sons, New-York, Chichester, Brisbane, Toronto: 179 p.

Sprague J.B., 1971. Measurement of pollutant toxicity to fish. I. Sublethal effects and "safe" concentrations. *Water Res.*, 5: 245-266.

Stephenson T.A., 1924. Note on *Haliotis tuberculata*. *J.mar. Biol. Ass. U.K.* 13(2) : 480-495.

Strathmann R.R., E.S. Branscomb & K. Vedderet, 1981. Fattal errors in set as a cost of dispersal and the influence of intertidal flora on set of bernacles. *Oecologia*, 48: 13-18.

Strauss D.L., H. R. Robinette & J.M. Heinen, 1991. Toxicity of un-ionized ammonia and high pH to post-larval and juvenile freshwater shrimp *Macrobrachium rosenbergii*. *J. of the World Aquacul. Soc.*, 22(2): 128-133.

Strömberg T., 1982. Effect of heavy metals (Zn, Hg, Cu, Cd, Pb, Ni) on the growth of *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 72: 69-72.

T

Tegner M.J. & R.A. Butler, 1985. Drift-tube study of the dispersal potential of green abalone (*Haliotis fulgens*) larvae in the southern California bight: implications for recovery of depleted populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 26: 73-84.

Thurston R.V., R.C. Russo & G.A. Vinogradov, 1981. Ammonia toxicity to fish: effect of pH on the toxicity of the un-ionized ammonia species. *Environ. Sci. Technol.*, 15(7): 837-840.

Tong L.J. & G.A. Moss, 1992. The New Zealand culture in China. In *Abalone of the world: biology, fisheries and culture*. Edited by S.A. Shepherd, M.J. Tegner & S.A. Guzman del Proo, Fishing News Books, Oxford: 583-591.

Tutschulte T.C. & Connell J.H., 1988. Feeding behavior and algal food of three species of abalones (*Haliotis*) in southern California. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 49: 57-64.

U

Uki N. & S. Kikuchi, 1975. Oxygen consumption of the abalone, *Haliotis discus hannai*, in relation to body size and temperature. *Bull. Tokai Reg. Fish. Lab.*, 35: 73-84.

V

Viana M.T., M. Cervantes-Trujano & R. Solana-Sansores, 1994. Attraction and palatability activities in juvenile abalone (*Haliotis fulgens*): nine ingredients used in artificial diets. *Aquaculture*, 117: 19-28.

W

Wagner R.J. & Abbott R.T., 1967. Standard catalogue of shells. Van Nostrand's Compagny, Inc., Princeton, New Jersey, 303 pp.

Wajsbrodt N., M.D. Krom, A. Gasith & T. Samocha, 1989. Ammonia excretion of green tiger prawn *Penaeus semisulcatus* as a possible limit on the biomass density in shrimp ponds. *The israeli J. of Aquaculture. Bamidgah.*, 41(4): 159-164.

Watanabe, H., H. Yamanaka & H. Yamakawa, 1991. Seasonal variations of extensive components in the muscle of disk abalone. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 58(5): 921-925.

Webber H.H., 1970. Changes in metabolite composition during the reproductive cycle of the abalone *Haliotis cracheroidii* (Gastropoda: Prosobranchiata). *Physiol. Zool.*, 43: 213-231.

Webber H.H. & P.F. Riordan, 1976. Criteria for candidate species for aquaculture. *Aquaculture*, 7: 107-123.

Weber E., 1966. Action of sodium nitrite (NaNO₂) on the guppy *Lebistes reticulatus*. *Z. Angew. Zool.*, 53(1): 123-125.

Weiss R.F., 1970. The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and sea water. *Deep Sea Res.*, 17: 721-735.

Wickins J.F., 1976. The tolerance of warm-water prawns to recirculated water. *Aquaculture*, 9: 19-37.

Widdows J., B.L. Bayne, D.R. Livingstone, R.I.E. Newell & P. Donkin, 1979. Physiological and biochemical responses of bivalve molluscs to exposure to air. *Comp. Biochem. Physiol.*, 62A: 301-308.

Wood E.D., F.A.J. Armstrong & F.A. Richards, 1967. Determination of nitrate in sea water by cadmium copper reduction to nitrite. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 47: 23-31.

X

Xusheng G., L. Youngteng & L. Youngxiag, 1990. Influence of temperature on feeding and growth of the young abalone. *Oceanol. Limn. sin.*, 21(1): 20-26.

Y

Yano I & Y. Ogawa, 1977. Effect of light, temperature and hydrostatic pressure on vertical distribution of abalone larvae, *Haliotis gigantea*. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.*, 91: 19-27.

Z

Zieminski S.A., Hume III R.M. & R. Durhamr, 1976. Rates of oxygen transfer from air bubbles to aqueous NaCl solutions at various temperatures. *Mar. Chem.*, 4: 333-346.

Liste des publications

Conjointement aux travaux réalisés sur *Haliotis tuberculata*, des études ont été réalisées sur *Paracentrotus lividus* en complément des travaux effectués par l'équipe du Pr. M. Jangoux de l'Université Libre de Bruxelles. Ces recherches font l'objet de publications seules ou comparativement entre les deux espèces.

Publication acceptée

Basuyaux O. & J-L. Blin. 1997. Use of maize as a food source for sea urchins in a recirculating rearing system. *Aquaculture international*.

En soumission

Basuyaux O. & M. Mathieu. The effect of water temperature on the growth rate of the abalone *Haliotis tuberculata* L. in a closed recirculating culture system. *Aquaculture*.

Basuyaux O. & M. Mathieu. Inorganic nitrogen and its effect on the growth of abalone *Haliotis tuberculata* Linnaeus (Mollusca: Haliotidae) and the sea urchin *Paracentrotus lividus* Lamarck (Echinodermata: Echinoidea). *Aquaculture*.

Basuyaux O., M. Mathieu & C. Day. Effets directs de la salinité sur la croissance et la mortalité de l'oursin *Paracentrotus lividus* et de l'ormeau *Haliotis tuberculata*. Bulletin de la Société Zoologique de France.

Basuyaux O., M. Mathieu & S. Pien. Toxicité du zinc sur l'oursin *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Echinodermata: Echinoidea) et l'ormeau *Haliotis tuberculata* (Linné) (Mollusque: Haliotidae) en élevage. *Haliotis*.

En préparation

Basuyaux O. & M. Mathieu. Effets de la taille, de la température et du régime alimentaire sur la consommation d'oxygène de l'oursin *Paracentrotus lividus* et de l'ormeau *Haliotis tuberculata* en élevage.

Basuyaux O. & M. Mathieu & O. Richard. Comparaison biométrique de l'ormeau d'élevage en système contrôlé et de l'ormeau de la nature, *Haliotis tuberculata*, Linné 1758.

Basuyaux O. & M. Mathieu & O. Richard. Influence des carbonates et du CO₂ sur la croissance de l'oursin, *Paracentrotus lividus* (Lamarck) (Echinodermata: Echinoidea), et l'ormeau, *Haliotis tuberculata* (Linné) (Mollusque: Haliotidae), en élevage.

Liste des figures

Figure 1- Morphologie de la coquille de l'ormeau d'après Howorth (1991) et anatomie d'après Fallu (1991). **p 16**

Figure 2- Habitat de l'ormeau en fonction de son stade biologique (Mc Shane, 1992). **p 19**

Figure 3- Développement larvaire de l'ormeau d'après Ikenoue et Kafutu (1992). 1- Oeuf, 2- Larve trocophore nageuse (19 heures), 3- Larve véligère avant torsion (29 heures, 0.26 mm), 4- Larve véligère (2.5 jours, 0.29 mm), 5- Fin du stade véligère, apparition du pied (5j, 0.29 mm), 6- Larve rampante (13 jours), 7- Jeune ormeau avec le premier trou exhalant, 8- Jeune ormeau. **p 21**

Figure 4- Mesure de la longueur, largeur et hauteur de la coquille de l'ormeau (Mgaya et Mercer, 1994). **p 30**

Figure 5- Evolution de la température de l'eau de forage de septembre 1994 à avril 1997. **p 36**

Figure 6- Evolution de la salinité du forage de septembre 1994 à avril 1997. **p 36**

Figure 7- Evolution de la concentration en ammoniacque, nitrites et nitrates dans l'eau de forage. **p 38**

Figure 8- Evolution de la matière sèche dans *L. digitata*. Deux équations mathématiques sont représentées (mod 1: \sin^2 , mod 2: combinaison de fonctions simples). **p 46**

Figure 9- Evolution de la matière sèche dans *P. palmata*. Deux équations mathématiques sont représentées (mod 1: \sin^2 , mod 2: combinaison de fonctions simples). **p 46**

Figure 10- Evolution de l'azote total dans *L. digitata* et *P. palmata*. Deux équations mathématiques sont représentées (mod 1: \sin^2 , mod 2: combinaison de fonctions simples). **p 48**

Figure 11- Evolution du carbone total dans *L. digitata* et *P. palmata*. Deux équations mathématiques sont représentées (mod 1: \sin^2 , mod 2: combinaison de fonctions simples). **p 48**

Figure 12- Evaluation de la quantité d'azote dans *P. palmata* et *L. digitata* dans l'algue fraîche d'après les formulations mathématiques. **p 51**

Figure 13- Evaluation de la quantité de carbone dans *P. palmata* et *L. digitata* dans l'algue fraîche d'après les formulations mathématiques. **p 51**

Figure 14- Moyenne des températures de l'air à Granville de janvier 1994 à juillet 1996 (Données Météo-France). **p 53**

Figure 15- Durée moyenne d'insolation pour la région de Valognes (Manche) de janvier 1994 à décembre 1996 (Données Météo-France). **p 53**

Figure 16- Vitesse du vent ($>15\text{m/s}$) à Granville de janvier 1994 à juillet 1996 (données Météo France). **p 54**

Figure 17- Fréquence (en %) de la direction principale du vent supérieur à 15m/s (données Météo-France). **p 54**

Figure 18- Evolution de la croissance pondérale relative chez l'ormeau en fonction de la taille et de la température (valeurs moyennes avec intervalle de confiance à 95%). **p 59**

Figure 19- Détermination des paramètres pour la modélisation du taux de croissance des en fonction de la température et de la taille. ormeaux

a- Evolution du taux de croissance pondérale maximale (%/j) en fonction de la longueur de coquille de l'ormeau (mm) (régression exponentielle en trait plein).

b- Evolution de la température optimale (°C) pour la croissance des ormeaux en fonction de la longueur de coquille (régression exponentielle en trait plein).

c- Evolution de la demi-largeur de la gaussienne (sigma) en fonction de la longueur de coquille et détermination de son expression mathématique par une gaussienne (déterminée par la méthode des moindres carrés). **p 63**

Figure 20- Evolution du taux de croissance pondérale (a), de la croissance linéaire (b) et pourcentage d'ormeaux visibles (c) en fonction de la photopériode (valeurs moyennes et intervalles de confiance, 95%). **p 67**

Figure 21- Evolution du taux de croissance pondérale (a), de la croissance linéaire (b) et pourcentage d'ormeaux visibles (c) en fonction de l'intensité lumineuse. (valeurs moyennes et intervalles de confiance, 95%). **p 70**

Figure 22- Evolution du taux de croissance pondérale observée et calculée pour des ormeaux en fonction de l'intensité lumineuse. **p 73**

Figure 23- Taux de croissance relative théorique à différentes conditions de température pour des ormeaux de différentes classes de tailles. **p 74**

Figure 24- Croissance théorique de l'ormeau sous trois conditions de températures différentes. **p 74**

Figure 25- Evolution du poids moyen des ormeaux en fonction du temps. Comparaison du modèle température (variation saisonnière de température) et du modèle Gompertz (croissance constante toute l'année). **p 77**

Figure 26- Influence de la salinité sur la croissance de l'ormeau. La moyenne, l'intervalle de confiance (95%) et la courbe de régression sont indiquées. **p 89**

Figure 27- Influence des carbonates sur la croissance de l'ormeau. La moyenne, l'intervalle de confiance (95%) et la courbe de régression sont indiqués. **p 94**

Figure 28- Influence du dioxyde de carbone sur la croissance de l'ormeau. La moyenne, l'intervalle de confiance (95%) et la courbe de régression sont indiqués. **p 94**

Figure 29- Influence de la concentration en ammoniacale sur la croissance de l'ormeau. La moyenne, l'intervalle de confiance (95%) et la courbe de régression sont indiqués. **p 100**

Figure 30- Influence de la concentration en nitrites sur la croissance de l'ormeau. La moyenne, l'intervalle de confiance (95%) et la courbe de régression sont indiqués. **p 100**

Figure 31- Influence de la concentration en nitrates sur la croissance de l'ormeau. La moyenne, l'intervalle de confiance (95%) et la courbe de régression sont indiqués. **p 104**

Figure 32- Influence de la concentration en zinc sur la croissance de l'ormeau. La moyenne, l'intervalle de confiance (95%) et la courbe de régression sont indiqués. **p 104**

Figure 33- Consommation d'oxygène par *Laminaria digitata* et *Palmaria palmata* à l'obscurité différentes températures d'eau. La moyenne et l'intervalle de confiance des trois répliquats sont indiqués sur le graphique. **p 109**

Figure 34- Consommation d'oxygène chez l'ormeau pour cinq températures (12 à 24°C) et trois régimes alimentaires (J: à jeun; P: palmaria; et L: laminaires). Moyennes et intervalles de confiance (95%) sont indiqués. **p 121**

Figure 35- Moyenne et écart type du poids et de la longueur de coquille de l'ormeau en fonction de l'âge de la cohorte en circuit semi-fermé. **p 134**

Figure 36- Evolution de quelques longueurs de coquille d'ormeaux numérotés pendant les deux ans d'élevage. Les mesures sont réalisées chaque mois. **p 135**

Figure 37- Evolution de quelques poids individuels d'ormeaux numérotés pendant les deux ans d'élevage. Les mesures sont réalisées chaque mois. **p 135**

Figure 38- Fréquence maximale de la cohorte en fonction de la longueur moyenne des ormeaux. **p 137**

Figure 39- Histogramme des fréquences de taille de la cohorte d'ormeaux en élevage en circuit semi fermé. Les courbes théoriques sont calculées à partir des 12 mesures globales de la cohorte. **p 137**

Figure 40- Evolution de la taille des ormeaux morts dans le cycle d'élevage. Le graphique indique la mortalité de fond (losange), la mortalité post-ponte (triangle) ainsi que la taille moyenne des ormeaux en élevage (courbe). **p 138**

Figure 41- Taux de mortalité cumulé de la cohorte sans les mortalité post-ponte (trait pointillé) et avec les mortalité post-ponte (trait plein). **p 138**

Figure 42- Evolution de la quantité d'algue (*L. digitata* + *P. palmata*) ingéré par les ormeaux en grammes de poids frais. **p 140**

Figure 43- Evolution de la quantité d'algue (*L. digitata* + *P. palmata*) ingéré en poids sec par les ormeaux en grammes de poids frais. **p 140**

Figure 44- Consommation d'algues en poids frais en fonction de la biomasse d'ormeaux dans la d'élevage structure. **p 141**

Figure 45- Consommation d'algues mesurée et calculée en poids sec en fonction de la biomasse d'ormeaux dans la structure d'élevage. **p 141**

Figure 46- Evolution de la température dans l'eau de la structure d'élevage d'ormeaux. **p 142**

Figure 47- Evolution du pH dans l'eau de la structure d'élevage d'ormeaux. **p 143**

Figure 48- Evolution de l'alcalinité carbonate (AC en meqmol/l) dans l'eau d'élevage d'ormeaux. **p 143**

Figure 49- Evolution des composées azotés dans l'eau de la structure d'élevage d'ormeaux. Les concentrations en ammoniacque, en nitrites et en nitrates sont indiquées en µg/l. **p 145**

Figure 50- Evolution de la flore bactérienne totale (losange) et vibrions (carré) libres dans l'eau d'élevage. **p 145**

Figure 51- Répartition cumulée de la taille des fèces moyennes de l'ormeau avec une alimentation mixte *L. digitata* et *P. palmata*. La régression logarithmique retenue est indiquée sur le graphique ainsi que l'intervalle de confiance cumulé (95%). **p 146**

Figure 52- Quantité de fèces quotidiennes récoltées dans la structure d'élevage en fonction de la quantité moyenne d'algues ingérées (*L. digitata* et *P. palmata*). **p 146**

Figure 53- Evolution saisonnière de l'indice de condition (frais) du muscle, des viscères et de la coquille des ormeaux des populations naturelles et des ormeaux d'élevage (Moyenne et intervalle de confiance). **p 152**

Figure 54- Evolution saisonnière de l'indice de condition (sec) du muscle, des viscères et de la coquille des ormeaux des populations naturelles et des ormeaux d'élevage (Moyenne et intervalle de confiance). **p 154**

Figure 55- Evolution saisonnière de la matière sèche dans le muscle, les viscères et la coquille des ormeaux des populations naturelles et des ormeaux d'élevage (Moyenne et intervalle de confiance). **p 156**

Figure 56- Evolution de la quantité d'azote total par rapport au poids sec du muscle et de la masse viscérale de l'ormeau d'élevage. **p 160**

Figure 57- Evolution de la quantité de carbone total par rapport au poids sec du muscle et de la masse viscérale de l'ormeau d'élevage. **p 160**

Figure 58- Evolution du coefficient allométrique calculé sur l'ensemble de la cohorte d'ormeaux (valeurs moyennes et intervalles de confiance à 95%). **p 162**

Figure 59- Evolution de la pente de la relation largeur/longueur calculée sur l'ensemble de la cohorte d'ormeaux (valeurs moyennes et intervalles de confiance à 95%). **p 162**

Figure 60- Bilan azoté d'une structure d'élevage d'ormeaux en circuit semi-fermé en pourcentage pondéral d'azote sur deux ans d'élevage (EdM: eau de mer, Eau de renouv.: eau évacuée par renouvellement, prél. biom: prélèvement d'ormeaux pour la biométrie). **p 168**

Figure 61- Structure générale du modèle de croissance de l'ormeau en circuit semi-fermé (MCF). Ce modèle est subdivisé en quatre sous modèles: MSC (modélisation du système carbonate), MOFA (Modèle oremaux-fèces-alimentation), MEG (modélisation des échanges gazeux), MAB (modélisation du système azote-bactéries). **p 174**

Figure 62- Schématisation du sous modèle MOFA permettant de calculer les taux de croissance des ormeaux, la quantité de fèces rejetée et la quantité d'algues fourrages ingérées. **p 176**

Figure 63- Schématisation du sous modèle MAB permettant de calculer les concentrations en ammoniacque, nitrites et nitrates dans l'eau d'élevage ainsi que les fluctuations de la flore bactérienne. **p 180**

Figure 64- Schématisation du sous modèle MSC permettant de calculer les concentrations des espèces chimiques qui influencent le système carbonique ainsi que le pH de l'eau d'élevage. **p 186**

Figure 65- Schématisation du sous modèle MEG permettant de calculer les échanges gazeux du système d'élevage et particulièrement le dioxyde de carbone et l'oxygène. **p 190**

Figure 66- Comparaison des croissances calculées par le modèle avec les croissances mesurées dans une structure expérimentale d'ormeaux. **p 195**

Figure 67- Evolution pondérale du poids de muscle (WM), de viscères (WV) et de coquille (WC) dans une structure d'élevage d'ormeaux d'après le modèle développé. **p 195**

Figure 68- Evolution de l'alcalinité et du pH de l'eau dans une structure d'élevage expérimentale d'ormeaux d'après le modèle développé. **p 197**

Figure 69- Evolution de la concentration en ammoniacque, nitrites et nitrates dans une structure d'élevage expérimentale d'ormeaux d'après le modèle développé. **p 197**

Figure 70- Evolution de la productivité d'une structure expérimentale d'élevage d'ormeaux en fonction de la température d'élevage, du nombre d'animaux dans la structure à un an et de la taille moyenne de commercialisation pour un renouvellement d'eau quotidien de 20%. **p 199**

Figure 71- Evolution de la productivité d'une structure expérimentale d'élevage d'ormeaux en fonction de la température d'élevage, du nombre d'animaux dans la structure à un an et du renouvellement d'eau pour une taille moyenne de 60 mm. **p 200**

Figure 72- Evolution de la productivité d'une structure expérimentale d'élevage d'ormeaux en fonction de la température d'élevage, du nombre d'animaux dans la structure à un an et du régime alimentaire pour un ormeau moyen de 60 mm et un renouvellement d'eau quotidien de 20% 1- 20% PP, 80 % LD; 2- 50% PP- 50 % LD; 3- 80% PP, 20% LD. **p 201**

Figure 73- Evolution de la productivité d'une structure expérimentale d'élevage d'ormeaux en fonction de la température d'élevage, du nombre d'animaux dans la structure à un an et de la taille moyenne de commercialisation pour un renouvellement d'eau quotidien de 20% sans émission de gamètes. **p 202**

Figure 74- Evolution du nombre de jour d'élevage de l'ormeaux en fonction de la température d'élevage, du nombre d'animaux dans la structure à un an et de la taille moyenne de commercialisation pour un renouvellement d'eau quotidien de 20% avec émission de gamètes. **p 204**

Figure 75- Evolution du nombre de jour d'élevage dans d'ormeaux en fonction de la température d'élevage, du nombre d'animaux dans la structure à un an et de la taille moyenne de commercialisation pour un renouvellement d'eau quotidien de 20% sans émission de gamètes. **p 205**

Liste des tableaux

Tableau 1- Comparaison de trois expressions mathématiques pour la proportion de matière sèche, d'azote et de carbone dans *L. digitata* et *P. palmata*. Le nombre de points expérimentaux, le nombre de paramètres du modèle, l'erreur type, le coefficient de corrélation, le F de Fisher de l'ajustement, le degré de liberté, la probabilité associée et le surparamétrage sont indiqués. **p 49**

Tableau 2- Paramètres des équations des modèles 1: $Y = a + b \times \sin^2(2\pi X/d + c)$. X est le nombre de jour depuis le 01/01/94. **p 50**

Tableau 3- Equations mathématiques des modèles 2. X est le nombre de jours depuis le 01/01/94. **p 52**

Tableau 4.a- Taux de croissance moyen journalier et intervalle de confiance ($\% \cdot j^{-1}$) des ormeaux en fonction de la température d'élevage et de la taille. Les résultats de l'analyse de variance sont présentés, les lettres a,b et c indiquent l'appartenance à des groupes homogènes pour $P < 0.05$ dans une même classe de taille. **p 60**

Tableau 4.b- Croissance podérale (moyenne et intervalle de confiance (95%)) de l'ormeau en fonction de la température d'élevage et de la taille ($mm \cdot j^{-1}$). **p 60**

Tableau 5- Variation des taux de conversion ($M \pm IC$ 95%) chez l'ormeau en fonction de la température d'élevage. **p 61**

Tableau 6- Comparaison des croissances maximales mesurées et calculées ($\% Pf/j$) en fonction de la classe de taille de l'ormeau. **p 64**

Tableau 7- Taux de croissance pondérale en poids frais (C% en $\% \cdot j^{-1}$), croissance linéaire journalier ($mm \cdot j^{-1}$), et pourcentage d'ormeaux visibles dans les bacs d'élevage à différentes conditions de lumière (photopériode). Les moyennes et les intervalles de confiance (95%) des quatre répliquats sont indiqués dans le tableau. **p 66**

Tableau 8- Taux de croissance pondérale en poids frais (C% en $\% Pf \cdot j^{-1}$), croissance linéaire journalier (mm/j), et pourcentage d'ormeaux visibles dans les bacs d'élevage à différentes conditions de lumière (intensité). Les moyennes et les intervalles de confiance (95%) de l'ensemble des individus sont indiqués dans le tableau. **p 69**

Tableau 9- Tableau synthétique des modèles utilisés pour estimer la croissance d'*Haliotis tuberculata* selon différents auteurs (d'après Day et Fleming, 1992). **p 78**

Tableau 10- Poids initial (Wi), longueur de coquille initiale (Li), croissance linéaire moyenne (GL), taux de croissance pondéral (GRP), consommation alimentaire (Qi) et taux de conversion (TC) pour les ormeaux sous différentes conditions de salinité. Les moyennes et l'intervalle de confiance (95%) sont exprimés pour les 30 individus (Pi, Li, Cp, Cl, TCp)¹ et les deux répliquats (Qi, TC). **p 88**

Tableau 11- Influence de l'alcalinité sur la croissance et la consommation alimentaire de l'ormeau. Le nombre d'individus en élevage (n), la longueur de coquille (Li en mm), le poids initial (Pi en g), la croissance pondérale (GRP en %Pf.j⁻¹), l'accroissement de la coquille (GL en mm.j⁻¹), la consommation de *Palmaria palmata* (Qi en gPs/kgPF.j⁻¹) et le taux de conversion (TC en gPs/kgPf) sont indiqués en fonction de l'alcalinité (meq.l⁻¹)(moyenne et intervalle de confiance). **p 93**

Tableau 12- Influence de la concentration en dioxyde de carbone sur la croissance de l'ormeau. Le nombre d'individus en expérimentation (n), la longueur de coquille (Li en mm), le poids initial (Pi en g), la croissance pondérale (GRP en %Pf.j⁻¹), l'accroissement de la coquille (GL en mm.j⁻¹), la consommation de *Palmaria palmata* (Qi en gPs/kgKf.j⁻¹) et le taux de conversion (TC en gPskgPf) sont indiqués en fonction de la concentration en CO₂ (mmol.l⁻¹)(moyenne et intervalle de confiance). **p 95**

Tableau 13- Influence de l'ammoniaque sur la croissance de l'ormeau. Les moyennes et les intervalles de confiance du taux de croissance pondérale (GRP en %Pf.j⁻¹), de la croissance linéaire (GL en mm.j⁻¹) et du taux d'ingestion (Qi en g.kg⁻¹.j⁻¹) sont indiqués dans le tableau. **p 98**

Tableau 14- Influence des nitrites sur la croissance de l'ormeau. Les moyennes et les intervalles de confiance du taux de croissance pondérale (GRP en %Pf.j⁻¹), de la croissance linéaire (GL en mm.j⁻¹) et du taux d'ingestion (Qi en g.kg⁻¹.j⁻¹) sont indiqués dans le tableau. **p 99**

Tableau 15- Influence des nitrates sur la croissance de l'ormeau. Les moyennes et les intervalles de confiance du taux de croissance pondérale (GRP en %Pf.j⁻¹), de la croissance linéaire (GL en mm.j⁻¹) et du taux d'ingestion (Qi en g.kg⁻¹.j⁻¹) sont indiqués dans le tableau. **p 101**

Tableau 16- Influence de la concentration en zinc dans l'eau de mer sur *H. tuberculata*. L'accroissement linéaire (Cl en mm/j), le taux de croissance pondérale (GRP en %.j⁻¹), la consommation d'aliments (Qi en g.kg⁻¹.j⁻¹), le taux de conversion (TC en gPs/gPs), et le taux de mortalité (M en %.j⁻¹) sont indiqués dans le tableau. La probabilité P associée au F de Fisher est indiquée. **p 103**

Tableau 17- Relation entre la consommation des ormeaux en oxygène (en mg/l/h): régression exponentielle (aW^b, r²), régression linéaire (aX+b, r²) ainsi que le nombre de déterminations (n). **p 108**

Tableau 18- Résultats de l'analyse multirégression exponentielle de la consommation d'oxygène (R en $\text{mgO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$) en fonction du poids total (P en g) et de la température (T en $^{\circ}\text{C}$): $R = a P^b T^c$. Le nombre d'expérimentations (n), les indices de probabilité F et P sont indiqués pour les ormeaux sous différents régimes alimentaires. **p 119**

Tableau 19- Résultats de l'analyse multirégression linéaire de la consommation d'oxygène (R en $\text{mgO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$) en fonction du poids total (P en g) et de la température (T en $^{\circ}\text{C}$): $R = a + bP + cT$. Le nombre d'expérimentations (n), les indices de probabilité F et P sont indiqués pour les ormeaux sous différents régimes alimentaires. **p 119**

Tableau 20- Tableau récapitulatif des seuils de toxicité pour les paramètres chimiques testés. **p 122**

Tableau 21- Sex ratio et différence de longueur de coquille entre les mâles et les femelles dans la cohorte d'ormeaux. L_m et L_f sont les longueurs moyennes de coquille des mâles et des femelles. La probabilité ainsi que le test statistique utilisé sont indiqués dans le tableau pour chaque date. **p133**

Tableau 22- Pourcentage du poids de muscle, viscères, coquille et eau interstitielle par rapport au poids total frais pour les différents sites et l'intervalle de confiance. **p 148**

Tableau 23- Pourcentage en poids sec de muscle, viscères, coquille par rapport au poids total sec pour les différents sites et l'intervalle de confiance. **p 149**

Tableau 24- Distance de Mahalanobis entre les groupes d'ormeaux issus de différentes sites ($PA=$ Paimpol, $CG=$ Cherbourg, $GL=$ Iles de Glénan, $CH=$ Iles de Chausey)
1/ Pour l'ensemble des individus 2/ Pour les individus supérieurs à 90 mm **p 150**

Tableau 25- Valeurs des constantes ($Y=aX+b$) et du coefficient de corrélation des équations biométriques pour la population d'ormeaux naturels de Chausey et des ormeaux d'élevage. **p 155**

Tableau 26- Proportion de muscle, viscères, et coquille en poids frais et sec par rapport au poids total ainsi que proportion de matières sèches dans les différentes parties de l'ormeau dans la nature. **p 155**

Tableau 27- Proportion de muscle, viscères, et coquille en poids frais et sec par rapport au poids total ainsi que proportion de matières sèches dans les différentes parties de l'ormeau en élevage. **p 159**

Tableau 28- Bilan azoté d'une structure d'élevage en circuit semi-fermé d'ormeaux. Les quantités d'azote sont exprimées en gN par période de trois mois. A_a : apport azoté par les algues, A_d : apport azoté par l'eau de forage, A_t : somme de A_a et A_d , S_t étant la somme de l'azote piégée dans le système (S_b+S_b), R_f , évacuation de l'azote par les fèces, R_d , évacuation de l'azote sous forme d'azote inorganique, R_{mor} évacuation d'ormeaux morts, R_{mes}

Utilisation d'ormeaux pour les mesures biométriques, R_t étant la somme des retrait. Le bilan étant égale à $At - St - R_t$. **p 167**

Liste des photographies

Photo 1- *Haliotis tuberculata* - Face dorsale - A: apex, C: coquille, T: tentacules, Tc: tentacules céphaliques, Te: trous exhalants (Clavier & Richard). **p 15**

Photo 2- *Haliotis tuberculata* - Face ventrale - B: bouche, E: Epipodium, M: muscle, Pp: *Palmaria palmata*, T: tentacules, Tc: tentacules céphaliques. **p 15**

Photo 3- *Haliotis tuberculata* - Animal séparé de sa coquille - A: anus, B: branchies, C: coquille, Co: Coeur, G: Glande génitale et glande digestive, I: intestin, N: nacre, M: section du muscle muscle, Ma: manteau, Sp: spirale viscérale, Te: trous exhalants (Clavier & Richard). **p 18**

Photo 4- *Haliotis tuberculata* - Vue de la tête - C: coquille, M: muscle, Ma: manteau, Y: yeux (Clavier & Richard). **p 18**

Photo 5- Ecloserie du SMEL - B- bac d'élevage larvaire F: Filtres,, R: réserve d'eau de mer thermorégulée, S: système d'aération, T: thermorégulation de la pièce, UV: stérilisateur ultraviolet (Petinay). **p 27**

Photo 6- Bac d'élevage larvaire 3 mois après la fécondation (Petinay). **p 27**

Photo 7- Champ d'algues brune, *Laminaria digitata* - C: crampon, L: lame, S: stipe. **p 44**

Photo 8- Algue rouge, *Palmaria palmata*. F: *Fucus sp.*, Ld: jeune pousse de *Laminaria digitata*, Pp: *P. palmata*. **p 44**

Photo 9- *Haliotis tuberculata* - B: *Balanus sp.*, Om: Ormeau élevé en mer, Ot: Ormeau élevé à terre (Petinay). **p 126**

Photo 10- *Haliotis tuberculata* en élevage à terre sur leur support (Petinay). **p 126**

Photo 11- Structure d'élevage expérimentale - A: arrivée d'eau de recirculation, C: chute d'eau, E: échangeur thermique, G: goulotte, P: panier avec les animaux, R: réserve (Petinay). **p 129**

Study and modelisation of the physico-chemical parameters influencing the growth of the ormer (*Haliotis tuberculata*) reared in a semi-closed system.

Basuyaux O., 1997, 237 pp.

Keywords: Aquaculture, abalone (Mollusca), Invertebrate, Modelisation, algae.

The influence of physico-chemical parameters (temperature, light intensity, photoperiod, salinity, concentration in carbonate, carbon dioxide, ammonia, nitrites, nitrates and zinc) on the growth and feeding rate of the ormer *Haliotis tuberculata* were determined in a land-based rearing system under controlled conditions. Respiration as a function of diet was determined.

The algae fed to the ormers, *Laminaria digitata* and *Palmaria palmata* show important seasonal variations particularly in dry matter, nitrogen and carbon content.

The ormers reached a mean size of 70 mm in 3 years in the semi-closed circuit experimental structures. Physico-chemical characteristics of the rearing water, quantities of ingested seaweed and faeces produced were measured which enabled to establish the nitrogen budget for the rearing structure. The biometry of reared ormers versus that of wild ormers of different biotopes were compared and showed important differences.

A modelisation of this rearing system enabled to estimate the influence of rearing parameters on the growth rate of the ormers and the productivity of a rearing structure. The model was calibrated by following a particular cohort and was applied to determine the ideal rearing conditions: 30% water renewal per day and a mixed diet consisting of *L. digitata* and *P. palmata* in equal proportions. This model reveals the detrimental effect of spawnings on the growth of the ormers and this important point must be improved in the future.

Etude et modélisation des paramètres physico-chimiques sur la croissance de l'ormeau (*Haliotis tuberculata*) en élevage en circuit semi-fermé.

Thèse de l'université de Caen, Basuyaux O., 1997: 237 pp.

Mots clés: Aquaculture, Ormeau (Mollusques), Invertébrés, Modèles mathématiques, Algues marines

L'influence des paramètres physico-chimiques (température, intensité lumineuse, photopériode, salinité, teneurs en carbonate, dioxyde de carbone, ammoniacque, nitrites, nitrates et zinc) sur la croissance et la consommation alimentaire de l'ormeau, *Haliotis tuberculata* a été déterminée en élevage à terre dans des conditions contrôlées. Les consommations d'oxygène en fonction du régime alimentaire pour cette espèce ont été déterminées.

La qualité physico-chimique des algues fournies aux ormeaux, *Laminaria digitata* et *Palmaria palmata* présente des variations saisonnières importantes, en particulier dans la proportion de matière sèche, d'azote et de carbone.

Les ormeaux atteignent en moyenne une taille supérieure à 70 mm en trois ans d'élevage dans des structures expérimentales en circuit semi-fermé. La qualité physicochimique de l'eau d'élevage, les quantités de fèces et les quantités d'algues ingérées sont étudiées, ce qui permet de réaliser le bilan azoté sur la structure d'élevage. Une étude biométrique comparative met en évidence des différences importantes entre les ormeaux d'élevage et ceux issus de différents biotopes.

La modélisation du système d'élevage des ormeaux permet d'appréhender l'influence des paramètres d'élevage sur la productivité d'une structure d'élevage et sur la vitesse de croissance des animaux. Ce modèle a pu être calibré par le suivi d'une cohorte, il est appliqué à la détermination des conditions zootechniques idéales: un renouvellement de 30% d'eau par jour, une alimentation constituée par le mélange *L. digitata* et *P. palmata* (50%). Ce modèle illustre en particulier l'effet négatif des émissions de gamètes sur la croissance, qui constitue l'un des points important à améliorer dans l'avenir.

Laboratoires de recherche:

Syndicat Mixte de l'Équipement du Littoral
Laboratoire de Biologie et Biotechnologies Marines

Membre du Jury: Pr. P. Lecorre, Pr. Y. Le Gal (Rapporteurs)
Pr. P. Nival, Pr. G. Prunus (Examineurs)
Pr. M. Mathieu, O. Richard (Responsables scientifiques)