

MASTER BIODIVERSITÉ, ÉCOLOGIE, ÉVOLUTION  
PARCOURS ÉCOPHYSIOLOGIE ET ÉCOTOXICOLOGIE  
MASTER 2 – 2022-2023

Développement et Optimisation de modèles de Balance Énergétique Dynamique  
de deux bivalves compétiteurs de Polynésie Française

Grégoire Balluais

Encadré par : Cristiàn J Monaco, Chercheur, Département Ressource Biologique  
Environnement

Réalisé au : Centre Ifremer du Pacifique, Vairao, Département Ressources Biologiques et  
Environnement (RBE)

12 janvier 2025



# Table des matières

<b>1</b>	<b>Introduction</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Matériel et méthodes</b>	<b>1</b>
2.1	Mise en place de la phase expérimentale : . . . . .	3
2.2	Mesures des paramètres physico-chimiques : . . . . .	4
2.3	Consommation d'O <sub>2</sub> et taux métabolique (OCR) : . . . . .	4
2.4	Biométrie : . . . . .	5
2.5	Histologie/GSI : . . . . .	5
2.6	Glycogène : . . . . .	5
2.7	Biométrie : . . . . .	6
2.8	Histologie/GSI : . . . . .	6
2.9	Glycogène : . . . . .	6
2.10	Réponse fonctionnelle de nourrissage : . . . . .	6
2.11	Efficience d'assimilation (AE) : . . . . .	7
2.12	Développement du modèle DEB : . . . . .	8
2.13	Estimation des paramètres du modèle : . . . . .	10
<b>3</b>	<b>Résultats :</b>	<b>11</b>
3.1	Physiologie trophique de <i>P. margaritifera</i> et <i>P. maculata</i> : . . . . .	11
3.2	Cycle et traits de vie de <i>P. margaritifera</i> et <i>P. maculata</i> : . . . . .	11
3.3	Physiologie énergétique et cinétique des compartiments de <i>P. margaritifera</i> et <i>P. maculata</i> : . . . . .	13
<b>4</b>	<b>Discussion :</b>	<b>16</b>
<b>5</b>	<b>Conclusion :</b>	<b>18</b>
<b>6</b>	<b>Remerciements :</b>	<b>18</b>
<b>7</b>	<b>Bibliographie :</b>	<b>1</b>
<b>8</b>	<b>Annexes :</b>	<b>3</b>

## Morts clefs

---

**Bivalves, Physiologie, bioénergétique, budget énergétique dynamique, compétition écologique, écologie trophique, ferme perlière, aquaculture, *Pinctada margaritifera*, *Pinctada maculata***

---

## Abstract

---

L'huitre perlière aux lèvres noire (*Pinctada margaritifera*) est une espèce d'intérêt économique primordiale pour la Polynésie française à travers la production et la commercialisation de sa perle. Dues faite de son importance économique, les études des pressions biotiques et abiotiques sont des axes de recherches prioritaires. Dans ce contexte, *Pinctada maculata*, est une des pressions biotiques d'intérêt majeur de par son écologie trophique similaire à celle de *Pinctada margaritifera* et son abondance dans les fermes perlicoles. Cette étude vise donc à comparer la physiologie de ces deux espèces de bivalves à travers le développement d'un modèle bioénergétique individuel : Le modèle de balance énergétique dynamique (DEB). La paramétrisation des modèles est basée sur des données de la littérature et des jeux de données produit en laboratoire durant ce stage primordiale a son développement. Trois paramètres physiologiques ont été déterminés expérimentalement, qui sont :  $[PM]$  qui est le volume spécifique alloué au taux de maintenance somatique,  $Xk$  le coefficient de demi-saturation à l'âge adulte et en laboratoire et  $Kx$  qui est l'efficacité de digestion de la nourriture en réserve. Les traits physiologiques démontrant une différence marquante et pouvant supposer un avantage compétitif pour *P. maculata* dans un contexte de ferme perlicole avec *P. margaritifera* sont de trois natures distinctes, sa physiologie trophique avec un taux de consommation bien plus important quelque soit la concentration en nourriture dans le milieu, son cycle de vie plus court, sa stratégie de reproduction plus avantageuse et sa physiologie énergétique allouant une fraction importante à la reproduction.

---

---

The black-lipped pearl oyster (*Pinctada margaritifera*) is a species of primary economic interest for French Polynesia, through the production and commercialization of its pearls. Given its economic importance, studies of biotic and abiotic pressures are priority areas of research. In this context, *Pinctada maculata*, is one of the biotic pressures of major interest due to its trophic ecology similar to that of *Pinctada margaritifera* and its abundance in pearl farms. This study therefore aims to compare the physiology of these two bivalve species through the development of an individual bioenergetic model : the Dynamic Energy Balance (DEB) model. The parameterisation of the models is based on data from the literature and data sets produced in the laboratory during this internship, essential to its development.. Three physiological parameters were experimentally determined, which are :  $[PM]$  which is the

specific volume allocated to the somatic maintenance rate,  $Xk$  the half-saturation coefficient at adult and in the laboratory and  $Kx$  which is the digestion efficiency of the food in reserve. The physiological traits that show a marked difference and may suggest a competitive advantage for *P. maculata* in a pearl farm context with *P. margaritifera* are of three distinct natures : its trophic physiology with a much higher consumption rate whatever the food concentration in the environment, its shorter life cycle, its more advantageous reproductive strategy and its energetic physiology allocating an important fraction to reproduction.

---

## 1 Introduction

La perliculture est un domaine d'activité économique de premier ordre pour la Polynésie française. L'histoire de la perliculture industrielle en Polynésie remonte aux années 60 avec l'introduction des techniques de greffes japonaise utilisées abondamment sur *Pinctada radiata*. La vulnérabilité de cette économie est historiquement reconnue, notamment avec l'épisode de forte mortalité dans les années 90 liée à l'apparition d'un virus, Ou encore par le phénomène Vatia qui touche l'atoll de Takaroa depuis 2014 (Tahiti Magazines, 2023). Les archipels des Tuamotu et des Gambier représentaient, en 2019, 96% de la production locale de perles et des fermes aquacoles, et la rentabilité quantitatif et qualitatif des perles est tributaire des condition biotique et abiotique tout au long du cycle de vie de l'individu, ce qui peuvent avoir un impact économique majeurs en vue de la charte de la qualité des perles de Tahiti qui est très strict. Grâce à sa reconnaissance internationale, le marché de la perle de Tahiti est un moteur socio-économique non négligeable qui emploie de nombreuses personnes, de la production, la commercialisation jusqu'à la fabrication de produits dérivées. De part son importance économique, *Pinctada margaritifera* est relativement bien documenté dans la bibliographie scientifique et notamment du fait de son ectothermie, les facteurs biotiques et abiotiques impactant sa physiologie sont un axe de recherche important (Le Moullac et al. 2016, Lacoste et al. 2014 et Chàvez-Villalba et al. 2011). Malgré cela, une pression importante reste très peu étudiée. En effet, *in situ*, dans les fermes percoles de Takapoto (Monaco et al. 2022) une espèce est 50 fois plus abondante que l'espèce d'intérêt (Figure 1). Cette espèce, *Pinctada maculata* en dehors de sa forte densité, possède une écologie trophique et une niche écologique très proche

de celle de *Pinctada margaritifera* (Adessi 1999). Cette différence de densité peut être causée par certains traits de vie ou physiologique qui diffèrent entre ces deux espèces.

---

Quelles sont les performances physiologiques de deux bivalves (*Pinctada margaritifera* et *Pinctada maculata*) dans un contexte de compétition écologique?

---

L'outil utilisé pour déterminer et comparer la physiologie de *Pinctada margaritifera* et *Pinctada maculata* est un modèle bioénergétique individuel : Le modèle de balance énergétique dynamique (DEB) développé par Kooijman en 2000 qui a comme caractéristique de pouvoir estimer tous les traits de vie et physiologique d'une espèce. Ce stage vise donc à optimiser le modèle DEB de *Pinctada margaritifera* initialement développé par Nathanaël Sangare en 2019 et de développer celui de *Pinctada maculata* afin de comparer la physiologie de ces deux espèces, notamment à travers les valeurs de paramètres physiologiques utilisés dans la théorie sous-jacente au modèle DEB, c'est à dire répondre à la problématique par une approche de modélisation mais aussi en utilisant les données empiriques recoller durant cette étude. Le projet FITNESS dans le quel s'articule cette étude vise à simuler et comparer la condition relative de ces deux espèces tout au long de leur vie. Permettant le développement d'un outil, non seulement pour décrire leurs réponses physiologiques dans les conditions actuelles, mais aussi dans celle prévu dans les scénarios de changements climatiques.

## 2 Matériel et méthodes

Différentes expérimentations ont été effectuées afin de produire des données permettant le développement des modèles. En effet, une

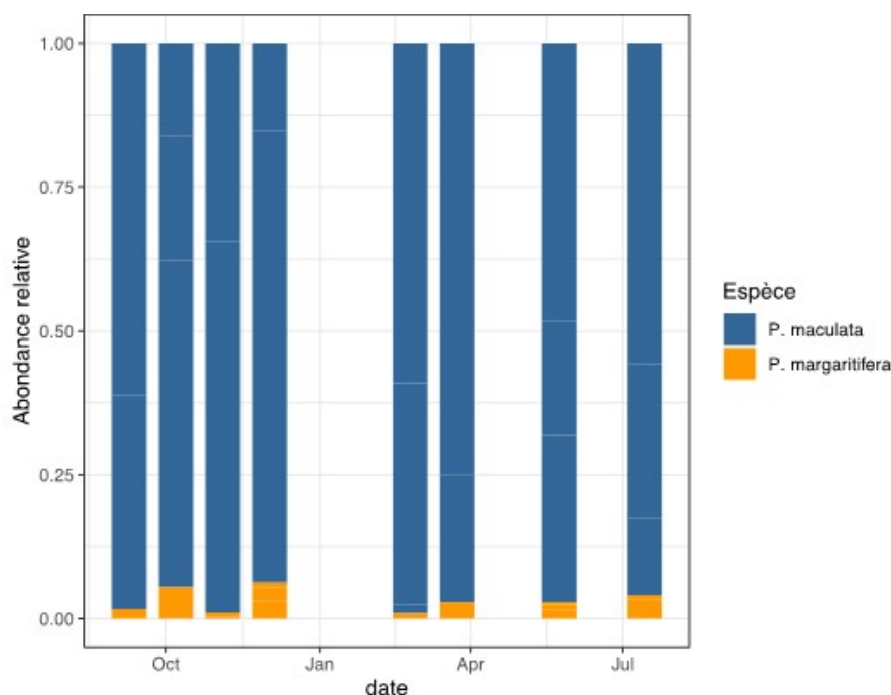


FIGURE 1 – Abondance relative en nombres d'individus de *Pinctada margaritifera* et *Pinctada maculata* dans l'atôl de Takapoto en 2022 (Données du projet FITNESS).

experimentation de famine à été réaliser sur 6 semaines, sur les deux espèces étudié.

### Approvisionnement en individus et acclimatation post-expérimental :

Les individus de *Pinctada maculata* proviennent d'une ferme aquacole de Takapoto qui est un atoll de l'archipel des Tuamotu en Polynésie française (Figure 2). De cette ferme aquacole, 110 individus ont été transportés en avion entre l'aérodrome de Takapoto et l'aéroport de Papeete à Tahiti dans une glacière contenant de la glace. Une fois les individus réceptionnés au Centre Ifremer du pacifique qui se situe sur la presque-île à Vairao, les individus ont été placés dans des bacs d'acclimatation après un pré-tri des individus vivant et mort, les huitres ont été mises dans un bac avec un circuit de renouvellement

de l'eau de mer du lagon de Vairao ainsi qu'un bulleur. Durant la période entre le transport et la fin de l'acclimatation des huitres, un relevé de la mortalité journalière a été effectué afin de retirer du bac les individus morts. Les individus des deux espèces sont considérés comme mort selon plusieurs critères phénotypiques : Premièrement, il faut que le manteau soit accroché à la coquille et que celui-ci soit bien déployé, marqueur de son activité de filtration et donc d'un état physiologique correct. De plus, quand les huitres sont sorties de l'eau, il faut observer un réflexe de fermeture de la coquille, marqueur là aussi de vitalité. Les individus de *Pinctada margaritifera* sont quant à eux originaire de l'écloserie du centre Ifremer et sont issus d'une reproduction de deux géniteurs mâles et une génitrice femelle. Le choix de ces individus a été fait après une mortalité trop importante d'individus originaire de la même

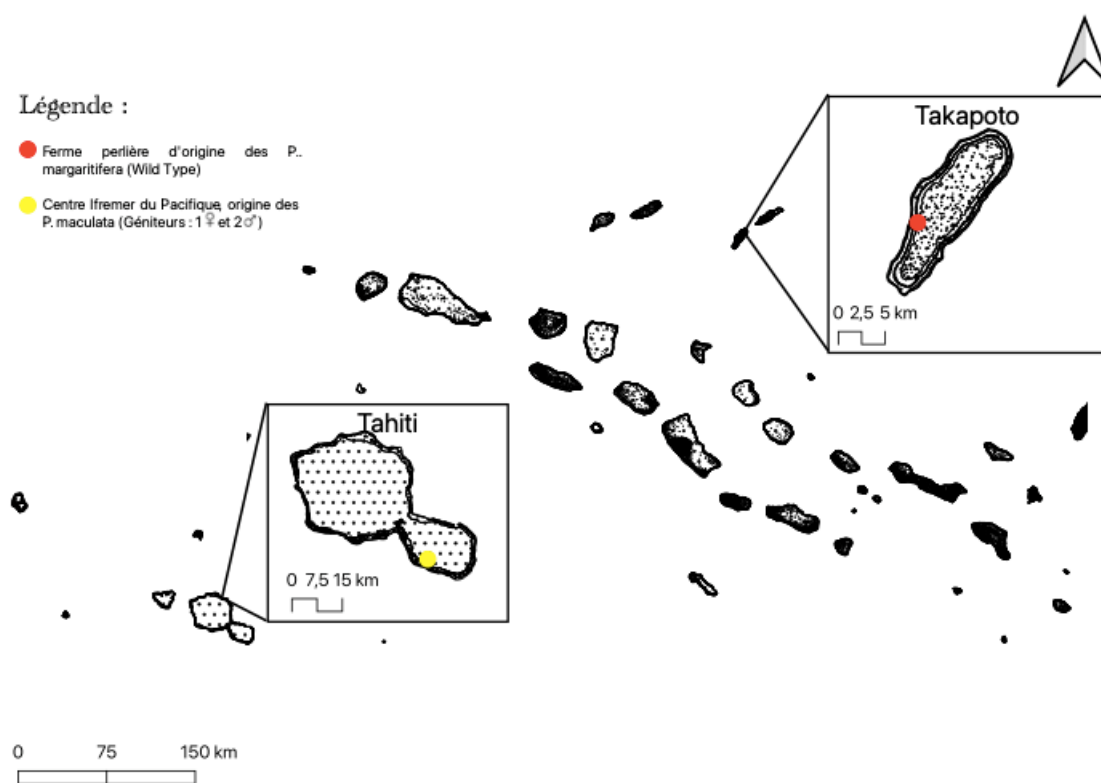


FIGURE 2 – Origine des individus de *P. maculata* et *P. margaritifera* pour les expérimentations.

ferme que les individus de *Pinctada maculata*, plus de 50 % de mortalité la première semaine. Les individus que chaque espèce ont été sélectionner avec une variabilité de taille la plus petite possible, afin de pouvoir comparer les individus d'une même population. Les individus de *P. margaritifera*, ont une taille moyenne de  $45.9(+/-6.9)$  mm et les individus de *P. maculata*  $38.1(+/-4.4)$  mm. Les bacs sont nettoyés tous les jours, étant des individus inféodés au milieu lagunaire ce sont des organismes avec un taux de filtration très importante, ce qui produit au sein des bacs une grande quantité de déchets organique et minérale.

## 2.1 Mise en place de la phase expérimentale :

La mise en place des conditions expérimentales ainsi que la préparation des appareils et des protocoles de mesures a été effectué pendant la phase d'acclimatation. Le plan expérimental contient 4 bacs permettant d'accueillir les deux espèces de bivalves étudiés ainsi que de les différencier en fonction de l'alimentation que les deux groupes vont avoir à leur disposition : - La première condition correspond à la condition contrôle, où les individus sont exposés à une eau provenant du lagon de Vairao grâce à une pompe et supplémenté en algues produite sur le site de l'Ifremer (100L/Jours et par bac de



mix *ISO T* composé de *T-Isochrysis galbana* et *Chaetoceros gracilis*). En effet, des tests préalables de concentration en Chlorophylle *a* dans l'eau prélevée dans le lagon ont montré des taux très faible (entre 0.22 et 0.2 µg de Chlr. *a*/L pour l'eau du lagon brut), ce qui ne permettait pas avec un petit volume, un débit limité et une densité d'individus si importante, une alimentation *ad libitum* pour ces organismes au taux de filtration très important ( - La seconde condition qui correspond à la condition de stress de jeun est alimenté par de l'eau du lagon filtré (filtration double à 25 et 10 µm) permettant une ségrégation de la matière organique et notamment du iso-phytoplancton qui est l'alimentation principale de *P. margaritifera* et *P. maculata*.

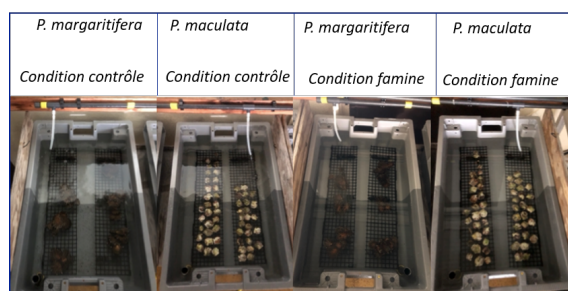


FIGURE 3 – Dessin expérimental de jeun sur *Pinctada margaritifera* et *Pinctada maculata*

Les individus de *P. margaritifera* sont exposés du 10 mars au 10 juin alors que les individus de *P. maculata* provenant de Takapoto sont quant à eux exposés du 28 mars au 21 juin. Ce qui correspond à huit semaines d'exposition par conditions pour chaque espèce. Tous les 2 semaines, pendant la phase d'exposition, 5 individus par conditions sont sacrifiés ( $n = 20$  toutes les deux semaines) afin d'effectuer des mesures qui sont présentées ci-dessous ( $n$  total = 140), ce pas de temps est évolutif et a été plus restreint pendant la phase de shift

métabolique où les réserves des individus ont été totalement épuisés.

## 2.2 Mesures des paramètres physico-chimiques :

Des mesures physico-chimiques ont été effectuées tous les jours grâce à des sondes (pH, température, conductimétrie et saturation en oxygène), la consommation des huitres et l'abondance en particules organiques est aussi mesurée au multisizer ainsi que des mesures tous les 3 jours de chlorophylle *a* grâce à un Trilogy®, Turner Design TD 700 ainsi qu'au compte rendu de mesure de l'Ifremer (Lo Yat et al. 2023). Cela permettant un suivi des bonnes conditions environnementales durant l'expérimentation, et de s'assurer l'indépendance des mesures physiologiques aux variations environnementales. De plus, un nettoyage journalier des bacs et un relever de la mortalité est effectué (Cf. Annexe 1).

## 2.3 Consommation d'O<sub>2</sub> et taux métabolique (OCR) :

De nouvelles chambres de mesures ont dû être conçues spécifiquement pour la respirométrie de ces deux bivalves d'un volume de 1.225 L. En effet, le système existant ne permettait pas d'accueillir des organismes de la taille des individus de *P. margaritifera* et provoquerait un environnement anoxique dans les chambres, le même système est utilisé pour *P. maculata*.

Le système est composé de six chambres de mesures closes, immergé dans un bac rempli d'eau de mer et oxygéné pendant 45 min grâce à un bulleur. Chaque chambre contient un individu ainsi qu'un agitateur magnétique et la sonde de mesure Opto-F1 UniAmp UNISENSE. Les individus sont mis dans les bacs de sevrage alimentaire 24 h avant les mesures afin d'avoir des mesures indépendantes



et de normaliser les mesures entre les conditions. Un suivi du taux de consommation en oxygène individuel est donc effectué. Les mesures d'oxygène commencent quand les valves des bivalves sont ouvertes, marqueur d'une respiration normale, il a été déterminé expérimentalement en amont que le temps d'ouverture maximum des individus est d'environ 10 min, un temps de 15 min est donc choisi. Les mesures sont effectuées pendant 2 min, 4 fois, permettant une représentation temporelle de la consommation individuelle en oxygène. Les données sont recueillies sur le logiciel *Rate* puis convertie en taux de respiration grâce à la relation suivante :

$$OCR = \frac{((SM - SC) * V)}{L^3} \quad (1)$$

Avec SM qui est la pente correspondante au taux de consommation en oxygène ( $\mu\text{g d'}$

$O^2$

/h/L), SC la variation en oxygène dans la chambre contrôle,  $V$  est les volumes de la chambre après soustraction du volume de l'individu mesuré et  $L^3$  correspond au volume structural utilisé ici pour normaliser les mesures

## 2.4 Biométrie :

Les individus utilisés pour la respirométrie sont ensuite sacrifiés afin de mesurer certains paramètres morphologiques et de conditions. Après ouverture de la coquille et section au plus près de cette dernière, la masse viscérale, le muscle adducteur et le manteau sont séparés distinctement. Le poids humide et sec des individus est relevé ainsi que la taille de la coquille grâce à un pied de mesure (+/-1mm).

## 2.5 Histologie/GSI :

Après sacrifice des individus, Les masses viscérales de chaque individu sont sectionnées

et placés dans du formol salin pendant 48 h afin de fixer les tissus. Après fixation, les échantillons sont conservés dans de l'éthanol à 70° au minimum 48 h avant la réalisation des coupes longitudinales mettant en évidence les gonades. Les coupes longitudinales sont ensuite passées au scan (Epson Perfection V850 Pro) permettant une analyse numérique. Les images produites sont ensuite analysées sous *Photoshop* et *ImageJ* afin de déterminer les indices gonado-somatique numériques (nGSI) de chaque individu, qui correspond au rapport entre le poids sec totale de la masse viscérale et le poids sec de gonade de l'individu. Des indices de conditions (IC) ont aussi été déterminés durant toute la cinétique de l'expérimentation en utilisant la formule suivante (Devenport et Chen, 1987) :

$$IC = \frac{Poidschaîresèche(g)}{Poidstotal(g)} * 100 \quad (2)$$

Le poids de chair sèche est obtenu par déshydratation des tissus à 60°C pendant 45 h, puis mesure du poids des tissus avec une balance de précision. Le poids total est obtenu en pesant l'individu entier à la balance de précision.

## 2.6 Glycogène :

Les réserves biochimiques des individus ont été aussi suivies dans le temps et entre les conditions, à travers la mesure de la concentration en glycogène dans les tissus. Après dissection des organes des individus sacrifiés, le muscle adducteur est sectionné afin de récupérer 100 mg de tissus qui sont conservés à -190 °C jusqu'à la fin de l'expérimentation afin d'extraire et doser le glycogène musculaire. Les échantillons (n=125) sont ensuite broyés grâce à des billes d'acier inoxydable de 3 mm dans une solution de TCA à 15 pourcents (acide trichloroacétique) permettant l'extraction du glycogène. Le surnageant produit est ensuite précipité grâce à de l'éthanol absolu. Enfin, le

surnageant contenant le glycogène musculaire est mis en contact avec 100 µL d'anthrone-acide sulfurique avec un choc thermique (92 °C) permettant la production d'une réaction colorimétrique mesurée au spectrophotomètre Safire TECAN en triplicat à 630 nm ( $\Delta$ (

Le poids de chaire sèche est obtenu par deshydratation des tissus à 60°C pendant 45 h, puis mesure du poids des tissus avec une balance de précision. Le poids total est obtenu en pesant l'individu entier à la balance de précision.

## 2.7 Biométrie :

Les individus utilisés pour la respirométrie sont ensuite sacrifiés afin de mesurer certains paramètres morphologiques et de conditions. Après ouverture de la coquille et section au plus près de cette dernière, la masse viscérale, le muscle adducteur et le manteau sont séparés distinctement. Le poids humide et sec des individus est relevé ainsi que la taille de la coquille grâce à un pied de mesure (+/-1mm).

## 2.8 Histologie/GSI :

Après sacrifice des individus, Les masses viscérales de chaque individu sont sectionnées et placées dans du formol salin pendant 48 h afin de fixer les tissus. Après fixation, les échantillons sont conservés dans de l'éthanol à 70° au minimum 48 h avant la réalisation des coupes longitudinales mettant en évidence les gonades. Les coupes longitudinales sont ensuite passées au scan (Epson Perfection V850 Pro) permettant une analyse numérique. Les images produites sont ensuite analysées sous *Photoshop* et *ImageJ* afin de déterminer les indices gonado-somatique numériques (nGSI) de chaque individu, qui correspond au rapport entre le poids sec totale de la masse viscérale et le poids sec de gonade de l'individu. Des indices de conditions (IC) ont aussi été déterminés durant toute la cinétique de l'expérimentation en utilisant la formule suivante (Devenport et Chen, 1987) :

$$IC = \frac{Poids\ chaire\ sèche(g)}{Poids\ total(g)} * 100 \quad (3)$$

## 2.9 Glycogène :

Les réserves biochimiques des individus ont été aussi suivies dans le temps et entre les conditions, à travers la mesure de la concentration en glycogène dans les tissus. Après dissection des organes des individus sacrifiés, le muscle adducteur est sectionné afin de récupérer 100 mg de tissus qui sont conservés à -190 °C jusqu'à la fin de l'expérimentation afin d'extraire et doser le glycogène musculaire. Les échantillons (n=125) sont ensuite broyés grâce à des billes d'acier inoxydable de 3 mm dans une solution de TCA à 15 pourcents (acide trichloroacétique) permettant l'extraction du glycogène. Le surnageant produit est ensuite précipité grâce à de l'éthanol absolu. Enfin, le surnageant contenant le glycogène musculaire est mis en contact avec 100 µL d'anthrone-acide sulfurique avec un choc thermique (92 °C) permettant la production d'une réaction colorimétrique mesurée au spectrophotomètre Safire TECAN en triplicat à 630 nm ( $\Delta DO$ ). La relation suivante permet de déterminer la concentration

$$= \frac{((\Delta DOE - \Delta DOB) - b/pente) * d}{m/30} \quad (4)$$

Avec d, le facteur de dilution, m la masse de glycogène dosé.

## 2.10 Réponse fonctionnelle de nourrissage :

La réponse fonctionnelle de nourrissage ou "Feeding functional response" est une mesure

physiologique basée sur la théorie de "functional response" de Holling (Holling 1959). Cette théorie écologique met en évidence le taux de capture d'un consommateur en fonction de la densité en nourriture, cette réponse peut être de trois types et celle qui correspond aux bivalves étudiés est la réponse de type II. Cette réponse de type II est caractérisée par un taux de capture décroissant en fonction de la densité en nourriture jusqu'à un plateau. Ici, en se basant sur le fait que ces deux espèces ont une écologie trophique similaire, sur les résultats théoriques de Nathanaël (Sangare et al. 2019) et sur les premiers résultats effectués, la gamme suivante de concentration en microalgues a été choisie :

P. margaritifera	P. maculata
0	0
0.0005	0.002
0.001	0.004
0.002	0.006
0.004	0.008
0.008	0.012
0.012	0.016

TABLE 1 – Gamme de concentration en chlorophylle *a* (mg/ml) pour les mesures de la réponse fonctionnelle à la nourriture des deux bivalves étudiés

Le schéma expérimental reprend la structure de celle effectuée pour la mesure du taux de consommation en oxygène avec un système de chambres individuelles supplémenté d'un bulleur dans chaque chambre (n par concentration = 5). Les mesures sont effectuées en prélevant à T0, T45 et T90 pour *P. margaritifera* et à T0, T12 et T24 pour *P. maculata*, 1 ml d'eau dans les chambres ont été prélevés afin de calculer la concentration en chlorophylle *a* à chaque pas de temps (3 réplica techniques) grâce au module in vivo du Trilogy®, Turner Design TD 700. Le taux de consommation ou taux de cap-

ture est déterminé expérimentalement ( $R_{exp}$ ) grâce à la relation suivante :

$$f(R_{exp}) = \left( \frac{[Ti] - [Tf]}{dT} \right) * 60 * V/Dw \quad (5)$$

Avec  $[Ti]$  concentration en Chlorophylle *a* initial,  $[Tf]$  la concentration finale et  $dT$  le temps entre les deux mesures. La modélisation fonctionnelle de type II est estimée pour chaque espèce grâce aux données expérimentales produites ainsi qu'à l'équation (6) basé sur le postulat de Holling :

$$f(R) = R \left( \frac{max * N0}{Xk + N0} \right) \quad (6)$$

Avec  $Max$  le taux de consommation maximum en Chlorophylle *a* ( $mg/g.jour^{-1}$ ),  $Xk$  le coefficient de demi-saturation du système ( $mg/ml$ ),  $R$  le taux de consommation ( $mg/g.jour^{-1}$ ) et  $N0$  correspond à la concentration alimentaire dans le milieu ( $mg/ml$ ). La détermination des paramètres  $max$  et  $Xk$  a été effectuée grâce à la méthode des moindres carrés non-linéaire.

## 2.11 Efficience d'assimilation (AE) :

L'efficience d'assimilation est basée sur la relation entre le pourcentage de matière organique entre la source d'alimentation et les fèces d'une espèce donnée et permet donc de déterminer la fraction de matière organique qui est assimilée et intégrée aux réserves et par conséquent utilisé par son métabolisme. La formule suivante permet de la déterminer (Conover, 1966) :

$$AE = \frac{(\%OM_{palg} - \%OM_{biodepot})}{(1 - \%OM_{biodepot})(\%OM_{palg})} \quad (7)$$

Pour ce faire, les biodépôts présent dans le fond des bacs contrôle de *Pinctada maculata* et *P. margaritifera* sont récupérés par siphonage et filtré grâce à une pompe EYELA et un filtre Citiva Whatman Glass microfiber d'un diamètre de 47 mm, où 0.5 L de solution d'eau

de mer sont passées par le filtre, l'opération est effectuée 5 fois par condition (%OMbiodepot) et la même opération est effectuée avec une solution de *T ISO* produite à l'Ifremer du pacifique (%OMualg, n=5), après filtration les échantillons sont rincés au formiate d'ammonium isotonique. Une fois cette étape effectuée, une phase de tri à la loupe binoculaire permet de retirer les corps étrangers ainsi que les pseudofèces avant le passage des filtres à 60°C pendant 48h permettant de rendre les échantillons anhydres. Le poids anhydre est relevé grâce à une balance de précision avant de passer les échantillons au four à 450°C permettant d'avoir le poids minéral de l'échantillon, le rapport entre ces deux mesures donne le pourcentage de matière organique présent sur le filtre.

## 2.12 Développement du modèle DEB :

Le développement du modèle, c'est effectué sur MatLab avec l'aide des toolbok DEBtool et AmPtool disponible sur le site ad-my-pet ([https://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add\\_my\\_pet/](https://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add_my_pet/)) dédié au développement du modèle de Balance Énergétique Dynamique (DEB) :

Le développement du modèle de balance énergétique dynamique de *Pinctada maculata*, c'est effectué en prenant comme exemple le script du même modèle développé pour *P. margaritifera* initialement crée par Nathanael Sangare en 2019. Les paramètres propres à *P. maculata* ont été déterminés grâce à la bibliographie à son sujet ainsi qu'aux expérimentations misent en place pendant ce stage. La description du modèle DEB qui suit reprend les symboles et annotation de cette théorie (Kooijman, 2009), le symbole  $[]$  correspond aux quantités exprimées par unité de volume structural, et le symbole

exprimé en unité de surface du volume structural. La manière dont l'énergie est allouée sur la base des hypothèses de la théorie DEB est représenté par la Figure 4. La théorie DEB, est basé sur sur différents postulats et équations qui permettent d'expliquer la physiologie individuelle d'une espèce. Le taux d'ingestion (J.cm-2.d-1) est estimé grâce à la relation suivante :

$$P_X = P_X m f V^{2/3} \quad (8)$$

Ici,  $P_X m$  est le taux d'ingestion maximum par unités de surface (J.cm-2.d-1). La fonction sans dimension  $f$  permet la calibration du taux d'ingestion en relation avec la densité en nourriture ( $X$ ) et basé sur le postulat de la réponse fonctionnel de type II de Holling.  $X_K$  est le coefficient de demi-saturation déterminée ici expérimentalement. Le taux d'assimilation correspond à  $P_A$  (J.d-1).

$$P_A = P_A m f V^{2/3} \quad (9)$$

Ici,  $P_A m$  est le taux d'assimilation maximum par unité de surface (J.cm-2.d-1). Le rapport  $(P_A m)/(P_X m)$  détermine l'efficacité de conversion de la nourriture ingérée en énergie assimilée ( $K_x$  dans la terminologie DEB). La cinétique énergétique des réserves (J.d-1) est la suivante :

$$\frac{dE}{dt} = P_A - P_C \quad (10)$$

Avec  $P_C$  (J.d-1) qui est taux d'utilisation de l'énergie utilisé par les tissus. Le taux de maintenance  $P_M$  est quant à lui proportionnel au volume structural  $V$ , ce qui donne la relation suivante  $P_M = [P_M]V$ , avec  $[P_M]$ , le taux de maintenance par unité de volume (J.cm-3.d-1). La cinétique énergétique du volume structural  $V$  (cm<sup>3</sup>) est la suivante :

$$\frac{dV}{dt} = \frac{kP_C - P_M}{[E_G]} \quad (11)$$

Avec  $[E_G]$  qui est le coût de la croissance structurelle par unité de volume (J.cm-3). Le taux

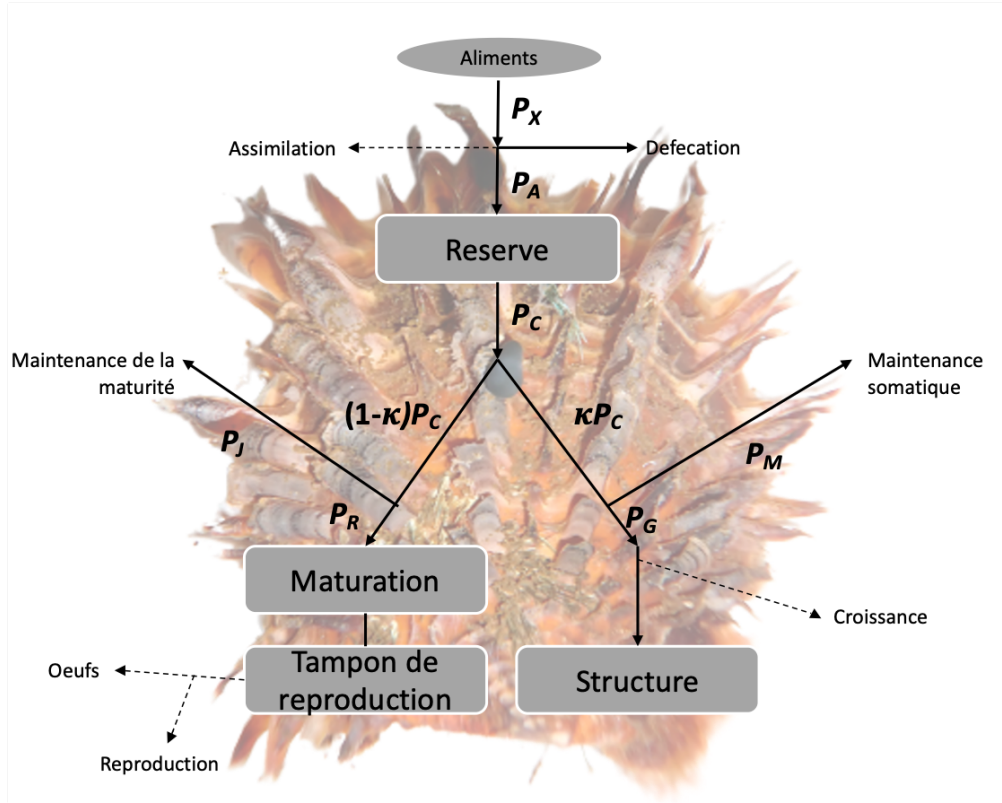


FIGURE 4 – Représentation schématique du budget énergétique dynamique (DEB) de *Pinctada margaritifera* et *Pinctada maculata*. Les flux énergétiques (flèches remplies) et les variables d'état (boîtes grises) et les "overheads" sont représentés par les flèches en pointillés

d'utilisation de l'énergie est représenté dans le modèle DEB par la relation suivante :

$$P_C = \frac{[E]}{[E_G] + k[E]} \left( \frac{[E_G] P_A m V^{2/3}}{[E_m]} + [P_M] V \right) \quad (12)$$

Ici,  $[E]$ , représente la densité énergétique ( $= E/V$ ), et  $[E_m]$  correspond au maximum de densité énergétique du compartiment de réserve. La fraction restante d'énergie utilisée qui correspond à  $1-k$  est quant à elle, alloué à la maintenance de la maturité de l'embryon au juvénile, ainsi que de la reproduction à l'âge adulte. La dynamique énergétique allouée au

tampon de reproduction  $E_R(J.d - 1)$  est :

$$\frac{dE_R}{dt} = (1 - k) P_C - \frac{1 - k}{k} \cdot \min(V_P, V) \cdot [P_M] \quad (13)$$

Avec  $V_P$  qui est la taille maximum du volume structurel quand le « shift » énergétique du développement de la maturité à la production des gamètes apparaît. Dans le cadre du genre *Pinctada*, des phénomènes de frai sont observés et intégrés dans le développement du modèle. En considérant que le compartiment reproducteur se vide totalement quand ce phénomène intervient. Dans le cas où les réserves sont insuffisantes pour supporter le taux de maintenance, ce coût énergétique peut être amorcé par la lyse tissulaire des tissus go-

nadiques représentée par le tampon de reproduction. Dans ce cas, la cinétique du tampon de reproduction est la suivante :

$$\frac{dE_R}{dt} = kP_C - P_M \quad (14)$$

si

$$kP_C - P_M < 0 \quad (15)$$

Il est possible, en condition de famine prolongée, que la valeur de tampon de reproduction devienne négative. Ce qui n'est pas physiologiquement correct, et démonte une des limites du modèle (Rosland et al., 2009). Tous les traits physiologiques estimés par le modèle dépendent de la température corporelle qui est proche de la température de l'eau pour les espèces ectothermes comme ceux étudié ici et la relation entre température du modèle et les individus sont donnés par la fonction d'Arrhenius (Kooijman, 2009), cette valeur est un des paramètres estimés par les modèles. De plus, un des fondements du modèle, est que les huitres croient isomorphologiquement suivant la relation du coefficient de forme :

$$\delta_V = \frac{V^{1/3}}{Lw} \quad (16)$$

Cette relation, permet donc d'estimer la croissance d'un individu tous au long de sa vie. Cependant, la croissance larvaire, qui correspond au stade entre la naissance et la fixation de l'individu est considéré par les modèles comme exponentiel. Trois paramètres des modèles DEB développé, sont déterminés expérimentalement (Cf. les paragraphes précédents) qui sont  $X_K$ ,  $[P_M]$  et  $K_X$ . À concentration en algues nulle,  $F_r = C_r X C_f$  équivaut à  $F_r = C_r$  car  $X = 0$ , avec  $F_r$  le taux de filtration (J.d-1),  $C_r$  le taux d'épuration (L.d-1) et  $C_f$  qui est un facteur de conversion (J.µg-1.Chl a). En utilisant la relation précédant, l'équation (6) et en considérant que  $XX_K$  on peut déterminer le coefficient de demi-saturation :

$$X_K = \frac{P_X m}{C_r} V^{2/3} C_f^{-1} \quad (17)$$

En utilisant le postulat de van der Veer et al. (2006) qui stipule que la respiration reflète la maintenance du métabolisme pendant une période de famine. L'OCR a été utilisé pour déterminer  $[P_M](J.cm - 3.d - 1)$  grâce à la relation suivante :

$$[P_M] = k\eta OCR V^{-1} \quad (18)$$

Ici,  $\eta$  représente la fraction de réserve allouée à la croissance somatique, est un facteur de conversion de l'oxygène en équivalent énergétique (14.3 J.mg-1, Gnaiger and Forstner, 1983) et  $V$  est le volume structural. Étant donné que ce paramètre est dépendant du volume structural, la normalisation d'OCR déterminer expérimentalement est réaliser grâce à la longueur de la coquille au cube. Dans la nomenclature DEB,  $P_I$  qui est l'énergie du taux d'ingestion (J.d-1) est proportionnel à  $J_X Am$  et suit la relation suivante :

$$P_I = J_X Am f V^{2/3} \quad (19)$$

De plus, la relation  $J_X Am / P_A m$  est donnée par l'efficacité d'assimilation (AE), déterminé expérimentalement.

### 2.13 Estimation des paramètres du modèle :

La paramétrisation des modèles, c'est donc effectué grâce à des univariate data et zero-variate data propre à la physiologie de ces deux espèces présente dans la bibliographie scientifique ainsi que les données produites durant cette étude permettant de déterminer empiriquement certains paramètres correspondant à des traits physiologiques de *P. maculata* et *P. margaritifera*. Pour ce faire, l'optimisation de la fonction de perte des paramètres du modèle a été effectuée à l'aide de la méthode des simplexes de Nelder-Mead (Marques et al. 2018). Cette optimisation a permis d'obtenir des valeurs de paramètres propre à chaque espèce validée par la valeur de RME obtenu.

### 3 Résultats :

Les modèles développés ici, permettent donc d'estimer les traits physiologiques intrinsèques à chaque espèce, ainsi que leur traits de vie du stade planctonique, la fixation larvaire, la reproduction... Ces différents aspects vont être discutés ici, en prenant en considération la problématique posée, organisée en trois parties correspondant aux grandes idées abordées durant ce stage.

#### 3.1 Physiologie trophique de *P. margaritifera* et *P. maculata* :

C'est deux espèces de bivalves qui ont une physiologie trophique considérée similaire du fait de leur niche écologique très proche ainsi que les études effectuées précédemment (Addessi, 1999) qui appuient cette hypothèse. La figure 5 montre les résultats de la réponse fonctionnelle de Holling de *Pinctada maculata* et *Pinctada margaritifera* déterminés durant ce stage. Les courbes de réponse fonctionnelle des deux espèces sont différentes comme présenté dans la figure 5, ce qui découle du taux de consommation en chlorophylle *a* plus important pour *P. maculata* pour chaque concentration choisie. En effet, le taux de consommation maximal de *P. maculata* est de  $5.02 \text{ mg/g/jour}$  pour  $0.82 \text{ mg/g/jour}$  pour *P. margaritifera*. Ce qui démontre une saturation du système alimentaire beaucoup moins sensible pour *P. maculata*. De plus, cette tendance est observable pour chaque concentration, pour celles que l'on retrouve en moyenne dans les lagons polynésiens ( $0.2 \text{ g/L}$ ) le taux de consommation est de  $0.41 \text{ mg/g/jour}$  pour *P. margaritifera* contre  $2.65 \text{ mg/g/jour}$  pour *P. maculata*. Pour ce qui est de la cinétique relative globale du système expliquée par le modèle, il est relativement similaire comme le démontre les valeurs de demi-saturation qui sont de  $1.56 \times 10^{-5} \text{ mg/g/jour}$  pour *P. maculata*

contre  $1.63 \times 10^{-5} \text{ mg/g/jour}$  pour *P. margaritifera*. Ces données sont aussi intégrées dans la modélisation DEB et est donc considéré dans la détermination des traits physiologiques globaux de ces deux espèces de bivalves étudiées.

L'efficacité d'assimilation qui a été aussi déterminée et représentée graphiquement dans la figure 6. C'est un bon *proxy* générale de la physiologie trophique d'une espèce et notamment de sa capacité d'assimilation et de métabolisation d'une source de nourriture. Ces données sont complémentaires de l'analyse de réponse fonctionnelle de Holling de type II, par une approche métabolique permettant de déterminer la bioassimilation d'un aliment données. Ici, l'alimentation testée est la même que pour la phase expérimentale de jeun, c'est-à-dire du Mix *IsoT*.

Les valeurs d'efficacité d'assimilation mesurées pour ces deux bivalves sont relativement identiques ( $p\text{-value} = 0.84$ , *Wilcoxon test*). En effet les valeurs sont de 68 % pour *P. maculata* contre 72 % pour *P. margaritifera*, même si graphiquement une assimilation plus efficace semble se dégager pour *Pinctada margaritifera* pour une alimentation *IsoT*.

#### 3.2 Cycle et traits de vie de *P. margaritifera* et *P. maculata* :

Le cycle de vie d'une espèce est un indicateur important des stratégies écologiques sélectionnées permettant sa compétitivité dans un milieu donné. De plus, c'est un levier important augmentant la densité d'une population. La figure 7, schématise les estimations du cycle de vie de *P. margaritifera* et *P. maculata*, en adéquation avec les études précédentes (Addessi 1999 et Chesson 2008), le développement larvaire de ces deux espèces est relativement identique ce qui est une limite dans leurs déterminations dans ces stades précoces tant morphologique que de croissance. Après la fin



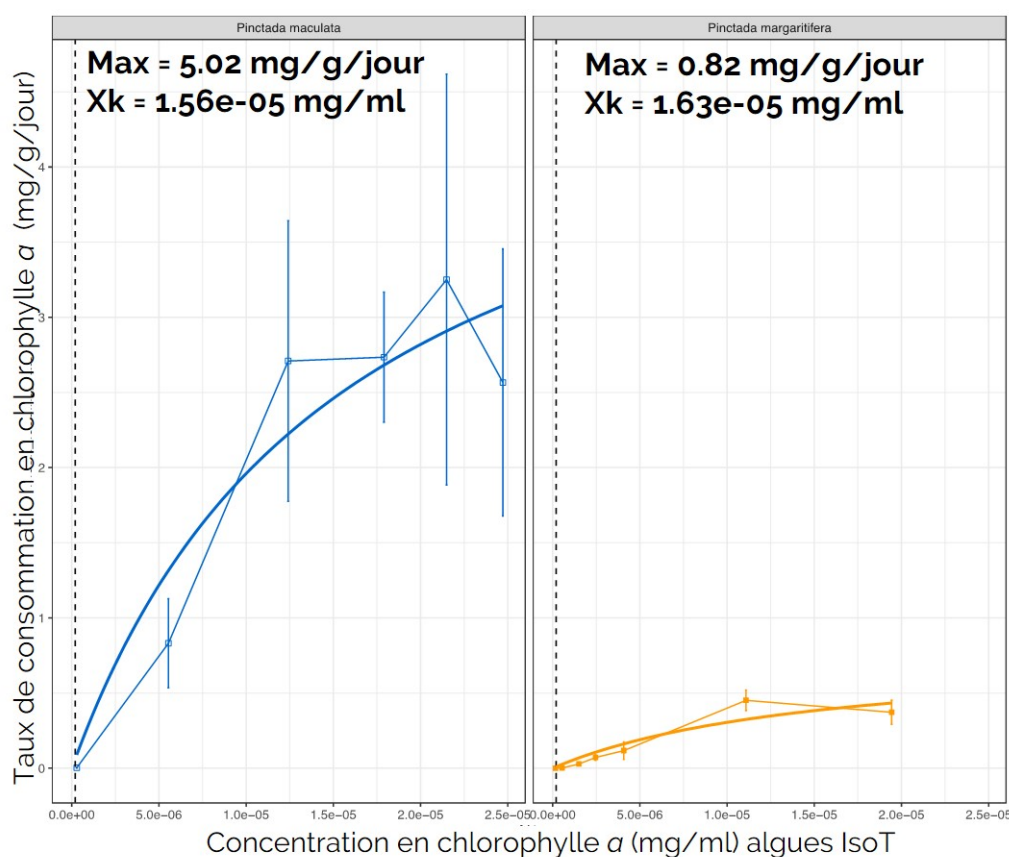


FIGURE 5 – Response fonctionnelle à un type d'alimentation (IsoT) de type II de Holling pour *P. margaritifera* et *P. maculata*.

de l'accélération métabolique, qui correspond à la fixation larvaire et au début de la phase sessile de l'individu. Une différence de temporalité de deux grandes étapes du cycle de vie est observée. En effet, la maturité sexuelle de *Pinctada maculata* est estimée plus tardivement que pour *Pinctada margaritifera*. À contrario, *P. maculata* semble avoir un cycle de vie global plus court que pour *P. margaritifera*. Dans le spectre des stratégies de reproductions, allant de la stratégie k (cycle de vie plus long et reproduction sexuelle rare et tardive) à la stratégie r (Production de gamètes et mortalité importante), ces deux espèces semblent avoir des stratégies relativement différentes en vue de

la valeur des paramètres  $ap$  et  $am$  des modèles développer

Les valeurs d'Indice gonado-somatique numériques présentées ici sont relativement basses contrairement aux autres études effectuées *in situ* dans le lagon de Takapoto (Cf. projet FIT-NESS). Cet effet est probablement dû à l'âge des individus de cette étude qui sont plus jeunes que ceux présents *in situ* et donc de maturité sexuelle moins avancée. Il est remarquable que malgré une maturité sexuelle plus précoce pour *P. margaritifera*, il est ici observé une différence significative ( $p$ -value = 0.005, Wilcoxon test) en faveur de *P. maculata*, ce qui appuie l'hypothèse d'une stratégie de reproduc-

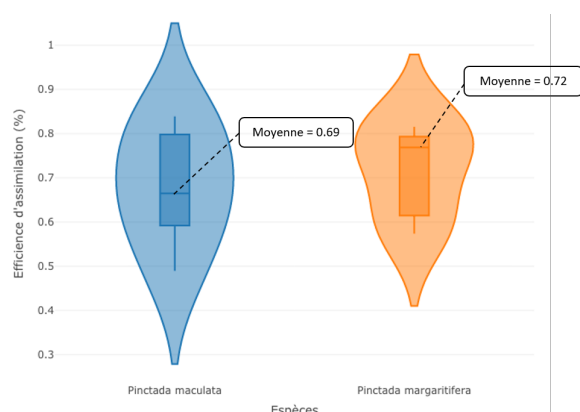


FIGURE 6 – Efficience d'assimilation (IsoT) de *Pinctada margaritifera* et *Pinctada maculata*

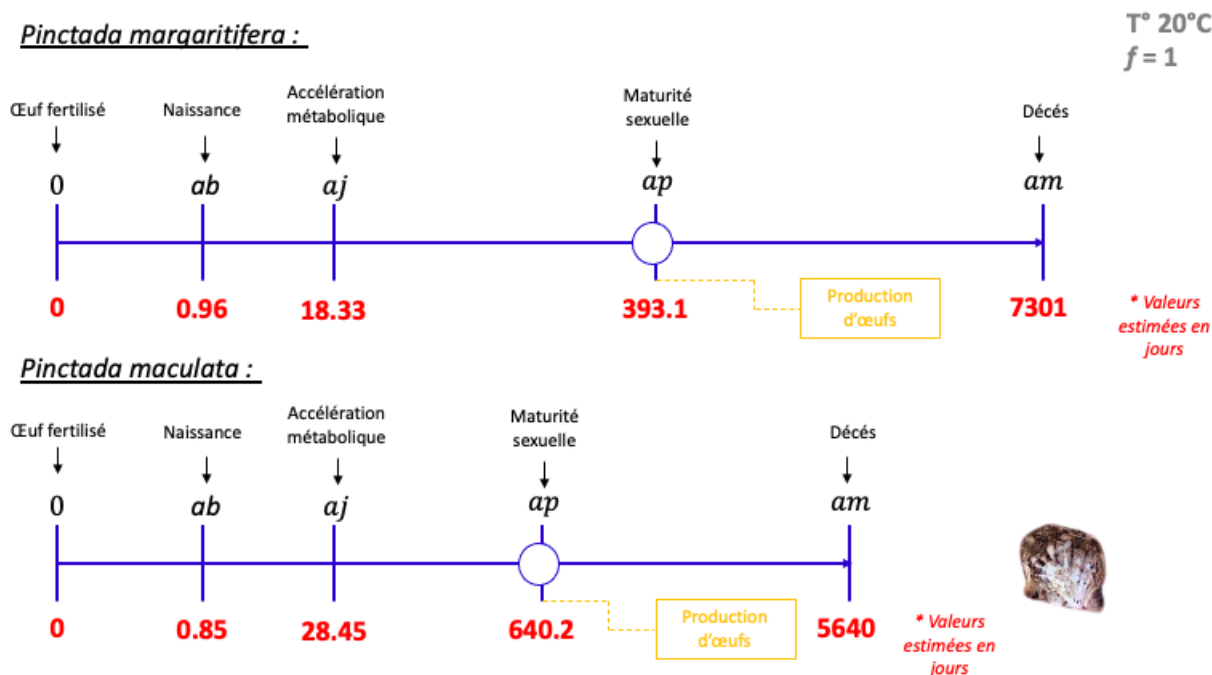
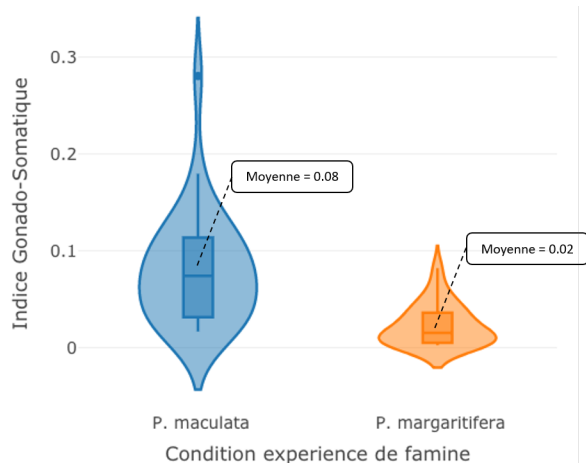
tion plus performante pour cette dernière. Ces données permettent d'appuyer l'hypothèse poser plus haut d'une stratégie de reproduction différentes entre ces deux espèces de bivalves, possédant une anatomie et une écologie pourtant très similaire.

### 3.3 Physiologie énergétique et cinétique des compartiments de *P. margaritifera* et *P. maculata* :

La détermination du paramètre  $[PM]$ , a été possible grâce au postulat qui découle de la Figure 10, le volume spécifique alloué à la maintenance somatique, peut être déterminé seulement quand le compartiment de réserve est totalement épuisé, comme démontré dans cette figure, un événement de jeun prolongé permet de ce rapproché de cet épuisement théorique permettant de quantifier le compartiment de structure qui est directement liée à la maintenance somatique. Le *proxi* permettant sa détermination est le taux de consommation en oxygène qui a été mesurer tous au long de cette expérience de jeun prolongé.

Dans le cadre de la détermination du pa-

ramètre  $[PM]$ , des bioindicateurs de l'état de jeun des individus ont été sélectionner permettant de déterminer par *proxi* ce "shift" métabolique. La Figure 9 montre les deux biomarqueurs sélectionner permettant de déterminer les individus en famine ( $n = 5$  pour les deux espèces) la valeur de threshold a été déterminer comme le quantile de chaque biomarqueurs et les individus en dessous de cette valeurs sont considéré comme ayant épuiser leur compartiment de réserve. A noter que le biomarqueur glycogène, qui correspond à la concentration en glycogène dans les tissus du muscle adducteur ( $\mu\text{g/g}$  de tissus) mesurer ne dégagent aucune tendance permettant de déterminer les individus en famine ou non. En effet, on peut voir dans la figure 11, qu'il n'y a pas de différence significatif entre les groupes de concentration en glycogène musculaire, il est donc probable que ce compartiment énergétique qui est le glycogène musculaire n'est pas impacté par la privation alimentaire chez ces deux espèces et ne consiste donc pas un moyen de stocker de l'énergie. Ceci est corrélé avec son environnement qui subit que très peu de variation saisonnière d'apport et d'abondance alimentaire, il est donc probable que ces espèces n'ont pas développer de stratégie marquer permettant la survie en période de jeun. De plus, il a été observer durant la phase expérimentale, des mortalités importante d'individus très rapidement dans les bacs de conditions famine. Ce qui peut être expliquer par des réserves très peu développer chez ces bivalves ce qui rend délicat la détermination du paramètre  $[PM]$ . Il a cependant été déterminer deux biomarqueur si sensible permettant sa détermination. Pour chaque biomarqueur sélectionner une valeurs de seuil a donc été choisie : Pour l'Indice gonado-somatique numérique (*P. maculata* = 0.025 et *P. margaritifera* = 0.009) ainsi que pour l'indice de condition (*P. maculata* = 0.002 et *P. margaritifera* = 0.001). Permettant

FIGURE 7 – Cycle de vie de *P. margaritifera* et *P. maculata* estimé par modélisation DEB.FIGURE 8 – Indices gonado-somatiques de *Pinctada margaritifera* et *Pinctada maculata* en conditions contrôlée et *ad libitum*.

de calculer la consommation moyenne de ces individus considéré en famine entrant dans le calcul du paramètre  $[PM]$ .

Les valeurs de paramètres qui se dégagent du tableau 2 sont issues des modèles de balances énergétiques dynamique de *Pinctada margaritifera* et *Pinctada maculata* et correspondent à des traits physiologiques d'intérêt permettant la compréhension globale de ces deux espèces. La modélisation DEB est un moyen indirect permettant de comprendre les mécanismes physiologiques découlant des observations. Ici, un des paramètres importants pour comprendre la physiologie énergétique et les échanges de flux propre à chaque espèce est le paramètre kappa, qui stipule qu'une fraction kappa des réserves est mobilisée pour la croissance et la maintenance sommatique et l'autre fraction (1-kappa) est quant à elle mobilisée pour la reproduction et la maintenance de la maturité sexuelle. Ici, en comparant le kappa de *P. margaritifera* et *P. maculata*, il est flagrant que l'énergie assimilée n'a pas été répartie de la même manière pour les deux espèces. En ef-

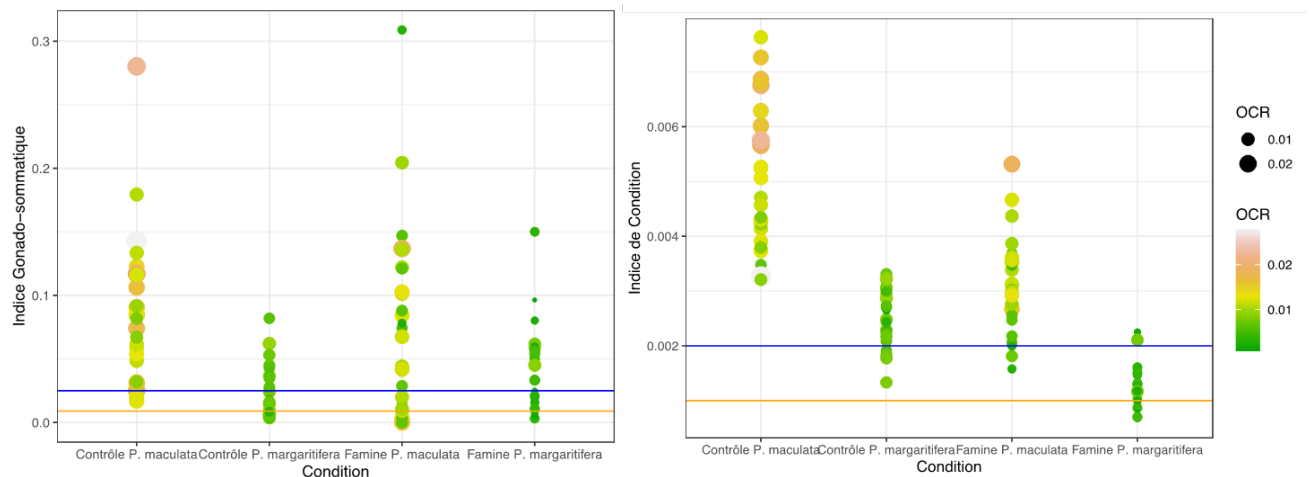


FIGURE 9 – Mesures par conditions et espèces des biomarqueurs considéré comme indicateur d'un état de famine chez *P. margaritifera* et *P. maculata*.

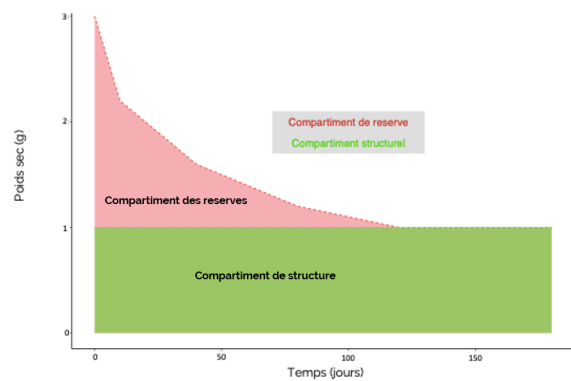


FIGURE 10 – Représentation théorique de la cinétique énergétique des compartiments chez des bivalves en condition de jeun prolongé.

fet, la valeur de kappa est deux fois plus grande pour *P. margaritifera* ce qui induit une proportion plus importante de son énergie globale allouée à la croissance et la maintenance somatique contrairement à *P. maculata* où la maintenance de la maturité sexuelle et la reproduction domine ses besoins énergétiques. A noter que la notion de réserve dans la modélisation DEB ne signifie pas "énergie stocker et utilisable" mais rentre en compte directement dans

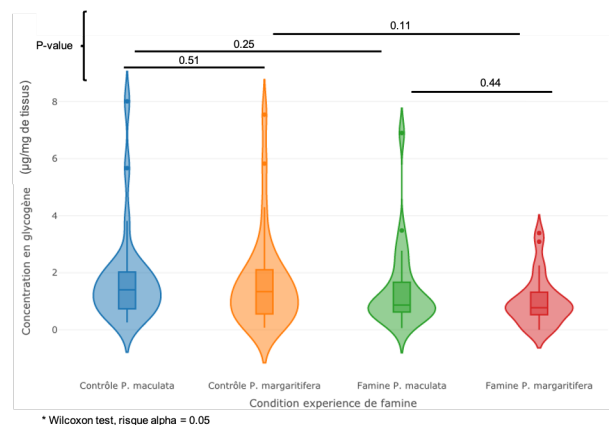


FIGURE 11 – Concentration en glycogène musculaire des différents groupes de l'expérimentation de jeun prolongé.

les activités métaboliques. Ces observations sont corrélées avec un autre paramètre d'intérêt qui est le paramètre  $[PM]$ , qui correspond au volume spécifique alloué à la maintenance somatique. Moins d'énergie est donc attribuée à la maintenance somatique pour *P. maculata* ( $1.802 \text{ J/cm}^3$  contre  $3.674 \text{ J/cm}^3$ ). Ce qui suppose un métabolisme basal chez *Pinctada margaritifera* plus consommateur d'énergie. A

TABLE 2 – Paramètres du modèle DEB pour *Pinctada maculata* et *Pinctada margaritifera*. Le symbole, la valeur et la source de chaque paramètre est donné ci-dessous.

Description	Symboles	Valeur	Valeur	Unités
Température d'Arrhenius	$T_A$	7009	5486	$K$
Facteur de zoom	$z$	0.3265	0.4342	-
Taux de recherche max spécifique à la surface	$F_M$	97.95	87.23	$l/d.cm^2$
Fraction d'énergie de nutrition métabolisée en réserve <sup>a</sup>	$\kappa_X$	0.69	0.7208	-
Fraction d'énergie de nutrition fixée en fèces	$\kappa_P$	1.205e-11	0.009354	-
Conductance énergétique	$v$	0.007207	0.009777	$cm/d$
Fraction de réserve mobilisé pour le soma	$\kappa$	0.399	0.8134	-
Fraction de l'énergie de reproduction fixée dans les œufs	$\kappa_R$	0.95	0.95	-
Volume spécifique alloué à la maintenance somatique <sup>a</sup>	$P_M$	1.862	3.674	$J/cm^3$
Taux de maintenance de la maturité sexuelle	$k_j$	0.00661	0.0004723	$1/d$
Volume spécifique de cout pour la structure	$E_G$	2291	2056	$J/cm^3$
Niveau de maturité à la naissance	$E_{Hb}$	2.335e-05	1.197e-05	$J$
Niveau de maturité à la fixation larvaire	$E_{Hj}$	0.02456	0.01295	$J$
Niveau de maturité à la puberté	$E_{Hp}$	877.9	1271	$J$
Accélération du vieillissement de Weibull	$h_a$	1.574e-10	1.085e-10	$1/d^2$
Coefficient de stress de Gompertz	$s_G$	0.0002883	0.0001509	-

\* <sup>a</sup>, valeur déterminé expérimentalement durant ce stage.

*contrario*, et en adéquation avec les observation précédentes, le taux de maintenance de la maturité sexuelle est plus important pour *P. maculata* (0.00661 contre 0.00047 1/d) appuyant un différence d'allocation énergétique de ces deux espèces s'observant dans leurs stratégie écologiques respectivement.

Un effet densité-dépendance est attendu pour ces espèces de bivalves, et pourais être un levier d'action dans la densité observer *in situ* de *P. macula*

## 4 Discussion :

La Physiologie de ces deux espèces que sont *Pinctada margaritifera* et *Pinctada maculata*, diffère selon certains point que nous avons discuter précédement expliquant la différence de densité observer dans le lagon de l'atôll de Takapoto. En effet malgré une niche écologique relativement similaire il à été posé comme hy-

pothèse que certains très physiologiques chez *P. maculata* permettrait d'expliquer ces observations. Au niveau de leurs physiologies trophiques, il est remarquable d'observer un effort et une capacité à filtrée la nourriture (dans notre cas de l'IsoT) beaucoup plus important pour *P. maculata* en comparaison à *P. margaritifera* malgré une cinétique relative de réponse fonctionnelle similaire. Cette différence de physiologie alimentaire est un levier très important dans la compétition trophique qui est très oppressante dans les écosystèmes oligotrophes comme les lagons polynésiens. Il faut aussi noté que ces observations et mesures sont effectuée pour un type de nouriture et ne son donc pas totalement représentatif du comportement trophique de ces deux espèces *in situ*, mais en vue de la grande différence observer, il est très probable que la tendance soit la même dans les fermes perlicoles. De plus, dans le lagon de Takapoto, la biomasse phytoplanc-

tonnique la plus abondante est attribué au pico-phytoplancton (0.2 à 2  $\mu\text{m}$ ), ce qui est considéré comme une alimentation trop petite pour être cosommer efficacement par les huîtres perlières (Pouvreau et al. 1999).

Une des stratégies sélectionnée régulièrement par le vivant pour augmenté leur compétitivité écologique (fitness) est l'adaptation du cycle de vie et de reproduction pour un milieu donnée. Ici, il est flagrant de voir une ségrégation des différent stade de vie entre ces deux espèces pourtant phylogénétiquement très proche. En effet la fenetre de maturité sexuelle pour *P. maculata* est plus courte que celle de *P. margaritifera*, mais en vue des mesures d'indices gonado-somatique numérique de ces deux espèces *P. maculata* semble avoir des gonades plus remplies que *P. margaritifera*, qui pourrais être le marqueur de ponte plus importante et plus régulières (cité), de plus il est remarquable, en regardant les valeurs des paramètres des modèles développer qu'une faction plus importante de l'énergie assimilé est distribué pour la reproduction et la maintenance somatique chez *P. maculata* que chez *P. margaritifera*. Posant l'hypothèse d'une stratégie de reproduction avantageuse pour *P. maculata* dans le contexte écologique des fermes perlicoles. De plus, son cycle de vie plus court permet un renouvellement des population plus rapidement ce qui est un facteur pouvant augmenté la densité d'individus.

Enfin, un aspect intéressant à discuter ici est leur physiologie énergétique. En effet, l'énergie accumuler par les deux espèces n'es pas utiliser dans les même proportions dans les différents processus métabolique et physiologique. Notamment dans la maintenance somatique qui correspond à l'énergie basale de l'organisme qui est plus important pour *P. margaritifera* que pour *P. maculata* ce qui peut supposer plus d'energie alloué dans d'autres processus pour *P. maculata* rentrant en compte dans sa compétitivité écologique comme notamment

une reproduction plus performante et une capacité alimentaire plus importante.

Il faut noté que ces observations à l'échelle physiologique et individuelle ne permettent probablement que d'expliquer une partie de la compétitivité écologique de *Pinctada maculata* et que d'autres phénomène rentre surement en jeux. Pour appuyer les resultats obtenu en laboratoire dans cette etudes, les données de croissances mesurer à Takapoto sur *Pinctada margaritifera* et *Pinctada maculata* dans le projet FITNESS démontre que la croissance de *P. maculata*, est systématiquement suppe-rieur en faisant varier bathymétrie et saisonnalité. De plus les obervations des collectuers *in situ* dans cette même étude demontre que, *P. maculata* au dela de son abondante biomasse présente dans les fermes perlicoles, posede un sexe ration dominer par les individus femelle contrairement à *P. margaritifera* (Andréfouët et al., 2016, Thomas et al., 2016) qui est un avantage écologique pouvant être un moteurs du fitness élever de cette espèce, des population plus importantes à l'origine permettrais aussi d'expliquer ces resultats. Il est probable, au regard des resultats sur la réponse fonctionnelle de ces deux espèces, que la similitude de régime alimentaire et de cinétique absolu de la réponse augmente l'intensité de la compétition entre deux espèces à la niche écologique très proche (Chesson, 2008). Enfin, il serait interessant de regarder au niveaux larvaire si un des stade juvénile critique, comme le développement dans la colonne d'eau ou bien la fixation larvaire joue un rôle. En etant une phase très sensible chez les bivalves marins, cette étape est probablement la phase avec le plus de mortalité et un avantage physiologique, comportementale ou bien métabolique pourrais expliquer l'abondance individuelle 50 fois plus important pour *Pinctada maculata* contre *Pinctada margaritifera* observé dans les fermes perlicoles de Takapoto.

## 5 Conclusion :

Dans les fermes perlicoles, il est probable que l'abondante présence de *Pinctada maculata* est un impact négatif sur l'économie de la perle de Tahiti. En effet, cette espèce a la physiologie et l'écologie très proche de *Pinctada margaritifera* instore une pression de compétition non négligeable et impact directement la physiologie et la production de la perle. Il a été discuté ici, des traits physiologiques qui pourraient expliquer la présence de *P. maculata* dans les fermes perlicoles avec comme références, les fermes perlicoles de Takapoto. Le trait marquant le plus de différence est au niveau de leurs physiologies trophiques, où un taux de consommation en micro algues plus important caractérise *P. maculata*. De plus au niveau du cycle de vie et de reproduction de ces deux espèces, il semble la encore plus avantageux pour *P. maculata* avec un cycle de vie court et un système reproducteur plus adapté pour leur écosystème propre, démontrée par un IGSn plus important. Enfin, l'allocation énergétique entre ces deux espèces est elle aussi différente avec une proportion d'énergie plus importante allouée à la reproduction pour *P. maculata*, démontrant l'importance énergétique et physiologique de la reproduction et de la maintenance de la maturité chez cette espèce. C'est différents avantages physiologique permettent d'interpréter les observation *in situ*, où *P. maculata* est 50 plus abondante que *P. margaritifera* et permet donc de comprendre les interactions de compétitions, que ce soit pour une source de nourriture, un substrat, un habitat... Il est cependant important de regarder ces résultats comme seulement une pièce du puzzle permettant de répondre à cette problématique et que d'autres aspect de leur écologie respectivement rentre en jeu dans les mécanismes observer. Le stade pélagique qui correspond à la vie larvaire de ces deux espèces de *Pinctada*, est un goulot d'étranglement des

populations présente et est donc très important à prendre en compte dans la compréhension de la dynamique et des interactions entre ces deux espèces (cite), au delà des aspects physiologiques abordé dans ce document. Il est aussi intéressant d'intégrer l'échelle populationnelle dans l'étude de leurs interactions. En effet, le modèle présenté ici est un modèle physiologique individuelle, intégrer ces résultats dans des modèles à des échelles plus grande, comme le modèle DEB-IMB estimant la dynamique de population en adéquation avec la théorie DEB permettrait d'en apprendre d'avantage sur la fitness de ces deux espèces. De plus, mettre en place des mesures sanitaire et de régulation de population de *P. maculata* à la suite des études à son sujet, permettrait d'augmenter le rendement qualitativement mais aussi quantitativement des fermes perlicoles de Polynésie française mais aussi des autres fermes pellicules de *Pinctada margaritifera*.

## 6 Remerciements :

Je tiens à remercier le centre Ifremer du Pacifique qui m'a accueilli pour ce stage ainsi que le Dr Cristian Monaco, qui sans eux cette étude n'aurait pas été possible. Je remercie aussi le service aquacole du centre qui m'a aidé à mettre en place le dessin expérimentale et plus particulièrement Manaarri Sham Koua ainsi que la ferme perlicole de Takapoto pour leur volonté de nous approvisionner en animaux dans les meilleures conditions possibles. Pour finir je remercie chercheurs, techniciens et acteurs du centre Ifremer du Pacifique, de la Directive des ressources marines et de l'Université de Polynésie Française pour les nombreux échanges très intéressants sur de nombreux sujets



## 7 Bibliographie :

1. Laurentin, A. & Edwards, C. A. A microtiter modification of the anthrone-sulfuric acid colorimetric assay for glucose-based carbohydrates. *Anal Biochem* 315, 143–145 (2003).
2. Add my Pet portal. [https://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add\\_my\\_pet/](https://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add_my_pet/) (2023).
3. Conover, R. J. Assimilation of Organic Matter by Zooplankton1. *Limnology and Oceanography* 11, 338–345 (1966).
4. Monaco, C. J. & McQuaid, C. D. Climate warming reduces the reproductive advantage of a globally invasive intertidal mussel. *Biol Invasions* 21, 2503–2516 (2019).
5. Thomas, Y., Belliard, C., Garen, P., Gueguen, Y. & Montagnani, C. Development of in situ hybridisation using 16S rRNA gene to monitor black-lip pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, larvae in plankton samples. *Aquat. Living Resour.* 24, 27–34 (2011).
6. Salvat, B. Dominant benthic mollusks in closed atolls, French Polynesia. *Galaxea, Journal of Coral Reef Studies* 11, 197–206 (2009).
7. Kooijman, B. *Dynamic Energy Budget Theory for Metabolic Organisation*. (Cambridge University Press, 2009). doi :10.1017/CBO9780511805400.
8. Ecologie larvaire de l’huître perlière. Identification des larves et méthodologie d’échantillonnage.
9. Ecologie larvaire de l’huître perlière. Identification des larves et méthodologie d’échantillonnage.
10. Thielley, M. Etude cytologique de la gamétogenèse, de la sex-ratio et du cycle de reproduction chez l’huître perlière *Pinctada margaritifera* (L) var. *cumingii* (Jameson), (mollusques, bivalves). Comparaison avec le cycle de *Pinctada maculata* (Gould).
11. Zeng, Z., Ni, J. & Ke, C. Expression of glycogen synthase (GYS) and glycogen synthase kinase 3 (GSK3) of the Fujian oyster, *Crassostrea angulata*, in relation to glycogen content in gonad development. *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol* 166, 203–214 (2013).
12. Bolam, B. A., Rollwagen-Bollens, G. & Bollens, S. M. Feeding rates and prey selection of the invasive Asian clam, *Corbicula fluminea*, on microplankton in the Columbia River, USA. *Hydrobiologia* 833, 107–123 (2019).
13. Le Moullac, G. et al. Feeding the pearl oyster *Pinctada margaritifera* during reproductive conditioning. *Aquaculture Research* 44, 404–411 (2013).
14. Le Moullac, G., Tiapari, J., Teissier, H., Martinez, E. & Cochard, J.-C. Growth and gonad development of the tropical black-lip pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (L.), in the Gambier archipelago (French Polynesia). *Aquacult Int* 20, 305–315 (2012).
15. Impact de la perliculture sur la capacité trophique du lagon d’un atoll polynésien.
16. Impact of environmental variability on *Pinctada margaritifera* life-history traits : A full life cycle deb modeling approach - ScienceDirect. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304380020300788> (2023).
17. Lo Yat, A., Lemaitre, T. & Trophime, T. Intercalibration instrumentale en fluorimétrie - compte-rendu de mesures. (2023).
18. ADDESSI, L. Les principaux bivalves de l’atoll de Takapoto (Polynésie française) sont-ils des compétiteurs trophiques de l’huître perlière ? - Approche écophysiologique-. (1999).
19. Adjerdoud, M. Long-term changes of epibenthic macrofauna communities in a closed lagoon (Taiaro Atoll, French Polynesia) : 1972–1994. *Hydrobiologia* 356, 11–19 (1997).

20. Lo-Yat, A. et al. Mismatch between the ecological processes driving early life-stage dynamics of bivalves at two contrasting French Polynesian lagoons. *Mar Pollut Bull* 183, 114099 (2022).

21. morphometric study on morphological plasticity of shell form in crevice-dwelling Pterioida (Bivalvia) — *Biological Journal of the Linnean Society* — Oxford Academic. <https://academic.oup.com/biolinnean/article/79/2/285/2639763> (2023).

22. (PDF) Patterns of settlement, survival and growth of oysters across the Great Barrier Reef.

[https://www.researchgate.net/publication/250214552\\_Patterns\\_of\\_settlement\\_survival\\_and\\_growth\\_of\\_oysters\\_across\\_the\\_Great\\_Barrier\\_Reef](https://www.researchgate.net/publication/250214552_Patterns_of_settlement_survival_and_growth_of_oysters_across_the_Great_Barrier_Reef)

23. (PDF) Trophic web and carrying capacity in a pearl oyster farming lagoon (Takapoto, French Polynesia).

[https://www.researchgate.net/publication/251631557\\_Trophic\\_web\\_and\\_carrying\\_capacity\\_in\\_a\\_pearl\\_oyster\\_farming\\_lagoon\\_Takapoto\\_French\\_Polynesia](https://www.researchgate.net/publication/251631557_Trophic_web_and_carrying_capacity_in_a_pearl_oyster_farming_lagoon_Takapoto_French_Polynesia)

24. [PDF] Etude cytologique de la gamétogenèse, de la sex-ratio et du cycle de reproduction chez l'huître perlière *Pinctada margaritifera* (L) var. *cumingii* (Jameson), (mollusques, bivalves). Comparaison avec le cycle de *Pinctada maculata* (Gould) — *Semantic Scholar*. <https://www.semanticscholar.org/paper/Etude-cytologique-de-la-gam%C3%A9togen%C3%A8se-et-du-cycle-de-reproduction-ch%C3%A9z-l%E2%80%99hu%C3%ACtre-perli%C3%A8re-Pinctada-margaritifera-Jameson/11893d57ebbc92d9541fd5bb8aa112f4701b83db> (2023).

25. Le Moullac, G. et al. *Pinctada margaritifera* responses to temperature and pH : Acclimation capabilities and physiological limits. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 182, 261–269 (2016).

26. Reference Summary - Poutiers, J.M., 1998.

<https://www.sealifebase.ca/references/FBRefSummary.php?ID=348> (2023).

27. H. Karasov, W. & Martinez del Rio, C. Section IV : The ecology of postabsorptive nutrient processing - Chapter Seven - Postabsorptive Processing of Nutriments - Feast and Famine : The biochemistry of Natural Fasting and Starvation. in *Physiological Ecology - How Animals Process Energy, Nutrients, and Toxins* (Princeton, 2007).

28. Shotgun proteomics reveals physiological response to ocean acidification in *Crassostrea gigas* — *BMC Genomics* — Full Text.

<https://bmcbgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/1471-2164-15-951> (2023).

29. Berthelin, C., Kellner, K. & Mathieu, M. Storage metabolism in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in relation to summer mortalities and reproductive cycle (west coast of France). *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol* 125, 359–369 (2000).

30. Rollwagen-Bollens, G. et al. Temperature-dependent functional response of the invasive Asian clam, *Corbicula fluminea*, feeding on natural phytoplankton. *Inland Waters* 11, 250–256 (2021).

31. Holling, C. S. The Components of Predation as Revealed by a Study of Small-Mammal Predation of the European Pine Sawfly. *THE CANADIAN ENTOMOLOGIST* (1959).

32. Paugam, A., D'Ollone, C., Cochard, J.-C., Garen, P. & Pennec, M. L. THE LIMITS OF MORPHOMETRIC FEATURES FOR THE IDENTIFICATION OF BLACK-LIP.

33. The living marine resources of the Western Central Pacific. Volume 1. Seaweeds, corals, bivalves and gastropods.

## 8 Annexes :

file : `:///Users/user1/Desktop/cour`