

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**ANALYSES DES SOURCES TROPHIQUES DE LA PRAIRE
VENUS VERRUCOSA (L., 1758) ET CONSÉQUENCES SUR
LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE L'ARCHIPEL
DES ILES CHAUSEY (NORMANDIE, FRANCE)**

Mémoire présenté dans le cadre du
programme de maîtrise en Océanographie
en vue de l'obtention du grade de maître ès Sciences

PAR
© VÉRONIQUE PEREZ

Août 2013

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

Composition du jury :

Philippe Archambault, président du jury

Université du Québec à Rimouski

Frédéric Olivier, directeur de recherche

Muséum National d'Histoire Naturelle

Réjean Tremblay, codirecteur de recherche

Université du Québec à Rimouski

Tarik Meziane, codirecteur de recherche

Muséum National d'Histoire Naturelle

Madeleine Nadeau, examinatrice externe

Université du Québec à Rimouski

Dépôt initial le 7 janvier 2013

Dépôt final le 3 août 2013

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je tiens à remercier Philippe Archambault et Madeleine Nadeau d'avoir accepté de prendre part à l'évaluation de ce mémoire.

Tout d'abord, je tiens à remercier mes trois directeurs de recherche qui ont toujours su travailler ensemble pour faire avancer les choses, et pour leur compréhension lors de mes passages outre-Atlantique ! Merci à Frédéric pour m'avoir fait découvrir Chausey, son incroyable disponibilité, même lors des échéances serrées et pour son engagement à toutes les étapes de cette maîtrise. Merci à Réjean pour m'avoir donné tous les outils nécessaires pour réussir ainsi que la chance d'aller à Physiomar. Merci à Tarik pour m'avoir toujours accueillie dans son labo et ainsi m'avoir donné la chance d'être partie intégrante d'une équipe extraordinaire, pour sa grande compréhension et pour les savoureux dictons du jour! Merci à Urs Neumeier pour le matériel, les conseils et sa disponibilité.

À Chausey, un immense merci aux gardes du littoral Marie-France Bernard, Yann Turgis et Éric Oulhen, pour la grande inventivité et détermination à mettre en œuvre le projet sur le terrain, et leur facilité à coordonner les manips avant et sur le terrain. Merci à M. Delacour pour son impressionnante manœuvre du chalutier à travers les cailloux de Chausey pour débusquer des praires. Merci à toute l'équipe du Symel et à tous ceux qui m'ont aidée sur le terrain.

À Paris, merci à toute l'équipe du labo Boréa. Merci à Claire Passarelli pour les bons conseils, encouragements et les moments thé pour discuter tricot, administration... et de tout et de rien autour d'un bon bout de chocolat ! Merci à Jean-Michel Mortillaro pour tous les conseils et sans qui je n'aurais ni tableau de lipides, ni matériel de terrain, pour toutes

les réponses aux questions plus ou moins pertinentes (incessantes !) en plus de m'avoir supportée pendant que je squattais le hamac ! Merci à Cédric Hubas pour m'avoir maintes et maintes fois secourue des bugs de logiciels et grandement aidée pour mes figures, je te lègue ma place de chef café ! Merci à Adélaïde Aschenbroich et Nathalie Molnar pour m'avoir fait découvrir Paris et ses apéros (merci à Anis !) ainsi que tous les bons moments passés dans le hamac !! Merci à Dominique Lamy ainsi que les stagiaires de passage dans le labo, Julie, Audrey, Marie... Merci aussi à Laurent Godet pour les cartes de Chausey et sa rapidité à me les transmettre, ainsi qu'à Claire Lazareth de l'IRD pour avoir accepté que j'utilise ses figures de formation de la coquille.

À Brest, merci à Julien Thébault pour l'accueil dans son labo et pour avoir fait en sorte que tout se passe bien et efficacement, j'espère qu'on aura l'occasion de retravailler ensemble. Merci à Éric Dabas pour son expertise et son aide pour les coupes de coquilles ainsi que son aide extraordinaire dans le traitement des photos. Merci aussi à toute l'équipe du LEMAR de m'avoir accueillie.

À Dinard, merci à Jérôme Fournier pour l'accueil et la facilité à organiser les manips.

À Rimouski, merci à toute la gang de l'Ismer pour les conseils, le fun, les 5 à 7 (7 à 5!?).

Merci aux pouliches, qui ont toujours été là, pour le soutien dans les moments de crises, de stress, même à distance, mais surtout pour tous les bons moments et sans qui cette maîtrise n'aurait jamais été la même!

Merci à ma famille, qui m'a toujours soutenue et encouragée à foncer dans ce que j'aimais.

Merci à mon amoureux, pour qui je n'ai jamais regretté de changer de paysages...

AVANT-PROPOS

Ce projet de maîtrise a été réalisé à l'Université du Québec à Rimouski – Institut des Sciences de la Mer de Rimouski en collaboration avec le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (l'UMR 7208 BOREA, Unité mixte MNHN/CRNS/P6/IRD), dans le cadre du programme Européen MAIA (*Marine protected Areas In the Atlantic arc*), rassemblement international de partenaires européens (France, Espagne, Portugal, Royaume-Uni) visant à la désignation et à la gestion d'aires marines protégées (AMP). L'UMR 7208 BOREA et le laboratoire LEMAR, de l'Université de Bretagne Occidentale – Institut Universitaire Européen de la Mer, ont collaboré aux analyses sclérochronologiques. Merci aux partenaires pour les financements qui ont rendu possible ce projet:

- l'Agence de l'Eau Seine/Normandie
- L'agence des aires marines protégées
- Conservatoire du Littoral
- Syndicat Mixte des espaces littoraux de la Manche

Je remercie le Fonds Québécois de Recherche sur la Nature et les Technologies pour une bourse qui m'a permis d'effectuer un stage à Paris, ainsi que le réseau d'aquaculture du Québec pour ma participation au colloque scientifique international Physiomar 2012. Les résultats de ces travaux ont ainsi été présentés sous forme d'affiche, de conférences, d'article scientifique et de rapports, mentionnant les partenaires de l'étude.

Affiche

Gaillard B., Perez V., Olivier F., Tremblay R., Meziane T., Neumeier U., Thébault J., Chauvaud L., 2012, Populations dynamics of *Venus verrucosa* (L.) in the Chausey Archipelago. Physiomar, Saint-Jacques de Compostelle, 4-8 septembre.

Conférence

Perez V., Meziane T., Tremblay R., Thébault J., Chauvaud L., Olivier F., 2012, Trophic resources of *Venus verrucosa* (L.) in the Chausey Archipelago. Physiomar, Saint-Jacques de Compostelle, 4-8 septembre.

Autres rapports

Perez V., Meziane T., Olivier F., Tremblay R., 2011, MAIA – Vers une gestion concertée des bivalves exploités, cas de la Paire *Venus verrucosa* (L. 1758) de l'archipel de Chausey. Rapport intermédiaire de projet, 13 pages.

Perez V., 2011, Projet MAIA. Présentation de l'avancement des travaux au comité de pilotage du projet, Granville, France, 20 mai.

Perez V., Meziane T., Olivier F., Tremblay R., 2012, MAIA – Vers une gestion concertée des bivalves exploités, cas de la Paire *Venus verrucosa* (L. 1758) de l'archipel de Chausey. Rapport finale de projet, 13 pages.

Perez V., 2012, Projet MAIA. Présentation de l'avancement des travaux au comité de pilotage du projet, Granville, France, 14 décembre.

Ce document est composé de trois parties, soit une introduction générale, un chapitre détaillant les résultats obtenus sous forme d'article scientifique rédigé en anglais et enfin, une conclusion générale.

RÉSUMÉ

La praire (*Venus verrucosa*) est considérée comme une espèce patrimoniale dans l'archipel des îles Chausey (Normandie, France) et y occupe une place prépondérante dans la pêche à pied et commerciale. Une étude récente a mis en lumière des différences de croissance chez cette espèce dans des sites géographiquement très proches (< 1 km) et étonnamment, sans déceler de différence de croissance entre les niveaux bathymétriques. Plusieurs facteurs endogènes et exogènes influencent la croissance des bivalves, mais l'apport en nourriture est souvent considéré comme le facteur le plus important. L'hypothèse trophique a donc été testée pour expliquer cette variabilité locale de croissance. La sclérochronologie a permis de déterminer la croissance des praires dans les différents sites et niveaux bathymétriques. Les sources de nourriture potentielles ont été caractérisées à l'aide de deux méthodes, les isotopes stables du carbone et de l'azote ainsi que les acides gras. L'environnement physique a aussi été caractérisé afin de discriminer son effet sur la croissance. La présence de certains acides gras dans la glande digestive suggère la contribution importante du phytoplancton dans l'alimentation de la praire, attribuable principalement aux microalgues présentes dans la colonne d'eau. Les macroalgues rouges et brunes, abondantes dans l'archipel, auraient aussi un rôle à jouer dans l'alimentation de ce bivalve, plutôt sous forme d'exsudats dissous. Aucune différence entre les sources d'alimentation de la praire n'a toutefois été observée entre les sites. La hauteur des vagues semble être le facteur le mieux corrélé aux paramètres de croissance de la praire. La variabilité de croissance à l'échelle locale de l'archipel serait donc contrôlée par la dynamique hydro-sédimentaire. De plus, aucune différence de croissance significative n'a été trouvée entre les populations intertidales et subtidales, mais de meilleurs indices de conditions et une plus grande quantité de lipides totaux dans la glande digestive des praires intertidales suggèrent de potentiels mécanismes de croissance compensatoire. L'impact de la fréquentation des sites par les pêcheurs à pied ainsi que des informations sur le recrutement et les migrations entre les sites de l'archipel devrait être combinés à ces nouvelles données sur la physiologie de la praire afin d'établir un plan de gestion durable de cette ressource.

Mots clés: Croissance, sclérochronologie, acides gras, isotopes stables, sources d'alimentation, croissance compensatoire, exsudats de macroalgues.

ABSTRACT

The warty venus (*Venus verrucosa*) is of high heritage value in the Chausey Archipelago (Normandy, France) and occupy an importance place in the hand fishing and the commercial fisheries. A recent study showed highly variable growth differences in closely related sites (< 1 km), and surprisingly no growth differences between the bathymetric levels. Many endogenous and exogenous factors can influence the growth of bivalves, but the food source is often considered to have the most impact on growth. The trophic hypothesis has been tested to explain this local variability of growth. The sclerochronology approach has been used to assess the growth performance of the warty venus in different sites and bathymetric levels. Potential food sources have been characterized with two trophic markers, stable isotopes of carbon and nitrogen and fatty acids. The physical environment has also been characterized to discriminate its effect on growth. Results based on trophic markers suggested the important contribution of the phytoplankton in the warty venus' diet, mostly from pelagic microalgae. Red and brown macroalgae, abundant in the Archipelago, would also play a role in the diet as dissolve exudates. However, no differences of food sources have been observed between the sites. The height of the waves seems to be more correlated to growth parameters of the bivalve. The local variability of growth would be controlled by the hydro-sedimentary dynamic. Moreover, no significant growth differences were found between intertidal and subtidal populations, but better condition index and more total lipids in the digestive glands of the intertidal venus suggest mechanisms of compensatory growth. The impact of hand fisher's frequentation in the different sites and information on recruitment and migrations between sites of the Archipelago should be combined to those new data on the warty venus physiology to establish a sustainable management plan of the resource.

Keywords: Growth, sclerochronology, fatty acids, stable isotopes, food sources, tidal levels, compensatory growth, macroalgae exudates.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	vii
AVANT-PROPOS.....	ix
RÉSUMÉ	xi
ABSTRACT.....	xiii
TABLE DES MATIÈRES.....	xv
LISTE DES TABLEAUX.....	xvii
LISTE DES FIGURES	xix
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1 RESSOURCES TROPHIQUES DE LA PRAIRE <i>VENUS</i> <i>VERRUCOSA</i> (L.) DANS L'ARCHIPEL DES ÎLES CHAUSEY (FRANCE, NORMANDIE).....	19
1.1 RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE	19
1.2 TROPHIC RESOURCES OF BIVALVE <i>VENUS VERRUCOSA</i> (L.) IN THE CHAUSEY ARCHIPELAGO DETERMINED BY STABLE ISOTOPES AND FATTY ACIDS.....	21
CONCLUSION	51
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	59

LISTE DES TABLEAUX

Table 1.	Grain size fraction of each site (mean percent \pm standard deviation).....	35
Table 2.	Parameters of growth (\pm standard deviation) of <i>V. verrucosa</i> from the different sites, lines connecting site indicates significant groups (Student <i>t</i> test or Tukey's HSD, $p > 0.05$). Intertidal = i, subtidal = s, sites = 1, 2, 3.....	37
Table 3.	Fatty acid compositions (mean percent \pm standard deviation) of the digestive gland of <i>V. verrucosa</i> in the intertidal and subtidal sites, Water Column (WC) and Fucaeeae, bold and letters indicates significantly different groups (Tukey's HSD, $p > 0.05$), TFA: Total fatty acids (mg g ⁻¹ dry mass).....	43

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Anatomie générale d'un bivalve fouisseur.....	2
Figure 2. a) Coupe transversale de la coquille et du manteau et b) schéma du pompage des ions lors de la biominéralisation	4
Figure 3. Incréments de croissance dans une coupe transversale de coquille de praire	15
CHAPITRE 1	
Figure 1. Localisation of the six study sites in the Chausey Archipelago, open triangles and circles represents intertidal or subtidal sites respectively, modified from (Godet 2008)	26
Figure 2. Characteristic temperature time-series during spring tide (tidal range above 12 m), datas were collected at the area 3 (September 28 th to October 5 th 2011), dashed and solid lines corresponds either to intertidal or subtidal respectively.....	33
Figure 3. Average of significant wave heights calculated by the spectral methods (H_{m0}) \pm standard deviation, letters indicates significantly different groups (Wilcoxon pairwise test)	34
Figure 4. Mean ($\text{‰} \pm$ standard deviation) $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of <i>V. verrucosa</i> and its potential food sources; WC: Water column. Warty venus food source according to theoretical isotopic fractionation is figured by the gray zone.	38

Figure 5. Left panel: Total fatty acids content of the digestive gland (\pm standard deviation) of *V. verrucosa*; Right panel: Condition Index ($\% \pm$ standard deviation); circles or squares correspond to either intertidal or subtidal zones respectively. 40

Figure 6. n-MDS of the Bray-Curtis similarity matrix based on the relative abundance of FAs profiles associated to digestive glands (DG) of either intertidal or subtidal populations (open circle) and the potential food sources as water column (open square), sediments either intertidal or subtidal (open triangle), Pheophyceae (open losange), Chlorophyceae (plain losange), *Chondrus* sp. (plain triangle), *Vertebrata lanosa* (open down triangle) and seagrasses (x)..... 41

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Généralités, anatomie et croissance des bivalves

Les bivalves occupent une place essentielle dans la chaîne trophique, à la fois en tant que consommateurs primaires qu'en tant que proies pour certains oiseaux et poissons (Kamermans 1994). Entourés d'une coquille dure comprenant deux valves reliées par une charnière, les bivalves endobenthiques sont habituellement munis d'un pied contrôlé par contraction des muscles adducteurs antérieurs et postérieurs, qui leur permettent de creuser le sédiment pour s'enfouir (Gosling 2003; figure 1). Un siphon inhalant leur permet d'aspirer l'eau environnante tout en restant cachés des prédateurs épibenthiques (Gosling 2003). Les particules de l'eau sont ensuite triées soit par les branchies ou les palpes labiaux, dépendamment des espèces. Celles retenues par le mucus des branchies sont ensuite envoyées par des cils ou filaments branchiaux à la bouche, dans l'œsophage puis dans l'estomac qui est relié par plusieurs canaux au site majeur de digestion intracellulaire, la glande digestive. Le rôle de cette glande, en plus de la digestion des aliments, est le stockage potentiel des réserves énergétiques. Tout ce qui n'est pas absorbé ou qui n'a pas été retenu par les branchies passe ensuite dans la cavité exhalante du manteau pour être expulsé par le siphon exhalant en pseudofèces (Gosling 2003). Les branchies sont soudées au manteau par leurs bases et ces deux organes assurent les échanges gazeux. Lorsque l'eau

filtrée passe dans les branchies, l'oxygène est diffusé dans l'hémolymphe, qui circule à l'intérieur des branchies par un système complexe de canaux (Gosling 2003).

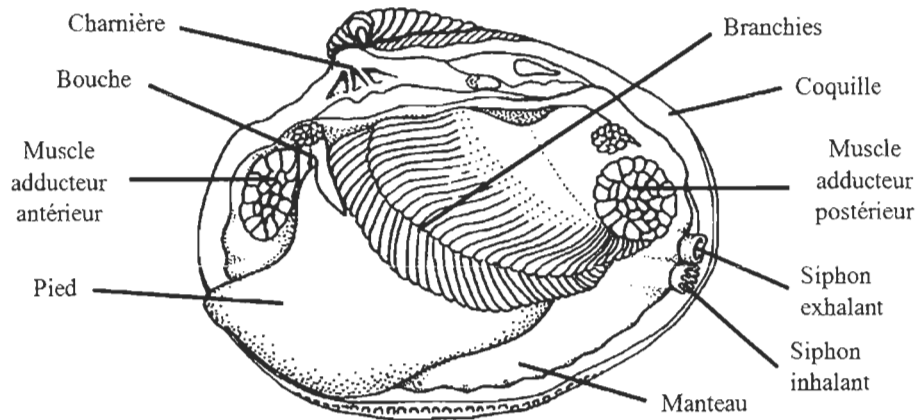


Figure 1. Anatomie générale d'un bivalve fouisseur
(traduit à partir de www.marlin.ac.uk/taxonomydescriptions.php)

La croissance des bivalves comporte deux phases, le développement de la coquille et la croissance tissulaire, qui ne sont pas forcément couplées (Hilbish 1986).

La structure de la coquille se forme par incrémentation, ou ajouts successifs de couches par le mollusque, et est appelée biominéralisation (Lutz et Rhoads 1980). La couche extérieure de la coquille est le périostracum (figure 2a). Il contient des microstructures calcaires de différentes formes, aiguilles ou cônes qui, bien que partie intégrante de la fonctionnalité de la coquille (Glover et Taylor 2010), ne permettent pas de déterminer précisément l'âge de l'animal pour toutes les espèces de bivalves (Bellamy et al. 2009). Les couches sous-jacentes interne et externe sont formées respectivement par les

fluides extrapalléaux interne et externe (Hickson et al. 1999; McConnaughey et Gillikin 2008). Ces fluides, qui sont un mélange de protéines, d'hydrates de carbone (polysaccharides neutres et acides), glycoprotéines, acides aminés, peptides, acides organiques, lipides et ions inorganiques (Wilbur et Bernhardt 1984), sont cristallisés soit en aragonite ou en calcite selon les espèces (Wilbur et Saleuddin 1983). La composition de ces fluides est contrôlée par le manteau, qui maintient le pH acide ou basique par un système de pompage des ions de l'hémolymphe (Lindinger et al. 1984; Michaelidis et al. 2005; Addadi et al. 2006, figure 2b). Le carbone utilisé dans la formation de la coquille proviendrait majoritairement du carbone inorganique dissous (CID) présent dans l'eau (Hickson et al. 1999), alors que les ions et les composantes de la conchyoline seraient influencées par l'alimentation de l'animal (O'Donnell et al. 2003; Thébault et al. 2012). La formation de la coquille dépend donc non seulement des facteurs environnementaux mais aussi de la physiologie de l'animal (Lazareth et al. 2006; McConnaughey et Gillikin 2008).

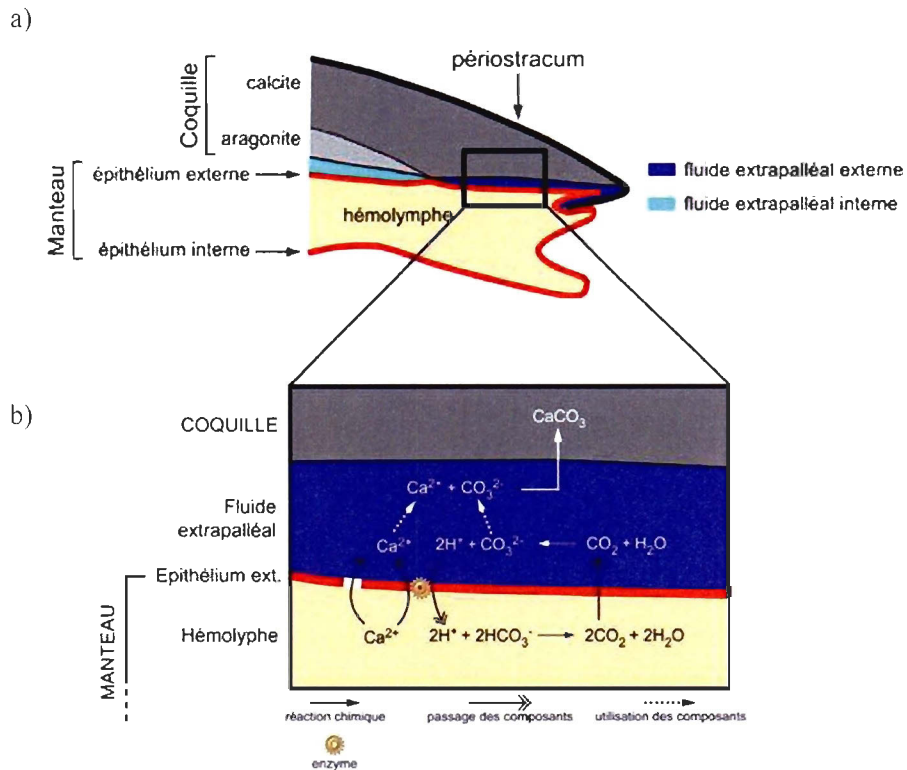


Figure 2. a) Coupe transversale de la coquille et du manteau et b) schéma du pompage des ions lors de la biominéralisation

(Source: Dossier futura-sciences (<http://www.futura-sciences.com>): La coquille des mollusques: mémoire de l'environnement, par C.E. Lazareth, LOCEAN – PALEOPROXUS, IPSL/LOCEAN (UMR 7159), UPMC/CNRS/IRD/MNHN, avec la permission de l'auteur)

La croissance tissulaire résulte également d'une multitude de paramètres. D'abord, les bivalves tirent leur énergie principalement de la respiration cellulaire aérobie, qui est une réaction catabolique d'oxydoréduction permettant de scinder une molécule organique en présence d'oxygène (McIntyre et Eleftheriou 2005). C'est la voie métabolique la plus efficace permettant de fournir de l'énergie à l'organisme (Le Moullac 2008). Le métabolisme anaérobie, bien que moins efficace, peut aussi fournir de l'énergie en

absence d'oxygène (Le Moullac 2008). L'énergie qui est allouée à la croissance pour un individu découle de flux énergétiques et de matières, tel que décrit par budget énergétique suivant:

$$1) A = I - F$$

$$2) dW/dt = A - (G + E + R),$$

où I = la consommation ou l'ingestion (l'absorption totale d'énergie ou de masse), A = l'absorption (la partie de l'ingestion qui traverse la paroi intestinale), F = la défécation (la partie de l'ingestion qui n'est pas absorbée et qui est rejetée en fèces), dW/dt = la croissance (la partie de l'absorption qui est incorporée dans les tissus de l'organisme), G = la reproduction (la partie de l'absorption qui est relarguée en produits de reproduction), E = l'excrétion (la partie de l'absorption qui est rejetée de l'organisme sous forme azotée, sauf les produits de reproduction), R = la respiration (la partie de l'absorption libérée, dû à l'oxydation de composés organiques, résultants en une perte nette de CO_2) (McIntyre et Eleftheriou 2005).

Ces flux d'énergie généraux sont communs à la plupart des bivalves et la consommation en oxygène est souvent utilisée pour caractériser le métabolisme général de ces invertébrés (Le Moullac 2008). Des modèles écophysiologiques plus élaborés permettent de modéliser la croissance tout en intégrant l'influence des facteurs environnementaux. Par exemple, le potentiel de croissance (*scope for growth*) de Widdows et al. (1995) est basé sur la différence entre l'absorption et l'excrétion plus la respiration. Plus récemment, la dynamique du budget énergétique de Kooijman (2000) introduit la

notion de réserve énergétique dans ce bilan global. Ces modèles ont été précisés au fil des recherches ainsi qu'adaptés à des conditions et des espèces particulières.

En effet, même pour un bivalve enfoui dans le sédiment, l'énergie disponible pour la croissance est soumise aux changements environnementaux, ou facteurs exogènes, comme la température, l'hydrodynamisme (vitesse du courant), la quantité, la qualité de la nourriture et les signaux chimiques (Gosling 2003). Les facteurs endogènes, ou inhérents à l'animal, influencent aussi la croissance. Ils comprennent l'âge, la morphologie, le stade reproducteur, l'historique nutritionnel, le métabolisme ainsi que le génotype (Tallqvist et Sundet 2000; Gosling 2003).

Facteurs endogènes

L'énergie qu'un bivalve peut investir pour sa croissance dépend de sa taille. En effet, puisque l'entrée d'oxygène (nécessaire à la respiration cellulaire aérobie) s'effectue par diffusion, plus la superficie du manteau et des branchies est grande et plus les échanges gazeux sont facilités (Le Moullac 2008). A l'inverse, le coût métabolique associé à la maintenance des cellules est proportionnel à la taille (McIntyre et Eleftheriou 2005). L'allocation de l'énergie produite dépendra aussi de l'âge du bivalve. Par exemple, une fois la maturité sexuelle atteinte, le bivalve commencera à investir de l'énergie pour la production de gamètes. Bien que la croissance ait été décrite par plusieurs modèles, différents taux de croissance peuvent être observés chez des individus du même âge et de même taille dans des conditions environnementales similaires (Mallet et Haley 1983; Dickie et al. 1984). Cette variabilité peut être causée par des facteurs génétiques (Tamayo

et al. 2011). Par exemple, une hétérozygotie à plusieurs locus influencerait la croissance, la survie et la fécondité chez plusieurs organismes, bien que le plus souvent elle explique moins de 10% de cette variation de croissance chez les bivalves (Bayne et Hawkins 1997; Myrand et al. 2002). De plus, le stade physiologique larvaire peut avoir des conséquences sur les stades morphologiques subséquents, dont le taux de croissance (Pechenick 2006).

Facteurs exogènes

L'environnement dans lequel le bivalve se trouve aura une influence à la fois sur la croissance et sur la physiologie de cet invertébré. La plupart des bivalves marins vivent à des températures variant entre -3°C et 44°C (Vernberg et Vernberg 1972), mais chaque espèce possède une fenêtre de température optimale plus ou moins élargie qui est favorable à sa croissance. Par exemple, la palourde *Chione cortezi* (Carpenter, 1864) peut croître entre 15°C et 31°C dans le golfe de Californie, mais présente une croissance optimale à 24°C (Goodwin et al. 2001; Schöne et al. 2002). Chez les bivalves arctiques, la croissance est presque nulle durant l'hiver (Richardson 1979). À l'inverse, Arneri et al. (1998) rapporte que les températures estivales de la Méditerranée pourraient faire gonfler la demande énergétique du métabolisme de base des espèces méditerranéennes au-delà de la capacité à compenser par la nutrition, et donc restreindre la croissance. De façon générale, des paramètres de salinité et température stables, tels que des conditions océaniques, favorisent une meilleure croissance (Robert et al. 1993). De faibles variations de salinité peuvent être tolérées (Lorens et Bender 1980), mais lors d'un changement anormal de salinité, plusieurs bivalves ferment leur coquille afin d'éviter le débalancement de la

régulation osmotique des fluides internes (Berger et Kharazova 1997). Si cette période est prolongée, le manque d'apport de nourriture peut ralentir la croissance.

Lorsque le courant est faible (0-3 cm/s), le jet du siphon exhalant dilue le seston et peut causer une réaction d'inhibition de filtration alors qu'au contraire, un arrêt de pompage peut aussi se produire lorsque le courant est trop fort (Kamermand 1994). En effet, lorsque la pression ambiante force l'eau à entrer par le siphon inhalant, ce dernier se rétracte et se ferme pour éviter que des particules se retrouvent dans le système digestif sans qu'elles aient été sélectionnées, la production de pseudofécès étant coûteuse en énergie (Wildish et Kristmanson 1997). Certaines espèces de bivalves se sont adaptées afin d'optimiser la filtration dans ces milieux à fort courant, comme la telline *Donax variabilis*, qui possède des papilles au bout du siphon inhalant agissant comme un filtre pour éviter que le sédiment en suspension soit ingéré en même temps que la nourriture (Ruppert et al. 2004). Un fort hydrodynamisme influence la stabilité du sédiment, pouvant, lors d'une érosion de la partie superficielle du sédiment, déplacer les espèces préalablement enfouies (Rufino et al. 2010). Des déplacements pour se ré-enfouir peuvent être coûteux en énergie pour les bivalves (Urban 1994). L'hydrodynamisme détermine aussi la texture du sédiment, qui a un effet sur la distribution des espèces (Bloom et al. 1972), mais également sur les performances de croissance. Par exemple, la praire *Venus verrucosa* croît mieux dans les bancs de maërl que dans tout autre sédiment (Djabali et Yahiaoui 1978).

Les fluctuations du niveau d'eau associées à la marée influence la croissance des bivalves fouisseurs en milieu intertidal. En effet, les changements de température associés

aux périodes d'émersion génèrent un stress physiologique potentiel qui peut influencer négativement la croissance (Sobral et Widdows 1997). À l'opposé, l'immersion correspond à des périodes d'alimentation plus grande et donc à des meilleures performances de croissance chez la plupart des bivalves (Richardson 1979; Dang et al. 2010).

Chez les suspensivores, la filtration peut être influencée par la qualité et la quantité du seston (Ward et al. 1992). Wildish et Saulnier (1993) ont démontré que lorsque le courant est constant à une vitesse de 8 cm/s, le taux de seston (uniculture de *Chroomonas salinus*) consommé par le pétoncle géant (*Placopecten magellanicus*) augmente en fonction de la quantité de seston dans le milieu. Par contre, la compétition intra-spécifique peut réduire l'accès à la ressource chez les populations très denses de bivalves filtreurs et inhiber la croissance (Caddy 1989).

L'accumulation dans le milieu de certaines substances sécrétées par des algues, les ectocrines, aurait aussi une influence sur le mécanisme de fermeture des valves, donc du bivalve en entier (Ward et al. 1992). Par exemple, lorsque des algues toxiques sont détectées par le pétoncle géant, celle-ci se referme sur lui-même, probablement par mesure de protection (Wildish et Kristmanson 1997). Le même comportement a aussi été observé chez la moule bleue (*Mytilus edulis*) (Wildish et Kristmanson 1997). Les pathogènes peuvent aussi avoir un effet sur la croissance de la coquille étant donné l'étroite connexion entre l'hémolymphe et le fluide extrapalléal. Par exemple, lors d'une infection par le pathogène *Vibrio tapetis* sur la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum*, la composition de la conchyoline est modifiée et un anneau brunâtre apparaît sur la face interne de la

coquille (Allam et al. 2000). Il s'agit de la maladie de l'anneau brun (MAB) qui fait remonter les palourdes infectées à la surface, les rendant plus vulnérables aux prédateurs (Paillard et Maes 1994; Paillard 2004).

Dans une optique physiologique plus globale, la principale source d'énergie pour supporter la croissance des bivalves fouisseurs est l'apport en nourriture (Bayne et al. 1976; McIntyre et Eleftheriou 2005). Cet apport est influencé de façon directe ou indirecte par tous les paramètres précédemment cités (Gosling 2003) et est considéré comme le principal facteur contrôlant la croissance (Thompson 1984; de Montaudoin 1996), particulièrement lorsque la saisonnalité est marquée, par exemple en milieu tempéré, lorsque les bivalves sont forcés de s'ajuster à une saison de croissance restreinte (Clarke 1988; Tallqvist et Sundet 2000).

L'archipel des îles Chausey

L'archipel des îles Chausey, situé dans le Golfe Normand-Breton (Normandie, France), est un des plus grands archipels d'Europe et subit chaque jour l'influence d'un régime de marée de type mégatidal, le marnage pouvant atteindre plus de 14 m en vives-eaux. Le domaine terrestre, comportant une vingtaine d'îles et 130 îlots sur environ 82 ha, est minime comparé au domaine intertidal qui couvre environ 2000 ha (Godet 2008). Une fois découverts par la marée, ces grands estrans de substrats meubles (1388 ha; Godet 2008) sont constitués d'une mosaïque d'habitats côtiers hautement diversifiés qui sont à l'origine du classement de cette zone en site Natura 2000. Plusieurs habitats d'importance écologiques reconnus y sont représentés, tels les herbiers à *Zostera marina*, les bancs de

maërl, les banquettes à *Lanice conchilega*, les slikkes à *Salicornia sp.*, les schorres à *Halimione portulacoides*, etc. (Godet 2008). Les macroalgues telles que les Fucus, les Laminaires et les Ascophylles s'y trouvent en grande abondance (Godet 2008). Cette richesse écologique se reflète aussi par des populations conséquentes de cormoran huppé, d'harle huppé, de goéland marin, d'huître pie ou encore d'eider à duvet, ainsi qu'une grande diversité de macrofaune (Godet et al. 2010).

L'archipel est très peu fréquenté l'hiver par une poignée d'habitants à l'année, mais est au contraire très soumis au tourisme estival. Les touristes y débarquent en grand nombre durant les journées de grande marée, à raison de plus de 4000 personnes par jour, et la fréquentation est en augmentation de 241% (entre 1996 et 2005, Le Berre et Brigand 2011). Ces personnes viennent en majorité pratiquer la pêche à pieds (Le Berre et Brigand 2011; Le Berre et Peuziat 2012). L'activité conchylicole y est également développée avec l'élevage de palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum*) et de moules (*Mytilus edulis*) (Godet 2008; Grant et al. 2012).

Modèle d'étude

La praire, *Venus verrucosa*, bivalve fouisseur de la famille des Veneridae, colonise plusieurs types de sédiments (fonds sablo-vaseux ou de maërl, herbiers à zostère ou à posidonies) de la zone intertidale et des eaux côtières jusqu'à une profondeur d'environ 30 m (Arneri et al. 1998) sur toute la côte Ouest-Atlantique, de la Norvège à l'Afrique du Sud, en passant par la mer Méditerranée (Poppe et Gotto 1993).

Cette espèce est dite aggrégative et se trouve en faibles densités à l'échelle de l'archipel des îles Chausey (en moyenne $0,27 \pm 0,05$ individus.m⁻²; Gaillard 2010). Elle atteint la maturité sexuelle à une taille de plus de 25 mm, ou environ 2 ans dans la mer Adriatique (Peharda et al. 2010), alors qu'elle est atteinte en moyenne vers 3,5 ans dans le canal de la Manche (Djabali et Yahiaoui 1978).

Elle est l'espèce la plus lucrative en Rade de Brest (Pitel et al. 2001a). Son prix élevé en fait un produit prisé par les pêcheurs. Elle se vend environ 4 euros/kg, soit plus que la coquille St-Jacques (environ 2,3 euros/kg) en 2012 (FranceAgriMer 2012). Suite à un effondrement des stocks dans les années 70 (voir chapitre 1), des réglementations plus strictes ont été mises en place et ont permis une nouvelle augmentation des débarquements jusqu'à 400t en 2001 (Pitel et al. 2001b). Depuis ce temps, les ventes sont en légère augmentation avec une moyenne de 650t vendues en France en 2012 (FranceAgriMer 2012).

Cette espèce a un statut patrimonial dans les îles Chausey pour son attrait important à la fois pour les pêcheurs à pied et les pêcheurs commerciaux (Le Berre et Peuziat 2012). Malgré son importance économique considérable en France (surtout en Bretagne et Normandie), sa biologie est largement méconnue (voir chapitre 1), contrairement à d'autres espèces d'importance économique comme l'huître (*Crassostrea gigas*) ou la moule (*Mytilus edulis*) par exemple. Ce manque de données a conduit à un programme de recherche sur la praire au sein des îles Chausey.

Objectifs et hypothèses spécifiques

Afin d'établir un plan de gestion du bivalve *Venus verrucosa*, une étude de Gaillard (2010) sur la dynamique de croissance de différentes populations dans l'archipel, basée sur des analyses sclérochronologiques, a permis la mise en évidence des différences de croissance importantes entre des sites géographiquement très proches (voir chapitre 1). Plusieurs auteurs suggèrent qu'à une même latitude et à des températures similaires, ces différences de croissance seraient attribuables à l'alimentation (Cole 1956; Ansell 1968; Arneri et al. 1998). Ainsi, le but de notre étude était de valider si la cause de cette variabilité spatiale de croissance était l'hypothèse trophique.

Ce projet consiste à tester 2 hypothèses spécifiques; 1) les sources d'alimentation de la praire fluctuent selon les secteurs de l'archipel et selon le niveau bathymétrique, 2) les performances de croissance de la praire sont conditionnées à la fois par l'alimentation et par la dynamique hydro-sédimentaire.

Nos objectifs spécifiques sont donc de 1) caractériser l'environnement hydro-sédimentaire et la température sur trois sites caractérisés par des performances de croissance différentes à deux niveaux bathymétriques, 2) caractériser et identifier les sources d'alimentation utilisées par les praires à l'aide de marqueurs trophiques, 3) caractériser la croissance des praires par sclérochronologie et 4) expliquer les différences de croissance observées entre les sites.

Méthode de mesure de croissance

Plusieurs techniques sont disponibles pour estimer la croissance des bivalves. Lors d'une expérience avec des paramètres contrôlés, il est possible d'évaluer la croissance récente suite à l'exposition à un facteur en mesurant le gain en coquille obtenu dans un intervalle de temps donné (Leblanc et al. 2008). La hauteur et la longueur de la coquille sont largement utilisées comme indicateur de croissance, avec comme prémisse que l'augmentation de la masse tissulaire est proportionnelle à celle de la coquille (Griffiths et Griffiths 1987), ce qui n'est pas toujours le cas (Hilbish 1986). Un bilan d'énergie négatif peut en effet être observé après la ponte, lorsque la masse tissulaire diminue alors que la coquille ne rapetisse pas (Hilbish 1986, Myrand et al. 2002). La longueur de la coquille ne peut donc être le seul indicateur représentatif du stade physiologique de l'animal (Myrand et al. 2002).

Les squelettes des organismes marins sont la mémoire des événements de changements des océans (Lutz et Rhoads 1980; Jones 1983; Richardson 2001). La sclérochronologie, pendant de la dendrologie, est l'étude de l'alternance des bandes sombres et claires dans diverses structures du squelette de l'animal, créée par des changements du milieu (Jones 1983). Ces anneaux ont d'abord été étudiés dans la structure sclérotinisée des coraux durs (Buddemeier et al. 1974), et ont permis de retracer des événements climatiques survenus il y a 500 ans (Hudson et al. 1976). Par contre, la distribution plus restrictive des coraux en fait des proxys beaucoup moins fonctionnel que les bivalves (Jones 1983), présents dans tous les types de milieux, des abysses profonds aux plages côtières en passant par toutes les latitudes (Gosling 2003).

Certains évènements tels que la ponte ou un stress physiologique peuvent aussi modifier la coquille (Jones et Quitmeyer 1996; Tallqvist et Sundet 2000). Chez *Venus verrucosa*, une croissance rapide engendre un incrément translucide alors qu'une croissance lente, en hiver par exemple, donne un incrément plus opaque qui, combinés, forment un cycle annuel (figure 3; Djabali et Yahiaoui 1978). Il est donc non seulement possible de retracer des indices sur les conditions du milieu, mais aussi l'âge du bivalve grâce à cette alternance de bandes.



Figure 3. Incréments de croissance dans une coupe transversale de coquille de praire

Pour l'analyse des anneaux de croissance internes, plusieurs modèles de croissance sont disponibles. Le plus commun et le plus adapté à la croissance des bivalves fouisseurs est le modèle de Von Bertalanffy (Pauly and Munro 1984; Dang et al. 2010; voir Matériel et Méthodes, chapitre 1). Dans ce modèle, plusieurs paramètres de la croissance de la praire peuvent être évalués, comme la taille individuelle maximum (L_{∞}) et le taux de croissance individuel (k) (Dang et al. 2010). L'indice de performance de croissance a été utilisé dans

cette étude puisqu'il intègre les paramètres précédents (voir Matériel et Méthodes, chapitre 1) en plus de refléter la croissance globale de l'animal et peut être appliqué pour comparer celle-ci entre différentes populations (Pauly et Munro 1984; Ezgeta-Balić et al. 2011).

Méthodes d'évaluation du régime alimentaire

Puisqu'il est fastidieux voire impossible d'effectuer des analyses de contenus stomacaux de bivalves filtreurs (Kelly et Scheibling 2012), il est difficile de déterminer l'origine de l'alimentation, d'autant plus que stockée dans la glande digestive, la matière est déjà prédigérée (Gosling 2003). De plus, l'analyse des contenus stomacaux renseigne sur la matière ingérée plutôt que sur celle réellement assimilée (McIntyre et Eleftheriou 2005).

L'apparition des méthodes moléculaires a permis de mieux comprendre les transferts de matière organique d'un niveau trophique à un autre. Les isotopes stables ont largement été utilisés grâce à la composition spécifique de l'azote et du carbone pour chaque producteur primaire (Peterson et Fry 1987). Cette composition peut être retracée à des niveaux trophiques supérieurs par son fractionnement prédictible dû aux procédés métaboliques des consommateurs (Michener et Schell 1994; Post 2002; O'Donnell et al. 2003). De ce fait, il est possible de présumer l'alimentation d'un animal (Peterson et Fry 1987). Par contre, le fractionnement varie plus ou moins selon les espèces, le type de milieu et de nourriture (Vander Zanden et Rasmussen 2001; Caut et al. 2009). Une analyse prudente des résultats est donc suggérée lorsque le fractionnement isotopique est appliqué dans un milieu ou chez des espèces peu connus.

Afin de réduire cette incertitude, des marqueurs trophiques comme les acides gras peuvent être combinés aux isotopes stables afin d'estimer le régime alimentaire d'un animal de façon plus précise et intégrée sur différents intervalles de temps (Belicka et al. 2012). En effet, des acides gras polyinsaturés (PUFA) essentiels sont associés à plusieurs organismes photosynthétiques, tels que le phytoplancton et les macroalgues, que très peu d'animaux sont en mesure de synthétiser (Dalsgaard 2003). Les sources potentielles de nourriture des consommateurs primaires qui ont une signature en acides gras spécifique pourront donc être détectées suite à leur assimilation dans les tissus (Belicka et al. 2012).

C'est la combinaison de ces deux méthodes trophiques qui nous a permis d'interpréter les principaux résultats. Tout d'abord, ces deux outils ont confirmé que la prairie était un filtreur strict et donc se nourrissait dans la colonne d'eau, sur une ressource trophique similaire entre les différents sites d'étude. Nos travaux suggèrent aussi qu'un mécanisme de croissance compensatoire permet aux prairies de l'éstran de maintenir les mêmes performances de croissance qu'en infralittoral, malgré le stress de température et d'émersion. Finalement, la combinaison de ces deux approches nous a permis d'émettre l'hypothèse que la contribution macroalgale à la colonne d'eau ne se fait pas sous forme particulaire mais plutôt dissoute (voir chapitre 1).

CHAPITRE 1
RESSOURCES TROPHIQUES DE LA PRAIRE *VENUS VERRUCOSA* (L.)
DANS L'ARCHIPEL DES ÎLES CHAUSEY (FRANCE, NORMANDIE)

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

Dans l'archipel des îles Chausey, la croissance du bivalve fouisseur *Venus verrucosa* (L., 1758) est très variable entre des sites géographiquement proches (< 1 km). Pour expliquer cette variabilité à petite échelle spatiale, nous avons testé l'hypothèse trophique à l'aide de méthodes basées sur l'utilisation des acides gras marqueurs et des isotopes stables. En complément, les conditions environnementales ont été caractérisées afin de discriminer leur effet potentiel sur la croissance. Les résultats du fractionnement isotopique ainsi que les profils d'acides gras d'échantillons issus de colonne d'eau et de glandes digestives ont montré une contribution importante du phytoplancton dans l'alimentation de cette espèce, attribuable principalement aux microalgues. Étonnamment, les mêmes résultats suggèrent que les macroalgues brunes et rouges pourraient contribuer à l'alimentation de *V. verrucosa* sous forme d'exsudats dissous. Considérant qu'aucune différence entre les sources de nourriture de la praire n'a été observée entre les sites, nous avons montré que l'indice de performance de croissance était corrélé à la hauteur des vagues. Nous avons donc émis l'hypothèse que la forte variabilité de croissance à l'échelle locale serait contrôlée par la dynamique hydro-sédimentaire. De plus, aucune différence de croissance significative n'a

été trouvée entre les populations intertidales et subtidales, mais de meilleurs indices de conditions et plus de lipides totaux dans la glande digestive des populations intertidales suggèrent de potentiels mécanismes de croissances compensatoires.

Cet article scientifique a été à ce jour publié dans la revue Aquatic Living Resources :

Véronique Perez, Frédéric Olivier, Réjean Tremblay, Urs Neumeier, Julien Thébault, Laurent Chauvaud et Tarik Meziane, 2013, Trophic resources of the bivalve, *Venus verrucosa*, in the Chausey archipelago (Normandy, France) determined by stable isotopes and fatty acids. Aquatic Living Resources. 26, 229-239.

1.2 TROPHIC RESOURCES OF BIVALVE *VENUS VERRUCOSA* (L.) IN THE CHAUSEY ARCHIPELAGO DETERMINED BY STABLE ISOTOPES AND FATTY ACIDS

Véronique PEREZ¹, Frédéric OLIVIER^{1,2} and Réjean TREMBLAY^{1*}, Urs NEUMEIER¹, Julien THÉBAULT³, Laurent CHAUVAUD³, Tarik MEZIANE²

¹Institut des sciences de la mer, Université du Québec à Rimouski, 310 allée des Ursulines, Rimouski, Québec, Canada, G5L 3A1

²Muséum National d'Histoire Naturelle, DMPA, UMR 7208 BOREA CNRS-P6-MNHN-IRD, 61 rue Buffon, 75231 Paris, France

³Institut Universitaire Européen de la Mer, Université de Bretagne Occidentale, LEMAR, UMR6539 UBO-IRD-CNRS, Technopôle Brest-Iroise, Rue Dumont d'Urville, 29280 Plouzané, France

* Corresponding author: Phone (418) 723-1986 (# 1705); Fax (418) 724-1842;

E-mail: rejean_tremblay@uqar.qc.ca

ABSTRACT

In the Chausey archipelago, the growth of the burrowing bivalve *Venus verrucosa* (L., 1758) has been shown to be highly variable in closely related sites (<1 km). To explain this small scale spatial variability, we tested the trophic hypothesis by using both fatty acids (FAs) markers and stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) methods. Environmental conditions have also been characterized to discriminate their effect on potential trophic differences. Results of isotopic fractionation and lipids' profiles of samples of water column and digestive glands showed both a large contribution of phytoplankton in *V. verrucosa*'s diet, mainly from microalgae. More surprisingly, the same results suggest that Phaeophyceae and Rhodophyceae macroalgae could contribute in the nutrition of *V. verrucosa* as dissolve exudates. Whereas sites differences were not observed between the food sources of *V. verrucosa*, we showed that growth performance index was correlated to the wave height. We thus hypothesize that the high local growth variability would be controlled by the hydrosedimentary dynamics. In addition, no significant growth differences were found between intertidal and subtidal populations but better condition index and more total lipids in the digestive gland of intertidal *V. verrucosa*, which suggest potential compensatory growth mechanisms.

Keywords: Growth, small scale spatial differentiation, fatty acids, stable isotopes, food sources, tidal levels, compensatory growth, macroalgae exudates.

INTRODUCTION

The burrowing venerid bivalve *Venus verrucosa* (L. 1758), also called warty venus, colonizes the low intertidal zone and shallow water coarse sediments to a depth of about 30 m of the eastern Atlantic from Norway to South Africa, as well as in the Mediterranean Sea (Poppe and Goto 1993; Arneri et al. 1998). This species of great commercial interest is particularly appreciated by European consumers (El-Menif et al. 2008). In Mauritania, as well as the Adriatic and Aegean Sea region, year production can reach 500t by year, although no reliable statistics are available (CNROP 1993; Arneri et al. 1998). European crop is particularly large in France (Arneri et al. 1998; Tirado et al. 2003), where 95% of total harvesting corresponds to the Normand-Breton Gulf (Pitel et al. 2001b). In 1962 and 1975, the Granville's harbour (Normandy), at this time one of the largest French shellfish port, landed more than 3500t per year. The stock collapsed twice between these two dates and since 1993, annual production has decreased to less than 400t (Pitel et al. 2001b).

In the Chausey Archipelago (English Channel, Normandy, France), *V. verrucosa* is considered as an emblematic species in relation to recreational and commercial fisheries (Godet 2008) and has locally a high heritage value. The hand fishing harvest of such bivalves constitutes one of the main activities for thousands of tourists that come every year on the tidal flats and the number of fishermen per day can reach 1500 during spring tides (Godet 2008). To maintain the current stock and continue to benefit from it, a sustainable management plan is needed. The first step to efficiently protect this species is the assessment of the stock (Gosling 2003), as well as acquiring knowledge on its basic biology in relation to environmental constraints. Except some studies on toxicity (Romeo and

Gnassia-Barelli 1988; Gunsen et al. 2008; Pasquale et al. 2012), interactions with pathogens or parasites (Trigui El-Menif et al. 2005; Morton et al. 2011) or shell physical properties (Glover and Taylor 2010), data relative to the physiology of *V. verrucosa* are very sparse. They include works on growth (Arneri et al. 1998; El-Menif et al. 2008), reproduction (Djabali and Yahiaoui 1978; Barbin et al. 2003; Tirado et al. 2003, Siniscalchi et al. 2004) and food assimilation (Amouroux 1984).

This lack of information stimulated the launching in 2010 of a research program to study population dynamics of *V. verrucosa* in some selected sites of the Chausey Archipelago. Preliminary results revealed that growth parameters of such populations differed at a very local spatial scale (less than 1 km) which can only be partially explained by variations in the sediment granulometry (Gaillard 2010). Hand fishing frequentation is more intense in some areas of the islands than in others (Le Berre and Brigand 2011). Because *V. verrucosa* is a relatively slow-growing species (Peharda et al. 2010), combined effects of low growth and high fishing pressure could increase the vulnerability of its populations. To avoid overexploitation, there is a need for understanding environmental causes of the growth variability, such as temperature, salinity, aerial exposure, hydrodynamics and stock density (Gosling 2003). All these factors closely impact the food supply, which is considered the most important factor for growth sustainability of bivalves (Thompson 1984; de Montaudoin 1996; Gosling 2003).

As secondary consumers are enriched in ^{13}C and ^{15}N relative to their preys, stable isotopes of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) are useful tools to determine the assimilation of the food on the long-term scale (Peterson and Fry 1987; Post 2002), as the turnover time

of invertebrate tissues can be few months (Nerot et al. 2012). Diet have also been extensively investigate with specific lipid markers of primary producers that can be retraced in the fatty acids (FAs) of consumers as they remain mostly unchanged through trophic pathways (Dalsgaard et al. 2003; Kelly and Scheibling 2012). In bivalves, FAs of digestive glands can be used to get an insight of more recent food ingestion (Ezgeta-Balic et al. 2012), as it is the main organ of digestion and it plays a significant role in storage of metabolic reserves (Gosling 2003).

The combination of those techniques (stable isotopes and FA composition) will allow us to determine *V. verrucosa*'s diet on an integrated interval of time (Ronconi et al. 2010), and help us to test the following hypotheses: 1) the quality and quantity of the food available for *V. verrucosa* are different between sites, 2) those differences are responsible for the local growth variability and 3) environmental conditions variability (except for food availability) have a minor impact on growth differences.

MATERIALS AND METHODS

Study site

The Chausey islands, located in the Normand-Breton Gulf (Normandy, France), are exposed to an extreme tidal regime and the tidal range can reach 15.5 m during spring tides (Godet et al. 2009). This fragmented environment includes about 1500 ha of soft sediment tidal flat (Toupoint et al. 2008).

Hand fishing concern essentially the tidal flats where *V. verrucosa* is also more exposed to highly variable pressures of waves, emersion and temperature. We selected two contrasting areas (Fig. 1) where growth performance was either high (area 1) or low (area 2) (Gaillard 2010). One additional fast growing site was also selected in an area protected from fishing (area 3) to detect potential impact of such activities. To consider environmental variations, samples were taken in each area at two sites, one in intertidal (i) and one in subtidal (s).

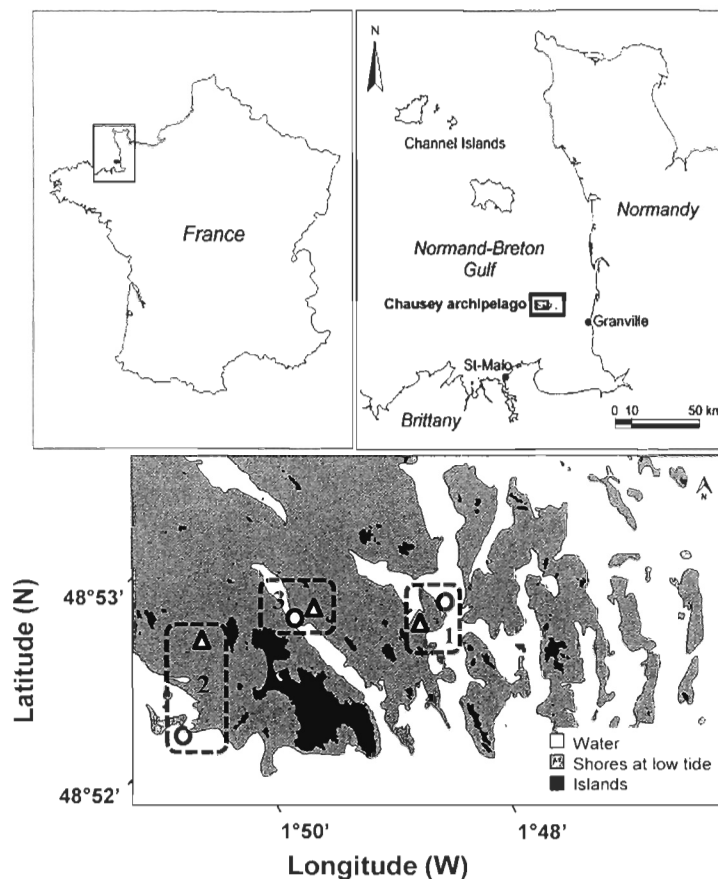


Figure 1. Localisation of the six study sites in the Chausey Archipelago, open triangles and circles represents intertidal or subtidal sites respectively, modified from (Godet 2008)

Environmental conditions characterization

Temperature was monitored through probes (Onset Hobo Water Temp Pro V2 Data logger U22-001) buried 3 cm under the interface water-sediment, recording one data every 4 min during 3 months (July to September 2011) in each site. Sediment samples, previously collected using a shipeck grab in each subtidal site ($n = 3$), were rinsed with freshwater, dried, separated using the AFNOR standard (17 sieves), weighted and then analyzed using Gradistat 4.1 (Blott and Pye 2001). Wave recorders RBR TWR-2050 were installed 0.25 m above bed during October 2011, when storms are frequent, to compare wave influence in the three subtidal sites. Pressure data were corrected to compensate the frequency-dependent attenuation of pressure variations, and significant wave height H_{m0} was computed by spectral analysis using the standard method (Tucker and Pitt 2001).

***Venus verrucosa* sampling**

At each sites and each tidal level, twenty bivalves (mean height = 47.4 ± 4 mm; $N = 120$; age > 10 years) were collected either by hand fishing (intertidal) or by using a professional dredge with 2.5 cm space between rods. Few hours later, once in the laboratory, five specimens were selected for their reproductive stages (no gamete observable with the naked eye). Digestive glands of the chosen individuals were separated from the organism for FAs analyses and the rest of the tissues were crushed and used for isotopic analyses. All samples were frozen at -20°C .

Food sampling

Three potential food sources of *V. verrucosa* were considered in this study and characterized with two biochemical markers: stable isotopes and FAs. Firstly, we considered that intertidal and subtidal areas were submitted to similar bottom waters and thus collected 2-L samples ($n = 5$) at the three sites during flood just after bivalves sampling. Once back to the lab, water was filtered on Whatman GF/C filters ($\text{\O} = 47$ mm). Secondly, the first five millimeters of the surficial sediments were collected by using a 1.6 cm inner diameter cut off syringe ($n = 5$). Finally, the most abundant macroalgaeas well as seagrasses of the Archipelago were collected manually (Phaeophyceae: *Ascophyllum nodosum*, *Fucus serratus*, *Fucus vesiculosus*, *Laminaria digitata*, *Pelvetia canaliculata*, *Sargassum muticum*; Chlorophyceae: *Enteromorpha* sp., *Ulva* sp.; Rhodophyceae: *Chondrus* sp., *Vertebrata lanosa* (epiphyte on *P.canaliculata*); seagrass: *Zostera* (*Zostera*) *marina*, $n = 3$ for each species) and both salt and epibionths were removed with Milli-Q water. All samples were lyophilized and kept at -20°C before analysis.

The food quantity associated to water column and sediments was estimated in each site by chlorophylls and total particulate organic matter (TPOM) analyses. Chlorophylls were extracted from one GF/C filter with acetone 90% during 16 h and the resulting solution was analyzed by a spectrophotometer (SpectronicGenesys 2, Milton Roy) according to the Jeffrey et al. (1997) equations. TPOM was obtained by loss-on-ignition of dry mass (Higgins and Thiel 1988): previously dried samples (60°C for 24 h) were weighed, then burned at 550°C for 4 h and weighed again.

Stable isotopes

The isotopic ratio (R) values of dried samples of *V. verrucosa* tissues and food sources ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ or $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) were determined by the methods developed by UC Davis Stable Isotope Facility (Department of Plant Sciences, University of California at Davis, Davis, California) using a PDZ Europa ANCA-GSL elemental analyzer interfaced to a PDZ Europa 20-20 isotope ratio mass spectrometer (Sercon Ltd., Cheshire, UK) and are reported in standard delta notation ($\delta^{13}\text{C}$ or $\delta^{15}\text{N}$), defined as parts per thousand (‰) :

$$\delta^{13}\text{C} \text{ or } \delta^{15}\text{N} = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$$

Two different standards were used for the analysis, selected to be compositionally similar to the samples being analyzed and calibrated against NIST Standard Reference Materials (IAEA-N1, IAEA-N2, IAEA-N3, USGS-40, and USGS-41). The standard deviations of the ratios are equal to 0.2 ‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and 0.3 ‰ for $\delta^{15}\text{N}$. Sediment samples were previously decarbonated with a solution of 10% HCl and dried at 60°C for 24h.

Fatty acids analysis

Around 100 mg of freeze-dry weight (FDW) from digestive glands and 500 mg of FDW from macroalgae, seagrasses, suspended particulate organic matter in the water column and sediment were used for FA analysis. They were processed using the slightly modified method of Bligh and Dyer (1959) and extraction, saponification of FAs and transformation to methylesters was done as in Meziane and Tsuchiya (2002). Gas chromatography (GC; Varian CP-3800 with a flame ionization detector) was use to

separate and quantify the FAs using H₂ as a carrier gas in a Supelco OMEGAWAX 320 column (30 m x 0.32 mm internal diameter, 0.25 µm film thickness). After the injection of 1 µl of sample at 60°C, the temperature was raised to 150°C at 40°C min⁻¹, then to 240°C (held 14 min) at 3°C min⁻¹ (Mortillaro et al. 2011). Two methods were used to identify peaks of FAs: 1) comparison of their retention time with a commercial standard (SupelcoInc) and 2) and identification with a GC–mass spectrometer (GC–MS; ThermoFinnigan TRACE DSQ).

Biometry and sclerochronology analysis

The shell of all *V. verrucosa* were cleaned, dried, weighed and measured with a vernier caliper along length (anterior to posterior margin), width and height (axis of the maximum growth). Condition index (CI) were calculated on all specimens (N=120) using the total FDW (lyophilized for 48 h) on the weight of shell.

All shells were prepared and sliced using the same method and material as Royer et al. (2012), except for those differences; shells were ground to a thickness of about 800 µm and polished with only 3 µm Al₂O₃. A mosaic of fifteen images taken with a Hamamatsu C4742-95 digital camera connected to a binocular Leica MZ16 FM was assembled using the Axiovision software (AxioVC40 V4.8.2.0). For each individual, the straight distances were measured from the umbo to each growth line (height at 1 year: h age 1, 5 year: h age 5, and 9 year: h age 9; all along the life of the specimen) by using the software ImageJ 1.45s. The Von Bertalanffy Growth Function (VBGF) $L_{(t)}=L_{\infty}[1-e^{-K(t-t_0)}]$, where L_{∞} is asymptotic shell length (mm), K the growth coefficient (year⁻¹) and t_0 is the theoretical age

at zero length (year), was chosen to predict length as a function of age, as it is commonly used to describe bivalves growth (Dang et al. 2010) and is well-suited for *V. verrucosa* individual growth (Gaillard 2010). The growth performance index (ϕ'), calculated using the previous parameters: $\phi' = 2\log(L_{\infty}) + \log(K)$ (Pauly and Munro 1984), was obtained with a program made by Thomas Brey <http://www.thomasbrey.de/science/virtualhandbook/spreadsheets/index.html> using the growth model fit to size-at-age.

Statistical analyses

Univariate variables (Chl *a*, TPOM, parameters of growth, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of clam tissues, quantity of lipids, CI) were compared using one-way ANOVAs as a function of the three areas, or two-way ANOVAs, as a function of the three areas, the two bathymetric levels and their interactions. Assumptions of homoscedasticity were verified visually by the spread of residuals as suggested by Quinn and Keough (2002), normality by a Shapiro-Wilk test and data were transformed (logarithm, square root or exponential) when necessary. *A posteriori* comparisons were made using Tukey's test. When transformation could not normalize data or eliminate heteroscedasticity, a Kruskal-Wallis test (KW) was performed and *a posteriori* comparisons using a Wilcoxon pairwise test. These statistical analyses were done using JMP[®] 2007 7.0 and R[®]-2.13.0.

A distance-based permutational multivariate analysis of variance was used to compare multivariate variables (sediment granulometry and FAs profiles). Assumptions of homoscedasticity were verified with a PERMDISP test, and data were transformed when

necessary (arcsine transformation) (Sokal and Rohlf 1995), and then a PERMANOVA (9999 permutations) was performed. *A posteriori* comparisons were done using a PERMANOVA pair-wise test. To analyze the similarity between the profiles, non-metric multi-dimensional scaling (n-MDS) and SIMPER analysis were made, using either a Bray-curtis similarity matrix (FAs profiles) or Euclidean distance (sediment granulometry). Those statistical analyses were done under PRIMER 6 6.1.12 and PERMANOVA+ 1.0.2.

RESULTS

Environment

Between all areas from a same bathymetric level, the mean temperature over the summer differed of less than 0.1°C, which should have a minor significant biological impact on the bivalves. Temperature varied between 14.5 and 24.9°C in intertidal and between 16.2°C and 19.8°C in subtidal areas. During a typical spring tide, individuals living in the tidal flats were logically exposed to a wider range of temperature, as much as 9°C twice a day (Fig. 2), and to temperatures exceeding 20°C during $7.8 \pm 1.5\%$ of the time. Such thermal shocks were not observed for subtidal clams.

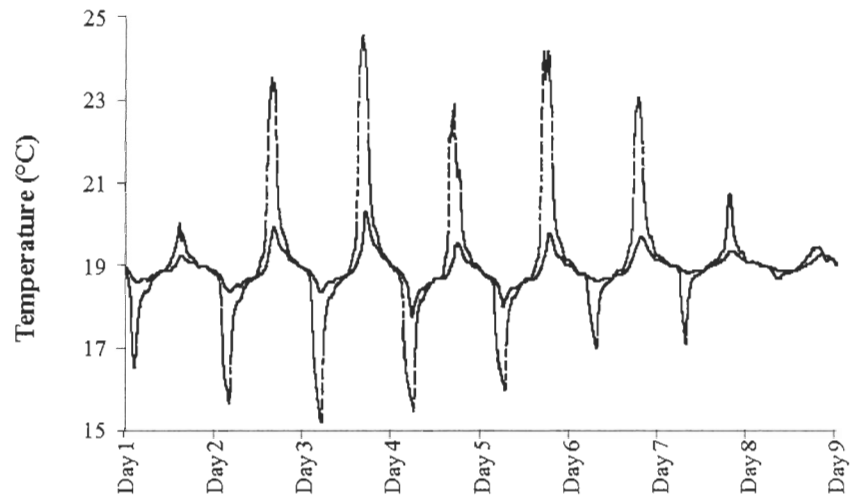


Figure 2. Characteristic temperature time-series during spring tide (tidal range above 12 m), data were collected at the area 3 (September 28th to October 5th 2011), dashed and solid lines corresponds either to intertidal or subtidal respectively.

The wave heights were significantly different between the three areas, they were highest and variable in area 2, smaller and variable in area 1, smallest and more constant in area 3 (KW: $\chi^2 = 2928.96$, $p < 0.0001$; Wilcoxon pairwise test, $p < 0.0001$) (Fig. 3).

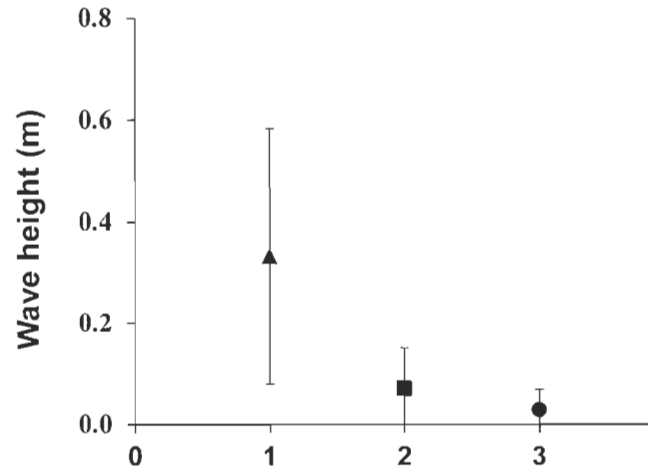


Figure 3. Average of significant wave heights calculated by the spectral methods (H_{m0}) \pm standard deviation, letters indicates significantly different groups (Wilcoxon pairwise test)

Intertidal sediments were more gravelly, sign of stronger hydrodynamics, except for the area 3 (Table 1). There is a gradient of decreasing particle size from slow to fast growing area (Table 1), area 3 differing from the other areas (two-way PERMANOVA, pseudo-F_(2,12) = 4.5595, p = 0.007), with no interaction area x bathymetric levels (two-way PERMANOVA, pseudo-F_(2,12) = 2.3799, p = 0.052).

Table 1. Grain size fraction of each site (mean percent \pm standard deviation)

Grain size	Area 2		Area 1		Area 3	
	intertidal	subtidal	intertidal	subtidal	intertidal	subtidal
Gravel	40.1 \pm 7.7	17.0 \pm 15.3	38.2 \pm 5.6	23.8 \pm 8.9	5.1 \pm 3.9	12.9 \pm 2.4
Very coarse sand	25.9 \pm 9.9	21.2 \pm 17.3	19.6 \pm 0.6	21.8 \pm 9.7	13.7 \pm	14.6 \pm 4.7
Coarse sand	14.3 \pm 8.0	14.8 \pm 5.9	14.1 \pm 0.9	18.2 \pm 3.8	19.2 \pm	17.5 \pm 7.0
Medium sand	7.1 \pm 3.2	30.4 \pm 24.9	18.3 \pm 3.2	18.0 \pm 5.4	27.4 \pm	30.7 \pm 4.5
Fine sand	7.2 \pm 8.4	13.4 \pm 9.0	8.2 \pm 2.1	12.6 \pm	30.7 \pm	22.7 \pm 14.3
Very fine sand	3.1 \pm 2.7	2.4 \pm 0.9	1.1 \pm 0.6	4.6 \pm 5.8	3.2 \pm 0.9	1.3 \pm 1.0
Silt	2.2 \pm 2.7	0.7 \pm 0.4	0.4 \pm 0.2	1.0 \pm 0.7	0.8 \pm 0.3	0.4 \pm 0.3

Food availability

TPOM and Chlorophyll *a* were compared between area for sampling in water column and between area and bathymetric levels for sediments. The quantity of TPOM in the water column did not differ between areas (mean = 1.3 \pm 0.3 mg L⁻¹, one-way ANOVA, $F_{(2,14)} = 1.9$, $p = 0.192$), but there was significantly more chlorophyll *a* in area 2 (3.7 \pm 0.3 μ g L⁻¹) than in area 1 (2.7 \pm 0.3 μ g L⁻¹; one-way ANOVA, $F_{(2,14)} = 7.4$, $p = 0.008$; Tukey's HSD, $p = 0.006$). Area 3 values were between those of area 2 and area 1 at a mean of 3.3 \pm 0.2 μ g L⁻¹. For the surficial sediment TPOM, we found a significant interaction area \times bathymetric levels but no clear pattern was observed (two-way ANOVA, $F_{(2,24)} = 15.5$, $p <$

0.0001). TPOM values varied from $172 \pm 82 \text{ mg m}^{-2}$ in area 1 _{subtidal} to $474 \pm 143 \text{ mg m}^{-2}$ in area 2 _{intertidal}. Chlorophyll *a* values in the surficial sediments differed significantly according to both areas (two-way ANOVA, $F_{(2,24)} = 19.1$, $p < 0.0001$) and bathymetric levels (two-way ANOVA, $F_{(1,24)} = 13.7$, $p = 0.005$; Tukey's HSD, $p = 0.006$). Concentrations were highest in area 2 ($215 \pm 101 \text{ mg m}^{-2}$) compare to area 1 ($116 \pm 54 \text{ mg m}^{-2}$; Tukey's HSD, $p = 0.005$) and to area 3 ($64 \pm 43 \text{ mg m}^{-2}$; Tukey's HSD, $p < 0.0001$). Between the two bathymetric levels, there was more chlorophyll *a* in intertidal ($167 \pm 100 \text{ mg m}^{-2}$) than in subtidal surficial sediments ($96 \pm 73 \text{ mg m}^{-2}$) and no interaction area x bathymetric levels was found (two-way ANOVA, $F_{(2,24)} = 0.2$, $p = 0.852$).

Growth

An interaction between 'area' and 'bathy' factors affected the height of *V. verrucosa* at 1 year (h age 1) and 5 years (h age 5) and no clear trend could be identified at those ages (Table 2). The same interaction was found for K, but *a posteriori* comparisons were not significant. For the 9 years heights (h age 9), datas were pooled per areas to obtain sufficient replicates ($n = 55$) to perform the statistical analyses. The growth of *V. verrucosa* in area 3 is significantly higher for three parameters: L_{∞} , t_0 and ϕ' (Table 2).

Table 2. Parameters of growth (\pm standard deviation) of *V. verrucosa* from the different sites, lines connecting site indicates significant groups (Student *t* test or Tukey's HSD, $p > 0.05$). Intertidal = i, subtidal = s, sites = 1, 2, 3.

Variable	ANOVA results		Post-hoc tests						
h1	2-way	Area	$p = 0.545$	-----					
		Bathy	$p = 0.072$	2i	3s	1i	3i	1s	2s
		Area x Bathy	$p = \mathbf{0.017}$	5.9 \pm 2.1	6.0 \pm 2.6	6.1 \pm 2.4	6.8 \pm 1.4	7.1 \pm 2.5	8.0 \pm 2.5
h5	2-way	Area	$p = 0.158$	-----					
		Bathy	$p = \mathbf{0.037}$	1s	2i	3i	1i	3s	2s
		Area x Bathy	$p = \mathbf{0.043}$						
h9	1-way	Area	$p = \mathbf{0.024}$	-----					
				1	2	3			
				38.7 \pm 3.3	40.1 \pm 2.6	41.3 \pm 3.0			
K	2-way	Area	$p = 0.728$						
		Bathy	$p = 0.180$						
		Area x Bathy	$p = \mathbf{0.036}$	NS $K_{\text{mean}} = 0.35 \pm 0.25$					
L_{∞}	2-way	Area	$p = \mathbf{0.001}$	-----					
		Bathy	$p < \mathbf{0.001}$	1	2	3	i	s	
		Area x Bathy	$p = 0.084$	44.1 \pm 7.0	44.5 \pm 6.2	47.0 \pm 1.2	43.6 \pm 4.0	46.7 \pm 0.4	
t_0	2-way	Area	$p < \mathbf{0.001}$	-----					
		Bathy	$p = 0.501$	1	2	3			
		Area x Bathy	$p = 0.542$	-1.7 \pm 1.6	-1.9 \pm 0.0	-4.0 \pm 1.0			
ϕ'	2-way	Area	$p < \mathbf{0.001}$	-----					
		Bathy	$p = 0.202$	1	2	3			
		Area x Bathy	$p = 0.372$	2.8 \pm 0.1	2.8 \pm 0.2	2.9 \pm 0.1			

Stable Isotopes

No significant differences were found between $\delta^{15}\text{N}$ in the clam tissues, attesting of similar trophic level (two-way ANOVA, $p > 0.05$ for area, bathymetric level and their interactions). Corresponding $\delta^{13}\text{C}$ ratios varied between -21.1‰ and -20.0‰ , and we observed a significant interaction between areas and the bathymetric level (two-way ANOVA, $F_{(2,12)} = 6.5803$, $p = 0.012$). This could suggest different sources of carbon used for food, but as no clear pattern could be observed and values were very similar, we consider that all clam samples were belong to the same group (Fig. 4).

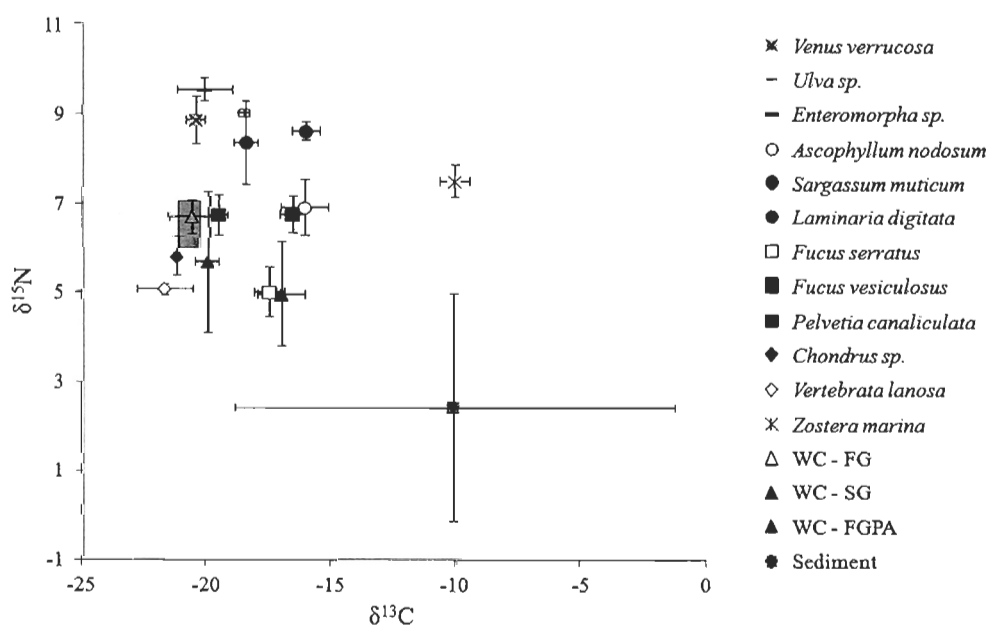


Figure 4. Mean ($\text{‰} \pm$ standard deviation) $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of *V. verrucosa* and its potential food sources; WC: Water column. Warty venus food source according to theoretical isotopic fractionation is figured by the gray zone.

Seagrasses and Chlorophyceae (*Ulva* sp. and *Enteromorpha* sp.) were excluded as potential food sources for *V. verrucosa*, as well as the sediments, which values were highly variables (Fig. 4) but still out of the range of the theoretical isotopic fractionation (TIF, McCutchan et al. 2003) of *V. verrucosa* applied in this study at 0.4‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and 2.3‰ for $\delta^{15}\text{N}$. Based on the TIF values, *V. verrucosa* should feed on a water column source, which is very variable in our study probably due to the tidal cycle and to some local effects (Fig. 4). Phaeophyceae appears to mix with the water column signal, in particular for *Pelvetia canaliculata*. Rhodophyceae (*Chondrus* sp. and *Vertebreta lanosa*) and could also be in the range of the theoretical food source, being more depleted in ^{13}C and ^{15}N . Although the isotopic signal associated to water column samples was highly variable, related C/N ratios fluctuated between the classical range of macroalgae ($4 < \text{C/N} < 10$, Meyers 1997) suggesting their contribution to the water column.

Lipids

Total FAs concentration (sum of each fatty acids) was significantly higher in the digestive glands of *V. verrucosa* in intertidal sites (two-way ANOVA, $F_{(2,24)} = 4.4$, $p = 0.047$, Table 3), with no significant differences between areas ($p = 0.450$) and the interaction ($p = 0.910$). Same pattern was found for the Condition Index (CI), with no significant differences between areas ($p = 0.374$) and interaction ($p = 0.941$), but better CI in *V. verrucosa* from intertidal sites (two-way ANOVA, $F_{(2,114)} = 13.9$, $p = 0.0003$, Fig. 5). FAs profiles of digestive glands were different between the two bathymetric levels (two-way PERMANOVA, Pseudo- $F_{(1,24)} = 3.8$, $p = 0.013$, Table 3), but not between areas ($p =$

0.509) and without interaction ($p = 0.876$). The SIMPER analysis showed that their composition was similar at more than 88%.

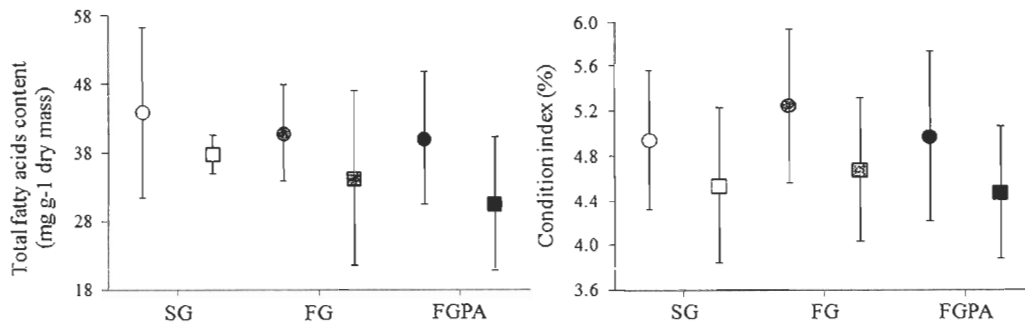


Figure 5. Left panel: Total fatty acids content of the digestive gland (\pm standard deviation) of *V. verrucosa*; Right panel: Condition Index ($\% \pm$ standard deviation); circles or squares correspond to either intertidal or subtidal zones respectively.

FA compositions of elements identified as a potential food source, either by the isotopic results or by similarity with the FAs digestive glands of *V. verrucosa* are shown in Table 3 (water column, sediments, Phaeophyceae and Rhodophyceae macroalgae). For the Phaeophyceae, only the Fucaceae group, which includes *A. nodosum*, *F. serratus*, *F. vesiculosus* and *P. canaliculata*, is shown in Table 3, as their lipidic profiles were similar at 90.2%. Main FAs of Phaeophyceae (data not shown) were the same as the Fucaceae group (Table 3) with small variations of their relative proportions, less than 6%, except for *Sargassum muticum* profiles, for which C16:0 was higher ($24.5 \pm 1.7\%$) and C18:1 ω 9 was lower ($7.6 \pm 0.4\%$) than that proportion. A significant difference was found between the lipids profiles associated to water column samples from the three areas (one-way PERMANOVA, Pseudo- $F_{(2,12)} = 4.1284$, $p = 0.0003$, Table 3), but their similarities

exceeded 92%. Main FAs of the water column were C14:0, C16:0, C16:1 ω 7, C18:4 ω 3, C20:5 ω 3 and C22:6 ω 3 (Table 3).

The most similar sources in term of FA compositions of digestive glands were water column samples (> 67%), *V. lanosa* (> 68%) and Phaeophyceae (> 46%) respectively, regardless of the sediment samples which, as shown by isotopic markers, are to be excluded as a direct potential source (Fig. 6).

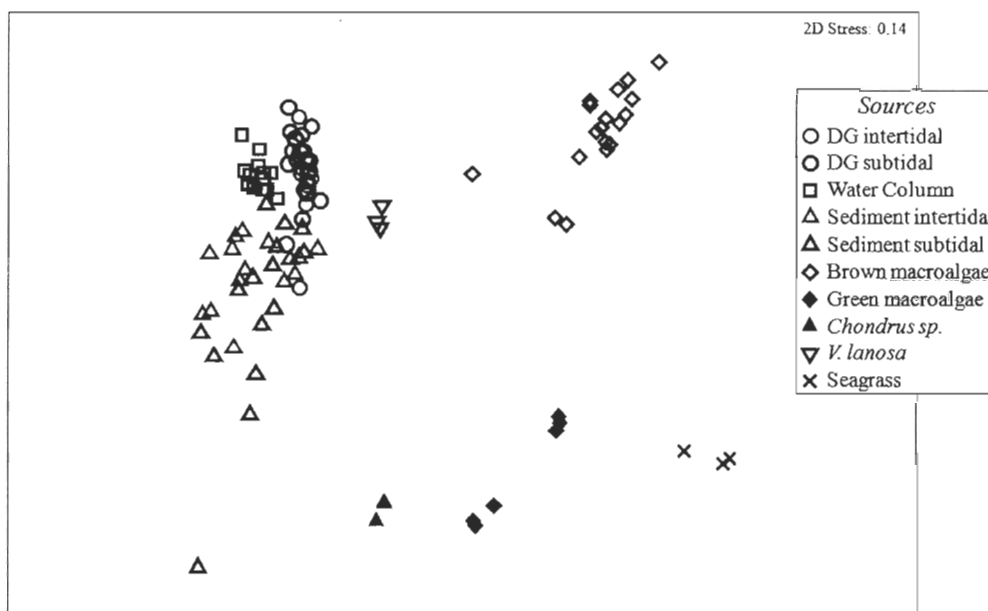


Figure 6. n-MDS of the Bray-Curtis similarity matrix based on the relative abundance of FAs profiles associated to digestive glands (DG) of either intertidal or subtidal populations (open circle) and the potential food sources as water column (open square), sediments either intertidal or subtidal (open triangle), Pheophyceae (open losange), Chlorophyceae (plain losange), *Chondrus* sp. (plain triangle), *Vertebrata lanosa* (open down triangle) and seagrasses (x).

Contributions of important FAs associated to Phaeophyceae and Rhodophyceae macroalgae (C18:1 ω 9 and C20:4 ω 6) were negligible (< 2%) in the digestive glands (Table 3). For both macroalgae, the FA profiles were Phaeophyceae from those of *V. verrucosa*'s digestive glands as shown by n-MDS analysis (Fig. 6).

Table 3. Fatty acid compositions (mean percent \pm standard deviation) of the digestive gland of *V. verrucosa* in the intertidal and subtidal sites, Water Column (WC) and Fucaceae, bold and letters indicates significantly different groups (Tukey's HSD, $p > 0.05$), TFA: Total fatty acids (mg g^{-1} dry mass)

Fatty acids	Digestive glands		Water Column			Sediments		Fucaceae	<i>V. lanosa</i>	<i>Chondrus sp.</i>
	Intertidal ^a	Subtidal ^b	SG ^a	FG ^b	FGPA ^c	Intertidal ^a	Subtidal ^b			
Saturated										
12:0	0	0	1.1 \pm 0.2	0.9 \pm 0.1	1.1 \pm 0.5	0.6 \pm 0.4^a	2.4 \pm 0.4^b	0	0	2.0 \pm 0.6
14:0	8.8 \pm 1.4^a	6.8 \pm 1.0^b	20.1 \pm 1.4^{ab}	19.0 \pm 0.8^a	21.0 \pm 1.1^b	3.7 \pm 0.6^a	6.8 \pm 0.6^b	10.5 \pm 1.0	2.7 \pm 0.1	18.7 \pm 2.3
15:0	0.5 \pm 0.1	0.5 \pm 0.1	0.8 \pm 0.1^{ab}	0.7 \pm 0.1 ^a	0.9 \pm 0.1 ^b	1.4 \pm 0.9	1.4 \pm 0.9	0.4 \pm 0.1	0.4 \pm 0.0	0.6 \pm 0.1
16:0	23.1 \pm 4.7	21.5 \pm 2.5	17.0 \pm 1.7	17.0 \pm 0.9	17.0 \pm 0.7	25.5 \pm 3.3	27.2 \pm 3.3	14.4 \pm 2.1	24.7 \pm 0.6	55.2 \pm 3.8
18:0	4.2 \pm 0.9	4.1 \pm 1.0	3.6 \pm 1.0	3.2 \pm 0.6	4.1 \pm 0.7	4.0 \pm 1.2^a	11.1 \pm 1.2^b	1.0 \pm 0.5	1.2 \pm 0.0	1.8 \pm 0.5
20:0	0	0	1.4 \pm 0.1 ^a	1.2 \pm 0.1 ^a	1.0 \pm 0.1 ^b	0.3 \pm 0.3	0.5 \pm 0.3	0.3 \pm 0.1	0.2 \pm 0.0	0
Σ SFA	36.5 \pm 7.1^a	32.9 \pm 4.5^b	44.0 \pm 4.6^{ab}	42.0 \pm 2.6^a	45.1 \pm 3.1^b	35.5 \pm 6.7^a	49.3 \pm 6.7^b	26.6 \pm 3.8	29.1 \pm 0.8	78.3 \pm 7.3
Branched										
15:0 (iso)	0	0	0.4 \pm 0.1 ^a	0.4 \pm 0.1 ^a	0.7 \pm 0.2 ^b	0.8 \pm 0.2^a	1.1 \pm 0.2^b	0.0 \pm 0.0	0.3 \pm 0.0	0
15:0 (anteiso)	0	0	0.4 \pm 0.1 ^a	0.3 \pm 0.1 ^a	0.6 \pm 0.2 ^b	0.7 \pm 0.3^a	1.1 \pm 0.3^b	0.0 \pm 0.1	0.3 \pm 0.0	0
Σ Branched	0	0	0.8 \pm 0.2^a	0.7 \pm 0.1 ^a	1.3 \pm 0.5 ^b	1.5 \pm 0.7^a	2.2 \pm 0.5^b	0.0 \pm 0.1	0.6 \pm 0.0	0
Monounsaturated										
14:1	1.9 \pm 0.4	2.2 \pm 0.5	0	0	0	0.1 \pm 0.2	0.2 \pm 0.2	0.1 \pm 0.1	0	0
16:1 ω 9	0.1 \pm 0.0^a	0.2 \pm 0.1^b	1.4 \pm 0.2 ^a	1.0 \pm 0.1 ^b	1.3 \pm 0.1 ^a	0.9 \pm 0.4	1.2 \pm 0.4	0.9 \pm 0.5	1.4 \pm 0.3	1.0 \pm 0.3
16:1 ω 7	10.0 \pm 1.3	9.3 \pm 1.1	15.0 \pm 0.8	16.1 \pm 0.6	14.9 \pm 1.4	26.0 \pm 5.7^a	14.5 \pm 5.7^b	1.4 \pm 0.5	9.3 \pm 1.0	1.0 \pm 0.2
18:1 ω 9	1.4 \pm 0.3	1.4 \pm 0.2	2.4 \pm 0.4	2.2 \pm 0.2	2.0 \pm 0.3	2.4 \pm 0.3	2.7 \pm 0.3	22.5 \pm 3.4	4.1 \pm 0.1	7.8 \pm 0.6
18:1 ω 7	5.7 \pm 0.9	5.1 \pm 0.7	2.0 \pm 0.2	2.0 \pm 0.3	2.4 \pm 0.4	3.9 \pm 0.9	3.2 \pm 0.7	0.3 \pm 0.2	10.5 \pm 0.6	1.8 \pm 0.2
20:1 ω 7	1.4 \pm 0.3	1.4 \pm 0.4	0	0	0	0.2 \pm 0.2	0.1 \pm 0.2	0	0	0
Σ MFA	20.5 \pm 3.2^a	19.5 \pm 3.0^b	20.9 \pm 1.6	21.3 \pm 1.2	20.6 \pm 2.1	33.5 \pm 7.5^a	21.9 \pm 7.5^b	25.2 \pm 4.6	25.3 \pm 2.0	11.5 \pm 1.3
Polyunsaturated										
16:2 ω 4	0.9 \pm 0.1	0.9 \pm 0.2	2.0 \pm 0.1 ^a	1.7 \pm 0.1 ^b	1.8 \pm 0.2 ^{ab}	1.4 \pm 0.3^a	0.9 \pm 0.3^b	0.1 \pm 0.1	2.2 \pm 0.5	0
16:3 ω 4	0.5 \pm 0.1	0.5 \pm 0.2	1.0 \pm 0.2	0.8 \pm 0.2	0.8 \pm 0.2	1.7 \pm 0.4	1.6 \pm 0.4	0.0 \pm 0.1	0.5 \pm 0.0	0
16:4 ω 1	0.9 \pm 0.1^a	1.1 \pm 0.3^b	2.8 \pm 0.7	1.9 \pm 0.5	2.6 \pm 0.7	0.4 \pm 0.2	0.4 \pm 0.2	0.0 \pm 0.0	0	0
18:2 ω 6	0.7 \pm 0.1	0.7 \pm 0.1	1.4 \pm 0.1	1.3 \pm 0.1	1.2 \pm 0.1	1.5 \pm 0.6^a	1.0 \pm 0.6^b	10.9 \pm 0.9	3.3 \pm 0.1	0.9 \pm 0.2
18:3 ω 3	0.7 \pm 0.1^a	0.8 \pm 0.1^b	1.5 \pm 0.1^a	1.8 \pm 0.1^b	1.1 \pm 0.1 ^c	1.4 \pm 1.1	0.7 \pm 1.1	4.4 \pm 0.8	2.5 \pm 0.6	0
18:4 ω 3	3.2 \pm 0.7	3.5 \pm 0.7	5.8 \pm 0.2^a	6.0 \pm 0.1^a	4.6 \pm 0.2^b	1.1 \pm 0.3	1.2 \pm 0.3	4.0 \pm 0.8	1.2 \pm 0.4	0
20:2 ω 7	0.6 \pm 0.1	0.6 \pm 0.2	0.6 \pm 0.0^a	0.5 \pm 0.0^{ab}	0.5 \pm 0.1^b	0.2 \pm 0.3	0.1 \pm 0.3	1.1 \pm 0.7	0.2 \pm 0.1	0
20:4 ω 6	1.8 \pm 0.4^a	1.5 \pm 0.3^b	1.2 \pm 0.1	1.4 \pm 0.1	1.2 \pm 0.2	2.8 \pm 1.4	2.5 \pm 1.4	14.7 \pm 1.2	6.3 \pm 1.1	5.6 \pm 1.7
20:5 ω 3	16.3 \pm 3.6	18.6 \pm 3.4	10.1 \pm 0.6	11.4 \pm 0.7	10.5 \pm 1.1	7.0 \pm 3.1	6.7 \pm 3.1	7.1 \pm 0.9	22.4 \pm 0.9	2.7 \pm 0.5
22:2 ω 9	1.4 \pm 0.3 ^a	1.9 \pm 0.6 ^b	0	0	0	0.1 \pm 0.3	0.0 \pm 0.3	0	0	0
22:4 ω 6	0.9 \pm 0.2 ^a	1.2 \pm 0.2 ^b	0	0	0	0	0	0	0	0
22:5 ω 3	1.1 \pm 0.2 ^a	1.5 \pm 0.4 ^b	0	0	0	0.4 \pm 0.2	0.4 \pm 0.2	0	0.2 \pm 0.0	0
22:6 ω 3	4.6 \pm 1.2 ^a	5.8 \pm 1.1 ^b	4.9 \pm 0.4 ^a	6.3 \pm 1.2 ^b	5.2 \pm 1.3 ^{ab}	1.1 \pm 0.2	0.9 \pm 0.2	1.2 \pm 0.2	0.8 \pm 0.5	0
Σ PUFA	33.9 \pm 7.3^a	38.7 \pm 7.5^b	32.0 \pm 2.7^{ab}	33.7 \pm 3.1^a	30.0 \pm 4.2^b	19.2 \pm 8.6	16.4 \pm 8.6	44.2 \pm 6.0	39.6 \pm 4.2	9.2 \pm 2.4
TFA	41.6 \pm 9.4^a	34.2 \pm 7.1^b	30.3 \pm 5.4	38.1 \pm 5.2	27.7 \pm 11.7	0.1 \pm 0.04^a	0.08 \pm 0.03^b	1.8 \pm 1.1	0.8 \pm 0.1	0.3 \pm 0.0

DISCUSSION

Our results clearly show that growth differences at a local scale are not explained by differential trophic resources in the Chausey Archipelago. In this study, long term (stables isotopes) or more recent food (FAs profiles of the digestive glands) assimilations did not differ between sites. Food availability is a major factor influencing growth rates of bivalves (Richardson et al. 1980; Nerot et al. 2012). In the Mediterranean Sea, Arneri et al. (1998) found better growth rates where the quantity of nutrients was higher with similar temperatures among sites, suggesting that food availability plays an important role in the growth of venerids. Moreover, no changes were found in the amount of TPOM between all sites, but the lowest growth rates observed in our work were associated to the areas with the richest chlorophyll *a* concentrations. All these indicators of food availability suggest that we cannot discriminate growth rate differences of *V. verrucosa* observed in Chausey Archipelago with this factor.

Amongst other environmental factors that influence bivalve growth, salinity and density of adults could be crucial but the Chausey islands are located 17 km from the Normand coasts and isolated from freshwater inputs (Royer et al. 2012), and the mean densities of *V. verrucosa* are very low ($X = 0.27 \pm 0.05$ individuals m^{-2} ; Gaillard 2010), fourteen times less than in the 'Rade of Brest' (Pitel-Roudaut et al. 2006). Moreover, temperatures and emersion times were similar between sites of same bathymetric level.

Height of waves was one highly variable parameter between the studied areas and it is well known that waves generate strong hydrodynamic benthic boundary layers stress (Vogel 1984; Dame 1996). Slow-growing site was effectively characterized by higher wave

amplitudes. Whereas moderate levels of turbulence can favor passive filter-feeding by decreasing the pumping activity of bivalves and also avoid food depletion, high turbulence levels often inhibit feeding processes due to a differential pressure between the exhalant and inhalant aperture of the siphon (Wildish and Saulnier 1993) and can induce shells closure (Wildish and Kristmanson 2005). For a filter-feeder, the shell closure induces the impossibility to feed, which will reduce the potential energy input for *V. verrucosa* and might lead to a diminution of the growth rate. Also, a strong hydrodynamic influence the sediment stability and can dislodge the species in place (Rufino et al. 2010). The movements induce to reburied can be costly in energy for bivalves (Urban 1994). In the Chausey archipelago, we suggest that the hydrosedimentary stress, generating sediment instability, could have a major influence on the *V. verrucosa* growth.

Trophic resources

Coupled approaches of isotopic and fatty acids methods showed that the Chausey *V. verrucosa* feeds mostly on pelagic microalgae but also that this diet is enriched dissolve exudates of Rhodophyceae and Phaeophyceae macroalgae. The *V. verrucosa*'s diet could be inferred from stable isotopes' results, as each source showed a distinct signal (Riera et al. 2004). The content of the water column was identified as the main food source with the isotopic fractionation factor of 0.4‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and 2.3‰ for $\delta^{15}\text{N}$, which is a mean for aquatic animals (McCutchan et al. 2003; Belicka et al. 2012). From isotopic signals, sediments were excluded as food source even if their FAs profiles show similarity with those of digestive gland and water column samples. This could be explained by the

prevalence of similar microalgae markers at both water and sediment samples such as diatoms (C16:1 ω 7 and C20:5 ω 3) and dinoflagellates (C18:4 ω 3 and C22:6 ω 3; Dalsgaard et al. 2003, Kelly and Scheibling 2012). Similarity between lipids profiles of *V. verrucosa*'s tissues and of water column samples emphasize the conclusion that *V. verrucosa* is a strict filter-feeder species.

The benthic food web is supported by many sources of primary producers (macroalgae, vascular plants, phytoplankton...) and it can be hard to distinguish their specific contribution when diet is omnivorous (Dalsgaard et al. 2003; Kelly and Scheibling 2012). We observed a great variation of stable isotopes of the suspended particulate organic matter in the water column. This variability could be caused by blooms of phytoplankton at a very local scale or to different particulate organic matter enrichment of $\delta^{13}\text{C}$ from the water masses, depending if they come from inshore or offshore (Miller and Page 2012). A great challenge in characterizing the suspended particulate organic matter in the water column is to separate phytoplankton from macrophytes detritus (Kelly and Scheibling 2012). Here the isotopic results suggest that Rhodophyceae and Phaeophyceae macroalgae, which are common in the Chausey Archipelago (Lami 1972), would excrete exudates that might be associated to the particulate organic matter of water column. Phaeophyceae and Rhodophyceae macroalgae can secrete exudates that could play a significant role as a carbon source in nearshore systems (Alber and Valiela 1996; Fredriksen 2003; Gollety et al. 2010), either as aggregates or dissolved organic material to a various levels of contribution (Cranford and Grant 1990; Alber and Valiela 1996). Because those exudates might not be lipidic, this could explain why macroalgae traces are found in isotopes signals of the water

column and not in *V. verrucosa*. It is not the first time that *V. verrucosa* has been shown to assimilate dissolved exudates, especially when originating from bacteria over phytoplankton (Amouroux 1984). Thus, there is still a need to understand the nature and the ecological roles of such macroalgal exudates.

Mechanism of compensatory growth

No growth differences could be observed between intertidal and subtidal *V. verrucosa* in this macrotidal environment (15.5 m), although intertidal specimens were submitted to potential thermal (exposure up to 25°C with a 10°C thermal range within 12h) and emersion stresses. The limits of thermal tolerance of this species are not well defined, but it has been shown that the tidal cycle in temperate areas slows down the growth rate for many other bivalves, like cockles (Richardson et al. 1980; de Montaudoin 1996) and mussels in temperate areas (Menai Strait, UK) which growth is slower under 3°C and over 20°C (Almada-Villela et al. 1982). Those lower growth rates could be related to others factors in the intertidal environment, especially in macrotidal areas, such as physiological stress originated from high-temperature variations (Thompson 1984; Pernet et al. 2007). In the Mediterranean Sea, Ameri et al. (1998) hypothesized that high summer temperatures could inflate *V. verrucosa*'s metabolism and decrease growth performance. Emersion could also restrain access to food supply and affect condition index (de Montaudoin 1996). *V. verrucosa* in intertidal showed the same growth performances as in subtidal, but had higher total lipid concentrations in the digestive glands and better condition index. These results could suggest that *V. verrucosa* can adapt its filtration rate during immersion in the

intertidal zone to ingest more food than in the subtidal zone. Similar acclimatization pattern had already been observed on the cirriped *Semibalanus balanoides* and was also suggested in the cockle *Cerastoderma edule* (Richardson et al. 1980). This acclimatization pattern could be defined as a mechanism of compensatory growth, which is an energy supplementing adaptation resulting in more nutritional input per unit immersion time in intertidal as opposed to subtidal individuals of the same population, as described by Gillmor (1982). Those physiological trade-offs are complex (Bayne 2004) and better knowledge of the *V. verrucosa*'s metabolism is needed to define this intertidal strategy.

CONCLUSION

V. verrucosa appears to be a strict filter-feeder in the Chausey Archipelago, feeding mainly on microalgae of the water column but with the capacity to use carbon from dissolved exudates of Rhodophyceae or Phaeophyceae macroalgae as food sources. These carbon sources are probably easily available in this area by the large abundance of these macroalgae in the Chausey Archipelago. As *V. verrucosa* from different sites at same intertidal level ingests similar quantity and quality of food sources at the long-term, we conclude that the hydrodynamic conditions generated by waves are the major factor controlling growth performance in this Archipelago. Furthermore, mechanisms of compensatory growth have been revealed in intertidal populations. All these new knowledge on the physiology of *V. verrucosa* should be taken into account for sustainable management programs of the Chausey populations.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors especially thank M.-F. Bernard, Y. Turgis ('Syndicat Mixte Espaces Littoraux de la Manche'(SyMEL)) and J.-M. Mortillaro (MNHN) for helping us during the field work and to the fisherman P. Delacour and his crew for collecting warty venus specimens so close from the rocks! We thank also C. Boinet and J. Fournier from the CRESCO (Dinard, France), E. Dabas from the LASAA/LEMAR (Brest, France) and J. Granger for their technical support in either dredge improvements, shell sample work and laboratory analyses. We would also like to thanks L. Godet from Géolittomer (Nantes, France) and C. Hubas from the MNHN (Paris, France) for great help with the figures. Financial support, including an MSc grant to V. Perez, was provided by National Agencies (Agence de l'eau Seine Normandie AESN, SyMEL, Agence des Aires Marines Protégées AAMP) in the context of 'Marine Protected Areas in the Atlantic Arc' (MAIA) project. Special thanks to the 'Réseau d'Aquaculture du Québec' (RAQ) for providing complementary funds for meetings or symposiums trips by scientists and students and also for technical support at the ISMER/UQAR. We are grateful to the 'Fonds de Recherche du Québec - Nature et Technologies' (FQRNT) for providing a grant to V. Perez for a 8 months stage in MNHN Paris to do the fatty acid analyses.

CONCLUSION

Dans le but de mieux comprendre la cause des différences de croissance des praires de l'archipel des îles Chausey, deux hypothèses spécifiques ont été testées pendant ce projet de maîtrise. La première hypothèse stipulait que les sources d'alimentation de la praire fluctuent selon les secteurs de l'archipel et selon le niveau bathymétrique. La deuxième hypothèse à tester était que les performances de croissance de la praire sont conditionnées à la fois par l'alimentation et par la dynamique hydro-sédimentaire. Afin de répondre à ces hypothèses, plusieurs objectifs spécifiques ont été mis en place. Tout d'abord, l'environnement hydro-sédimentaire et la température ont été caractérisés afin de discriminer leurs effets potentiels sur la croissance de la praire. Le deuxième objectif spécifique consistait à caractériser et identifier les sources d'alimentation utilisées par les praires à l'aide de marqueurs trophiques. La croissance des praires a ensuite été caractérisée par sclérochronologie. Finalement, à l'aide de toutes ces données, le dernier objectif consistait à expliquer les différences de croissance observées entre les sites.

De façon générale, il est attendu que les bivalves filtreurs se nourrissent de la matière organique présente dans la colonne qu'ils filtrent (McIntyre et Eleftheriou 2005). L'analyse de la colonne d'eau a révélé une composition en acides gras de cette ressource significativement différente entre les sites, quoique similaire à plus de 92%. La quantité de chlorophylle *a* varie aussi entre les sites. Ces variations locales à la fois qualitative et

quantitative de la ressource alimentaire de la praire entre les sites semblaient confirmer notre première hypothèse spécifique et justifiaient de déterminer ce qui est réellement assimilé par la praire. Pour ce faire, la combinaison des deux approches trophiques s'est révélée judicieuse. Tout d'abord, les isotopes stables du carbone et de l'azote ont permis d'associer une source d'alimentation théorique aux échantillons de tissus de praire par fractionnement isotopique (Peterson et Fry 1987; McCutchan et al. 2003). Cet outil a permis de révéler que la praire, bivalve filtreur, se nourrissait de la matière organique contenue dans la colonne d'eau. Les acides gras permettent de retracer la signature spécifique de certains producteurs primaires (Dalsgaard et al. 2003). Les données relatives aux acides gras de cette étude corroborent les résultats isotopiques et révèlent que les praires se nourrissent en effet d'algues photosynthétiques présentes dans la colonne d'eau, leur signature lipidique spécifique étant retrouvée à la fois dans la colonne d'eau et dans la glande digestive. De plus, le chevauchement de la signature isotopique de la colonne d'eau et de celle des macroalgues brunes, particulièrement abondantes dans l'archipel des îles Chausey (Lami 1972, Godet 2008), indiquent que leurs détritiques se mélangent à la colonne d'eau. Par contre, les acides gras marqueurs de ces macroalgues brunes ne se retrouvent pas en grande quantité dans la colonne d'eau. La combinaison de ces méthodes a donc permis de démontrer que ces résidus de macro-algues entraient effectivement dans l'alimentation de la praire mais sous forme dissoute et non particulaire.

Ces approches trophiques combinées ont permis de déterminer l'alimentation des praires, mais le type de nourriture assimilé à long terme, à travers l'utilisation d'isotopes stables, ne présente aucune différence entre les sites. Par contre, à plus court terme, c'est-à-

dire par l'analyse qualitative des acides gras de la glande digestive, une différence significative est notée entre les praires de l'estran et celles en infralittoral. La première hypothèse est donc partiellement confirmée, puisque l'alimentation de la praire est variable entre les deux niveaux bathymétriques, mais elle n'est pas significativement différente entre les secteurs.

Les résultats isotopiques ainsi que les profils en acides gras des glandes digestives, sans différences significatives, démontrent que les variations de performances de croissance, entre les différents secteurs de l'archipel, ne sont pas attribuables à la ressource trophique. La température et le temps d'émersion entre les secteurs d'un même niveau bathymétrique sont également équivalents. Le paramètre variant le plus dans l'archipel est l'intensité de l'hydrodynamisme et l'instabilité sédimentaire. Les caractéristiques hydro-sédimentaires d'un milieu déterminent la distribution des bivalves (McLachlan 1990). Dans le cas d'une forte instabilité sédimentaire, les bivalves peuvent être délogés du sédiment (Gosling 2003). Les déplacements de ces invertébrés pour s'enfouir de nouveau et replacer les siphons sont très coûteux en énergie (Gosling 2003). Cet investissement en énergie pour se repositionner peut donc restreindre celle disponible pour la croissance. De plus, une turbulence modérée favorise la filtration passive et permet au bivalve d'accumuler des réserves sans grande dépense énergétique, comme c'est le cas dans le site 3, où les plus fortes performances de croissances vont de pair avec l'hydrodynamisme le plus faible. À l'opposé, le secteur 2, où les performances de croissances des praires sont les plus faibles, présente le plus fort hydrodynamisme. Le stress généré par l'intensité de l'hydrodynamisme est donc suggéré comme le facteur ayant le plus d'influence sur les performances de

croissance des praires de l'archipel des îles Chausey. La deuxième hypothèse est donc aussi partiellement confirmée, les différences de croissance entre les secteurs de l'archipel étant attribuables à la dynamique hydrosédimentaire et non à l'alimentation.

Une analyse saisonnière de la ressource permettrait d'apporter plus de précisions sur les variations annuelles de la production primaire dans l'archipel. En effet, dépendamment de sa biomasse, la remise en suspension du microphytobenthos par la marée est susceptible de varier au cours des saisons (Guarini et al. 2004). Durant cette étude, la quantité de lipides à la surface de ces sédiments était très faible ($< 0,1 \text{ mg g}^{-1}$ de masse sèche) en comparaison avec celle de la colonne d'eau (environ 32 mg g^{-1} de masse sèche), mais elle peut varier au cours des saisons lors des floraisons phytoplanctoniques (Gosling 2003). Par exemple, le mois précédent notre campagne de terrain, une étude réalisée sur le sédiment superficiel révèle des valeurs de chlorophylle *a* inférieur à 90 mg m^{-2} (Passarelli 2010) alors qu'au mois de mai, des quantités de près de 500 mg m^{-2} ont été retrouvées pour des sédiments de granulométrie semblable dans notre étude. Si l'intensité de déposition des microalgues sur le sédiment reste en augmentation au cours de l'été, la ressource disponible pour la praire pourrait être plus importante après remise en suspension des cellules dans la colonne d'eau. Des données saisonnières sur les flux de matière organique qui entrent dans le réseau trophique pourraient apporter plus de précisions sur leurs variations annuelles et permettre de comprendre leur impact à plus fine échelle sur la croissance de la praire, qui n'est pas forcément visible dans les anneaux de croissance.

Chez plusieurs bivalves fouisseurs, comme la coque *Cerastoderma edule*, l'émersion restreint l'accès à la nourriture et engendre des taux de croissance inférieurs en zone intertidale (de Montaudouin 1996). La praire de Chausey démontre un autre patron de croissance, sans différence de performance de croissance entre les niveaux bathymétriques. Les praires de l'estran accumulent cependant davantage de lipides dans la glande digestive qu'en infralittoral. Cette accumulation de réserve énergétique pourrait correspondre au mécanisme de croissance compensatoire suggéré chez la coque par Richardson et al. (1980) et décrit par Gillmor (1982) comme une adaptation pour acquérir plus d'énergie par un apport nutritionnel plus important par unité de temps d'immersion en intertidal au contraire des individus subtidaux d'une même population.

Ce possible mécanisme de compensation, dû à l'action de la marée, peut être expliqué de deux manières différentes, soit par le métabolisme ou par la régulation de l'entrée de nourriture. D'abord, sachant que les variations de températures ont une forte influence sur le taux métabolique des bivalves (Pilditch et Grant 1999), il est possible que le métabolisme des praires d'un des niveaux tidaux ait une plus grande demande énergétique. Afin d'évaluer le métabolisme de la praire, il serait possible de mesurer les flux d'oxygène et de carbone inorganique dissous en enceintes fermées, par exemple un respiromètre, sur chaque individu, pour vérifier l'énergie dépensée en respiration et déterminer les différences entre les praires des différents sites (Bayne et al 1999).

Les bivalves sont aussi capables de réguler l'entrée et l'assimilation de la nourriture, leur permettant de s'adapter à des milieux thermiques et nutritionnelles très variables

comme les estrans intertidaux (Freitas et al. 2009). La capacité d'assimilation peut être déterminée en calculant la différence entre la masse de nourriture ingérée et celle rejetée (ex. fèces, Bayne 2002; McIntyre et Eleftheriou 2005), en utilisant par exemple la méthode de bio-déposition décrite dans Bayne (1999). Un mécanisme de régulation de la nourriture pourrait être à l'origine des performances de croissance de la praire de l'estran de Chausey, par l'accumulation de nourriture dans la glande digestive.

Par ailleurs, la forte biomasse macroalgale dans l'archipel semble jouer un rôle dans l'alimentation de la praire, mais sa contribution n'a pas pu être formellement quantifiée par nos analyses. L'influence des macroalgues sur l'alimentation des consommateurs secondaires a souvent été suggérée dans la littérature, par exemple par Alber et Valiela (1996), Fredrikson (2003), Riera et al. (2004) et Gollety et al. (2010), mais peu de preuves directes existent, particulièrement en milieu naturel. Dans une optique de compréhension des transferts de matière organique, des recherches futures sur le rôle écologique des exopolymères (sucres, protéines...) produits par les macroalgues sont essentielles au développement d'un bon modèle trophique puisqu'un changement dans la composition algale aurait des répercussions sur la dynamique non seulement des praires mais probablement sur d'autres espèces suspensivores.

Notre étude apporte de nouvelles connaissances sur la physiologie, la croissance et la dynamique de population des praires à l'échelle de l'archipel des îles Chausey, données essentielles à la mise en place d'un plan de gestion. Très prisée, la praire serait l'espèce ciblée par 86% des pêcheurs à pieds en saison de pêche autorisée (printemps et automne;

Le Berre et Peuziat 2012). Nos résultats suggèrent que l'hydrodynamisme influence la croissance de cette dernière entre les secteurs de l'archipel des îles Chausey. Ces données peuvent être couplées à une étude de fréquentation par les pêcheurs à pieds des différents sites étudiés afin de cibler des populations où la combinaison des pressions naturelles et anthropiques (cf. hydrodynamisme et pêche intensive) pourrait engendrer des populations plus vulnérables, qui devraient être protégées en priorité. Les performances de croissance des praires du secteur 2 (voir chapitre 1) sont faibles et l'hydrodynamisme y est le plus fort, mais ce secteur est faiblement impacté par la pêche à pieds (Le Berre et Peuziat 2012). Cette combinaison de facteurs est surtout observée dans le secteur 1 (voir chapitre 1), où une forte fréquentation de pêche est combinée à de faibles performances de croissances (Le Berre et Peuziat 2012). Bien que l'hydrodynamisme du secteur 3 (voir chapitre 1) soit plus stable et exempt de pression de pêche, il convient de maintenir la réserve, puisque ce secteur à forte croissance peut éventuellement être un réservoir de géniteurs qui approvisionne les autres sites en juvéniles (Planes et al. 2000). L'impact de cet effet réserve sur le recrutement des secteurs environnants ainsi que la compréhension des migrations entre les sites sont des données essentielles à acquérir dans l'optique de mise en place d'un plan de gestion durable dans l'archipel des îles Chausey.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Addadi L., Joester D., Nudelman F., Weiner S., 2006, Mollusk shell formation: a source of new concepts for understanding biomineralization processes. *Chem. Eur. J.* 12, 98-987.
- Alber M., Valiela I., 1996, Utilization of microbial organic aggregates by bay scallops, *Argopecten irradians* (Lamarck). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 195, 71-89.
- Allam B., Paillard C., Auffret M., 2000, Alterations in hemolymph and extrapallial fluid parameters in the manila clam, *Ruditapes philippinarum*, challenged with the pathogen *Vibrio tapetis*. *J. Invertebr. Pathol.* 76, 63-69.
- Almada-Villela P.C., Davenport J., Gruffydd L.D., 1982, The effects of temperature on the shell growth of young *Mytilus edulis* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 59, 275-288.
- Amouroux J.M., 1984, Preliminary study on the consumption of dissolved organic matter (exudates) of bacteria and phytoplankton by the marine bivalve *Venus verrucosa*. *Mar. Biol.* 82, 109-112.
- Ansell A.D., 1968, The rate of growth of the hard clam *Mercenaria mercenaria* (L.) throughout the geographical range. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 31, 364-409.
- Arneri E., Giannetti G., Antolini B., 1998, Age determination and growth of *Venus verrucosa* L. (Bivalvia: Veneridae) in the southern Adriatic and the Aegean Sea. *Fish. Res.* 38, 193-198.
- Barbin L., Boarini I., Borasio P.G., Barion P., Fiorini S., Rossi R., Biondi C., 2003, Nitric oxide-mediated arachidonic acid release from perfused *Venus verrucosa* oocytes. *Gen. Comp. Endocr.* 130, 215-221.
- Bayne B.L., 1999, Physiological components of growth differences between individual oysters (*Crassostrea gigas*) and a comparison with *Saccostrea commercialis*. *Physiol. Biochem. Zool.* 72, 705-713.
- Bayne B.L., 2002, A physiological comparison between Pacific oysters *Crassostrea gigas* and Sydney Rock oysters *Saccostrea glomerata*: food, feeding and growth in a shared estuarine habitat. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 232, 163-178.

- Bayne B.L., 2004, Phenotypic flexibility and physiological tradeoffs in the feeding and growth of marine bivalve molluscs. *Integr. Comp. Biol.* 44, 425-432.
- Bayne B.L., Hawkins A.J.S., 1997, Protein metabolism, the costs of growth, and genomic heterozygosity: experiments with the mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Lmk. Physiol. Zool.* 70, 391-402.
- Bayne B.L., Thompson R.J., Widdows J., 1976, Physiology: I. In: Bayne B.L. (ed), *Marine mussels: their ecology and physiology*. IBP 10, Cambridge University Press, Cambridge, p. 121-206.
- Belicka L.L., Sokol E.R., Hoch J.M., Jaffé R., Trexler J.C., 2012, A molecular and stable isotopic approach to investigate algal and detrital energy pathways in a freshwater marsh. *Wetlands.* 32, 531-542.
- Bellamy E., Lefebvre A., Mahé K., De Raféris M., 2009, Croissance de la coque (*Cerastoderma edule*) en baie de Somme – Morphométrie et Marquage, Rapport Ifremer, Boulogne sur Mer, <http://archimer.ifremer.fr/doc/00007/11815/8542.pdf>
- Berger V.J., Kharazova A.D., 1997, Mechanisms of salinity adaptations in marine molluscs. *Hydrobiologia* 355, 115-126.
- Bligh E.G., Dyer W.J., 1959, A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can J. Biochem. Phys.* 37, 911-917.
- Bloom S.A., Simon J.L., Hunter V.D., 1972, Animal-sediment relations and community analysis of a Florida estuary. *Mar. Biol.* 13, 43-56.
- Blott S.J., Pye K., 2001, GRADISTAT: A grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surf. Proc. Land.* 26, 1237-1248,
- Buddemeier R.W., Maragos J.E., Knutson D.W., 1974, Radiographic studies of reef coral exoskeletons: rates and patterns of coral growth. *J. Exper. Mar. Biol. Ecol.* 14, 179-200.
- Caddy J.F., 1989, *Marine invertebrate fisheries: their assessment and management*. FAO, John Wiley & Sons, Rome, 752 p.
- Caut S., Angulo E., Courchamp F., 2009, Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *J. Appl. Ecol.* 46, 443-453.
- Clarke A., 1988. Seasonality in the Antarctic marine environment. *Comp. Biochem. Physiol. B* 90, 461-473.

- CNROP, 1993, Fisheries and stock evaluation in Mauritania: avenues for development and management. Report of the third Working Group of CNROP, Nouadhibou, Mauritania. <http://hdl.handle.net/1834/1246>, Consulté le 10 juillet 2012.
- Cole H.A., 1956, A preliminary study of growth-rate in cockles (*Cardium edule* L.) in relation to commercial exploitation. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. 22, 77-90.
- Cranford P.J., Grant J., 1990, Particle clearance and absorption of phytoplankton and detritus by the sea scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 137, 105-121.
- Dalsgaard J., St John M., Kattner G., Muller-Navarra D., Hagen W., 2003, Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. Adv. Mar. Biol. 46, 225-340.
- Dame R.F., 1996, Ecology of Marine Bivalves: An Ecosystem Approach, CRC Marine Science Series, Boca Raton, Florida, 272 p.
- Dang C., de Montaudouin X., Gam M., Paroissin C., Bru N., Caill-Milly N., 2010, The Manila clam population in Arcachon Bay (SW France): Can it be kept sustainable? J. Sea Res. 63, 108-118.
- de Montaudouin X., 1996, Factors involved in growth plasticity of cockles *Cerastoderma edule* (L), identified by field survey and transplant experiments. J. Sea Res. 36, 251-265.
- Dickie L.M., Boudreau P.R., Freeman K.R., 1984, Influence of stock and site on growth and mortality in the blue mussel (*Mytilus edulis*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41, 134-140.
- Djabali F., Yahiaoui M., 1978, La praire (*Venus verrucosa* L.) en rade de Brest & en baie de Granville: biologie - production - exploitation. Thèse de doctorat en océanographie biologique. Université de Bretagne Occidentale, Brest, 211 p.
- El-Menif N.T., Guezzi Y., Lahbib Y., Ramdani M., Flower R., 2008, Effects of biogenic concretions, epibionts, and endobionts on the relative growth of the clam *Venus verrucosa* in Bizerta Lagoon, Tunisia. J. Shellfish Res. 27, 1087-1092.
- Ezgeta-Balić D., Najdek M., Peharda M., Blazina M., 2012, Seasonal fatty acid profile analysis to trace origin of food sources of four commercially important bivalves. Aquaculture 334, 89-100.
- Ezgeta-Balić D., Peharda M., Richardson C.A., Kuzmanić M., Vrgoč N., Isajlović I., 2011, Age, growth, and population structure of the smooth clam *Callista chione* in the eastern Adriatic Sea. Helgol Mar Res. 65, 457-465.

- FranceAgriMer, 2012, Données de ventes déclarées en halles à marée, Synthèse Février 2012, <http://www.franceagrimer.fr>, Consulté le 10 décembre 2012.
- Fredriksen S., 2003, Food web studies in a Norwegian kelp forest based on stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) analysis. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 260, 71-81.
- Freitas V., Cardoso J.F.M.F., Santos S., Campos J., Drent J., Saraiva S., Witte J.I.J., Kooijman S.A.L.M., Van der Veer H.W., 2009, Reconstruction of food conditions for Northeast Atlantic bivalve species based on Dynamic Energy Budgets. *J. Sea Res.* 62, 75-82.
- Gaillard B., 2010, Gestion d'une espèce à haute valeur patrimoniale dans l'archipel des îles Chausey : rôles respectifs des contraintes environnementales et anthropiques dans la dynamique des populations de la praire *Venus verrucosa* (L., 1758). Gestion des écosystèmes marins et côtiers. Université du Littoral Côte d'Opale de Calais cohabilité USTL, Lille, Master 2 Pro, 69 p.
- Gillmor R.B., 1982, Assessment of intertidal bivalve growth and capacity adaptations in suspension-feeding bivalves. *Mar. Biol.* 68, 277-286.
- Glover E.A., Taylor J.D., 2010, Needles and pins: acicular crystalline periostracal calcification in venerid bivalves (*Bivalvia*: Veneridae). *J. Mollus. Stud.* 76, 157-179.
- Godet L., 2008, L'évaluation des besoins de conservation d'un patrimoine naturel littoral marin: L'exemple des estrans meubles de l'archipel de Chausey. Thèse de doctorat en Conservation et Environnement littoral. Muséum National d'Histoire Naturelle, Dinard, 470 p.
- Godet L., Le Mao P., Grant C., Olivier F., 2010. Marine invertebrate fauna of the Chausey archipelago: an annotated checklist of historical data from 1828 to 2008. *Cah. Biol. Mar.* 51, 147-165.
- Godet L., Toupoint N., Fournier J., Le Mao P., Retiere C., Olivier F., 2009, Clam farmers and Oystercatchers: Effects of the degradation of *Lanice conchilega* beds by shellfish farming on the spatial distribution of shorebirds. *Mar. Pollut. Bull.* 58, 589-595.
- Gollety C., Riera P., Davoult D., 2010, Complexity of the food web structure of the *Ascophyllum nodosum* zone evidenced by a $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ study. *J. Sea Res.* 64, 304-312.
- Goodwin D.H., Flessa K.W., Schöne B.R., Dettman D.L., 2001, Cross-calibration of daily growth increments, stable isotope variation, and temperature in the Gulf of

- California bivalve mollusk *Chione cortezi*: implications for paleoenvironmental analysis. *Palaios* 16, 387-398.
- Gosling E., 2003, *Bivalve molluscs: Biology, Ecology and Culture*, John Wiley & Sons Oxford, 456 p.
- Grant C., Archambault P., Olivier F., McKindsey C.W., 2012, Influence of 'bouchot' mussel culture on the benthic environment in a dynamic intertidal system. *Aquacult. Environ. Interact.* 2, 117-131.
- Griffiths C.L, Griffiths R.J., 1987, Bivalvia. In: Pandian T.J., Vernberg F.J. (eds), *Animal energetics*, Vol 2. Academic Press, New York, p. 1-88.
- Guarini J.M., Gros P, Blanchard G.F., Richard P., Fillon A., 2004, Benthic contribution to pelagic microalgal communities in two semi-enclosed, European-type littoral ecosystems (Marennes Oléron Bay and Aiguillon Bay, France). *J. Sea Res.* 52, 241-258.
- Gunsen U., Aydin A., Ozcan A., 2008, Determination of the toxin profile of *Venus gallina*, *Venus verrucosa* and *Cardium edule* mussels in Turkey. *Arch. Lebensmittelhyg.* 59, 233-238.
- Hickson J.A., Johnson A.L.A., Heaton T.H.E., Balson P.S., 1999, The shell of the Queen Scallop *Aequipecten opercularis* (L.) as a promising tool for palaeoenvironmental reconstruction: evidence and reasons for equilibrium stable-isotope incorporation. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol.* 154, 325-337.
- Higgins R.P., Thiel H., 1988, *Introduction to the study of meiofauna*, Smithsonian Institution Press, Washington, DC, 488 p.
- Hilbish T.J., 1986, Growth trajectories of shell and soft tissue in bivalves: seasonal variation in *Mytilus edulis*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 96, 103-114.
- Hudson J.H., Shinn E.A., Halley R.B., Barbara L., 1976, Sclerochronology: A tool for interpreting past environments, *Geology* 4, 361-364.
- Jeffrey S.W., Mantoura R.F.C., Whright S.W., 1997, *Phytoplankton pigments in oceanography: guidelines to modern methods*, UNESCO, Paris, 661 p.
- Jones D.S., 1983, Sclerochronology: Reading the record of the molluscan shells. *Am. sci.* 71, 384-391.
- Jones D.S., Quitmyer I., 1996, Marking time with bivalve shells: oxygen isotopes and season of annual increment formation. *Palaios.* 11, 340-346.

- Kamermans P., 1994. Similarity in food source and timing of feeding in deposit- and suspension-feeding bivalves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 104, 63-75.
- Kelly J.R., Scheibling R.E., 2012, Fatty acids as dietary tracers in benthic food webs. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 446, 1-22.
- Kooijman S.A.L.M., 2000, Dynamic energy and mass budgets in biological systems. Cambridge University Press, New York, 424 p.
- Lami R., 1972, Florule algologique des îles chausey par Gontran Hamel. *Bull. Lab. Marit. Dinard* 1, 225-241.
- Lazareth C.E., Lasne G., Ortlieb L., 2006, Growth anomalies in *Protothaca thaca* (Mollusca, Veneridae) shells as markers of ENSO conditions. *Clim. Res.* 30, 263-269.
- Le Berre S., Brigand L., 2011, La pêche à pied dans l'archipel de Chausey (France): Contribution à une analyse des politiques de gestion durable de l'estran à travers la prise en compte des activités récréatives. In Tagliani F., (ed) *Insularité et développement durable*, Editions IRD, Coll. Objectifs Suds, Brest, p. 149-167.
- Le Berre S., Peuziat I., 2012, Caractérisation des activités de pêche à pied récréatives dans l'archipel de Chausey, rapport LETG Brest Géomer, UMR 6554 CNRS, Université de Bretagne Occidentale, SyMEL, 47 p.
- LeBlanc N., Tremblay R., Davidson J., Landry T., McNiven M., 2008, The effect of selection treatments on *Mytilus edulis*, modifications of genetic and physiological characteristics. *Mar. Biol.* 153, 1141-1152.
- Le Moullac G., 2008, Adaptation du métabolisme respiratoire de l'huître creuse *Crassostrea gigas*. Thèse de doctorat, Université de Caen Basse Normandie. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/4315/> 118 p.
- Lindinger M.I., Lauren D.J., McDonald D.G., 1984, Acid-base balance in the Sea mussel, *Mytilus edulis*. III. Effects of environmental hypercapnia on intra- and extracellular acid-base balance. *Mar. Biol. Lett.* 5, 371-381.
- Lorens R.B., Bender M.L., 1980, The impact of solution chemistry on *Mytilus edulis* calcite and aragonite. *Geochim. Cosmochim. Ac.* 44, 1265-1278.
- Lutz R.A., Rhoads D.C., 1980, Growth patterns within the molluscan shell, an overview. In: Rhoads D.C., Lutz R.A. (eds), *Skeletal growth of aquatic organisms: biological records of environmental change*, Vol. 1, Plenum Press, New York and London, p. 203-255.

- Mallet A.L., Haley L.H., 1983, Growth rate and survival in pure population mating and crosses of the oyster *Crassostrea virginica*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40, 948-954.
- McConnaughey T.A., Gillikin D.P., 2008, Carbon isotopes in mollusk shell carbonates. Geo.-Mar. Lett. 28, 287-299.
- McCutchan J.H., Lewis W.M., Kendall C., McGrath C.C., 2003, Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. Oikos 102, 378-390.
- McIntyre A.D., Eleftheriou A., 2005, Methods for the study of marine benthos, 3^e éd., Wiley-Blackwell, Oxford, Angleterre, 418 p.
- McLachlan A., 1990, Dissipative beaches and macrofauna communities on exposed intertidal sands. J. Coast. Res., 6, 57-71.
- Meyers P.A., 1997, Organic geochemical proxies of paleoceanographic, paleolimnologic, and paleoclimatic processes. Org. Geochem. 27, 213-250.
- Meziane T., Tsuchiya M., 2002, Organic matter in a subtropical mangrove-estuary subjected to wastewater discharge: Origin and utilisation by two macrozoobenthic species. J. Sea Res. 47, 1-11.
- Michaelidis B., Ouzounis C., Palaras A., Pörtner H.O., 2005, Effects of long-term moderate hypercapnia on acid-base balance and growth rate in marine mussels *Mytilus galloprovincialis*, Mar. Ecol. Prog. Ser. 293, 109-118.
- Michener R., Schell D., 1994, Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. In: Lajtha K.M., Michener R. (eds.), Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science. Blackwell Scientific Publications, Boston, p. 138-157.
- Miller R.J., Page H.M., 2012, Kelp as a trophic resource for marine suspension feeders: a review of isotope-based evidence. Mar. Biol. 159, 1391-1402.
- Mortillaro J.M., Abril G., Moreira-Turcq P., Sobrinho R.L., Perez M., Meziane T., 2011, Fatty acid and stable isotope $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures of particulate organic matter in the lower Amazon River: Seasonal contrasts and connectivity between floodplain lakes and the mainstem. Org. Geochem. 42, 1159-1168.
- Morton B., Peharda M., Petric M., 2011, Functional morphology of *Roccellaria dubia* (Bivalvia: Gastrochaenidae) with new interpretations of crypt formation and adventitious tube construction, and a discussion of evolution within the family. Biol. J. Linn. Soc. 104, 786-804.
- Myrand B., Tremblay R., Sévigny J.-M., 2002, Selection against blue mussels (*Mytilus edulis* L.) homozygotes under various stressful conditions. J. Hered. 93, 238-248.

- Nerot C., Lorrain A., Grall J., Gillikin D.P., Munaron J.M., Le Bris H., Paulet Y.M., 2012, Stable isotope variations in benthic filter feeders across a large depth gradient on the continental shelf. *Estuar. Coast Shelf. S.* 96, 228-235.
- O'Donnell T.H., Macko S.A., Chou J., Davis-Hartten K.L., Wehmiller J.F., 2003, Analysis of $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, and $\delta^{34}\text{S}$ in organic matter from the biominerals of modern and fossil *Mercenaria spp.* *Org. Geochem.* 34, 165-183.
- Paillard C., 2004., A short-review of brown ring disease, a vibriosis affecting clams, *Ruditapes philippinarum* and *Ruditapes decussatus*. *Aquat. Living Resour.* 17, 467-475.
- Paillard C., Maes P., 1994, Brown ring disease in the Manila clam *Ruditapes philippinarum*: establishment of a classification system. *Dis. Aquat. Organ.* 19, 137-146.
- Pasquale V., Romano V., Rupnik M., Capuano F., Bove D., Aliberti F., Krovacek K., Dumontet S., 2012, Occurrence of toxigenic *Clostridium difficile* in edible bivalve molluscs. *Food Microbiol.* 31, 309-312.
- Passarelli C., 2010, Rôle des structures biogéniques dans la structuration et le fonctionnement de l'écosystème benthique: approche expérimentale. Mention Environnement de l'université Paris-Sud Master 2 EBE: Écologie Biodiversité Évolution, 35 p.
- Pauly D., Munro J.L., 1984, Once more on the comparison of growth in fishes and invertebrates. *Fishbyte* 2, 21-22.
- Pechenik J., 2006, Larval experience and latent effects - metamorphosis is not a new beginning. *Integr. Comp. Biol.* 46, 323-333.
- Peharda M., Ezgeta-Balić D., Vrgoc N., Isajlovic I., Bogner D., 2010, Description of bivalve community structure in the Croatian part of the Adriatic Sea - hydraulic dredge survey. *Acta Adriat.* 51, 141-158.
- Pernet F., Gauthier-Clerc S., Mayrand É., 2007, Change in lipid composition in eastern oyster (*Crassostrea virginica* Gmelin) exposed to constant or fluctuating temperature regimes. *Comp. Biochem. Physiol.* 147, 557-565.
- Peterson B.J., Fry B., 1987, Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18, 293-320.
- Pilditch C.A., Grant J., 1999, Effect of temperature fluctuations and food supply on the growth and metabolism of juvenile sea scallops (*Placopecten magellanicus*), *Mar. Biol.* 134, 235-248.

- Pitel M., Berthou P., Fifas S., 2001a, Caractéristiques de dragues et pêcheries, Rapport Ifremer., Brest, <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/4608/>, Consulté le 14 août 2011.
- Pitel M., Huet J., Fifas S., Berthou P., 2001b, Evaluation du stock de praire en Rade de Brest, Rapport Ifremer, Brest, <http://archimer.ifremer.fr/doc/2001/rapport-4607.pdf>, Consulté le 20 décembre 2011.
- Pitel-Roudaut M., Martin S., Fifas S., Huet J., Berthou P., 2006, Évaluation du stock de praires en rade de Brest. Rapport Ifremer, Brest, <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/4602/>, Consulté le 29 juin 2011.
- Planes S., Galzin R., Garcia Rubies A., Goñi R., Harmelin J.-G., Le Diréach L., Lenfant P., Quetglas A., 2000, Effects of marine protected areas on recruitment processes with special reference to Mediterranean littoral ecosystems. *Environ. Conserv.* 27, 126-143.
- Poppe G.T., Goto Y., 1993, European seashells. Vol. 2, (Scaphopoda, Bivalvia, Cephalopoda). Wiesbaden, Verlag Christa Hemmen, 221 p.
- Post D.M., 2002, Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology* 83, 703-718.
- Quinn G.P., Keough M.J., 2002, Experimental design and data analysis for biologists, Cambridge University Press, Cambridge, 537 p.
- Richardson C.A., 2001, Molluscs as archives of environmental changes. In: Gibson R.N., Barnes M., Atkinson R.J.A. (eds.), *Oceanography and Marine Biology: an annual Review*, Vol. 39, Taylor & Francis, London, p. 103-164.
- Richardson C.A., Crisp D.J., Runham N.W., 1980, Factors influencing shell growth in *Cerastoderma edule*. *P. Roy. Soc. Lond. B. Bio.* 210, 513-531.
- Richardson M.G., 1979, The ecology and reproduction of the brooding Antarctic bivalve *Lissarca miliaris*. *Br. Antarct. Surv. B.* 49, 91-115.
- Riera P., Stal L., Nieuwenhuize J., 2004, Utilization of food sources by invertebrates in a man-made intertidal ecosystem (Westerschelde, the Netherlands): a $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ study. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 84, 323-326.
- Robert R., Trut G., Laborde J.L., 1993, Growth, reproduction and gross biochemical composition of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* in the Bay of Arcachon, France. *Mar. Biol.* 116, 291-299.

- Romeo M., Gnassia-Barelli M., 1988, *Donax trunculus* and *Venus verrucosa* as bioindicators of trace-metal concentrations in Mauritanian coastal waters. Mar. Biol. 99, 223-227.
- Ronconi R.A., Koopman H.N., McKinstry C.A.E., Wong S.N.P., Westgate A.J., 2010, Inter-annual variability in diet of non-breeding pelagic seabirds *Puffinus spp.* at migratory staging areas: evidence from stable isotopes and fatty acids. Mar. Ecol.-Prog. Ser. 419, 267-282.
- Royer C., Thébault J., Chauvaud L., Olivier F., 2012, Structural analysis and paleoenvironmental potential of dog cockle shells (*Glycymeris glycymeris*) in Brittany, northwest France. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. 373, 123-132.
- Rufino M.M., Gaspar M.B., Pereira A.M., Maynou F., Monteiro C.C., 2010, Ecology of megabenthic bivalve communities from sandy beaches on the south coast of Portugal. Sci. Mar. 74, 163-178.
- Ruppert E.E., Fox R.S., Barnes R.D., 2004, Invertebrate zoology: a functional evolutionary approach, 7^e éd., Thomson-Brooks/Cole, Belmont, CA, 989 p.
- Schöne B.R., Lega J., Flessa K.W., Goodwin D.H., Dettman D.L., 2002, Reconstructing daily temperatures from growth rates of the intertidal bivalve mollusk *Chione cortezi* (northern Gulf of California, Mexico). Palaeogeogr. Palaeoclimatol. 184, 131-146.
- Siniscalchi A., Cavallini S., Sonetti D., Sbrenna G., Capuano S., Barbin L., Turolla E., Rossi R., 2004, Serotonergic neurotransmission in the bivalve *Venus verrucosa* (Veneridae): a neurochemical and immunohistochemical study of the visceral ganglion and gonads. Mar. Biol. 144, 1205-1212.
- Sobral P., Widdows J., 1997, Effects of elevated temperatures on the scope for growth and resistance to air exposure of the clam *Ruditapes decussatus* (L.), from southern Portugal. Sci. Mar. 61, 163-171.
- Sokal R.R., Rohlf F.J., 1995, Biometry: The principles and practice of statistics in biological research. 3^e éd., W.H. Freeman, New York, 887 p.
- Tallqvist M.E., Sundet J.H., 2000, Annual growth of the cockle *Clinocardium ciliatum* in the Norwegian Arctic (Svalbard area). Hydrobiologia 440, 331-338.
- Tamayo D., Ibarrola I., Urrutia M.B., Navarro E., 2011, The physiological basis for inter individual growth variability in the spat of clams (*Ruditapes philippinarum*), Aquaculture 321, 113-120.

- Thébault L., Chauvaud L., 2012. Li/Ca enrichments in great scallop shells (*Pecten maximus*) and their relationship with phytoplankton blooms. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* [doi:10.1016/j.palaeo.2011.12.014]
- Thompson R.J., 1984, Production, reproductive effort, reproductive value and reproductive cost in a population of the blue mussel *Mytilus edulis* from a subarctic environment. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 16, 249-257.
- Tirado C., Salas C., Marquez I., 2003, Reproduction of *Venus verrucosa* L., 1758 (Bivalvia: Veneridae) in the littoral of Malaga (southern Spain). *Fish. Res.* 63, 437-445.
- Toupoint N., Godet L., Fournier J., Retière C., Olivier F., 2008, Does Manila clam cultivation affect habitats of the engineer species *Lanice conchilega* (Pallas, 1766)? *Mar. Pollut. Bull.* 56, 1429-1438.
- Trigui El-Menif N., Guezzi Y., Le Pennec M., Boumaiza M., Le Pennec G., 2005, Infestation of the clam *Venus verrucosa* by Sipunculoidea and the lithophagus bivalve, *Gastrochaena dubia*. *Acta Adriat.* 46, 83-90.
- Tucker M.J., Pitt E.G., 2001. *Waves in Ocean Engineering*. Elsevier Science, Oxford, 521 p.
- Urban H.J., 1994, Adaptations of six infaunal bivalve species of Chile: Coexistence resulting from differences in morphology, burrowing depth and substrate preference. *Arch. Fish. Mar. Res.* 42, 183-193.
- Vander Zanden M.J., Rasmussen J.B., 2001, Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ Trophic Fractionation: Implications for Aquatic Food Web Studies, *Limnol. Oceanogr.* 46, 2061-2066.
- Vernberg F.J. Vernberg W.B., 1972, *Environmental Physiology of Marine Animals*. Springer-Verlag, New York, 346 p.
- Vogel S., 1984, Drag and flexibility in sessile organisms. *Amer. Zool.* 24, 37-44.
- Ward J.E., Cassel H.K., Macdonald B.A., 1992, Chemoreception in the sea scallop *Placopecten megellanicus* (Gmelin). I. Stimulatory effects of phytoplankton metabolites on clearance and ingestion rates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 163, 235-250.
- Widdows J., Donkin P., Brinsley M.D., Evans S.V., Salkeld P.N., Franklin A., Law R.J., Waldock M.J., 1995, Scope for growth and contaminant levels in North Sea mussels *Mytilus edulis*, *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 127, 131-148.

- Wilbur K.M., Saleuddin A.S.M., 1983, Shell Formation. In: Saleuddin A.S.M., Wilbur K.M. (eds), *The Mollusca, Physiology, Part 1, Vol. 4*, Academic Press, New York, p. 235-287.
- Wilbur K.M., Bernhardt A.M., 1984, Effects of Amino Acids, Magnesium, and Molluscan Extrapallial Fluid on Crystallization of Calcium Carbonate: In vitro Experiments. *Biol. Bull.* 166, 251-259.
- Wildish D., Kristmanson D., 1997, *Benthic suspension feeders and flow*. 1^{ère} éd., Cambridge University Press, Cambridge, UK, 409 p.
- Wildish D., Kristmanson D., 2005, *Benthic suspension feeders and flow*. Cambridge University Press, New York, 424 p.
- Wildish D.J., Saulnier A.M., 1993, Hydrodynamic control of filtration in *Placopecten magellanicus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 174, 65-82.

