

PREAMBULE

Dr. Maurice HERAL

Laboratoire National Ecosystème Conchylicole, IFREMER La Tremblade.

Ce n'est que récemment que la recherche en écophysiologie des mollusques lamellibranches a pris un essor en France. En un premier temps, les équipes françaises ont profité des acquis anglosaxons et ont ainsi traduit ou francisé plus ou moins justement les concepts et le vocabulaire anglais de l'écophysiologie des bivalves. Ce n'est que dans un deuxième temps, au fur et à mesure du développement des compétences hexagonales qu'il est apparu nécessaire de définir plus précisément les termes anglais et d'obtenir un consensus des principaux utilisateurs sur la réalité biologique qui se cache derrière les mots.

Cette préoccupation quasi générale parmi les malacologistes marins contactés a permis aux chercheurs de 13 laboratoires du CNRS, de l'Université et de l'IFREMER de participer à cette réflexion sur les bilans énergétiques pendant deux jours. Ultérieurement les nombreux échanges de courriers et les discussions parfois animées qui ont été nécessaires avant la rédaction d'un texte définitif mettent en évidence que le travail à réaliser était difficile et que l'objectif final était peut être très ambitieux.

Ces contacts auront permis, en outre, de confronter les différents protocoles expérimentaux que chaque équipe met en oeuvre, facilitant ainsi un profit mutuel.

Cette réflexion collective a pu être menée à bien particulièrement grâce à la collaboration très active de A. Fiala Médioni, de A. Lucas, de H. Massé et d'A. Riva. Sans leur participation et leur effort de clarification ce document de synthèse n'aurait pas pu aboutir.

REGARD NEUF SUR LE METABOLISME DES BIVALVES (Prof. Albert LUCAS)

En septembre 1984, MM. HERAL et DESLOUS-PAOLI organisèrent à La Tremblade, une "Réunion méthodologie expérimentale Mollusques". Cette rencontre faisait suite à un bref état qui s'était engagé au Congrès de Montpellier sur les "Bases biologiques de l'Aquaculture", où il était apparu que la terminologie et la méthodologie concernant le métabolisme des bivalves devaient être clarifiées. Grâce à une large information auprès des spécialistes français de la physiologie des bivalves, la réunion de La Tremblade a réuni un grand nombre de participants très motivés (voir liste). Pendant 2 jours des discussions très animées ont permis de bien comprendre les échanges entre les bivalves et leur environnement et d'y jeter un regard neuf, ce qui impliquait une analyse critique du vocabulaire et de la méthodologie. On en trouvera le compte-rendu détaillé dans les différents chapitres de cet ouvrage.

Dans la présente introduction, je limiterai mon analyse aux problèmes posés par deux fonctions : l'alimentation et la respiration. Une première constatation s'impose : tous les bivalves adultes ont une manière similaire d'assurer leur alimentation et leur respiration. L'eau circule dans la cavité palléale grâce à l'activité ciliaire coordonnée des branchies et au cours de cette circulation de fines particules alimentaires sont retenues ainsi que l'oxygène dissous. Le modèle est donc simple. Qu'en est-il des mesures correspondantes ?

Le but est de connaître la quantité de particules alimentaires retenue ou la quantité d'oxygène retenue, par unité de temps. Pour simplifier, adoptons l'heure comme unité de temps. Les mesures du taux horaire de rétention d'oxygène (consommation d'oxygène) seront précises et rigoureuses à condition d'utiliser des systèmes expérimentaux où les concentrations (en particules ou en oxygène) demeurent constantes, c'est à dire où les prises faites par l'animal sont constamment compensées dans l'eau qui l'entoure. Cette précaution est impérative, car les concentrations influencent considérablement les taux de rétention. Voici donc définies les deux mesures utiles et suffisantes pour connaître l'alimentation et la respiration des bivalves.

Les problèmes se sont créés lorsque certains auteurs ont voulu évaluer le taux horaire d'eau circulante dans la cavité palléale (encore

appelé débit palléal ou taux de pompage). Cette mesure n'apporte que des valeurs contestables, tant sa mise en oeuvre est délicate quelle que soit la méthode utilisée. En outre, elle ne fournit aucune information directe sur les consommations de particules et d'oxygène, puisqu'un bivalve peut, au moins pendant un certain temps, pomper de l'eau dépourvue de particules et d'oxygène. En raison de l'erreur commise sur le taux de pompage, tous les calculs qui en dérivent sont donc contestables. C'est le cas pour les rendements de rétention des particules (ou de l'oxygène), c'est à dire la proportion de particules (ou d'oxygène) qui sont retenues par l'animal, par rapport à celles qui seraient véhiculées dans la cavité palléale. Si les mesures étaient précises on pourrait savoir si certaines variations du taux de rétention sont dues à des variations du rendement de rétention ou à des variations du taux de pompage.

Quant à la notion de "taux de filtration" tant de fois utilisée, on reste perplexe sur sa validité. Soyons clairs : lorsqu'on parle de rétention cela décrit un résultat, sans préjuger du mécanisme utilisé pour l'obtenir. Quand on parle de filtration, cela signifie, au sens précis du terme, qu'il y a passage à travers un filtre naturel (branchies) ou fabriqué (film de mucus) pour retenir les particules. Or chez beaucoup de bivalves, la rétention s'opère non par filtration, mais par captation grâce à l'activité mucociliaire soit du velum chez les larves de toutes les espèces, soit des branchies chez les adultes de certaines espèces. On peut évidemment donner à "filtration" un sens large qui engloberait aussi la captation. Mais cela n'éviterait pas l'incertitude suivante. Si le taux de filtration est exprimé en volume d'eau par unité de temps, cela correspond à quelque chose de fictif : un taux de pompage dont le rendement de rétention serait de 100 %. Si le taux de filtration est exprimé en quantités particulières (en poids, volume ou nombre) cela n'est autre que ce qui a été ci-dessus défini : le taux de rétention. Ainsi, pour éviter la confusion, vaut-il mieux abandonner la notion de "taux de filtration", quelle que soit la méthode utilisée pour le calculer.

Cette analyse critique nous conduit à réformer notre vocabulaire sur les bivalves, à ne plus les qualifier de "filtreurs", mais plus prudemment de "microphages". Mais il ne s'agit pas seulement du bon usage des mots, il s'agit aussi d'aborder un problème de physiologie en ayant recours à des données clairement définies et correctement mesurées.

CHAPITRE 1 : TERMINOLOGIE (rapporteur Dr J.M. DESLOUS-PAOLI)

Toutes les définitions suivantes se rapportent à l'étude de l'utilisation des éléments particuliers par les microphages, ainsi qu'aux phénomènes liés au métabolisme considéré sous l'angle écologique des transferts d'énergie.

1. Termes relatifs aux bilans d'énergie

1.1. Equation générale

A partir de l'équation générale de Winberg (1956) reprise et modifiée par différents auteurs (Ricker, 1968 ; Crisp, 1971 ; Grodzinski et al., 1975 ; Lucas, 1982 ; Holmes et Mc Intyre, 1984) on peut synthétiser les transferts par la figure 1.

Selon Crisp (1971) :

$$C = R + F + U + P$$

où

C = énergie consommée

R = énergie dépensée pour le métabolisme (respiration)

F = énergie rejetée sous forme de pseudofèces (F') et de fèces (F'')

U = énergie excrétée sous forme d'urine

P = gain brut en énergie, se décomposant en :

$$R = R_e + R_s + R_a$$

avec

R_e = extrachaleur

R_s = métabolisme standard

R_a = énergie dépensée durant l'activité

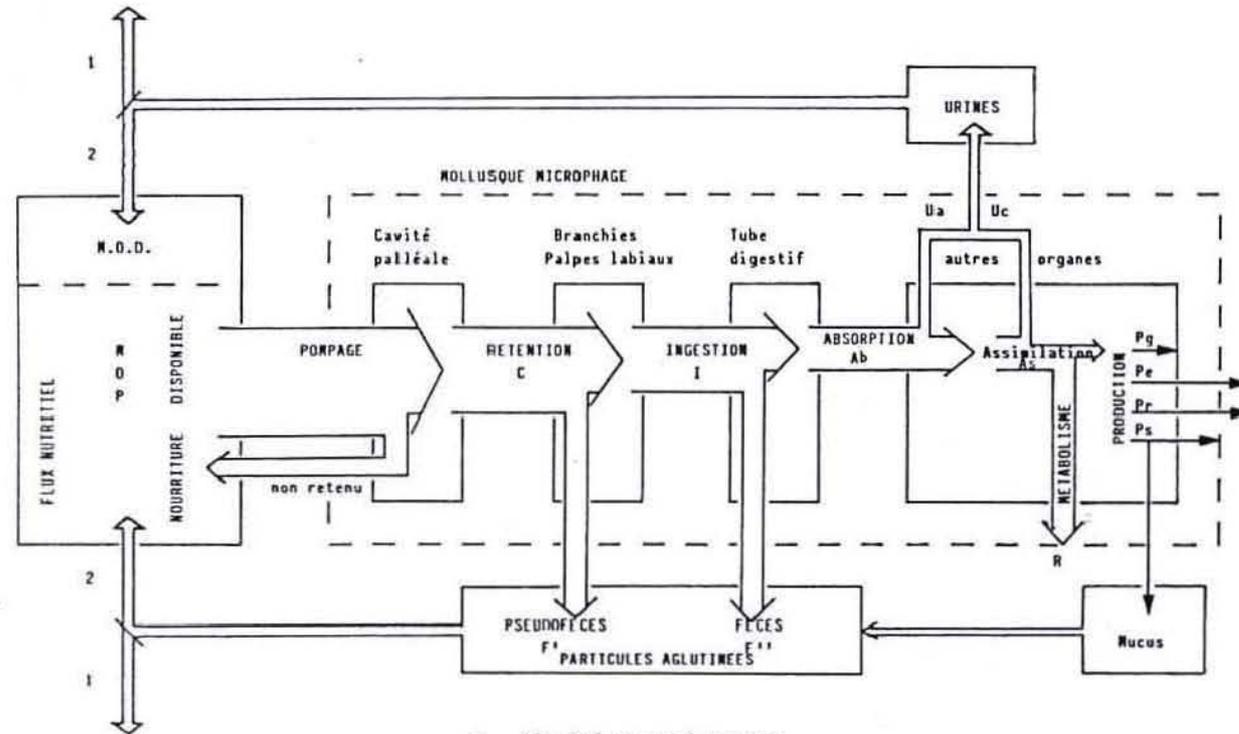
$$F = F' + F''$$

avec

F' = énergie perdue sous forme de pseudofèces

F'' = énergie perdue sous forme de fèces

Figure 1 : Transfert de matière et d'énergie chez un mollusque filtreur (d'après Lucas, 1983 ; Deslous-Paoli, 1985). Pour les observations : voir texte.



- 1 Eliminé en expériences
 2 Recyclage en milieu naturel
 MOD Matériel organique dissous
 MOP Matériel organique particulaire

$$U = U_a + U_c$$

avec

U_a = énergie excrétée avant utilisation

U_c = produit du catabolisme

$$P = P_g + P_r + P_s + P_e \text{ (Lucas, 1982)}$$

avec

P_g = gain net en énergie pour les tissus

P_r = énergie investie dans la reproduction

P_s = énergie nécessaire à la formation des sécrétions (mucus, byssus, coquille)

P_e = énergie contenue dans les tissus éliminés

Tous les termes de cette équation seront exprimés en Joules (1j = 4,1855 cal.)

1.2. La consommation (C)

En terme de flux d'énergie entre le milieu et l'animal, c'est ce que l'alimentation d'un animal fait disparaître du milieu où il vit (voir 1.3.3. nourriture captée ou retenue).

Terme anglais correspondant : *Consumption* (Widdows et Bayne, 1971 ; Gabbott et Bayne, 1973 ; Winter et Langton, 1976).

1.3. La respiration ($R = R_e + R_s + R_a$)

Les coûts métaboliques liés au catabolisme sont en général estimés à partir de la consommation d'oxygène. Ces coûts métaboliques sont influencés par les coûts associés à l'activité musculaire (R_a) et à l'activité d'alimentation. Pour l'alimentation, Bayne (1976, 1985) a distingué le cas où l'animal est à jeun (taux standard = R_s) ou nourri après jeûne (taux actif) ou nourri normalement (taux de routine). La fraction d'énergie dépensée lors des phénomènes digestifs et métaboliques liés à l'utilisation d'un régime alimentaire, c'est à dire lors de la synthèse protéique, lipidique et glucidique, s'appelle extrachaleur (R_e) (fig. 2) (*heat increment, specific dynamic action* (Warren et Davies,

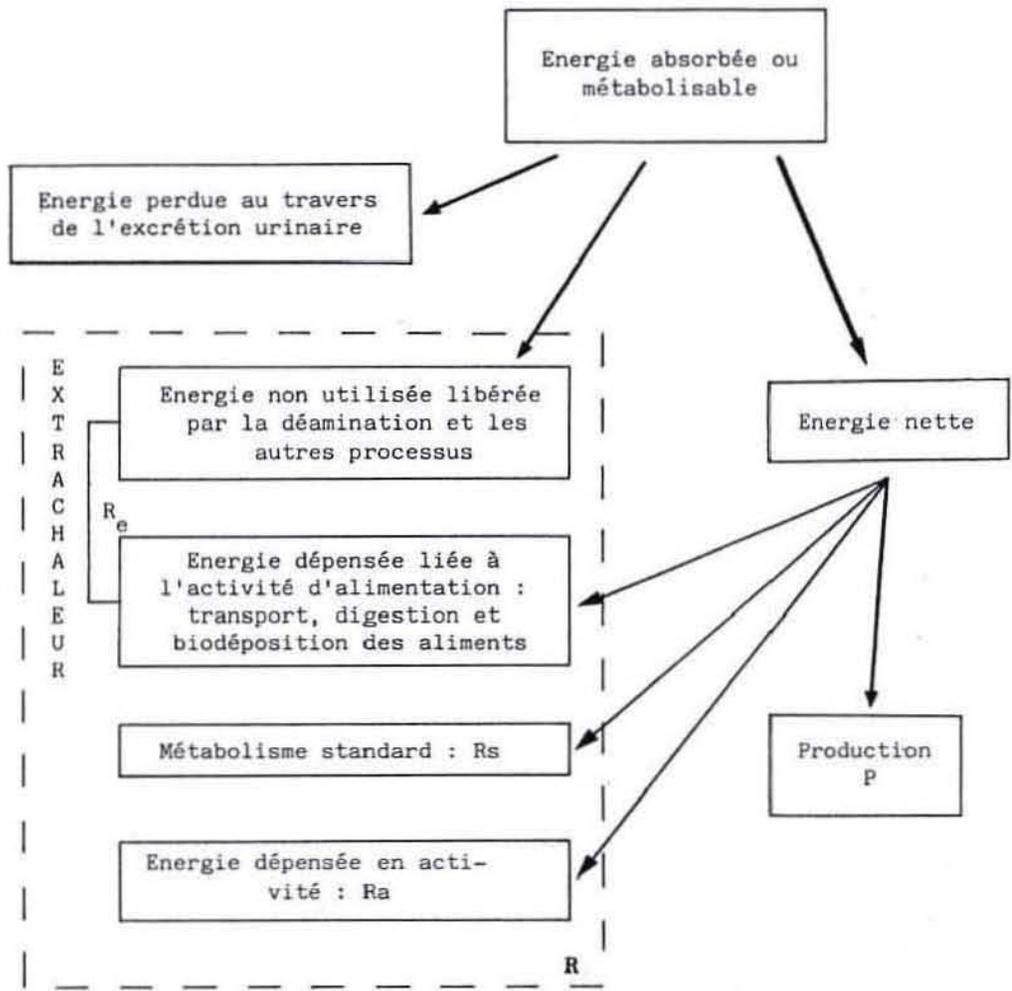


Figure 2 : Devenir de l'énergie absorbée par un animal (d'après Windell, 1978)

1967 ; Bayne et Scullard, 1977 ; Bayne et Widdows, 1978 ; Newell et Bayne, 1983)). L'extrachaleur se différencie en extrachaleur d'entretien et extrachaleur de production. Cependant, lors de changement de tension partielle en O_2 ou dans le milieu d'exposition des animaux à l'air (basse mer) un métabolisme anaérobie peut être mis en place (De Zwaan, 1977 ; Widdows et al., 1979 ; Ahmad et Chaplin, 1979 ; De Vooy, 1979-80 ; Kluytmans et al., 1980). Pour cela, une meilleure estimation du métabolisme est mesurée par le dégagement de chaleur (calorimétrie) (Hammen, 1979 ; Famme et al., 1981 ; Shick et al., 1983).

Termes anglais correspondants : *Oxygen uptake* (Vahl, 1972b ; Thompson et Bayne, 1972 ; Tsuchiya, 1981 ; Famme, 1982). *Oxygen consumption* (Vahl, 1973, 1978 ; Widdows, 1973a ; Ansell, 1973 ; Mc Lusky, 1973 ; Bayne, 1973, 1976 ; Bayne et Widdows, 1978 ; Jorgensen, 1976 ; Bayne et al., 1976 ; Taylor et Brand, 1975a ; Famme, 1980 ; Hammen, 1980 ; Shumway, 1982). *Respiration rate* (Griffiths et King, 1979). *Metabolic rate* (Gabbott et Bayne, 1973). *Metabolic costs* (Bayne et Newell, 1983 ; Deslous-Paoli, 1985).

Termes français correspondants : *Taux de respiration* (Fiala Medioni et al., 1985). *Respiration* (Héral et al., 1983 ; Deslous-Paoli et Héral, 1984 ; Deslous-Paoli et al., 1985).

1.4. Les rejets

1.4.1. Les rejets particuliers ou egestion ($F'+F''=F$)

C'est la fraction de nourriture consommée rejetée sous forme de pseudofèces (F') et de fèces (F''). Les pseudofèces, sont le résultat, à court terme, du conditionnement mécanique de la nourriture par les branchies et les palpes labiaux au cours duquel se produit un enrichissement dû à des sécrétions mucilagineuse. Les fèces, sont le résultat, à plus ou moins long terme, de la transformation résultant de l'action de la digestion, de l'absorption et de la desquamation du tube digestif (voir P_e). Les biodépôts sont l'ensemble des fèces et pseudofèces. La biodéposition correspond à l'ensemble des processus de l'émission de ces biodépôts jusqu'à leur sédimentation sur le fond.

Termes anglais correspondants : *Biodeposition* (Haven et Morales-Alamo, 1966 ; Tenore et Dunstan, 1973 a,b ; Bayne et Newell, 1983). *Biodeposit production* (Tsuchiya, 1980, 1981). *Egestion rate* (Newell, 1980). *Pseudofaeces production* (Foster-Smith, 1975 ; Widdows et al., 1979). *Excretion* (Allen, 1962).

1.4.2. Les rejets dissous ou excrétion (U)

$$U = U_c + U_a$$

L'excrétion de substances organiques peut comporter soit des produits non anabolisés directement rejetés après l'absorption (U_a), soit des produits d'excrétion dûs au catabolisme tissulaire (U_c). Ces deux fractions ne sont différenciables que dans le cas d'un jeûne strict où tous les produits d'excrétion sont issus du catabolisme qu'il soit oxydatif ou anaérobie (U_c).

L'estimation de l'énergie excrétée est souvent négligée ou réduite à l'excrétion azotée.

Termes anglais correspondants : *Rate of nitrogen excretion* (Bayne, 1973 ; Bayne et Sculland, 1977a). *Rate of ammonia excretion* (Bayne et Widdows, 1978 ; Livingstone et al., 1979). *Excretory losses* (Bayne et Newell, 1983 ; Deslous-Paoli, 1985).

1.5. La production (P)

Théoriquement, c'est l'énergie potentiellement disponible pour assurer l'ensemble des productions ($P = P_g + P_r + P_s + P_e$). Cette énergie est calculée en soustrayant l'énergie perdue par le catabolisme (R) et l'excrétion (U) de toute l'énergie absorbée (Ab).

Termes anglais correspondants : *Scope for growth* (Warren et Davis, 1967 ; Bayne et al., 1976). *Production* (Worall et al., 1983 ; Lucas et Beninger, 1985).

1.5.1. Production de tissus ou gain net (Pg)

C'est la croissance tissulaire, qui peut être positive ou négative en période d'amaigrissement où l'animal puise dans ses réserves.

1.5.2. Effort de reproduction (Pr)

C'est l'énergie perdue lors de l'émission des gamètes et des produits qui l'accompagnent. La mesure de cette énergie n'est facilement accessible que chez les espèces dont la gonade est séparée du reste du corps ou chez celles dont la ponte est unique et complète. Dans les autres cas, fort nombreux, elle est souvent sous-estimée.

1.5.3. Produits de sécrétions (Ps)

Ils correspondent principalement à l'énergie contenue dans la trame organique de la coquille, dans le byssus et le mucus sécrété par l'animal.

1.5.4. Productions éliminées (Pe)

C'est l'énergie perdue par la prédation d'une partie du corps de l'animal (par exemple les siphons) et par le renouvellement tissulaire, dont la desquamation.

2. Termes relatifs à la circulation de l'eau

2.1. Fonction de pompage

La mesure est le *débit palléal*. C'est le volume d'eau traversant l'animal par unité de temps. Cette valeur n'est accessible que par mesure directe, c'est à dire soit par la mesure d'un volume déplacé, soit par cannulation, soit par thermistance.

Termes anglais correspondants : *Pumping rate* (Loosanoff et No-meijko, 1946 ; Tammes et Dral, 1955 ; Loosanoff, 1958 ; Flugel et Schlieper, 1962 ; Drinnan, 1964 ; Coughlan et Ansell, 1964 ; Vahl, 1973 ; Hildreth, 1976 ; Foster-Smith, 1978 ; Vahl, 1980). *Water flow rate* (Hildreth, 1976). *Rate of water transport* (Galtsoff, 1964).

Termes français correspondants : *Débit de filtration* (Amouroux et al., 1975). *Taux de pompage* (His, 1982).

Selon que l'on s'intéresse à la nourriture ou à l'oxygène, apportée par le débit palléal, on utilisera respectivement les termes cités plus haut ou le *taux de ventilation* (*ventilation rate*).

2.2. Fonction de filtration

La mesure est le *taux de filtration*, qui est le volume d'eau théoriquement épuré à 100 % de ses particules par unité de temps. C'est une valeur abstraite, sans signification biologique puisque les mollusques n'ont pas une efficacité de rétention des particules à 100 %. Cette valeur varie selon la taille et la densité des particules utilisées pour la définir. Elle est obtenue par des méthodes indirectes de mesure de concentration des particules dans le flux d'eau, en circuits fermés ou ouverts. Le taux de filtration doit être considéré simultanément avec le taux de rétention dont il découle par calcul à partir de la concentration dans le système expérimental.

Termes anglais correspondants : *Rate of feeding* (Loosanoff et Tommers, 1948 ; Jorgensen, 1949 ; 1955). *Filtration rate, filtering rate, rate of water filtration* (Jorgensen, 1952 ; Chipamn et Hopkins, 1954, 1977 ; Allen, 1962 ; Coughlan, 1969 ; Winter, 1969, 1973, 1976, 1978 ; Ali, 1970 ; Widdows et Bayne, 1971 ; Riisgard et Mohlenberg, 1971 ; Thompson et Bayne, 1972, 1974 ; Walne, 1972 ; Schulte, 1975 ; Foster-Smith, 1975 ; Griffiths, 1980a,b). *Clearance rate* (Bayne et Widdows, 1978 ; Widdows et al., 1979 ; Kiorboe et Mohlenberg, 1981).

Terme français correspondant : *Taux de filtration* (Lubet et Chapuis, 1964).

3. Termes relatifs à la quantité de nourriture

On mesure soit un nombre ou un volume de particules, soit un poids de matière, soit un équivalent énergétique.

3.1. Nourriture disponible

C'est la nourriture à l'état particulière présente dans le milieu et théoriquement disponible pour l'animal. Il convient de distinguer les études expérimentales où la composition de la nourriture est bien connue, des études *in situ* où l'hétérogénéité du matériel particulière a entraîné la recherche de paramètres globaux représentatifs de cette nourriture.

Termes anglais correspondants : *Food source* (Fankboner et al., 1978). *Potential food* (Widdows, 1978). *Available food* (Malouf et Breese, 1977). A noter que Widdows et al. (1979) ont employé ce dernier terme comme étant la somme des protéines, glucides et lipides du matériel particulière.

Termes français correspondants : *Nourriture fournie, nourriture distribuée* (Lucas, 1983). *Nourriture potentielle* (Héral et al., 1983 ; Deslous-Paoli et Héral, 1984).

3.2. Nourriture pompée

Peut être définie comme la quantité de nourriture entraînée par le débit parallèle.

3.3. Nourriture retenue (C)

C'est la quantité de particules retenues par l'animal par unité de temps. Cette quantité peut être un nombre, un volume, une masse de cellules ou de particules ou l'équivalent en énergie.

Terme anglais correspondant : *Filtered algae* (Winter, 1969).

Termes français correspondants : *Nourriture consommée* (Shafee et Lucas, 1982 ; Héral et al., 1983 ; Lucas, 1983 ; Deslous-Paoli et Héral, 1984). A noter que chez les microphages, la consommation ne correspond pas à l'ingestion comme chez la plupart des autres organismes vivants.

3.4. Nourriture ingérée ($I = C - F^*$)

C'est la nourriture qui pénètre dans l'oesophage, c'est à dire la nourriture retenue moins les pseudofèces lorsqu'elles existent.

Termes anglais correspondants : *Ingested food* (Widdows, 1978 ; Thompson et Bayne, 1974). *Ingested ration* (Bayne et Scullard, 1977 ; Hawkins et al., 1985).

3.5. Nourriture digestible

Nourriture pouvant être digérée. Le coefficient de digestibilité exprime la proportion d'un aliment ingéré par un animal qu'on ne retrouve pas sous forme fécale. A distinguer la digestibilité réelle de la digestibilité apparente, selon que l'on tient compte ou non de la présence d'éléments d'origine endogène dans les matières fécales.

Terme anglais correspondant : *Digestible energy* (Brett et Groves, 1979).

3.6. Nourriture absorbée ou métabolisable ($Ab=C-F+P+R+U$)

C'est la nourriture traversant la paroi du tube digestif vers le milieu intérieur, c'est à dire la fraction ingérée, digérée ou absorbée. Cette fraction correspond à la digestibilité réelle.

Termes anglais correspondants : *Metabolizable energy* (Brett et Groves, 1979). *Absorbed ration* (Thompson et Bayne, 1974 ; Bayne et Widdows, 1978 ; Hawkins et al., 1985). *Net absorption* (Hawkins et Bayne, 1985).

3.7. Nourriture assimilée ou anabolisée ($As=C-F-Ua$)

Au sens strict, c'est la fraction de la nourriture métabolisable qui est utilisée pour la production (mucus, tissus, gamètes, byssus, coquille...). Par extention, ce terme s'applique aussi à la constitution des réserves nutritives intracellulaires, dont la consommation soldera les dépenses énergétiques. Dans ce sens large, cette fraction est synony-

me de nourriture anabolisée. Elle correspond donc à la nourriture métabolisable diminuée d'une partie de l'excrétion. Cependant l'estimation de cette fraction reste imprécise du fait de la difficulté de mesurer la part d'excrétion d'origine non catabolisée (voir 1.1.4.2.). Dans de nombreuses études le fait de négliger l'excrétion, ne permet pas de différencier la nourriture absorbée de la nourriture assimilée (anabolisée).

Terme anglais correspondant : *Assimilated ration* (Bayne et Newell, 1983).

3.8. Le calcul des rendements

3.8.1. Rendement de rétention

Ces rendements (ou efficacité) sont exprimés sous forme de rapport ou de pourcentage. C'est la proportion de nourriture captée par l'animal par rapport à la nourriture disponible. C'est aussi pour chaque classe de taille de particule, le pourcentage de particules retenues par rapport au nombre de particules retenues dans la classe de taille filtrées avec le maximum d'efficacité (Vahl, 1973 ; Palmer et Williams, 1980).

Termes anglais correspondants : *Retention efficiency* (Vahl, 1972a). *Filtration efficiency* (Palmer et Williams, 1980). *Efficiency of particule retention* (Mohlenberg et Riisgard, 1979). *Efficiency of particule selection* (Kiorboe et Mohlenberg, 1981). *Retention rate* (Schulte, 1975 ; Fisher, 1977). *Removal rate* (Higgins, 1980). *Particle retention efficiency* (Winter, 1976).

3.8.2. Rendement d'ingestion (I/C)

C'est la proportion de nourriture ingérée par rapport à la quantité de nourriture retenue. Ce rendement est de 1 tant qu'il n'y a pas d'émission de pseudofèces. Au-delà du seuil de production des pseudofèces, ce rapport devient inférieur à 1, son estimation implique

que l'on soit en mesure de séparer la production de fèces de celles des pseudofèces.

Terme anglais correspondant : *Ingestion rate* (Kiorboe et al., 1981).

3.8.3. Rendement d'absorption (Ab/C)

C'est le rapport entre la quantité de nourriture absorbée et la quantité retenue.

Termes anglais correspondants: *Assimilation efficiency* (Winter, 1969 ; Thompson et Bayne, 1972 ; Vahl, 1973 ; Thompson et Bayne, 1974 ; Bayne, 1976 ; Bayne et Widdows, 1978 ; Griffiths, 1980 a et b ; Berry et Schleyer, 1983). *Assimilation rate* (Winter, 1969 ; Widdows et Bayne, 1971 ; Vahl, 1973 ; Bayne, 1976 ; Bayne et Widdows, 1978 ; Griffiths, 1980 a et b). *Absorption efficiency* (Vahl, 1980). *Absorption rate* (Gabbott et Bayne, 1973 ; Fisher, 1977).

3.8.4. Rendement d'assimilation (As/C)

C'est le rapport entre la quantité de nourriture assimilée et la quantité retenue.

Terme anglais correspondant : *Assimilation efficiency* (Thompson et Bayne, 1974 ; Winter, 1976).

3.8.5. Rendement de production

3.8.5.1. Rendement brut (P/C)

C'est le rapport entre la production totale et la nourriture retenue.

Termes anglais correspondants : *Gross production efficiency* (Knights, 1985). *Gross growth efficiency* (Thompson et Bayne, 1974 ; Bayne et Widdows, 1978).

3.8.5.2. Rendement net (P/As ou P/Ab)

C'est le rapport entre la production totale et la quantité assimilée ou absorbée.

Termes anglais correspondants : *Net production efficiency* (Knights, 1985). *Net growth efficiency* (Thompson et Bayne, 1974 ; Bayne et Widdows, 1978).

3.8.6. Rendement de croissance

3.8.6.1. Rendement brut ($K_1 = Pg/C$)

C'est le rapport entre la production tissulaire ou croissance et la nourriture retenue.

Terme anglais correspondant : *Gross growth efficiency* (Ivlev, 1966) ; Davis et Warren, 1968 ; Windell, 1978 ; Brett et Groves, 1979).

3.8.6.2. Rendement net ($K_2 = Pg/As$ ou Pg/Ab)

Ce rendement se calcule différemment selon que Pg est positif ou négatif. En effet, la quantité assimilée ($As=C-F-U=P+R$) devient dans le cas où Pg est négatif $As=C-F-U-Pg=P-Pg+R$ (Lucas et Shafee, 1983). Dans ce cas l'assimilation a une origine double, l'une externe ($C-F-U$) et l'autre interne ($-Pg$). Si le jeûn est complet, il n'y alors pas d'élément exogène assimilé et l'assimilation $As=Pg$. Dans ce cas le rendement net de croissance devient $Pg/-Pg$ ou -1 ce qui est la valeur minimale atteinte par cet index (Lucas et Beninger, 1985). Ce rapport varie donc entre -1 et $+1$.

Terme anglais correspondant : *Net growth efficiency* (Ivlev, 1966 ; Davis et Warren, 1968 ; Windell, 1978 ; Brett, Groves, 1979).

Dans ce chapitre nous aborderons les méthodologies mises en place pour les approches énergétiques de populations in situ et in situ simulé (paragraphes 1 et 2) et pour les approches énergétiques des individus en expérimentation contrôlée (paragraphes 3, 4, 5).

1. Dispositif expérimental de la Station biologique de Roscoff

Suite à une baisse de rendement de la production des huîtres creuses *Crassostrea gigas*, liée à la qualité des sols (8 000 t à 4 000 t), des expériences ont été entreprises sur les échanges des substances dissoutes au niveau de l'interface eau-sédiment des parcs ostréicoles.

Les principaux paramètres étudiés sont l'oxygène (production ou consommation) et les substances dissoutes azotées (NH_4 , NO_3 , NH_2 , urée, NOD) au niveau des différents compartiments de l'interface : huîtres, macrofaune, sédiment.

In vitro

Des incubations de carottes de sédiments provenant de carottages effectués en plongée autonome sur des parcs permettent de mesurer les cinétiques d'échange eau-sédiment, en fonction de la température et des saisons. Des tubes de plexiglass sont enfoncés dans les sols ostréicoles en évitant toute perturbation de l'interface et en gardant un volume de 300 ml d'eau au-dessus du substrat. Ramenés immédiatement au laboratoire (1 heure), ils sont placés dans un bain thermostaté à l'obscurité afin d'éviter la photosynthèse et la consommation du NH_4 par le microphytobenthos. Un inhibiteur spécifique de la nitrification est ajouté ou non dans l'eau susjacente ou injecté à la dose de 5 ppm selon la méthode de Henriksen (1981). Les teneurs en O_2 sont estimées simultanément avec un oxymètre orbisphère et par la méthode de Winkler, N-NH_4 et N-NO_3 sur technicon, N-NH_2 par la fluorescamine et NOD par minéralisation. Des huîtres fraîchement ramenées des parcs sont placées en incubation en système ouvert ou en système clos pendant quelques heures. La consommation en O_2 et l'excrétion en N-NH_4 , N-NH_2 et urée sont mesurées à différentes saisons.

In situ

Au cours de cycles de marée (vives-eaux et mortes-eaux), l'évolution des composés azotés et la teneur en O_2 sont suivis au niveau de la surface et du fond au-dessus des parcs (Boucher et Boucher-Rodoni, 1985).

Par ailleurs, un suivi à court terme (6 heures) d'un écosystème non perturbé, en circuit clos, est réalisé à l'aide d'enceintes expérimentales, placées sur ce parc en plongée (Boucher, 1985).

Description des enceintes

Les mesures *in situ* de consommation d'oxygène et de flux nets d'azote minéral et organique dissous ont été réalisées entre le sédiment et son eau susjacent à l'aide de trois enceintes expérimentales. Les modules mis au point à la Station Biologique de Roscoff, sont constitués de deux parties. La partie inférieure est un cylindre de PVC opaque de 50 cm de diamètre ($0,2 \text{ m}^2$) qui est enfoncé à marée basse dans le sédiment sur une hauteur d'au moins 10 centimètres. La partie supérieure est réalisée avec un dôme hémisphère en altuglass transparent de 1,5 centimètre d'épaisseur, placé ultérieurement en plongée autonome. La liaison entre les deux parties est assurée *in situ* par compression sur joint torique, grâce à 8 écrous papillon fixés sur une couronne soudée à la partie supérieure du cylindre en PVC. L'obscurcissement peut être réalisé par adjonction d'une nappe de polyane noir type "bache à ensilage". Suivant l'enfoncement initial de la "jupe", le volume ainsi isolé est compris entre 40 et 55 litres. Des orifices, fermés par robinet manuel, sont pratiqués pour permettre les prélèvements d'eau à la seringue vétérinaire de 1 litre, en plongée autonome, avec admission simultanée d'un même volume d'eau du milieu. Une pompe submersible 12V type pompe de cale Aquaflow 18 litres/minute permet de réaliser l'homogénéisation du volume d'eau emprisonné et de maintenir une circulation d'eau à l'interface sans remise en suspension des particules sédimentaires.

Un fond amovible constitué de deux plaques circulaires de PVC accolées formant une "jante" peut être placé dans les cloches, l'étanchéité étant assurée par une chambre à air de bicyclette gonflée à la mise en place. L'eau des cloches peut ainsi être isolée du sédiment.

Une sonde DBO orbisphère est placée à la partie supérieure des dômes hémisphériques, et le câble revient en surface sur la plateforme ostréicole servant de laboratoire.

Protocole expérimental

Les trois jupes sont mises en place durant la basse mer de vive-eau précédant l'expérimentation, ce qui a pour avantage de faciliter une éventuelle cicatrisation du sédiment.

Des huîtres choisies sur le parc sont brossées et disposées à l'avance dans les enceintes, ce qui permet de disposer d'animaux en parfait état de nutrition, de poids connu, n'ayant subi aucun stress physiologique.

Le jour de l'expérimentation choisi, une barge ostréicole, dotée d'un abri pour les appareillages scientifiques, est embossée à la verticale des jupes. Un plongeur positionne délicatement les dômes en place.

Plusieurs conditions expérimentales ont ainsi pu être testées :

- Une cloche S contenant le sédiment du parc ostréicole et sa faune en place (sauf les huîtres) soumise à une agitation (débit 18 l minute⁻¹)
- une cloche SS identique à la précédente sans agitation
- Une cloche H dont le fond est isolé du sédiment par le disque en PVC, et contenant 10 huîtres adultes (avec agitation)
- Une cloche SH contenant le sédiment en place et 10 huîtres adultes (avec agitation).

Les concentrations en oxygène sont enregistrées en continu par sonde polarographique et les prélèvements d'eau réalisés toutes les heures pendant 5 heures permettent de distinguer les cinétiques métaboliques. L'eau prélevée est immédiatement filtrée à bord sur filtre GFC 0,2 um (pompe Millipore) et les prélèvements placés dans la glace pilée, conditionnée pour dosage ultérieur des NO₃+NO₂, NOD, acides aminés, urée (méthodes Technicon). Pour l'ammonium (méthode de Solorzano, 1969) et l'oxygène (Winkler), les réactifs sont ajoutés immédiatement à bord.

A l'issue de l'incubation, les dômes en altuglass sont démontés et les jupes peuvent être laissées en place pour une expérience ultérieure. A la vive-eau suivante, la macrofaune contenue dans le volume de sédiment emprisonné dans les "jupes" peut être prélevée pour identification et pesée.

Considérations techniques

L'expérimentation *in situ* pose un certain nombre de problèmes spécifiques et a nécessité de nombreuses mises au point.

Les modules utilisés sont facilement maniables par des plongeurs. La mise en place des jupes ne pose pas de problèmes dès lors qu'elle est réalisée à marée basse. Celles-ci peuvent être laissées en place même en période de fort hydrodynamisme.

La détermination du rapport volume/surface apparaît un élément important de la conception pour l'identification des flux. Le rapport choisi de 50 litres/0.2m² apparaît satisfaisant pour l'ammoniaque. Il pourrait être réduit pour l'oxygène et il est certainement trop fort pour les autres paramètres, dont les cinétiques sont beaucoup plus lentes.

La réduction du volume peut être assurée en remplaçant le dôme par une simple plaque d'altuglass, mais cette solution ne permet pas toujours l'élimination des bulles d'air qui se forment.

L'interface étudié est fortement autotrophe dans les conditions normales d'éclairement, c'est à dire que la production d'oxygène dépasse la respiration ($P/R > 1$). Des mesures à la sonde LICOR ont montré que les fluctuations de l'éclairement au niveau du fond sont très rapides en fonction du couvert nuageux.

L'agitation du volume d'eau isolé par les enceintes apparaît indispensable pour éviter une stratification préjudiciable à une bonne évaluation des flux ainsi que l'atteste par exemple l'absence de corrélation observée dans ces conditions entre la consommation d'oxygène et les flux de NH₄.

2. Dispositif expérimental au Laboratoire National Ecosystème Conchylicole de l'IFREMER La Tremblade

L'étude des principaux filtreurs du bassin de Marennes-Oléron se situe dans le contexte de sa gestion. En 1972, la biomasse en élevage atteignait 20 000 tonnes, et l'obtention de la taille de commercialisation nécessitait 18 mois de culture, pour actuellement 3 ou 4 ans. Parallèlement, la biomasse s'est fortement accrue en passant à près de 80 000 tonnes pour les huîtres et 3 500 tonnes pour les moules (Héral, 1986).

L'ébauche des bilans énergétiques des populations d'élevage (Héral et al., 1983 ; Deslous-Paoli et Héral, 1984 ; Boromthanasarat, 1986) et des principaux compétiteurs (Deslous-Paoli et al., 1985) débouchent sur l'expérimentation *in vitro*, en particulier pour l'étude des problèmes des compétitions trophiques inter spécifiques.

Collecte des animaux

Chaque mois des animaux sont collectés en secteur intertidal dans des populations cultivées ou sauvages. Un échantillon homogène est sélectionné, nettoyé et rapidement transféré au laboratoire où il est placé en eau naturelle circulante.

Condition d'acclimatation (fig. 3)

Les animaux sont acclimatés pendant 15 à 20 jours avant le début de chaque expérience, sous un courant d'eau naturelle venant du bassin extérieur. L'eau de ce dernier est renouvelé à toutes les marées de vives eaux d'un coefficient supérieur à 70. La température et la salinité suivent donc un cycle voisin du cycle naturel saisonnier. La photophase est ajustée au cycle nyctéméral naturel.

Condition d'expérimentation

Les expériences sont réalisées selon deux conditions d'alimentation différentes après préfiltration sur maille de 250 μ m. La première dite estuarienne, est réalisée à partir d'eau fraîchement pompée dans l'es-

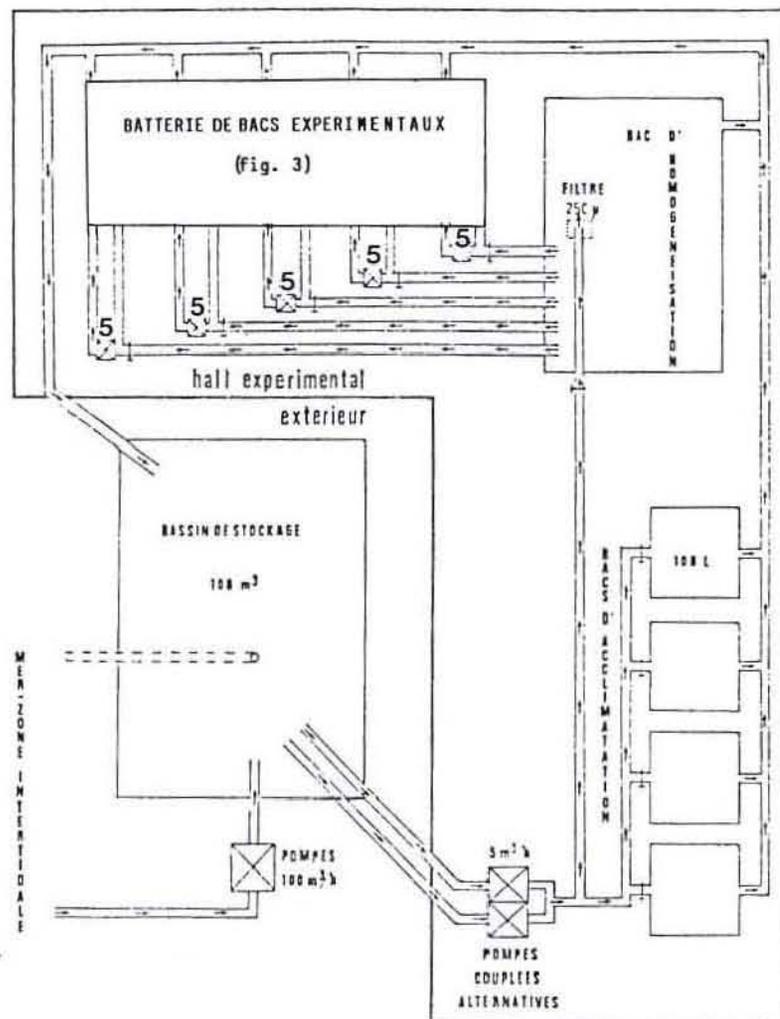


Figure 3 : Schéma du dispositif d'acclimation et d'alimentation en eau du système de l'IFREMER La Tremblade (d'après Deslous-Paoli, 1984). 5 : voir détail figure 3.

tuaire et stockée avec une homogénéisation dans le bassin extérieur. La deuxième est réalisée à partir de la même eau après une décantation d'une semaine. Dans ce cas, les conditions de milieu sont proches de celles des claires à huîtres dans lesquelles la part minérale de la nourriture sédimente partiellement tandis que les populations phytoplanctoniques se développent.

Pour l'estimation de la consommation :

Le dispositif expérimental (fig. 4) permet d'estimer les taux de rétention, en circuit ouvert à débit constant, par comparaison d'échantillons d'eau (seston organique et minéral, chlorophylles et phéopigments, espèces phytoplanctoniques, distribution de taille des particules etc...) prélevés à la sortie d'un bac témoin contenant des coquilles vides, avec ceux prélevés au même instant à la sortie du bas contenant les animaux. L'ensemble des biodépôts (fèces + pseudofèces) sont récupérés en fin d'expérimentation et minérés et la sédimentation mesurée dans le bas témoin pour permettre le calcul de coefficient de digestibilité des aliments. La mise en place des animaux est faite 4 heures avant le début des prélèvements d'eau.

Pour l'estimation de l'excrétion et de la respiration

Cette expérimentation réalisée le lendemain de celle décrite plus haut, se fait dans les mêmes bacs expérimentaux, avec la même eau au même débit et sur les mêmes mollusques. La mise en place est faite trois heures avant le début des mesures. Toutes les heures pendant 5 heures, le système est mis en circuit fermé circulant pendant un quart d'heure et les prélèvements (O_2 , urée, NH_4 , A.A., azote organique...) sont faits en début et fin d'incubation.

Méthode de dosages

Pour l'estimation de la consommation

Cette estimation se fait d'une part, à partir de la mesure de la part minérale et organique du seston (selon les méthodes décrites par Strickland et Parsons, 1972), de la mesure des pigments chlorophylliens

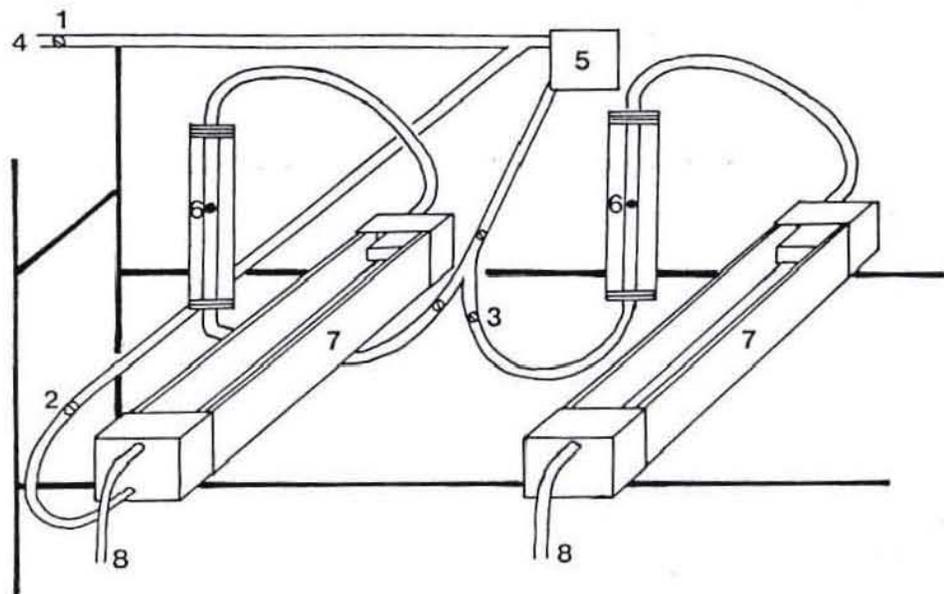


Figure 4 : Dispositif expérimental de l'IFREMER La Tremblade : détail des bacs expérimentaux :

- Pour la mesure de la consommation (2 bacs en parallèle) :
Robinets, 1-3 ouverts, 2 fermé.
- pour la mesure de l'excrétion et de la respiration (1 bac en circuit avec bac témoin indépendant) :
circuit ouvert : robinets 1 ouvert, 2-3 fermés
circuit fermé : robinets 1-3 fermés, 2 ouvert
- 4 : arrivée d'eau, 5 : pompe à débit variable, 6 : débitmètre, 7 : bac expérimental, 8 : trop plein.

et des phéopigments (méthode fluorimétrique de Neveux, 1973) et, spectrophotométrique de Lorenzen (1967) des éléments particuliers de l'eau et des biodépôts, et d'autre part, à partir, de la mesure de la distribution de taille des particules sestoniques à l'aide d'un coulter counter model TA II, et du comptage des espèces phytoplanctoniques selon la méthode d'Utermöhl (1958).

Pour l'estimation de l'excrétion et de la respiration

. L'excrétion est quantifiée par la mesure de NH_4 (méthode de Koroleff, 1969) des acides aminés libres (méthode fluorimétrique d'après North, 1975), urée (méthode d'Aminot et Kerouel, 1982), N organique total (méthode de Armstrong et Tibbitts, 1968).

. La respiration est quantifiée par la mesure de $l'O_2$ par la méthode de Winkler automatisée à l'aide d'un mémotitrateur Mettler.

Méthode de calcul et précautions

Pour l'estimation de la consommation

$$R = \frac{C_1 - C_2}{C_1} \times 100$$

avec

R = Rétention par heure

C_1 = Concentration par litre à la sortie de la chambre témoin

C_2 = concentration par litre à la sortie de la chambre expérimentale

$$F = D (C_1 - C_2) / C_1 \quad (\text{Vahl, 1972a})$$

avec F = filtration en l/h

D = débit dans la chambre expérimentale en l/h

C_1 = concentration par litre à la sortie de la chambre témoins sans animaux

C_2 = Concentration par litre à la sortie de la chambre expérimentale

$$DC = 100 \left(1 - \frac{Tn}{Tb} \times \frac{Eb}{En} \right) \quad (\text{Schneider et Flatt, 1975})$$

avec DC = coefficient de digestibilité

Tn = % du traceur dans la nourriture

Tb = % du traceur dans les biodépôts

En = % de l'élément dans la nourriture

Eb = % de l'élément dans les biodépôts

Pour limiter la variabilité due à un possible cycle journalier des fonctions de filtration, les prélèvements sont effectués dans un temps le plus court possible (2 heures) et toujours à la même heure. L'utilisation de plusieurs animaux par bacs expérimentaux pour maximiser la réponse induit vraisemblablement une sous alimentation des derniers par rapport aux premiers, et nécessite de s'assurer que tous les individus sont actifs pour valider les mesures. D'autre part la consommation de la nourriture ne doit pas dépasser 50 % du niveau de nourriture disponible dans le bac sous peine d'entraîner un biais dû à une sous alimentation.

Pour l'estimation de la respiration et de l'excrétion

L'hypothèse de la linéarité de la consommation d'oxygène et de l'excrétion entre les prélèvements de début et de fin d'incubation nécessite une incubation de temps relativement réduite pour ne pas tomber à des pressions partielles en O_2 inférieures à 30 % de la pression initiale et ne pas atteindre des concentrations en excréments pouvant agir sur les fonctions physiologiques. L'utilisation de gouttière ouverte, malgré la limitation des échanges à l'interface eau-air grâce à un film de parafine, et l'utilisation d'eau naturelle chargée en particules, nécessite la comparaison avec un bac témoin où les conditions sont tenues rigoureusement identiques.

3. Dispositif expérimental du Laboratoire de Zoologie de l'UBO Brest

Mesure de la consommation de phytoplancton

Réalisation du montage expérimental

Un dispositif expérimental, inspiré des travaux de Winter (1973), a été réalisé au laboratoire de Zoologie (fig. 5) (Suprato, 1986), pour l'étude écophysiological de la coquille Saint Jacques *Pecten maximus*.

. Enceinte de mesure : L'animal étudié est placé dans une enceinte en plexiglass (1) transparente, de 30 cm de hauteur et de 20 cm de diamètre. Elle est remplie d'eau de mer filtrée sur 0,2 μm , pour éliminer toute particule autres que les algues distribuées pendant l'expérience. Le volume de l'eau est de six litres.

La coquille Saint-Jacques est disposée sur un support en plexiglass perforé (2). Un barreau aimanté (3), situé sous ce support, permet alors d'homogénéiser le milieu expérimental.

L'alimentation en algues se fait par l'intermédiaire d'une pompe péristaltique (4) et l'oxygénation est assurée par un diffuseur (5).

Un cylindre en p.v.c. (6) maintient l'enceinte dans l'obscurité, ce qui a pour effet d'éviter la multiplication des algues pendant l'expérience.

La concentration en algues, dans l'enceinte de mesure, est estimée par la mesure de la densité optique (le fonctionnement sera détaillé ultérieurement).

. Milieu de stockage d'algues : Une éprouvette graduée d'un litre (7) est remplie d'une suspension d'algues de concentration et volume connus, qui est homogénéisée par l'action d'un diffuseur (5) d'air comprimé (AC). L'éprouvette est isolée de la lumière par un cylindre en p.c.v. (6).

. Régulation de la concentration algale : La régulation de la concentration algale dans l'enceinte de mesure se fait grâce à un montage électrique. Un faisceau lumineux, d'une intensité déterminée à partir

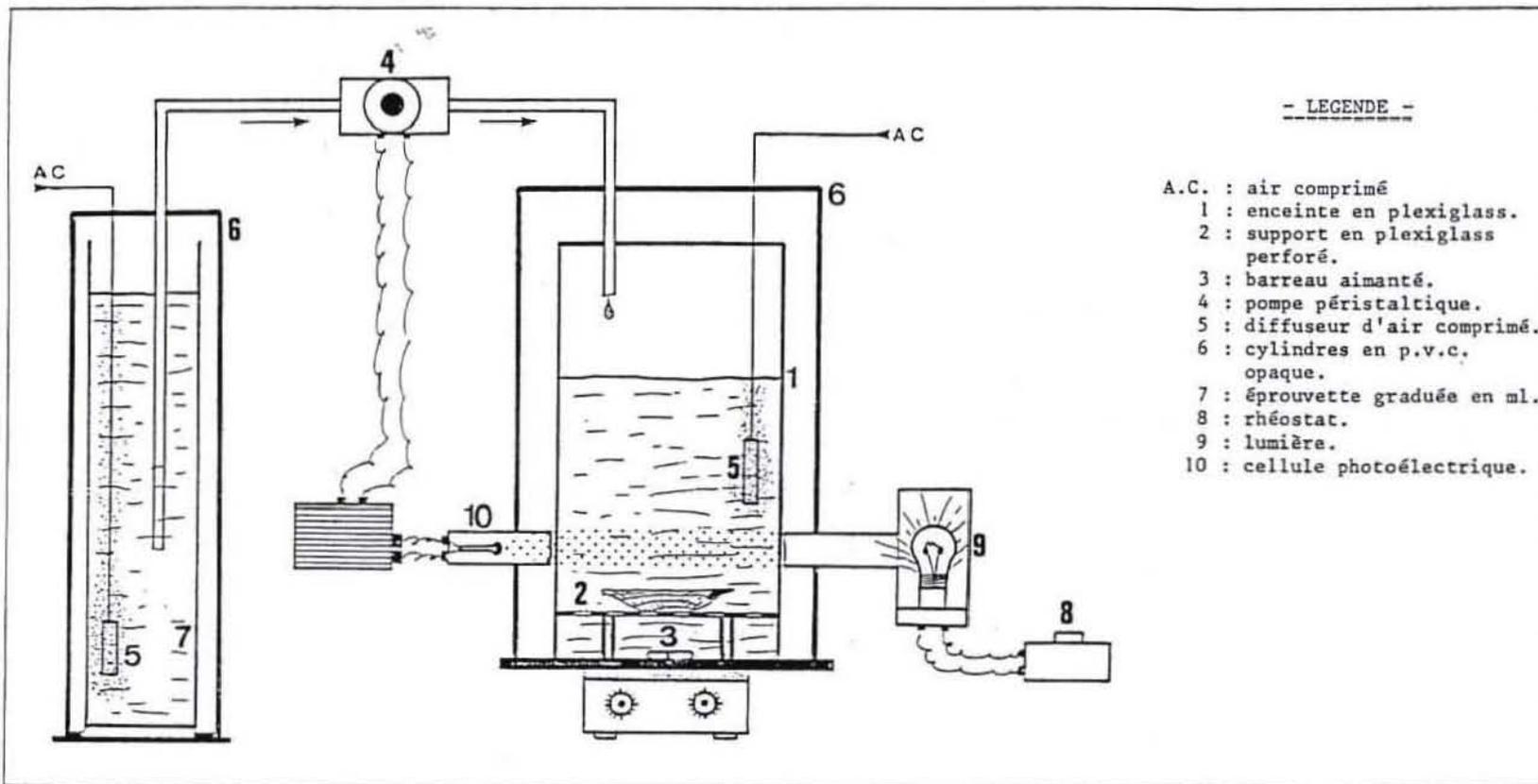


Figure 5 : Dispositif expérimental de mesure de la consommation de phytoplancton à l'UBO Brest.

d'un rhéostat (8), traverse l'enceinte expérimentale. L'intensité de lumière (9) reçue par la cellule photoélectrique (10) est par conséquent fonction de la concentration d'algues dans le milieu. Cette concentration est fixée à $40 \times 10^{-6} \text{ g.l}^{-1}$ en début d'expérience. Lorsqu'elle descend au-dessous d'un seuil minimum, la pompe est alors actionnée. Ce système de régulation permet de maintenir la concentration à 4 % près.

La consommation d'algues est déterminée par la baisse du volume dans l'éprouvette graduée. Dans une expérience préliminaire, la consommation horaire d'algues a été évaluée. Cette estimation a servi à déterminer un débit permettant d'éviter les variations brutales de concentration d'algues dans le milieu ainsi que la fixation de ces algues sur les tuyaux d'alimentation. Ce débit a été fixé à 4 ml par minute. Dans ces conditions, la pompe fonctionne alors pendant au moins 75 % du temps de l'expérience.

Calcul de la consommation de phytoplancton

La mesure de la consommation de cellules algales repose sur le calcul du nombre N_1 de cellules ajoutées au milieu expérimental, en compensation de celles consommées par l'animal :

$$N_1 = V_s \times C_x$$

où V_s représente le volume ajouté au milieu expérimental (ml)
 C_x représente la concentration en algues du milieu de stockage (cellules.ml⁻¹).

Cependant, comme la sensibilité du système d'alimentation entraîne de légères variations de concentration dans le milieu expérimental ($\pm 4 \%$), une correction (R) doit être appliquée pour connaître le nombre N_2 de cellules algales effectivement consommées.

$$\text{soit } N_2 = N_1 - R$$

Cette correction est calculée à partir de la concentration réelle mesurée à la fin de l'expérience :

$$R = (C_{Et1} \times V_{Et1}) - (C_{Et0} \times V_{Et0})$$

où C_{Et0} et C_{Et1} correspondent à la concentration en algues du milieu expérimental au temps t_0 et t_1 (cellules.ml⁻¹)

V_{Et0} et V_{Et1} correspondent au volume de milieu expérimental au temps t_0 et t_1 (ml).

Une consommation horaire (C) exprimée en nombre de cellules par heure est alors obtenue en divisant le nombre de cellules consommées (N_2) par le temps d'expérience t.

$$C = N_2/t$$

où $t = t_1 - t_0$ (heures)

Précautions méthodologiques

. L'un des facteurs influençant la sensibilité de la photocellule est la fixation de microorganismes sur les parois de l'enceinte de mesure. Ce problème peut être évité par les moyens suivants, mis en oeuvre dans nos expériences :

- utilisation d'algues mobiles (flagellés)
- parois de l'enceinte de mesure soigneusement nettoyées
- obscurité totale

D'après Winter (1973), si l'enceinte est propre et l'eau du milieu expérimental centrifugée, la transmission de la lumière reste constante pendant une période de 48 heures au moins, ce qui est largement supérieur à la durée de nos expériences (quatre heures de mesure, plus une heure d'acclimatation de l'animal).

. L'influence de la température sur la consommation d'algues chez les bivalves est bien connue et a suscité divers travaux, notamment ; Dame (1972), Widdows (1973b), Wilson et Seed (1974), Schulte (1975), Bayne et al. (1976). La plupart des auteurs indiquent que la vitesse de filtration augmente avec la température. Il est alors nécessaire de

En effet, des variations thermiques de courte durée ont une influence importante sur le taux de consommation chez les organismes filtreurs (Newell, 1970). Widdows et Bayne (1971) ont mis en évidence un phénomène d'acclimatation : lorsque les moules (*Mytilus edulis*) sont immergées brutalement dans une eau dont la température est de 5°C supérieure ou inférieure à celle du milieu d'origine, leur première réaction est d'augmenter leur vitesse de filtration, si la température est plus élevée, ou de la diminuer, si la température est plus basse. On observe ensuite une période d'acclimatation d'environ quatorze jours, au cours de laquelle les animaux, qui ont augmenté leur vitesse de filtration tendent à la diminuer et vice-versa.

Au cours de ce travail, les animaux sont acclimatés pendant au moins une semaine et l'expérimentation est réalisée dans une pièce climatisée.

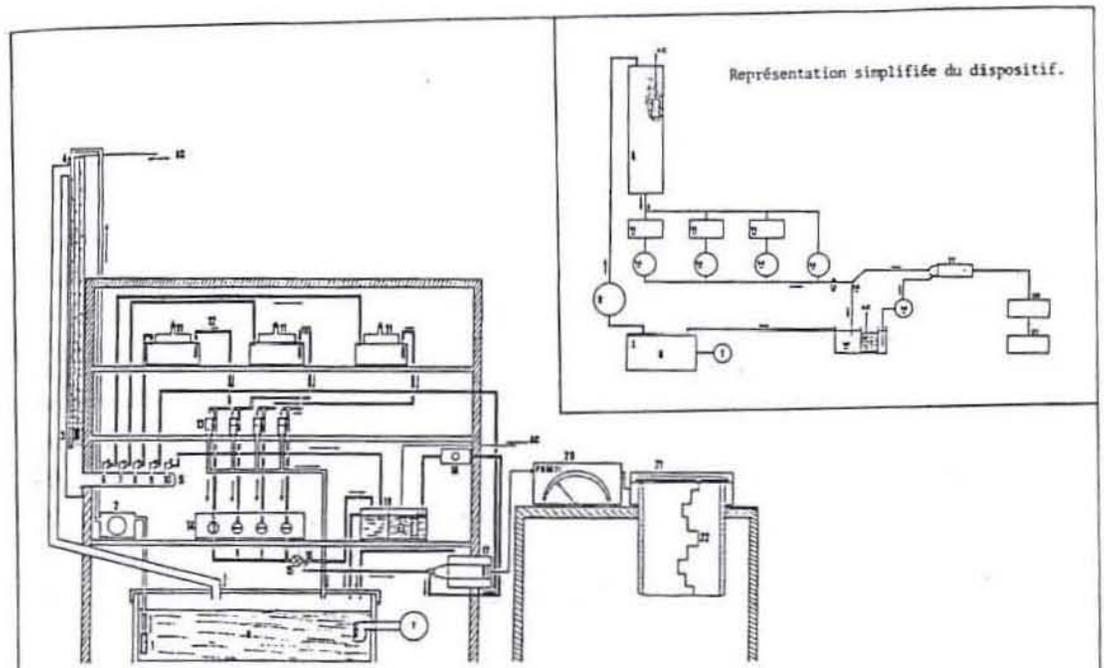
Mesures de la consommation d'oxygène

Réalisation du dispositif expérimental

L'eau dans le bac (B) est thermostatée (T) et contrôlée au niveau physico-chimique, puis filtrée (1) avant d'être acheminée par la pompe (2) dans la colonne (3) munie d'un trop-plein (4). La hauteur d'eau dans la colonne crée une pression hydrostatique suffisamment élevée pour assurer un débit constant dans l'ensemble de l'appareillage. Cette colonne d'eau est saturée par l'air libéré au niveau d'un diffuseur relié à une prise d'air comprimé (AC) (fig. 6).

L'eau de mer sort de la colonne au niveau du distributeur (5) d'où elle est acheminée, soit dans les trois chambres respiratoires (11) en suivant les voies (6), (7), (8), soit dans l'enceinte thermostatée du bloc électrode (17) en suivant la voie (9), soit dans le bas où se trouve la cuve d'étalonnage (19) en suivant la voie (10).

Le débit d'eau sortant des chambres respiratoires est réglé par une pince (12) et mesuré à l'aide d'un débit-mètre (13).



- | | |
|---|---|
| 8 - Bac de recyclage | 13 - Débit-mètre |
| T - Thermostat | 14 - Electro-vannes avec programmeur permettant l'échantillonnage successif de l'eau provenant des trois enceintes expérimentales (11) et de celle de la colonne (3) qui traverse le robinet (9). |
| 1 - filtre | 15 - Piège de bulles d'air |
| 2 - Pompe | 16 - Seringue d'échantillonnage |
| 3 - Colonne d'eau saturée en oxygène, grâce à un diffuseur alimenté en air comprimé. | 17 - Electrode à P_{O_2} |
| 4 - Trop-plein | 18 - Pompe peristaltique (débit calibré et constant) |
| 5 - Distributeur. | 19 - Bac d'étalonnage |
| 6, 7, 8, 9, 10 - Robinets de distributeur. Au début de manipulation, le robinet 10 est ouvert pour l'étalonnage. Ensuite, il est fermé. Les robinets 6, 7, 8, 9 sont alors ouverts. | 20 - Galvanomètre étalonné pour la mesure de P_{O_2} |
| 11 - Enceintes expérimentales. | 21 - Enregistreur |
| 12 - Pince de Mohr pour régler le débit. | 22 - Graphe de P_{O_2} |
| | AC - Air comprimé. |

Figure 6 : Dispositif expérimental de mesure de la consommation d'oxygène à l'UBO Brest.

Un groupe d'électro-vannes (14), commandé par un programmeur, dirige, à intervalles de temps réguliers et à débit constant, un échantillon d'eau vers l'électrode (17). Cet échantillon d'eau est d'un volume réduit car il est capté à l'aide d'une seringue (16) après passage sur un piège de bulles d'air (15). Il passe devant la membrane d'électrode grâce à son entraînement par la pompe péristaltique (18).

Successivement, et dans un ordre déterminé, une des électro-vannes s'ouvre tandis que les autres restent fermés. Les trois premières vannes correspondent à l'eau de sortie des trois chambres respiratoires, la quatrième à l'eau d'entrée dans les chambres. La durée du cycle de cette électro-vanne, fixée au préalable, est de dix minutes. Cette durée est suffisamment longue pour bien mesurer la P_{O_2} de chaque échantillon. Cette alternance de mesures se répète plusieurs fois sur les mêmes animaux d'expérience.

Le bloc d'électrodes est relié à un galvanomètre (20) dont on peut suivre les variations d'intensité sur un cadran. Ces variations sont transmises à un enregistreur (21). Les enregistrements sur papier gradué (22) servent à mesurer les P_{O_2} des différents échantillons d'eau. Par différence entre la valeur de l'échantillon témoin de la voie (9) et celles des trois chambres respiratoires (voies 6, 7, 8), on obtient la P_{O_2} .

Pour que ce montage expérimental fonctionne bien, il faut prendre un certain nombre de précautions, qui seront examinées dans le paragraphe ci-après.

Précautions méthodologiques

. Les animaux et leur acclimatation : Tout changement du milieu entraîne de la part de l'animal un effort d'adaptation aux nouvelles conditions. Cela implique une dépense énergétique supplémentaire (Bayne, 1976), qui se manifeste par une modification de la consommation d'oxygène. L'adaptation peut varier de quelques heures (réponse aigüe) à plusieurs jours.

Dans le cas présent, préalablement à toute mesure, les animaux séjournent au moins une semaine dans l'aquarium du laboratoire de zoologie (12°C) afin de s'acclimater aux conditions thermiques expérimentales (12°C).

. La Température : Au cours de la manipulation, il faut éviter que la température de l'eau change, ce qui entraînerait une modification de la valeur du coefficient de solubilité de l'oxygène dans l'eau ainsi que de la consommation d'oxygène de l'animal étudié.

Pour cela, le dispositif expérimental est installé dans une chambre bien isolée de l'extérieur, climatisée, tandis que l'eau est thermostatée au niveau du bac. Cette double climatisation permet d'obtenir une température de l'eau constante durant l'expérience.

. Pression partielle d'oxygène du milieu expérimental : L'influence de P_{O_2} sur la consommation d'oxygène des bivalves est bien connue et a suscité divers travaux ; (Bayne, 1971, 1973 ; Taylor et Brand, 1975b ; Shumway, 1981 ; Brand et Morris, 1984). La plupart des auteurs indiquent que certains bivalves ont la capacité, au-dessus du point critique, de maintenir constante leur consommation d'oxygène lorsqu'intervient un changement de pression partielle d'oxygène.

Au cours de l'expérience, il est nécessaire de maintenir constante la pression partielle d'oxygène de l'eau qui entre dans les chambres respiratoires. La saturation dans la colonne d'eau de mer est assurée par un bullage d'air à contre courant.

. Les chambres respiratoires : Les chambres respiratoires sont en plexiglass. A la partie supérieure, elles sont munies d'un dispositif permettant de chasser les bulles d'air présentes au début de l'expérience (fig. 7).

Les volumes des enceintes, choisis en fonction de la taille des animaux, sont d'un litre pour les exemplaires de deux ans et de 2,5 litres pour ceux de trois ans et plus. Le rapport entre la masse d'eau est de l'ordre de 0,05 (Soulas et Belaud, com. pers.).

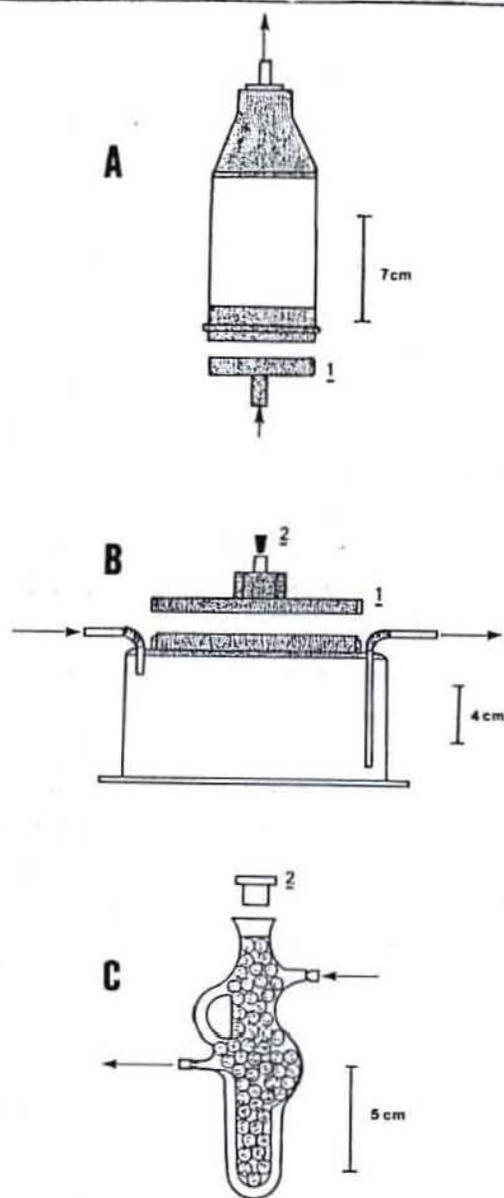


Figure 7 :

Représentations détaillées d'éléments du dispositif expérimental de mesures respiratoires :

- A (1 l) pour les animaux de petites tailles.
- B (2,5 l) pour les animaux de grandes tailles.
- Piège à bulle d'air (C).
- Les flèches indiquent le sens de la circulation de l'eau.
- 1 : couvercle que l'on dévisse pour introduire les animaux.
- 2 : bouchon servant à évacuer l'air au début de l'expérience.

Les volumes choisis permettent d'offrir à l'animal une certaine liberté de mouvement et d'éviter ainsi l'influence éventuelle d'un stress lié au manque d'espace durant la mesure.

Des facteurs incontrôlables provoquent parfois, en cours d'expérience, la formation de petites bulles d'air dans le circuit. Un dispositif permet de les piéger avant qu'elles n'atteignent la membrane d'électrode, ce qui fausserait les mesures.

4. Dispositif expérimental du Laboratoire Arago de Banyuls sur Mer

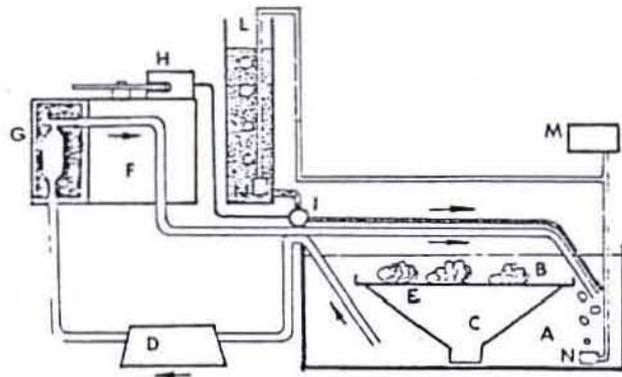
Les huîtres utilisées lors des expériences sont prélevées dans l'étang de Salses-Leucate (Languedoc-Roussillon). Afin d'éviter les effets saisonniers sur les taux de croissance (Deslous-Paoli, 1982) d'excrétion (Bayne et Scullard, 1977a) et sur le métabolisme basal (Vahl, 1978), tous les prélèvements ont été effectués au cours des mois de juin et juillet 1982 et 1983 (animaux âgés de 18 mois), époque correspondant dans le milieu d'origine à une période de croissance rapide (Deslous-Paoli, 1982).

Les animaux nettoyés de leurs épibiontes ont été soumis au laboratoire à une période d'acclimatation en eau courante aérée (fig. 8). Ils ont été ensuite transférés dans un aquarium de 60 litres en circuit semi-fermé, thermostaté à 15°C et maintenus en concentration algale constante. Afin d'éviter une surcharge du milieu, le nombre d'individus acclimatés ne dépassait pas 15 à 20 par série. Parallèlement un deuxième lot était placé dans les mêmes conditions mais sans apport de nourriture.

Le dispositif d'acclimatation en concentration algale constante est dérivé du montage expérimental de Winter (1969) et modifié par Fiala-Médioni (1974) (fig. 8). Le contrôle automatique de la concentration algale est obtenu grâce à un dispositif couplé à un fluorimètre Turner III équipé pour les mesures de chlorophylles *in vivo*. (Copello, 1982 ; Fiala-Médioni et al., 1985).

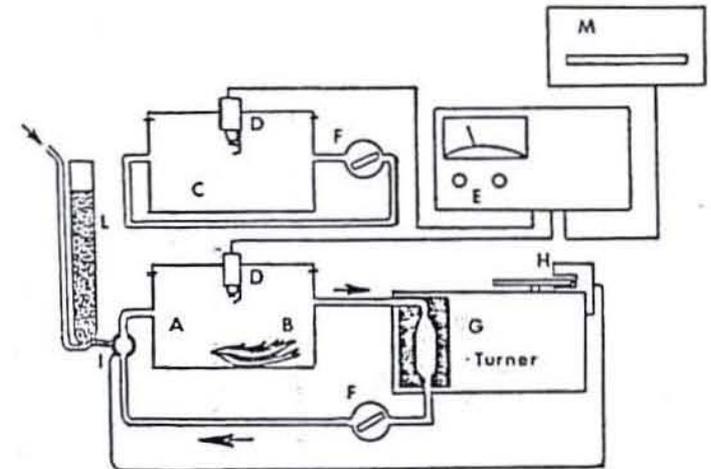
Les fèces étaient prélevées toutes les 24 heures, pesées après lyophilisation pour le dosage du C organique au Leco et la mesure de leur contenu énergétique à la microbombe calorimétrique. Après une

Figure 8 : Dispositif expérimental du laboratoire Arago (Banyuls sur Mer).



système d'acclimatation

- A : Bar d'acclimatation (6 et)
- B : Specimens en acclimatation
- C : Collecteur des fécès
- D : Pompe péristaltique
- E : Grille en filet
- F : Fluorimètre TURNER Mod. III
- G : Cuve pour mesures en flux continu
- H : Interrupteur
- I : Electrovanne
- L : Solution nutritive algale
- M : Bulleur
- N : Aérateurs



système de mesure
(algues) : constante

- A : Chambre d'expérimentation
- B : Specimen
- C : Chambre témoin
- D₁₋₂ : Sondes polarographiques
- E : Oxymètre Orbisphère
- F : Pompe péristaltique
- G : Fluorimètre turner
- H : Interrupteur
- I : Electrovanne
- L : Epruvette graduée contenant les algues.
- M : Enregistreur

période d'acclimatation de 10 à 15 jours, les animaux étaient transférés dans une enceinte de 4,5 l (fig. 9), reliée à un montage expérimental analogue à celui utilisé en acclimatation (fig. 8). Dès que l'animal ouvrait les valves (1/2 à 1 h après l'introduction) la consommation d'oxygène était mesurée grâce à une sonde polarographique montée sur la chambre expérimentale et reliée à un oxymètre orbisphère. L'excrétion ammoniacale était dosée par la méthode de Koroleff à la fin de chaque expérience. Un deuxième circuit identique au premier mais sans animaux servait de témoin et permettait la correction des valeurs expérimentales.

En fin d'expérience les animaux étaient disséqués pour la détermination du poids des organes.

Une deuxième série d'expériences a été effectuée dans la même cellule expérimentale mais en circuit fermé pour mesurer la décroissance de la concentration algale dans de l'eau de mer filtrée à 0,45 μm et enrichie d'une suspension de *Phaeodactylum tricorutum* (30×10^6 cel \times l^{-1} équivalent à 2,10 mg. P.S. \times l^{-1}). Les premiers échantillons d'eau étaient prélevés environ 1/2 h après l'introduction des animaux, quand ceux-ci avaient repris une activité normale de filtration. La densité de la suspension algale des échantillons prélevés toutes les 1/2 heures était mesurée au Coulter Counter et l'expérience arrêtée dès que la concentration tombait au dessous des 500 000 cel \times l^{-1} (0,035 mg P.S.)

5. Dispositif expérimental de la fondation océanographique Ricard de l'Ile des Embiez.

Dans le cadre de l'A.T.P. "Bases Biologiques de l'Aquaculture", un dispositif expérimental a été conçu dans le but de définir et de quantifier les principales fonctions physiologiques de quelques mollusques bivalves d'intérêt commercial. Le dispositif est dérivé de celui conçu par Bayne et al. (1977) (fig. 9). Il permet de travailler soit en flux continu pour l'étude de la filtration-rétention, soit en milieu confiné pendant de courtes périodes pour des mesures de l'excrétion et de la respiration (Bador, 1981).

5.1. Description du dispositif expérimental

5.1.1. Principe du système

L'animal à tester est placé dans une chambre thermostatée traversée par de l'eau de mer filtrée à $0,45 \mu\text{m}$ à la même salinité et à la même température que dans les bacs de maintenance avant l'expérience.

La température est régulée grâce à un circuit secondaire de thermostatisation. L'oxygénation est maintenue à un taux de saturation supérieur à 95 % par bullage permanent dans la cuve de réserve d'eau de mer vieillie, stabilisée bactériologiquement. A ce système est adjoint une pompe de circulation qui fait passer continuellement l'eau de la réserve devant une lampe à ultra-violet.

Sur le couvercle de la chambre est adaptée une sonde à oxygène Orbisphère couplée à un agitateur rotatif qui assure le renouvellement de l'eau devant la membrane et homogénise l'ensemble du volume de la chambre. L'efficacité de cette agitation a été vérifiée à l'aide d'un colorant, ainsi l'animal se trouve dans un milieu homogène quelle que soit sa position dans la chambre.

Une suspension algale, obtenue par dilution d'une culture en phase de croissance, est prélevée grâce à une pompe péristaltique et injectée dans le flux entrant. Les flux entrant et sortant sont homogénéisés par brassage à l'aide d'agitateurs magnétiques (fig. 9). On estime la concentration cellulaire dans le courant d'eau à l'aide d'un fluorimètre Turner en flux continu. Celui-ci est étalonné grâce à un compteur de particules "Coulter Counter" permettant de calculer le nombre de cellules par ml.

Cet étalonnage permet d'obtenir un enregistrement graphique continu, la hauteur du tracé donné par le fluorimètre étant proportionnelle au nombre de cellules algales. La concentration cellulaire dans le flux entrant est constante et le système atteint un état d'équilibre marqué par un plateau du graphique.

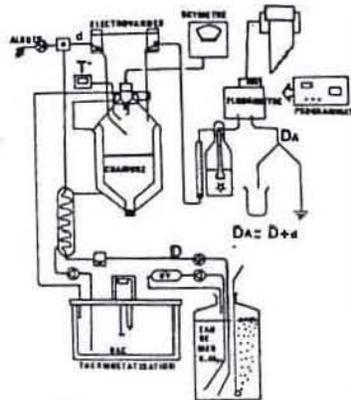


FIGURE 9 Dispositif expérimental

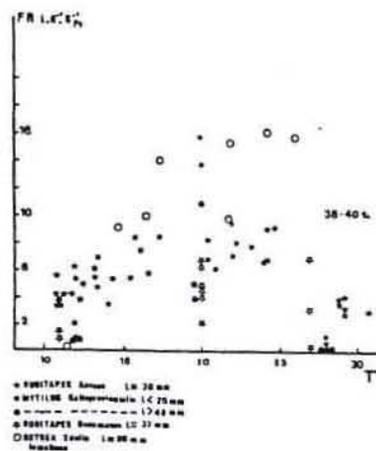
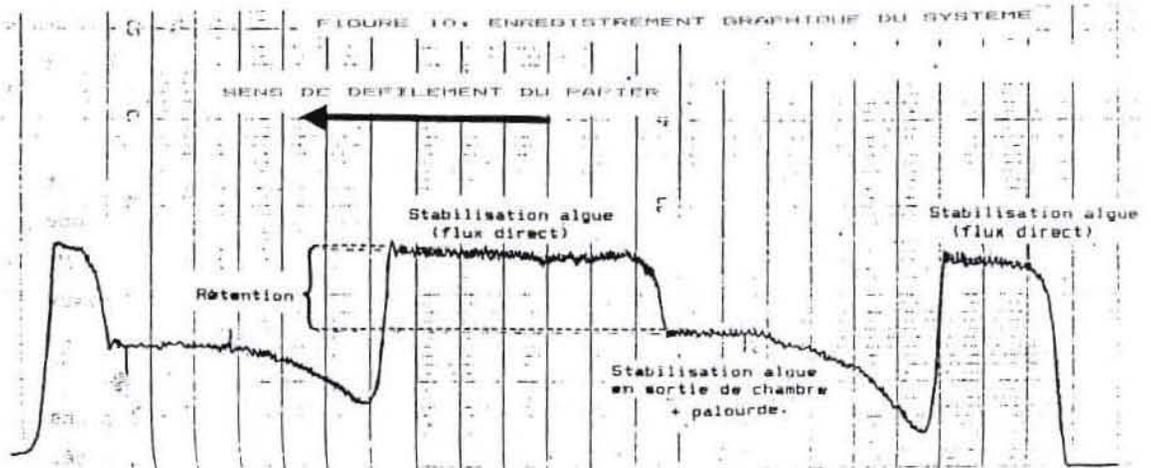


FIGURE 11 Evolution du taux de filtration en 1.h-1.G-1 de poids sec pour quelques espèces méditerranéennes en fonction de la température.



Deux électrovannes permettent soit de faire circuler l'eau de la chambre, soit d'isoler celle-ci, le flux est alors direct. Lorsque le courant d'eau passe par la chambre en l'absence de bivalve, la concentration cellulaire du flux sortant atteint un nouvel état d'équilibre dont le plateau est identique à celui observé en flux direct.

En présence d'organismes filtreurs, si la rétention des cellules est constante dans le temps, le plateau reflétant la concentration cellulaire se situe à un niveau inférieur à celui du flux direct. La différence entre ces deux états d'équilibre fournit une estimation du nombre de cellules algales retenues par les organismes filtreurs (fig. 10).

5.1.2. Protocole expérimental

De manière à aborder une étude comparative du taux de filtration à différentes températures, il est indispensable de fixer certaines caractéristiques du système, afin d'expérimenter à chaque fois dans les mêmes conditions. Ainsi le débit théorique du flux entrant d'eau de mer a été fixé à $40 \pm 2 \text{ ml.m}^{-1}$. Cette valeur tient compte des taux de filtration mesurés par d'autres auteurs de façon à rester légèrement supérieur aux taux de filtration moyens.

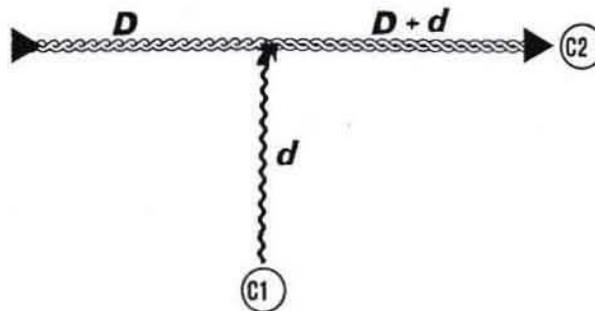
La souche algale sélectionnée est le *Tetraselmis suecica* dont les tailles des cellules sont comprises entre 6,5 et 11,5 μm avec un mode de 8-9 μm . Ceci garantit, d'après les observations faites sur *M. edulis*, une rétention pratiquement à 100 % si l'on se réfère aux travaux de Vahl (1972) et de Mohlenberg et Riisgard (1978).

Au départ, en fonction des données de la littérature, nous avons souhaité avoir, dans la chambre expérimentale, autour du bivalve testé, une concentration algale comprise entre 10 et $13,5 \times 10^6$ cellules par litre.

La quantité d'algues à injecter dans le circuit est déterminée d'une manière théorique, et vérifiée en flux direct.

5.1.2.1. Addition d'algues ou d'un produit dans un système à flux continu

Principe général du système "T"



D = Débit eau de mer en $\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$ ou $\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$

d = débit produit en $\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$ ou $\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$ ($d > D$)

$D + d = DA =$ somme des débits

$C1$ = concentration initiale du produit

$C2$ = concentration finale du produit dilué

$C1 * d =$ quantité introduite dans le système "T"

$C2 * DA =$ quantité sortante du système "T"

($\text{Q} \cdot \text{min}^{-1}$ ou $\text{Q} \cdot \text{h}^{-1}$)

d'où

$$C1 * d = C2 * DA$$

$$d/DA = C2/C1$$

$$d/DA = d/(d+D) = K = \text{rapport de dilution}$$

$$K = C2/C1$$

Equations de base :

$$(1) \quad C2 = K * C1$$

$$(2) \quad C1 = C2/K$$

Dans le cas présent, les paramètres connus sont K (déterminé par la mesure des débits) et C2 (choisi en fonction de l'espèce). Ce qui donne la valeur de C1 d'après la formulation (2). La quantité C1 est obtenue par dilution d'une culture algale en phase exponentielle ou en début de plateau. Il est à éviter les cellules vieillissantes qui ont tendance à sédimenter rapidement et qui peuvent perturber le système à flux continu. Il est à noter également que les formulations (1) et (2) peuvent être utilisées pour additionner des substances dissoutes en flux continu.

5.1.3. Formulation des résultats

Le taux de rétention horaire peut être calculé d'après le tracé graphique.

Le taux de filtration est calculé en utilisant la formule $(C1 - C0)/C0$, c'est à dire la concentration à l'état d'équilibre hors chambre moins la concentration à l'état d'équilibre dans la chambre.

5.1.4. Observations complémentaires

Il est nécessaire de pouvoir disposer de plusieurs chambres, d'où un système de démontage rapide. Le choix de la chambre est fonction d'un certain rapport volume chambre/taille de l'animal, que l'on détermine expérimentalement.

La purge complète du système hydraulique à flux continu est nécessaire, car l'existence de poche gazeuse dans la tuyauterie perturbe le système "T". A cet effet, une membrane souple réalisée à l'aide d'une chambre à air permet par dilatation-compression de celle-ci de chasser la totalité des bulles.

Par contre, s'il existe une grande différence thermique entre l'eau de mer entrante et la température de thermostatisation, l'apparition de microbulles à l'intérieur du système peut à la longue modifier les caractéristiques du système (débit, mélange...).

Il est à noter également que les animaux placés dans la chambre peuvent être incommodés par les variations lumineuses. D'où la nécessité d'isoler l'ensemble du dispositif.

5.1.5. Avantages et inconvénients du système

L'étude cyclique sur une espèce est possible grâce à la programmation des électrovannes, mais si l'on doit réaliser des mesures comparatives, il est nécessaire d'effectuer les expériences dans la même marge horaire afin d'éliminer l'influence d'éventuels rythmes circadiens dans les valeurs du taux de filtration. On peut laisser l'animal dans la chambre pendant plusieurs journées, donc obtenir une bonne acclimatation. Cependant les mesures étant individuelles, la méthode paraît longue. De plus le dispositif consomme beaucoup d'eau de mer filtrée, il y a nécessité d'utiliser une pompe à filtration à grand débit.

Les mesures de filtration requièrent (fonction du volume de la chambre) au minimum 2 heures à 3 heures pour obtenir les deux plateaux d'équilibre. Egalement, les réactions de l'animal peuvent contrarier les mesures, notamment la fermeture des valves.

Le dispositif expérimental tel qu'il est décrit permet la mesure de la consommation d'oxygène en isolant la chambre de mesure pendant un certain temps par le jeu des électrovannes. Mais lorsqu'il est nécessaire d'effectuer plusieurs mesures dans un temps donné, cette méthode n'est plus valable et il est préférable d'utiliser la technique en flacons hermétiques.

5.1.6. Résultats

Les résultats préliminaires ont été présentés par Sacher (1982), Riva et Massé (1985) sur les espèces *Mytilus galloprovincialis*, *Ostrea edulis*, *Ruditapes decussatus* et *Ruditapes aureus* (cf. figure 11). Parallèlement, des études sur les rythmes physiologiques de *Ruditapes decussatus* et sur les mécanismes physiologiques mis en oeuvre de jeûnes prolongés ont été entreprises par Badhdiguan (1983), Badhdiguan et Riva (1984).

CHAPITRE III : METHODOLOGIE EXPERIMENTALE SUR LES POPULATIONS

(Rapporteur Gouletquer P.)

Dans le cas de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum*, les prégrossissements habituels ne permettent des semis qu'en juin et novembre, conditionnant ainsi les durées d'élevage, en particulier le passage de deux hivers (Anonyme, 1983).

En raison des contraintes économiques liées à l'existence de mortalités massives occasionnelles après le deuxième hiver, des solutions ont été recherchées pour l'obtention de tailles commercialisables avant celui-ci.

Les expériences ont porté sur la phase de prégrossissement hivernal ne nurserie (St Félix et al., 1984).

1. Station expérimentale de Bouin IFREMER Nantes : Baie de Bourgneuf (Vendée)

Afin de résoudre les facteurs limitants en matière de prégrossissement de bivalves en période hivernale et estivale, la solution de l'utilisation d'eau salée souterraine, pompée entre -5 m et -15 m a été adoptée.

La température de l'eau de mer est élevée à 10°C par captage des calories à travers un échangeur au titane (eau de forage à 13°C) en période hivernale.

La nourriture est produite à partir de l'eau de forage brute, très riche en sels nutritifs, par production de blooms de culture monospécifique de *Skeletonema costatum* (500 000 Cel.ml⁻¹) dans des bassins bétonnés de 50 m³. Ces concentrés sont distribués séquentiellement et à débits croissants dans les raceways de la nurserie.

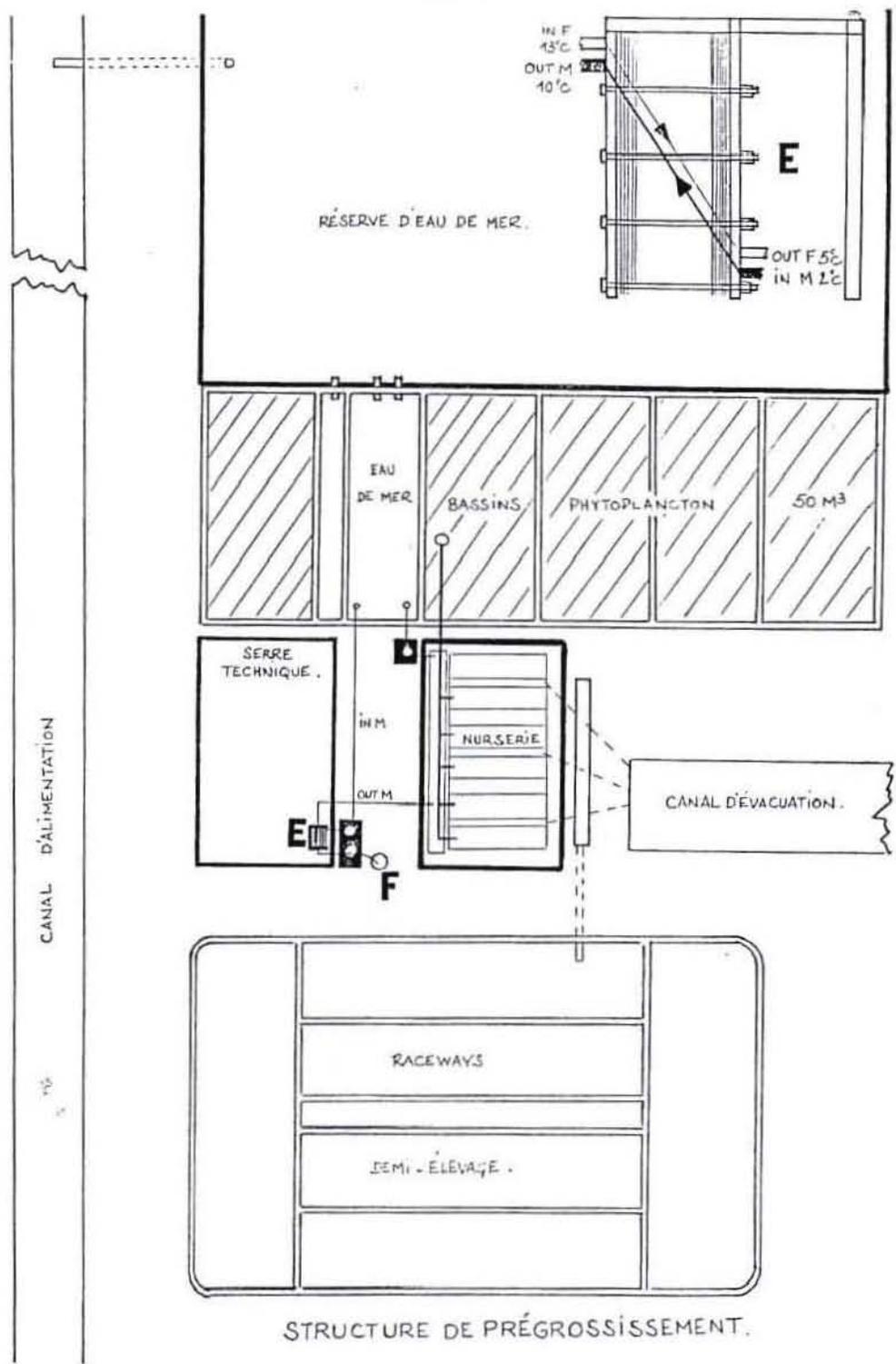


Figure 12 : Nurserie expérimentale de la station IFREMER Bouin.

F : forage ; E : échangeur.

Ces conditions permettent de créer un milieu favorable pour la croissance des bivalves durant les périodes de l'année habituellement critiques (fig. 11).

Paramètres étudiés (tableau 1)

HIVER

Espèces de bivalves
Nourriture (témoin, x, 2 x, 4 x)
Débits d'eau de mer par tamis

ETE

Espèces de bivalves
Nourriture (témoin, x, 2 x, 4x)
Débits d'eau de mer par tamis
Densité de bivalves par tamis

Méthodologie analytique

Les paramètres : espèces, nourriture, débits et densités sont fixés au départ de l'expérience pour une saison donnée.

Suivi de l'expérience

- Température, salinité, réglage des débits : tous les jours
- Chlorophylle a, phaeopigment a (méthode de Lorenzen), nombre de cellules phytoplanctoniques.ml⁻¹ par comptage sur cellule de Malassez : tous les deux jours.
- Taille en mm sur 30 individus et poids en mg sur 30 individus par tamis suivant les saisons : tous les 10 ou 15 jours.
- Bilan final par tamis : - classe de taille (histogrammes).
 - index de condition PCHS/Pcoqs
 - mortalité
- Pourcentage de prise de nourriture par tamis, par calcul du rapport de chlorophylle a avant le passage à travers le bac et après ce transit.

Problèmes rencontrés

- Concentration de phytoplancton délivrée très fluctuante, due à la méthode de production de la nourriture (blooms phytoplanctoniques en volumes finis).

Tableau 1 : Paramètres étudiés lors des expérimentations réalisées dans la nurserie IFREMER de Bouin.

Espèces cultivées	Ruditapes philippinarum Crassostrea gigas* Chlamys varia*	Ruditapes philippinarum Crassostrea gigas
Durée	Décembre à février	Juillet à septembre
Taille initiale	4 mm à 5 mm	idem
Taille finale	12 mm à 20 mm	idem
Densité	25 000 ind./tamis 50 000 ind./tamis	idem
Débit	1 m ³ /h/tamis 3 m ³ /h/tamis	idem
Tamis	∅ 50 cm maille en fonction de la taille	idem
T°C	11°C et 6°C	16°C et 19,5°C
Eau	Mer réchauffée par échangeur et témoin	Mer refroidie par échangeur et témoin
Nourriture	Skeletonema costatum x = 910 ⁶ ∅/1/j 2 x = 1810 ⁶ ∅/1/j 4 x = 3610 ⁶ ∅/1/j	idem

- Mauvaise corrélation entre chlorophylle a et nombre de cellules correspondant à la période de distribution du phytoplancton en fonction de la progression du bloom (population senescente ou non).

- Enormes difficultés d'estimation du pourcentage de prise de nourriture par les bivalves inhérentes au système dynamique upwelling qui par autonettoyage des fèces et pseudofèces faussent les valeurs de chlorophylle a à la sortie des bacs tamis.

- Incapacités de connaître le pourcentage d'activité de filtration de la population dû à la grande concentration de mollusques filtreurs par tamis.

Conclusion

- Outil efficace de recherche appliquée pour le transfert de technologie.

- Mise au point une à échelle pilote des conditions optimales de croissance pour les différentes espèces de bivalves à chaque saison.

- Bonne perception de la croissance globale d'une population et du bilan final pouvant déboucher sur une étude économique réaliste.

- Stress d'acclimation négligeable, puisque les bivalves sont étudiés sur une longue période (trois mois) et avec une relative constance quant aux paramètres physiques par rapport à leurs conditions antérieures.

- Echelle trop importante et méthode d'alimentation en dynamique délicate à maîtriser pour étudier finement les caractéristiques nutritionnelles de chaque espèce.

2. Ferme Aquaculture Marine Française (Marennes), Laboratoire de Biologie Marine I.U.T. La Rochelle.

L'eau de forage a été également utilisée directement pour le prégrossissement de la palourde japonaise ; toutefois ses propriétés physico-chimiques nécessitent une oxygénation et une décantation préalable au mélange avec l'eau d'une claire de réserve (Portères, 1982).

Dans d'autres travaux (Portères, 1984), le même principe est utilisé en mélangeant de l'eau de claire de réserve à la température hivernale ambiante et cette même eau réchauffée à 15°C, température équivalente à

celle de l'eau de forage (tableau 2 et figure 12). Trois gammes de température sont ainsi constituées (8,5°C ; 11°C ; 12,8°C). Un complément nutritif est assuré par des levures lyophilisées de 2,5 à 7 um. Leur composition globale est analogue à celle du phytoplancton utilisable par les filtreurs.

Dans une troisième expérience non détaillée ici (tableau 2), cette nourriture a été testée sur différentes classes de tailles de palourdes.

L'arrivée du mélange eau-levures s'effectue directement sur le tube-tamis (fig. 12), pour permettre le bon approvisionnement de ce produit. La circulation de l'eau est inversée par rapport au système traditionnel par upwelling. Ceci nécessite un effort particulier d'entretien (1 fois tous les deux jours). Il s'agit d'un compromis destiné à limiter, d'une part le stress provoqué par l'accumulation excessive de vase et de déchets dans le tamis, d'autre part celui que représente les manipulations pour éliminer ces déchets.

Aucun tamisage n'est effectué au cours des quatre mois d'élevage, contrairement à ce qui est fait dans les nourriceries commerciales. Ceci contribue à une certaine hétérogénéité de croissance à l'intérieur de chaque lot.

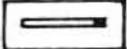
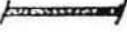
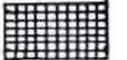
Les débits sont en excès par rapport à la densité d'animaux dans chaque lot, tout au long de leur croissance.

La température de l'eau réchauffée est fixée ; celle de l'eau de claire subit, par contre, les fluctuations climatiques. Les naissains de palourdes, dans chaque gamme de mélange, subissent donc à la fois des variations nyctémérales amorties (1 à 2°C maximum) et des fluctuations quotidiennes de température.

Le recyclage partiel de l'eau, par le biais du bassin de réchauffement, remet en circulation dans les lots réchauffés un milieu partiellement éclairci en particules nutritives. Il y a donc dans ces cas une dilution de la nourriture naturelle.

Tableau 2 : Paramètres étudiés lors des expériences réalisées par l'IUT de La Rochelle dans la nurserie de la ferme aquacole.

Espèces étudiées	<u>Ruditapes philippinarum</u>	
Durée d'expérience	Juin 83 à Août 83 (levures)	Décembre 83 à Avril 84 (T°) (levures)
Taille initiale	8 mm 10,5 mm 15 mm	T2 (5 550 ind./tamis)
Débits	220 l/h levures 650 ml/h (10 g/J/Lot)	130 - 150 l/h
Tamis	Ø = 15 cm	Ø=15 cm maille 1 000 µm croissant avec taille/ (épaisseur = 3 cm)
T°C	24°C	12,8°C 11°C 8,5°C
Eau	Réserve	Réserve + eau réchauffée
Nourriture	Levures 10 g/J/Lot (2,5 à 7 µm) + Nourriture naturelle	

-  résistances électriques
-  tube perforé pour l'aération de l'eau
-  sacs de coquilles vides pour décantation

O_x oxygénation de l'eau (voir détail)

V vanne de réglage des débits

TP trop-plein

P pompe

A arrivée de l'eau

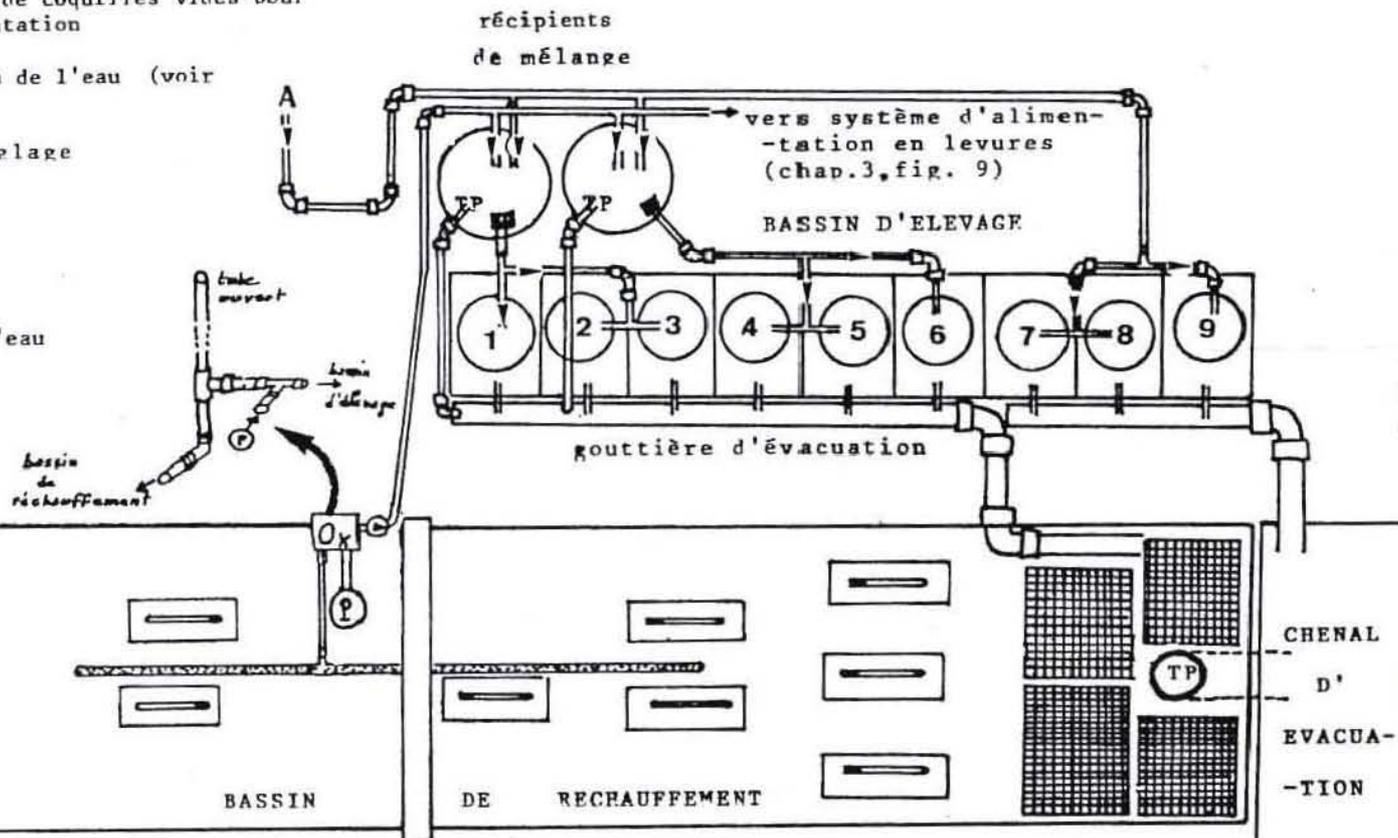


Figure 1 : Nurserie expérimentale de la Ferme d'Aquaculture Marine Française (IUT La Rochelle).

La suspension-mère de levures, pouvant être l'objet de prolifération bactérienne, malgré un flux continu d'eau, est systématiquement changée lors des entretiens de l'élevage.

Des mesures de concentrations d'oxygène et des prélèvements d'eau sont effectués en amont et en aval des tamis de culture. Pour chaque cas, on mesure par différence la consommation pour chaque lot de palourdes des paramètres suivants : oxygène, nourriture particulière (seston, chlorophylle a, phéopigments, protides, glucides, lipides). Celle-ci est donnée par la formule suivante :

$$\frac{(C_1 - C_2) \cdot D}{n \cdot m} \quad (\text{mg} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1})$$

C_1 , concentration ($\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$) avant tamis ; C_2 , concentration après tamis ;
 D , débit ($\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$) ; n , nombre d'individus dans le tamis ; m , masse sèche organique individuelle moyenne du lot (g).

Ces mesures sont à prendre avec les précautions suivantes : débits constants, naissains de palourdes en conditions stables et homogènes (6 à 8 heures après un entretien ; bonne reprise de l'activité, tamis "propres"), température de l'eau stabilisée à son maximum de la journée, consommation se rapportant à un individu moyen.

Ce système permet de comparer les lots entre eux. Il permet de suivre certains paramètres physiologiques dans le cadre naturel de l'élevage, avec ses stress et les variations inhérentes à ce milieu.

- 53 -

CHAPITRE IV : APPROCHE ECOLOGIQUE DU REGIME TROPHIQUE
DE CRASSOSTREA GIGAS.

1. Au niveau larvaire : Station IFREMER Arcachon

L'étude des anomalies de la reproduction de *C. gigas* dans le bassin d'Arcachon (Robert et His, 1981 ; His et Robert, 1982) a nécessité la mise en place d'une unité expérimentale de reproduction en milieu contrôlé (Robert et al., 1982). Les travaux d'écophysiologie et de molismologie larvaire ont permis de mettre en évidence la perturbation du régime trophique des véligères du milieu naturel (His et Robert, 1985).

Les recherches actuelles découlent des premiers résultats acquis : elles concernent la nutrition des larves du milieu naturel. Une technique originale a été mise en point : des véligères prélevées dans le bassin sont broyées en eau de mer stérile ; le broyat filtré sur membranes de porosité 8 um sert à ensemercer des tubes de culture contenant du milieu de Erd Schreiber : 6 souches d'algues ont été isolées et mises en culture. Leur valeur alimentaire est testée sur les larves de *C. gigas* par la technique des croissances comparées (His et al., 1985).

Des observations sont réalisées sur l'absorption et la digestion des algues (microscopie à épifluorescence, compteur de particules et analyseur de volume). Des essais de mesure de la respiration larvaire sont réalisés (consommation d'oxygène).

Parallèlement à ces recherches, l'étude des variations spatio-temporelles en phytoplancton (micro et nanoplancton en particulier) et celle des principaux facteurs physico-chimiques du milieu sont en cours. Le problème du grazing par les larves et leurs compétiteurs est envisagé.

2. Au stade adulte : Station IFREMER Sète

Un site type de l'hydrologie de l'étang de Thau est choisi pour réaliser une étude exhaustive de décembre 1983 à juillet 1984, du

régime de l'huître creuse *Crassostrea gigas*, par des méthodes directes et indirectes en laboratoire.

L'étude des paramètres physico-chimiques de la station considérée ainsi que les quantités et qualités du phytoplancton, permettent de dégager les relations milieu-huîtres.

Méthode indirecte : (approche quantitative)

Un prélèvement d'eau hebdomadaire est réparti entre un bac témoin et un bac contenant des huîtres. Un brassage par bullage est assuré dans les deux bacs afin d'éviter tout phénomène de sédimentation. Après 3 heures de filtration effective, un échantillon de chaque bac est fixé et mis à sédimenter 48 heures. L'analyse des teneurs en phytoplancton permet d'estimer un nombre de cellules retenues à l'heure par unité de poids d'huîtres.

Cette étude est réalisée au microscope inversé Zeiss et comptage sur cellule à sédimentation.

Méthode directe : (approche qualitative)

En vue d'identifier les particules ingérées sur des huîtres fixées, un canulage est effectué au niveau antérieur du tube digestif. Une dissection de l'intestin postérieur permet la récupération des fèces et donc l'observation au microscope des éléments non digérés ou digérés partiellement (Laffont, 1984).

CONCLUSION (par Dr Henri MASSE)

Le développement des études sur le fonctionnement des écosystèmes a entraîné un fort regain des recherches en écophysiologie. En effet, bien que les mesures effectuées in vitro en conditions plus ou moins contrôlées fassent l'objet de nombreuses critiques chaque fois que l'on essaie de transposer leurs résultats au milieu naturel, il n'existe actuellement pas d'autres moyens pour évaluer la cinétique des échanges entre les divers compartiments du système.

Par ailleurs, au plan de la valorisation des recherches, les besoins des gestionnaires des grands bassins conchylicoles français, ainsi que ceux des décideurs chargés du développement des cultures marines nouvelles ont mis en évidence les lacunes dans la connaissance des processus fondamentaux aboutissant à la production de biomasse via le fonctionnement d'un réseau trophique complexe. La connaissance sur les exigences environnementales et en particulier nutritionnelles des espèces en culture est notoirement insuffisante. C'est dans ce contexte qu'est née l'idée d'un groupe de réflexion sur l'écophysiologie et la bioénergétique des mollusques bivalves impliqués en conchyliculture.

Cette réunion de travail avait deux buts fondamentaux, d'une part, le recensement des recherches et des personnes concernées en France, d'autre part harmoniser les approches méthodologiques et le vocabulaire scientifique employés par ces différents chercheurs.

Il était donc logique qu'IFREMER prenne l'initiative d'une telle réunion visant à coordonner les efforts des équipes de recherche dans la double perspective d'une meilleure définition de la capacité biotique des sites conchylicoles exploités et d'une assistance scientifique et technique autorisée pour le développement de nouvelles cultures marines (e.g. les palourdes) ou de nouveaux sites conchylicoles.

Alors que les recherches sur la reproduction et la sexualité des mollusques bivalves marins ont connu un essor précoce grâce à des universitaires comme P. Lubet et A. Lucas, l'aspect écophysiologique et

- 55 -

plus spécialement celui des échanges entre le milieu et les mollusques a surtout été le fait, jusqu'à ces dernières années, d'équipes anglo-saxonnes comme le montre la bibliographie, pourtant non exhaustive, jointe à ce compte-rendu. Il était donc primordial d'essayer de fournir des équivalences entre termes français et anglais.

Les résultats de cette réunion de concertation se présentent sous la forme de rapports un peu disparates à première vue, écrits dans un style souvent télégraphique. Le mérite principal du compte-rendu est d'abord une clarification des différentes phases des phénomènes étudiés et leur définition en termes appropriés. Il faut espérer que les chercheurs et enseignants feront l'effort d'appliquer strictement ce vocabulaire sur la définition duquel un consensus a été obtenu.

Au niveau des dispositifs expérimentaux, il ressort des recommandations essentielles qui sont :

- de travailler chaque fois que faire se peut en circuit ouvert avec une circulation d'eau représentative du flux existant dans le milieu naturel,
- de se rapprocher le plus possible des conditions naturelles en utilisant l'eau du milieu dans lequel la nourriture potentielle se présente sous une forme hétérogène tant du point de vue du spectre des tailles des particules que de celui de leur nature : cellules vivantes, agrégats de détritiques et de bactéries, particules minérales recouvertes de bactéries, etc...

Pour terminer, je voudrais souligner que la grande absente de ce rapport est la matière organique dissoute, mainte fois évoquée au cours des discussions. Il est certain que son étude est liée à la mise en oeuvre des techniques sophistiquées comme l'emploi de radio-éléments nécessitant des expériences en semi confinement ou des moyens analytiques puissants et délicats à mettre en oeuvre de manière fiable (chromatographes) compte tenu des concentrations naturelles dans le milieu et de leurs fluctuations temporelles, comme le montre l'article de Siebers et Winkler (1984) pour les acides aminés libres.

De même, les spéculations sur l'excrétion sont liées à l'amélioration des capacités analytiques au niveau des différents composés azotés excrétés.

Pour terminer sur une note prospective, il convient de dire que les participants sont préoccupés par la difficulté des intégrations nécessaires pour parler en terme de flux de matière et d'énergie.

Ces intégrations nécessitent, outre la connaissance du modèle d'écoulement hydrodynamique, la prise en compte de données chronobiologiques, fluctuations circadiennes et saisonnières, ainsi que celle des fluctuations liées aux grandes étapes du cycle biologique des espèces.

- Anonyme, 1983. La palourde. In "Fiche Biotechniques et Aquacultures." Rapport CNEXO, 81 pp.
- Ahmad T.A., Chaplin A.E., 1979. Seasonal variation in the anaerobic metabolism of the mussel *Mytilus edulis* (L.). *Comp. Biochem. Physiol.*, 64 B : 351-356.
- Ali R.H., 1970. The influence of suspension density and temperature on the filtration rate of *Hatiella arctica*. *Mar. Biol.*, 6 : 291 - 302.
- Allen J.A., 1962. Preliminary experiments on the feeding and excretion of bivalves using *Phaeodactylum* labelled with 32 P. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 42 : 609 - 623.
- Aminot A. et Kerouel R., 1982. Dosage automatique de l'urée dans l'eau de mer : une méthode très sensible à la diacétylmonoxine. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 39 : 174-183.
- Amouroux J.M., Revault d'Alloncs M., Rouault C., 1975. Sur la mesure directe du débit de filtration chez les mollusques lamellibranches. *Vie et Milieu* 25 (2B) : 339 - 346.
- Ansell A.D., 1973. Oxygen consumption by the bivalve *Donax vittatus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 11 (3) : 311 - 328.
- Armstrong F.A.J., Tibbits S., 1968. Photochemical combustion of organic matter in sea-water for nitrogen, phosphorus and carbon determination. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 48 : 143 - 152.
- Bador R., 1981. Mise au point d'un dispositif expérimental destiné aux mesures physiologiques chez les mollusques bivalves. DAA-ENSA Rennes : 26 pp.
- Baghdiguian S., 1983. Rapport DEA, Faculté des Sciences de St Jérôme. Univ. Aix-Marseille III : 27 pp. annexes 20.
- Baghdiguian S., Riva A., 1984. Etude des adaptations physiologiques entraînées par un jeûne prolongé. *Haliotis*, 14 : 119-130.
- Bayne B.L., 1971. Oxygen consumption by three species of lamellibranch mollusc in declining ambient oxygen tension. *Comp. Biochem. Physiol.*, 40A : 1065-1085.
- Bayne B.L., 1973. Aspects of the metabolism of *Mytilus edulis* during starvation. *Neth. J. Sea. Res.*, 7 : 399-410.
- Bayne B.L., 1976. "Marine Mussels, their Ecology and Physiology." Cambridge University Press, London (Editeur).
- Bayne B.L., 1985. Responses to environmental stress : tolerance, resistance and adaptation. *Proc. 18th Europ. Mar. Biol. Symp.* 14-20 Août 1983, Oslo, Gray J.S. et Christiansen M.E. eds. : 331-349.
- Bayne B.L., Newell R.C., 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In "The Mollusca", Wilburg K.M. et Salenddin A.S.M. eds, Academix Press, London, 4 (1) : 407-515.

- Bayne B.L., Scullard C., 1977a. Rate of nitrogen excretion by species of *Mytilus* (Bivalvia, Mollusca). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 57 : 355 - 369.
- Bayne B.L., Scullard C., 1977b. An apparent specific dynamic action in *Mytilus edulis* L. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 57 : 371-378.
- Bayne B.L., Widdows, 1978. The physiological ecology of two population of *Mytilus edulis* L.. *Oecologia*, 37 : 137 - 162.
- Bayne B.L., Widdows J., Newell R.J.E., 1977. Physiological measurements on estuarine bivalve molluscs in the field. In "Biology of benthic organisms", Ed. B.E. Keegan, P.O. Leidigh et P.J.S. Boaden, Pergamon Press, Oxford : 57 - 68.
- Bayne B.L., Widdows J., Thompson R.J., 1976. Physiological integrations. In "Marine mussels", Bayne B.L. ed., Cambridge University Press : 261-299.
- Berry B.E., Schleyer M.M., 1983. The brown mussel *Perna perna* on the coast, South Africa : utilization of available food and energy budget. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 13 : 201 - 210.
- Boromthanasarat S., 1986. Les bouchots à *Mytilus edulis* Linnaeus dans l'écosystème estuarien du bassin de Marennes-Oléron (France) : Aspects biologiques et bioénergétiques. Doctorat de spécialité, Univ. Aix-Marseille II : 150 pp.
- Boucher G., 1985. Métabolisme respiratoire et échanges azotés à l'interface des parcs ostréicoles. Rapport d'exécution de contrat de Recherche, GIS Aquaculture Nord Vilaine CNRS/CNEXO n° 84/3082.
- Boucher G., Boucher-Rodoni R., 1985. Fluctuations des nutriments au cours de la marée sur les parcs ostréicoles de la rivière Penzé (Nord-Finistère). *Hydrobiologia*, 123 : 251 - 261.
- Brand A.R., Morris D.J., 1984. The respiratory response of the cockle *Glycymeris glycymeris* (L.) to declining environmental oxygen tension. *J. Exp. Mar. Biol.*, 83 : 89-106.
- Brett J.R., Groves T.D.D., 1979. Physiological energetics. In Fish Physiology, Hoar, Randall et Brett ed., VIII (6) : 279-352.
- Chipman W.A., Hopkins J.G., 1954. Water filtration by the bay scallop *Pecten irradians*, as observed with the use of radioactive plankton. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.*, Wodds Hole, 107 : 80-91.
- Copello M., 1982. Données écophysiological sur un organisme filtreur benthique des étangs littoraux méditerranéens *C. gigas* Rapport DEA, Université P.M. Curie (Paris 6ème) : 35 pp.
- Coughlan J., 1969. The estimation of filtering rate from the clearance of suspensions. *Mar. Biol.*, 2 : 356 - 358.
- Coughlan J., Ansell A.D., 1964. A direct method for determining the pumping rate of siphonates bivalves. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 29 (2) : 205 - 213.

- Crisp D.J., 1971. Energy flow measurements. In "Methods for the study of Marine Benthos", Holme N.A. et Mc Intyre A.D. eds., Blackwell, Oxford : 197 - 323.
- Dame R.F., 1972. The ecological energies of growth, respiration and assimilation in the intertidal American oyster *Crassostrea virginica*. *Mar Biol.*, 17 : 243-250.
- Davis G.E., Warren C.E., 1968. Estimation of food consumption rates. In Methods for assessment of fish production in fresh waters. IBP Handbook n°2, Ricker W.E. ed., Blackwell Sc. Publ., Oxford : 204-225.
- Deslous-Paoli J.M., 1982. Croissance et qualité de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg en élevage dans le bassin de Marennes-Oléron. *Téthys*, 10 (4) : 365-371.
- Deslous-Paoli J.M., 1985. Assessment of energetic requirements of reared molluscs and their main competitors. International Seminar on shellfish culture development and management, La Rochelle 4-9 mars 1985, IFREMER, Actes de Colloques : sous presse.
- Deslous-Paoli J.M., Héral M., 1984. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole. *Haliotis*, 14 : 79-80
- Deslous-Paoli J.M., Héral M., Massé H., 1985. Bilan énergétique d'une population naturelle de *Crepidula fornicata* (L.) dans le bassin de Marennes-Oléron. Bases Biologique de l'Aquaculture, Montpellier, 1983. IFREMER, Actes de Colloques, 1 : 109-124.
- De Vooy C.G.N., 1979. Anaerobic metabolism in sublittoral living *Mytilus galloprovincialis* in the Mediterranean. I. Partial adaptation of anaerobic energy metabolism. *Neth. J. Sea. Res.*, 13 (2) : 192 - 202.
- De Vooy C.G.N., 1980. Anaerobic metabolism in sublittoral living *Mytilus galloprovincialis* in the Mediterranean. II. Partial adaptation of pyruvate kinase and phosphoenolpyruvate carboxykinase. *Comp. Biochem. Physiol.*, 65 B : 513 - 518.
- De Zwaan A., 1977. Anaerobic energy metabolism in bivalve Molluscs. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, , 15 : 103 - 187.
- Drinnan R.E., 1964. An apparatus for recording the water pumping behaviour of lamellibranchs. *Neth. J. Sea. Res.*, 2 (2) : 223-232.
- Famme R.E., 1980. Oxygen dependence of the respiration by the mussel *Mytilus edulis* as a function of size. *Comp. Biochem. Physiol.*, 67A : 171-174.
- Famme P., 1982. An open system respirometer for measuring steady-state oxygen uptake by aquatic, applied to the marine mussel, *Mytilus edulis* L.. *J. Exp. mar. Biol. Ecol.*, 56 : 257-266.
- Famme P., Kaudsen J., Hansen E.S., 1981. The effect of oxygen on the aerobic-anaerobic metabolism of the marine bivalve *Mytilus edulis* L.. *Mar. Biol. Lett.*, 2 : 345-351.

- Fankboner P.V., Blaylock V.M., De Burgh M.E., 1978. Accumulation of ^{14}C . Labelled algal exudate by *Mytilus californianus* Conrad and *Mytilus edulis* Linnaeus. An aspect of interspecific competition. *The veliger*, 21 (2) :
- Fiala-Médioni A., 1974. Ethologie alimentaire d'invertébrés benthiques filtreurs (Ascidies). Variations des taux de filtration et de digestion en fonction de l'espèce. *Mar. Biol.*, 28 : 198-206.
- Fiala-Médioni A., Copello M., Colomines J.C., 1985. Relations trophiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et son milieu ; influence de la concentration et de la taille des particules. Bases Biologiques de l'Aquaculture, *IFREMER, Actes de Colloques* 1 : 64-74.
- Fisher T.R., 1977. Metabolic maintenance costs of the suspension feeder, *Styela plicata*. *Mar. Biol.*, 41 : 361-369.
- Flügel H., Schlieper C., 1962. Der Einfluss physikalischer und chemischer Faktoren auf die cilienaktivität und Pumprate der Miesmuschel *Mytilus edulis* L. *Kieler Meeresforschungen*, 18 : 51-66.
- Foster-Smith R.L., 1975. The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* (L.) *Cerastoderma edule* (L.) and *Venerupis pullastra* (Montagu.). *J. Exp. mar. Biol. Ecol.*, 17 : 1-22.
- Foster-Smith R.L., 1978. The function of the pallial organs of bivalves in controlling digestion. *J. Mollusc. Stud.*, 44 (1) : 84-99.
- Gabbott P.A., Bayne B.L., 1973. Biochemical effects of temperature and nutritive stress on *Mytilus edulis* L.. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 53 : 269-286.
- Galtsoff P.S., 1964. The american oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. *Fishery Bulletin*, 64 : 480 pp.
- Griffiths C.L., King J.A., 1979. Some relationship between size, food availability and energy balance in the ribbed mussel *Aulacomys ater*. *Mar. Biol.*, 51 : 141-149.
- Griffiths R.J., 1980a. Natural food availability and assimilation in the bivalve *Choromytilus meridionalis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 3 : 151-156.
- Griffiths R.J., 1980b. Production and energy flow in relation to age and shore level in the bivalve *Choromytilus meridionalis* (Kr.). *Estuarine Coast. Shelf. Sci.*, 13 : 477-493.
- Grodzinski W., Klekowski R.Z., Duncan A. (ed.), 1975. Methods for ecological bioenergetics. IBP Handbook, 24 : 1-367. Blackwell Scientific Publication, Oxford.
- Hammen C.S., 1979. Metabolic rates of marine bivalve mollusc determined by calorimetry. *Comp. Biochem. Physiol.*, 62A : 955-959.

- Hammen C.S., 1980. Total energy metabolism of marine bivalve mollusc in anaerobic and aerobic states. *Comp. Biochem. Physiol.*, 67A : 617-621.
- Haven D.A., Morales-Alamo R., 1966. Aspects of biodeposition by oysters and other invertebrate filter feeders. *Limnol. Oceanogr.*, 11 : 489-498.
- Hawkins A.J.S., Bayne B.L., 1985. Seasonal variation in the relative utilization of carbon and nitrogen by the mussel *Mytilus edulis* : budgets, conversion efficiencies and maintenance requirements. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 25 : 181-188.
- Hawkins A.J.S., Salkeld P.N., Bayne B.L., Gnaiger E., Lowe D.M., 1985. Feeding and resource allocation in the mussel *Mytilus edulis* : evidence for time averaged optimization. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 20 : 273-287.
- Henriksen K., 1981. Measurement of *in situ* rates of nitrification in sediment. *Micro Ecol.*, 6 : 329-337.
- Héral M., 1986. L'ostréiculture française traditionnelle. In *Aquaculture, Tec. et Doc.*, Lavoisier Ed. : 345-390.
- Héral M.; Deslous-Paoli J.M., Sornin J.M., 1983. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches. *Océanis*, 9 (3) : 169-194.
- Higgins P.J., 1980. Effects of food availability on the valve movements and feeding behaviour of juvenile *Crassostrea virginica* (Gmelin). I. Valve movements and periodic activity. Vol. I. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 45 : 229-244.
- Hildreth D.I., 1976. The influence of water flow rate on pumping rate in *Mytilus edulis* using a refined direct measurement apparatus. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 56 : 311-319.
- His E., 1980. Un appareil permettant d'étudier le taux de pompage des lamellibranches dans le milieu naturel. *Malacologia*, 22 :
- His E., Robert R., 1982. Le danger des traitements par le sulfate de cuivre en zone conchylicole : toxicité vis à vis des oeufs et des jeunes larves de *Crassostrea gigas*. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 45 (2) : 117-125.
- His E., Robert R., 1985. Le développement des veligères de *Crassostrea gigas* dans le bassin d'Arcachon. Etudes sur les mortalités larvaires. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 47 (1 et 2) : 57-66.
- His E., Robert R., Chretiennot-Dinet M.J., 1985. Nouvelle méthode pour étudier la nutrition de jeunes larves de *Crassostrea gigas* en milieu naturel. Premières données expérimentales. *C.R. Acad. S. Paris*, 300 série III (8) : 319-321.
- Holme N.A., Mc Intyre A.D., 1984. Methods for the study of marine benthos IBP Handoosk, 16 : 1-387. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

- Jolev V.S., 1966. The biological productivity of waters. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 23 : 1727-1759.
- Jorgensen C.B., 1949. The rate of feeding by *Mytilus edulis* in different kinds of suspension. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 28 : 33-40.
- Jorgensen C.B., 1952. On the relation between water transport and food requirements in some marine filter feeding invertebrates. *Biol. Bull.*, Woods Hole, 103 : 356-363.
- Jorgensen C.B., 1955. Quantitative aspects of filter feeding in invertebrates. *Biol. Rev.*, 30 : 391-454.
- Jorgensen C.B., 1976. Growth efficiencies and factors controlling size in some mytilid bivalves, especially *Mytilus edulis* L. : review and interpretation. *Ophelia*, 15 : 175-192.
- Kiorboe T., Mohlenberg F., 1981. Particle selection in suspension feeding bivalves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 5 : 291-296.
- Kiorboe T., Mohlenberg F., Nohr O., 1981. Effect of suspended bottom material on growth and energetics in *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 61 : 283-288.
- Kluytmans J.H., Zandee D.I., Zurburg W., Pieters H., 1980. The influence of seasonal changes on energy metabolism in *Mytilus edulis* : 3-anaerobic energy metabolism. *Comp. Biochem. Physiol.*, 67 (2) : 307-315.
- Knights B., 1985. Energetics and fish farming. In *Fish energetics new perspectives*. Tytler P. et Calow P. ed., Croom Helm Ltd., Part. 4 (12) : 309-340.
- Koroleff F., 1969. Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue (revised). Information on technique and methods for seawater analysis. *Interlabo. Rep. Cons. int. Exp. mer.*, 3 : 19-22.
- Laffont J.M., 1984. Alimentation de l'huître creuse *C. gigas* (Thunberg, 1795) en milieu naturel (étang de Thau). Rapport de DEA, Université de Montpellier : 29 pp.
- Livingstone D.R., Widdows J., Fieth P., 1979. Aspects of nitrogen metabolism of the common mussel, *Mytilus edulis* : adaptation to abrupt and fluctuating changes in salinity. *Mar. Biol.*, 53 : 41-55.
- Loosanoff V., 1958. Some aspects of behaviour of oysters at different temperatures. *Biol. Bull.*, 114 : 57-70.
- Loosanoff V.L., Tommers F.D., 1948. Effect of suspended silt and other substances on rate of feeding of oysters. *Science*, N.Y. 107 : 69-70.
- Loosanoff V.L., Nomeijko C.A., 1946. Feeding of oysters in relation to tidal stages and to periods of light and darkness. *Biol. Bull. mar. biol. Lab.*, Woodsoles, 90 : 244-264.

- Lubet P., Chapuis G., 1964. Etude du débit palléal et de la filtration de l'eau par une méthode directe chez *Mytilus edulis* et *Mytilus galloprovincialis*. *Bull. Soc. Linneene N.*, 10 (7) : 210-216.
- Lucas A., 1982. Remarques sur les rendements de production chez les bivalves marins. *Haliotis*, 12 : 47-60.
- Lucas A., 1983. Evaluation des rations alimentaires chez les microphages marins : l'exemple de larves de bivalves. *Océanis*, 8 (5) : 363-388.
- Lucas A., Beninger P.G., 1985. The use of physiology condition indices in marine bivalve aquaculture. *Aquaculture*, 44 : 187-200.
- Lucas A., Shafee M.S., 1983. Les calculs de rendement net de croissance, application à une population de *Chlamys varia* (Bivalvia). *Haliotis*, 13 : 59-66.
- Mac Lusk D.S., 1973. The effect of temperature on the oxygen consumption and filtration rate of *Chlamys (Aequipecten) opercularis* (L.) (Bivalvia). *Ophelia*, 10 : 141-154.
- Maloof R.E., Breese W.P., 1977. Seasonal changes in the effect of temperature and water flow rate on the growth of juvenile pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture*, 12 : 1-13.
- Mohlenberg F., Riisgard H.V., 1978. Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia*, 17 (2) : 239-246.
- Mohlenberg F., Riisgard H.V., 1979. Filtration rate, using a new indirect technique in thirteen species of suspension feeding bivalves. *Mar Biol.*, 54 : 143-147.
- Neveux J., 1973. Recherches sur la chlorophylle a et la phéophytine a. 1) En milieu oligotrophe ; 2) En milieu eutrophe. Thèse 3ème cycle, Université Paris VI : 116 p.
- Newell R.C., 1970. Biology of intertidal animals. 1st Edition Elek Books, London : 55 pp.
- Newell R.C., 1980. The maintenance of energy balance in marine invertebrates exposed to changes in environmental temperature. In "Animals and Environmental Fitness", R. Gilles ed., Pergamon Pres, Oxford, England : 561-582.
- North B.B., 1975. Primary amines in California coastal waters : utilisation by phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 20 : 20-27.
- Palmer R.E., Williams L.G., 1980. Effect of particle concentration on filtration efficiency of the bay scallop *Argopecten irradians* and the oyster *Crassostrea virginica*. *Ophelia*, 19 : 163-174.
- Porteres G.A., 1982. Contribution à l'amélioration de l'élevage des naissains de palourdes japonaises : croissance et nutrition. Rapport DEA, Université de Poitiers : 49 pp.

- Porteres G.A., 1984. Essai d'amélioration de la croissance de palourdes en nourricerie. Convention EPR Poitou-Charentes, ADACO, Université de Poitiers, n° 83/EPR40.
- Ricker W.E. (Ed.), 1968. Methods for the assessment of fish production in freshwaters. IBP Handbook 3 : Blackwell Scientific Publications Oxford.
- Riisgard H.U., Molhenberg F., 1971. An improved automatic recording apparatus for determining the filtration rate of *Mytilus edulis* as a function of size and algal concentration. *Mar. Biol.*, 52 : 61-67.
- Riva A., Massé H., 1985. Etude écophysiological de quelques mollusques bivalves, in "Bases biologiques de l'aquaculture", Montpellier 1983, IFREMER. Actes de Colloques, 1 : 45-62.
- Robert R., His E., 1981. Action de l'acétate de tributyle étain sur les oeufs et les larves D de deux mollusques d'intérêt commercial : *Crassostrea gigas* (Thunberg) et *Mytilus galloprovincialis* (Lmk). Note au CIEM, CM42.
- Robert R., His E., Maurer D., 1981. L'unité d'écophysiological et de molysmologie larvaire des bivalves d'intérêt commercial du laboratoire ISTPM d'Arcachon, *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 45 (3) : 197-209.
- Sacher M., 1982. Etude expérimentale de l'écophysiological de deux mollusques bivalves : *Ruditapes aureus* (G.) et *Ostrea edulis* L. (respiration, filtration, excrétion). Rapport DEA, Faculté Sciences de Luminy, Univ. Aix-Marseille III : 40 pp.
- Saint-Félix C., Baud J.P., Hommebon P., 1984. Diversification de la production conchylicole : élevage de la palourde japonaise en baie de Bourgneuf. *Sciences et Pêche*, 344 : 2-22.
- Schneider B.H., Flatt W.P., 1975. The evaluation of feeds through digestibility experiments. Univ. of Georgia Press, Athens GA 168 p.
- Schulte E.M., 1975. Influence of algal concentration and temperature on the filtration rate of *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 30 : 331-341.
- Shafee M.S., Lucas A., 1982. Variations saisonnières du bilan énergétique chez les individus d'une population de *Chlamys varia* L., Bivalvia, Pectinidae, *Oceanol. Acta*, 5 (3) : 331-338.
- Shick J.M., De Zwaan A., De Bont A.M.Th., 1983. Anoxic metabolic rate in mussel *Mytilus edulis* L. estimated by simultaneous direct calorimetry and biochemical analysis. *Physiol. Zool.*, 56 : 56-63.
- Shumway S.E., 1981. Factors affecting the oxygen consumption of the marine pulmonate *Amphibola crenata*. *Biol. Bull.* (Woods Hole, Mass), 160 : 332-347.
- Shumway S.E., 1982. Oxygen consumption in oysters : an overview. *Mar. Biol. Lett.*, 3 : 1-23.

- Siebers D., Winkler A., 1984. Amino-acid uptake by mussels, *Mytilus edulis*, from natural sea water in a flow-through system. *Helgol Meeresunters*, 38 (2) : 189-199.
- Strickland J.D.H., Parsons T.R., 1972. A practical handbook of seawater analysis. (Rev). Ed. Bull. Fish. Res. Board. Can., 167 : 1-311.
- Suprato D., 1986. Ecophysiologie de différentes populations génétiques *Pecten maximus*. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale.
- Tammes P.M.L., Dral A.D.G., 1955. Observations on the straining of suspensions by mussels. *Archives Néerlandaises Zool.*, 11 :
- Taylor A.C., Brand A.R., 1975a. Effects of hypoxia and body size on the oxygen consumption of the bivalve *Arctica islandica* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 19 : 187-196.
- Taylor A.C., Brand A.R., 1975b. A comparative study of the respiratory responses of the bivalves *Arctica islandica* (L.) and *Mytilus edulis* (declining oxygen tension. Proc. Roy. Soc. (Lond.), B, 190 : 443-456.
- Tenore K.R., Dunstan W.M., 1973a. Comparison of feeding and biodeposition of three bivalves at different food levels. *Mar. Biol.*, 21 : 190-195.
- Tenore K.R., Dunstan W.M., 1973b. Comparison of rates of feeding and biodeposition of the American oyster, *Crassostrea virginica* Gmelin, fed different species of phytoplankton. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 12 : 19-26.
- Thompson R.J., Bayne B.L., 1972. Active metabolism associated with feeding in the mussel *Mytilus edulis* L.. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 8 : 191-212.
- Thompson R.J., Bayne B.L., 1974. Some relationships between growth, metabolism and food in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 27 : 317-326.
- Tsuchiya M., 1980. Biodeposit production by the mussel *Mytilus edulis* L. on rocky shores. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 47 : 203-222.
- Tsuchiya M., 1981. Biodeposit production and oxygen uptake by the Japanese common scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay). *Bull. Mar. Biol. Stn. Asamushi*, Tohoku Univ. 17 (1) : 1-15.
- Utermöhl H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplankton. Methodik. *Comm. Ass. int. Limnol. Théro. Appl.*, 9 : 38 pp.
- Vahl O., 1972a. Efficiency of particle retention in *Mytilus edulis* L. *Ophelia*, 10 : 17-23.
- Vahl O., 1972b. Particle retention and relation between water transport and oxygen uptake in *Chlamys opercularis* (L.) (bivalvia). *Ophelia*, 10 : 67-74.

- Vahl O., 1973. Pumping and oxygen consumption rates of *Mytilus edulis* L. of different sizes. *Ophelia*, 12 : 45-52.
- Vahl O., 1978. Seasonal changes in oxygen consumption of the Iceland scallop (*Chlamys islandica* (O.F. Fuller)) from 70°N *Ophelia*, 17 : 143-154.
- Vahl O., 1980. Seasonal variations in seston and in the growth rate of the Iceland scallop, *Chlamys islandica* (O.F. Mullet) from Balsfjord, 70°N. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 48 : 195-204.
- Walne P.R., 1972. The influence of current speed, body size and water temperature on the filtration rate of five species of bivalves. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 52 : 345-374.
- Warren C.E., Davis G.E., 1967. Laboratory studies on the feeding, bioenergetics and growth of fish. In "the biological basis of freshwater fish production", Gerking S.D. ed., Blackwell, Oxford : 175-214.
- Widdows J., 1973a. The effect of temperature on the metabolism and activity of *Mytilus edulis*. *Neth. J. Sea. Res.*, 7 : 387-398.
- Widdows J., 1973b. Effect of temperature and food on the heart beat, ventilation rate and oxygen uptake of *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 20 : 269-276.
- Widdows J., 1978. Combined effect of body size, food concentration and season on the physiology of *Mytilus edulis*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 58 : 109-124.
- Widdows J., Bayne B.L., 1971. Temperature acclimation of *Mytilus edulis* with reference to its energy budget. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 51 : 827-843.
- Widdows J., Fieth P., Worrall C.M., 1979. Relationship between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 50 : 195-207.
- Wilson J.H., Seed R., 1974. Laboratory experiments on pumping and filtration on *Mytilus edulis* L. using suspension of colloidal graphite. *Jr. Fish. Invest. (Mar.)*, ser B, 14 : 1-20.
- Winberg G.G., 1956. Rate of metabolism and food requirements of fishes. *Trudy Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta Minske*, 253 pp. (Translated from Russian by *Fish. Res. Board Can., Trans. Ser.*, 194, 1960.
- Windell J.T., 1978. Estimating food consumption rates of fish populations In methods for assessment of fish production in fresh waters, Bagemal T. ed., IBP Handbook n°3 (10) : 227-254.
- Winter J.E., 1969. User den Eifluds der Wahrungskouzentraten und anderer Faktoren auf Filtrierleistung und Nahrungsausnutzung der Muscheln *Artica islandica* und *Modiolus modiolus*. *Mar. Biol.*, 4 : 87-135.