

# ALIMENTATION ET DIGESTION

## CHEZ LES BIVALVES

DESLOUS-PAOLI Jean-Marc

Laboratoire National Ecosystème Conchylicole

IFREMER

B.P.133 17390 La Tremblade (FRANCE)

### SOMMAIRE

Introduction	2
1. Bilan et schéma d'organisation	2
2. Anatomie et structure histologique	6
2.1. Les organes de capture et de tri des particules	6
2.1.1. Chez les larves	6
2.1.2. Chez les juvéniles et les adultes	6
2.2. Le tractus digestif	9
2.2.1. Anatomie	9
2.2.2. Structure histologique	11
3. Les sources de nourriture	13
3.1. En aquaculture	13
3.1.1. Les algues fourrages	13
3.1.2. Les autres sources de nourriture	17
3.2. Dans le milieu naturel	17
3.2.1. Les éléments particulaires	19
3.2.1. Les substances organiques dissoutes	19
4. L'alimentation des bivalves	19
4.1. Chez les larves	19
4.2. Chez les juvéniles et les adultes	23
5 La digestion chez les bivalves	28
5.1. Le transit digestif et les rythmes de digestion	28
5.1.1. Le transit digestif	28
5.1.2. Les rythmes de digestion	35
5.2. Les enzymes	39
5.2.1. Chez les larves	39
5.2.2. Chez les juvéniles et les adultes	39
5.3. L'absorption directe	40
6. Conclusion	41
Bibliographie	43

## INTRODUCTION

Contrairement aux U.S.A., où ils ne représentent que 4,6 % de la production marine totale (Chew et Donaldson, 1985) (tableau 1), les productions de mollusques principalement bivalves ne peuvent plus être considérées comme marginales. En France, 100 000 tonnes d'huîtres dont 98 % de Crassostrea gigas (Héral et al., 1985a) et 85 000 tonnes de moules (Mytilus edulis, Mytilus galloprovincialis) (Dardignac, 1985) sont produites annuellement. Par ailleurs, de nouveaux élevages se développent, tel ceux des Pectinidae et de Ruditapes philippinarum sur les côtes atlantiques et méditerranéennes.

Des espèces actuellement cultivées, certaines ne dépendent que de la collecte naturelle (Crassostrea gigas, Mytilus edulis, Mytilus galloprovincialis), d'autres dépendent de la production d'écloserie soit partiellement (Crassostrea gigas au U.S.A., Pecten maximus, Ostrea edulis), soit totalement (Ruditapes philippinarum, Crassostrea virginica, Arcopecten irradians) (tableau 1-2).

D'autre part, le développement en laboratoire de souches de mollusques à plus fort potentiel de croissance, ou résistantes aux maladies, nécessitera des productions exclusivement en écloserie.

Par ailleurs, la baisse de performance de croissance et de qualité de Crassostrea gigas cultivées dans les grands bassins conchylicoles Français (Héral et al., 1985b) et les mortalités successives par épizooties qui ont frappé Crassostrea angulata et Ostrea edulis, entraînent la nécessité de mieux comprendre les relations existantes entre les milieux d'élevage et les mollusques qui y sont cultivés ou qui y vivent naturellement en compétition. Du fait de la sédentarité de ces organismes, la compréhension de ces relations passe par la connaissance non seulement des variations saisonnières et journalières de la qualité et de la quantité de nourriture disponible apportée par les courants, mais aussi par la connaissance des besoins en nutriments liés à l'évolution de la physiologie des individus.

Ainsi les études de nutrition, qu'elles s'intéressent aux larves produites en écloserie ou vivant dans le milieu, ou aux adultes géniteurs en écloserie ou cultivés dans le milieu naturel, deviennent indispensables pour garantir des productions de larves ou d'adultes de qualité et à des coûts moindres, et pour mettre en place des gestions rationnelles des stocks de mollusques exploités.

### 1 BILAN ET SCHEMA D'ORGANISATION.

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 l'équation suivante (fig. 1):

Table 1. Estimated Five Year Average (1978-1982) of Commercial Landings for Mollusc in the United States (from Chew and Donaldson, 1985)

<u>Oysters</u>	Metric Tons (Meat weight)
Pacific <u>Crassostrea gigas</u> <sup>1</sup>	2,950
American <u>Crassostrea virginica</u> <sup>2</sup>	27,400
Others	<u>50</u>
Oyster Total	30,400
<u>Clams</u>	
Hard: <u>Mercenaria mercenaria</u> <sup>1</sup>	6,325
Surf: <u>Spisula solidissima</u>	18,850
Ocean quahog: <u>Arctica islandica</u>	14,740
Soft: <u>Mya arenaria</u>	3,970
Manila: <u>Tapes japonica</u> <sup>2</sup>	500
Others	<u>1,315</u>
Clam Total	45,700
<u>Scallops</u>	
Bay: <u>Argopecten irradians</u> <sup>2</sup>	595
Calico: <u>Argopecten gibbus</u>	2,490
Sea: <u>Placopecten magellanicus</u>	12,960
Others	<u>5</u>
Scallop Total	16,050
<u>Others</u>	
Squids, Octopus, Abalone <sup>2</sup> , Mussels	<u>42,200</u>
GRAND TOTAL	<u>134,350</u> <sup>3</sup>

<sup>1</sup>Dependent on hatchery seed for portion of commercial production.

<sup>2</sup>Seed produced in the hatchery and sold regularly or irregularly to commercial shellfish growers.

<sup>3</sup>Estimated average 5 year total of commercial marine landings of all species of fish and crustacea (round or live weight) and mollusc (meat weight) is 2,920,000 M.T.. Mollusc is only 4.6% of the total production.

Tableau 2 : From Lucas (1981).

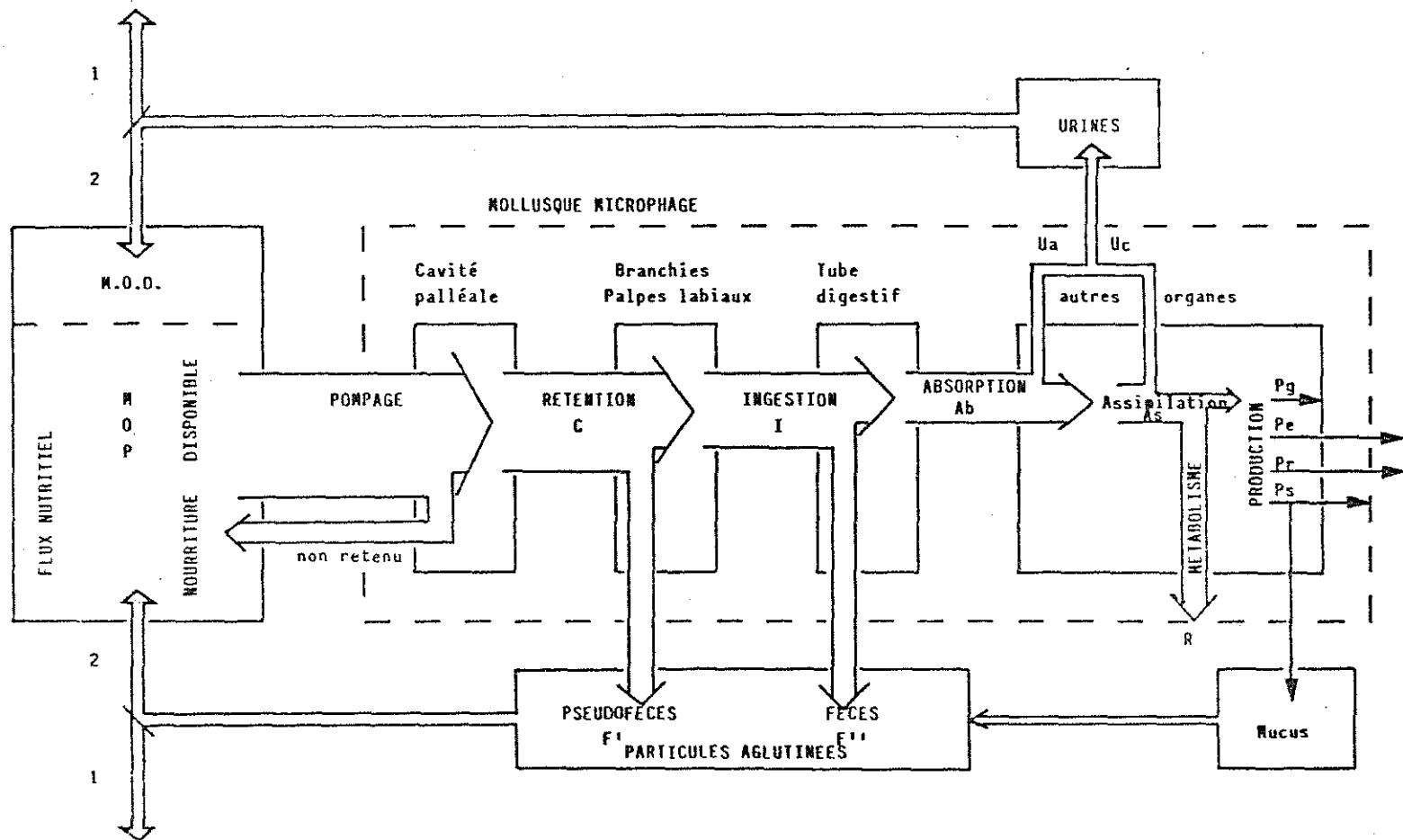
— Bilan annuel des ventes de naissain par la Seasalter Shellfish, Whitstable (G.B.) exprimé en milliers d'individus

Années	<i>Ostrea edulis</i>	<i>Crassostrea gigas</i>	<i>Ruditapes decussatus</i>
1975	2 374	17 185	236
1976	5 134	11 402	0
1977	1 860	16 374	357
1978	9 324	18 121	1 072
1979	9 772	45 085	7 385
1980	21 451	57 556	753

— Bilan annuel des ventes de naissain par la SATMAR, Barfleur, exprimé en milliers d'individus

(1) Bilan de juin à juin. (2) Bilan par année civile.

Années	<i>Ostrea edulis</i>	<i>Crassostrea gigas</i>	<i>Ruditapes philippinarum</i>
(1) 1974-75	0	323	1 979
1975-76	198	999	1 470
1976-77	1 579	1 470	1 459
1977-78	1 765	5 166	2 063
(2) 1978	?	15 383	4 707
1979	1 448	29 122	8 534
1980	1 527	41 075	18 983



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

Figure 1 : Synthetic diagram of the energy flow between food and filter feeding molluscs.  
 (d'après Anonyme, 1986)

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

avec C : consommation (filtration ou captation)

$$R = R_e + R_s + R_a : \text{respiration}$$

$R_e$  : extrachaleur

$R_s$  : métabolisme standard

$R_a$  : activité

$$F = F' + F'' : \text{biodépôts}$$

$F'$  : pseudofèces

$F''$  : fèces

$$U = U_a + U_c : \text{excrétion}$$

$U_a$  : non assimilée

$U_c$  : produits du catabolisme

$$P = P_g + P_r + P_s + P_e : \text{production}$$

$P_g$  : croissance

$P_r$  : reproduction

$P_s$  : sécrétions (mucus, coquille, byssus)

$P_e$  : tissus éliminés (prédation, desquamation)

## 2 ANATOMIE.

### 2.1 Les organes de capture et de tri des particules.

#### 2.1.1. Chez les larves (pour une synthèse voir Bayne, 1971,1976)

Les larves ne commencent à s'alimenter qu'au stade véligère (tableau 3). Jusqu'à la métamorphose, elles assurent la capture des particules grâce au mécanisme muco-ciliaire du velum (fig.2). A la métamorphose, le velum régresse et est anatomiquement remplacé par les palpes labiaux qui serviront au tri des particules avant l'ingestion (fig.3). La fonction de rétention des particules alimentaire est alors assurée par les filaments branchiaux qui se développent et dont les battements ciliaires assurent la circulation intrapalléale de l'eau de mer.

#### 2.1.2. Chez les juvéniles et les adultes

(pour une synthèse voir Owen, 1974; Pandian, 1975; Purchon, 1974; Morton, 1983).

Trois grandes familles se distinguent par leur appareil prédateur (Owen, 1977). Ce sont les prosobranches, les septibranches et les lamellibranches.

Les prosobranches se nourrissent à l'aide de trompes ciliées qu'ils plongent dans le sédiment. Des palpes labiaux permettent un tri quantitatif. Des cténidia sont présents mais l'on ignore leur importance dans l'apport de nourriture.

Les septibranches présentent des cténidia modifiés formant des septa musculaires pouvant s'abaisser et se lever. Ces animaux se nourrissent de débris et de grosses

TEMPS APRES LA FECONDATION (en jours)	TAILLE (en $\mu\text{m}$ )	STAGE	CARACTERISTIQUES GENERALES	ORGANES DE NUTRITION
1	80	Trochophore (Trochophore)	Forme de toupie. Couronne ciliée. Glande coquillière, mais pas de coquille.	Pas d'alimentation. Un archenteron en forme d'U, mais pas de différenciation du tractus digestif.
1 <sup>+</sup>	80-90	Post-trochophore (Young veliger)	Sécrétion d'une coquille monovalve	Pas d'alimentation. Apparition d'un velum. Tube digestif en voie de différenciation.
2 à 14	90 à 150	Véligère Stade D (D shaped or straight-hinge veliger)	Coquille formée de 2 valves à charnière droite : Prodissoconque I (sécrétée par la glande coquillière) puis Prodissoconque II sécrétée par le manteau	Velum développé rétractable entre les valves. Tube digestif différencié (œsophage, estomac avec sac du stylet, intestin en U). Glande digestive impaire
15 à 25	150 à 230	Véligère umbonée (Veliconcha)	Présence d'un umbo sur la prodissoconque II	Comme ci-dessus, mais glande digestive formant progressivement 2 lobes.
26	230 à 240	Véligère ocellée (Eyed veliger)	Tâche pigmentaire ou "œil" dans les lobes du manteau. Le pied se différencie.	Comme ci-dessus
27 à 29	240 à 260	Pédivéligère (Pediveliger)	"Œil" présent. Pied développé et fonctionnel	Velum en régression progressive. Appareil digestif inchangé.
30	260	Plantigrade (Plantigrade)	Pied. Byssus. Vie benthique. Filaments branchiaux	Cavité palléale active. Palpes labiaux. Appareil digestif inchangé.

**Tableau 3** : Stades larvaires de *Mytilus edulis* en élevage à 20°C. (Lucas, 1982b)  
**Remarques** : les durées des différents stades et les tailles correspondantes ne sont données qu'à titre indicatif, en raison d'une forte variabilité d'origine génétique et écologique. La taille est la plus grande dimension de la coquille sur une ligne parallèle à la charnière. Les termes anglais sont empruntés à Bayne (1964 et 1976). Il faut cependant signaler que cet auteur donne un sens restreint au stade D en le faisant correspondre à la prodissoconque I (durée : 1-3 jours) ; en conséquence le stade veliconcha débute à la prodissoconque II (durée : 2 semaines).

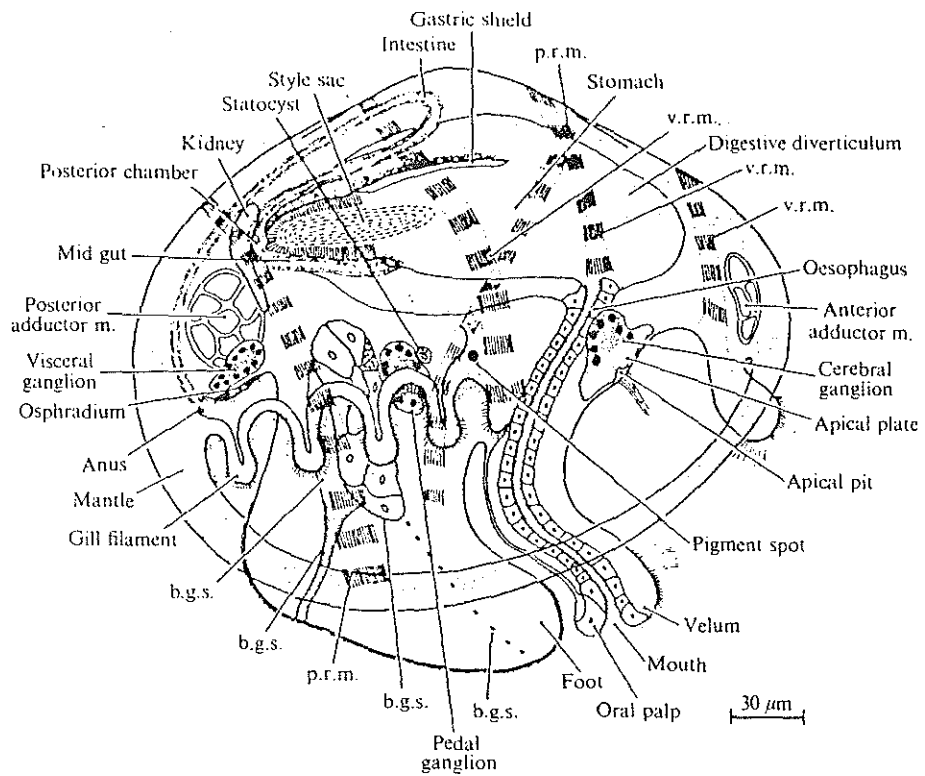


Figure 2 : A diagrammatic reconstruction of the pediveliger larva of Mytilus edulis. p.r.m. pedal retractor muscle; v.r.m. velar retractor muscle; b.g.s. byssal gland system. (from Bayne, 1971)

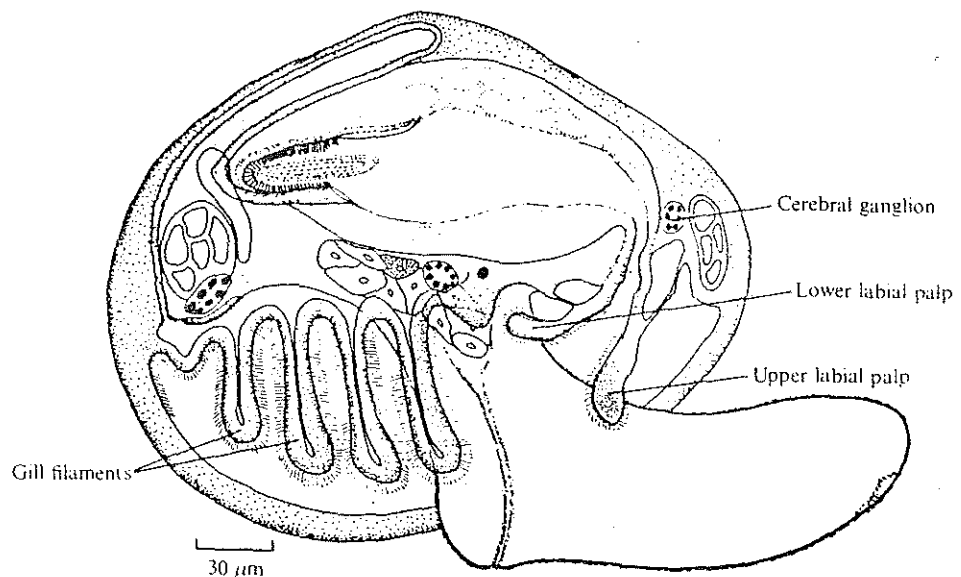


Figure 3 : A diagrammatic reconstruction of an early plantigrade of Mytilus edulis, immediately after metamorphosis and before secretion of the dissoconch shell has begun. Organ systems not labelled are as in fig.2 (from Bayne, 1971)



particules.

Les lamelibranches peuvent utiliser la nourriture déposée sur le fond ou/et celle en suspension dans l'eau selon qu'ils sont ou non pourvus de siphons. Le principal organe de la filtration est la branchie. Chez la moule (Dardignac, 1985), les branchies sont au nombre de deux (fig.4). Reliées à la masse viscérale par l'intermédiaire de l'axe branchial, chacune est constituée de deux rangées de filaments aplatis. Ces filaments se dirigent vers la face ventrale du mollusque (branche descendante ou directe), se recourbent brusquement, puis remontent vers la face dorsale (branche ascendante ou réfléchie). Contrairement à ce que l'on rencontre chez l'huître, les extrémités des branches réfléchies ne sont pas soudées au manteau et à la masse viscérale; de plus, les filaments sont tous semblables et disposés en séries uniformes (branchies "lisses"). Chaque branche directe est unie à la branche réfléchie correspondante par trois ponts très souples qui sont des expansions du tissu. En outre, des touffes de cils relient chaque filament à son voisin et délimitent entre eux des espaces qui sont les ostia (fig.5). Les faces latérales des filaments (fig.6) sont garnies de cils frontaux, latérofrontaux et latéraux qui, par leurs mouvements, créent et entretiennent la circulation de l'eau dans la cavité palléale. Le courant pénètre entre les lobes du manteau, traverse les branchies en passant par les ostia et ressort par le siphon exhalant.

Dès 1851 (Dral, 1967), on considéra la branchie comme un tamis dont les mailles étaient formées par les cils latéro-frontaux. Toutefois, on comprenait mal que les particules de taille inférieure à celle de la maille puissent être retenues. En 1905, on observait que les cils latéro-frontaux étaient recouverts d'une couche de mucus gluant, ce qui expliquait la retenue des particules par adhérence au cils. De l'étude faite par Dral (1967) sur les mouvements des cils latéro-frontaux et la rétention des particules chez Mytilus edulis L., il ressort que le pouvoir de rétention des mollusques dépend à la fois des mouvements et de la fréquence des battements des cils.

Un fois captées par les branchies, les particules sont conduites (fig.7) vers les sillons marginaux (jonction des branches directes et réfléchies des filaments) ou dorsaux (extrémités des branches réfléchies) et convoyées vers les palpes labiaux qui les dirigent vers la bouche où elles sont ingérées.

## 2.2 Le tractus digestif.

### 2.2.1 Anatomie.

Dès 48 heures, chez la larve D, les différentes régions du tractus digestif se différencient et préfigurent le tractus digestif des adultes (fig.2-3). C'est au stade pédivéligère que la glande digestive commence à présenter deux lobes qui sont les ébauches des deux caeca de la glande adulte. Ce n'est que chez le jeune individu que la morphologie de la glande digestive va se compléter.

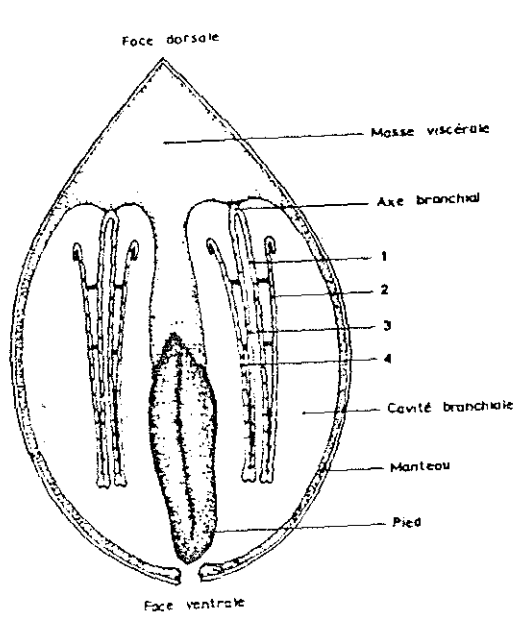


Figure 4 : Diagrammatic transverse section of a mussel :  
 (1-2) outer demibranchs  
 (3-4) inner demibranchs  
 (from Dardignac, 1986)

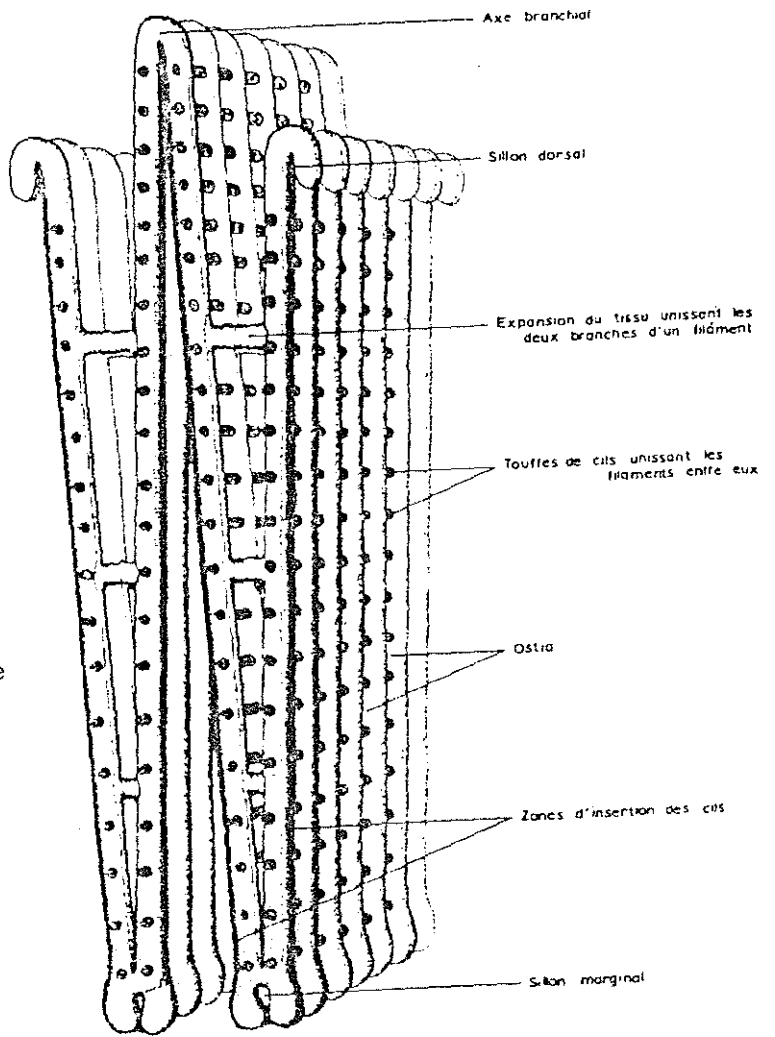


Figure 5 : The gill of *Mytilus edulis*.  
 (from Dardignac, 1986)

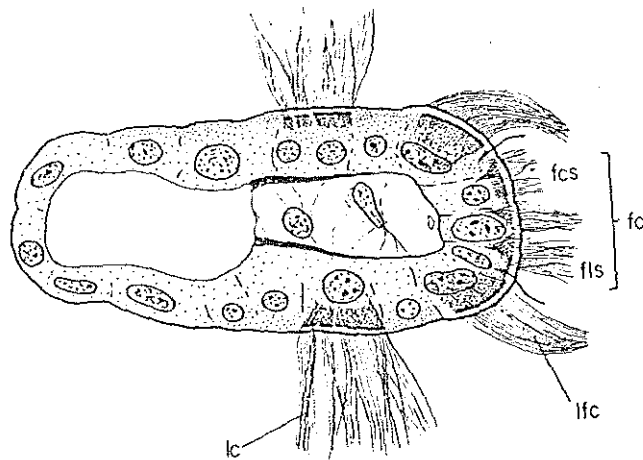


Figure 6 : Semidiagrammatic transverse section of a lamellibranch gill filament showing ciliary tracts : fc, frontal cilia; fcs, frontal tract of short cilia; fls, frontal tract of long cilia; lc, lateral cilia; lfc, laterofrontal cilia.  
 (from Owen, 1966)

Pour Crassostrea gigas (Lebesnerait, 1985), chez les adultes, la bouche s'ouvre entre les palpes labiaux. A la bouche, fait suite l'oesophage, légèrement recourbé qui aboutit à l'estomac. Celui-ci communique, par des canaux, avec la glande digestive, masse pigmentée de couleur kaki (fig.8a).

L'estomac se prolonge, postérieurement par un coecum cylindrique, disposé obliquement: le sac du stylet dans lequel se trouve le stylet cristallin, faisant largement saillie dans la cavité stomacale.

A demi séparée du sac du stylet par deux typhlosoles, majeur et mineur, provenant de l'estomac, la gouttière intestinale décrit une spirale très lâche le long du sac du stylet. A l'extrémité postérieure du tractus, la gouttière intestinale s'ouvre dans l'intestin, dans un sillon correspondant, tandis que le sac du stylet se prolonge un peu plus postérieurement et s'ouvre dans l'autre sillon de l'intestin; les deux organes, gouttière et sac du stylet, étant alors séparés dans leur région terminale.

Dès le départ, l'intestin présente un trajet récurrent (branche ascendante), décrit une boucle dorso-ventrale autour de l'estomac et de la glande digestive, et se dirige alors (branche descendante) vers l'extrémité postérieure de l'animal. A l'intestin, fait suite le rectum qui longe la face externe dorsale du muscle adducteur et se termine par l'anus, s'ouvrant dans la cavité palléale.

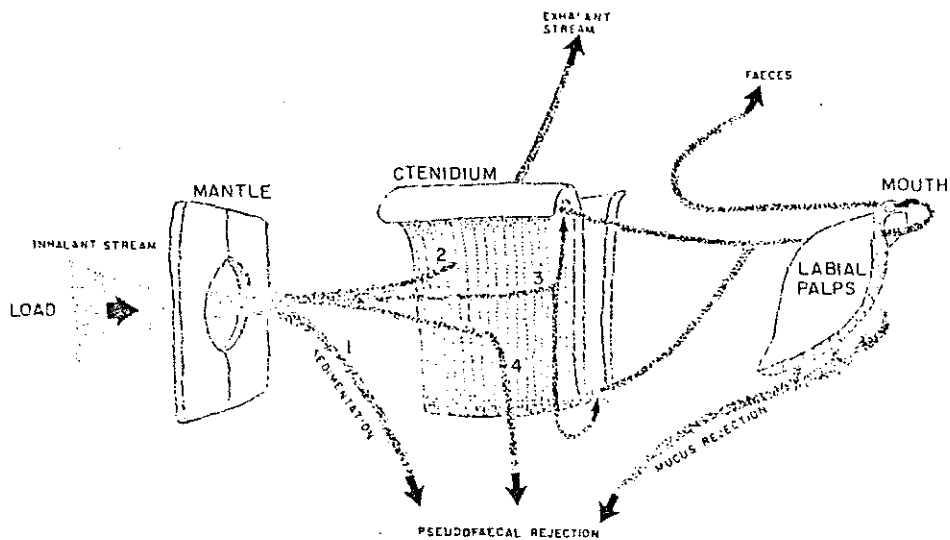
### 2.2.2 Structure histologique.

A l'exception du bouclier gastrique, le tractus digestif est tapissé par un épithélium cilié de nombreuses cellules glandulaires à sécrétion glycoprotéique. La paroi musculaire est très peu développée. Ainsi, la structure histologique du tractus digestif paraît très uniforme: seules varient, suivant les régions, la hauteur des cellules ciliées et la densité des cellules glandulaires. Le bouclier gastrique fait exception. Il est constitué d'une couche de cellules hautes, revêtues d'une cuticule épaisse, chitineuse et sclérotisée (Arnould, 1976).

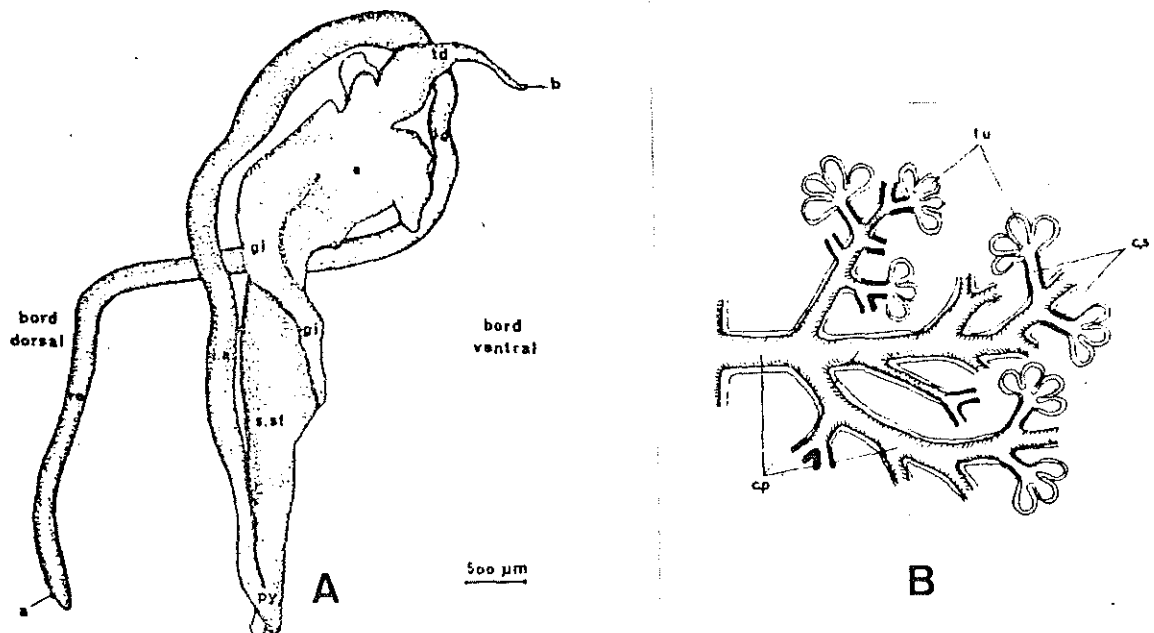
La glande digestive consiste en un grand nombre de tubules à extrémité aveugle communiquant avec l'estomac par une série de canaux ramifiés (fig.8b). Les tubules glandulaires débouchent dans un court canal secondaire, commun à plusieurs tubules, ce dernier aboutissant dans un canal principal. Les canaux principaux confluent en des canaux de diamètre de plus en plus important avant de déboucher dans l'estomac.

Les tubules glandulaires contiennent deux catégories de cellules : les cellules digestives et sécrétrices.

Les cellules digestives sont les plus



**Figure 7** : Schematic representation of paths and fate of particulate material drawn into the inhalant pallial cavity. 1: sedimentation of particles; 2: passage through the ostium; 3: impingement upon ctenidium and transportation on frontal mucus bands to food grooves; 4: rejection of large mucus masses. (from Bernard, 1974)



**Figure 8** : Schematic representation of the digest tract (A) of *Crassostrea gigas*, and of the digestive gland (B). (from respectively Boucaud-Camou et al., 1985 and Owen, 1955)

nombreuses. Ce sont des cellules hautes, dont la partie apicale porte quelques microvillosités (fig.9). Le noyau est basal, les mitochondries assez nombreuses. La présence de vacuoles hétérophagiques à divers stades d'évolution caractérise ces cellules. Elles présentent en métabolisme de routine, des fonctions de digestion intracellulaire, auxquelles peuvent succéder des fonctions de digestion extracellulaire par émission de sphères de fragmentation lorsque les conditions de nutrition varient.

Les cellules sécrétrices sont caractérisées par un cytoplasme riche en vésicules de réticulum endoplasmique rugueux. Le noyau possède un nucléole développé (fig.10). La synthèse et la sécrétion protéique y sont intenses.

Les différents canaux et tubules de la glande digestive sont entourés par du tissu de réserve formé de cellules de nature conjonctive chargées d'abondants granules lipidiques et de glycogène.

La glande digestive des larves de Mytilus galloprovincialis se différencie très précocement (Lubet, 1978). 48 heures après la fécondation (larve D), elle renferme les différents types cellulaires caractérisant la glande adulte: cellules sécrétrices et digestives. Les processus de digestion et d'absorption entrent en jeu dès le stade D. L'activité de digestion de la glande se traduit par la formation de globules lipidiques évacués par exocytose et pouvant être repris par les amœbocytes.

### 3 LES SOURCES DE NOURRITURE.

#### 3.1 En aquaculture.

##### 3.1.1. Les algues fourragères.

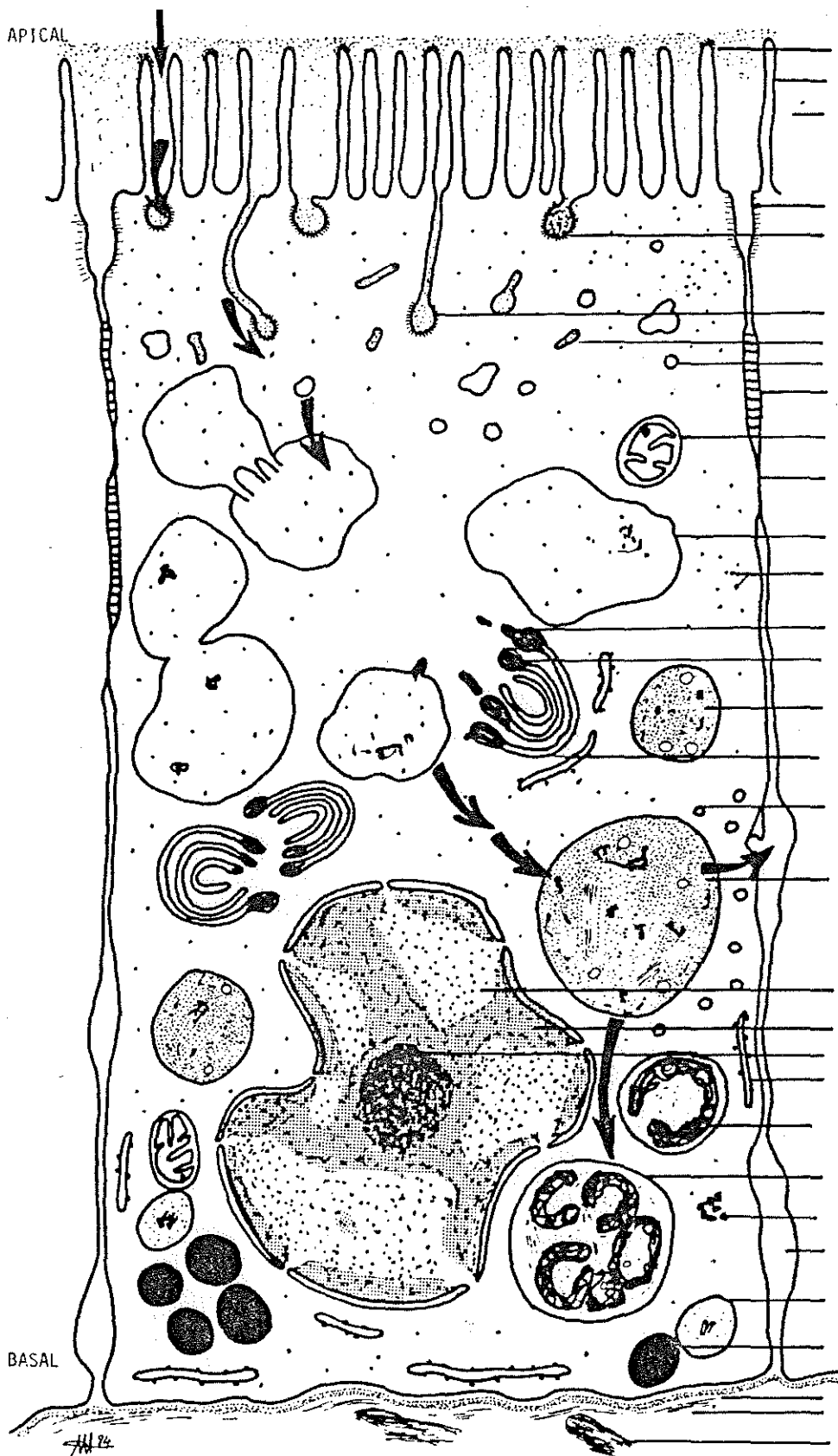
Une cinquantaine d'espèces phytoplanctoniques appartenant à 37 genres ont été testées pour la nutrition de larves et de juvéniles de mollusques en éclosérie et nurserie (Chrétiennot-Dinet et al., 1986). Cependant de ces espèces, seule une dizaine sont régulièrement employées en aquaculture (tableau 4). Ces algues ont été sélectionnées selon trois critères: une taille adéquate, une bonne qualité nutritionnelle et une relative facilité de culture.

La taille est un paramètre limitant lié au diamètre de la bouche et de l'œsophage des larves, des juvéniles ou des adultes.

La qualité nutritionnelle dépend des espèces que l'on va nourrir, et de leurs stades de développement. En effet, les larves peuvent être plus ou moins exigeantes (par ordre décroissant : Crassostrea > Ostrea > Mytilus et Mercenaria). D'autre part, les besoins des animaux évoluent avec le temps, et une espèce de mauvaise qualité nutritionnelle pour les jeunes stades, peut être de meilleure qualité pour des stades plus âgés. Cette qualité nutritionnelle dépend aussi des qualités intrinsèques des espèces phytoplanctoniques utilisées. Cependant, la

PÔLE APICAL

PÔLE BASAL



- Revêtement fibreux
- Microvillosité
- Lumière
  
- Desmosome
- Vésicule de pinocytose (stade 1)
  
- Vésicule de pinocytose (2)
- Tubule
- Vésicule
- Jonction septée
  
- Mitochondries
- Jonction occlusans
  
- Vacuole
- Ribosome
  
- Tubule golgien
- Grains de sécrétion
- Grain hétérogène (GH1)
  
- Appareil de Golgi
- Vésicule
  
- Grain hétérogène (GH2)
  
- Euchromatine
- Hétérochromatine } NOYAU
- Nucléole
- Ergastoplasme
  
- Corps résiduel (CR1)
  
- Corps résiduel (CR2)
  
- Glycogène
- Espace inter-cellulaire dilaté
- Péroxyosome
  
- Lipide
  
- Lame basale
- Collagène
- Fibre musculaire
- Espace extra-cellulaire

Figure 9 : from Henry, 1984a

Schéma d'interprétation ultrastructurale de la cellule digestive des tubules digestifs de la palourde *Ruditapes decussatus* en métabolisme de routine.



Tableau 4 : Percent of use of the main algae in the commercial hatcheries.

(from Chretiennot-Dinet et al., 1986)

Nutritive value : \*\*\*: very good

\*\* : good

\* : mean

ALGUE-FOURRAGE

Fréquence d'utilisation (en pourcentage)  
d'après LUCAS, 1980

Fréquence d'utilisation (en pourcentage)  
d'après WALNE in COST, 1978

ALGUE-FOURRAGE	Fréquence d'utilisation (en pourcentage) d'après LUCAS, 1980	Fréquence d'utilisation (en pourcentage) d'après WALNE in COST, 1978
<u>Chaetoceros calcitrans</u> ***	37,5	40
<u>Dunaliella primolecta</u> *	25	0
<u>Isochrysis galbana</u> ***	75	80
<u>Isochrysis aff. galbana "Tahiti"</u> **	0	20
<u>Nannochloropsis oculata</u> *	25	0
<u>Pavlova lutheri</u> ***	62,5	70
<u>Phaeodactylum tricornutum</u> *	12,5	50
<u>Pseudoisochrysis paradoxa</u> **	62,5	50
<u>Pyramimonas virginica</u> *	37,5	0
<u>Skeletonema costatum</u> **	12,5	20
<u>Tetraselmis suecica</u> ***	25	60
<u>Thalassiosira pseudonana</u> ***	62,5	40



composition biochimique d'une algue varie en fonction du milieu de culture choisi et de l'âge de la culture (Laing et Millican, 1986). Or Newkirk et Kayarat (1985) signalent qu'une augmentation des lipides dans la nourriture entraîne une augmentation de la survie et de la croissance des larves d'Ostrea edulis. De même, il a été montré que la nature des lipides de la ration alimentaire interviendrait dans la notion de qualité nutritionnelle. Certains acides gras insaturés, particulièrement ceux du groupe  $\omega 3$  favoriseraient la croissance des larves et des juvéniles d'huitre. A l'heure actuelle, la qualité nutritive d'une algue ne peut cependant pas être expliquée par la seule composition biochimique, mais tous les auteurs reconnaissent la supériorité d'une nourriture de type plurialgale en ce qui concerne la croissance des larves, et d'un apport d'eau contenant des éléments naturels (Helm et al., 1973).

La facilité de production des cultures est particulièrement importante dans les écloséries et les nurseries de type industriel où les quantités d'algues produites peuvent atteindre 10 000 litres par jour (exemple la SATMAR en France).

### 3.1.2. Les autres sources de nourriture.

Afin d'alimenter les larves comme les juvéniles de bivalves marins, divers sources nutritionnelles ont été testées (levures, macrophytes broyées, extraits végétaux ou animaux,....etc), mais se sont révélées peu efficaces. Par contre, l'importance des bactéries a été signalée par Mengus (1978) et Prieur (1981). De même, l'utilisation d'algues lyophilisées et de microcapsules enrichies semble plus prometteuse. Néanmoins, à l'heure actuelle, seules les algues unicellulaires vivantes produites en culture contiennent tous les éléments propres à satisfaire les besoins alimentaires des jeunes stades de bivalves élevés en éclosérie ou en nurserie.

La présence de particules inorganiques dans les matières en suspension, si elle n'apporte rien en tant que matériel digestible, peut cependant contribuer soit positivement soit négativement au développement des mollusques, selon la concentration et le type de minéral utilisé. L'addition de suspension argileuse est même préconisée pour faciliter l'ingestion des préparations artificielles données pour le prégrossissement des huîtres (Langton et Bolton, 1984) et leur digestion dans les cas de faibles concentrations algales (Eward et Carriker, 1983). Ceci permet aussi de réduire le coût des élevages artificiels (Urban et Langton, 1984) et d'augmenter les taux de croissance des huîtres (Ali et Pruder, 1983) (fig.11).

Les substances dissoutes contenues dans l'eau de mer ou dans les milieux de culture phytoplanctonique jouent aussi un rôle prépondérant. Wilson (1979) montre que les filtrats de cultures d'Isochrysis galbana en phase stationnaire accélèrent la capture des cellules par les bivalves, alors que des filtrats de la phase de déclin l'inhibent.

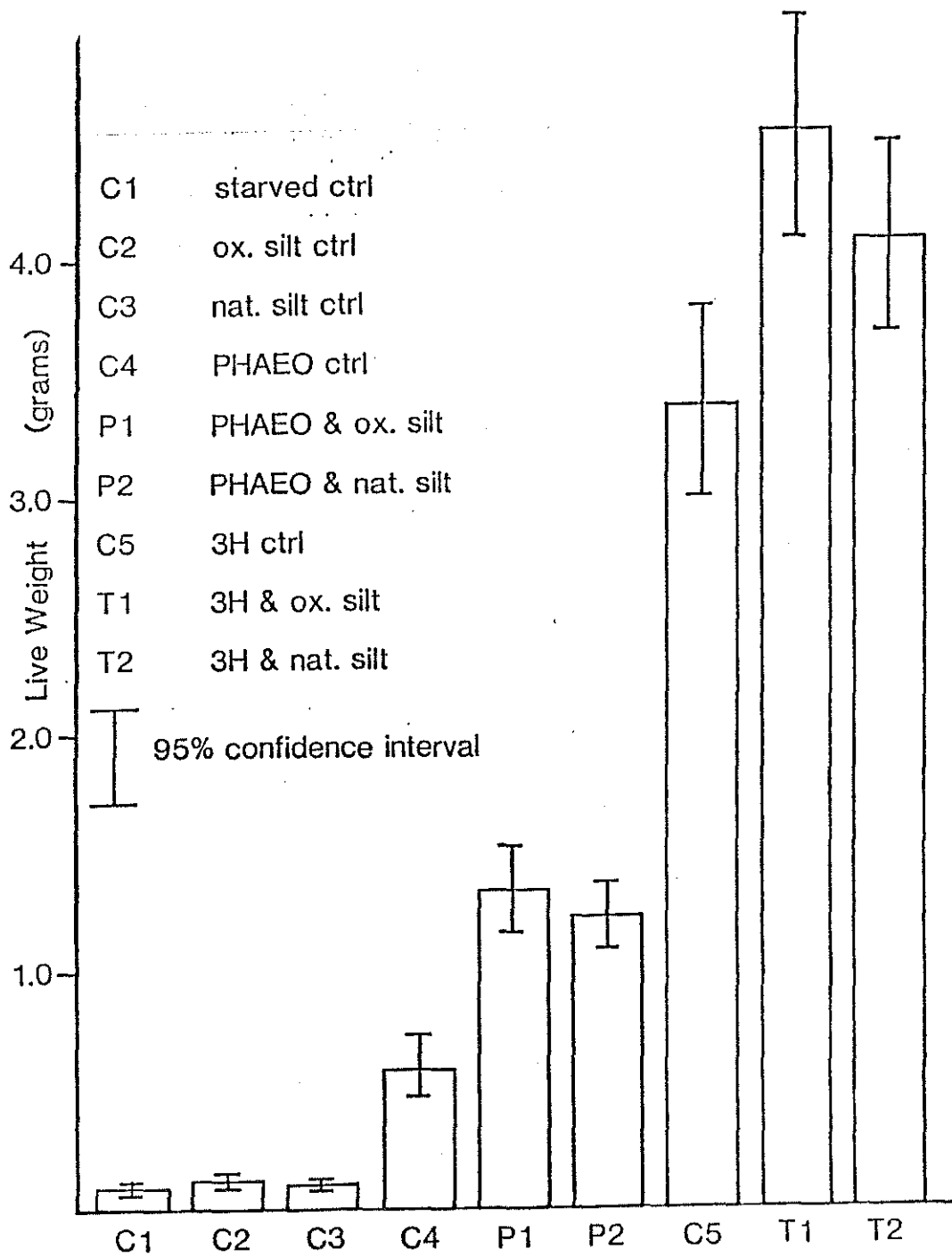


Figure 11 : Average increase in individual live weight of oysters fed with Phaeodactylum tricornutum (PHAEO), Thalassiosira pseudonana (3H) and natural and oxidized silt for 7 Weeks. (from Ewart and Pruder, com. pers.)

### 3.2. Dans le milieu naturel. (pour une synthèse voir Héral, 1985).

#### 3.2.1. Les éléments particulaires (fig.12).

Dans les études in situ, si l'un des premiers facteurs explicatifs de la croissance est la température, ce n'est que le troisième facteur explicatif de la production de chair de Crassostrea gigas. Ainsi Héral et al. (1984) mettent en évidence une liaison étroite de la production de chair avec le phytoplancton et le phytobenthos qu'ils soient sous forme dégradée (phéopigments) ou vivante (chlorophylle). Parallèlement, Lelong et Riva (1976) mettent en évidence in situ l'action du phytoplancton sur la croissance de Ruditapes decussatus. Ces relations avec le phytoplancton sont confirmées pour l'engraissement des huîtres (Deslous-Paoli et al., 1982) (fig.13), pour la croissance des moules (Kautsky, 1982) et pour la teneur énergétique de Ruditapes decussatus (Bodoy et Plante-Cunney, 1983).

Par ailleurs, l'influence néfaste d'une charge sestonique trop élevée a été mise en évidence sur la production de chair par Vahl (1980) chez Chlamys islandica, par Wildish et al. (1981) chez différents lamellibranches et par Deslous-Paoli et al. (1981), Héral et al. (1983) et Deslous-Paoli et Héral (1984) chez Crassostrea gigas. A l'inverse, l'importance des bactéries (Prieur, 1981) souvent associées aux particules, a été signalé par Martin (1976) chez Ruditapes decussatus et par Amouroux (1982) chez Venus verucosa.

#### 3.2.2. Les substances organiques dissoutes.

Dans les eaux côtières, les niveaux de présence des acides aminés dissous varient entre 0,2 et 2,9 umoles par litre (North, 1975). Ainsi Jorgensen (1982), à Isefjord trouve des variations entre 0,4 et 2,5 umoles par litre. Dans le bassin de Marennes-Oléron, Héral et al. (non publié) (fig.14) trouvent des fluctuations entre 0,2 et 10 umoles par litre mais ne présentant pas de pics saisonniers significatifs, la variabilité journalière au cours d'un cycle de marée étant supérieure à la variation annuelle. Il en est de même pour les teneurs en glucose dissous et en carbone humique et fulvique dissous (Feuillet et al. 1979). Ces grandes variabilités peuvent être le fait de la synthèse des absorptions et des excréctions des mollusques mais aussi de tous les autres organismes.

## 4. L'ALIMENTATION CHEZ LES BIVALVES.

### 4.1 Chez les larves.

Pour les larves, l'ingestion a lieu de façon continue. Cependant les taux de filtration et d'ingestion (tableau 5-6) sont susceptible de varier en fonction de nombreux paramètres.

L'efficacité de rétention des particules est fonction de la taille des particules. Pour les larves de

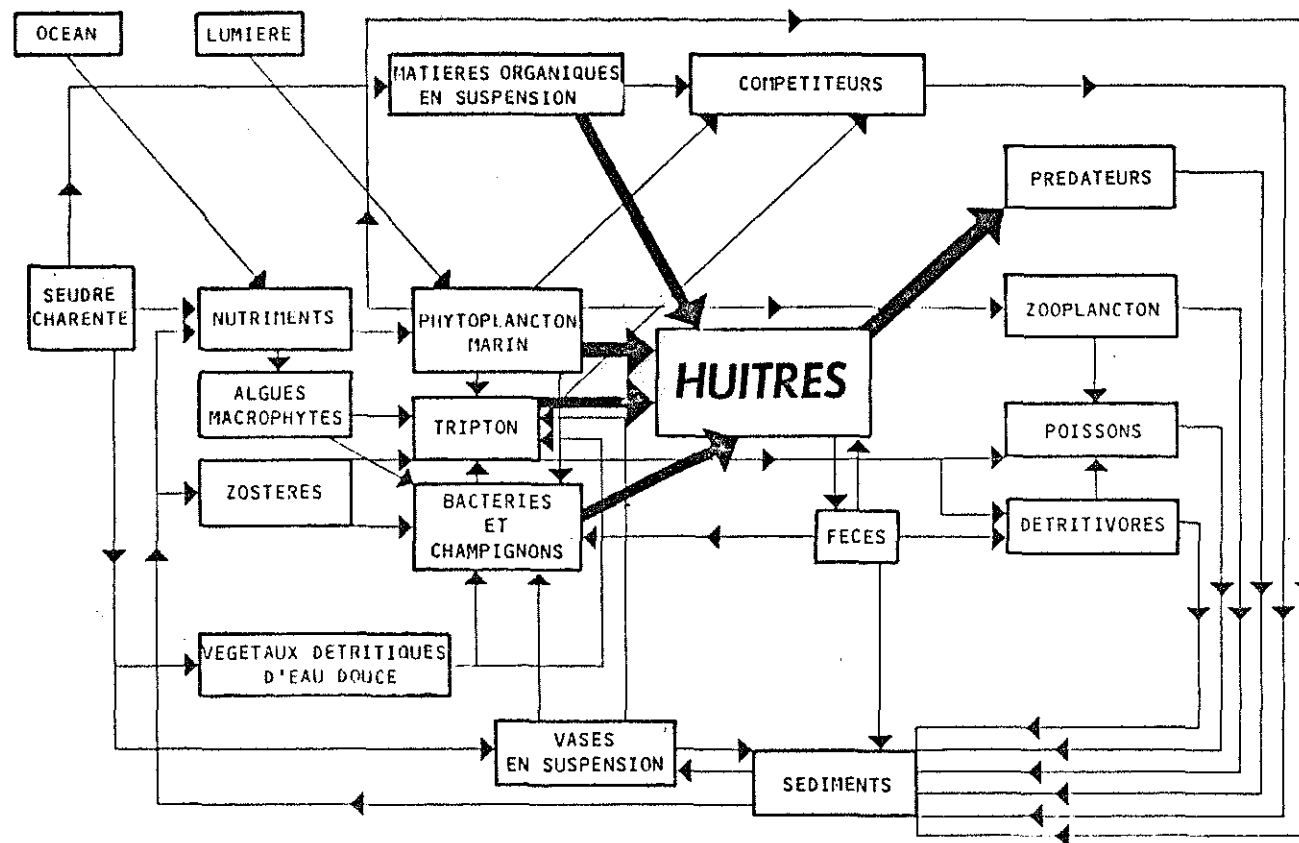


Figure 12 : schematic diagramme of an oysters' ecosystem in the bay of Marennes-Oléron.  
 (from Heral, 1977)

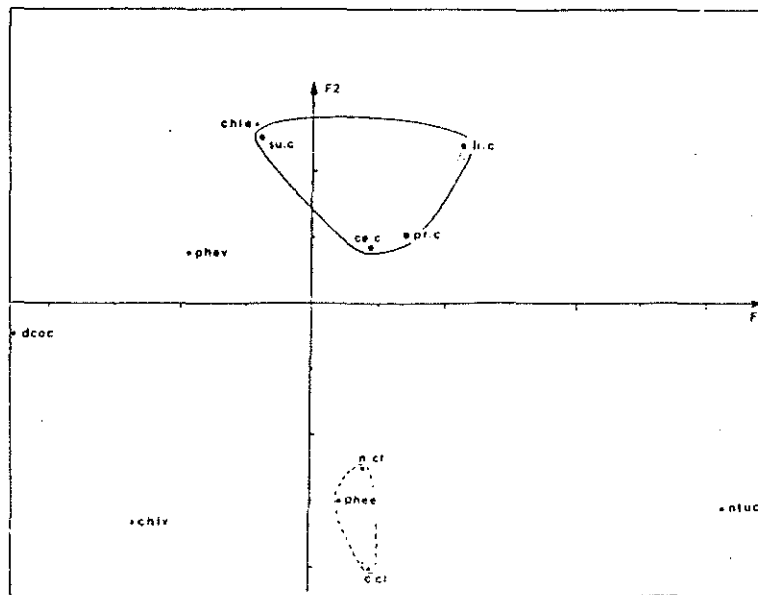


Figure 13 : Factoriel analysis of the relation between oysters and foods (from Deslous-Paoli et al., 1982)  
 For the oysters: protein (pr.c), lipid (li.c), ash (ce.c), carbohydrate (su.c)  
 For the foods: turbidity (ntuc), particulate C (C.cl), particulate N (N.cl), chlorophyl in water (chle) and on the bottom (chlv), pheophitin in water (phev) and on the bottom (phev), DCO (dcoc)

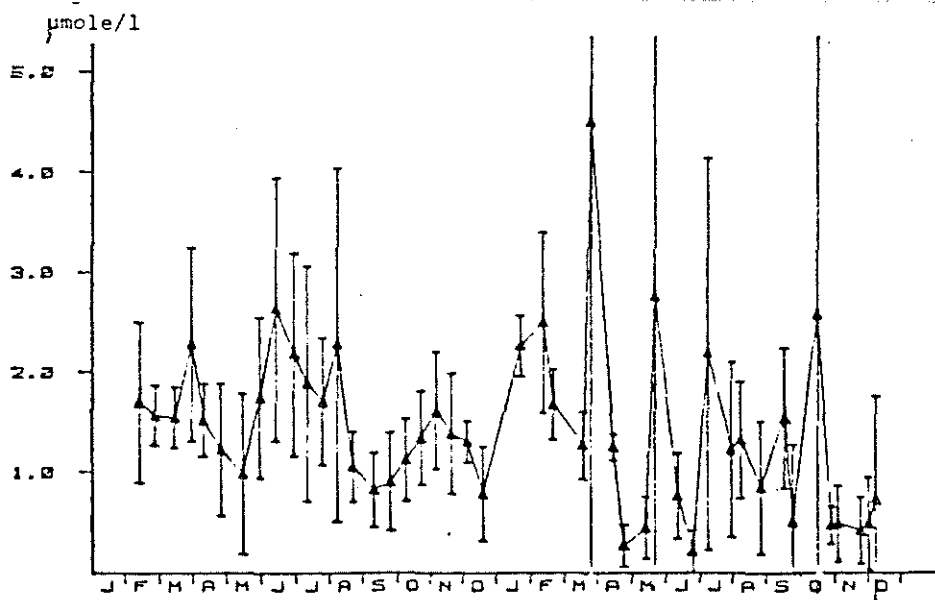


Figure 14 : Variation of the dissolve amino acids in the water of the bay of Marennes-Oléron (from Héral, 1986).

**Table 5 : Bivalve larvae : filtration rates reported in literature.**  
(from Sprung, 1984a)

Species	Shell length (µm)	Temperature (°C)	Food concentration (cells µl <sup>-1</sup> )	Food alga	Filtration rate (µl h <sup>-1</sup> )	Source
<i>Ostrea edulis</i>	200	20-22	15-26	'flagellates'	27.1	Jørgensen (1943) with data from Bruce et al. (1940)
<i>Ostrea edulis</i>	218-280	19-25	31-54	<i>Isochrysis</i>	18-20	Walne (1956)
<i>Ostrea edulis</i>	219	23-24	8-123	<i>Isochrysis</i>	15-42	Walne (1965)
<i>Ostrea edulis</i>	178-184	24	8-230	<i>Isochrysis</i>	0.8-10	Walne (1965)
<i>Ostrea edulis</i>	231	21-22	0-123	<i>Isochrysis</i>	13.8-27.5	Walne (1965)
<i>Ostrea edulis</i>	180-260	21	20-50	<i>Isochrysis</i>	12.5-25.0	Walne (1966)
<i>Ostrea edulis</i>	228	?	50-400	<i>Isochrysis</i>	0.3-9	Wilson (1980)
<i>Ostrea edulis</i>	250	?	40-220	<i>Dunaliella</i>	1.8-5.4	Wilson (1980)
<i>Crassostrea gigas</i>	87-151	25	100	<i>Isochrysis</i>	2.8-7.0	Gerdes (1983)
<i>Crassostrea gigas</i>	89-294	25	50+50	<i>Isochrysis</i> + <i>Chaetoceros</i>	2.3-93.5	Gerdes (1983)
<i>Mytilus edulis</i>	170-260	18	25-380	<i>Isochrysis</i>	4-25	Bayne (1965)
<i>Mytilus edulis</i>	260	16	64	<i>Isochrysis</i>	12.5	Bayne (1965)
<i>Mytilus edulis</i>	260	11	60	<i>Isochrysis</i>	2	Bayne (1965)
<i>Mytilus edulis</i>	150	12	1.5-5.5	<i>Isochrysis</i>	11.4	Riisgård et al. (1980)
<i>Mytilus edulis</i>	120-250	15	3-6	<i>Isochrysis</i> + <i>Monochrysis</i>	16.2-141	Riisgård et al. (1981)
<i>Mytilus edulis</i>	120-250	17-19	3-12	<i>Isochrysis</i> + <i>Monochrysis</i>	10.6-85.3	Jespersen and Olsen (1982)
<i>Mytilus edulis</i>	120-250	6	1-5	<i>Isochrysis</i>	4-21	This paper
<i>Mytilus edulis</i>	120-250	12	1-5	<i>Isochrysis</i>	10-61	This paper
<i>Mytilus edulis</i>	120-250	18	1-5	<i>Isochrysis</i>	17-52	This paper

**Table 6 : Bivalve larvae : ingestion rates reported in literature.**  
(from Sprung, 1984a)

Species	Shell length (µm)	Temperature (°C)	Food alga	Ingestion rate (cells h <sup>-1</sup> )	Source
<i>Ostrea edulis</i>	180-195	20-22	'Flagellate I'	1000	Bruce et al. (1940)
<i>Ostrea edulis</i>	218-280	19-25	<i>Isochrysis</i>	1040	Walne (1956, 1959)
<i>Ostrea edulis</i>	178-184	24	<i>Isochrysis</i>	133-600	Walne (1965)
<i>Ostrea edulis</i>	219	23-24	<i>Isochrysis</i>	591-1517	Walne (1965)
<i>Ostrea edulis</i>	231	21-22	<i>Isochrysis</i>	456-2333	Walne (1965)
<i>Ostrea edulis</i>	180-260	21	<i>Isochrysis</i>	830-2500	Walne (1966)
<i>Ostrea edulis</i>	228	?	<i>Isochrysis</i>	90-900	Wilson (1980)
<i>Crassostrea gigas</i>	> 200	20	<i>Isochrysis</i>	2600	Malouf and Breese (1977)
<i>Mytilus edulis</i>	150	12	<i>Isochrysis</i>	81-89	Riisgård et al. (1980)
<i>Mytilus edulis</i>	Whole size spectrum	15	<i>Isochrysis</i> + <i>Monochrysis</i>	150-800	Jespersen and Olsen (1982)
<i>Mytilus edulis</i>	120-250	6	<i>Isochrysis</i>	18-80	This paper
<i>Mytilus edulis</i>	120-250	12	<i>Isochrysis</i>	41-292	This paper
<i>Mytilus edulis</i>	120-250	18	<i>Isochrysis</i>	38-408	This paper

moules, l'optimum de capture des particules se situe autour de 3,5  $\mu\text{m}$  de diamètre (fig.15) (Riisgard et al., 1980; Sprung, 1984a). Le taux de filtration est fonction de la densité cellulaire dans le milieu et permet de réguler l'ingestion (fig.16) tout en diminuant les pertes d'énergie dues à l'effort de capture des particules. L'ingestion des cellules par les larves est aussi fonction de la taille des larves. Cependant l'augmentation du nombre de cellules ingérées correspond à une diminution du pourcentage que représente la ration par rapport au poids du corps (fig.17). L'ingestion est aussi fonction de la température donc du niveau métabolique des individus. En effet Ukles et Sweeney (1969) enregistrent une ingestion de 134 cellules de Monochrysis lutheri par larves de Crassostrea virginica de 75  $\mu\text{m}$  et par jour à 16°C, alors qu'elle est de 457 cellules par larves et par jour à 27-30°C. De même, Lucas et Rangel-Davalos (1981) constatent que la larve de Crassostrea gigas ingère 400 cellules par jour à 21°C et presque le double à 24°C lorsqu'elle est nourrie avec un mélange d'Isochrysis galbana et de Monochrysis lutheri.

Pour Mytilus edulis nourri avec Isochrysis galbana, l'efficacité d'assimilation ( $100 \times (\text{respiration} + \text{croissance}) / \text{ingestion}$ ) varie peu autour de 40% pour des concentrations comprises entre 5 et 40 cellules par litre. Par contre elle augmente jusqu'à 75% pour des densités cellulaires inférieures (Sprung, 1984b) (fig.18). Parallèlement, l'efficacité nette de croissance, c'est à dire le pourcentage d'énergie assimilée alloué à la croissance, s'accroît depuis la densité cellulaire permettant l'acquisition d'une ration de maintenance, jusqu'à un plateau à environ 65%, à partir de 10 cellules par  $\mu\text{l}$  (fig.19). En effet, le rapport entre la densité larvaire en élevage et la disponibilité de nourriture est un facteur important pour la croissance des larves (fig.20), et doit être ajusté en fonction de la taille larvaire.

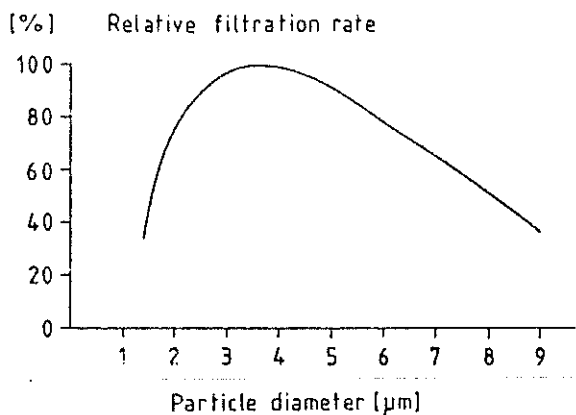
#### 4.2 Pour les juvéniles et les adultes

(pour une synthèse voir Bayne et Newell, 1983; Deslous-Paoli, 1985)

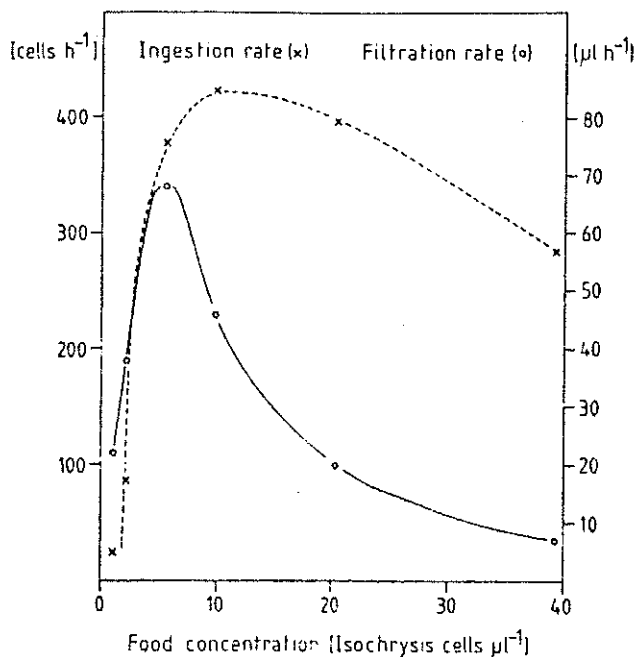
Sous des conditions alimentaires proches du milieu naturel, le niveau de filtration dépend de l'état physiologique des animaux. En effet, la forte demande métabolique induite lors de la période de ponte et de reconstitution des gamètes de Mytilus edulis entraîne une augmentation notable des taux de filtration. Ceux-ci redescendent à un plateau dès la fin de la ponte au mois de juin (Boromthanasat, 1986) (fig.21). Pendant cette période, la quantité d'élément consommée dépend de la charge sestonique présente dans le milieu.

Cependant, le niveau de filtration dépend de la taille des particules ayant servi à le définir. En effet, la rétention des particules est supérieure à 50% pour des particules d'une taille d'1  $\mu\text{m}$  pour Mytilus edulis (fig.22), et de 4  $\mu\text{m}$  pour Crassostrea gigas.

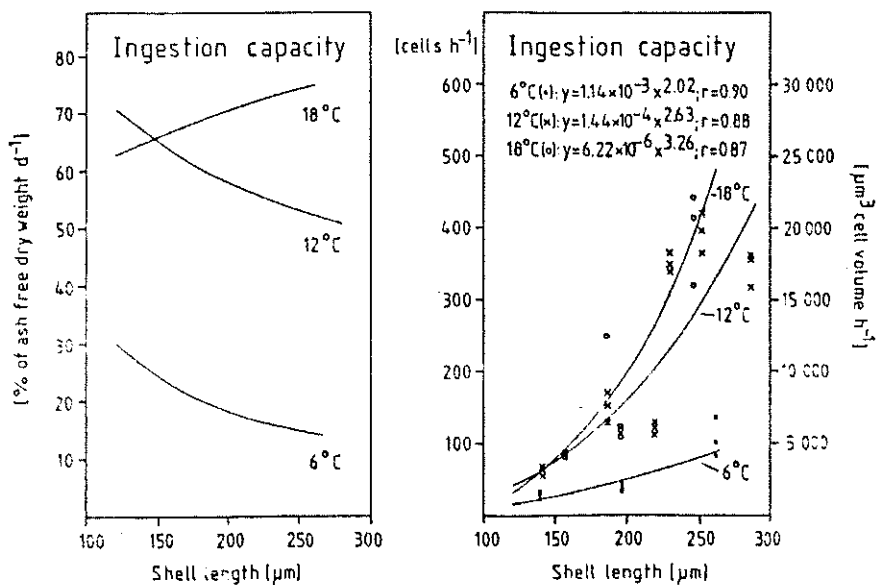
Un aspect schématique des relations existantes entre la charge sestonique et l'alimentation est donné par



**Figure 15** : *Mytilus edulis* larvae. Size spectrum of particle retention. Mean of spectra corrected to a maximum of 100 % :  $y = -49.31 + 49.89x - 4.17x^2$   
 x: channel of Coulter counter  
 y: retention efficiency  
 (from Sprung, 1984a)

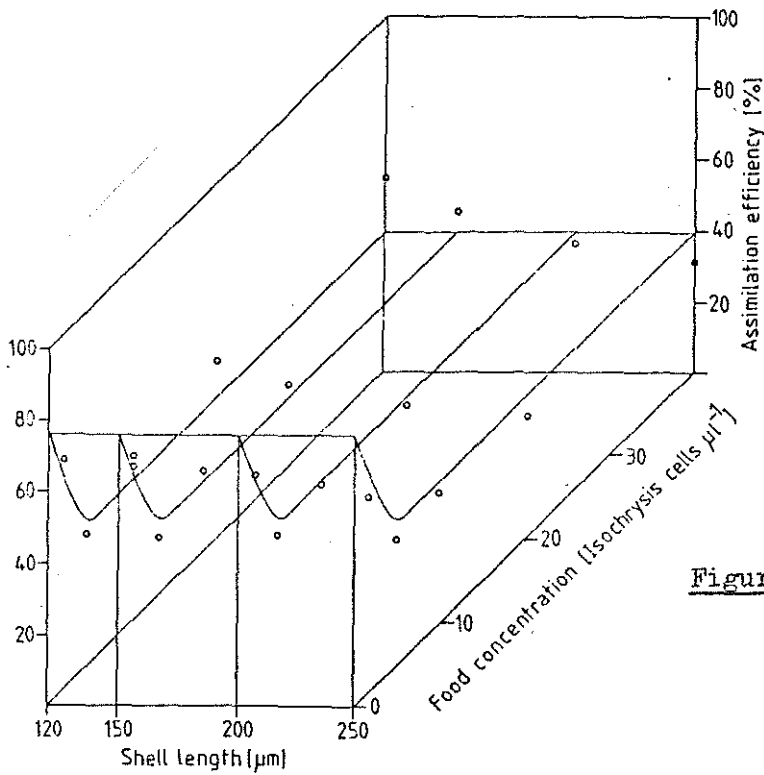


**Figure 16** : *Mytilus edulis* larvae of 251 µm shell length. Interrelation between ingestion and filtration rate at 12°C.  
 (from Sprung, 1984a)



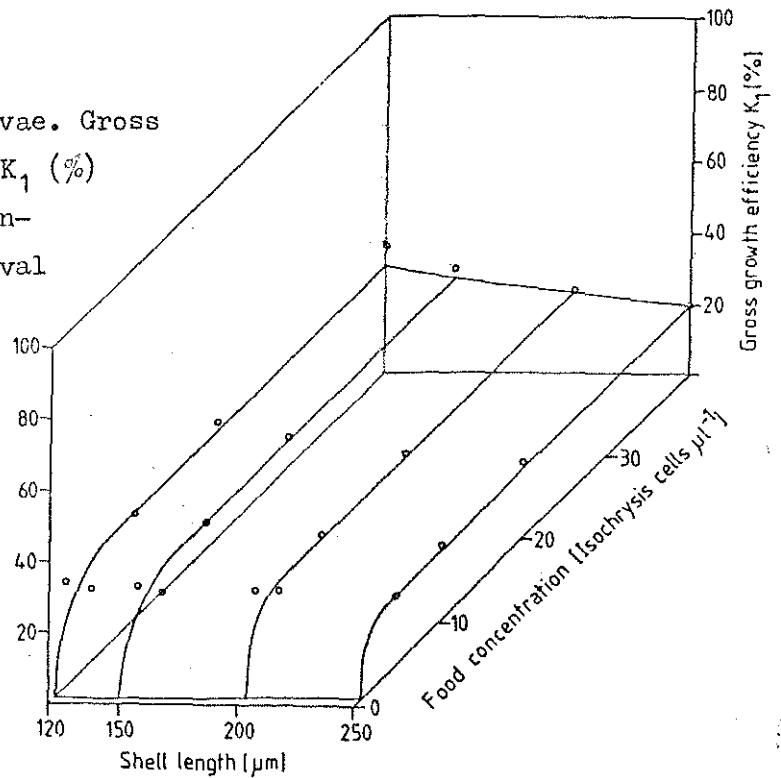
**Figure 17** : *Mytilus edulis* larvae. Ingestion capacity of larvae of different sizes at the experimental temperatures.  
 y: ingestion capacity (cells. h<sup>-1</sup>)  
 x: shell length (µm)  
 r: correlation coefficient  
 (from Sprung, 1984a)





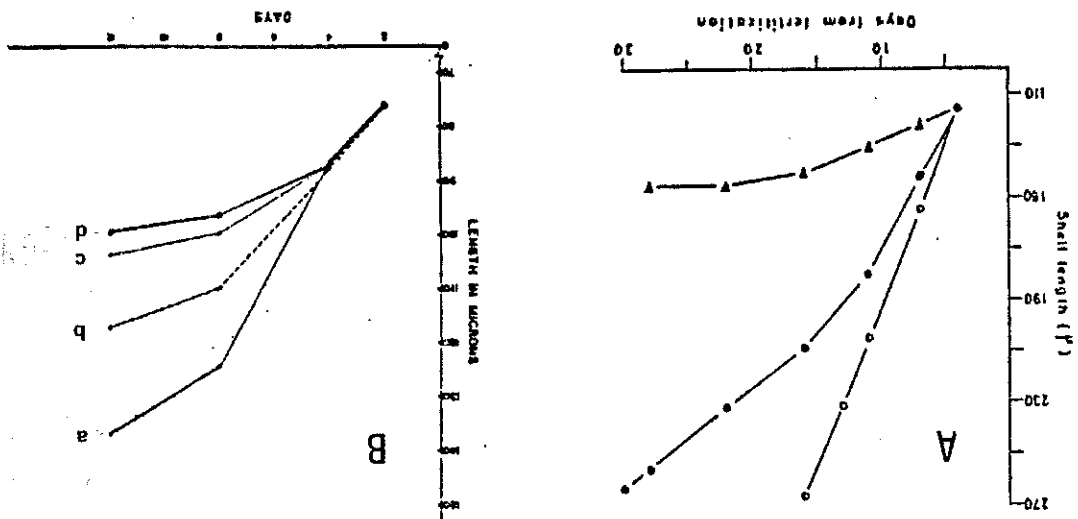
**Figure 18** : Mytilus edulis larvae. Assimilation efficiency (%) at various food concentration and larval sizes. Curves fitted by eye.  
(from Sprung, 1984b)

**Figure 19** : Mytilus edulis larvae. Gross growth efficiency  $K_1$  (%) at various food concentration and larval sizes. Curves fitted by eye.  
(from Sprung, 1984b)



A-Growth of larvae feed with *Isochrysis galbana*

Figure 20 : Growth of *Mytilus edulis* larvae :



▲ : starved

● : 25 cells·ml<sup>-1</sup>

○ : 100 cells·ml<sup>-1</sup>

(From Bayne, 1965)

B-With an injection of 50 cells·ml<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup>

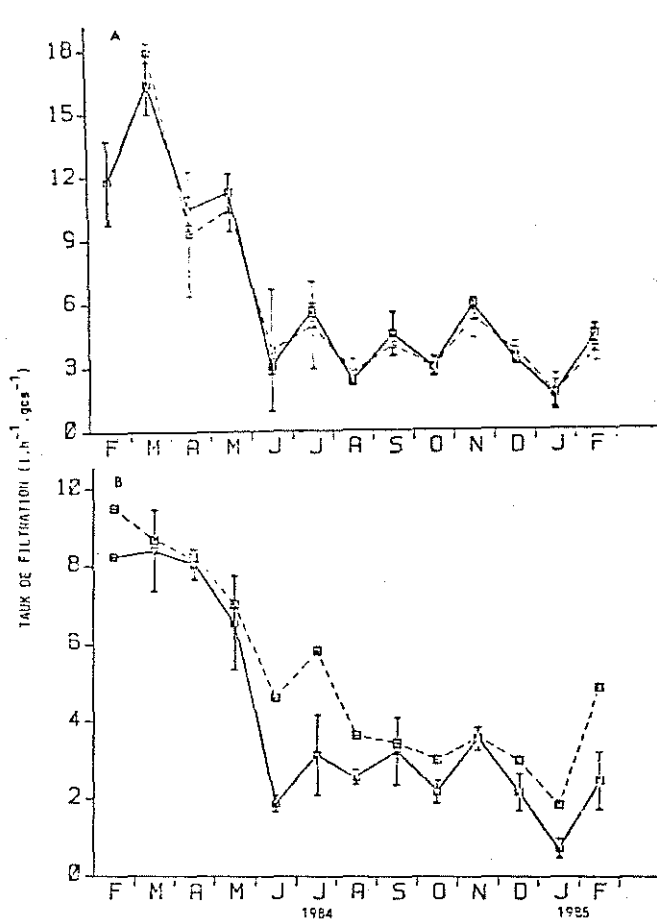
a : 440 larvae·l<sup>-1</sup>

b : 2700 larvae·l<sup>-1</sup>

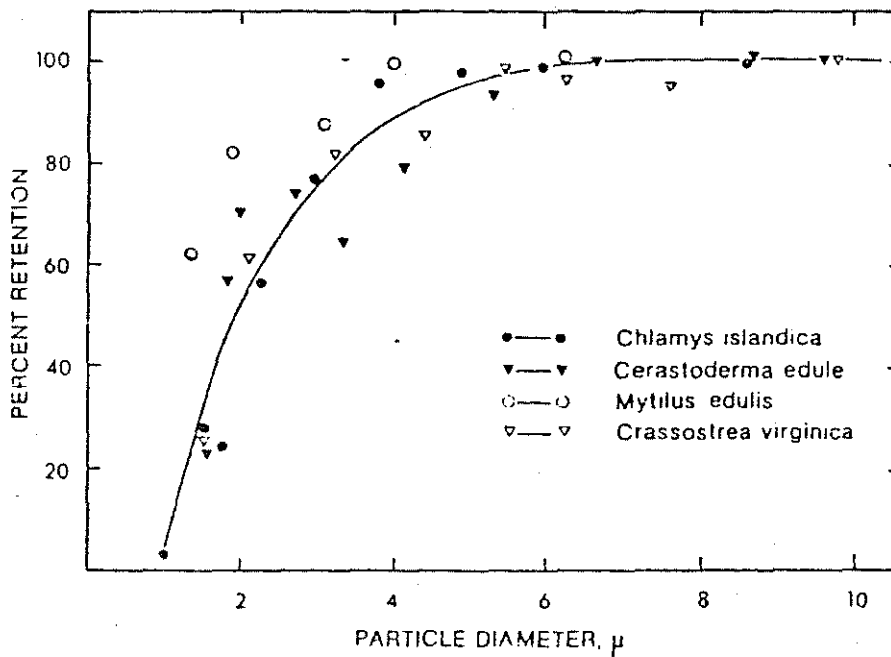
c : 16500 larvae·l<sup>-1</sup>

d : 32900 larvae·l<sup>-1</sup>

(from Davis, 1953)



**Figure 21** : Monthly variations of the filtration rates for *Mytilus edulis* feed with natural food. Measured from  
**A**(—) Coulter counter  
 (---) chlorophyll and pheophitin  
**B**(—) total seston  
 (---) biodeposition  
 (from Boromthanasarat, 1986)



**Figure 22** : Graph showing the particle retention efficiency of a variety of bivalves as a fonction of particle size. Maximum efficiency of each species = 100 %  
 (from vahl, 1973)

Widdows et al. (1979) (fig.23). A partir d'un certain niveau de charge sestonique, la quantité de matériel retenue par la branchies dépasse les possibilités d'ingestion, et entraîne la production de pseudofèces. Il est encore difficile de se prononcer sur l'existence d'un tri qualitatif ou selon la taille des particules. Cependant, certains auteurs (Kiorboe et al., 1981; Newell et Jordan, 1983) ont constaté un enrichissement relatif de la ration ingérée par rapport aux particules filtrées et Lopez et Cheng (1983) montrent que Nucula annulata ingère sélectivement la fraction organique et surtout bactérienne de la ration consommée. Cependant, ils signalent que cette sélectivité peut être modulée par des facteurs sédimentologiques. Si les charges sestoniques dépassent des valeurs de l'ordre de 200 mg par litre, on peut alors constater une diminution, voir un arrêt de la capture des particules. Cela a été constaté pour Crassostrea gigas dans le milieu naturel lors des fortes charges sestoniques dues aux tempêtes hivernales (fig.24). A l'inverse, lors de concentrations sestoniques faibles, l'efficacité avec laquelle les particules sont retenues, s'accroît (tableau 7). Ce mécanisme peut servir à maintenir une ingestion optimum et une digestion continue (Palmer, 1980b).

Les relations entre la filtration, l'ingestion et l'assimilation sont schématisées pour Mytilus edulis par Navarro et Winter (1982) (fig.25). Dans ce cas, le point B correspond à la charge cellulaire pour laquelle l'ingestion et l'assimilation sont optimales. Au dessus, le taux d'assimilation est maintenu constant grâce à la diminution progressive du taux de filtration. Cependant, chez d'autres bivalves, comme Aulacomys ater, le taux de filtration reste constant, entraînant une augmentation de l'ingestion corrélative à l'augmentation de la densité cellulaire. L'accroissement du transit digestif en résultant entraîne une diminution de l'efficacité de digestion qui peu à peu fait chuter l'assimilation (fig.26).

Les bivalves littoraux intertidaux possèdent des rythmes d'activité alimentaire imposés par l'émersion périodique due aux marées. Cependant, pour les espèces constamment immergées, les rythmes tidaux ou nyctiméraux ne sont pas clairement définis. Certains auteurs en ont enregistrés (Salanki, 1966; Morton, 1977; Palmer, 1980; Coppelo, 1982) (fig.27), alors que d'autres n'en ont pas observés (Loosanoff et Nomejko, 1946; Winter, 1978; Higgins, 1980). Il semble toutefois que des rythmes d'alimentation et de digestion soient contrôlés par la variabilité de la nourriture disponible (Langton et Gabbott, 1974; Owen, 1974; Wilson et La Touche, 1978; Robinson et Langton, 1980).

## 5. LA DIGESTION CHEZ LES BIVALVES.

### 5.1. Le transit digestif et les rythmes de digestion.

#### 5.1.1. Le transit digestif.

L'aspect mécanique de la digestion est similaire chez la larve et l'adulte. Il consiste en une trituration, due à l'action combinée de la tige cristalline

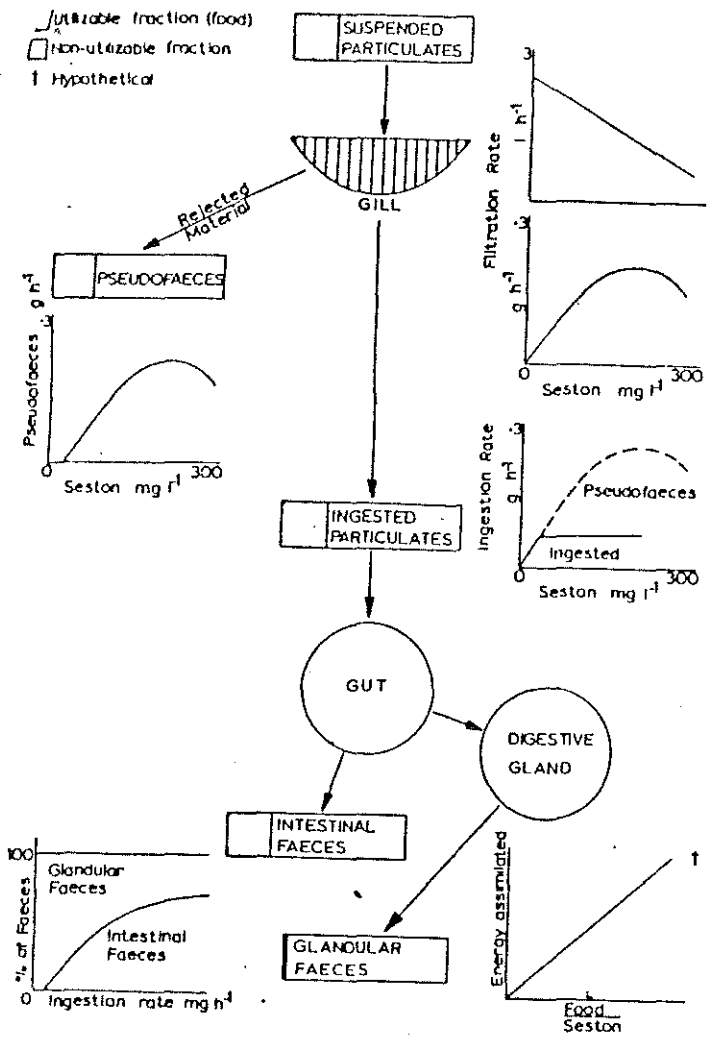


Figure 23 : *Mytilus edulis*. Schematic diagram summarising effect of particle concentration on feeding and digestive system (from Widdows et al., 1979).

Figure 24 : Seasonal evolution of biodeposit product by *Crassostrea gigas* (g/g dry flesh weight) and of average seston (g/m<sup>3</sup>) (from Sornin et al., 1983).

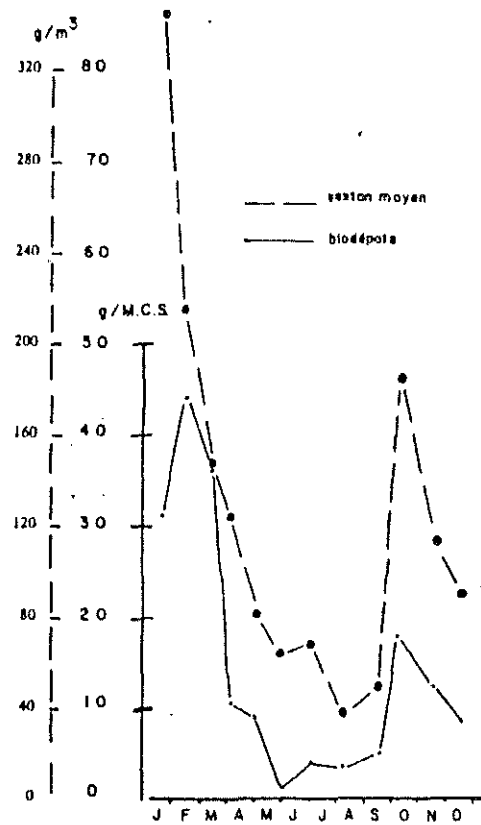


Table 7 : Efficiency of particle retention of *Crassostrea gigas* under high natural seston (20/2/84 ; 19/3/84 ; 14/5/84) and low natural seston (27/2/84 ; 27/3/84 ; 22/5/84) in relation with temperature. (·) : standard deviation. (Deslous-Paoli, 1985)

Date	20/2/84		27/2/84		19/3/84		27/3/84		14/5/84		22/5/84	
	réten-tion %	nb particules $\times 10^3 - ml^{-1}$	réten-tion %	nb particules $\times 10^3 - ml^{-1}$	réten-tion %	nb particules $\times 10^3 - ml^{-1}$	réten-tion %	nb particules $\times 10^3 - ml^{-1}$	réten-tion %	nb particules $\times 10^3 - ml^{-1}$	réten-tion %	nb particules $\times 10^3 - ml^{-1}$
0.6-0.8	0	-	0	556 (20)	0	291 (13)	7.4 (1.8)	829 (31)	0	332 (30)	0	745 (23)
0.8-1.0	0	-	1.2 (6.7)	207 (18)	0	360 (8)	6.7 (2.5)	322 (41)	0	387 (16)	14.4 (7.5)	343 (23)
1.0-1.2	0	60 (3)	7.4 (1.7)	91 (8)	0.9 (1.4)	350 (5)	6.5 (8.9)	70 (11)	0	358 (11)	18.3 (12.5)	123 (24)
1.2-1.5	0	74.5 (2.6)	6.4 (8.9)	53 (4)	6.3 (4)	221 (7)	8.3 (10.3)	22 (3)	8.6 (2.2)	238 (9)	24.2 (18)	45 (17)
1.5-1.9	1 (2)	80 (1)	14 (5.9)	28 (3.3)	13.6 (9.6)	159 (7)	15.3 (12.1)	12 (1.5)	20.3 (1.5)	157 (5)	29.2 (24)	19 (2)
1.9-2.4	16 (3)	56 (1.6)	22.5 (9.4)	10 (2.4)	19.5 (14)	73 (5)	26.4 (12.5)	6 (0.7)	31.2 (1.5)	70 (4)	37 (23)	11 (1)
2.4-3.1	29 (3)	32 (1.6)	32.4 (10)	4.2 (0.8)	26.9 (5.2)	36 (1.4)	41.6 (12)	3 (0.3)	39.1 (5.0)	28 (2.5)	49.6 (19)	6 (0.7)
3.1-3.9	39 (3)	14 (1)	42.9 (9.5)	2.4 (0.3)	39.2 (5.5)	17 (1)	41.3 (7.3)	3 (0.3)	50.1 (4.4)	15 (1.2)	65.5 (14)	3 (0.3)
3.9-4.9	50 (1)	5.5 (0.4)	53.1 (10)	1.2 (0.1)	51.7 (6.7)	7 (0.5)	48.7 (6.4)	1.1 (0.2)	60.1 (3.8)	7 (0.4)	76.1 (12)	1.6 (0.1)
4.9-6.1	65 (2)	2 (0.2)	62.1 (11.6)	0.6 (0.1)	62.3 (5.3)	2.7 (0.2)	58.5 (15.6)	0.3 (0.1)	70.4 (3.7)	3 (0.1)	84.9 (9.1)	1.1 (0.1)
6.1-7.7	76 (4)	0.8 (0)	64.6 (11.9)	0.3 (0)	71.8 (5.2)	1 (0.1)	64.8 (12.5)	0.2 (0)	79.9 (4.8)	1.4 (0.1)	89.5 (7.7)	0.8 (0.1)
7.7-9.7	78 (8)	0.2 (0)	64.1 (9.3)	0.2 (0)	78.9 (7.1)	0.6 (0)	72.2 (9.4)	0.2 (0)	85.7 (6.2)	1.8 (0.2)	82.4 (9.0)	0.2 (0)
9.7-12.3	-	-	-	-	74.4 (10.5)	0.2 (0)	66.3 (17.3)	0.1 (0)	83.2 (5.8)	0.7 (0.1)	-	-
12.3-15.5	-	-	-	-	67.6 (11.6)	0.1 (0)	51.2 (31.8)	0.02 (0)	81.6 (5.1)	0.3 (0.1)	-	-
15.5-19.5	-	-	-	-	69.1 (6.4)	0.1 (0)	-	-	78.9 (5.2)	0.1 (0)	-	-
seston $mg l^{-1}$	-	10	-	4	-	7.56	-	2.93	-	8.16	-	2.07
température °C	8°C		5°C		11°C		10,5°C		14°C		17°C	

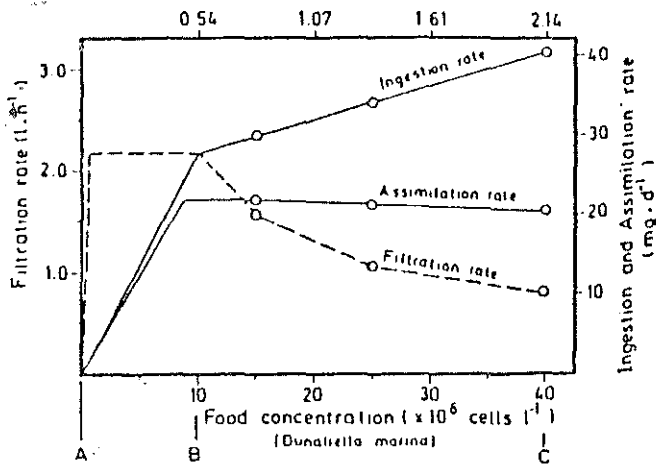


Figure 25 : *Mytilus edulis*. Concept of the interrelationships existing between filtration rate, assimilation efficiency and food concentration.  
(from Navarro and Winter, 1982)

Figure 26 : *Aulocomya ater*. Ingested ration, assimilated portion, oxygen consumption and scope for growth in 50 mm mussels, expressed as functions of food concentrations.  
(from Griffiths and King, 1979)

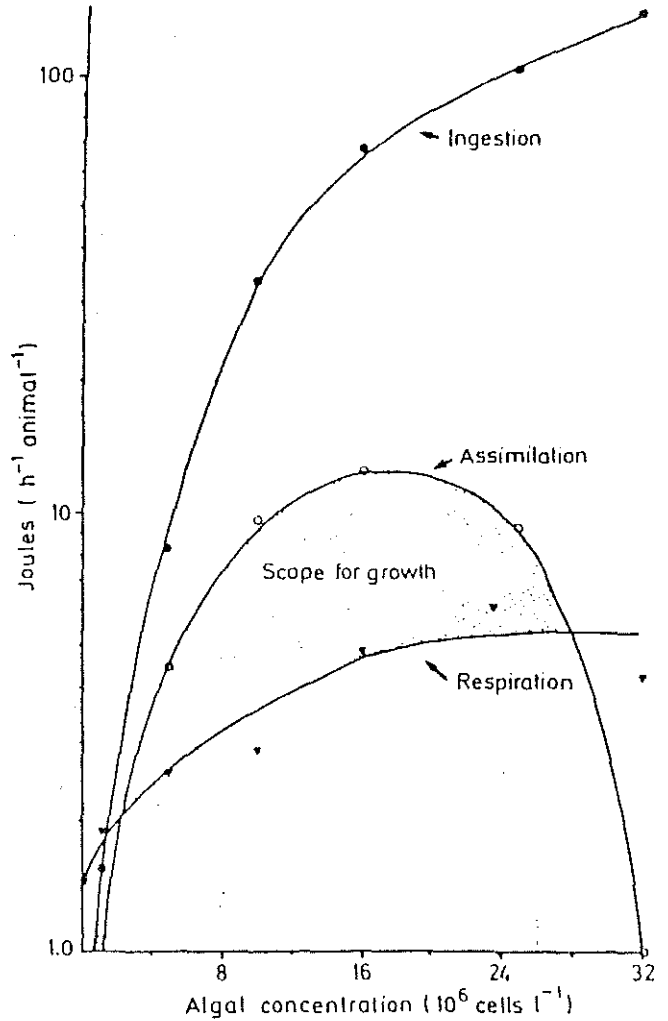
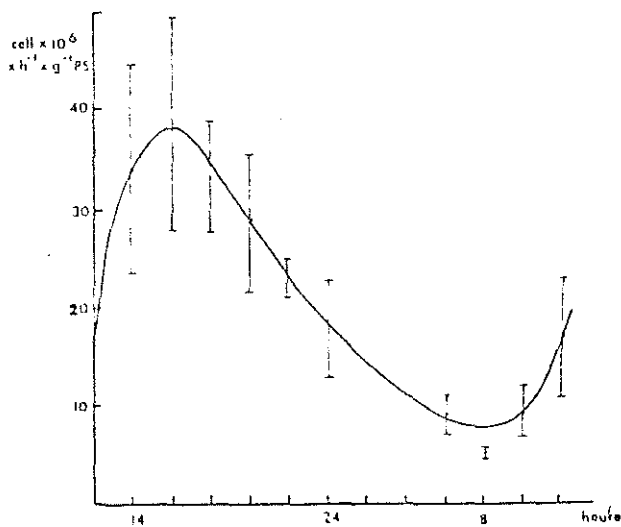


Figure 27 : Daily rhythm of the filtration rate of *Crassostrea gigas*.  
(from Coppelo, 1982)



et du bouclier gastrique, du bol alimentaire qui est dissocié et mélangé aux enzymes (Lubet, 1978). Seul les fluides et les particules macromoléculaires, résultant de la digestion extracellulaire existant dans la cavité gastrique, sont capables d'entrer dans les diverticules (Owen, 1974). Ils sont alors absorbés par pinocytose et digérés par voie intracellulaire. Les déchets intracellulaires sont rejetés par désintégration de la cellule digestive.

Le rôle du stylet cristallin n'est toujours pas clairement défini. En plus de l'action de trituration déjà décrite, il jouerait le rôle d'une vis sans fin qui entrainerait les fines particules au niveau de l'épithélium du sac de la tige cristalline, pour y être absorbées.

Au niveau de l'intestin, il existe aussi une digestion et une absorption, en plus du rôle de sécrétion mucilagineuse servant à la formation et au transport des fèces.

Chez les larves, l'évolution de la glande digestive se fait selon deux schémas, selon que l'alimentation a lieu en continue ou de façon discontinue (Le Pennec et Rangel-Davalos, 1985). Dans le premier cas, la totalité des larves de Pecten maximus ingère et digère, en même temps et de façon continue, au bout de 7 heures d'alimentation à 16°C, et au bout de 5 h 20 à 18°C (fig.28b). Dans le deuxième cas, la digestion commence 6 heures après le début de l'ingestion, et est complète au bout de 10 heures à 17°C avec Pavlova lutheri (fig.28a). Ces temps de digestion varient cependant en fonction de l'espèce algale utilisée. Pour des larves de Mytilus edulis, il faut 15 heures à 10°C pour digérer à 80% les cellules d'Isochrysis galbana, et 13 heures avec les cellules de Monochrysis lutheri. De même, la digestion est 2,6 fois plus rapide à 20°C qu'à 10°C (Lucas et Rangel-Davalos, 1981).

Pour les adultes de Crassostrea gigas, la dynamique du transit digestif se déroule en trois phases, lors d'une alimentation séquentielle (Lébesnerait, 1985; Boucaud-Camou et al., 1985):

Le remplissage du tube digestif (fig.29a): ce remplissage est assez rapide, et l'on observe des algues intactes dans l'estomac, les canaux principaux de la glande digestive et l'intestin. Il faut 5 à 3 heures environ entre 10 et 20°C pour que les algues aient complètement traversé le tube digestif. Celles-ci sont alors émises par l'anus, mêlées à un abondant mucus (fig.29a1). Cette étape est nettement influencée par la température (tableau 3).

Le début de la digestion (fig.29b): dès leur entrée dans les canaux de la glande digestive (lors de la première heure de digestion), les algues sont attaquées, alors que des algues vivantes sont observées assez longtemps dans l'estomac (pendant environ 6 heures) et surtout dans l'intestin (8 à 16 heures après le début de l'alimentation). 3 à 6 heures après le début des expériences, les premiers résidus de la digestion apparaissent dans les fèces, mêlés à



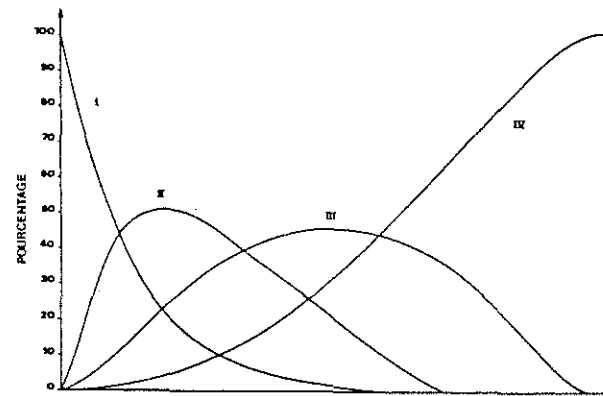
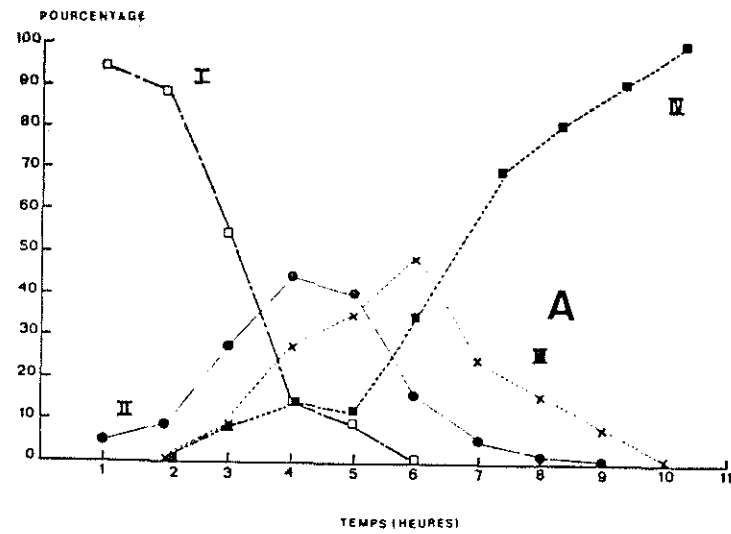
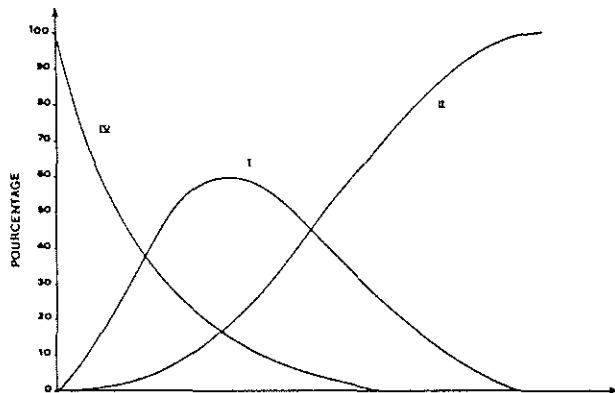
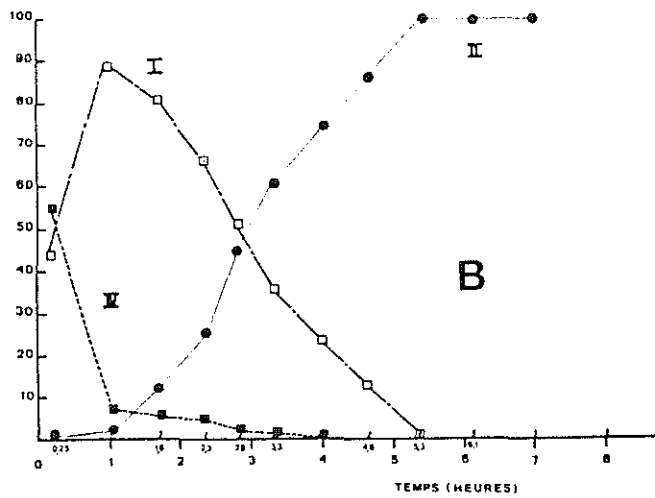
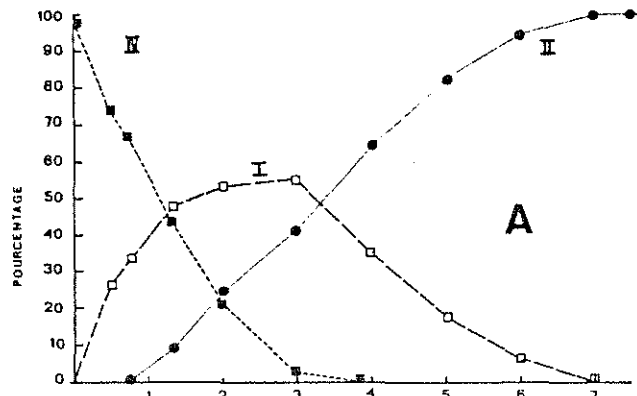


Figure 8a : Synthetic model of the ingestion and digestion during discontinuous feeding of larvae of *Pecten maximus*, (A) at 17°C. (from Le Pennec and Mangel-Davalos, 1986)

Figure 8b : Synthetic model of ingestion and digestion during continuous feeding, (A) at 16°C, (B) at 18°C.

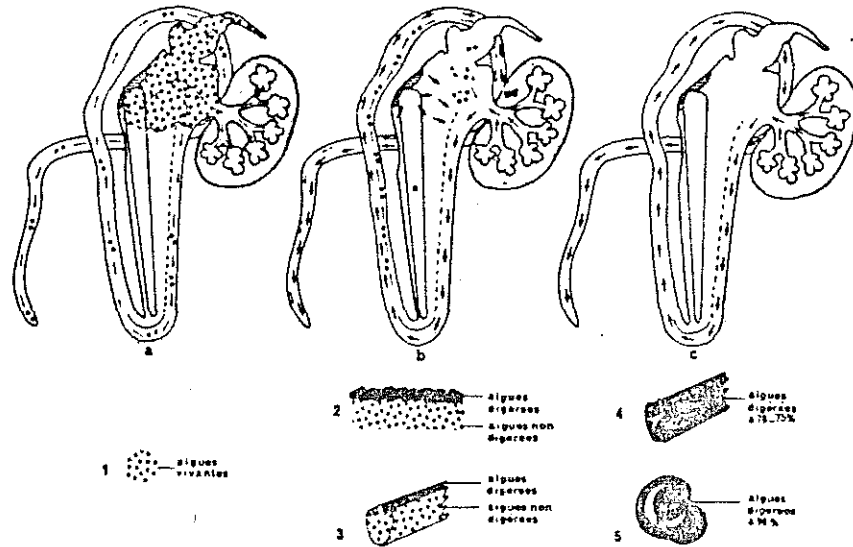


Figure 29 : Schematic representation of the digestive transit in *Crassostrea gigas* (for explanation see text). (from Boucaud-Camou et al., 1985)

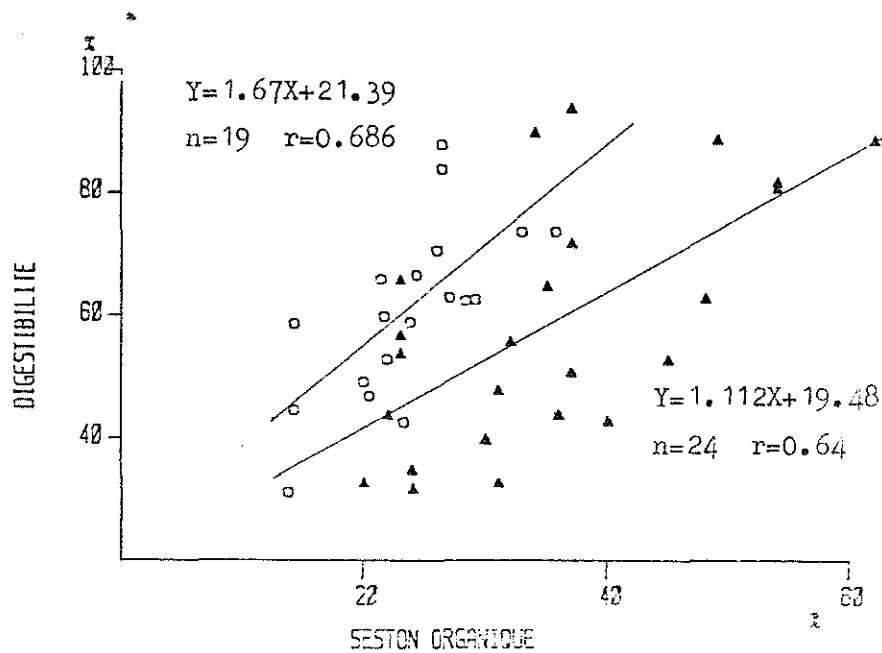


Figure 30 : Relation between the organic fraction of the food and digestibility for *Perna perna* (Berry and Schleyer, 1984)(o) and for *Mytilus edulis* (Boromthanarat, 1986)(▲).

de nombreuses algues vivantes (fig.29b2). Progressivement, le pourcentage de résidus va augmenter, tandis que les fèces se solidifient et se moulent à la forme du rectum. Les résidus sont accumulés en un ruban plissé, nettement séparé du ruban droit formé par les algues intactes (fig.29b3). L'ensemble est probablement moulé dans la gouttière rectale, ce qui suppose des voies de transit séparées pour les algues et les résidus, au moins au début de la digestion.

La fin de la digestion (fig.29c): les résidus vont dominer sur les algues intactes, envahissant toute la lumière du rectum, et l'on obtiendra, au bout d'une dizaine d'heures environ, des fèces homogènes (fig.29c4), mais il faudra attendre environ 40 heures pour ne plus trouver d'algues vivantes dans les fèces. Elles ne vont plus être émises de façon continue, mais par intermittence, mêlées à un abondant mucus. Le tractus digestif s'est totalement vidé au bout de 50 heures à 20°C, mais la digestion peut durer jusqu'à 75 heures à 10°C.

Comme l'a décrit Widdows (1978), l'efficacité de digestion, et donc d'absorption, est fonction de la quantité de nourriture disponible. En effet, plus il y a de nourriture, moins la digestion a besoin d'être complète pour assurer le gain d'énergie nécessaire à Mytilus edulis. Cependant, comme la quantité de nourriture, sa composition influe sur l'efficacité de digestion. Berry et Schleyer (1983) sur Perna perna, Bricelj et Malouf (1984) sur Mercenaria mercenaria et Boromthanarat (1986) sur Mytilus edulis mettent en évidence l'augmentation de l'efficacité de digestion avec l'augmentation de la fraction organique dans la nourriture (fig.30), signalant ainsi la gêne que représente le seston minéral pour la digestion lorsqu'il constitue 80 à 90 % de la ration alimentaire comme cela se rencontre souvent dans les secteurs d'élevage de la côte atlantique Française (fig.31). Ainsi, comme l'ont constaté de nombreux auteurs sur divers bivalves, l'efficacité d'absorption varie saisonnièrement. Ces variations sont vraisemblablement dues, d'une part aux conditions de milieu, et d'autre part aux besoins des mollusques. En effet, il semble que pendant l'hiver les sucres ne soient pas utilisés, alors que pendant le printemps et l'été environ 50 % des sucres consommés sont digérés par Mytilus edulis et Crassostrea gigas (Deslous-Paoli et al., 1986) (tableau 8), alors que les lipides sont très fortement utilisés pendant l'hiver et l'été. La digestion des différents substrats énergétiques de la nourriture est donc sans doute induite par la mise en place d'équipements enzymatiques adaptés aux besoins nutritionnels. Ces besoins nutritionnels seraient vraisemblablement liés à l'état physiologique saisonnier des bivalves.

#### 5.1.2. Les rythmes de digestion.

(pour une synthèse voir Morton, 1983)

L'étude de la rythmicité de dissolution du stylet cristallin de Lasaea rubra (Morton, 1956), et de la structure des tubules digestifs (Mc Quiston, 1969) ainsi que les résultats d'autres auteurs (Morton, 1973; Langton et Gabbott, 1974; Langton, 1975; Mathers, 1976; Morton, 1977)

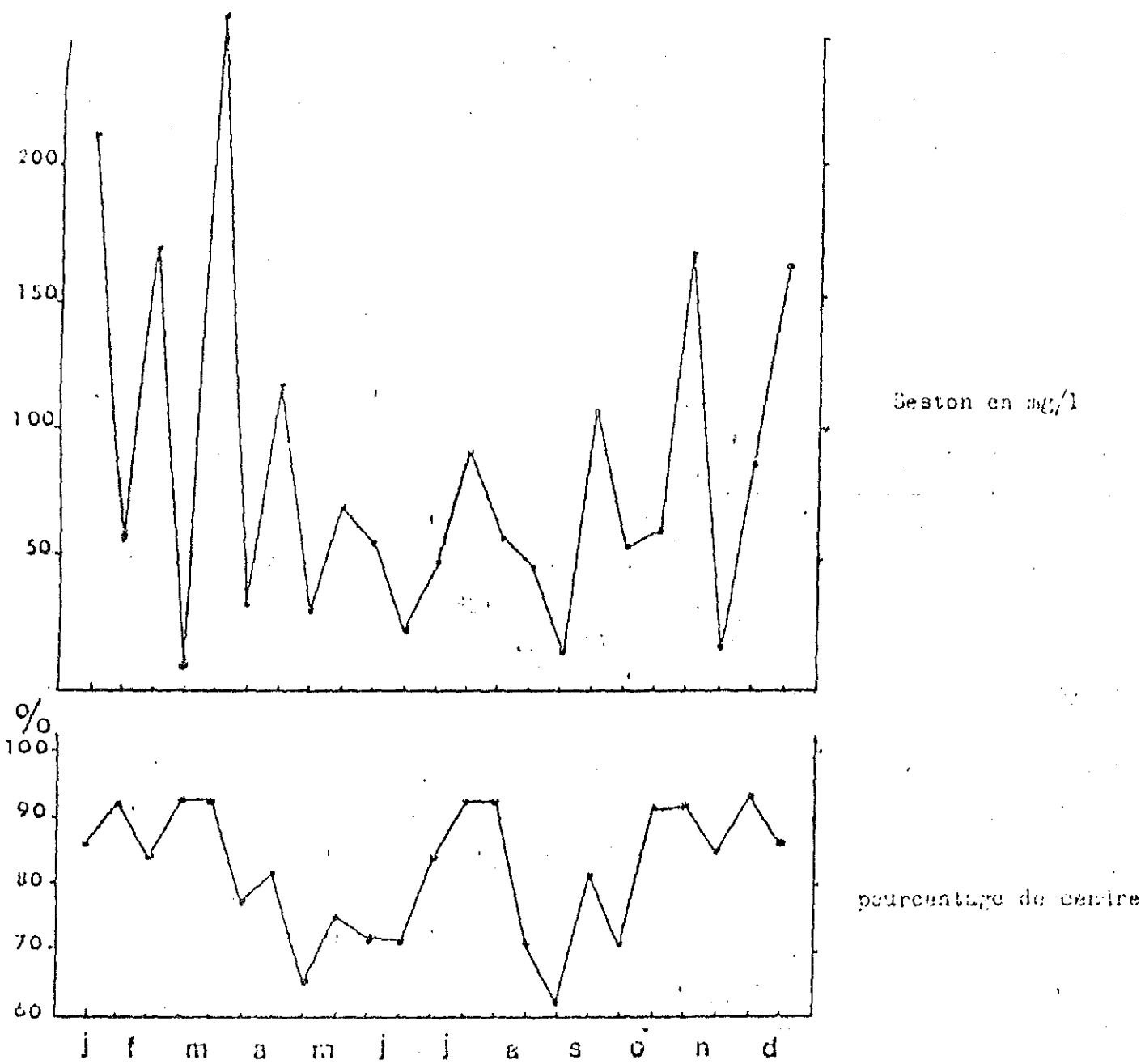


Figure 31 : Variation of the total seston and of its mineral fraction in the bay of Marennes-Oléron. (from Heral et al., 1980)

Tableau 8 : Evolution saisonnière des pourcentages digérés (DC), des quantités d'éléments consommés et absorbés ainsi que du taux de filtration pour *Mytilus edulis* (A), *Crassostrea gigas* (B) et *Crepidula fornicata* (C).

		A				B				C			
Période		Juil. 1982	Nov. 1982	Févr. 1983	Avril 1983	Juil. 1982	Nov. 1982	Févr. 1983	Avril 1983	Juil. 1982	Nov. 1982	Févr. 1983	Avril 1983
D C	Org	49,0	34,3	31,3	20,6	54,7	38,4	1,2	23,0	37,6	33,2	23,5	12,0
	Prot		40,5	41,9	75,3	11,8	43,0	17,2	62,7	15,8	38,8	0	74,4
	Lip	88,3	93,5	18,4	19,6	90,9	88,9	100	32,7	100	100	100	100
	Glu	46,3	0	0	50,5	41,2	0	0	26,2	21,1	0	0	40,6
	Chloro + phéo	64,9	60,7	48,5	58,4	26,7	53,0	10,0	61,2	53,8	65,7	12,6	45,8
G O N S O M M E S	Org (mg)	129,9	234	1 572	813	162,3	451	543	1 107	36,8	75,4	106,2	86,6
	Prot (mg)	4,9	14,5	95,6	62,8	6,1	28,0	33,0	85,5	1,4	4,7	6,5	6,7
	Lip (mg)	2,5	6,4	12,9	14,0	3,1	12,4	4,5	19,1	0,7	2,1	0,9	1,5
	Gluc (mg)	10,5	10,6	59,7	64,6	13,2	20,5	20,6	87,9	3,0	3,4	4,0	6,9
	Chloro + Pheo (ug)	255	133	760	678	319	257	263	923	72	43	51	72
A B S O R B É S	Org (mg)	63,7	80,5	492	168	88,8	173	6,5	255	13,8	25,0	25,0	10,4
	Prot (mg)	-	5,9	40,1	47,3	0,72	12,0	5,7	53,6	0,2	1,8	0	5,0
	Lip (mg)	2,2	6,0	2,4	2,8	2,8	11,0	4,5	6,2	0,7	2,1	0,9	1,5
	Gluc (mg)	4,9	0	0	32,6	5,4	0	0	23,0	0,6	0	0	2,8
	Chloro + Phéo (ug)	166	81	369	396	85	136	27	564	39	28	6,5	33
	Energie (EPLG) (joules)	169	376	1 042	1 787	220	719	311	1 910	44	125	34	225
Temps (h) immersion	14	16,5	18,5	18,5	14	16,5	18,5	18,5	14	16,5	18,5	18,5	
Taux de Filtration l/h/gCs	2,03	2,63	1,75	5,52	2,53	5,07	0,6	7,52	0,57	0,85	0,12	0,59	

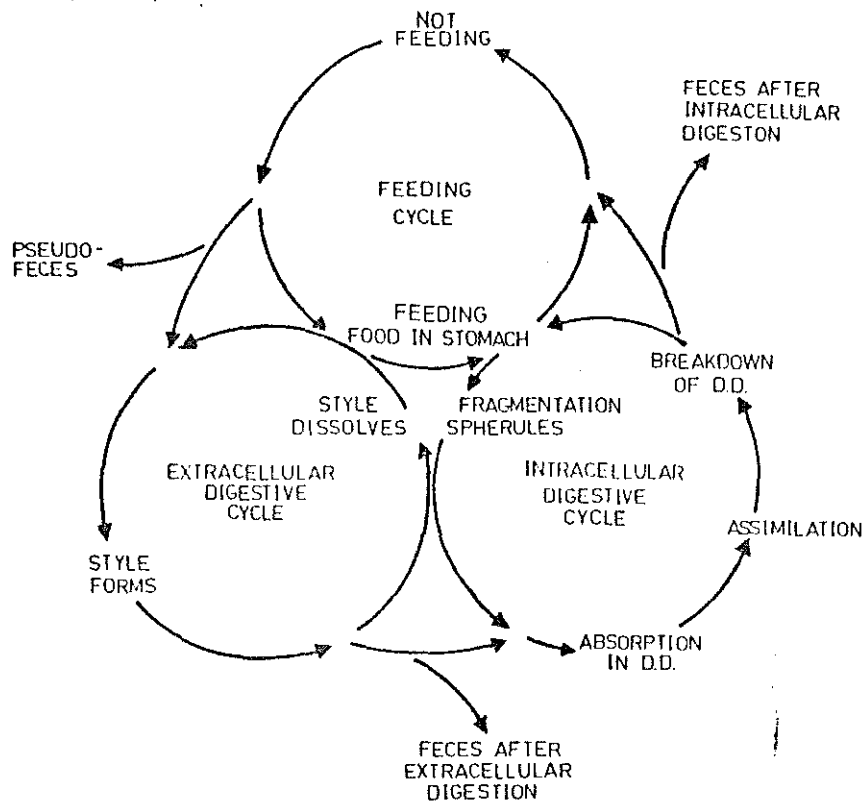


Figure 32 : The coordinated cycles of feeding and extra- and intracellular digestion of the bivalve. (from Morton, 1973)

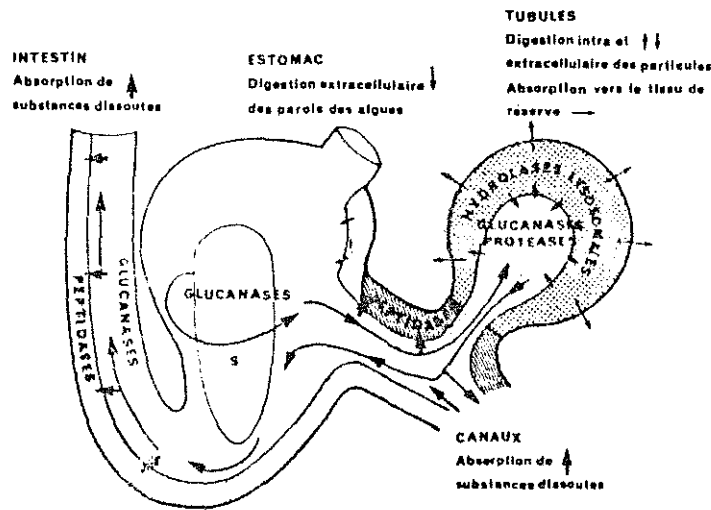


Figure 33 : Schematic representation of the digestion for Crassostrea gigas. (from Boucaud-Camou et al., 1986)

- ← passage of the food
- ↑ transmembranous absorption
- | absorption by pinocytose
- | secretion of digestive enzymes
- s : cristalin style

laisse penser que les phases de digestion tant extracellulaire dans l'estomac, qu'intracellulaire dans les tubules digestifs, étaient organisées en phases répétitives liées aux cycles tidaux. Par exemple, Morton (1970, 1971) décrit pour Cardium edule et Ostrea edulis un cycle lié aux marées: la nutrition se passerait pendant la période de haute mer, et le matériel ingéré ne passerait pas dans les diverticules digestifs avant la marée montante suivante où il subirait la digestion intracellulaire. C'est donc durant la période de basse mer que se produirait la digestion extracellulaire dans la cavité gastrique. La digestion intracellulaire serait suivie, durant la période de reflux des eaux et de marée basse, par la fragmentation des cellules digestives et la préparation des tubules pour un nouvel afflux de matériel pendant la marée montante suivante.

Mais de nombreux auteurs montrèrent que le rythme de digestion était perdu lorsque les animaux étaient placés dans des conditions d'immersion ou d'alimentation continues (Langton et Gabbott, 1974).

Ainsi il apparaît que le synchronisme des processus digestifs est régulé par la disponibilité de nourriture (Owen, 1974; Morton, 1977; Robinson et Langton, 1980; Morton, 1983; Hily, 1985) (fig.32), la taille maximum du stylet cristallin étant atteinte lorsque l'estomac est plein de nourriture, et la taille minimum lorsqu'il est vide (Langton et Gabbott, 1974). Ceci n'est pas en désaccord avec les résultats montrant que les rythmes de digestion étaient sous le contrôle de variables environnementales tels que les marées ou l'alternance jour nuit. En effet, les niveaux de nourriture sont fluctuants dans le milieu naturel, notamment en relation avec les marées pour les espèces intertidales.

## 5.2. Les enzymes.

### 5.2.1. Chez les larves.

Masson (1975) décrit que dès l'ovocyte, de nombreuses activités enzymatiques sont en place à l'exception de certaines enzymes lysozymiques qui ne se développeront qu'après la métamorphose, et à l'exception de l'amylase qui ne se mettra en place qu'au cours de la vie pélagique.

### 5.2.2. Chez les juvéniles et les adultes.

(pour une synthèse voir Owen, 1974;  
Morton, 1983)

Les études de Hily (1985) sur Ruditapes philippinarum et de Boucaud-Camou et al. (1985) sur Crassostrea gigas serviront de base pour regrouper les enzymes selon leur mode d'action dans les différentes étapes de la digestion.

Les glucanases (amilase, cellulase, laminarinase) digèrent les parois des algues et leurs substances de réserves (amidon, laminarine) (Boucaud-Camou

et al., 1985). Ces activités glucanasiques sont présentes dans tous les épithélium de l'appareil digestif et principalement dans les tubules digestifs. En début de digestion, il semble qu'il y ait une sécrétion d'amylase dans l'estomac, et l'on rencontre les glucanases à la surface du stylet cristallin. Ce dernier incorporerait ensuite les enzymes sécrétés par la paroi stomacale (Arnoult et Bouchez-Decloux, 1978).

Des lipases et des protéases, toujours faibles, sont présentes dans la lumière des tubules digestifs et de l'estomac. Ponctuellement des protéases se rencontrent dans l'intestin. La digestion des protéines semblerait plutôt réalisée par des enzymes à optimum de PH acide (Boucaud-Camou et al., 1985).

La digestion se poursuit de façon intracellulaire dans les cellules à bordure en brosse et dans les cellules digestives par l'action d'enzymes lysosomales, comme la D glucosidase pour les glucides (Hily, 1985), la phosphatase acide, l'acetyl-glucosaminidase et des peptidases (Boucaud-Camou et al., 1985). Il existe aussi au niveau des bordures en brosses des canaux digestifs et dans l'épithélium stomacal des enzymes membranaires (peptidases, phosphatases alcalines) qui doivent être en rapport avec l'absorption.

Ainsi, un schéma de la digestion de Crassostrea gigas (fig.33) est proposé par Boucaud-Camou et al.(1985): "les huîtres rempliraient complètement leur tube digestif dès le premier apport de nourriture. Un flux particulière pénétrerait simultanément dans l'estomac et dans les canaux de la glande digestives. Toutes les substances directement assimilables seraient alors absorbées grâce aux enzymes membranaires des cellules à bordure en brosse. L'attaque des parois algales se produirait dès l'entrée dans les canaux digestifs sous l'action des glucanases particulièrement actives à ce niveau, puis progressivement dans l'estomac grâce à l'action mécanique puis chimique du stylet cristallin, à l'aide des enzymes sécrétés par la paroi stomacale et la glande digestive. Les aliments ayant subis la digestion stomacale pourraient être à leur tour dirigés vers la glande digestive ou bien digérés et absorbés par la paroi stomacale". Dans l'intestin, l'absorption et la digestion intracellulaire se poursuivent.

### 5.3. L'absorption dissoute.

Alors que les travaux expérimentaux de Péquignat (1973) démontrent le rôle nutritionnel des acides aminés et des sucres dissous, l'apport énergétique, qu'ils représentent, n'est, jusqu'à ce jour, pas quantifié dans les bilans énergétiques des mollusques.

En effet, l'épiderme branchial des lamellibranches est le lieu d'une forte absorption de molécules organiques dissoutes tels que acides aminés, sucres et acides gras. De nombreux travaux mettent expérimentalement en évidence ces mécanismes (Jorgensen, 1982, 1983; Wright et Stephen, 1982;



Gomme, 1982; Nell et al., 1983). Ainsi cette absorption s'effectue principalement au niveau des branchies, des bords du manteau, de l'estomac et de l'intestin moyen (Goreau et al., 1973; Bamford et Gingles, 1974; Steward et Bamford, 1976). Mytilus edulis peut ainsi absorber la moitié des acides aminés contenus dans l'eau de mer qui passe dans la cavité branchiale à des concentrations de 1 umole par litre (Jorgensen, 1983). De même, Jorgensen (1982) montre que l'absorption d'acides aminés de l'eau naturelle peut suffire pour apporter plus de deux fois l'énergie nécessaire à l'activité de filtration des branchies. Parallèlement, Wright (1982) estime que l'absorption d'acides aminés apporte 6 à 60 %, selon les concentrations disponibles dans les eaux, des besoins d'oxydation du métabolisme exprimés par la respiration. Ce mécanisme permet ainsi de satisfaire aux besoins en 11 acides aminés essentiels pour Mytilus californianus avec principalement les L-méthionine et L-lysine-NCl (Harrison, 1976) ainsi que la taurine qui représente 70 % du pool des acides aminés libres intracellulaires des branchies (Zurburg et de Zwaan, 1981). Par contre, d'après Nell et al. (1983), alors que, pour les acides aminés on constate une absorption active, pour le glucose l'absorption ressemble à une diffusion passive ne contribuant pas d'une façon majeure aux besoins en carbohydrates des huîtres. D'autre part, Fankboner et de Brugh (1978) et Fankboner et al. (1978) signalent que les huîtres et les moules accumulent le carbone organique dissout dans l'eau de mer, et Phleger et Rossi (1982) montrent que les juvéniles de Hinnites multirugosus peuvent le concentrer 150 fois en 24 heures.

Parallèlement, un certain nombre de substances organiques dissoutes peuvent être absorbées par la même voie métabolique et ne jouent pas un rôle énergétique, mais un rôle de substances de croissance, tels le chlorure de choline et les vitamines (Nell et al., 1983). De même, Collier et al. (1953) avaient montré l'influence hautement bénéfique de carbohydrates, présents dans le milieu marin, sur le taux de pompage et l'activité intervalvaire des huîtres, et Thompson et Bayne (1972) sur les taux de filtration des moules. Ces constatations ont conduit à la mise au point des premiers régimes artificiels à base de sucres, de lipides et de vitamines (Castell et Trider, 1974; Trider et Castell, 1980; Nell et Wisely, 1983).

## CONCLUSION

La variété de l'alimentation en milieu naturel, et sa variabilité en milieu contrôlé, rendent difficiles la compréhension de la nutrition des bivalves.

En effet, si les bivalves sont classés en suspensivores et déposivores, cette classification n'est plus applicable dès que l'on a à faire avec des animaux vivant en milieu intertidal. La remise en suspension de l'interface eau-sédiment entraîne une participation aussi importante du phytoplancton dans les rations alimentaires d'animaux suspensivores, comme les huîtres ou les moules par

exemple.

De même, en écloserie, en nurserie ou en expérimentation, la variabilité d'une même espèce phytoplanctonique, en fonction des facteurs de milieu de culture, ou de l'âge des populations, rend difficile la compréhension des relations de cause à effet.

D'autre part, la polémique existante entre Owen (1956) et Morton (1973, 1983), quant aux rythmes de nutrition, provient vraisemblablement plus de l'étude des facteurs secondaires (tidaux, nyctiméraux) que primaire (nourriture). En effet, des animaux dont les rythmes de nutrition sont cycliques en milieu intertidal, retrouvent une nutrition continue lorsqu'ils sont alimentés de façon continue. D'ailleurs, ces deux auteurs s'accordent à penser que la digestion est fonction de la disponibilité de nourriture.

Il existe cependant des points où des efforts particuliers sont à faire, si l'on veut comprendre les mécanismes alimentaires des bivalves. Le premier est l'estimation quantitative et qualitative de la ration réellement ingérée. Jusqu'à présent, la plupart des études ont été réalisées dans des conditions n'entraînant pas l'apparition de pseudofèces. C'est à dire que la totalité du matériel filtré était ingéré. Ceci n'est pas le cas habituel dans les milieux naturels intertidaux, où les charges particulières sont souvent relativement élevées. De même, le niveau de digestion est vraisemblablement lié à la quantité et à la qualité de la nourriture ingérée. En effet, il se produit sans doute un couplage, entre le temps de transit des aliments dans le tractus digestif et le niveau des différentes activités enzymatiques, qui tend vers une optimisation de l'énergie acquise, en fonction des besoins énergétiques des animaux.

Ainsi, la nutrition des bivalves est le résultat de l'adaptation successive des fonctions de filtration, ingestion et digestion, au niveau et à la qualité de la nourriture disponible, pour permettre, à un animal d'une physiologie donnée, de tendre vers la satisfaction de ses besoins, au meilleur coût.

## BIBLIOGRAPHIE

- ALI S.M., PRUDER G.D., 1983. Effects of inorganic particles on the growth of eastern oyster Crassostrea virginica (Gmelin). J. Shellf. Res. 3(1): 80-81
- AMOUROUX J.M., 1982. Ethologie, filtration, nutrition, bilan énergétique de Venus verrucosa Linné (Bivalves). Thèse Doctorat d'Etat, Univ. P. et M. Curie, Paris: 132pp
- ANONYME, 1986. Bilans énergétiques chez les mollusques bivalves: Terminologie et méthodologie. Vie Marine: sous presse
- ARNOULT C., BOUCHEZ-DECLoux N.J., 1978. Histochemical methods for the localization of cellulase, chitinase and laminarinase. Application to the gastric shield of the bivalve mollusc Scrobicularia plana. Histchem., 56(1): 45-54
- BAMFORD D.R., GINGLES D., 1974. Absorption of sugars in the gill of the Japanese oyster, Crassostrea gigas. Comp. Biochem. Physiol., 49: 637-646
- BAYNE B.L., 1965. Growth and delay of metamorphosis of the larvae of Mytilus edulis (L.). Ophelia, 2: 1-47
- BAYNE B.L., 1971. Some morphological changes that occur at the metamorphosis of the larvae of Mytilus edulis. 4ème EMBS, Crisp J. ed., Cambridge Univ. Press, London: 259-280
- BAYNE B.L.(ed.), 1976. Marine mussels: their ecology and physiology. Cambridge Univ. Press: 506pp
- BAYNE B.L., NEWELL R.C., 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In "The Mollusca", Wiburg K.M., Saleuddin A.S.M. eds., Academic Press, London, 4(1): 407-515
- BERNARD F.R., 1974. Particle sorting and labial palp function in the pacific oyster Crassostrea gigas (Thunberg, 1795). Biol. Bul., 146(1): 1-10
- BERRY B.F., SCHLEYER M.M., 1983. The brown mussel Perna perna on the Natal coast, South Africa: utilization of available food and energy budget. Mar. Ecol. Prog. Ser., 13: 201-210
- BODOY A., PLANTE-CUNNY M.R., 1984. Relations entre l'évolution saisonnière des populations de palourdes (Ruditapes decussatus) et celles des microphytes benthiques et planctoniques (Golfe de Fos, France). Haliotis, 14: 71-78
- BOROMTHANARAT W., 1986. Ecophysiologie de Mytilus edulis L. dans le bassin de Marennes-Oléron: alimentation et bilan d'énergie. Thèse de spécialité, Univ. Nantes: 92pp
- BOUCAUD-CAMOU E., LEBESNERAIS C., LUBET P., LIHRMANN I., 1985. Dynamique et enzymologie de la digestion chez l'huitre Crassostrea gigas (Thunberg). Bases biologiques de l'aquaculture, Montpellier 1983. Actes de Colloques du CNEXO, 1: 75-96
- BRICELJ V.M., MALOUF R.E., 1984. Influence of algal and suspended sediment concentrations on the feeding physiology of the hard clam Mercenaria mercenaria. Mar. Biol., 84: 155-165
- CASTELL J.D., TRIDER D.J., 1974. Preliminary feeding trials

- using artificial diets to study the nutritional requirements of oysters (Crassostrea virginica). J. Fish. Res. Bd. Can., 31: 95-99
- CHEW K.K., DONALDSON J.D., 1985. Bivalve molluscs hatchery techniques, maturation and triggering of spawning. Internat. Seminar Shellf. Cult. Manag., La Rochelle, mars 1985. IFREMER, Actes de colloque: sous presse.
- CHRETIENNOT-DINET M.J., ROBERT R., HIS E., 1986. Utilisation des "algues fourrage" en aquaculture. Année Biologique, 25(2): 97-119
- COLLIER A., RAY S.M., MAGNITZKY A.W., BELL J.O., 1953. Effect of dissolved organic substances on oysters. Fish. Bull., 84-59: 167-183
- COPPELO M., 1982. Données écophysiologiques sur un organisme filtreur benthique des étangs littoraux méditerranéens: Crassostrea gigas. Rapport DEA, Univ. Paris VI: 35pp
- CRISP D.J., 1971. Energy flow measurements. In "Methods for the study of marine benthos", Holme N.A., McIntyre A.D. eds., Blackwell Sc. Publi., Oxford: 197-323
- DARDIGNAC M.J., 1986. La mytiliculture traditionnelle. In Aquaculture, vol.1, Technique et Document, Lavoisier ed.: 283-343
- DAVIS H.C., 1953. On food and feeding of the larvae of the american oyster, Crassostrea virginica. Biol. Bull., 104: 334-350
- DESLOUS-PAOLI J.M., 1985; Assessment of energetic requirements of reared molluscs and of their main competitors. Internat. Seminar Shellf. Cult. Develop. Manag., La Rochelle, mars 1985. IFREMER, Actes de Colloques: sous presse
- DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M., 1984. Transferts énergétiques entre l'huître Crassostrea gigas de lan et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole. Haliotis, 14: 79-90
- DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M., ZANETTE Y., 1982; Problèmes posés par l'analyse des relations trophiques huître-milieu. GABIM, Indices biochimiques des milieux marins. Actes et Colloques du CNEXO, 14: 335-340
- DESLOUS-PAOLI J.M., SORNIN J.M., HERAL M., 1986. Biodéposition et digestibilité des aliments in situ pour trois mollusques estuariens (Mytilus edulis, Crassostrea gigas, Crepidula fornicata). Symposium de la SFM, septembre 1986. Haliotis: sous presse
- DRAL A.D.G., 1967. The movements of the latero-frontal cilia and the mechanism of particle retention in the mussel (Mytilus edulis L.). Neth. J. Sea Res., 3(3): 391-422
- EWARD J.W., CARRIKER M.R., 1983. Characteristics of fecal ribbons from juvenils of Crassostrea virginica (Gmelin) fed Phaeodactylum tricorutum (Bohlin) with and without the addition of silt. Preliminary observations. J. Shellfish Res., 3(1): 90-91
- FANKBONER P.V., de BURGH M.E., 1978. Comparative rates of dissolved organic carbon accumulation by juvenils and pediveligers of the Japanese oyster

- Crassostrea gigas Thunberg. Aquaculture, 13: 205-212
- FEUILLET M., HERAL M., RAZET D., GUERGUIN F., ABRIOUX M.F., 1979. Les substances dissoutes dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron et dans les eaux interstitielles de ses parcs conchylicoles. Note au CIEM, C.M. 1979/K:17: 11pp
- GOMME J., 1982. Laminar water flow, amino acid absorption and amino acid recycling in the mussel gill. Ann. Zool., 22: 898-899
- GOREAU T.F., GOREAU N.I., YONGE C.M., 1973. On the utilization of photosynthetic products from zooxanthellae and a dissolved amino acid in Tridacna maxima f. elongata (Mollusca: Bivalvia). J. Zool., Lond., 169: 417-454
- GRIFFITHS C.L., KING J.A., 1979. Some relationships between size, food availability and energy balance in the ribbed mussel Aulacomya ater. Mar. Biol., 51: 141-149
- GRODZINSKI W., KLEKOWSKI R.Z., DUNCAN A. (ed.), 1975. Methods for ecological bioenergetics. Blackwell Sc. Publi., Oxford, IBP Handbook, 24: 1-367
- HARRISON C., 1976. The essential amino acids of Mytilus californianus. Veliger, 18: 189-193
- HELM M.H., HOLLAND D.L., STEPHENSON R.R., 1973. The effect of supplementary algal feeding of a hatchery breeding stock of Ostrea edulis L., on larval vigour. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 53: 673-684
- HENRY M., 1984a. Ultrastructure des tubules digestifs d'un mollusque bivalve marin, la palourde Ruditapes decussatus L., en métabolisme de routine. I- La cellule digestive. Vie Marine, 6: 7-15
- HENRY M., 1984b. Ultrastructure des tubules digestifs d'un mollusque bivalve marin, la palourde Ruditapes decussatus L., en métabolisme de routine. II- La cellule sécrétrice. Vie Marine, 6: 17-24
- HERAL M., 1977. Etudes préliminaires des potentialités nutritives dans le bassin de Marennes-Oléron. Océanoexpo, Bordeaux: 14pp
- HERAL M., 1985. Evaluation of the carrying capacity of the molluscan shellfish ecosystems. Internat. Seminar Shellf. Cult. Develop. Manag., La Rochelle, mars 1985. IFREMER, Actes de colloque: sous presse
- HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M., PROU J., 1986b. Analyse historique de la production conchylicole du bassin de Marennes-Oléron (France). 4ème Colloque Sc. Interdis. Franco-Japonais Oceanogr., septembre 1985, Marseille: sous presse.
- HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M., SORNIN J.M., 1983. Transferts énergétiques entre l'huitre Crassostrea gigas et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole: première approche. Océanis, 9(3): 169-194
- HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M., RAZET D., PROU J., 1984. Essai de mise en évidence in situ de paramètres biotiques et abiotiques de l'eau et de l'interface eau-sédiment intervenant dans la production de l'huitre Crassostrea gigas. Océanis, 10(4): 465-475
- HERAL M., PROU J., DESLOUS-PAOLI J.M., 1985a. Influence des

- facteurs climatiques sur la production conchylicole du bassin de Marennes-Oléron. Haliotis: sous presse.
- HERAL M., RAZET D., MAESTRINI S., GARNIER J.; 1980. Composition de la matière organique particulaire dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron. Apport énergétique pour la nutrition de l'huître. Note au CIEM, C.M.1980/L:44: 14pp
- 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. J. exp. mar. Biol. Ecol., 45: 229-244
- HILY A., 1985. Etude histoenzymologique de la digestion chez Ruditapes philippinarum. Bases biologiques de l'aquaculture, Montpellier 1983. IFREMER, Actes de colloque, 1: 97-108
- HOLME N.A., Mc INTYRE A.D., 1984. methods for the study of marine benthos. Blackwell Sc. publi., Oxford, IBP Handbook, 16: 1-387
- JORGENSEN C.B., 1975. On gill function in the mussel Mytilus edulis. Ophelia, 13: 187-232
- JORGENSEN C.B., 1982. A kinetic and autoradiographic study of the direct assimilation of amino acids from natural sea water in the mussel Mytilus edulis. Ophelia, 21: 215-221
- JORGENSEN C.B., 1982. Uptake of dissolved amino acids from natural sea water in the mussel Mytilus edulis. Ophelia, 21: 215-221
- JORGENSEN C.B., 1983. Patterns of uptake of dissolved amino acids in mussels (Mytilus edulis). Mar. Biol., 73: 177-182
- KAUTSKY N., 1982. Growth and size structure in a Baltic Mytilus edulis population. Mar. Biol., 68: 117-133
- KIORBOE T., MOHLENBERG F., NOHR O., 1981. Effect of suspended bottom material on growth and energetics in Mytilus edulis. Mar. Biol., 61: 283-288
- LAING I., MILLICAN P.F., 1986. Relative growth and growth efficiency of Ostrea edulis L. spat fed various algal diets. Aquaculture, 54: 245-262
- LANGTON R.W., 1975. Synchrony in the digestive diverticula of Mytilus edulis L..J. Mar. Biol. Ass. U.K., 55: 221-229
- LANGTON C.J., BOLTON E.T., 1984. A microparticulate diet for a suspension-feeding bivalve mollusc, Crassostrea virginica (Gmelin). J. exp. mar. Biol. Ecol., 82: 239-258
- LANGTON R.W., GABBOTT P.A., 1974. The tidal rhythm of extracellular digestion and the response to feeding in Ostrea edulis L.. Mar. Biol. (Berlin), 24: 181-187
- LEBESNERAIS C., 1985. Etude expérimentale de la digestion chez l'huître Japonaise Crassostrea gigas (Thunberg). Thèse de 3ème cycle, Univ. de Caen: 102pp + annexes
- LELONG P., RIVA A., 1976. Relations entre croissance de bivalves et phytoplancton en lagune et bassin fermé. Haliotis, 7: 104-109
- LE PENNEC M., RANGEL-DAVALOS C., 1985. Observations en

- microscopie à épifluorescence de l'ingestion et de la digestion d'algues unicellulaires chez des jeunes larves de Pecten maximus (Pectinidae, Bivalvia). *Aquaculture*, 47: 39-51
- LOOSANOFF V.L., NOMEJKO C.A., 1946. Feeding of oysters in relation to tidal changes and periods of light and darkness. *Biol. Bull. (Woods Hole)*, 90: 244-264
- LOPEZ G.R., CHENG I.J., 1983. Synoptic measurements of ingestion rate, ingestion selectivity and absorption efficiency of natural foods in the deposit-feeding molluscs Nucula annulata (Bivalvia) and Hydrobia totteni (Gastropoda). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11: 55-62
- LUBET P.E., 1978. Nutrition des lamellibranches (huître-moules). *Océanis*, 4(1): 23-54
- LUCAS A., 1981. Le rôle du naissain d'écloserie dans la culture des bivalves en 1980. *La pêche Maritime*, mai 1981: 294-297
- LUCAS A., 1982a. Remarques sur les rendements de production chez les bivalves marins. *Haliotis*, 12: 47-60
- LUCAS A., 1982b. La nutrition des larves de bivalves. *Océanis*, 8(5): 363-388
- LUCAS A., RANGEL-DAVALOS C., 1981. Vitesses d'ingestion et de digestion du phytoplancton observées au microscope à épifluorescence chez les larves de Mytilus edulis (L.) (Bivalvia, Mollusca). *Haliotis*, 11: 171-180
- MARTIN J.L., 1976. Importance des bactéries chez les mollusques bivalves. *Haliotis*, 7: 97-103
- MASSON M., 1975. Etude expérimentale de la croissance et de la nutrition de la larve de Mytilus galloprovincialis (Lmk), mollusque pélécy-pode. Thèse 3ème cycle, Univ. de Caen: 125pp
- MATHERS N.F., 1976. The effects of tidal currents on the rhythm of feeding and digestion in Pecten maximus L.. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 24: 271-283
- MENGUS B., 1978. Role des bactéries dans l'alimentation des larves de mollusques bivalves marins en élevage expérimentaux. Thèse 3ème cycle, Univ Aix-Marseille II, *Bull. Observatoire mer*, 3: 156p
- Mc QUISTON R.W., 1969. Cyclic activity in the digestive diverticula of Lasea rubra (Montagu) (Bivalvia: Eulamellibranchia). *Proc. Malac. Soc. London*, 38: 483-492
- MOHLENBERG F., RIISGARD H.U., 1978. Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia*, 17(2): 239-246
- MORTON J.E., 1956. The tidal rhythm and action of the digestive system of the lamellibranch, Lasea rubra. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 35:563-586
- MORTON B.S., 1970. The tidal rhythm and rhythm of feeding and digestion in Cardium edule. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 50: 499-512
- MORTON B.S., 1971. The diurnal rhythm and tidal rhythm of feeding and digestion in Ostrea edulis. *Biol. J. Linn. Soc.*, 3: 329-342
- MORTON B.S., 1973. A new theory of feeding and digestion in the filter feeding lamellibranchia. *Malacologia*, 14: 63-79
- MORTON B.S., 1977. The tidal rhythm of feeding and

- digestion in the Pacific oyster Crassostrea gigas (Thunberg, 1793). J. exp. mar. Biol. Ecol., 26: 135-151
- MORTON B.S., 1983. Feeding and digestion in bivalvia. In "The Mollusca", Wilburg K.M., Saleuddin A.S.M. eds., Academic Press London, 5(2): 65-147
- NAVARRO J.M., WINTER J.E., 1982. Ingestion rate, assimilation efficiency and energy balance in Mytilus chilensis in relation to body size and different algal concentrations. Mar. Biol., 67: 255-266
- NELL J.A., SKEEL M.E., DUNKLEY P., 1983. Uptake of some dissolved organic nutrients by the Sydney rock oyster Saccostrea commercialis. Mar. Biol., 74: 313-318
- NELL J.A., WISELEY B., 1983. Experimental feeding of Sydney rock oysters (Saccostrea commercialis). II-Protein supplementation of artificial diets for adult oysters. Aquaculture, 32: 1-9
- NEWELL R.J.E., JORDAN S.J., 1983. Preferential ingestion of organic material by the American oyster Crassostrea virginica. Mar. Ecol. Prog. Ser., 13(1): 47-53
- NORTH B.B., 1975. Primary amines in California coastal waters: utilization by phytoplankton. Limnol. Oceanogr., 20: 20-27
- OWEN G., 1955. Observations on the stomach and digestive diverticula of the lamellibranchia. Quarterly J. Microsc. Sci., 96(4): 517-537
- OWEN G., 1966. Feeding. In "Physiology of Mollusca", Wilbur K.M., Yonge C.M. ed., Academic Press, New-York, 2: 1-51
- OWEN G., 1974. Feeding and digestion in the bivalvia. In "Advances in comparative physiology and biochemistry", Lowenstein O. ed., Academic press, 5: 1-35
- PALMER R.E., 1980a. Intracellular digestion and its relation to feeding history in the oyster Crassostrea virginica. Biol. Bull. Woods Hole, 45: 273-295
- PALMER R.E., 1980b. Behavioural and rhythmic aspects of filtration in the bay scallop Argopecten irradians concentricus (Bay) and the oyster Crassostrea virginica (Gmelin). J. exp. mar. Biol. Ecol., 45: 273-293
- PANDIAN T.J., 1975. Mechanisms of heterotrophy. In "Marine Ecology", Kinne o. ed., 2(1): 61-241
- PEQUIGNAT E., 1973. A kinetic and autoradiographic study of the direct assimilation of amino acids and glucose by organs of the mussels Mytilus edulis. Mar. Biol., 19: 227-244
- PHLEGER C.F., ROSSI S.S., 1982. Dissolved organic matter accumulation by juvenils of the purple-hinge rock scallop, Hinnites multirugosus Gale. Comp. Biochem. Physiol., A71: 453-456
- PRIEUR D., 1981. Nouvelles données sur les relations entre bactéries et bivalves marins. Haliotis, 11: 251-260
- PURCHON R.D., 1977. The biology of the mollusca. Kerkut G.A. ed., Pergamon Press, 57(2ème ed.): 560pp



- RICKER W.E. (ed.), 1968. Methods for the assessment of fish production in freshwater. Blackwell Sc. Publi., Oxford, IBP Handbook 3.
- RIISGARD H.U., RANDLOV A., KRISTENSEN P.S., 1980. Rates of water processing, oxygen consumption and efficiency of particle retention in veligers and young post-metamorphic Mytilus edulis. *Ophelia*, 19: 37-47
- ROBINSON W.E., LANGTON R.W., 1980. Digestion in a subtidal population of Mercenaria mercenaria (Bivalvia). *Mar. Biol.* (Berlin), 58: 173-179
- SALANKY J.C., 1966. Daily activity rhythm of two Mediterranean lamellibranchia. *Ann. Inst. Biol. Tihany*, 33: 135-142
- SORNIN J.M., FEUILLET M., HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M., 1983. Effet des biodépôts de l'huître Crassostrea gigas (Thunberg) sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron. Proc. 2nd. Franco-British Symposium, septembre 1982, London. *J. Moll. Stud.*, Suppt. 12A: 185-197
- SPRUNG M., 1984a. Physiological energetics of mussel larvae (Mytilus edulis). II Food uptake. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 17: 295-305
- SPRUNG M., 1984b. Physiological energetics of mussel larvae (Mytilus edulis). IV- Efficiencies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 18: 179-186
- STEWART M.G., BAMFORD D.R., 1976. The effect of environmental factors on the absorption of amino acids by isolated gill tissue of the bivalve, Mya arenaria (L.). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 24: 205-212
- THOMPSON R.J., BAYNE B.L., 1972. Active metabolism associated with feeding in the mussel Mytilus edulis L.. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 9: 111-124
- TRIDER D.J., CASTELL J.D., 1980. Effect of dietary lipids on growth, tissue composition and metabolism of the oyster (Crassostrea virginica). *J. Nutr.*, 110: 1303-1309
- UKELES R., SWEENEY B., 1969. Influence of dinoflagellate trichocysts and other face feeding of Crassostrea virginica larvae on Monochrysis lutheri. *Limnol. Oceanogr.*, 14(3): 403-410
- URBAN R.E., LANGTON C.J., 1984. Reduction in costs of diets for the American oyster, Crassostrea virginica (Gmelin), by use of non algal supplements. *Aquaculture*, 38: 277-291
- VAHL O., 1980. Seasonal variations in seston and in the growth rate of the Iceland scallop, Chlamys islandica (O.F. Muller) from Bulsfjord 70°N. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 48: 195-204
- 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., FIETH P., WORRAL C.M., 1979. Relationship between seston, available food and feeding activity in the common mussel Mytilus edulis. *Mar. Biol.*, 50: 195-207
- WILDISH D.J., KRISTMANSON D.D., PEER D., 1981. Effect of

- tidal currents on suspension-feeding benthos in the bay of Fundy. ICES, C.M.1981/L:33: 7pp
- WILSON J.H., 1979. Observations on the grazing of Ostrea edulis L. larvae when fed on algal culture of different ages. J. exp. mar. Biol. Ecol., 38(2): 187-199
- WILSON J.H., LA TOUCHE R.W., 1978. Intracellular digestion in two sublittoral populations of Ostrea edulis (Lamellibranchia). Mar. Biol. (Berlin), 47: 71-77
- WINBERG G.G., 1956. Rate of metabolism and food requirements of fishes. Fish. Res. Board Can., Trans. Ser.: 194-1960
- WINTER J.E., 1978. The filtration rate of Mytilus edulis and its dependence on algal concentration measured by a continuous automatic recording apparatus. Mar. Biol., 22: 317-328
- WRIGHT S.H., 1982. A nutritional role for amino acid transport in filter feeding invertebrates. Amer. Zool., 22: 621-634
- WRIGHT S.H., STEPHENS G.C., 1982. Transepidermal transport of amino acids in the nutrition of marine invertebrates. In "Ecosystem Processes in the Deep Oceans", Morin J., Ernst W.G. eds.
- ZURBURG W., de ZWAAN A., 1981. The role of amino acids in anaerobiosis and osmoregulation in bivalves. J. Exp. Zool., 215: 315-325