

THESE

présentée à

UNIVERSITÉ DE NANTES

Faculté des Sciences

pour obtenir

Le grade de Docteur de Spécialité en Biologie Marine

par

Wilaiwan BOROMTHANARAT

Sujet

**ECOPHYSIOLOGIE DE *MYTILUS EDULIS* L.
DANS LE BASSIN DE MARENNES-OLÉRON :
Alimentation et bilan d'énergie**

Soutenue le 18 juillet 1986

Commission d'examen

M. T. GINSBURGER-VOGEL	Président
M. J.M. ROBERT	Examineur
M. H. MASSE	Examineur
Mme M.J. DARDIGNAC-CORBEIL	Invitée
M. J.M. DESLOUS-PAOLI	Invité

REMERCIEMENTS

C'est avec plaisir que je remercie Monsieur M. HERAL directeur du Centre IFREMER de La Tremblade pour son accueil, ses avis et son aide durant le déroulement de cette étude.

Je remercie particulièrement Monsieur le Professeur T. GINSBURGER-VOGEL qui a bien voulu présider cette soutenance, Monsieur J.M. ROBERT qui en dirigeant cette thèse en a permis la réalisation, Monsieur H. MASSE qui a bien voulu examiner ce travail, Madame M.J. DARDIGNAC-CORBEIL qui a accepté de juger ce mémoire et Monsieur J.M. DESLOUS-PAOLI pour ses conseils et son aide durant ces trois années au laboratoire.

Je tiens aussi à remercier Monsieur S. BOROMTHANARAT qui m'a aidée dans la rédaction de ce mémoire, Mademoiselle M.L. VICENDEAU sans laquelle il n'aurait pas été possible d'étudier la phytoplancton, et toute l'équipe du Laboratoire National Ecosystème Conchylicole de La Tremblade pour son aide de tous les jours, ses avis et ses encouragements et plus particulièrement P. GOULLETQUER, J. GARNIER, S. TAILLADE, J. PROU, D. RAZET, C. BACHER et A. BODOY.

Je remercie également le Ministère de l'Education Nationale (France) et l'Université de Prince de Songkla (Thaïlande) pour la bourse de recherche qui m'a permis de réaliser ce travail.

SOMMAIRE

Remerciements	
Summary	
Résumé	
Introduction.....	1
Chapitre I : Description des mécanismes de nutrition particulaire.....	3
1.1. Introduction.....	3
1.2. Branchies.....	3
1.3. Mécanisme.....	4
Chapitre II : Matériel et méthode.....	12
2.1. Conditions d'expérimentation.....	12
2.2. Analyse sur l'eau de mer.....	15
2.2.1. Température.....	15
2.2.2. Salinité.....	15
2.2.3. Analyses de la matière particulaire en suspension.....	17
2.2.3.1. Distribution de taille des particules.....	17
2.2.3.2. Seston total.....	17
2.2.3.3. Pigments chlorophylliens.....	17
2.2.3.4. Sucres particuliers.....	18
2.2.3.5. Protéines particulières.....	18
2.2.3.6. Lipides particuliers.....	18
2.3. Prise de nourriture.....	18
2.3.1. Rétention.....	18
2.3.2. Taux de filtration.....	19
2.3.3. Consommation de phytoplancton.....	20
2.4. Efficacité de digestion de la nourriture filtrée.....	20
2.5. Mesures des taux de respiration et d'excrétion.....	21
2.6. Poids sec.....	22
2.7. Bilan d'énergie.....	22
2.7.1. Equation.....	22
2.7.2. Rendement net de production.....	23

2.7.3. Relation entre K_2 et la ration absorbée.....	23
Chapitre III : Résultat des conditions expérimentales.....	24
3.1. Introduction.....	24
3.2. Résultat et discussion.....	24
3.2.1. Température d'eau.....	24
3.2.2. Salinité.....	26
3.2.3. Oxygène.....	26
3.2.4. Seston.....	26
3.2.4.1. Seston total.....	26
3.2.4.2. Seston minéral.....	28
3.2.4.3. Analyse quantitative de la distribution de taille du seston total.....	28
3.2.5. Chlorophylle a et phéopigment.....	34
3.2.6. Composition spécifique du phytoplancton.....	34
3.2.7. Composition biochimique de la matière organique particulaire.....	37
Chapitre IV : Mesures physiologiques : consommation, digestion et métabolisme.....	42
4.1. La consommation.....	42
4.1.1. Introduction.....	42
4.1.2. Résultats et discussion.....	43
4.1.2.1. Expériences sous condition d'eau estuarienne... 43	
4.1.2.1.1. Quantités de particules retenues... 43	
4.1.2.1.2. Taux de filtration..... 51	
4.1.2.1.3. Consommation de phytoplancton..... 54	
4.1.2.2. Expériences en condition d'eau décantée..... 55	
4.1.2.2.1. Quantités de particules retenues... 55	
4.1.2.2.2. Taux de filtration..... 57	
4.2. Evolution saisonnière de l'efficacité de digestion de la ration consommée.....	62
4.2.1. Introduction.....	62
4.2.2. Résultats et discussion.....	62
4.3. Respiration.....	65
4.3.1. Introduction.....	65
4.3.2. Résultats et discussion.....	66

4.4. Excrétion.....	69
4.4.1. Introduction.....	69
4.4.2. Résultats et discussion.....	70
 Chapitre V : Bilan d'énergie.....	 73
 5.1. Introduction.....	 73
5.2. Résultats et discussion.....	74
5.2.1. Production.....	74
5.2.2. Rendement net de production.....	77
5.2.3. Rations de maintenance.....	83
5.2.4. Budget d'énergie.....	84
 Conclusion.....	 90
Bibliographie.....	93

Ecophysiology of *Mytilus edulis* L. in the bay of
Marennes-Oleron : feeding and energy budget.

Summary : Annual variation in the physiology of 40 mm *Mytilus edulis* L. is studied under two conditions close to the field, an estuarine one which is rich in mineral seston, another one stocked in a pond for one week and poor in suspension as it is found during neap tide or in the oysters ponds.

The seasonal changes in food consumption are calculated from the number of particles, quantity of chlorophyll and phaeopigment, quantity of total seston and mineral biodeposition. The filtration and its changes are the same in both water conditions. They exhibited a maximum during late winter and spring (between 17.95 and 9.34 $l.h^{-1}.gDW^{-1}$) and a minimum during the rest of the year (between 5.89 and 1.65 $l.h^{-1}.gDW^{-1}$). The quantity of particles retained and the quantity of suspended particles in the water are closely related to the size, indicating that *Mytilus edulis* is a non selective filter feeder.

The retention efficiency is higher for particles more than 4 to 6 μm diameter, and is more than 50 % for particles of 1.0 μm diameter. As the diatom, *Nitzschia closterium*, is present all the year round in this bay, then it may be the main phytoplankton supply for the mussel.

The reproductive condition seems to be an importance factor influencing the feeding activity. The high metabolic rates and energy intake (maintenance ratio : 18.76 $joules.h^{-1}.gDW^{-1}$) are related with spawning period, and during the rest of the year, the maintenance ratio is about 3.73 $joules.h^{-1}.gDW^{-1}$. The energy budget is the same for both water conditions, with about 8 $joules.h^{-1}$ for respiration, 35 $joules.h^{-1}$ for biodeposition, 0.6 $joules.h^{-1}$ for excretion and 25 $joules.h^{-1}$ for the scope for growth. The consumption is 75 $joules.h^{-1}$ in estuarine condition and 51 $joules.h^{-1}$ in stocked condition. *Mytilus edulis* is able to optimize the energy intake according to the quantity and quality of the consumed food.

Ecophysiologie de *Mytilus edulis* L. dans le bassin de
Marennes-Oléron : alimentation et bilan d'énergie.

Résumé : Les fluctuations annuelles de la physiologie de moules adultes de 40 mm de longueur ont été étudiées en présence de deux conditions d'eau proches du milieu naturel, l'une à caractère estuarien riche en seston minéral, l'autre décantée pendant une semaine, plus pauvre en particules en suspension comme cela peut se produire pendant les périodes de mortes-eaux, et dans les claires à huîtres.

Les variations saisonnières de la consommation de nourriture sont similaires, qu'elles aient été calculées à partir du nombre total de particules, de la quantité de chlorophylles et phéopigments, de la quantité de seston total, et de la biodéposition minérale, et ce, pour les deux qualités d'eaux. Les périodes de filtration maximum s'observent à la fin de l'hiver et au printemps (entre 17,95 et 9,34 l.h⁻¹.gcs⁻¹) et le reste de l'année la filtration demeure faible (entre 5,89 et 1,65 l.h⁻¹.gcs⁻¹). La relative constance de l'efficacité de rétention, que ce soit en fonction de la quantité ou de la taille des particules, indique que *Mytilus edulis* est un filtreur non sélectif.

L'efficacité de rétention est la plus forte pour des particules supérieures à 4 et 6 µm de diamètre et reste supérieure à 50 % jusqu'à 1,0 µm. *Nitzschia closterium* présente dans l'eau tout au long de l'année, semble constituer une des principales sources de nourriture phytoplanctonique pour les moules à Marennes-Oléron.

L'état du cycle de reproduction semble être un facteur important du cycle alimentaire. En période de ponte et de reconstitution des gonades, le métabolisme et l'acquisition d'énergie semblent exacerbés (ration de maintenance de 18,76 joules.h⁻¹.gcs⁻¹), alors que le reste de l'année, cette ration est de l'ordre de 3,73 joules.h⁻¹.gcs⁻¹. Le bilan d'énergie est similaire dans les deux conditions expérimentales avec environ 8 joules.h⁻¹ respirées, 35 joules.h⁻¹ biodéposées, 0,6 joules.h⁻¹ excrétées et 25 joules.h⁻¹ servant aux différentes productions. Seule la consommation varie avec 75 joules.h⁻¹ dans les conditions d'eau estuarienne et 51 joules.h⁻¹ pour l'eau décantée. *Mytilus edulis* est donc capable d'optimiser l'acquisition d'énergie en fonction de la quantité et de la qualité (minérale ou non) de la ration consommée.

Ecophysiologie de *Mytilus edulis* en milieu estuarien :
(bassin de Marennes-Oléron) : alimentation
et bilan énergétique.

Introduction :

L'écophysiologie peut être définie comme l'étude des adaptations physiologiques d'un organisme dans son milieu. Elles lui permettent de croître et de se reproduire. La fourniture de nourriture est essentielle pour des organismes vivants dans leur lutte pour survivre. L'objectif principal de l'étude décrite dans cette thèse est donc d'élucider quelques uns des mécanismes physiologiques qui permettent à la moule *Mytilus edulis* de survivre dans les conditions naturelles du bassin de Marennes-Oléron et de déterminer son taux de croissance physiologique.

Différentes espèces de lamellibranches filtreurs sont cultivés dans le bassin de Marennes-Oléron, telles l'huître *Crassostrea gigas* et la moule *Mytilus edulis* mais aussi de fortes populations naturelles de mollusques telles la coque *Cardium edule* et la crépidule *Crepidula fornicata*. Du point de vue de l'aménagement des écosystèmes dominés par des mollusques cultivés, il est nécessaire de connaître jusqu'où il est possible d'augmenter les biomasses des mollusques qui occupent la même niche écologique en déterminant le rôle qu'ils jouent dans leur écosystème. Les moules cultivées dans la zone intertidale avec la méthode des bouchots représentent la deuxième activité économique pour cette baie après l'ostréiculture. Leurs conditions physiologiques sont nécessairement complexes, mais il est nécessaire de les élucider afin de comprendre complètement l'écologie de ces espèces. Les variations saisonnières de la reproduction, de la croissance, de la production de chair et de coquille et l'évolution de la composition biochimique des populations de moules du bassin de Marennes-Oléron ont été déterminées dans la thèse de Boromthanasari S. (1986). Simultanément, cette étude a été réalisée en déterminant les composants de la balance énergétique d'individus en les mesurant tous les mois pendant une période de 1 an de février 1984 à février 1985. Ces mesures sont faites au laboratoire dans des enceintes fermées, isolées des conditions naturelles de telle sorte

que les animaux expérimentaux puissent être maintenus dans les conditions proches des valeurs naturelles de salinité, température et concentration de nourriture etc.... Les résultats obtenus sont donc ceux d'animaux qui en plus de leurs variations physiologiques ont intégré la réponse des variations saisonnières de tous les facteurs environnementaux qui inter-réagissent dans l'écosystème.

La bioénergétique écologique, définie par Klekowski et Dunan (1975) comme étant l'étude des transformations d'énergie dans les organismes vivants, est basée sur l'équation de balance énergétique de Winberg (1956). Les paramètres de cette équation représentent les diverses fonctions physiologiques des animaux, mesurées en unité énergétique. Lorsque la grandeur de chaque fonction est connue, l'excès d'énergie, s'il existe, va être utilisé pour la croissance et peut être estimé. Cette approche, utilisant la bioénergétique écologique en unifiant une variété de mesure physiologique a déjà été réalisée d'une part dans des études de laboratoire, pour décrire les réponses de *Mytilus edulis* aux variations de température (Widdows et Bayne, 1971) ou de ration alimentaire (Thompson et Bayne, 1974) et d'autre part *in situ* pour l'étude des estimations des production et du coût énergétique de maintenance (Bayne et Widdows, 1978). Dans cette étude, la condition physiologique de la moule est estimée au niveau individuel et les paramètres sont intégrés pour voir l'équilibre entre les apports énergétiques de la nourriture et la perte d'énergie provoquée par la respiration et l'excrétion.

CHAPITRE I : DESCRIPTION DES MECANISMES DE NUTRITION PARTICULAIRE

1.1. Introduction

Dans la perspective d'un aménagement rationnel de l'aquaculture de bivalves, il est nécessaire de connaître la quantité mais aussi la qualité de la nourriture utilisée. Cependant, avant de présenter ces paramètres, il est nécessaire de comprendre les mécanismes principaux de la nutrition.

Les mollusques lamellibranches sont des filtreurs, l'animal filtrant des algues phytoplanctoniques ou phytobenthiques, des particules organiques détritiques mais aussi des particules minérales en suspension dans l'eau. Il est généralement admis que les filaments branchiaux agissent comme un filtre dans le mécanisme de nutrition de la moule *Mytilus edulis*. Il y a un degré de sélection des particules retenues soit dû à une activité des filaments branchiaux, soit dû au résultat de l'action des palpes labiaux. Les mécanismes par lesquels les branchies des moules filtrent le matériel particulaire en suspension dans l'eau pompée à travers la cavité palléale et qui éventuellement entre dans l'oesophage et l'estomac a été décrit dans des articles de synthèse par Jorgensen (1975a, 1981 a,b,c) et Silvester et Sleigh (1984). Ce chapitre veut décrire et éventuellement expliquer les mécanismes élémentaires de l'alimentation de *Mytilus edulis* en utilisant principalement des données déjà publiées par d'autres auteurs.

1.2. Branchies

Les branchies de la moule et celles d'autres bivalves remplissent plusieurs fonctions importantes. Elles jouent un rôle primordial dans la respiration pour laquelle le manteau contribue pour une part mineure. Elles maintiennent un courant régulier, filtrent l'eau et collectent la nourriture particulaire (Bayne et al., 1976b).

L'anatomie de la branchie consiste en quatre paires de demi-branchies (branchies avec filaments branchiaux sur un côté seulement) qui séparent dans toute la longueur la cavité palléale en une chambre inhalante et une exhalante ou supra-branchiale (fig. 1 et 3). Chaque demi-branchie comprend deux lamelles, l'une attachée à l'axe de la branchie (voie descendante), l'autre restant libre (voie ascendante). Les deux lamelles qui forment chaque demi-branchies sont tenues ensemble par la jonction de tissus de liaison, qui relie les voies ascendantes et descendantes. Ceci a pour conséquence de former une branchie en forme de W de chaque côté (fig. 1). Le détail de chaque filament branchial montre dans la figure 2 qu'il porte une série de cils frontaux, de cils latéraux et près de la cavité, des cils latéro-frontaux. Les espaces entre les paires de filaments adjacents appelés ostias ont approximativement la même largeur ($40 \mu\text{m}$) que les filaments eux-mêmes au niveau des cils latéraux (Jørgensen, 1981a). Les cils latéraux sont responsables du mouvement de l'eau à travers les ostias et peuvent être ainsi assimilés à une pompe. Cependant les cils latéro-frontaux sont concernés par le déplacement de particules de l'eau du courant entrant et par la rétention de particules et peuvent être assimilés à un filtre. Les cils frontaux battent dans la direction des courants d'eau sur le devant de chaque filament qui porte des particules liées par des fils de mucus (Bernard, 1972) transitant sur les bords des lamelles pour aboutir via les palpes labiaux à la bouche ou pour être rejetées via la cavité supra-branchiale dans le courant exhalant (fig. 1 et 2).

1.3. Mécanisme

Les traits principaux du système de courant d'eau sont mis en évidence dans la figure 3. L'eau entre dans la cavité palléale entre les bords du manteau qui est continu sur toute la longueur de la surface ventrale (ouverture inhalante). Généralement, l'eau est extraite de la cavité palléale à travers les ostias de la branchie et passe dans la cavité supra-branchiale, d'où elle ressort par le siphon exhalant, qui est plus étroit que l'inhalant et qui est situé sur le bord postérieur du manteau sur la face dorsale opposée à la partie inhalante (fig. 3). La principale fonction des cils latéraux est d'agiter l'eau, formant un mécanisme de pompage avec des battements ciliaires synchronisés sur toute la surface de la branchie.

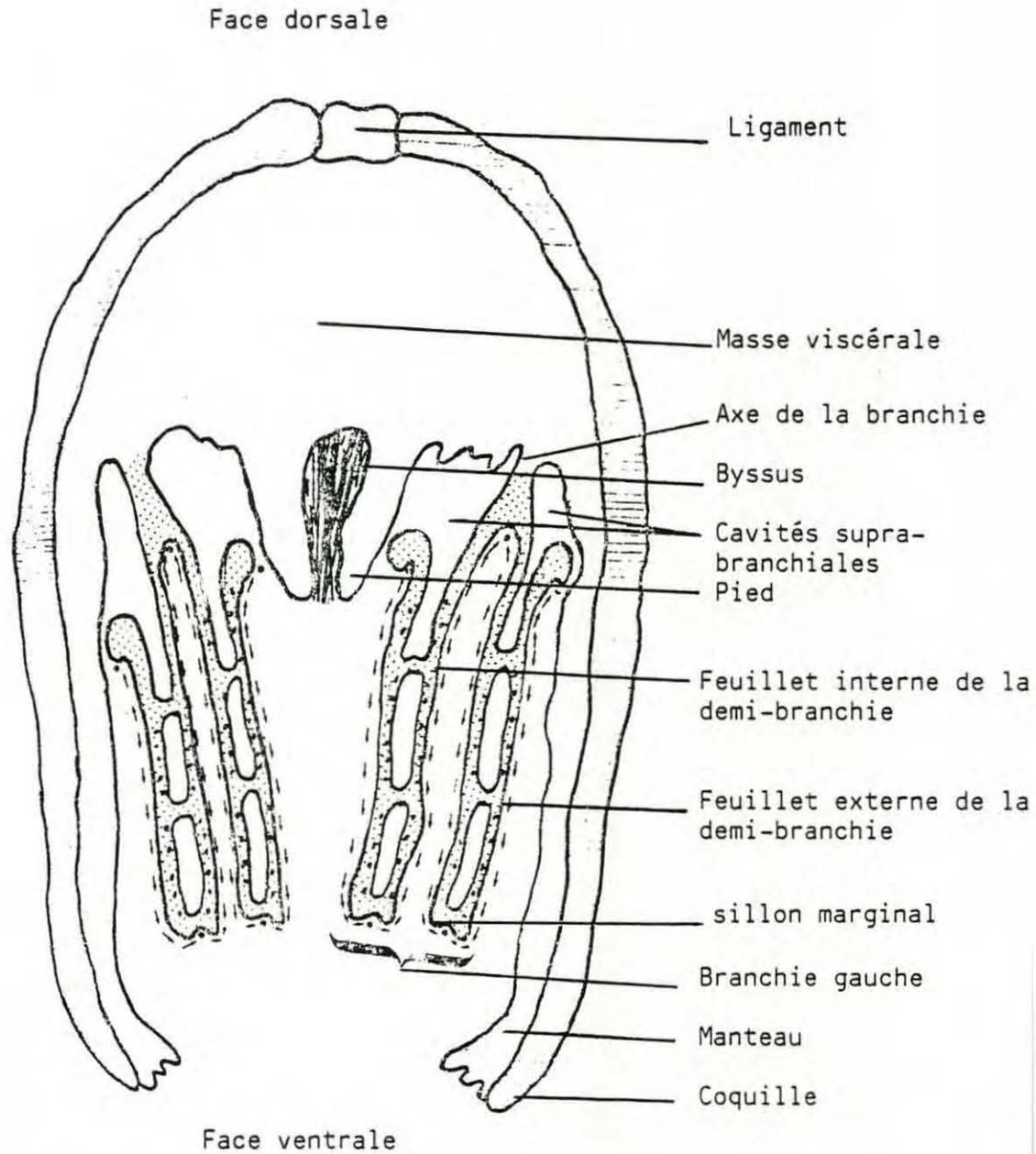


Figure 1 : Schéma d'une coupe transversale de *Mytilus edulis* montrant la disposition des branchies et la direction principale des courants ciliaires (adapté de Bayne et al., 1976b).

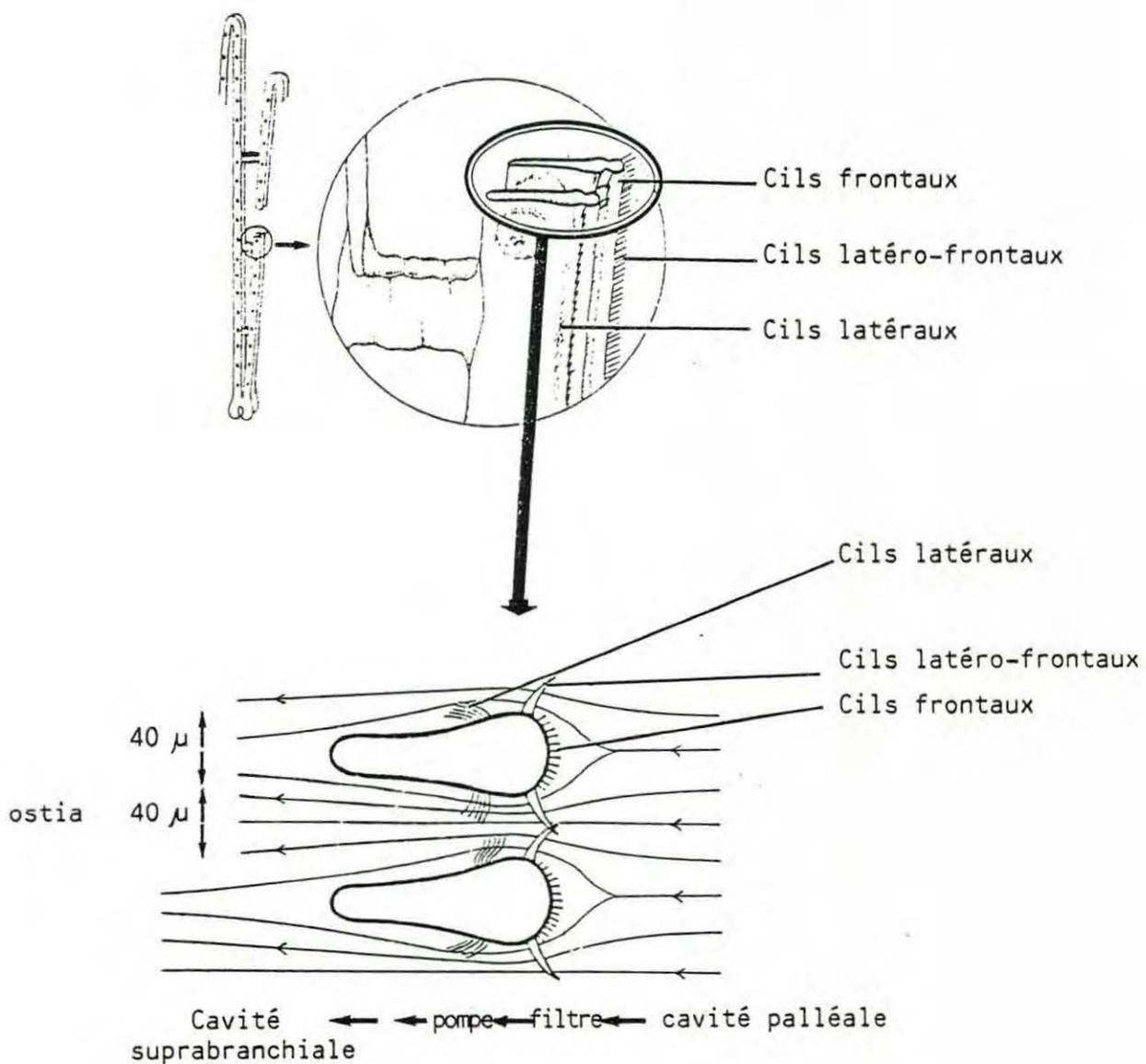


Figure 2 : Croquis d'une coupe transversale de deux filaments branchiaux de Mytilus (adapté de Silvester et Sleight, 1984).

La nourriture particulaire est transportée par le courant nourricier qui est créée par les cils latéraux à travers les fentes entre les filaments des branchies (ostia). Les particules sont entraînées sur les surfaces frontales des filaments par les cils latéro-frontaux (Dral, 1967). Le courant provoqué par les cils frontaux transporte les particules fixées sur la surface des branchies dans la rainure terminale (fig. 1). Elle est bordée de cellules ciliées qui battent parallèlement au bord de la branchie et pousse les particules enrobées dans du mucus vers la bouche.

Cependant, lorsque les particules rentrent en contact avec les surfaces frontales du filament, le mucus est secrété en relation avec le nombre et la taille des particules fixées aux filaments (Nelson, 1960). L'hypothèse mucociliaire a reçu une confirmation depuis les études de Foster-Smith (1975c, 1978) qui observe que les suspensions de particules stimulent la sécrétion de mucus par la branchie de *Mytilus edulis*. Plus encore, Bernard (1972, 1974) a identifié deux types de mucus qu'il a nommé "collecteur de nourriture". C'est le mucus qui joue un rôle dans le captage de la nourriture. "Le mucus de rejet" est produit lorsque la branchie est stimulée ou irritée par les facteurs environnementaux telles que les fortes charges en matières particulaires en suspension. Le matériel englué est ensuite soumis à une grande variété de mécanismes ciliaires. La quantité de fines particules est régulée jusqu'à la branchie le long des rainures terminales. Les particules les plus grossières cheminent par des routes plus superficielles (bord postérieur du manteau) jusqu'à la chambre de réjection dans la cavité supra-branchiale et sont rejetées sous formes de pseudofèces.

La théorie proposée par Dral (1967), mentionnée ci-dessus, postule que les cils latéro-frontaux retiennent les particules qui sont ensuite transférées aux surfaces frontales pour être transportées à la bouche. Cette théorie désormais classique souligne l'importance des cils latéraux dans les mécanismes de nutrition. Dral (1967), Moore (1971) et Owen (1974) ont analysés la structure fine des cils latéro-frontaux chez *Mytilus edulis*. Elle est composée de structures nommées cirrus formées de 40 à 50 cils étroitement entremêlés. A des intervalles réguliers le long de l'axe du cirrus, les cils de chaque rangée s'embran-

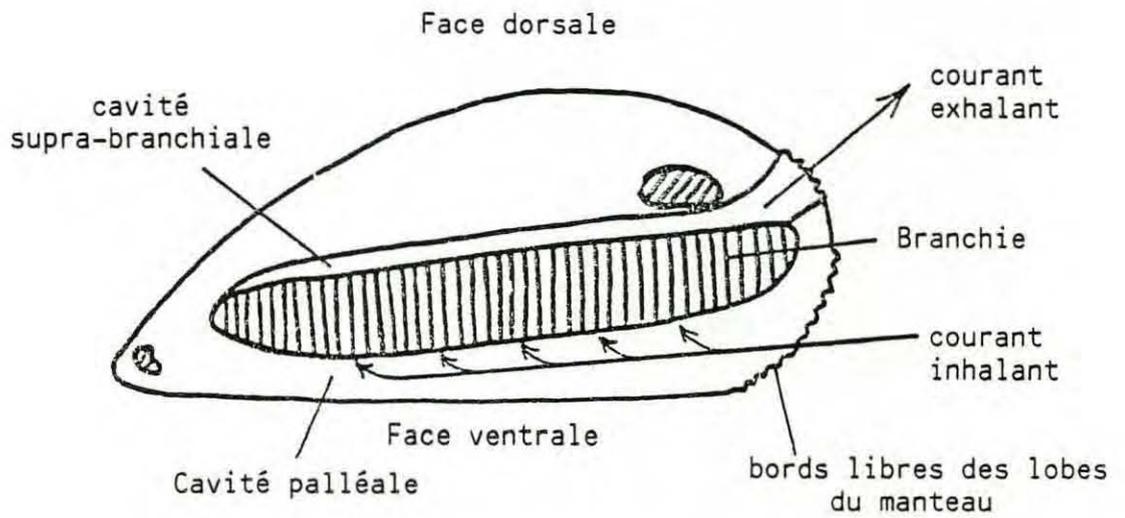


Figure 3 : Principe des courants d'eau chez *Mytilus edulis* (d'après Silvester et Sleigh, 1984).

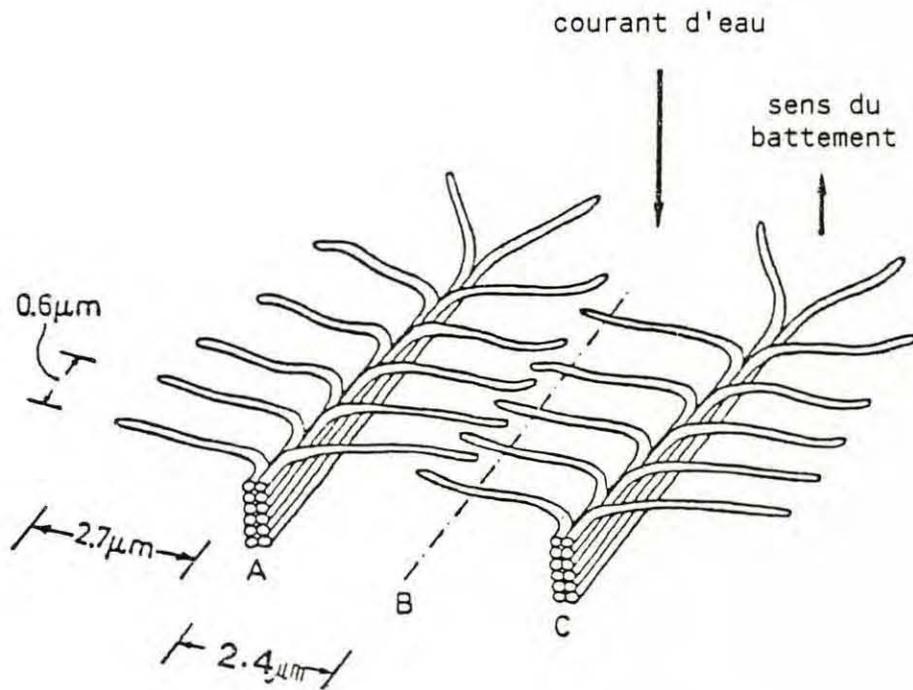


Figure 4 : Diagramme des extrémités de deux cirri des cils latéro-frontaux au début de leur battement. Les cirri alternés (A et C) sont étendus en travers l'espace pendant que le cirri intermédiaire B est replié le long de la surface frontale (adapté de Moore, 1971).

chent latéralement à l'extérieur de l'axe. Ils donnent l'apparence d'une fougère si on l'observe dans le sens du courant d'eau (fig. 4). Chaque cil peut être décrit avec un axe et une branche latérale libre. Celle-ci a une longueur de $2,7 \mu\text{m}$ et est disposée de chaque côté du cirrus espacé de $0,6 \mu\text{m}$ en longueur (Moore, 1971). Cependant la distance entre les branches est de $1 \mu\text{m}$ pour Jorgensen (1975b), $1,3 \mu\text{m}$ pour Jorgensen (1981a) et $1,25 \mu\text{m}$ pour Wright et al. (1982). La distance qui sépare deux cirri contigus varie de 2 à $4,5 \mu\text{m}$ selon les auteurs (Dral, 1967 ; Moore, 1971 ; Jorgensen, 1975b ; Wright et al., 1982). Pendant le battement normal des cirri latéro-frontaux, il peut se former un véritable tamis formé par les branches latérales. La taille des mailles du tamis du système de filtration est donc de $0,6 \times 2,7 = 1,6 \mu\text{m}^2$. Donc les particules plus grandes que $1,6 \mu\text{m}^2$ devraient être retenues avec une efficacité de 100 %. Cependant, Jorgensen (1975b) et Mohlenberg et Riigard (1978) signalent que les particules sont efficacement retenues seulement au dessus de $3 \mu\text{m}$ environ. Entre outre, une telle différence entre la taille moyenne de la maille du tamis et l'efficacité de rétention des particules a amené Jorgensen (1981 a, b, 1982a, 1983) à proposer une hypothèse hydro-mécanique pour la rétention des particules chez *M. edulis* et les autres lamellibranches filtreurs. Sa suggestion est que les forces de tension hydro-mécaniques, déterminées par les gradients de vitesse de courants établis au voisinage des filaments branchiaux sont responsables, premièrement de l'extraction de particules entre les filaments et deuxièmement de la captation des particules concentrées dans le courant au-dessus des cils frontaux ce qui fait que le mucus n'est pas nécessaire ici comme moyen de transport particulaire. De même Silvester et Sleight (1984) proposent que les cils latéraux peuvent être capables de générer suffisamment de puissance pour produire les pressions requises. Malgré tout l'hypothèse de Jorgensen est insuffisante pour fournir une explication significative à la rétention des particules, elle peut provenir d'un moyen de captation des particules sans l'action du courant frontal, sans un besoin de mucus après filtration et transfert des particules à la surface frontale par les cirri latéro frontaux, via la rainure ciliée des branchies. Une fois que les chaînes de la nourriture engluée par le mucus ont été formées dans la gouttière marginale puis dorsale, elles passent antérieurement à la gouttière qui aboutit à la bouche et est liée dorsalement et ventralement aux palpes labiaux.

Le dernier processus avant que la nourriture ne pénètre dans la bouche est effectué par les palpes labiaux. L'apport de matériel qui vient en contact avec les palpes est sous la forme de chaîne de mucus liant à la nourriture provenant des branchies. Un grand nombre d'auteurs ont conclu que la fonction principale des palpes chez les bivalves est la dispersion des chaînes de nourriture excédentaire de la région de la bouche vers la surface du manteau sous la forme de pseudofèces (Gilmour, 1978 ; Bernard, 1974 ; Reid-Porteous, 1980). Bernard (1974) étudie les palpes labiaux de *Crassostrea gigas* et conclut que leur fonction principale est de réduire le volume du mucus avant l'ingestion et de rejeter le matériel en excès. L'alimentation qui implique la concentration et le transfert à la bouche de particules en suspension fait intervenir simultanément les branchies, les palpes et d'autres organes pour nettoyer la cavité palléale du surplus de matériel particulaire sous la forme de pseudofèces.

A partir de la bouche, la nourriture passe à travers l'oesophage et entre dans l'estomac qui possède une structure complexe (stylet cristallin, diverticules digestif...).

L'intestin passe à travers le coeur, et autour du muscle adducteur postérieur et s'ouvre dans la chambre supra-branchiale adjacente au siphon exhalant (fig. 5). Ainsi le courant exhalant transporte avec lui les faeces et une partie des pseudofaeces.

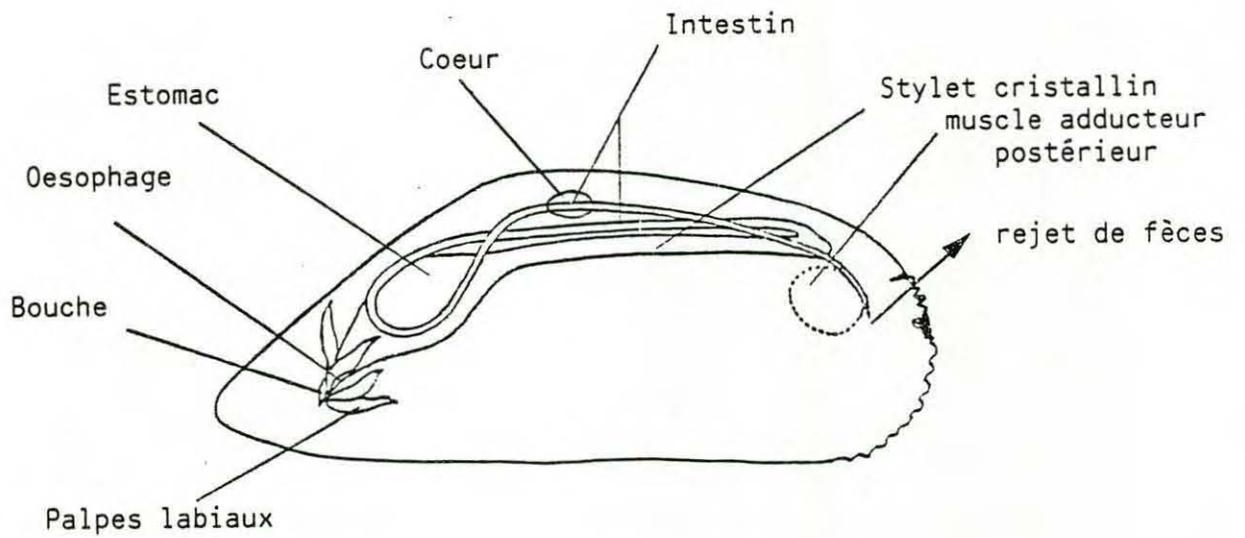


Figure 5 : Schéma du système digestif de Mytilus edulis.

CHAPITRE II : MATERIEL ET METHODE

2.1. Conditions d'expérimentation

Tous les animaux expérimentaux sont récoltés soigneusement à la main sur les bouchots situés dans la partie est du bassin de Marennes-Oléron (Boyardville, France) (fig. 6).

Chaque mois, un échantillon homogène est sélectionné. Comme beaucoup d'études ont démontré que les conditions physiologiques de *Mytilus edulis* varient avec la taille des individus (Thompson et Bayne, 1974 ; Vahl, 1973 ; Winter, 1973 ; Jorgensen, 1949, 1960, 1975a, b) pour cette étude la taille des moules correspond aux moules adultes (moyenne 40,98 mm avec un écart-type de 0,92 mm). Selon les mois et l'activité, 6 à 10 moules sont mises en expérience (tableau 1).

Les animaux sont ensuite ramenés au laboratoire, nettoyés de leurs épibiontes et mis en bacs d'acclimatation. Cette acclimatation aux conditions expérimentales (température, lumière, bruit, etc...) s'effectue au moins pendant 20 jours. Pendant cette période les animaux sont gardés dans des bacs de 125 litres alimentés avec l'eau naturelle circulante provenant d'un bassin extérieur de 100 m³ (fig. 7).

L'eau de ce dernier est renouvelée à toutes les marées de vives eaux d'un coefficient supérieur à 70. La température et la salinité suivent donc le cycle naturel saisonnier. Le cycle de lumière est calqué sur le cycle nyctéméral moyen.

Les expériences sont réalisées avec deux régimes d'alimentation en eau naturelle après préfiltration sur maille de 250 μ . La première dite estuarienne est de l'eau fraîchement pompée dans l'estuaire de la Seudre au dessus de parcs à huîtres et stockée 24 heures avec une homogénéisation permanente dans le bassin extérieur. La deuxième est réalisée à partir de la même eau qui a subi une décantation d'une semaine. Ainsi les caractéristiques des eaux sont proches de celles des claires à huîtres, ou des conditions de mortes eaux du bassin de

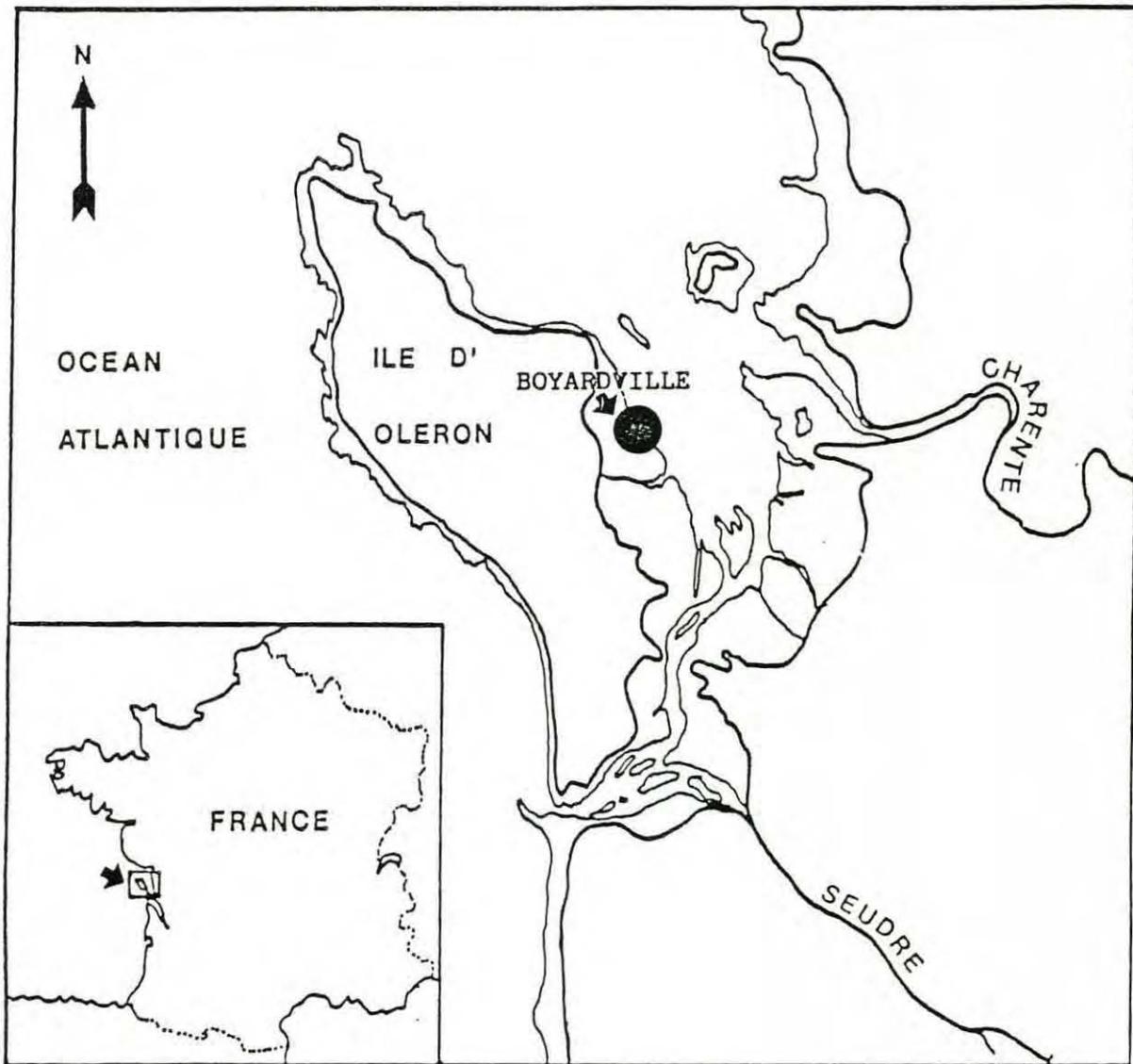


Figure 6 : Carte du bassin de Marennes-Oléron montrant les zones de prélèvement.

Tableau 1 : Evolution du nombre de moule de taille de 40 mm et des biomasses exprimées en chair sèche (mg) pour chaque expérience.

Mois	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F
Poids de chair sèche	156	120	204	221	254	289	436	357	490	317	403	290	337
Nombre de moules	6	6	8	8	7	10	10	9	9	10	10	10	10

Marennes-Oléron, avec une sédimentation du seston minéral et un développement relatif de populations phytoplanctoniques.

Chaque mois les expériences avec les deux qualités d'eau sont réalisées dans des chambres expérimentales (D1) du type raceway d'un volume de 1,3 litres (fig. 7). Ce sont des enceintes ouvertes où l'eau circule à un débit de $33,4 \pm 1,0 \text{ l.h}^{-1}$. Dans le bac D2 des coquilles de moules sont disposées afin de servir de témoin en particulier pour déduire l'effet de la sédimentation des particules due aux coquilles.

Les animaux sont placés dans la chambre expérimentale à 9 h et les prélèvements débutent toujours à 11 h 30 afin que les individus soient dans des conditions identiques vis à vis des biorhythmes et du cycle nyctéméral qui peuvent agir sur des rythmes de digestion comme Owen (1974) l'a montré pour l'huître *Crassostrea gigas*.

Les prélèvements sont réalisés 5 fois à une 1/2 heure d'intervalle. Les résultats présentés correspondent à la moyenne et à l'écart-type de ces 5 expériences.

A la fin de l'expérience avec l'eau estuarienne, les animaux sont réunis dans les bacs d'acclimatation pendant une semaine, alimentés avec la même eau puis réutilisés durant l'expérimentation en eau décantée. Après l'expérience en eau décantée, les moules sont sacrifiées pour détermination des caractéristiques biométriques et de l'état physiologique.

2.2. Analyses sur l'eau de mer

2.2.1. Température :

Un thermomètre à mercure est utilisé pour mesurer la température à chaque expérience. La température est exprimée en degrés centigrades au 1/10ème de degrés.

2.2.2. Salinité :

La salinité est déterminée par la méthode chimique de Mohr et Knudsen (1901). Adaptée sur un ménotrateur Mettler, le virage étant indiqué

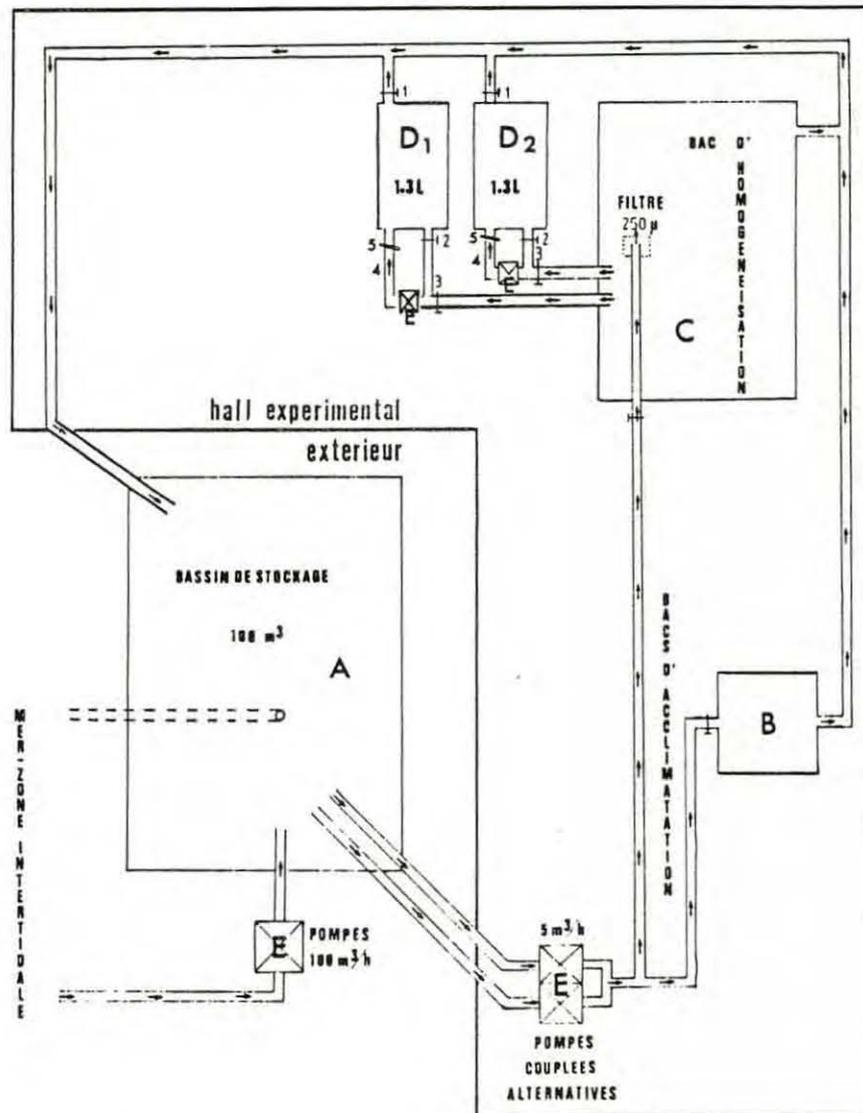


Figure 7 : Schéma du système expérimental utilisé pour déterminer les paramètres physiologiques.

- | | |
|--|---|
| A : Bassin de Stockage | 1 : robinet de contrôle du courant d'eau de sortie dans le système ouvert |
| B : Bac d'acclimatation | 2 : Robinet de contrôle du courant d'eau de sortie dans le système fermé avec recirculation. |
| C : Bac d'homogénéisation de la nourriture | 3 : Robinet de fermeture lorsque le circuit fonctionne en circuit clos, l'eau étant en recirculation. |
| D1 : Bac d'expérimentation et de mesures | 4 : Entrée de l'eau chargée de nourriture |
| D2 : Bac témoin avec les coquilles de moules | 5 : débitmètre |
| E : Pompes | |

par une sonde pH ce qui permet d'obtenir une précision de 1/100ème. L'eau de mer de référence est l'eau du laboratoire hydrographique de Copenhague (chlorinité 19,974 ‰). Les calculs sont faits à partir des tables hydrographiques de Knudsen. Les résultats sont exprimés en gr par litre d'eau.

2.2.3. Analyses de la matière organique en suspension

2.2.3.1. Distribution de taille des particules

Pour chaque prélèvement venant de la chambre d'incubation et de la chambre témoin, trois mesures sont effectuées au Coulter Counter TALL. C'est la moyenne de ces trois mesures, minorée de la valeur d'un blanc défini sur de l'eau filtrée à 0,22 μ qui est présentée et utilisée pour les calculs décrits plus loin.

2.2.3.2. Seston total

Les filtres utilisés sont en fibres de verre Whatman GF/C d'une porosité voisine de 1 μ . Pour retirer le sel, les filtres sont rincés avec de l'eau distillée après filtration de l'échantillon. Le poids de matière particulaire par litre d'eau de mer est déterminé par la méthode décrite par Strickland et Parsons (1972). Les filtres sont séchés à l'étuve à 60°C pendant 24 heures. La partie minérale du seston est déterminée par crémation dans un four à moufle à 450°C. la matière organique particulaire (POM) est calculée par différence. Les pesées sont effectuées sur une balance au 1/100 de mg. Les résultats sont exprimés en mg par litre.

2.2.3.3. Pigments chlorophylliens

Les cellules phytoplanctoniques sont recueillies sur filtres Whatman GFC tamponnés par une solution de carbonate de Magnésium. Les filtres sont congelés à -18°C pendant 4 à 6 mois. Les pigments extraits dans de l'acétone à 90 % sont dosés par fluorimétrie sur fluorimètre Turner A112 selon le protocole de Yentsch et Menzel (1963). Les résultats sont exprimés en μ g par litre. Pour les biodépôts, les pigments sont dosés par spectrophotométrie, selon la méthode de Lorenzen (1967).

2.2.3.4. Sucres particuliers :

Ils sont recueillis sur filtres Whatman GFC préalablement calcinés, stockés au congélateur et analysés par méthode colorimétrique sur spectrophotomètre Perkin Elmer 550 selon le protocole de Dubois et al. (1956) revu par Malara et Charra (1972). Les résultats sont exprimés en mg par litre d'équivalent glucose.

2.2.3.5. Protéines particulières

Elles sont recueillies sur filtres Whatman GFC préalablement calcinés, stockés au congélateur et analysées par méthode colorimétrique selon le protocole de Lowry et al. (1951) revu par Malara et Charra (1972). Les résultats sont exprimés en mg par litre d'équivalent albumine de boeuf.

2.2.3.6. Lipides particuliers

Ils sont recueillis selon les mêmes techniques que les protéines. Ils sont extraits dans du chloroforme et dosés selon la méthode de Marsh et Weinstein (1966). Les résultats sont exprimés en mg par litre d'équivalent de glycerol tripalmitate.

2.3. Prise de nourriture

2.3.1. Rétention

C'est le nombre ou le volume de particules ou le poids de chlorophylle ou de seston total ou organique retenu par unité de temps. Grâce au Coulter Counter la rétention peut être estimée simultanément pour différentes classes de taille ou pour différents volumes de particules.

$$\text{rétention} = \frac{C2 - C1}{C2} \times 100$$

C1 = concentration de particules dans la chambre expérimentale en nombre par litre.

C2 = concentration de particules dans la chambre témoin en nombre par litre.

Ces données permettent de déterminer l'efficacité avec laquelle la branchie de *Mytilus edulis* retient différentes tailles de particules à partir d'une gamme de particules naturelles. Le pourcentage d'efficacité de rétention est exprimé à partir de la gamme de taille ou de volume où les particules sont les plus retenues, représentant 100 % de la rétention.

2.3.2. Taux de filtration

Il est déterminé comme étant le volume d'eau épuré à 100 % des matières particulaires en suspension par heure. Les 5 échantillons d'eau sortant de la chambre expérimentale (D1) et de la chambre témoin (D2) sont récoltés avec un intervalle de 30 minutes. Les concentrations de particules en suspension d'un diamètre supérieur à 0,6 u sont déterminées en utilisant un compteur de particules Coultronics TALL équipé de sonde, d'orifice 50 U et 100 u. Chaque résultat est la moyenne de trois comptage. Le taux de filtration en litre par heure est calculé en utilisant la formule suivante (Hildreth et Crisp, 1976) :

$$F = \frac{C2 - C1}{C2} \times D$$

ou C2 = concentration de particules dans la chambre expérimentale en nombre par litre.

C2 = concentration de particules dans la chambre témoin en nombre par litre.

D = courant à travers la chambre expérimentale en litre par heure.

Le taux de filtration est aussi calculé avec la même formule en prenant en compte les concentrations en seston total et en chlorophylle a et phéopigments.

Le taux de filtration est aussi calculé à partir de la matière minérale car non digérable, recueillie dans les biodépôts. En la divisant

par la charge sestonique minérale d'un litre d'eau du bac témoin on obtient le nombre de litre que la moule a filtré.

2.3.3. Consommation de phytoplancton

Deux échantillons de 1 litre d'eau sortant des chambres expérimentales (D1) et des chambres témoins sont recueillis par expérience et fixés au formol neutralisé. Les échantillons sont concentrés et examinés sous un microscope à inversion Zeiss au grossissement 100. Les espèces dominantes sont identifiées et comptées. La différence entre témoin et sortie derrière les moules donne par espèce la quantité de phytoplancton retenue. En la multipliant par le débit et en le divisant par le poids de moules, la consommation est exprimées en nombre de cellules par heure et par gramme de poids sec.

2.4. Efficacité de digestion de la nourriture filtrée

Les biodépôts des moules sont produits et s'accumulent dans la chambre expérimentale pendant les 6 heures d'expérience. La récolte de biodépôts s'effectue avec une pipette automatique sans séparer les fèces des pseudofèces. Les biodépôts collectés sont concentrés par centrifugation à 3 000 tours/minute pendant 10 minutes.

Une partie aliquote est congelée pour analyse des pigments chlorophylliens, le reste est séché à 60°C pendant 2 à 3 jours. Les dépôts de matière particulaire du bac témoin sont traités de manière identique. Ils représentent la sédimentation due à l'effet des coquilles et sont soustraits des biodépôts de moules. La biodéposition peut être utilisée pour l'estimation de l'efficacité de digestion. Ceci correspond à l'efficacité d'absorption définie par Crisp (1984) comme la part de l'énergie consommée qui n'est pas rejetée sous la forme de fèces ou de pseudofèces. Elle est généralement estimée indirectement par la méthode de Conover (1966) discutée par Widdows (1972).

La matière organique des biodépôts est déterminée après crémation à 450°C pendant 1 heure. Dans ce travail, le digestibilité des aliments est calculée en utilisant une formule généralement employée chez les poissons (Schneider et Platt, 1975 ; Castell et Tiens, 1980).

$$\text{Coefficient de digestibilité} = 100 \left(1 - \frac{T_n}{T_b} \times \frac{E_b}{E_n} \right)$$

ou T_n est le pourcentage du traceur minéral dans la nourriture
 T_b est le pourcentage du traceur minéral dans les biodépôts.
 E_n est le pourcentage de l'élément dosé dans la nourriture
 E_b est le pourcentage de l'élément dosé dans les biodépôts

2.5. Mesures des taux de respiration et d'excrétion

La respiration et l'excrétion sont mesurées tous les mois dans les chambres expérimentales transformées en système clos à eau recirculante avec un temps d'incubation de 15 minutes. Les chambres témoin et expérimentale sont recouvertes avec du parafilm pour éviter les échanges avec l'atmosphère. Avant que le circuit soit clos les animaux sont nourris avec la même nourriture naturelle que celle qui a servi dans les expériences précédentes. Dans les deux chambres (D1 et D2) les robinets 3 sont fermés au moment où les robinets 2 sont ouverts permettant à l'eau d'entrer par l'arrivée 4 et de circuler à travers la chambre par le robinet 2 pendant 15 minutes. Immédiatement après avoir réalisé l'incubation de 15 minutes, le circuit d'eau ouvert est rétabli. L'expérience est renouvelée toutes les heures pendant 5 heures. Les résultats présentés sont la moyenne et l'écart-type de ces 5 valeurs.

Ceci permet à l'animal d'être toujours nourri dans des conditions naturelles. A la fin de l'expérience les volumes d'eau des deux chambres d'incubation sont mesurés.

La détermination de l'oxygène dissous dans les échantillons d'eau du bac expérimental D1 et du bac de contrôle D2 est réalisée par la méthode de Winkler (Strickland et Parsons, 1972) sur mémotitrateur Mettler. L'oxygène consommé est calculé comme la différence entre la chambre expérimentale et le témoin. Ces résultats sont ramenés par gr de chair sèche et exprimés par ml d'oxygène consommé par heure. le taux de consommation est calculé par la formule :

$$\text{Taux de consommation d'oxygène} = \frac{Q \cdot V}{T} \times 60$$

ou Q est le volume d'oxygène consommé (ml.l^{-1})

V est le volume d'eau dans la chambre d'incubation (l)

T est le temps d'incubation (mn)

Le concentration en ammoniacque des échantillons d'eau est analysée en utilisant la méthode à l'hypochlorate de phénol de Koroleff (1976). La concentration en ammoniacque dans chacun des bacs d'incubation est déterminée par rapport à une courbe étalon ; les étalons de sulfate d'ammonium et les réactifs sont réalisés pour chaque expérience. Le taux d'excrétion en ammoniacque est calculé par la différence entre les valeurs du bac d'incubation et celles du bac témoin de la même manière que pour la consommation d'oxygène et est exprimé en $\mu\text{atgN.h}^{-1}\text{g sec}^{-1}$.

2.6. Poids sec

Le poids de tissu sec des animaux est déterminé en retirant le tissu de la coquille, en le déposant dans des coupelles en aluminium auparavant prépesées. Les moules sont congelées permettant un éclatement des tissus puis lyophilisées pendant 24 heures. La chair sèche est ensuite pesée au 1/100 de mg.

2.7. Bilan d'énergie

2.7.1. Equation

L'équation générale du bilan énergétique d'un individu (Crisp, 1984) est :

$$P = C - (R + F + U)$$

avec P = Productions (somatique, germinale, sécrétion, élimination)
(Warren et Davis, 1967 ; Lucas, 1982).

C = Energie de la nourriture consommée

R = Energie utilisée lors du métabolisme (respiration)

F = Energie perdue sous forme de fèces et pseudofèces

U = Energie excrétée sous forme d'urine

Ainsi $C - (F + U)$ est la proportion d'énergie ingérée qui est assimilée (As) par l'organisme.

$$As = C - (F + U) = P + R$$

et la ration absorbée est

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

2.7.2. Rendement net de production

Selon Thompson et Bayne (1974)

$$K2 = \frac{P}{Ab} = \frac{P}{P + R + U}$$

C'est donc la fraction d'énergie absorbée qui est allouée à la production P.

2.7.3. Relation entre K2 et ration absorbée

En regard des courbes tracées par Bayne et Widdows (1978), une équation de la forme :

$$K2 = a + \frac{b}{\text{ration absorbée}} \quad \text{où la constante } a \text{ représente}$$

l'assymptote horizontale pour K2 maximum est utilisée (voir 5.2.2).

CHAPITRE III : RESULTATS SUR LES CONDITIONS EXPERIMENTALES

3.1. Introduction

Dans le but de comprendre la nutrition de la moule *Mytilus edulis*, il est fondamental de connaître les conditions de l'environnement expérimental. Pour l'alimentation des bivalves, spécialement de la *Mytilus edulis* de nombreuses études de laboratoire ont montré que l'augmentation de la concentration de la charge de matière particulaire en suspension entraîne premièrement l'augmentation de l'ingestion, puis lorsque le taux maximal d'ingestion est atteint, une proportion croissante du matériel filtré peut être rejetée sous forme de pseudofèces (Foster-Smith, 1975a, b ; Theisen, 1977 ; Winter, 1978). Parmi les facteurs physiques, la température joue un rôle important sur la physiologie des bivalves. Les taux de respiration et de filtration augmentent avec les températures d'exposition jusqu'à un optimum puis ils montrent une baisse relativement prononcée (Winter, 1978 ; Ali, 1970 ; Widdows, 1978b ; Bayne et al., 1976a).

Dans cette étude, puisque les conditions expérimentales ont été fixées pour simuler les conditions naturelles, deux conditions expérimentales ont été choisies :

- l'eau est pompée directement de la baie
- l'eau est stockée pendant une semaine

3.2. Résultats et discussion

3.2.1. Température d'eau

La température d'eau varie de 4,7 à 23,8°C pour l'eau estuarienne et de 4,5 à 25,7°C pour l'eau décantée. Sur la figure 8A, on peut remarquer que les températures des deux eaux augmentent durant le printemps, sont élevées en été et baissent en automne et hiver.

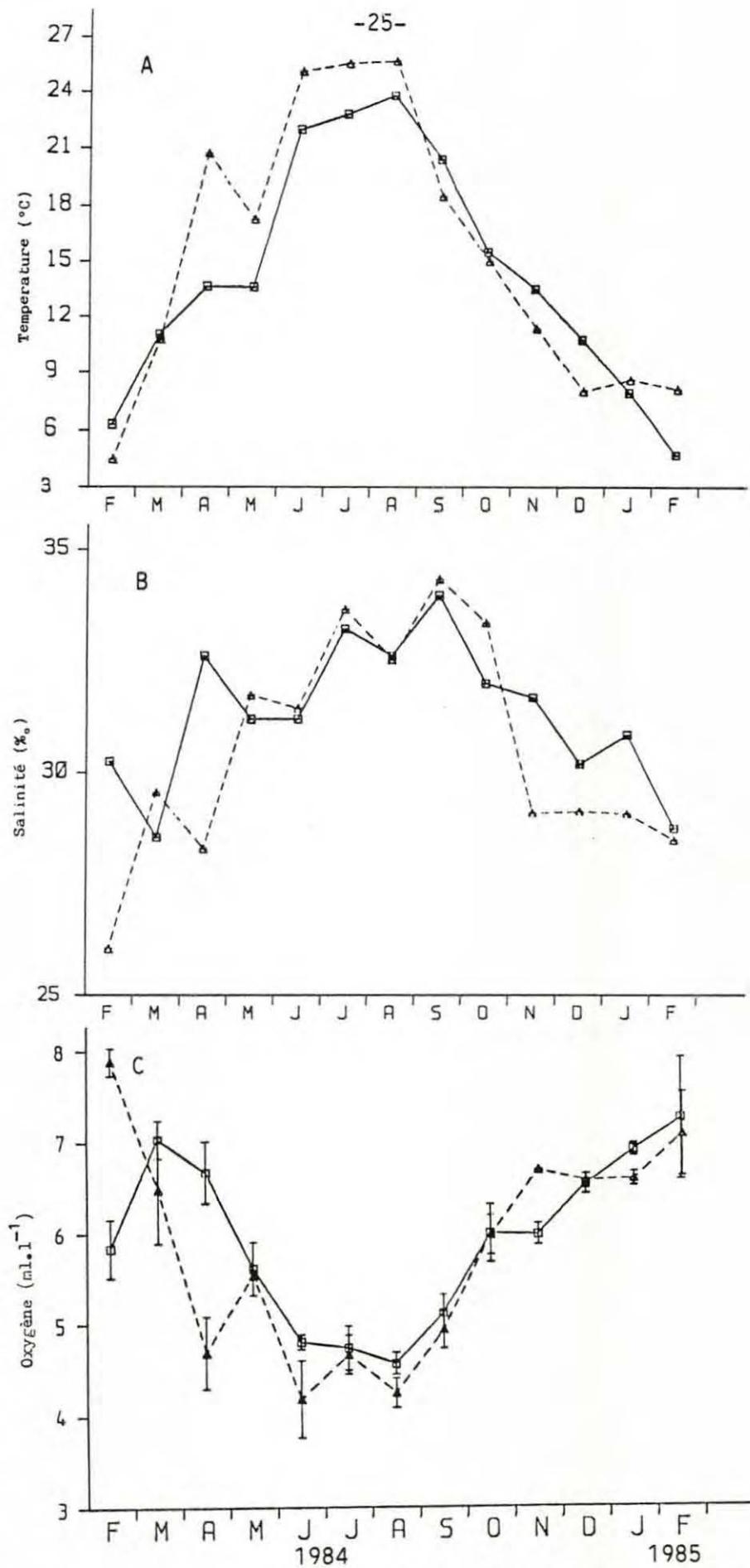


Figure 8 : Variations saisonnières des températures (A) et salinités (B) et de l'oxygène (C) des eaux estuariennes (□) et des eaux décantées (△).

Au printemps et en été, il y a une différence certaine entre les températures d'eau décantée et de l'eau estuarienne. Ainsi la moyenne pour le printemps est de $16,2 \pm 5,1$ pour l'eau décantée et seulement $12,7 \pm 1,5$ pour l'eau estuarienne et respectivement pour l'été de $25,5 \pm 0,26$ et de $22,8 \pm 0,9$. Par contre en hiver, l'eau estuarienne est plus chaude que l'eau décantée.

3.2.2. Salinité

Il apparait que la salinité de l'eau décantée est légèrement plus forte que celle de l'eau estuarienne, de la fin du printemps jusqu'au début de l'automne. La moyenne mensuelle des salinités de 28,3 à 34,4 ‰ pour l'eau décantée et de 28,5 à 33,9 ‰ pour l'eau estuarienne. Le jeu des précipitations et de l'évaporation explique cette variabilité.

Les variations de la salinité dans les deux eaux sont cependant plus ou moins identique avec un maximum de 34,5 ‰ en été et un minimum de 26 ‰ en hiver.

3.2.3. Oxygène

Il apparait que les teneurs en oxygène dissous de l'eau estuarienne et de l'eau décantée baissent pendant le printemps jusqu'en été puis réaugmentent pendant l'automne et l'hiver. La moyenne mensuelle de la teneur en oxygène dissous varie de 4,6 à 7,2 ml.l^{-1} pour l'eau estuarienne et de 4,2 à 7,9 ml.l^{-1} pour l'eau décantée (fig. 8C). Le comportement saisonnier de l'oxygène dans les deux eaux est plus ou moins similaire et présente toujours des concentrations proches de la saturation. les variations de la température de l'eau semblent être le facteur principal qui contrôle les teneurs en oxygène des eaux expérimentales.

3.2.4. Seston

3.2.4.1. Seston total

L'évolution des concentrations moyennes des cinq échantillons de l'eau décantée et de l'eau estuarienne est montrée figure 9. Comme l'eau

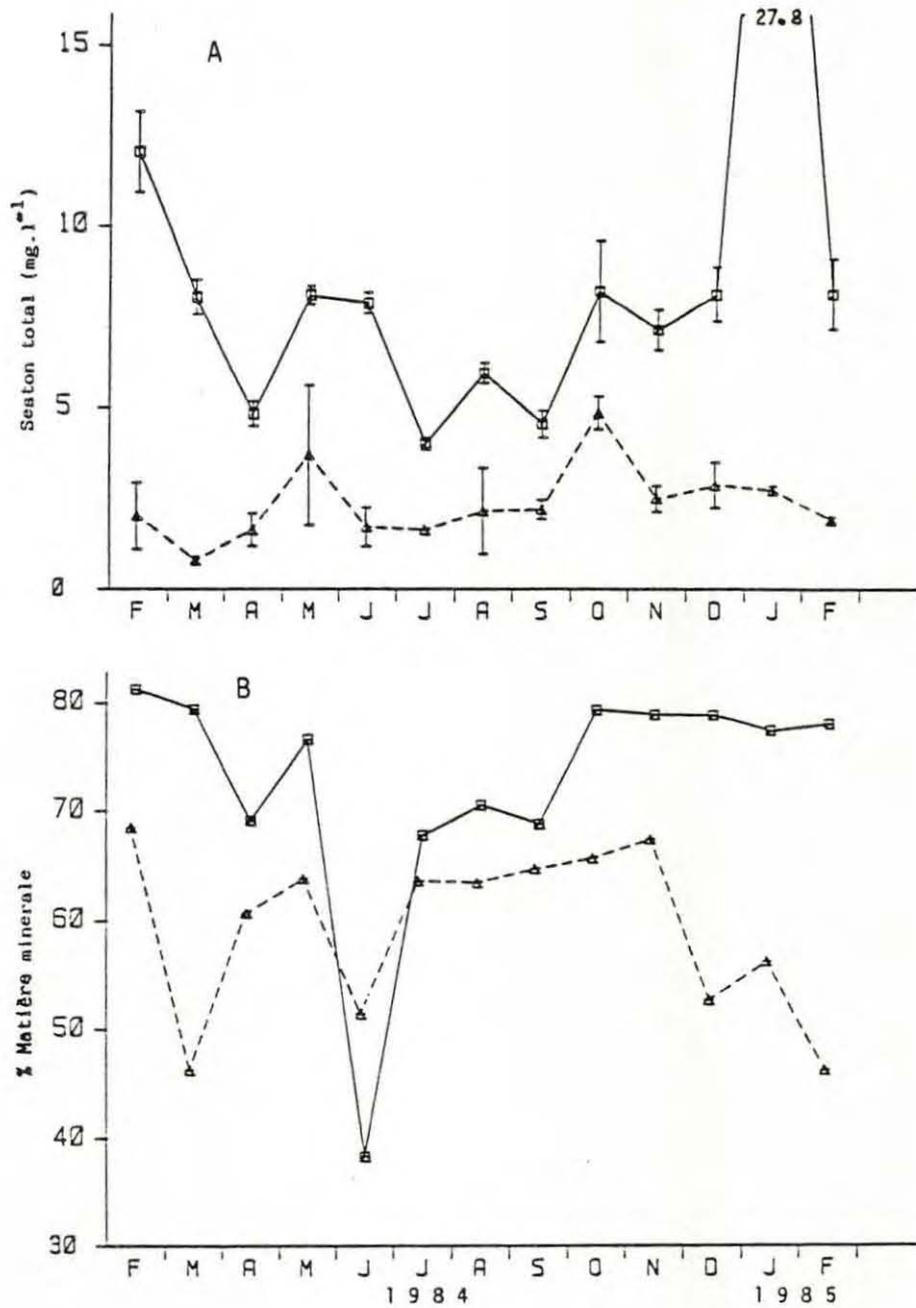


Figure 9 : Variations saisonnières du seston total (A) et du pourcentage de matière minérale dans le seston (B) des eaux estuariennes (□-□).et décantées (Δ-Δ).

décantée est dans des conditions stagnantes, elle présente des faibles concentrations sestoniques ($0,9$ à $4,9 \text{ mg.l}^{-1}$). Par contre l'eau estuarienne est homogénéisée en permanence pendant la durée des expériences pour éviter toute sédimentation. Sa charge sestonique varie de 4 à $27,8 \text{ mg.l}^{-1}$. Du fait du secteur de prélèvement (estuaire de la Seudre) et d'une imparfaite homogénéisation, la charge sestonique est faible par rapport au milieu naturel d'élevage des moules (Boyardville) (Boromthanasat, 1986). L'évolution des deux eaux présente le même comportement saisonnier. Les charges sont élevées en hiver, au mois de mai et en automne alors qu'elles sont faibles en été. Ceci est à mettre en parallèle avec les forts coefficients de marée et les conditions météorologiques, le vent en particulier remet en suspension le sédiment vaseux des slikkes et des berges de l'estuaire de la Seudre (Héral et al., 1982).

3.2.4.2. Seston minéral

La quantité de cendre du seston est fonction de la qualité et de la quantité de matière organique de ces particules. La figure 9B montre les variations saisonnières de la concentration moyenne du pourcentage de cendre du seston après crémation de la matière organique pour l'eau estuarienne et pour l'eau décantée. De manière générale le pourcentage de cendre suit le même cycle saisonnier que le seston total excepté pendant la période de poussée phytoplanctonique (juin) où le pourcentage de cendre est minimum. Dans l'eau estuarienne, la teneur en cendre est élevée, supérieure à 80% en hiver, au printemps et en automne, en relation avec la charge d'argile pour ces périodes, l'eau décantée n'est pas influencée par cette charge d'argile après la sédimentation dans le bassin, ainsi la teneur en cendre est plus basse que celle de l'eau estuarienne.

3.2.4.3. Analyse quantitative de la distribution de taille du seston total

La distribution du volume total de particule en fonction de la taille dans l'eau de février 1984 à février 1985 indique que généralement plus de 50% du volume total de seston est inférieur à $5 \mu\text{m}$ (moyenne de 46 à 81%). Les particules inférieures à $2 \mu\text{m}$ constituent de 6 à 42% du volume du seston total (tableau 2).

bleau 2 : Distribution des volumes de particules présentes mensuellement dans l'eau estuarienne en fonction de leur diamètre et pourcentage cumulé entre 1 et 15,2 u.

ois	Février		Mars		Avril		Mai		Juin		Juillet		Août		Septembre		Octobre		Novembre		Décembre		Janvier		Février	
	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%
1,1	213,95	4,71	247,15	7,78	201,08	10,94	250,89	5,91	231,08	7,07	219,75	13,26	79,66	4,54	149,93	10,30	164,69	1,17	101,07	3,45	225,39	3,51	165,41	1,77	254,68	8,45
,35	303,76	11,39	312,67	17,63	204,34	22,06	309,01	13,20	218,06	13,75	231,32	27,19	87,37	9,53	131,23	19,31	226,57	2,78	120,70	7,67	361,43	9,15	367,60	5,71	316,04	18,95
1,7	441,32	21,11	406,05	30,43	235,36	34,88	404,69	22,74	256,89	21,62	254,11	42,52	119,77	16,36	150,04	29,62	443,54	5,96	189,25	14,04	597,17	18,46	868,08	15,02	389,54	31,89
,15	548,12	33,17	377,72	42,33	205,47	46,06	374,24	31,57	237,05	28,88	195,50	54,31	135,31	24,08	147,22	39,74	750,15	11,30	236,65	22,13	734,52	29,91	500,79	31,12	370,76	44,21
2,7	558,94	45,48	368,71	53,94	162,19	54,89	297,48	38,59	211,74	35,37	143,35	62,95	100,79	29,83	66,71	44,32	378,53	14,00	246,72	30,56	615,33	39,50	884,83	40,62	405,82	57,68
3,4	620,62	59,14	352,38	65,05	165,83	63,92	318,04	46,09	209,67	41,79	143,74	71,62	134,09	37,48	86,12	50,24	793,17	19,65	323,70	41,63	796,62	51,93	479,11	56,48	403,32	71,08
4,3	442,36	71,08	294,77	74,33	166,92	73,00	295,73	53,06	180,41	47,31	120,23	78,87	158,67	46,54	102,45	57,28	382,04	29,59	360,91	53,96	839,68	65,02	524,55	72,84	293,52	80,93
5,4	420,41	80,34	217,01	81,17	112,92	79,15	257,75	59,14	145,50	51,77	96,42	84,68	186,65	57,19	20,09	65,53	722,45	41,77	348,32	65,87	731,94	76,43	136,34	85,03	203,23	87,68
6,8	320,16	87,39	167,17	86,44	101,95	81,70	225,97	64,47	155,97	56,65	77,57	89,36	201,76	68,70	136,54	74,91	206,02	57,49	328,91	77,11	595,40	85,72	681,87	92,34	153,50	92,78
8,6	264,87	93,22	171,25	91,33	120,61	91,27	597,38	78,56	285,86	65,30	66,97	93,40	203,57	80,32	144,26	84,83	483,80	75,19	290,53	87,04	429,46	92,41	380,82	96,31	112,61	96,52
0,85	186,67	97,33	136,49	96,13	94,34	96,40	462,99	89,48	618,21	84,24	58,21	96,91	196,70	91,54	125,11	93,42	139,64	90,44	216,11	94,42	288,36	96,91	208,75	98,67	64,23	98,65
3,75	121,22	100,00	122,57	100,00	66,00	100,00	445,82	100,00	514,52	100,00	51,18	100,00	148,16	100,00	95,63	100,00	341,51	100,00	162,97	100,00	197,99	100,00	123,91	100,00	40,41	100,00

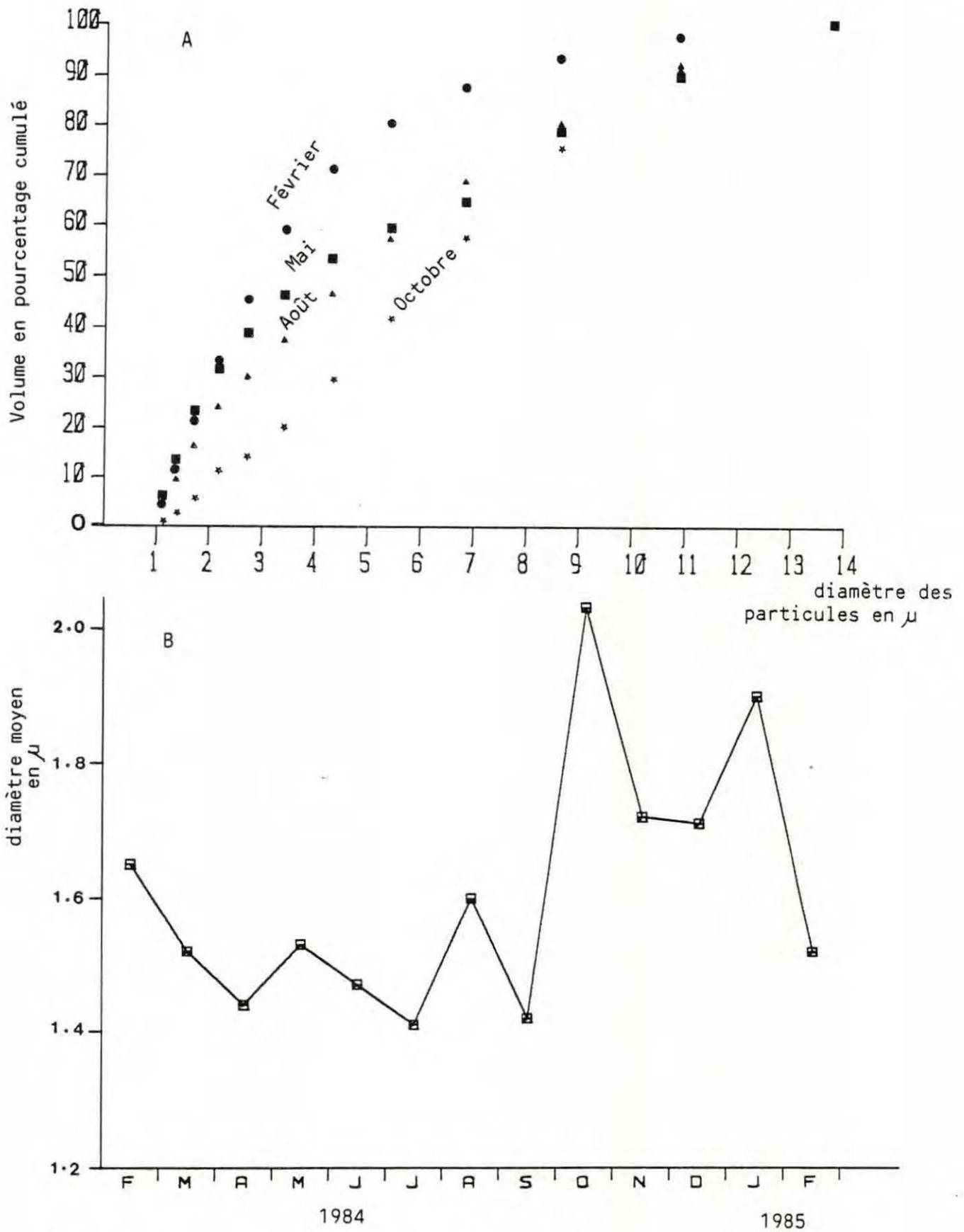


Figure 10 : Courbe cumulée du volume de matière particulaire en suspension en fonction du diamètre des particules pour les mois de février, mai, août et octobre pour l'eau estuarienne (A). Variation saisonnière du diamètre de particule de la matière en suspension pour l'eau estuarienne (B).

Pendant la majeure partie de cette étude, la distribution en taille et en volume des particules change en fonction de la saison et est présentée sous la forme de courbe de pourcentage de volumes cumulés (fig. 10A). Ainsi pour les mois de février, mai et août, il apparaît une dominance des particules les plus petites (inférieures à 5 μm). Le nombre des particules les plus grosses augmente en octobre (fig. 10B). Le diamètre moyen des particules de toute l'année oscille autour d'une gamme de taille de 1,4 à 2 μm . Cependant, on doit prendre en compte que ces résultats concernent les particules de 1 à 14 μm . Ce qui représente seulement le nanoplancton inférieur à 20 μm (Dussart, 1965).

Le phytoplancton supérieur à 15 μm n'a pas été compté par le coulter counter, vu sa faible abondance. Comme il peut jouer un rôle dans le bol alimentaire, il a été estimé par une autre méthode (voir 2.3.3.).

La taille des particules en suspension varie de 0,8 à 80 μm cependant la taille des particules inférieures à 5 μm semble jouer un important rôle dans l'alimentation des mollusques (synthèse de Jorgensen, 1966 ; Héral, 1985 ; Deslous-Paoli, 1985). Les bactéries selon qu'elles sont libres ou associées peuvent se répartir dans la gamme de taille de 1 à 2,5 μm .

Le nombre de particules varie en fonction de la saison de la même manière que le seston total. Il reste élevé en hiver (9 à 1,3 x 10⁵ particules par ml) décroît de 2,8 à 6,5 x 10⁵ particules par ml en été puis augmente en octobre jusqu'à 8,8 x 10⁵ particules par ml.

La distribution en taille des particules pour l'eau décantée varie plus ou moins de manière identique à celle de l'eau estuarienne, mais ont un volume nettement plus faible. Le tableau 3 montre la variation saisonnière de la distribution des tailles de particules exprimée en fonction des volumes relatifs de chaque classe de taille et du pourcentage cumulé. Les particules plus petites que 2 μm constituent de 12 à 41 % du volume tandis que 40 à 72 % du volume des particules est inférieur à 5 μm . La courbe de pourcentage cumulé représentée dans la figure 11 A, montre toujours les mêmes tendances qu'avec l'eau estuarienne mais cependant on constate une augmentation de l'importance des particules les plus grosses (2 à 14 μm) en août et en octobre (fig. 11A). Ces particules dominent en été et en automne (fig. 11B).

Tableau 3 : Distribution des volumes de particules présentes mensuellement dans l'eau décantée en fonction de leur diamètre et pourcentage cumulé entre 1 et 15,2 μ .

Mois	Février		Mars		Avril		Mai		Juin		Juillet		Août		Septembre		Octobre		Novembre		Décembre		Janvier		Février	
	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%	Vol.	%
1,1	75,92	10,42	46,55	9,02	98,32	8,97	89,68	10,34	53,04	6,19	13,14	5,80	15,67	4,89	81,86	11,76	91,09	5,75	55,10	3,57	38,07	8,49	107,87	10,78	82,42	15,78
1,35	83,62	21,91	27,68	14,38	45,88	13,16	56,14	16,81	35,10	10,29	8,44	9,52	11,31	8,42	78,57	23,05	51,41	8,99	81,60	8,87	38,27	17,02	75,81	18,36	69,68	29,13
1,7	85,82	33,70	30,63	20,32	65,53	19,15	55,06	23,16	40,40	15,01	11,32	14,52	14,12	12,82	102,11	37,73	57,61	12,63	130,45	17,35	48,65	27,87	73,71	25,73	60,58	40,74
2,15	66,38	42,82	31,68	26,46	72,65	25,78	62,09	30,32	34,53	19,05	13,46	20,46	17,26	18,21	79,98	49,22	67,55	16,89	155,59	27,45	43,27	37,53	67,62	32,49	45,03	49,36
2,7	45,84	49,11	33,14	32,88	52,87	30,61	64,01	37,70	42,28	23,98	15,99	27,52	19,60	24,32	42,34	55,31	95,43	22,92	141,89	36,67	43,26	47,18	108,00	43,29	42,23	57,45
3,4	49,74	55,95	61,08	44,72	73,85	37,36	71,01	45,89	111,79	37,04	18,98	35,90	25,38	32,24	51,53	62,71	115,44	30,21	184,24	48,64	44,55	57,11	113,56	54,64	39,57	65,03
4,3	52,56	63,17	47,64	53,95	75,26	44,23	70,22	53,98	118,28	50,86	21,36	45,33	26,99	40,66	48,23	69,65	157,97	40,18	199,61	61,60	43,23	66,76	103,78	65,02	41,11	72,90
5,4	50,23	70,07	28,46	59,47	73,66	50,96	96,92	65,16	91,14	61,51	22,93	55,45	28,62	49,59	47,10	76,41	187,56	52,02	179,31	73,25	36,37	74,87	73,99	72,42	37,20	80,03
6,8	56,16	77,78	37,39	66,72	218,07	70,87	133,57	80,56	100,14	73,21	23,55	65,85	29,81	58,90	41,83	82,43	217,74	65,77	155,64	83,36	32,28	82,07	88,12	81,23	28,99	85,58
8,6	54,97	85,33	60,30	78,40	180,58	87,36	76,63	89,40	72,30	81,65	23,66	76,29	32,32	68,98	39,65	88,13	226,89	80,09	115,94	90,89	27,32	88,17	83,63	89,59	31,65	91,64
10,85	52,86	92,59	60,22	90,07	65,57	93,35	52,86	95,49	84,30	91,50	25,42	87,51	41,48	81,92	38,14	93,61	191,35	92,17	80,96	96,15	26,09	93,99	50,18	94,61	26,09	96,64
13,75	53,88	100,00	51,18	100,00	72,73	100,00	39,06	100,00	72,73	100,00	28,28	100,00	57,92	100,00	44,45	100,00	123,91	100,00	59,26	100,00	29,94	100,00	53,88	100,00	17,51	100,00

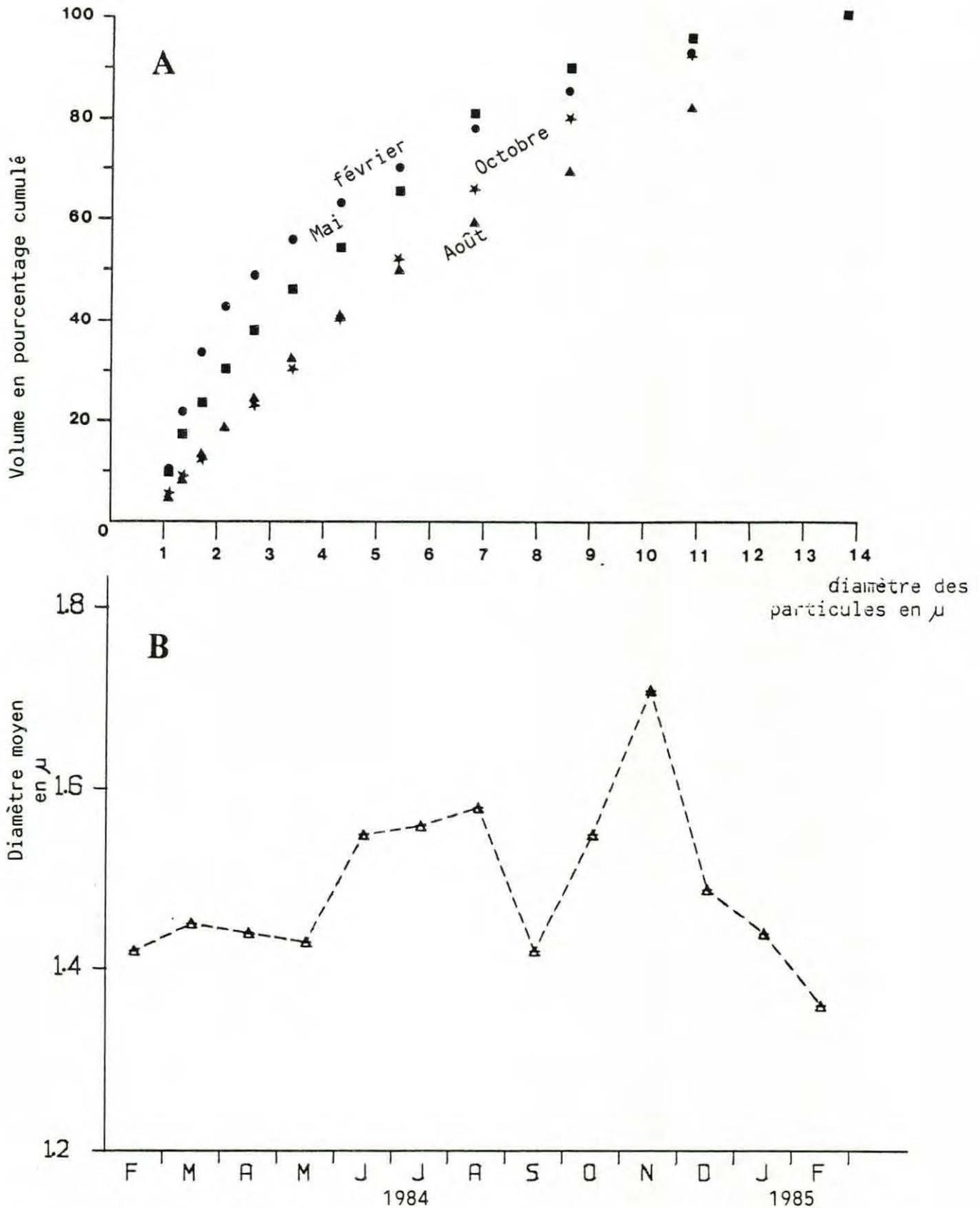


Figure 11 : Courbe cumulée du volume de matière particulaire en suspension en fonction du diamètre des particules pour les mois de Février, mai août et octobre, pour l'eau décantée (A). Variation saisonnière du diamètre des particules de la matière en suspension pour l'eau décantée (B).

3.2.5. Chlorophylle a et phéopigments

Les teneurs en chlorophylle a et en phéopigments sont des indicateurs de la biomasse phytoplanctonique. Elles montrent des variations saisonnières marquées aussi bien pour la chlorophylle a et pour les phéopigments de la matière particulaire en suspension pour les deux eaux (estuarienne et décantée) (fig. 12).

Il a deux maxima, le principal apparaît à la fin du printemps et le deuxième plus petit est situé à la fin de l'automne pour l'eau estuarienne. Pour l'eau décantée, les variations sont moins marquées, les pics intervenant au printemps, à l'automne et en hiver (1985). En général les teneurs de l'eau estuarienne sont toujours plus fortes que celles de l'eau décantée. Les valeurs les plus élevées en juin sont de $3,1 \mu\text{g.l}^{-1}$ pour l'eau estuarienne et de $0,8 \mu\text{g.l}^{-1}$ pour l'eau décantée, ce qui reste très faible par rapport aux biomasses phytoplanctoniques rencontrées dans le bassin de Marennes-Oléron ($10 \mu\text{g.l}^{-1}$ de Chla en mai, Héral et al., 1984) ou dans les claires ($100 \mu\text{g.l}^{-1}$ de Chla, en juillet, Zanette et Garnier, 1981). Les plus fortes teneurs de pigments correspondent avec les faibles valeurs de cendre du seston (fig. 9B) indiquant que les fortes teneurs de matières organiques de cette période correspondent à du phytoplancton. Cependant, la forte valeur de l'automne pourrait être due à la forte teneur de phéopigments puisque la majorité de la matière particulaire est d'origine détritique à cette période (Héral et al., 1980). Quand ce type d'eau est stocké dans le bassin, les particules sédimentent sur le fond, y compris les cellules phytoplanctoniques ce qui expliquerait les faibles valeurs de l'eau décantée.

3.2.6. Composition spécifique du phytoplancton

Les groupes qui ont été identifiés sont divisés en 4 taxons : nanoplancton, dinoflagellée, diatomées pennées et diatomées centriques. Seules les diatomées ont été identifiées jusqu'à l'espèce.

La figure 13 montre l'abondance saisonnière du phytoplancton de l'eau estuarienne. Il est généralement considéré que sa composition dépend de la pression du broutage et des changements des caractéristiques climatiques (Henrich, 1962). Les conditions supplémentaires contrôlant

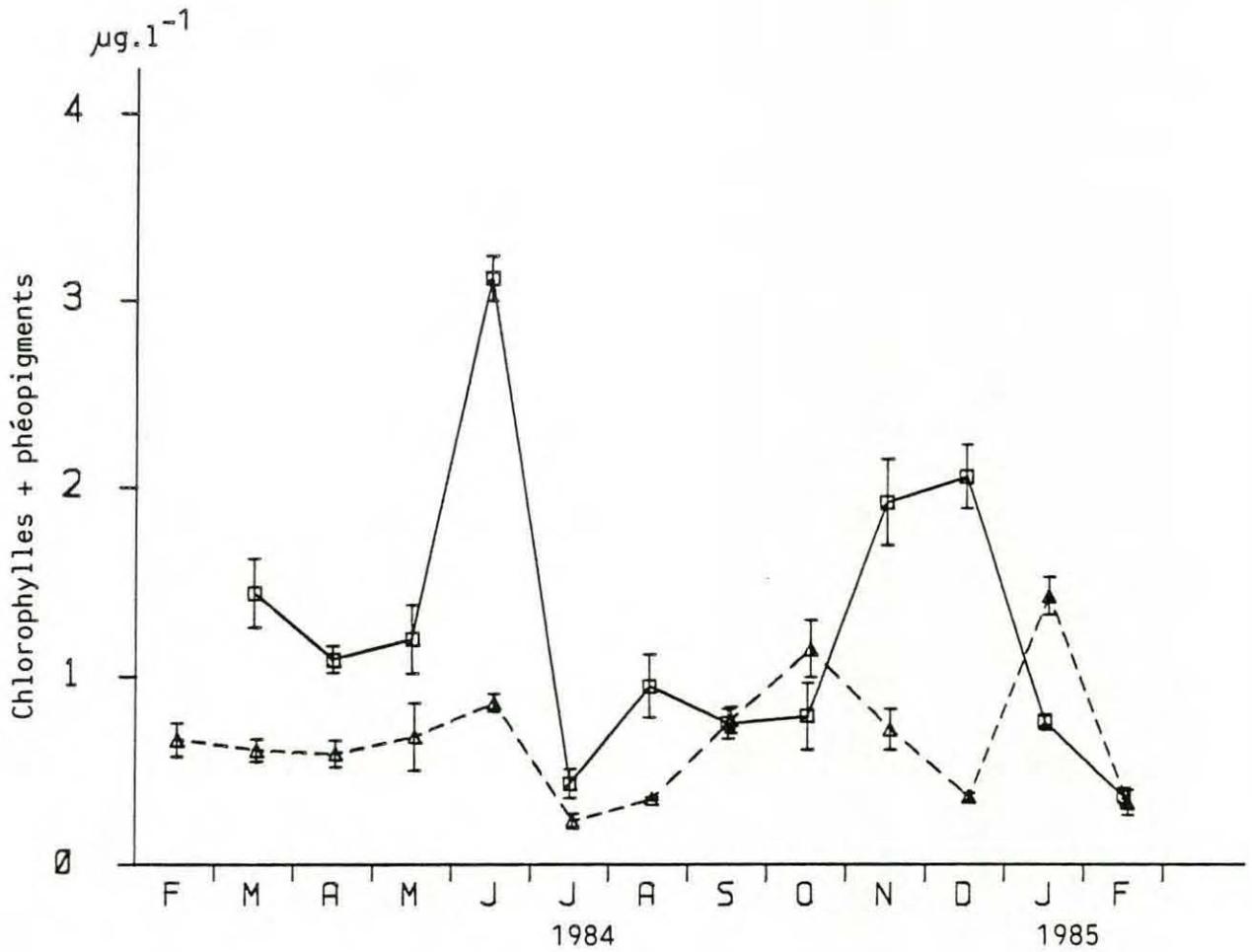


Figure 12 : Evolution saisonnière des pigments chlorophylliens : chlorophylle et phéopigments du seston de l'eau estuarienne (□) et de l'eau décantée (△).

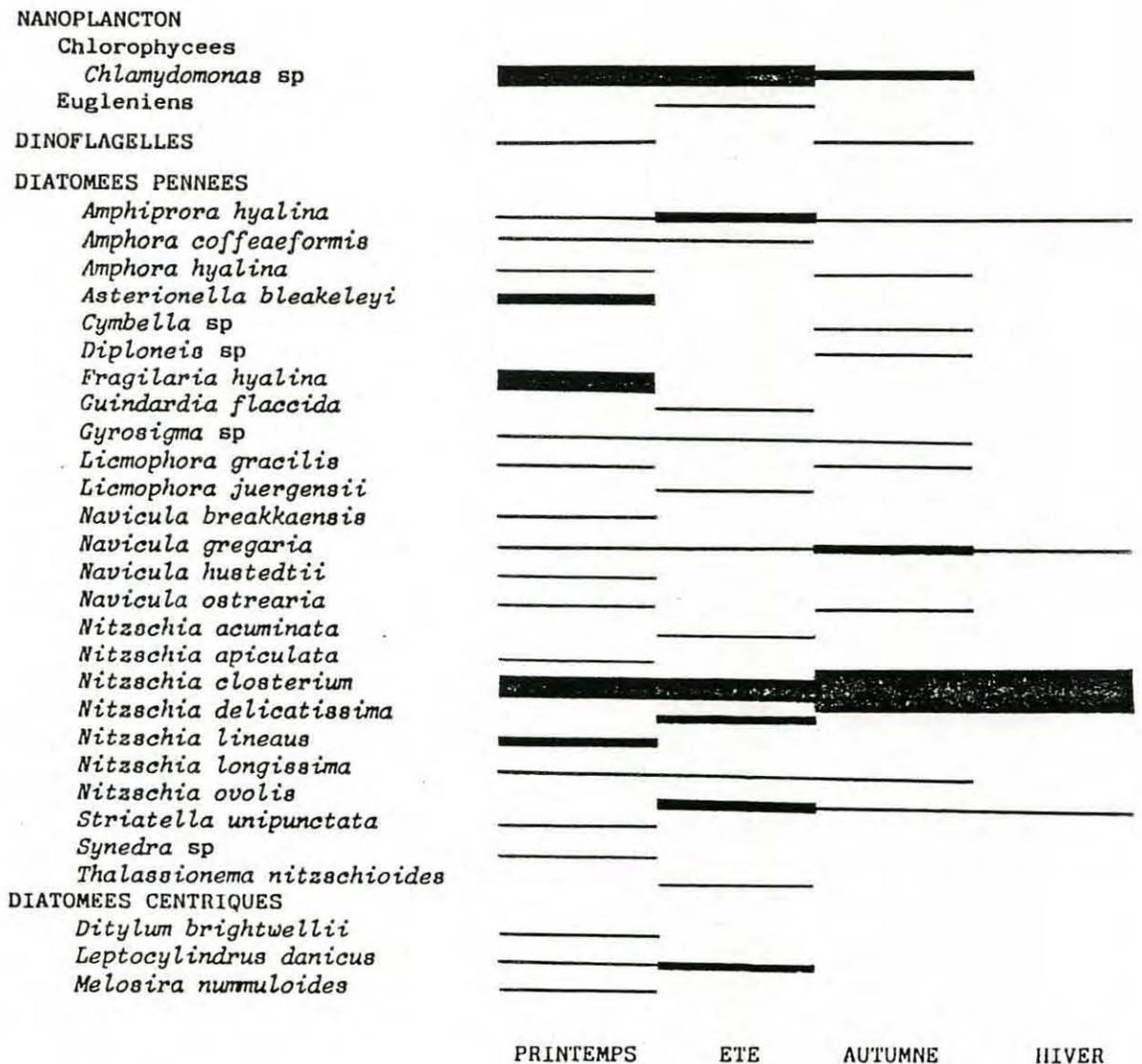


Figure 13 : Proportion des espèces phytoplanctoniques présentes dans l'eau estuarienne, exprimée en pourcentage en fonction de la saison. L'abondance de chaque espèce est divisée par le nombre total de phytoplancton de l'échantillon. Multipliée par cent, l'abondance est rangée par classe de :



les changements saisonniers dans les écosystèmes néritiques sont dus, de plus aux effets des apports des estuaires (Charente et Seudre) et des marées. L'augmentation de la production primaire printanière est suivie par une rapide baisse qui est due à l'action combinée du broutage des populations de mollusques et du zooplancton. De même, l'abondance des larves de bivalves, moules au printemps (Boromthanarat, 1986), huîtres en été (Berthomé et al., 1984) pourrait contribuer à un effort supplémentaire de broutage.

On peut observer que l'espèce *Chlamydomonas* est l'une des plus importantes rencontrées au printemps et à l'automne. Les diatomées *Asterionella bleakeleyi*, *Fragilaria hyalina*, *Nitzschia closterium*, *Nitzschia lineaux* représentent aussi des biomasses élevées au printemps.

Parmi le phytoplancton examiné, la diatomée *Nitzschia closterium* est l'espèce la plus importante qui est dominante toute l'année dans cette expérience. Elle représente près de 80 % du nombre total de cellules algales en automne et en hiver. Cette espèce est caractéristique des milieux lagunaires (Blanc et al., 1972).

La variation saisonnière du phytoplancton dans l'eau décantée est complètement différente de l'eau estuarienne (fig. 14). Il y a un très petit nombre d'espèces au printemps et une très faible quantité en été, automne et hiver, ne permettant pas de réaliser un comptage significatif.

Chlamydomonas sp. est l'espèce la plus abondante au printemps. Plus ou moins dominants on trouve *Fragilaria hyalina* et *Nitzschia closterium*. Les changements de la communauté phytoplanctonique quand l'eau estuarienne est stockée pendant 1 semaine sont largement déterminés par la mortalité des populations, la sédimentation des espèces benthiques et le broutage par le zooplancton et les mollusques qui sont dans les bacs de conditionnement.

3.2.7. Composition biochimique de la matière organique particulière

La variation saisonnière de la composition biochimique de la matière organique particulière est analysée pour les principaux constituants :

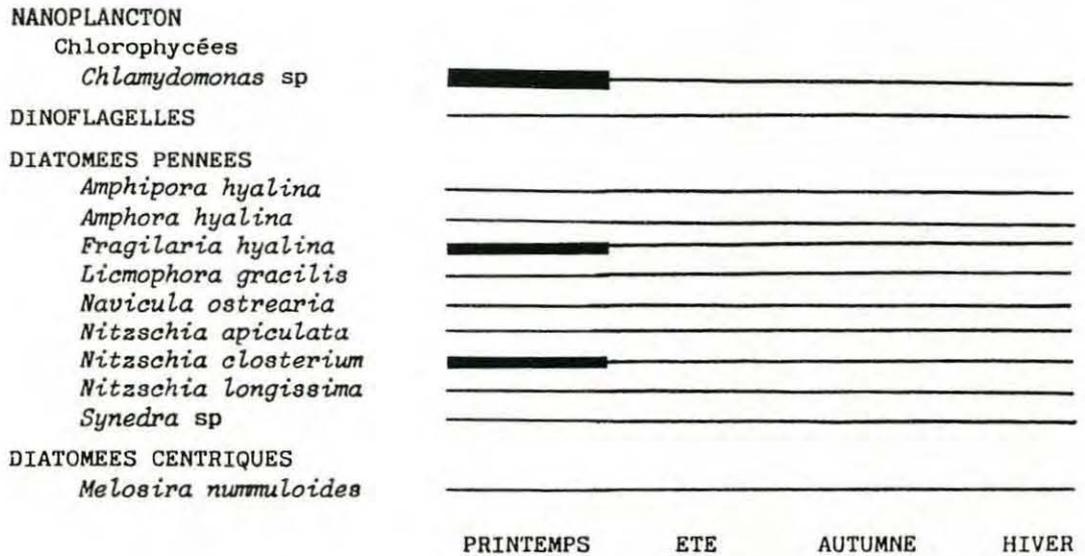


Figure 14 : Proportion des espèces phytoplanctoniques présentes dans l'eau décantée, exprimée en pourcentage en fonction de la saison.

L'abondance de chaque espèce est divisée par le nombre total de phytoplanctontes de l'échantillon. Multipliée par cent, l'abondance est rangée par classe de :

—————	0 à 5 %	■	10 à 25 %
—————	5 à 10 %	■	25 à 100 %

glucides, protides et lipides qui représentent la nourriture potentielle disponible et utilisable par les mollusques (Widdows et al., 1979). Il apparaît des variations saisonnières marquées dans l'eau estuarienne (fig. 15A) et dans l'eau décantée (fig. 15B). Les protéines qui sont le constituant principal atteignent une concentration maximale en automne ($1,16 \text{ mg.l}^{-1}$) pour l'eau estuarienne et au printemps ($0,28 \text{ mg.l}^{-1}$) pour l'eau décantée. Les glucides présentent des concentrations de $0,10 \text{ mg.l}^{-1}$ en été et de $0,50 \text{ mg.l}^{-1}$ en hiver pour l'eau estuarienne et varient de $0,07 \text{ mg.l}^{-1}$ en automne à $0,22 \text{ mg.l}^{-1}$ en été pour l'eau décantée. Les concentrations en lipides augmentent pendant le printemps et au début de l'été dans les deux eaux. Les teneurs sont particulièrement fortes en hiver ($1,10 \text{ mg.l}^{-1}$) pour l'eau estuarienne et en juin ($0,29 \text{ mg.l}^{-1}$) pour l'eau décantée.

La nourriture disponible pour la moule peut être représentée par la somme des concentrations des glucides, protides et lipides. Les valeurs varient de $0,34 \text{ mg.l}^{-1}$ à $2,28 \text{ mg.l}^{-1}$ pour l'eau estuarienne et de $0,21$ à $0,74 \text{ mg.l}^{-1}$ pour l'eau décantée. De la courbe 16 on voit que la poussée phytoplanctonique du mois de juin induit un pic de nourriture marqué tandis qu'en octobre et janvier les apports de nourriture de l'eau estuarienne sont liés à la matière organique détritique d'origine estuarienne (Héral et al., 1984) due à la remise en suspension des particules.

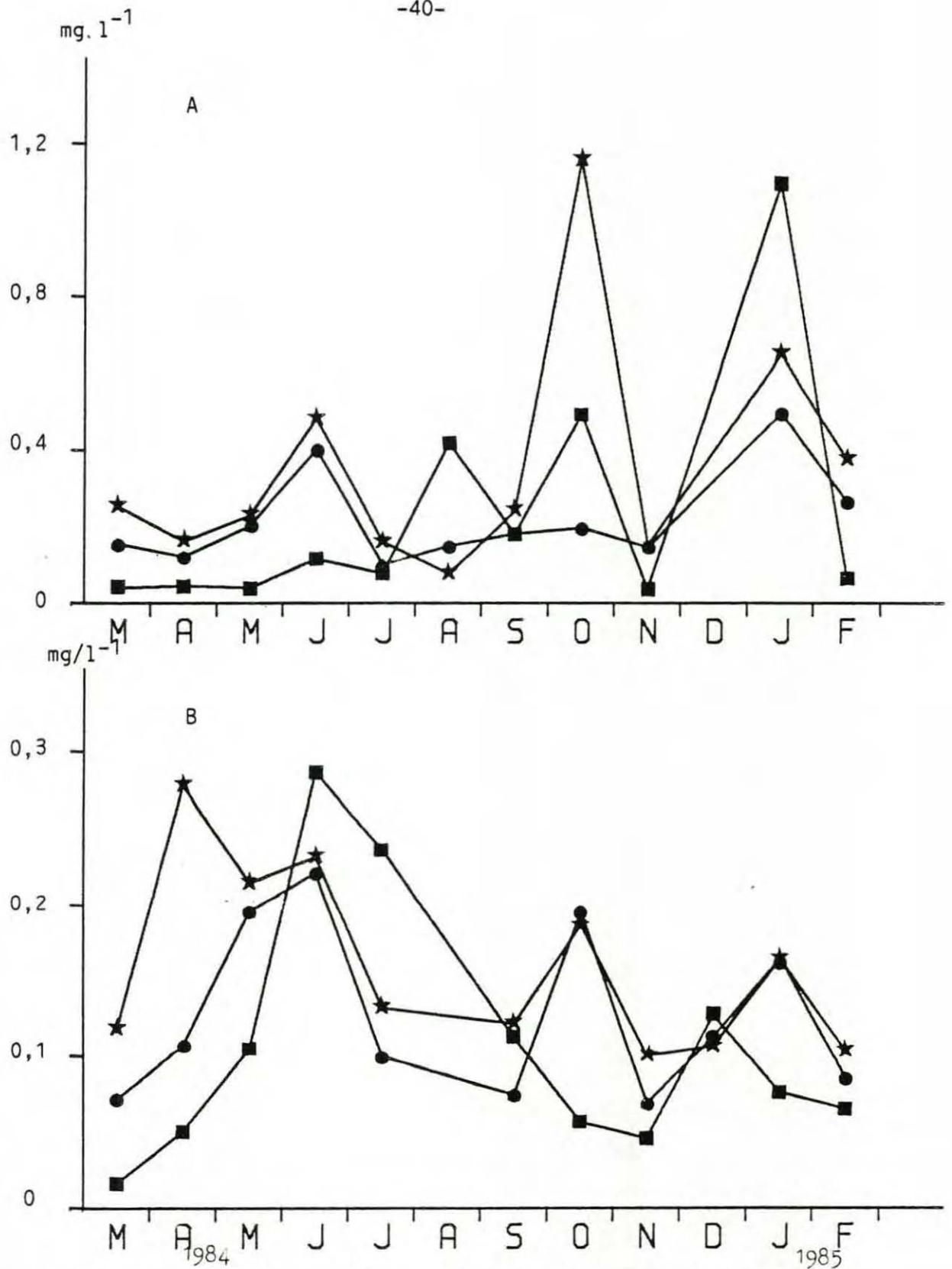


Figure 15 : Variations saisonnières des concentrations en glucide (●), protéine (★) et lipide (■) de la matière organique particulaire de l'eau estuarienne (A) et de l'eau décantée (B).

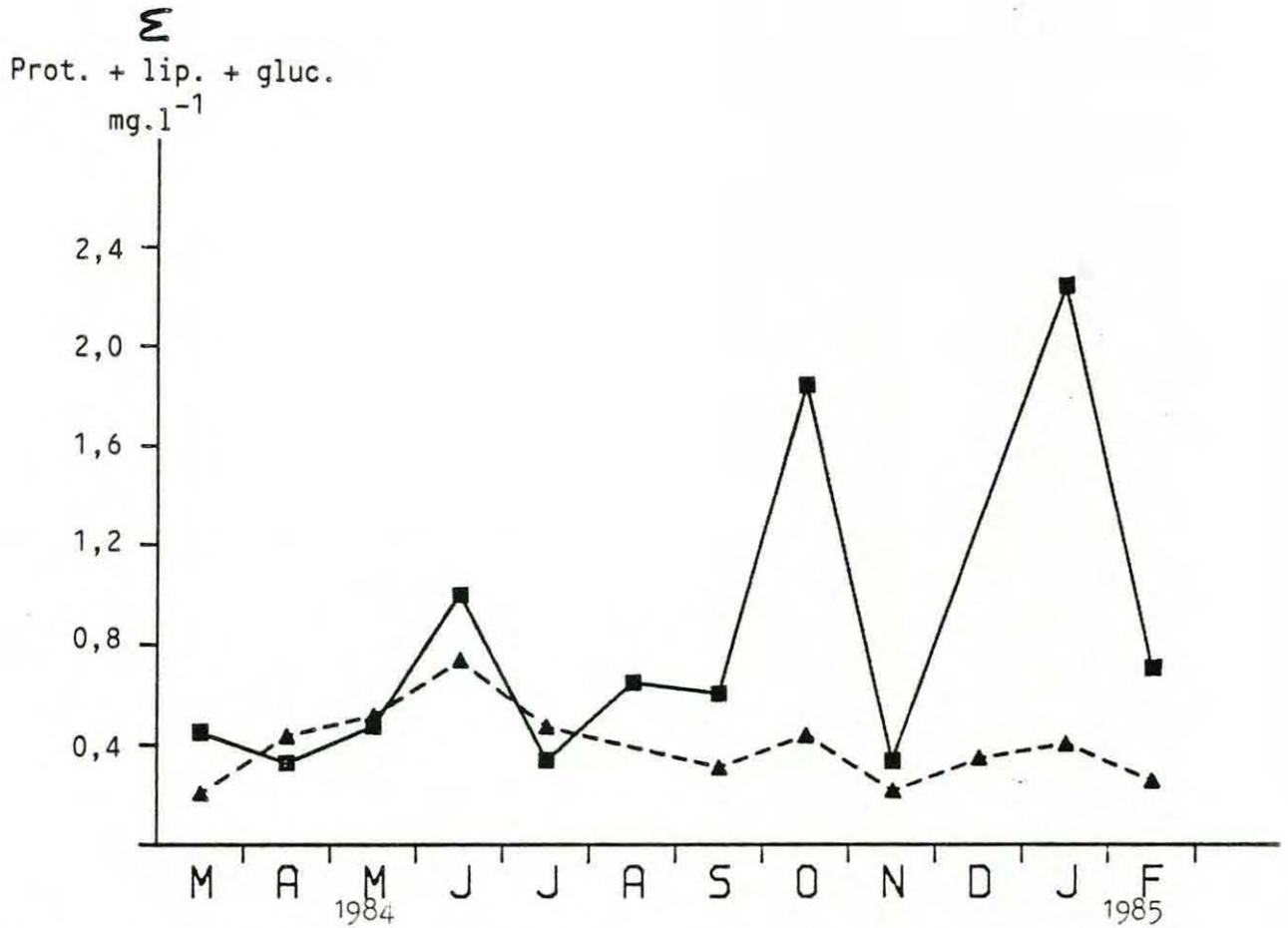


Figure 16 : Variation saisonnière de la quantité de nourriture particulaire potentielle pour la moule de l'eau estuarienne (■) et de l'eau décantée (▲).

CHAPITRE IV : MESURES PHYSIOLOGIQUES : CONSOMMATION, DIGESTION ET METABOLISME.

4.1. La consommation

4.1.1. Introduction

Pour estimer les relations existant entre la nourriture particulière et les moules, il est essentiel de connaître certains détails de la consommation de nourriture par les moules : les quantités consommées, la taille et la qualité de la nourriture.

Il est donc important de connaître les flux alimentaires au niveau de la branchie. Il existe, pour cela, deux méthodes : une méthode directe, basée sur la séparation du siphon inhalant du siphon exhalant, avec laquelle est mesuré le volume d'eau traversant la cavité palléale ; une méthode indirecte, dans laquelle on mesure le niveau d'utilisation par l'animal d'une suspension particulière. La décroissance de cette suspension permet de calculer les quantités d'éléments retenus et par analogie, en considérant que la suspension a été retenue à 100 % lors du passage à travers la branchie, de calculer un taux de filtration. Ce taux de filtration reste bien inférieur à la véritable quantité d'eau qui a traversé la branchie.

Dans les travaux passés, une grande attention a été portée à la nourriture consommée par la faune benthique (pour une revue bibliographique, voir Jorgensen, 1962, 1966 ; Morton, 1973 ; Winter, 1978 ; Newell, 1979). Cependant la plus grande part de ces études, sur les taux d'alimentation des moules, a été réalisée en laboratoire sur de courtes périodes et avec des nourritures artificielles ou cultivées (Davids, 1964 ; Vahl, 1972a ; Jorgensen, 1975b ; Mohlenberg et Riisgard, 1978 ; Hawkins et al., 1983, Famme et Kofoeld, 1983 ; Hawkins et Bayne, 1984, 1985). Ces études ont été réalisées sur les relations existantes entre le taux de filtration et l'utilisation de suspensions algales, sous différentes conditions de température et de taille des moules. Très peu d'entre elles portent sur la nourriture consommée dans des conditions naturelles.

En terme d'aménagement de bassin occupé par des stocks de mollusques cultivés, la connaissance de l'alimentation des animaux est importante. En France, il n'avait pas encore été développé d'études portant sur la biologie alimentaire des moules en fonction de la saison. Ainsi pour obtenir des résultats sur les quantités de nourriture consommée par les moules dans le bassin de Marennes-Oléron, des expériences ont été réalisées pendant un an, dans des conditions naturelles, en pompant de l'eau directement dans le milieu. Ces expériences sont répétées après avoir laissé l'eau décanter pendant une semaine. Les taux de filtration mesurés par une méthode indirecte en flux continu, seront calculés à partir du nombre des particules, des teneurs en chlorophylles et phéopigments particulaires, des poids de seston et de la biodéposition minérale. Pour obtenir plus d'information sur la nourriture, les classes de taille des particules et les espèces algales seront déterminées.

4.1.2. Résultats et discussion

4.1.2.1. Expériences sous condition d'eau estuarienne

4.1.2.1.1. Quantité de particules retenues

La quantité et la qualité de nourriture retenue par les moules ne dépendent pas seulement des volumes d'eau traversant les branchies, mais aussi de l'efficacité de rétention des branchies pour des particules de taille et de formes différentes. Les variations saisonnières de cette rétention seront exprimées en nombre (fig. 17) et volume (fig. 18A) de particules retenues, et en efficacité de rétention (fig. 18B) pour des particules de 1 à 14 μm de diamètre équivalent sphère (DES).

Les moules filtrent un grand nombre de petites particules entre 1 et 4 μm DES, tout au long de l'année (fig. 17), puis ce nombre décroît avec l'augmentation de la taille des particules. Le plus grand nombre de particules retenues a été de $24,5 \times 10^5$ particules de 1,1 μm DES par heure et par g de chair sèche, au début du printemps, et le minimum est de 1×10^3 particules de 13,7 μm DES par heure et par g de chair sèche en été et au milieu de l'hiver. Ce nombre de particules retenues coïncide avec la quantité de seston disponible et avec le taux de filtration aux mêmes périodes.

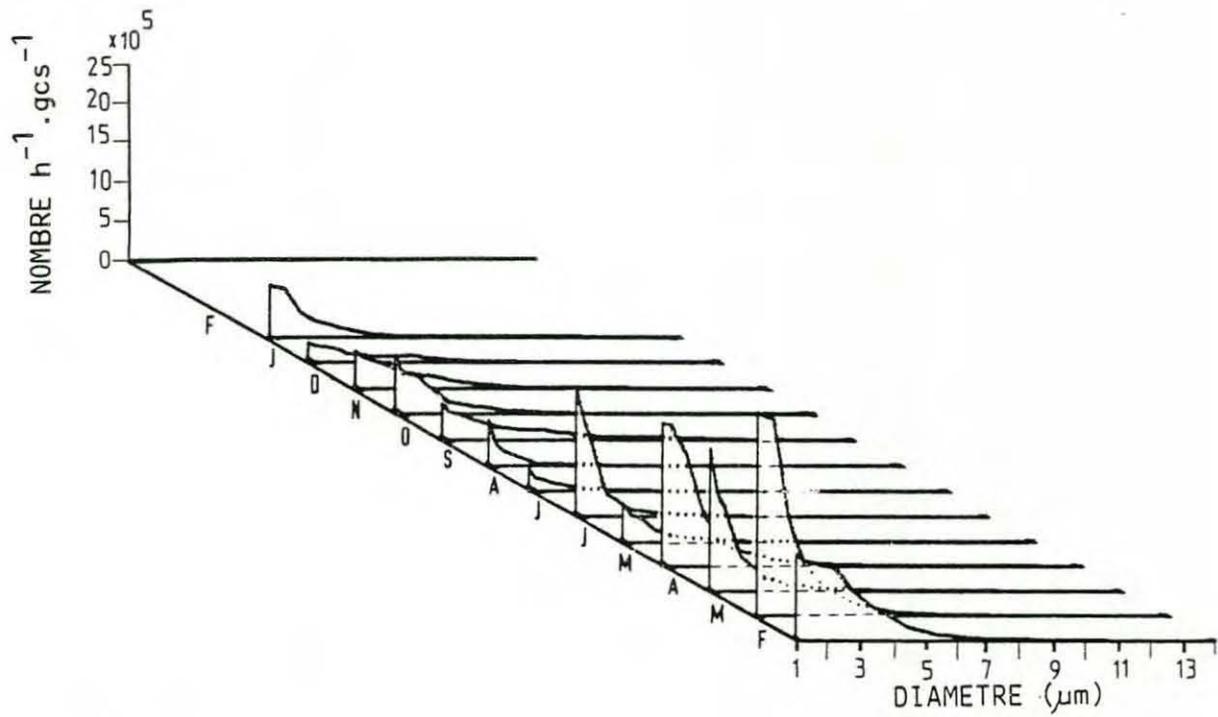


Figure 17 : Nombre de particules de l'eau estuarienne retenu par Mytilus edulis en fonction de leur taille.

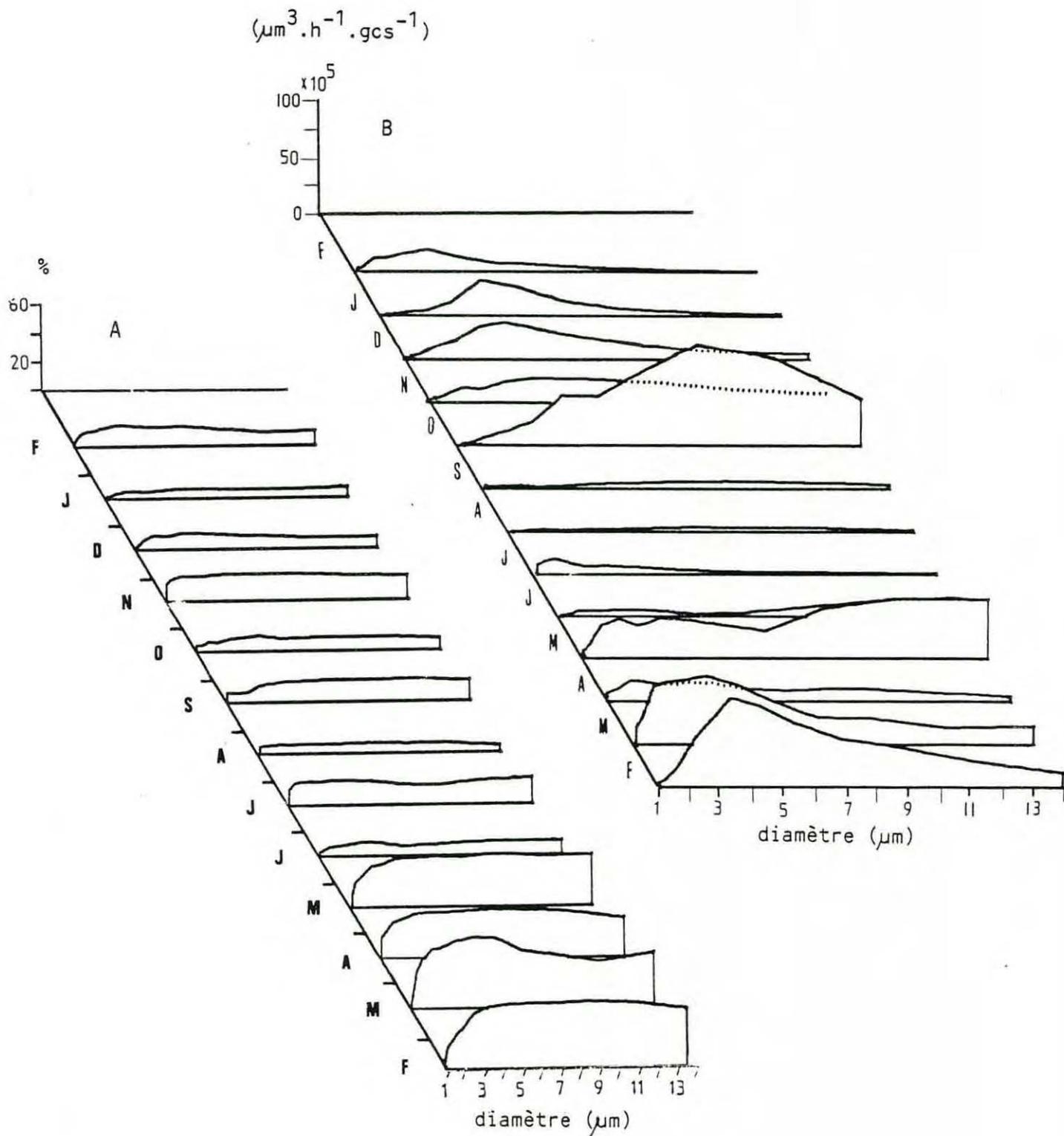


Figure 18 : Efficacité de rétention (A) et volume moyen de particules retenues (B) par *Mytilus edulis* en eau estuarienne en fonction de la taille des particules

L'efficacité de rétention, exprimée en pourcentage de particules retenues par la branchie (fig. 18A), montre un schéma bien défini. En général, elle est forte pour une large gamme de taille de particules en fonction de la quantité de particules disponible. Pour la même gamme de taille, présentant le maximum d'efficacité de rétention, le plus fort taux de rétention a été observé en mars avec environ 50 % et le plus faible en janvier avec 6 %.

Pour exprimer de manière générale l'efficacité de rétention, une moyenne des résultats obtenus de février 1984 à février 1985 a été effectuée en considérant que les particules de la classe de taille de 3,8 à 4,8 μm DES ont été retenues totalement, le nombre de particules retenues dans les autres classes de taille étant exprimé en pourcentage du nombre de particules de la classe 3,8 à 4,8 μm DES (fig. 19). Il apparaît ainsi que l'efficacité de rétention décroît légèrement pour des particules de 2,7 μm DES avec environ 89 % de particules retenues par rapport à celles de la gamme de taille de 3,8 à 4,8 μm DES. En dessous de 2,7 μm DES, l'efficacité de rétention chute rapidement surtout pour les particules inférieures à 1,7 μm DES.

Le rôle des cils latéro-frontaux (chapitre I) peut expliquer les pourcentages de particules retenues par *Mytilus edulis* en fonction de la taille des particules. La moyenne annuelle de l'efficacité de rétention est en accord avec les résultats de Vahl (1972a) qui montrent que *Mytilus edulis* retient 80 % des particules de 2 μm DES et qu'il y a une décroissance rapide de la rétention pour les particules de taille inférieure, la rétention étant la meilleure à 4 μm DES. De même, la rétention des petites particules correspond à ce qui a été décrit par Jorgensen (1975b) et Mohlenberg et Riisgard (1978), montrant qu'en dessous de la gamme de 3 à 5 μm DES, l'efficacité décroît rapidement. La majorité des cellules phytoplanctoniques comprises entre 3 et 5 μm de diamètre peut donc être efficacement consommée par *Mytilus edulis* (Foster-Smith, 1975b).

Par ailleurs, dans cette expérience, il a été observé que le nombre de particules de la gamme de taille 0,7 - 0,9 μm DES sortant de la chambre expérimentale où sont les moules est supérieur à celui sortant du bac témoin, donnant ainsi une rétention négative pour cette gamme de

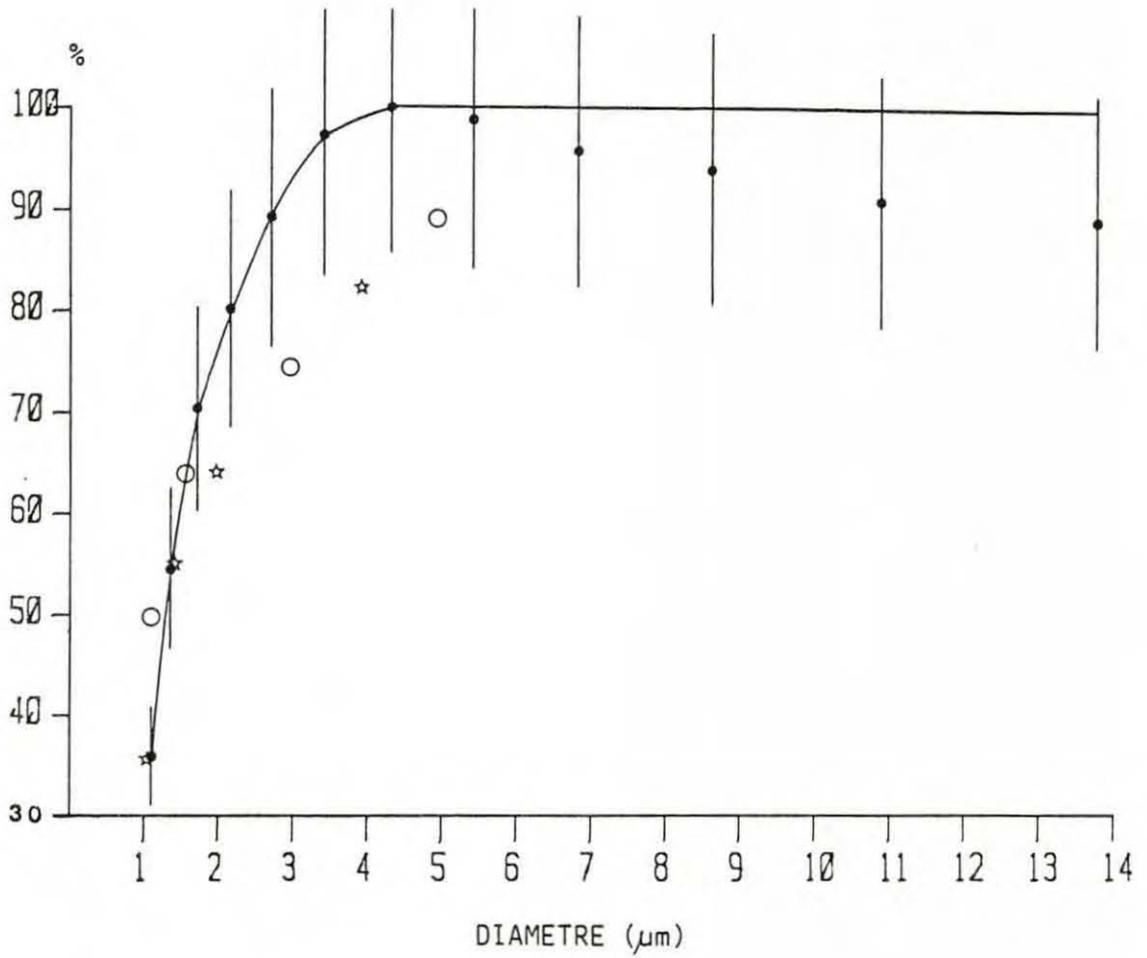


Figure 19 : Moyenne annuelle de l'efficacité de rétention de *Mytilus edulis* pour des particules de différentes tailles dans l'eau estuarienne (●).
(○) Jørgensen (1975), (☆) Møhlenberg et Riisgård (1978).

taille (tableau 4). Ce phénomène a ainsi été observé par Vahl (1972a) pour la gamme de taille de 1,45 à 1,49 μm DES. L'apparition de ces particules de petite taille peut provenir du décrochement des bactéries de leur support, ou de la dilacération de colonies bactériennes due à un effet mécanique des battements ciliaires. Les bactéries étant trop petites pour être retenues par les branchies sont libérées dans le milieu. En effet, Wright et al. (1982) rapportent que *Mytilus edulis* ne peut pas capturer les bactéries d'un diamètre moyen d'environ 0,5 μm . Cependant ils trouvent que *Geukensia demissa* (actuellement *Modiolus demissus*) peut capturer ces bactéries avec efficacité, et que la distance axiale entre les cirres est de 0,7 μm pour cette espèce.

Les spectres de rétention des particules ont été déterminés pour de nombreux mollusques. Plusieurs espèces présentent des efficacités de rétention comparables à celles observées pour *Mytilus edulis*. 70 % des particules de 7 μm DES sont très peu retenus (Vahl, 1972b). Haven et Morales-Alamo (1970) et Palmer et Willimas (1980) montrent que *Crassostrea virginica* retient 100 % des particules de 3 μm DES mais que la rétention est aussi significative pour les tailles de 1 à 3 μm DES. *Crassostrea gigas* peut retenir des particules supérieures à 7,6 μm avec une efficacité élevée (Fiala Médioni et Copello, 1985 ; Deslous-Paoli, 1985).

D'un point de vue physiologique, les résultats sont plus significatifs quand ils sont présentés en terme de volume de particules retenues. Ceci peut permettre de mieux comprendre les catégories importantes de particules. Le volume de nourriture retenue par les moules varie saisonnièrement (fig. 18B). En hiver (février 1984), les moules retiennent une très grande quantité de petites particules de la gamme de taille comprise entre 3,4 et 5,4 μm DES (en moyenne $68 \times 10^5 \mu\text{m}^3$), mais seulement $29 \times 10^5 \mu\text{m}^3$ des particules de 8,6 et 10,8 μm DES. A l'inverse en été et automne, les volumes retenus le sont plus dans les tailles élevées comprises entre 6,8 et 10,8 μm DES ($46 \times 10^4 \mu\text{m}^3$ en août et $77 \times 10^5 \mu\text{m}^3$ en octobre) que pour les autres gammes de taille. De même, au printemps, le volume de particules retenues le plus important ($51 \times 10^5 \mu\text{m}^3$) correspond à la gamme de taille de 8,6 et 13,5 μm DES.

Tableau 4 : Efficacité de rétention par *Mytilus edulis* pour des particules comprises entre 0,6 et 0,8, et, entre 0,8 et 1,0 μm DES dans l'eau estuarienne.

MOIS	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F
0,6 à 0,8	-29,64	-38,47	-9,48	-25,32	-5,33	-8,46	0	0	0	0	0	-0,93	-11,35
0,8 à 1,0	-15,80	-18,28	-3,90	-5,71	-1,20	-4,32	-2,34	-3,54	-5,84	-6,70	-6,39	-0,97	-3,50

Tableau 5 : Consommation moyenne par Mytilus edulis des espèces dominantes de phytoplancton (10^3 cellules.h⁻¹.gcs⁻¹) présentes dans l'eau estuarienne (résultats regroupés par saison).

Espèces	Dimension µm	Printemps x10 ³ C.h ⁻¹ .gcs ⁻¹	Eté x10 ³ C.h ⁻¹ .gcs ⁻¹	Automne x10 ³ C.h ⁻¹ .gcs ⁻¹	Hiver x10 ³ C.h ⁻¹ .gcs ⁻¹
Nannoplancton Chlorophycées <u>Chlamydomonas sp.</u>	20	149,4	27,0	-	-
Diatomées Pennées					
<u>Amphiprora hyalina</u>	20-30	-	8,4	-	-
<u>Asterionella bleakeleyi</u>	45-65 colonies	28,5	-	-	-
<u>Fragilaria hyalina</u>	50-80	118,1	-	-	-
<u>Nitzschia acuminata</u>	40	-	36,9	-	-
<u>Nitzschia closterium</u>	40-50	145,6	51,9	189,3	45,9
<u>Nitzschia longissima</u>	60-100	158,2	-	-	-
Total		670,2	145,0	227,3	48,5

Les volumes retenus chaque mois pour les différentes classes de taille, semblent être corrélés avec la quantité de particules de même taille disponible dans le milieu. En hiver ce sont les petites particules qui dominent, alors qu'en automne il y a un accroissement de l'importance relative des particules plus grosses (fig. 10). En été, la faible quantité de particules dans l'eau, alliée avec l'état de repos sexuel des moules, entraîne la rétention de volumes faibles de particules.

4.1.2.1.2. Taux de filtration

En considérant les classes de taille de particules comprises entre 2,15 et 6,8 μm qui sont retenues avec la meilleure efficacité, le taux de filtration est calculé pour des moules de 40 mm de longueur, et exprimé en $\text{l.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ de chair sèche (fig. 20A).

De nombreux auteurs décrivent une augmentation du taux de filtration avec l'accroissement en taille des individus (Jorgensen, 1949, 1960, 1975 a, b ; Vahl, 1973 ; Winter, 1973 ; Thompson et Bayne, 1974). Ainsi, l'uniformité de la taille des individus expérimentés dans cette étude, met en évidence les variations saisonnières du taux de filtration qui restent relativement similaires en valeur et en variation dans les deux types d'alimentation. Pour la gamme de tailles utilisée dans le calcul (2,15 à 6,8 μm de diamètre), le taux de filtration est similaire à celle estimée à partir des dosages de chlorophylles et phéopigments ce qui suggère que la taille des cellules phytoplanctoniques dominantes se situe dans la gamme de tailles utilisée pour le calcul du taux de filtration à partir du nombre de particules. Le taux de filtration est minimum pendant l'été (2,34 à 5,66 $\text{l.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$) et l'automne (2,96 à 5,89 $\text{l.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$) et l'hiver (1,65 à 4,50 $\text{l.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$). Les valeurs maximales ont été enregistrées à la fin de l'hiver et durant le printemps (9,34 à 17,95 $\text{l.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$).

La moyenne des taux de filtration calculée à partir du nombre des particules consommées pendant la période la plus active (du mois de février au mois de mai) est de 12,5 $\text{l.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$, en présence d'une température moyenne sur ces 4 mois de 11,3°C et d'une salinité de 30,6 ‰. Cette gamme de taux de filtration comprise entre 10,5 et 16,4 $\text{l.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$ ou entre 2,3 et 2,7 $\text{l.h}^{-1}.\text{individu}^{-1}$ est en accord avec les

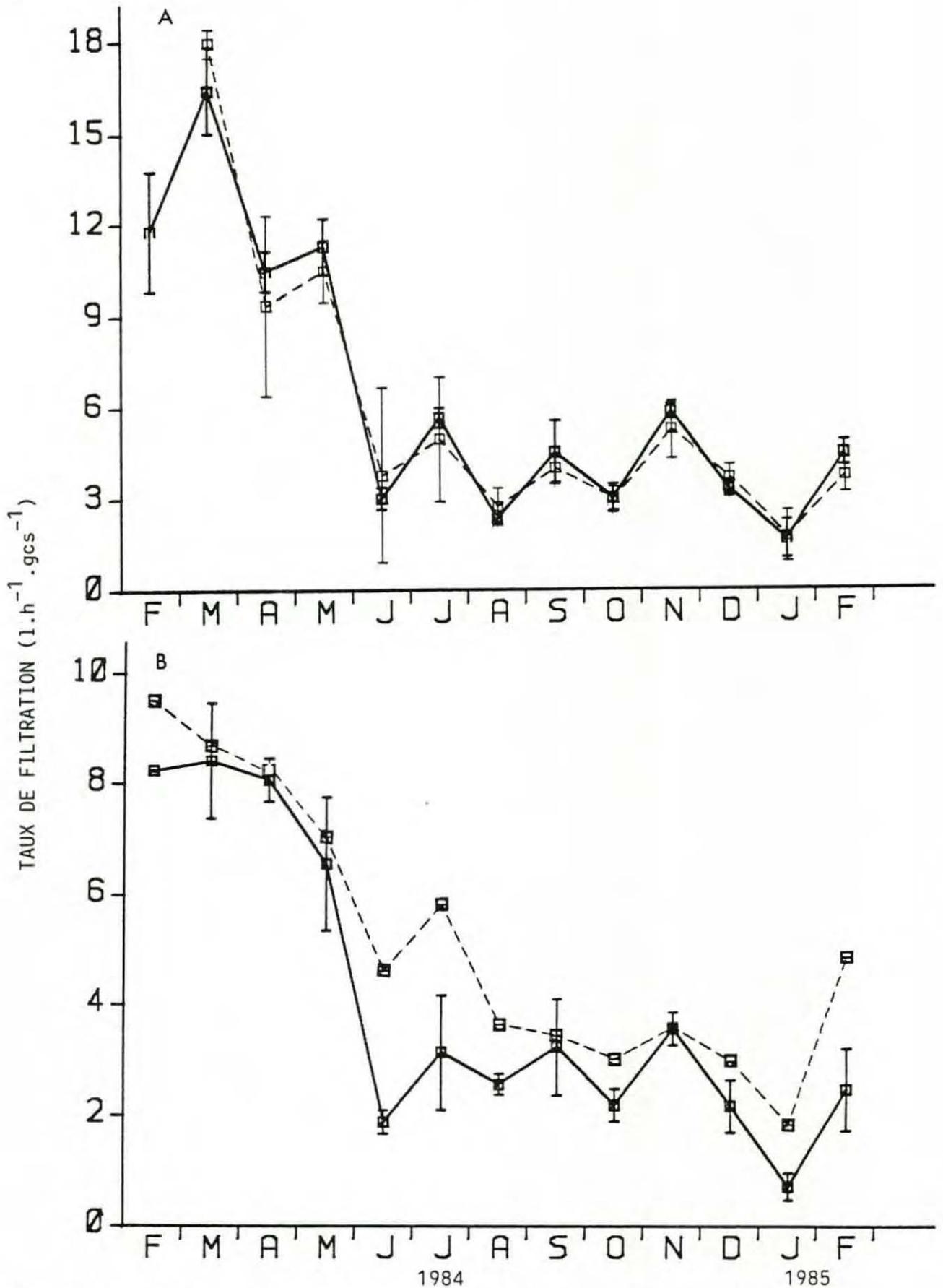


Figure 20 : Evolution mensuelle du taux de filtration de *Mytilus edulis* expérimentée en eau estuarienne :

A : calculé à partir du nombre de particules (—) et des chlorophylles et phéopigments (---).

B : calculé à partir du seston consommé (—) et des biodépôts minéraux (---).

résultats décrits dans la littérature à partir d'expérience où les animaux sont nourris avec des cultures algales. Pour des moules de taille identique (40 mm), Jorgensen (1975b) calcule, avec des cellules algales centrées sur 5 μm de diamètre, des taux de filtration de 2,4 à 3,0 $\text{l.h}^{-1}.\text{individu}^{-1}$, et, Walne (1972) donne 2,6 $\text{l.h}^{-1}.\text{individu}^{-1}$. Par une autre méthode, en mesurant le nombre de diatomées rajouté à un aquarium pour garder un niveau cellulaire constant, alors que des moules consomment la culture, Riisgard et Mohlenberg (1979) obtiennent un taux de filtration de 16 $\text{l.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$. Cependant en dehors de cette période de forte activité, du mois de juin au mois de février, le taux de filtration a été estimé dans cette étude, entre 1,6 et 6,0 $\text{l.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$ ou 0,5 à 1,8 $\text{l.h}^{-1}.\text{individu}^{-1}$. Les données de la littérature indiquent aussi des valeurs très similaires. Foster-Smith (1975b) enregistre des taux de filtration de 1,4 $\text{l.h}^{-1}.\text{individu}^{-1}$ pour des moules de 4,5 à 5,2 cm de longueur nourries avec *Phaeodactylum tricorutum*. Jorgensen (1960) trouve 1,6 $\text{l.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$ avec une suspension de graphite. Mohlenberg et Riisgard (1979) rapportent un taux de filtration de 6 à 7 $\text{l.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$, Vahl (1973) trouve environ 4 $\text{l.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$ et Walne (1972) 3 $\text{l.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$ pour la même espèce.

Les fluctuations du taux de filtration sont principalement dues à l'extrême sensibilité des bivalves aux changements mécaniques et chimiques, et à l'influence de la quantité et de la qualité de la nourriture (Winter, 1973). Il observe des taux de filtration de 2,4 et 1,3 $\text{l.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$ correspondant à des concentrations respectivement de 20×10^6 et 40×10^6 cellules de *Dunaliella*. En général, cependant il y a un accroissement rapide du taux de filtration jusqu'à un plateau, avec l'augmentation de la concentration particulaire, à partir d'un minimum de débit parallél nécessaire pour assurer l'oxygénation des branchies. Puis à partir d'un certain point, un nouvel accroissement de la concentration particulaire entraîne un déclin du taux de filtration (Winter, 1978 ; Widdows et al., 1979).

Surimposé à de telles variations à court terme du taux de filtration, il existe une réponse de cette fonction à la fois aux variations de température, à la disponibilité en nourriture et aux variations cycliques de la condition physiologique des individus associées à la demande en énergie de la gamétogenèse (Bayne et Widdows,

1978 ; Newell et Bayne, 1980). Le taux de filtration est donc dépendant à la fois de la concentration en nourriture et des habitudes alimentaires de l'animal. Les observations de cette étude, pendant le printemps, coïncident exactement avec la période de ponte observée dans le bassin de Marennes-Oléron par Boromthanasat (1986), le taux de filtration redevenant bas immédiatement après la ponte (au mois de juin). Les moules ont alors une condition faible (Bayne et al., 1978, 1981 ; Boromthanasat, 1986).

Le taux de filtration peut aussi être obtenu à partir de la fraction minérale biodéposée (fèces + pseudofèces) et du seston total consommé (fig. 20B). Ces valeurs varient de la même façon que celles calculées à partir des chlorophylles et phéopigments et du nombre de particules, mais restent plus faibles tout au long de l'année. Les moyennes annuelles du taux de filtration ainsi calculées sont alors de $5,3 \text{ l.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$ pour le calcul à partir de la biodéposition minérale et de $4,2 \text{ l.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$ à partir du seston total. Les valeurs plus faibles obtenues à partir de la biodéposition minérale et du seston total viennent vraisemblablement du fait que toute la gamme de taille des particules est prise en considération contrairement à ce qui se passe lorsque l'on utilise les gammes de taille où la rétention est la meilleure ($2,15$ à $6,8 \mu\text{m}$) et les chlorophylles et phéopigments.

4.1.2.1.3. Consommation de phytoplancton

Parmi les éléments les plus connus dans la consommation de *Mytilus edulis* se trouve le phytoplancton. Ce sont les diatomées pennées qui sont le plus fréquemment consommées parmi les espèces déterminées (tableau 5). La consommation relative de phytoplancton par les moules montre une corrélation directe avec leur présence dans l'environnement (fig. 13). Les moules ne semblent donc pas sélectionner cette nourriture contrairement à ce qu'ont constaté Shumway et al. (1985) pour *Ostrea edulis*.

C'est pendant les blooms phytoplanctoniques printaniers que les moules consomment les plus grandes quantités de cellules ($670,2 \times 10^3 \text{ C.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$). Ainsi le taux de filtration est le plus actif à cette période (fig. 17). En hiver, la faible disponibilité du phytoplancton entraîne une faible consommation ($48,5 \times 10^3 \text{ C.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$). De nombreux laboratoires ont étudié l'effet de la concentration en nourriture sur l'alimentation des moules. Thompson et Bayne (1972) signalent que *Mytilus*

edulis répond à un stimulus trophique par un accroissement de son taux de filtration jusqu'à un niveau de routine. De même Tenore et Dunstan (1973) démontrent en mesurant l'activité de filtration de 3 lamellibranches, que la quantité de nourriture retenue s'accroît avec l'augmentation de la concentration en nourriture.

Les *Chlamydomonas*, et les diatomées *Fragilaria* et *Nitzschia* sont les principales espèces utilisées par les moules au printemps. La diatomée *Nitzschia closterium* est présente tout au long de l'année, et représente la nourriture phytoplanctonique la plus importante pour les moules dans le bassin de Marennes-Oléron. Les quantités de *Nitzschia closterium* consommées par les moules sont comprises entre $45,9 \times 10^3$ et $189,3 \times 10^3$ C.h⁻¹.gcs⁻¹ ce qui correspond à 95, 83, 35 et 22 pour cent du phytoplancton total consommé respectivement pendant l'hiver, l'automne, l'été et le printemps.

La part représentée par le phytoplancton vivant est importante qualitativement pour l'alimentation des moules (Boje, 1965), mais les bactéries et les détritiques y contribuent aussi. Field (1922) et Bayne et al. (1976b) signalent qu'environ la moitié de la nourriture consommée par *Mytilus edulis* correspond à du matériel détritique.

4.1.2.2. Expériences en condition d'eau décantée

4.1.2.2.1. Quantité de particules retenues

La rétention de particules, dans des conditions d'eau décantée, est similaire à celle constatée dans les conditions d'eau estuarienne. La taille et le nombre de particules retenues est en relation avec celles qui sont disponibles dans le milieu, et avec la condition physiologique des animaux.

La taille des particules les plus retenues est celle comprise entre 1 et 3 um DES (fig. 21). C'est de février à mai que le nombre de particules retenues est le plus fort (en moyenne 26×10^4 particules.h⁻¹.gcs⁻¹), et de juin à août qu'il est le plus faible (en moyenne 3×10^4 particules h⁻¹.gcs⁻¹). L'efficacité de rétention saisonnière enregistrée dans les conditions d'eau décantée est plus

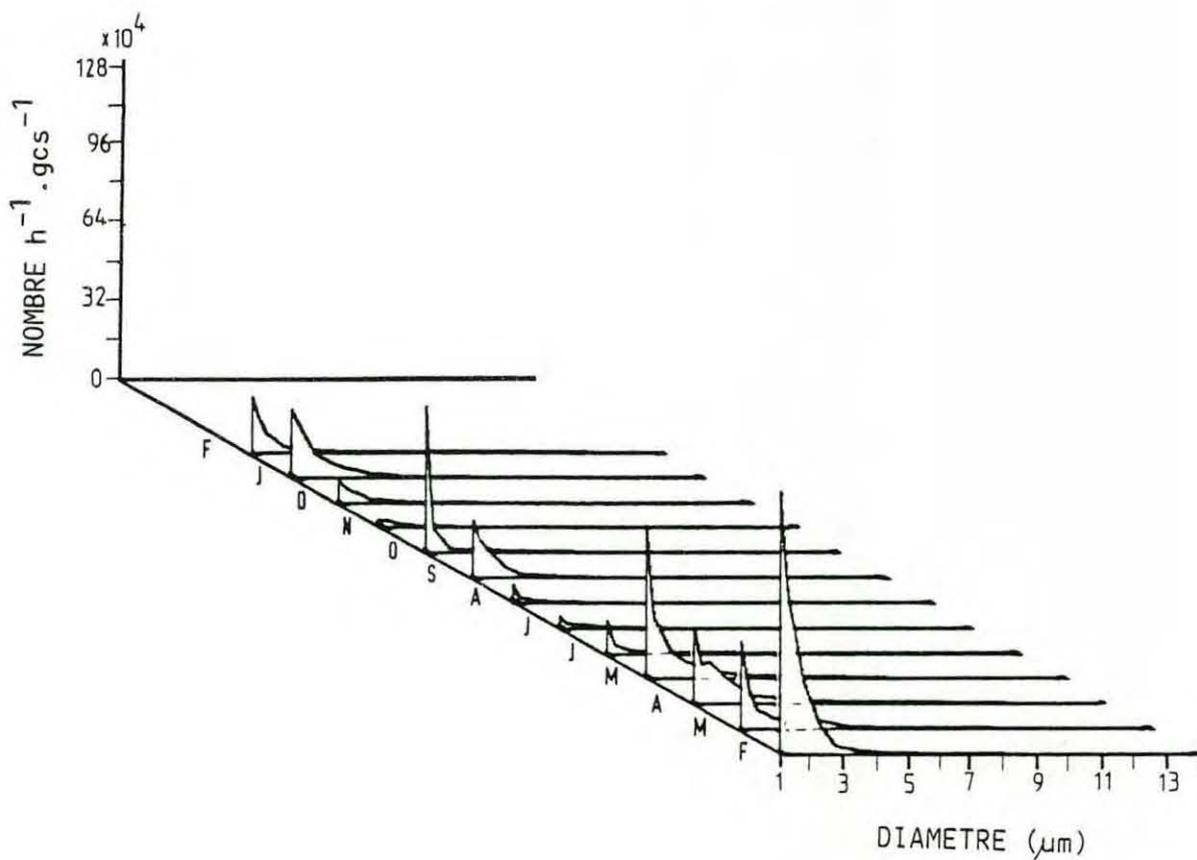


Figure 21 : Nombre de particules de l'eau décantée retenu par Mytilus edulis en fonction de leur taille.

irrégulière (fig. 22A) que dans les conditions d'eau estuarienne (fig. 18A). En février 1984, l'efficacité de rétention diminue avec l'augmentation de taille des particules, et inversement au mois de mars. On observe la même chose en fonction des volumes particuliers (fig. 22B).

La moyenne annuelle met en évidence un taux de rétention maximum pour la classe de taille comprise entre 4,8 et 6,0 μm DES. Par rapport à la classe de taille de 4,8 à 6,0 μm DES, l'efficacité de rétention des particules de 2,7 μm DES représente 99 % puis chute pour les tailles inférieures (fig. 23). L'efficacité de rétention est encore supérieure à 55 % pour des particules de 1,1 μm DES.

La relation entre le nombre ou le volume de particules de chaque classe de taille dans l'eau, et le nombre ou le volume de particules retenues établi dans cette étude est en accord avec les travaux précédents qui décrivent *Mytilus edulis* comme un filtreur non sélectif, les branchies retenant les particules supérieures à 2 μm DES avec une efficacité de 100 % (David, 1964 ; Vahl, 1972a ; Jorgensen, 1975b ; Widdows et al., 1979).

Les particules d'une taille comprise entre 1 et 5 μm DES en suspension dans l'eau de mer jouent un rôle important dans l'alimentation des moules puisqu'elles représentent une fraction importante de la ration alimentaire (fig. 17) bien que leur valeur nutritive n'ait pas été déterminée. Jorgensen (1966) signale que le nanoplancton et l'ultraplancton ($< 5 \mu\text{m}$) sont très importants dans l'alimentation des lamelibranches. De même, Rosenberg et Loo (1983) montrent qu'un accroissement du contenu énergétique de la moule bleue pendant l'été, en Suède, est apparemment dû à la quantité de phytoplancton de taille inférieure à 5 μm qui représente 70 % de l'énergie totale disponible.

4.1.2.2.2. Taux de filtration

Les taux de filtration enregistrés sous des conditions d'eau décantée, c'est à dire en présence de faibles concentrations particulières (nombre de particules compris entre 35,9 et 275,4 $\times 10^3$ par cm^3), varient plus ou moins de façon similaire à ce que nous avons enregistré sous des

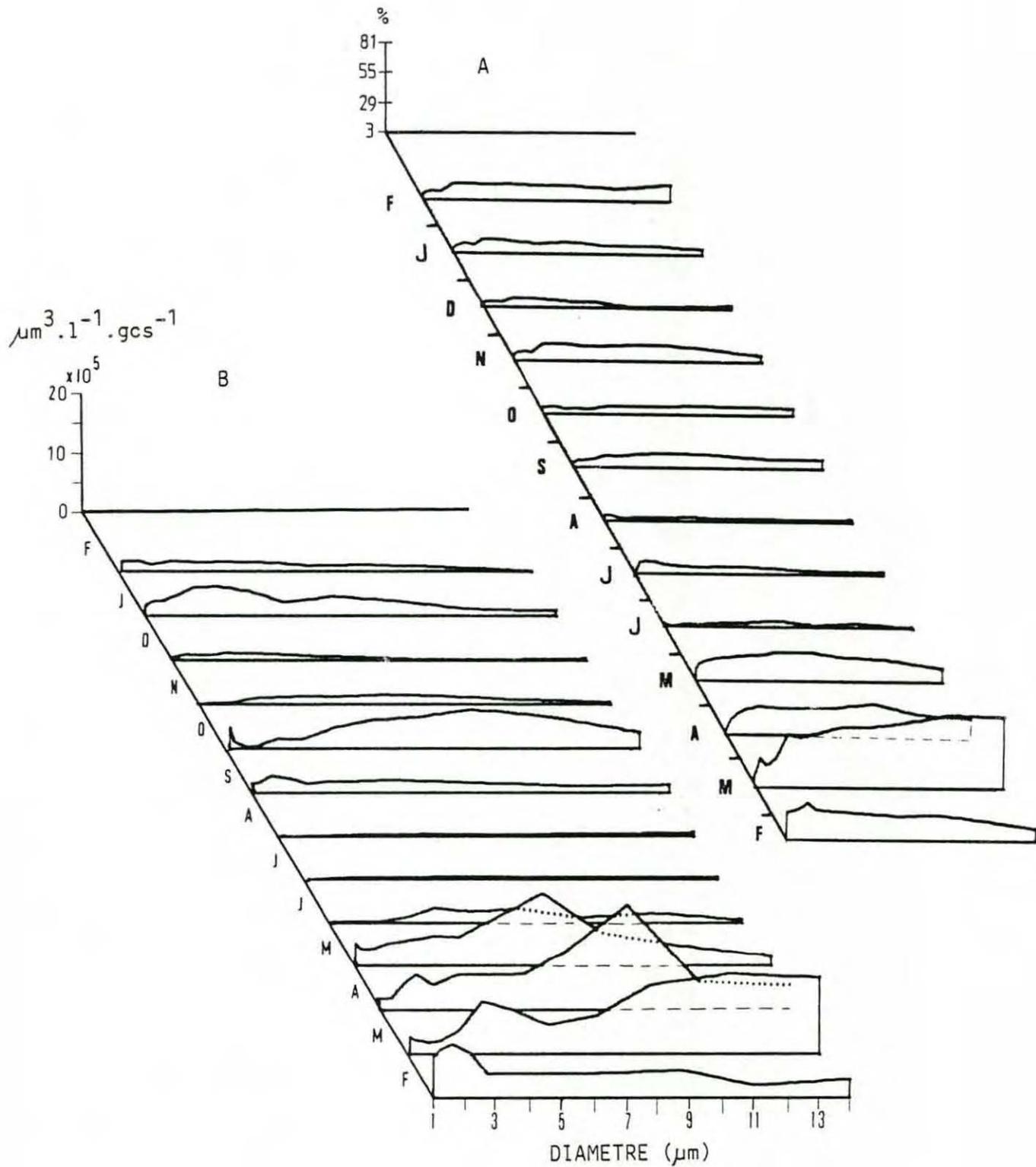


Figure 22 : Efficacité de rétention (A) et volume moyen de particules retenues (B) par *Mytilus edulis* en eau décantée en fonction de la taille des particules.

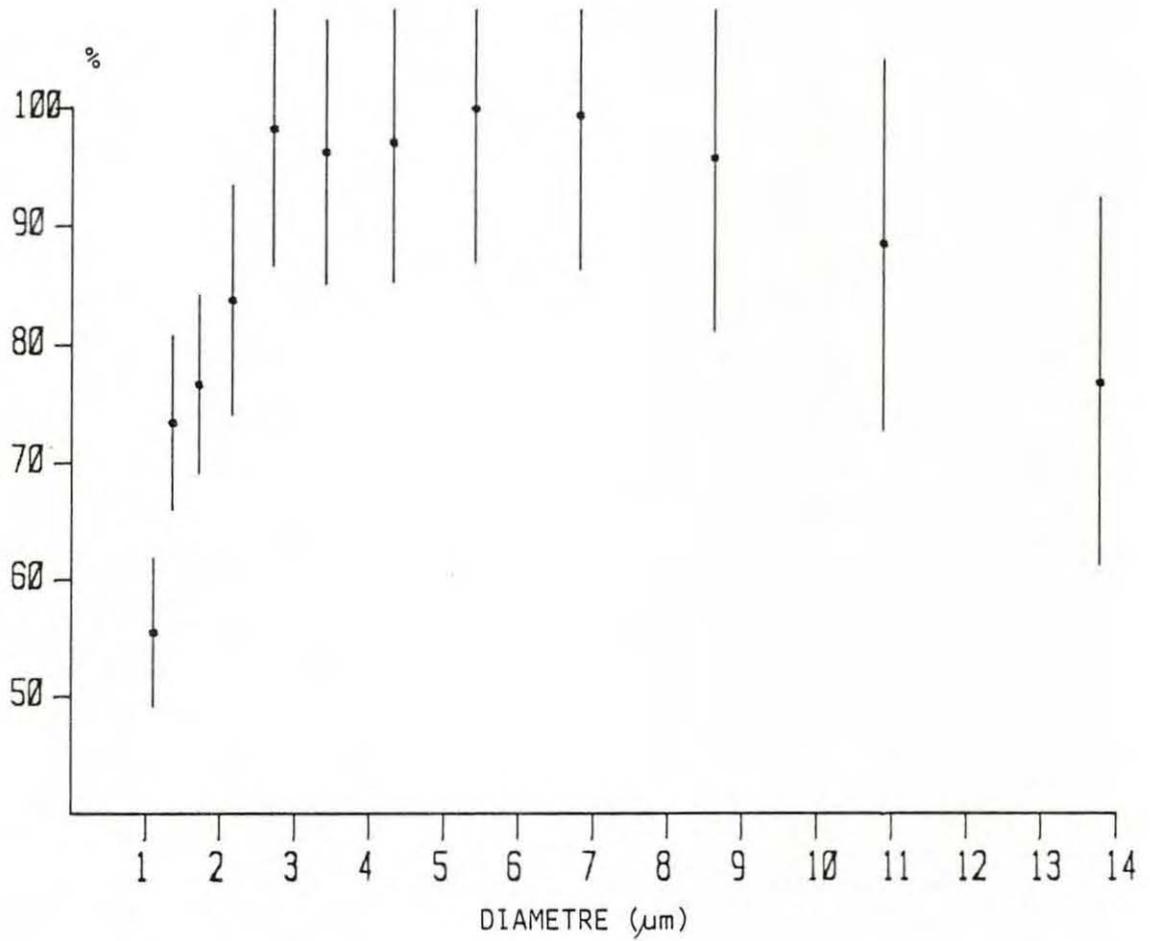


Figure 23 : Moyenne annuelle de l'efficacité de rétention de *Mytilus edulis* pour des particules de différentes tailles dans l'eau décantée (●).

conditions d'eau estuarienne (de 279,1 à 1 361,8 x 10³ particules par cm³). C'est de février à mai que les taux de filtration calculés à partir des comptages de particules, et des chlorophylles et phéopigments sont les plus hauts (de 8,8 à 17,0 l.h⁻¹.gcs⁻¹) (fig. 24A). De même, les valeurs calculées à partir des quantités de matière minérale biodéposée et du seston total, varient de 2,9 à 14,0 l.h⁻¹.gcs⁻¹ pendant cette période, et de 1,0 à 4,7 l.h⁻¹.gcs⁻¹ pendant le reste de l'année (fig. 24B).

Les taux de filtration relativement similaires rencontrés dans les deux conditions expérimentales indiquent que les moules ne sont pas aptes à ajuster leur filtration pour compenser les différences de charge particulaire dans l'eau. Ce phénomène a été montré par plusieurs auteurs dans des expériences à relativement court terme, dans des volumes limités d'eau et en présence de cultures algales (tableau 6). Jorgensen (1952, 1960) et Thompson et Bayne (1972) ont montré que les taux de filtration de *Mytilus edulis* ne sont pas affectés par la concentration particulaire dans la gamme de concentration expérimentée.

Tableau 6 : Gamme de concentration cellulaire de diverses espèces phyto-planctoniques pour laquelle la filtration de *Mytilus edulis* n'est pas affectée.

Densité cellulaire x 10 ⁶ litre ⁻¹	Espèces	Auteurs
10-40	<u>Dunaliella marina</u>	Winter (1973)
0,5-25	<u>Tetraselmis suecica</u>	Thompson et Bayne (1974)
50-800	<u>Isochrysis galbana</u>	Foster-Smith (1975a)
1,5-30	<u>Phaeodactylum</u> <u>tricornutum</u>	Riisgard et Randlov (1981)

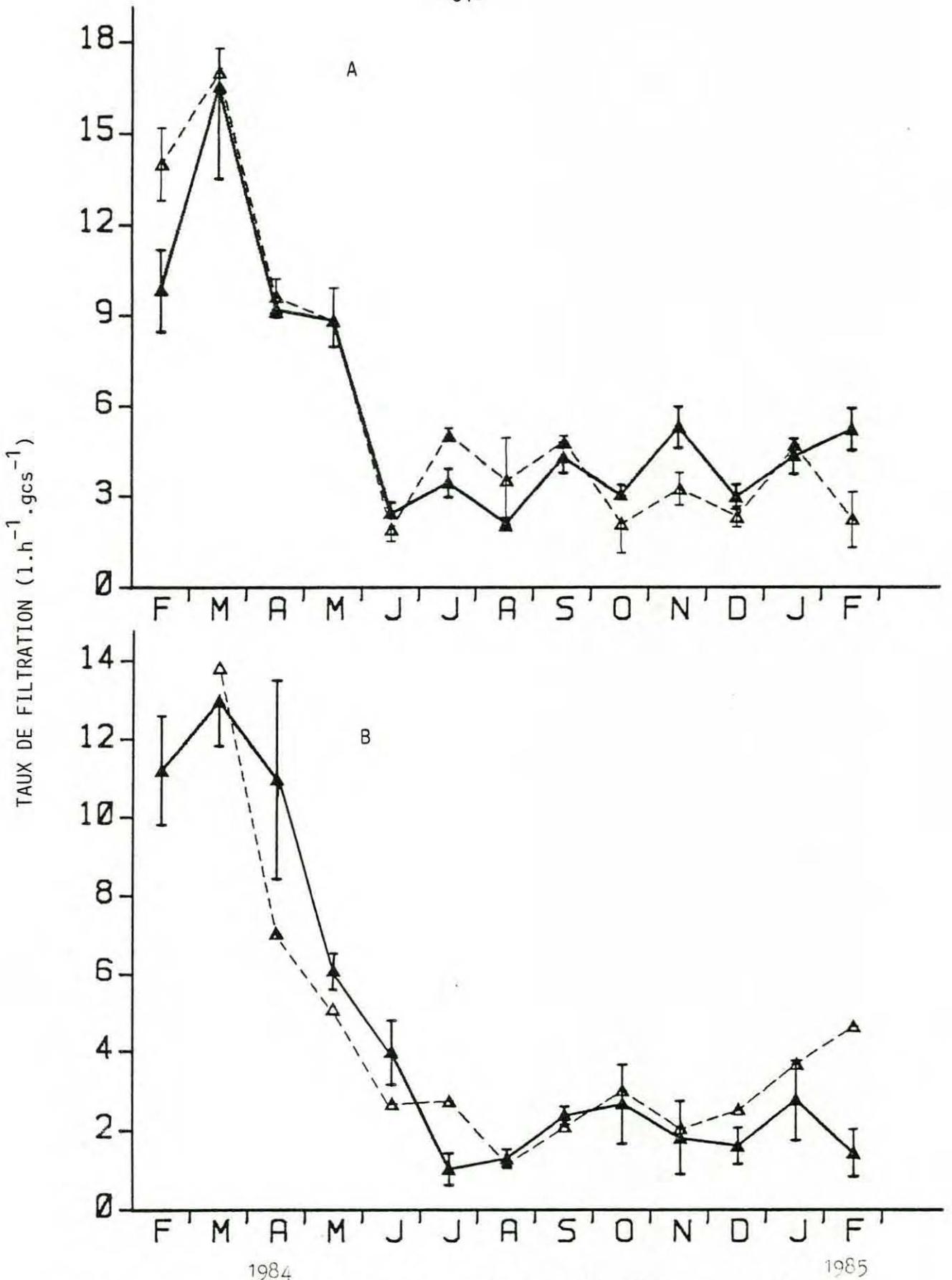


Figure 24 : Evolution mensuelle du taux de filtration de Mytilus edulis expérimentée en eau décantée.

A : calculé à partir du nombre de particules (—) et des chlorophylles et des phéopigments (---).

B : calculé à partir du seston consommé (—) et des biodépôts minéraux (---).

4.2. Evolution saisonnière de l'efficacité de digestion de la ration consommée

4.2.1. Introduction

La ration digérée est la différence entre la quantité de nourriture consommée et celle égestée sous forme de biodépôts (fèces et pseudofèces), sur une période de temps définie. La connaissance de l'efficacité de digestion en regard de la variation saisonnière de la concentration en nourriture est importante pour estimer le bilan bioénergétique de *Mytilus edulis*. Aussi, il existe un certain nombre de résultats dans la littérature sur l'efficacité d'absorption (pour des revues bibliographiques voir : Bayne et al., 1976b ; Bayne et Newell, 1983 ; Deslous-Paoli, 1985), mais les différences existantes entre les méthodes expérimentales, les techniques et le type de nourriture utilisés rendent les comparaisons difficiles. Aussi le but de cette étude est d'établir la digestibilité de la fraction organique de la nourriture par l'intermédiaire de la fraction présente dans la biodéposition (voir matériels et méthodes) dans un système circulant sous une alimentation de type naturel.

4.2.2. Résultats et discussion

L'efficacité avec laquelle la matière organique retenue par *Mytilus edulis* sous des conditions d'eau estuarienne et décantée est digérée, est mesurée depuis mars 1984 jusqu'à février 1985 (tableau 7). Il apparaît une variation saisonnière de l'efficacité de digestion sous les conditions d'eau estuarienne. Cette digestion est forte à la fin du printemps, en été et automne et plus faible en hiver. L'efficacité moyenne se situe dans ce cas à 46 % (mini : 32, maxi 89, écart-type = 21). Sous les conditions d'eau décantée, la digestibilité est supérieure (moyenne 69 %, mini : 44, maxi : 90, écart-type = 18). Cette différence est sans doute due à la différence de ration entre les deux types d'expérience. En effet, pour une ration plus faible l'animal présente une efficacité de digestion plus forte pour optimiser son absorption d'énergie. Les expérimentations en laboratoire ont montré qu'en même temps qu'un accroissement des taux d'ingestion, se produit un déclin de l'efficacité d'absorption des bivalves, car tout le matériel pénétrant

Tableau 7 : Efficacité de digestion de Mytilus edulis nourri à partir de matériel particulaire naturel.

Mois	Efficacité de digestion	
	eau estuarienne	eau décantée
1984		
Mars	33	81
Avril	33	43
Mai	66	72
Juin	89	89
Juillet	56	51
Août	40	94
Septembre	48	44
Octobre	44	65
Novembre	57	90
Décembre	54	63
1985		
Janvier	35	53
Février	32	82
Moyenne	46,4 ± 20,8	68,7 ± 18,4

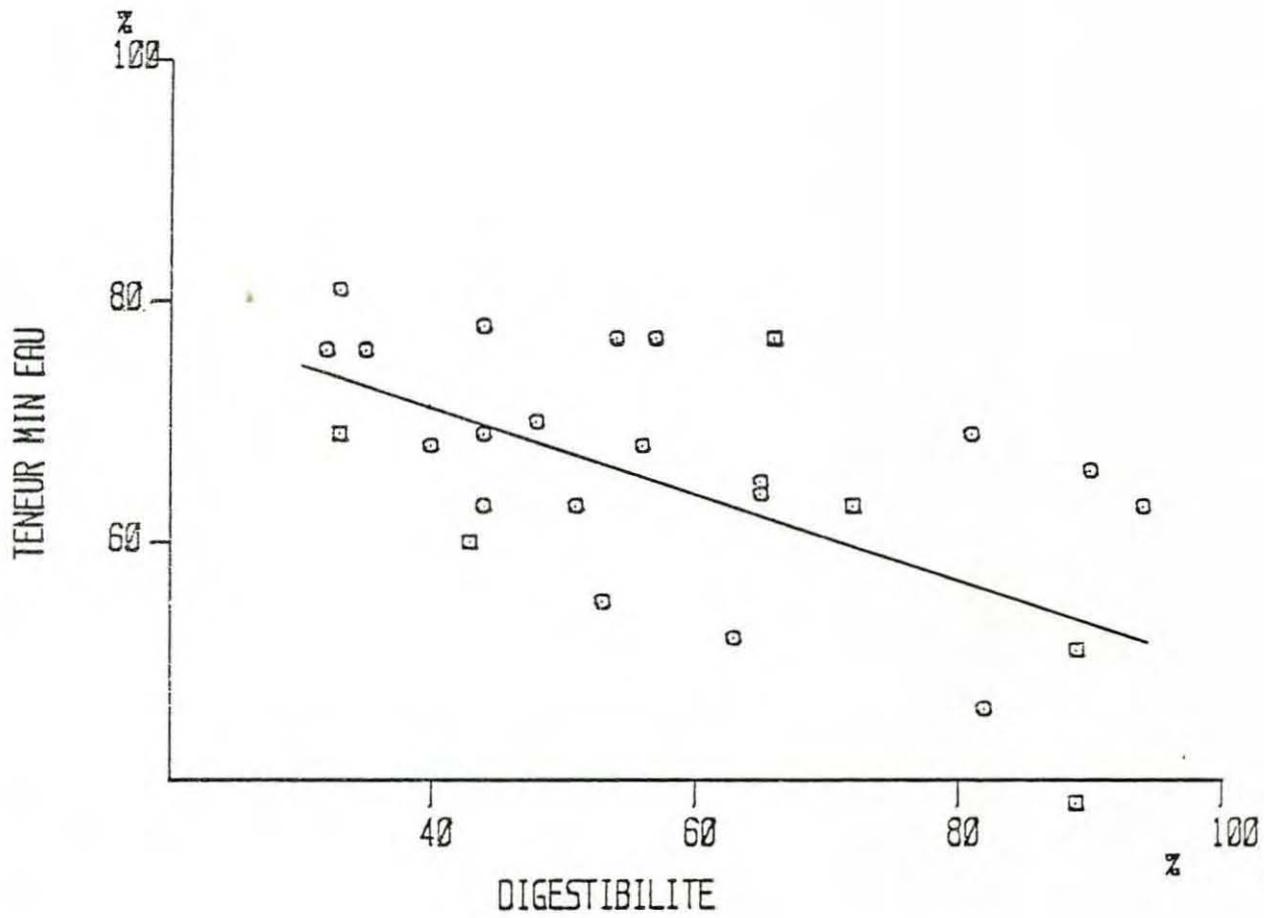


Figure 25 : Relation entre l'efficacité d'absorption de Mytilus edulis de 40 mm et le pourcentage de minéral dans le seston de l'eau estuarienne.

dans l'estomac ne peut être digéré et absorbé (Thompson et Bayne, 1972, 1974 ; Bayne et al., 1976b). Ils signalent que cet excès de matériel traverse la glande digestive et est émis sous forme de fèces intestinaux en même temps que les fèces de digestion. Ainsi, parallèlement à l'accroissement du taux d'ingestion, le rapport des fèces intestinaux sur les fèces de digestion s'accroît reflétant ainsi une diminution de l'efficacité d'absorption.

Comme l'ont décrit Bricelj et Malouf (1984) pour *Mercenaria mercenaria*, l'efficacité de digestion est corrélée négativement avec le pourcentage de minéral dans la nourriture ($r = -0,642$, $n = 24$, $P < 0,01$) (fig. 25). Ceci va dans le même sens que la relation positive décrite par Berry et Schleyer (1976) avec la proportion de matière organique dans la nourriture de *Perna perna*. En hiver, lorsque le seston total est à ses plus fortes concentrations, l'efficacité de digestion est faible en relation avec les faibles proportions de POM. Au printemps, le développement de bloom phytoplanctonique atteint son maximum en juin (le plus fort pourcentage de matière organique) et la digestibilité est au plus haut. En été, la quantité de seston est réduite, mais la proportion de POM est plus forte, entraînant un accroissement de l'efficacité de digestion. Il semble de même que la présence de détritux récemment dégradé, en automne, soit liée à un accroissement de l'efficacité de digestion malgré une relativement faible quantité de POM.

4.3. Respiration

4.3.1. Introduction

Les études de budget d'énergie nécessitent de connaître la quantité d'énergie respirée à la fois pour le métabolisme et les pertes mécaniques, ce qui correspond à la demande en oxygène (Crisp, 1984). Généralement, les mesures de consommation d'oxygène des invertébrés marins benthiques sont réalisées en laboratoire, et les résultats sont extrapolés aux situations comme sur le terrain.

La littérature sur l'estimation de l'oxygène utilisée par *Mytilus edulis* donne des résultats divergents. Exception faite de l'influence des diverses techniques de mesure, les facteurs connus pour influencer les

taux de consommation d'oxygène sont la taille des individus, la nourriture, la température, la salinité et la pression en oxygène (pour une revue bibliographique voir Bayne et al., 1976c). Plus récemment, Widdows (1978a) et Hawkins et al. (1985) ont étudié les effets combinés des facteurs endogènes et exogènes influençant la consommation en oxygène des moules.

Cette étude vise à quantifier les variations saisonnières de la respiration de *Mytilus edulis* dans des conditions proche du milieu naturel, l'objectif principal étant d'estimer l'énergie ainsi perdue et la part qu'elle représente dans le budget d'énergie.

4.3.2. Résultats et discussion

La consommation d'oxygène varie saisonnièrement de façon considérable, que ce soit sous des conditions d'eau estuarienne (fig. 26A) ou décantée (fig. 26B), et dépend à la fois des variations saisonnières du métabolisme et des conditions dans lesquelles les animaux vivent. Les fortes consommations se produisent au printemps, puis déclinent en été pour rester faibles pendant l'automne et l'hiver.

Bruce (1926) décrivait déjà une relation positive entre les variations saisonnières des stades de reproduction des moules et les taux métaboliques. Cependant ce n'est que récemment que l'influence de ces facteurs endogènes a été reconnu pour être aussi importante, si ce n'est plus importante, que les facteurs environnementaux exogènes (Bayne et al., 1976a ; Bayne et al., 1977). Les variations du cycle de la gamétogenèse, et du stockage et de l'utilisation des réserves corporelles des moules (Boromthanasarat, 1986) montrent qu'il y a accumulation de réserves pendant la période suivant la ponte (juin-juillet) et utilisation à la fin de l'automne lors du début de la gamétogenèse. En hiver, les gonades se développent rapidement et les pontes se produisent au printemps, la ponte principale ayant lieu en mars.

Les variations saisonnières des taux métaboliques ne peuvent être reliées aux changements de température de l'eau, plutôt qu'aux stades de reproduction, puisque les taux métaboliques et les températures ne sont pas en phase. Ainsi au printemps, la consommation d'oxygène est la plus

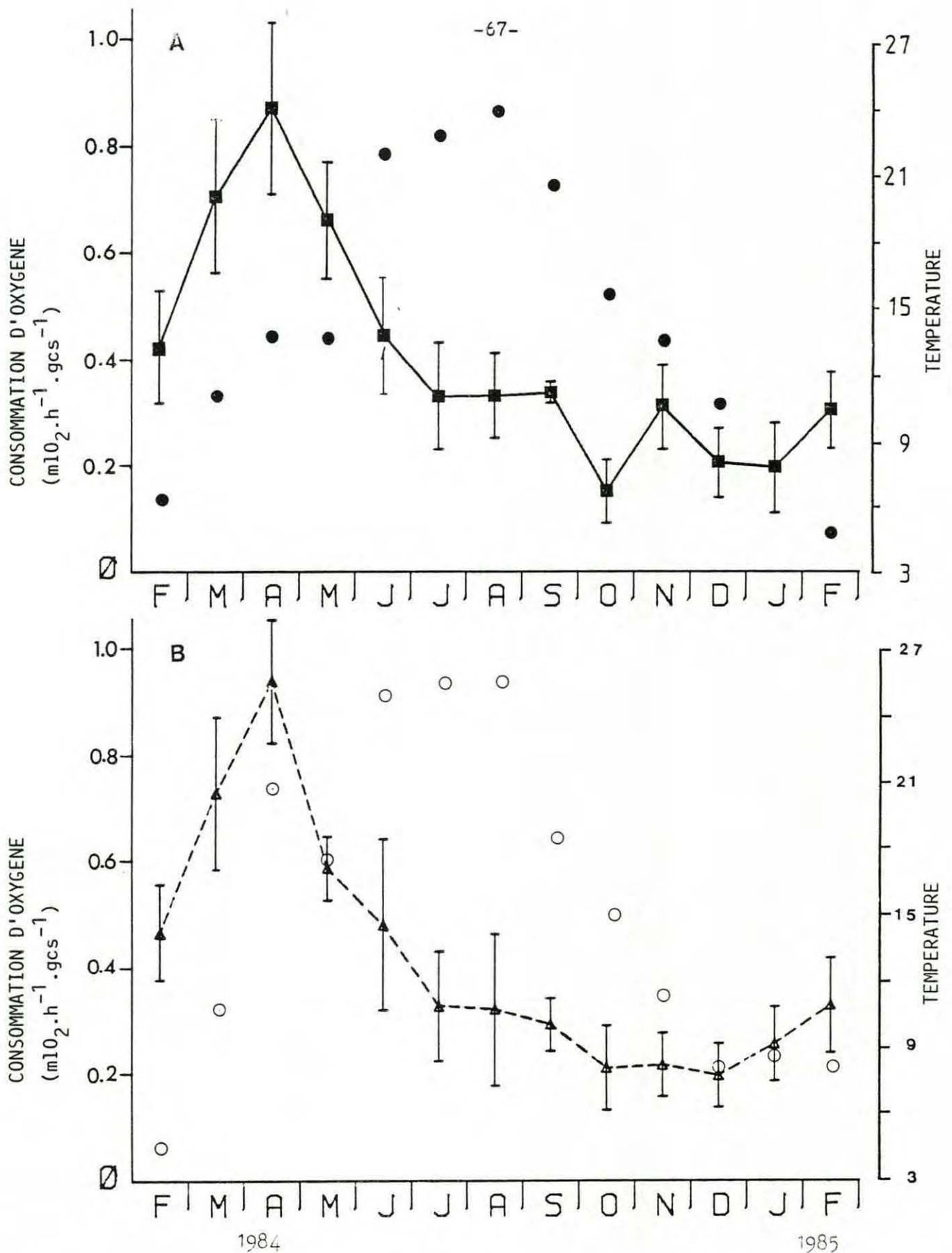


Figure 26 : Evolution saisonnière de la consommation d'oxygène ($\text{mlO}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gcs}^{-1}$) de *Mytilus edulis*.

A : expérience en eau estuarienne ; (●) température de l'eau
 B : expérience en eau décantée ; (○) température de l'eau

forte, avec en moyenne $0,744$ et $0,753 \text{ mlO}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gcs}^{-1}$ pour respectivement les conditions d'eau estuarienne et décantée, alors que pour une même température en automne, elle est respectivement de $0,222$ et $0,211 \text{ mlO}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{gcs}^{-1}$. De même, lorsque la température s'accroît de 21 à 23°C en juillet et août, le taux de consommation d'oxygène diminue d'environ 34 et 32% selon les conditions expérimentales. Ceci indique que le niveau métabolique est lié à l'état physiologique de *Mytilus edulis* indépendamment de la température. Cette adaptation est importante, pendant l'été, car elle montre que le métabolisme est maintenu au niveau nécessaire pour constituer les réserves énergétiques, sans pour autant entraîner un catabolisme inutile des éléments assimilés.

La valeur maximum de consommation d'oxygène est enregistrée en avril. A cette période, les moules présentent des gonades à tous les états de développement (pleine, en développement, pondue) montrant que des émissions et des développements de gamètes se produisent simultanément et de façon continue. Une telle reconstitution des gonades et les pontes qui en résultent entraînent une très forte demande métabolique.

Il existe donc une relation entre l'activité d'alimentation, l'activité métabolique et la reproduction. Au printemps, l'accroissement du taux de filtration des animaux et donc des taux d'ingestion permettent d'acquérir l'énergie nécessaire au maintien de la gamétogenèse. L'accroissement des coûts métaboliques dû à l'augmentation de la filtration et de l'activité germinale se reflète dans l'accroissement des taux de consommation d'oxygène (fig. 17 et fig. 21). Puis ce taux diminue lentement lorsque les animaux entrent en période de repos sexuel. Cette décroissance est probablement due à la disparition de la demande métabolique de la ligné germinale et à un accroissement des réserves. Parallèlement les taux de filtration diminuent accentuant la baisse de la demande en oxygène alors que la disponibilité en nourriture reste forte (fig. 9) permettant à l'animal d'ingérer une ration suffisante pour continuer à synthétiser ses réserves.

Ces variations saisonnières du métabolisme de *Mytilus edulis* sont identiques à celles enregistrées pour *Donax vittatus* (Ansell et Sivadas, 1973) pour qui la gamétogenèse printanière s'accompagne d'un accroissement de la demande en oxygène. Cependant *Donax vittatus*, à l'inverse de

Mytilus edulis, ne semble pas capable de réguler sa consommation d'oxygène malgré la température, entraînant un accroissement de la dépense métabolique durant les hautes températures estivales et un catabolisme des réserves énergétiques.

Un comportement similaire des variations saisonnières de la respiration de *Mytilus edulis* a été observé par Bayne et al. (1977) dans l'estuaire de la Tamar, au sud-ouest de l'Angleterre, avec une forte demande en oxygène en avril-mai et un minimum en automne et hiver. Cependant, les populations plus nordiques de *Mytilus edulis* montrent une consommation d'oxygène maximum durant la période de gamétogenèse hivernale et un minimum en été après la ponte (Widdows et Bayne, 1971 ; Bayne, 1973).

Il n'y a pas de différence dans la consommation d'oxygène lorsque l'alimentation se fait avec de l'eau estuarienne ou décantée. Ceci signifie que le niveau de la ration alimentaire reste suffisant pour que le métabolisme de routine soit maintenu (Thompson et Bayne, 1972 ; Bayne, 1973). Tenore et al. (1973) signale que les moules sont une espèce opportuniste, adaptée à un niveau alimentaire fluctuant.

4.4. Excrétion

4.4.1. Introduction

L'excrétion, ou perte d'énergie sous forme de composés azotés, est l'un des aspects de la bioénergétique des mollusques les moins étudiés. Les deux constituants azotés les plus importants excrétés par les mollusques bivalves sont l'azote ammoniacal ($\text{NH}_4\text{-N}$) et les acides aminés. A partir de l'excrétion de 8 bivalves, Bayne et al. (1976b) estiment que 65 % de l'excrétion azotée totale est ammoniacale et 28 % représentés par les acides aminés. L'urée peut aussi représenter une forme importante de l'excrétion azotée (Robert et Vincendeau in Deslous-Paoli, 1985). Cependant plusieurs auteurs montrent une absorption active des acides aminés libres dissous (Elliot, 1974, 1979 ; Jorgensen, 1982b, 1983 ; Siebers et Winkler, 1984). Nous aborderons ici la détermination de l'excrétion ammoniacale sous des conditions d'alimentation en eau estuarienne et décantée.

4.4.2. Résultats et discussions

L'excrétion ammoniacale montre une variation saisonnière marquée dans les deux types d'expérience (fig. 27A et B), en relation avec le cycle sexuel, et le niveau et la nature des réserves énergétiques. Les valeurs sont faibles en été et automne pendant le repos sexuel avec un minimum en octobre ($5,8$ et $4,1 \mu\text{gNH}_4\text{-N.gcs}^{-1}.\text{h}^{-1}$ pour l'eau estuarienne et décantée). Les fortes valeurs s'observent en hiver et au printemps de février à juin, avec une moyenne de $49,4$ et $36,5 \mu\text{gNH}_4\text{-N.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$ pour l'eau estuarienne et décantée, les animaux mûrissant leurs gamètes et pondant avant d'atteindre le stade de repos. Ces valeurs sont comparables avec celles obtenues par Bayne et Scullard (1977) ($4,9$ à $34,6 \mu\text{gNH}_4\text{-N.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$) et Bayne et Widdows (1978) ($2,7$ à $43,2 \mu\text{gNH}_4\text{-N.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$). Cependant deux pics d'excrétion sont observés en février 1984 avant la ponte et en juin quand les animaux atteignent le stade de transition avant le repos sexuel.

L'ammoniaque est la forme dominante d'excrétion des produits du catabolisme des protéines et des acides aminés (Bayne et al., 1976b). En comparant les taux d'excrétion de $\text{NH}_4\text{-N}$ observés et les niveaux de protéines et de glycogène mesurés dans les animaux (Boromthanasarat, 1986) (fig. 28), il est possible de mettre en évidence l'utilisation des réserves protéiques et glycogénées. Ainsi pendant la période d'utilisation du glycogène pour la gamétogenèse (de février à mai), le catabolisme protéique entraîne un fort taux d'excrétion ammoniacal, et lorsque le glycogène est disponible comme substrat énergétique, pendant le reste de l'année, le catabolisme protéique est réduit et les taux d'excrétion faibles. Cependant, en juin, après la ponte, la réserve énergétique glycogénée des animaux étant faible, le catabolisme protéique est fort.

Les variations saisonnières de l'excrétion ammoniacale suivent plus ou moins celles des taux métaboliques (fig. 26). Ceci indique que les variations de l'excrétion ammoniacale reflète le cycle sexuel saisonnier en relation avec l'utilisation et la synthèse de différents substrats.

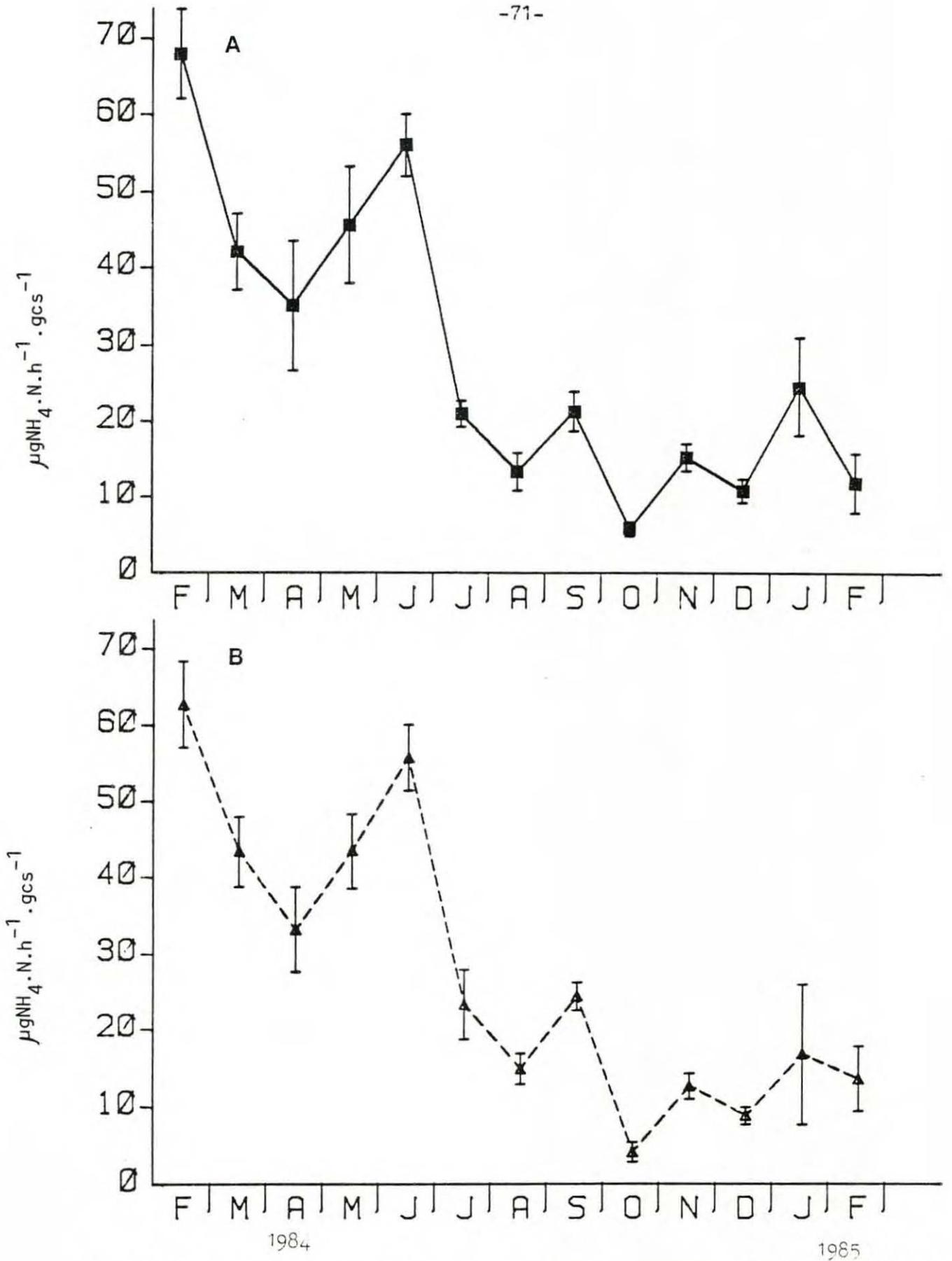


Figure 27 : Evolution saisonnière de l'excrétion ammoniacale ($\mu\text{gNH}_4\text{-N}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{gcs}^{-1}$) de *Mytilus edulis*.

A : expérience en eau estuarienne

B : expérience en eau décantée

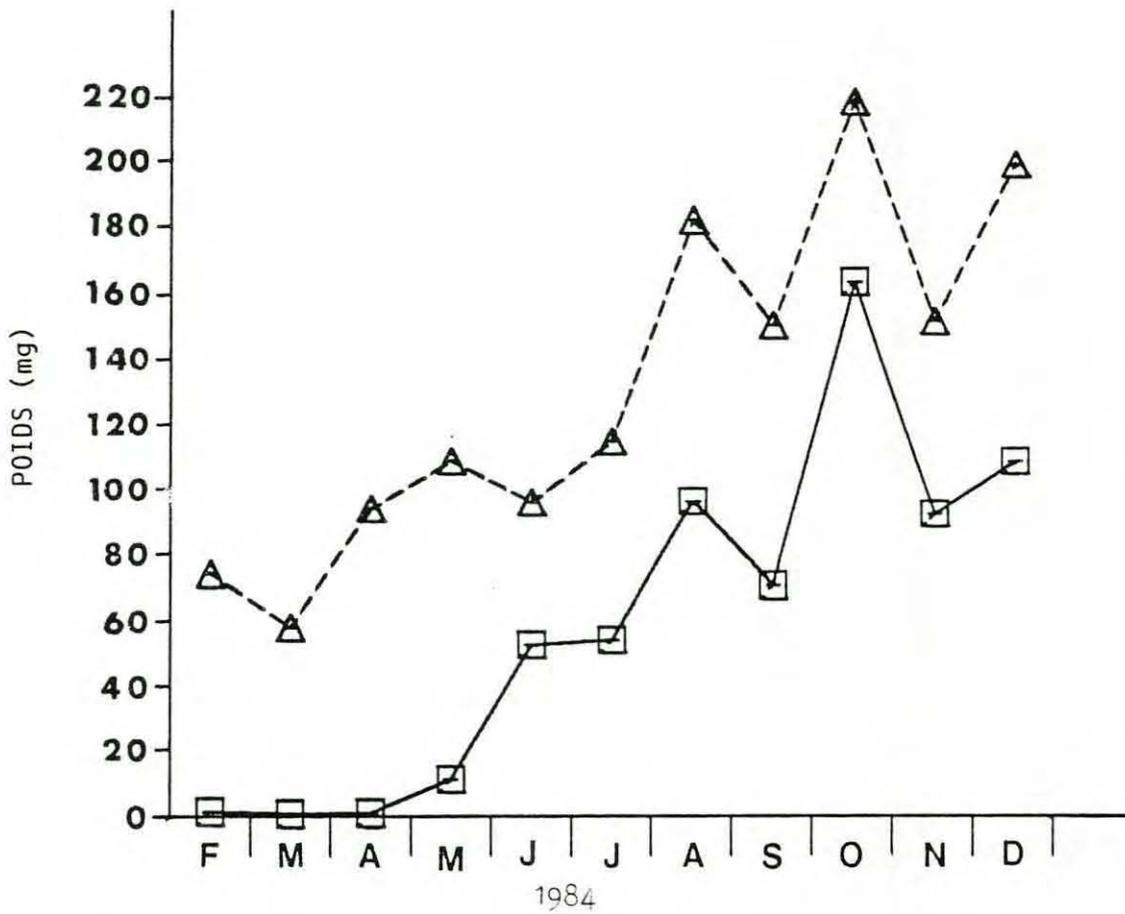


Figure 28 : Evolution saisonnière des protéines (△) et du glycogène (□) de la chair de *Mytilus edulis* de 40 mm de longueur (d'après Boromthanasri, 1986).

CHAPITRE V : BILAN D'ENERGIE

5.1. Introduction :

La connaissance des flux d'énergie et de nutriments au travers d'un individu, d'une population ou d'une communauté est l'une des nécessités des études de production en écologie moderne. L'utilisation d'une "équation du bilan énergétique" où sont examinées les interrelations existant entre les divers composants du budget d'énergie d'un animal, a été initiée par Ivlev (1939) dans des études portant sur les poissons. Ce n'est cependant qu'à partir de la synthèse de Winberg (1956) que les techniques de "bioénergie écologique" ont été couramment utilisées pour intégrer et unifier les mesures physiologiques dans l'espoir de quantifier les relations entre alimentation et production, et, d'estimer les flux d'énergie au travers des individus, populations et communautés (pour une revue bibliographique voir : Grodzinski et al., 1975 ; Crisp, 1984). Récemment, ce concept a été étendu à d'autres taxons incluant les bivalves (voir Bayne et al., 1976a ; Bayne et Newell, 1983 ; Deslous-Paoli, 1985). Dans cette étude, les composants du bilan énergétique individuel de *Mytilus edulis* sont estimés pour comprendre l'équilibre qui existe entre l'énergie acquise à partir de la nourriture et celle perdue au travers de la respiration et de l'excrétion. L'équilibre pour lequel l'animal peut assurer sa survie est aussi abordé.

Un bilan énergétique positif indique que la quantité d'énergie assimilée est suffisante pour assurer à la fois le développement somatique et germinal et aussi pour accumuler des réserves. A l'inverse, un bilan négatif signale que l'organisme ne peut survivre dans les conditions où il se trouve, que si il a des réserves à utiliser.

D'un point de vue écologique, le bilan énergétique et les productions, qui peuvent être positives ou négatives, sont probablement les plus utilisés, car ils représentent le bilan à chaque instant sous des conditions spécifiques. Les variations de production sont aussi plus significatives et plus facilement interprétables que les variations des niveaux de variables physiologiques. Ainsi le rendement de production est une méthode sensible pour décrire et quantifier l'adaptation d'un organisme à un environnement particulier, incluant la mariculture.

Comme les études de bioénergie ont montré la dépendance existant envers la taille des individus (Calow, 1977 ; Humphreys, 1979 ; Mc Neill et Lawton , 1970), les paramètres de l'équation seront estimés, dans cette étude, pour des individus de taille constante (40 mm) maintenus, dans de l'eau pompée dans leur environnement naturel (eau estuarienne et eau décantée), et, sous des conditions de température, de salinité et de nourriture correspondant aux valeurs du milieu ambiant.

5.2. Résultats et discussion

5.2.1. Production

Les productions seront calculées, pour un "animal standard" (1 g de poids de chair sèche), sous les deux conditions environnementales, à partir des mesures de taux de rétention calculées au "Coulter Counter", d'efficacité de digestion assimilée à l'efficacité d'absorption, de respiration et d'excrétion d'ammoniaque (chapitre IV), et en soustrayant du contenu énergétique de la ration considérée comme absorbée, l'énergie perdue par la respiration et l'excrétion. Le contenu énergétique de la POM est estimé par la somme des protéines, lipides et glucides qui représente la ration disponible utilisable (tableau 8). Les coefficients énergétiques de Bodoy (1945) sont utilisés pour convertir chaque mois la POM en énergie physiologiquement disponible par litre. La ration consommée est estimée à partir du taux de filtration et de l'énergie disponible de la POM. La ration absorbée (Ab dans l'équation de production) est calculée grâce à l'efficacité de digestion.

Les valeurs de production sous des conditions d'alimentation en "eau estuarienne" (tableau 9) sont plus fortes au printemps et en début d'automne qu'en été et hiver. Il y a une décroissance importante des productions depuis le mois d'octobre jusqu'au mois de janvier.

Ces variations sont le résultat d'interactions complexes entre la température, la nourriture et l'activité de reproduction. la production de *Mytilus edulis* se maintient à des valeurs élevées et est décrite comme indépendante de la température dans la gamme de 7 à 22°C. Elle devient négative lorsque la température approche 25°C, ce qui est physiologiquement une limite pour cette espèce (Widdows et Bayne, 1971 ;

Tableau 8 : Estimation du contenu énergétique de la matière particulaire en suspension (joules.l-1) à partir de la somme des protéines (23,64 j.mg-1), des glucides (17,15 j.mg-1) et des lipides (39,54 j.mg-1).

Mois	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	M + S
eau estuarienne	10,17	7,61	10,42	22,85	8,49	20,96	15,94	25,65	7,49	10,17	15,06	16,06	14,24 + 6,23
eau décantée	4,60	10,38	12,55	20,55	14,14	13,64	8,58	5,56	5,35	9,50	9,71	6,48	10,09 + 4,61

Tableau 9 : Calcul de la production de *Mytilus edulis* de 1 g de chair sèche alimenté en condition estuarienne.

Mois	Taux de filtration (l.h ⁻¹)	ration consommée (J.h ⁻¹)	Rendement de digestion	Ration absorbée (J.h ⁻¹)	VO ₂		VNH ₄ .N		Production	
					(ml.h ⁻¹)	(J.h ⁻¹)	(ug.h ⁻¹)	(J.h ⁻¹)	(J.h ⁻¹)	(J.jour ⁻¹)
1984										
Mars	16,44	167,19	0,33	55,17	0,803	15,96	42,16	1,04	38,17	916,2
Avril	10,46	79,60	0,33	26,27	0,870	17,29	35,15	0,87	8,11	194,6
Mai	11,27	117,43	0,66	77,50	0,658	13,08	45,66	1,13	63,3	1519
Juin	3,01	68,78	0,89	61,21	0,454	9,02	56,02	1,39	50,8	1219
Juillet	5,65	47,97	0,56	26,86	0,330	6,56	21,01	0,52	19,78	475
Août	2,33	48,84	0,40	19,54	0,300	5,96	13,38	0,33	13,24	318
Septembre	4,53	72,21	0,48	34,66	0,330	6,56	21,37	0,53	27,57	662
Octobre	3,03	77,72	0,44	34,20	0,191	3,79	5,81	0,14	30,27	726
Novembre	5,88	44,04	0,57	25,1	0,310	6,16	15,26	0,37	18,57	446
Décembre	3,33	-	0,54	-	0,205	4,07	10,92	0,27	-	-
1985										
Janvier	1,65	24,85	0,35	8,70	0,196	3,89	24,58	0,61	4,20	101
Février	4,50	72,13	0,32	23,08	0,300	5,96	11,90	0,29	16,83	404
Moyenne		74,6 (39,1)		35,7 (20,5)		8,19 (4,69)		0,62 (0,40)	26,44 (18,19)	

Bayne et al., 1973). Il existe une relation étroite entre le cycle de stockage de l'énergie et le cycle de reproduction (Gabbott et Bayne, 1973 ; Bayne, 1976). La valeur faible de production au mois d'avril résulte d'un faible taux de digestion. A cette période, Boromthanarat (1986) montre que la teneur en glycogène de la chair est au plus bas. Les valeurs moyennes de production rencontrées en été peuvent donc résulter de la pauvreté du milieu qui induit de faibles rations consommées puisque l'activité d'alimentation atteint son minimum immédiatement après la période de ponte en juillet et août.

La production moyenne de *Mytilus edulis* alimentée en condition estuarienne, dans cette étude, se situe à $26,44 \text{ Joules.h}^{-1}$ (écart-type 18,2) (fig. 29), ce qui est plus fort que les $8,51 + 8,55 \text{ Joules.h}^{-1}$ décrits par Bayne et Widdows (1978) et les $10,45 + 5,56 \text{ Joules.h}^{-1}$ enregistrés par Thompson (1984).

Il semble donc que la disponibilité de nourriture associée aux taux de filtration et à l'efficacité d'absorption permette de maintenir la production de *Mytilus edulis*. En effet, on obtient des résultats de production positifs toute l'année, pour les animaux alimentés en eau décantée (tableau 10). Ceci indique que le stockage et la décantation de l'eau du bassin pendant une semaine, si elle entraîne une réduction du niveau de la fraction argileuse, n'entraîne pas une diminution de la ration alimentaire suffisante pour avoir des reproductions au niveau de la production des animaux.

5.2.2. Rendement net de production

Des informations sur l'efficacité avec laquelle les moules cultivées utilisent la nourriture pour assurer leur croissance, sont fréquemment requises à la fois pour observer un ajustement continu de la ration à un niveau optimum, et pour comparer les performances des animaux à différentes localités. En général, le rendement net de production (K_2) est censé représenter l'index de condition physiologique d'un animal nourri sous des conditions naturelles (Bayne et Widdows, 1978). C'est l'efficacité avec laquelle un animal utilise l'énergie assimilée pour la croissance somatique et gonadique (Klekowski et Dunan, 1975). En considérant les valeurs obtenues dans les conditions d'alimentation en

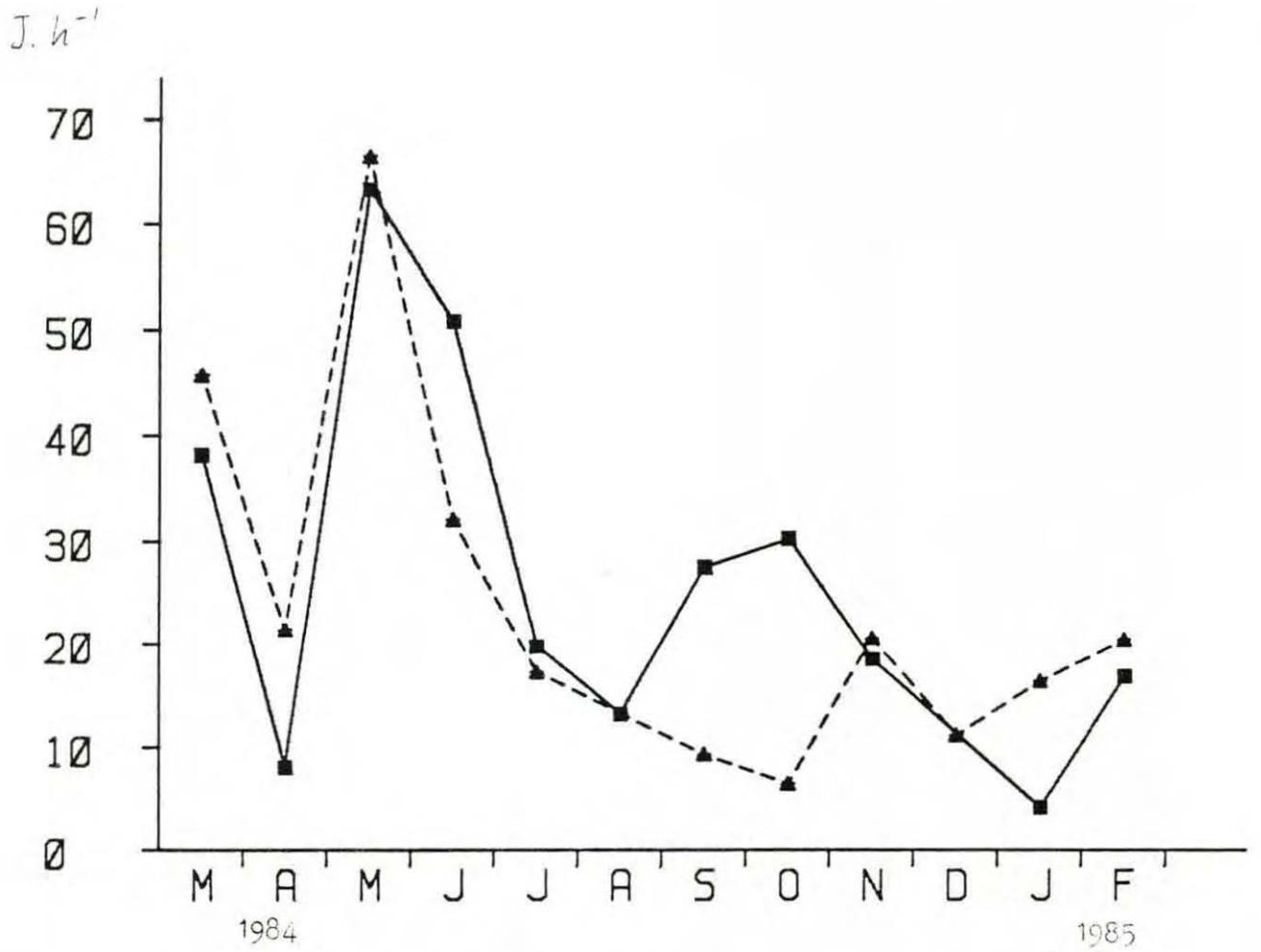


Figure 29 : Evolution saisonnière de la production horaire de Mytilus edulis.

■—■ eau estuarienne
▲- -▲ eau décantée

Tableau 10 : Calcul de la production de Mytilus edulis de 1 g de chair sèche alimenté en condition d'eau décantée.

Mois	Taux de Filtration ($l.h^{-1}$)	ration consommée ($J.h^{-1}$)	Rendement de digestion	Ration absorbée ($J.h^{-1}$)	VO_2		$VNH_4.N$		Production	
					($ml.h^{-1}$)	($J.h^{-1}$)	($ug.h^{-1}$)	($J.h^{-1}$)	($J.h^{-1}$)	($J.jour^{-1}$)
1984										
Mars	16,45	75,67	0,81	61,29	0,73	14,51	43,28	1,07	45,71	1097
Avril	9,16	95,08	0,43	40,89	0,94	18,68	33,09	0,82	21,38	513
Mai	8,77	110,06	0,72	79,25	0,59	11,72	43,42	1,07	66,46	1595
Juin	2,35	48,29	0,89	42,98	0,48	9,54	55,73	1,38	32,06	769
Juillet	3,38	47,79	0,51	24,37	0,33	6,56	23,25	0,57	17,24	414
Août	2,04	-	0,94	-	0,32	6,36	14,85	0,36	-	-
Septembre	4,22	36,20	0,44	15,93	0,30	5,96	24,37	0,60	9,37	225
Octobre	2,98	16,57	0,65	10,77	0,21	4,17	4,06	0,10	6,50	156
Novembre	5,25	28,09	0,90	25,28	0,22	4,37	12,60	0,31	20,06	494
Décembre	2,90	27,55	0,63	17,36	0,30	5,96	8,85	0,22	11,18	268
1985										
Janvier	4,27	41,46	0,53	21,98	0,26	5,16	16,80	0,41	16,40	394
Février	5,15	33,37	0,82	27,36	0,33	6,56	13,58	0,33	20,47	491
Moyenne		50,9 (29,9)		33,41 (21,0)		8,30 (4,50)		0,60 (0,40)	24,3 (17,8)	

eau estuarienne, comme celles obtenues dans les conditions d'alimentation en eau décantée, K_2 est égal à $0,70 \pm 0,17$ et $0,71 \pm 0,10$ respectivement (tableau 11), ce qui suggère que pour une moule de 0,3099 g de poids de chair sèche, l'efficacité de conversion de l'énergie assimilée est d'environ 70 %. Ce résultat est plus fort que celui mesuré par Bayne et Widdows (1978) qui obtiennent une moyenne de $0,42 \pm 0,2$ et $0,53 \pm 0,2$ pour des moules de 0,845 g de poids de chair sèche de la Lynher et Cattewater en Angleterre et du même ordre de grandeur que celui obtenu par Thompson (1984) soit $0,68 \pm 0,11$ pour des moules de 6 cm au Canada. Or Thompson et Bayne (1974) ont démontré que ce rendement est plus fort pour les petites moules que pour les plus grandes. Il existe une relation entre le rendement net de production (K_2) et la ration absorbée par ces moules, à biomasse de chair sèche constante (1 g). Cette relation est calculée à partir des résultats obtenus à la fois pour les moules alimentées en eau estuarienne et en eau décantée. L'équation de la forme

$$Y = a - \frac{b}{X} \quad (Y = K_2, X = \text{ration absorbée}) \text{ est conditionnée à la fois par } P$$

la présence d'une asymptote horizontale définie par $K_2 = \frac{P}{Ab} < 1$ puisque

P est biologiquement toujours inférieur à $P + R + U$, et d'une asymptote verticale pour $Ab = 0$ puisque la ration absorbée ne peut être que supérieure ou égale à 0 (Bayne et Widdows, 1978). Ainsi lorsque $K_2 = 0$, l'énergie absorbée est alors égale à l'énergie respirée et excrétée, montrant que l'énergie disponible dans l'environnement est juste suffisante pour assurer la maintenance des activités métaboliques. Lorsque les valeurs de K_2 deviennent inférieures à 0, cela signifie que l'animal est obligé de puiser dans ses réserves énergétiques (amaigrissement) pour assurer sa survie. L'équation obtenue pendant la période de ponte du mois de mars au mois d'avril (fig. 30) est

$$K_2 = 1,040 - \frac{19,515}{\text{ration absorbée}} \quad (n = 4, \text{ coefficient de corrélation entre les valeurs observées et les valeurs théoriques } r = 0,988, 97,6 \% \text{ de la variabilité de } K_2 \text{ expliqués})$$

et hors de cette période, du

$$\text{mois de mai 1984 au mois de février 1985, } K_2 = 0,8763 - \frac{3,267}{\text{ration absorbée}}$$

Tableau 11 : Variations saisonnières de rendement net de production de Mytilus edulis expérimentée sous deux types de condition.

Mois	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	J	F	m + s	
K ₁ {	eau estuarienne	0,69	0,31	0,82	0,83	0,74	0,68	0,80	0,89	0,74	-	0,48	0,73	0,70 + 0,17
	eau décantée	0,75	0,52	0,84	0,75	0,71	-	0,58	0,66	0,81	0,64	0,75	0,75	0,71 + 0,10
K ₂ {	eau estuarienne	0,22	0,10	0,54	0,74	0,41	0,27	0,38	0,39	0,42	-	0,17	0,23	0,32
	eau décantée	0,60	0,22	0,60	0,66	0,36	-	0,26	0,39	0,71	0,40	0,39	0,61	0,47

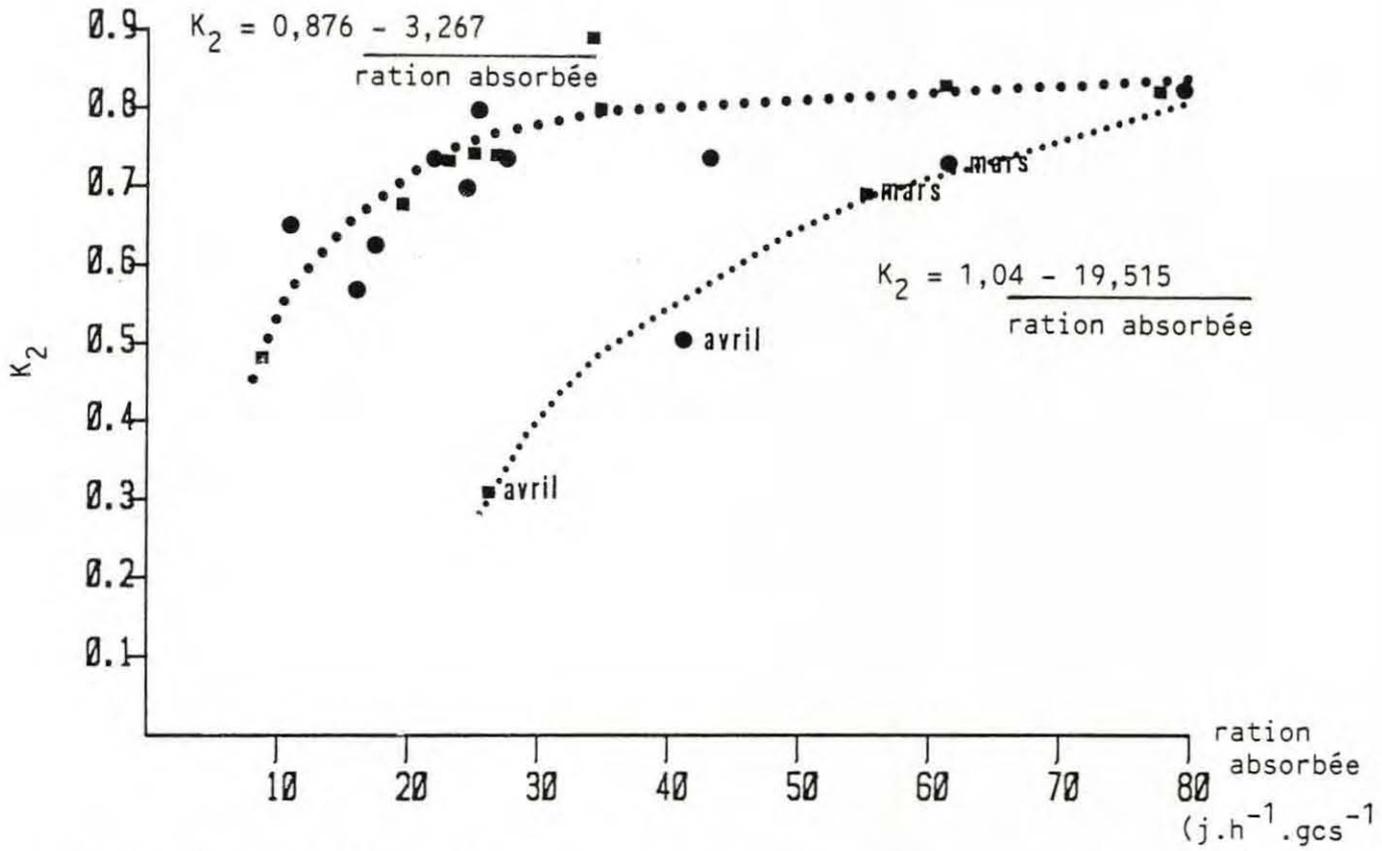


Figure 30 : Relation entre le rendement net de croissance et la ration absorbée pour des moules de 40 mm de longueur en fonction de la période de reproduction. (■) eau naturelle, (●) eau décantée.

(n = 18, coefficient de corrélation entre la valeur observée et les valeurs théoriques $r = 0,873$, 76,3 % de la variance de K_2 expliqués).

A l'inverse des résultats expérimentaux obtenus avec des cultures algales pures, cette étude met en évidence qu'en présence de nourriture naturelle, K_2 ne décroît pas pour les hauts niveaux de ration, mais tend vers une asymptote située à 0,87 (fig. 30). Ceci est comparable à l'asymptote de 0,909 calculée à partir des résultats de Bayne et Widdows (1978), pour une population de moules de l'estuaire de la Lynher. De même, Kiorboe et al. (1981) montrent que le K_2 de moules nourri avec des cultures algales mélangées à de l'argile en suspension, s'accroît avec l'augmentation de la concentration algale, approchant un niveau maximum d'environ 0,7. Il existe vraisemblablement une limite supérieure quant à la ration absorbée, qui doit être régie par la limite de perméabilité de la paroi du tube digestif.

5.2.3. Rations de maintenance

La ration de maintenance est la quantité d'énergie nécessaire pour assurer la seule demande d'énergie due à la respiration. Lorsque $K_2 = 0$ (fig. 30), la ration absorbée (axe des x) est égale à la demande d'énergie due à la respiration, cette ration est la ration de mainte-

b

nance. Ainsi l'équation $K_2 = a - \frac{b}{\text{ration absorbée}}$ montré que lorsque $K_2 = 0$

la ration de maintenance est respectivement de 3,73 et 18,76 $\text{j.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$, hors et pendant la période de ponte. Ainsi, dans ce cas, la ration absorbée quotidiennement est équivalente à 0,49 % du poids du corps hors de la période de ponte, et, est plus élevée pendant la période de ponte (2,45 %) (1 mg de chair sèche = 18,35 joules, Boromthanasart (1986)). Thompson et Bayne (1974) expliquent que la ration de maintenance varie avec les conditions environnementales et l'état physiologique des moules. Ainsi un accroissement de la respiration, comme cela est observé pendant la période de ponte, entraîne un déplacement de courbe de K_2 vers le bas, puisque la demande métabolique s'accroît sans que l'efficacité d'absorption ne change. En général, la ration de maintenance est comprise entre 1 et 5 % du poids sec du corps (Thompson et Bayne, 1974 ; Winter et Langton, 1976 ; Bayne et Widdows, 1978). Nos résultats sont cependant

inférieurs aux $8,684 \text{ joules.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$ calculés avec la même équation pour les moules de la Lynher (Bayne et Widdows, 1978). Mais dans ce cas, la période de ponte n'a pas été différenciée et les animaux expérimentés dans cette étude sont plus petits ($0,309 \pm 0,104 \text{ g}$ de chair sèche en moyenne) que ceux expérimentés par Bayne et Widdows (1978) ($0,845 \pm 0,124 \text{ g}$ de chair sèche en moyenne). Or Thompson et Bayne (1974) trouvent que la ration de maintenance quotidienne de *Mytilus edulis* est égale à 3,5 % du poids du corps pour des individus de 2 g de chair sèche, de 2 % pour des moules de 1 g et de 1 % ou moins pour des individus plus petits.

5.2.4. Budget d'énergie

Les budgets d'énergie ont été établis à partir d'une moyenne des résultats annuels et sont exprimés en joule par heure (tableau 12). On peut remarquer qu'en moyenne la ration consommée est supérieure pour les conditions d'eau estuarienne que pour celles d'eau décantée, alors que les rations absorbées sont du même ordre de grandeur. Bayne et Widdows (1978) constatent le même phénomène entre les populations de moules de la Lynher et celles de Cattewater. Cette perte d'énergie entre la consommation et l'absorption peut être due, d'une part à une augmentation de la production de pseudofèces entraînée par une charge minérale supérieure diluant la ration alimentaire, et/ou d'autre part à une augmentation de l'efficacité de digestion de la ration ingérée. Les autres composants du bilan restant du même ordre dans les deux cas comme le constate Bayne et Widdows (1978). L'allocation d'énergie entre les divers composants du bilan est relativement proche de ce que décrit Thompson (1984) pour des moules vivant au Canada. Les différences entre les valeurs absolues, de moitié inférieures pour les moules canadiennes, sont vraisemblablement induites par des charges sestoniques faibles (entre 3 et 6 mg.l^{-1}) et des températures inférieures (0 à 15°C) à ce que l'on rencontre dans le bassin de Marennes-Oléron.

Les relations existant entre les différentes composantes du bilan d'énergie, et la production sont de la forme $Y = aX + b$. Le calcul est effectué sur l'ensemble des résultats expérimentaux, exception faite de la période de ponte des mois de mars et avril et exprimée en $\text{joule.h}^{-1}.\text{gcs}^{-1}$

(1) production = $0,567 \text{ ration consommée} - 5,649$ ($r = 0,877$, $n = 18$) (fig. 31)

Tableau 12 : Bilan d'énergie moyen en joules.h⁻¹ (pourcentage) pour Mytilus edulis vivant dans différents secteurs
 + écart-type.

		Bayne et Widdows, 1978		Thompson, 1984	Cette étude	
		Lynher pop. (UK)	Cattewater pop. (UK)	Newfoundland (Can.)	eau estuarienne	eau décantée
Consommation	C	51,97 + 16,44 (100)	45,22 + 24,4 (100)	32,62 + 12,3 (100)	74,6 + 39,1 (100)	50,9 + 29,9 (100)
Absorption	Ab	18,10 + 9,08 (34,8)	18,85 + 15,56 (41,7)	14,98 + 6,71 (45,9)	35,7 + 20,5 (47,9)	33,4 + 21,0 (65,6)
Biodéposition	F	- (65,2)	- (58,6)	- (54,1)	- (52,1)	- (34,4)
Respiration	R	9,17 + 2,62 (17,6)	9,92 + 4,18 (21,9)	4,37 + 1,89 (13,4)	8,19 + 4,69 (11,0)	8,30 + 4,50 (16,3)
Excrétion	U	0,43 + 0,27 (0,8)	0,45 + 0,34 (1,0)	0,15 + 0,08 (0,5)	0,62 + 0,40 (0,8)	0,60 + 0,40 (1,2)
Production	P	8,51 + 8,55 (16,4)	8,48 + 15,67 (18,8)	10,45 + 5,56 (32,0)	26,44 + 18,19 (35,4)	24,3 + 17,8 (47,7)

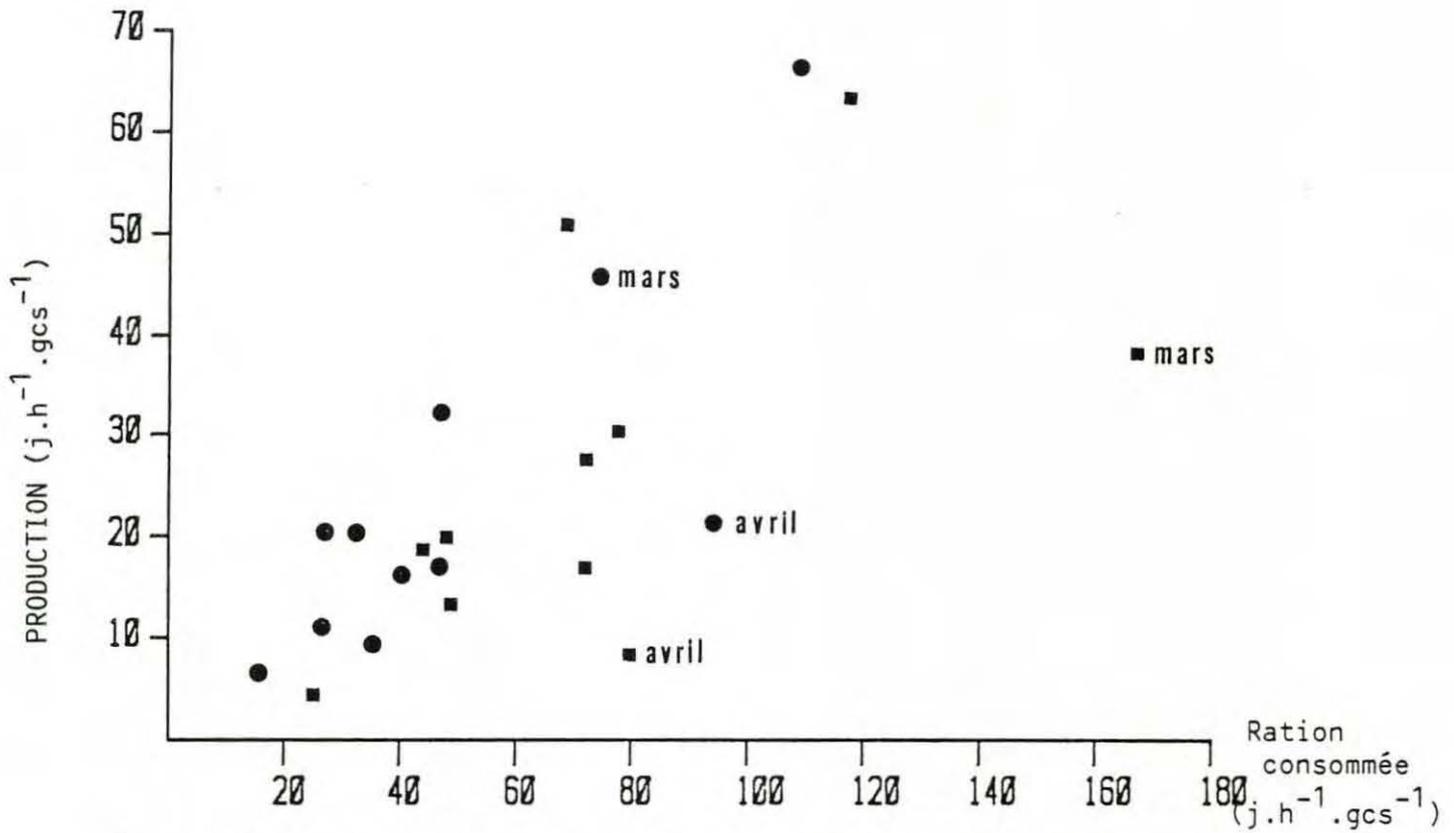


Figure 31 : Relation entre la ration consommée et la production pour *Mytilus edulis* de 40 mm de longueur. (■) eau estuarienne, (●) eau décantée.

(2) Production = 0,874 ration absorbée - 3,253 ($r = 0,998$, $n = 18$) (fig. 32)

A partir de l'équation (2), qui présente la meilleure corrélation, il est possible de recalculer la ration de maintenance, soit pour une production nulle, $3,72 \text{ joules.h}^{-1}$, ce qui correspond à ce que nous avons calculé dans le chapitre précédent. De même nous pouvons estimer dans le cas où la ration absorbée est nulle, quelle est l'énergie qu'il est nécessaire de cataboliser à partir des réserves pour assurer le minimum de la demande métabolique, soit $P = - 3,253 \text{ joules.h}^{-1}$, ce qui correspond à l'énergie assimilée pour une production nulle. La différence entre la ration de maintenance absorbée et l'énergie assimilée correspond à l'excrétion U.

Ainsi pour survivre, *Mytilus edulis* a besoin en moyenne d'une ration consommée $C = 9,963 \text{ joules.h}^{-1}$ (équation (1)) desquelles il absorbera une ration $Ab = 3,72 \text{ joules.h}^{-1}$. Dans cette étude, la ration consommée correspond à ce qui a été retenu par les branchies et non ce qui a été ingéré. Une fraction importante de la fraction consommée est donc rejetée sous forme de pseudofèces avant d'entrer dans la bouche. Ainsi une partie de l'énergie disponible dans la nourriture particulaire captée est rejetée sous forme de fèces et pseudofèces (ou biodépôts). Cette quantité correspond donc, pour un individu standard d'1 g de poids sec à $F = C - Ab = 9,963 - 3,72 = 6,243 \text{ joules.h}^{-1}$. L'équation du bilan énergétique s'écrira donc dans ce cas particulier et pour la période hors ponte :

$$\begin{aligned} C &= F + R + U + P \\ 9,963 &= 6,243 + 3,253 + 0,467 + 0 \\ (100) & \quad (62,6) \quad (32,7) \quad (4,7) \end{aligned}$$

Le faible nombre de points obtenu pendant la période de ponte principale ne permet pas de calculer un bilan complet. Cependant l'alignement parfait des points de la relation Production = 1,078 ration absorbée - 21,144 ($r = 0,998$, $n = 4$) (fig. 32) permet d'estimer que pendant cette période de reconstitution permanente des gonades, la ration de maintenance est de $19,164 \text{ joules.h}^{-1}$ ce qui diverge peu de ce que nous avons calculé au chapitre 5.2.3.

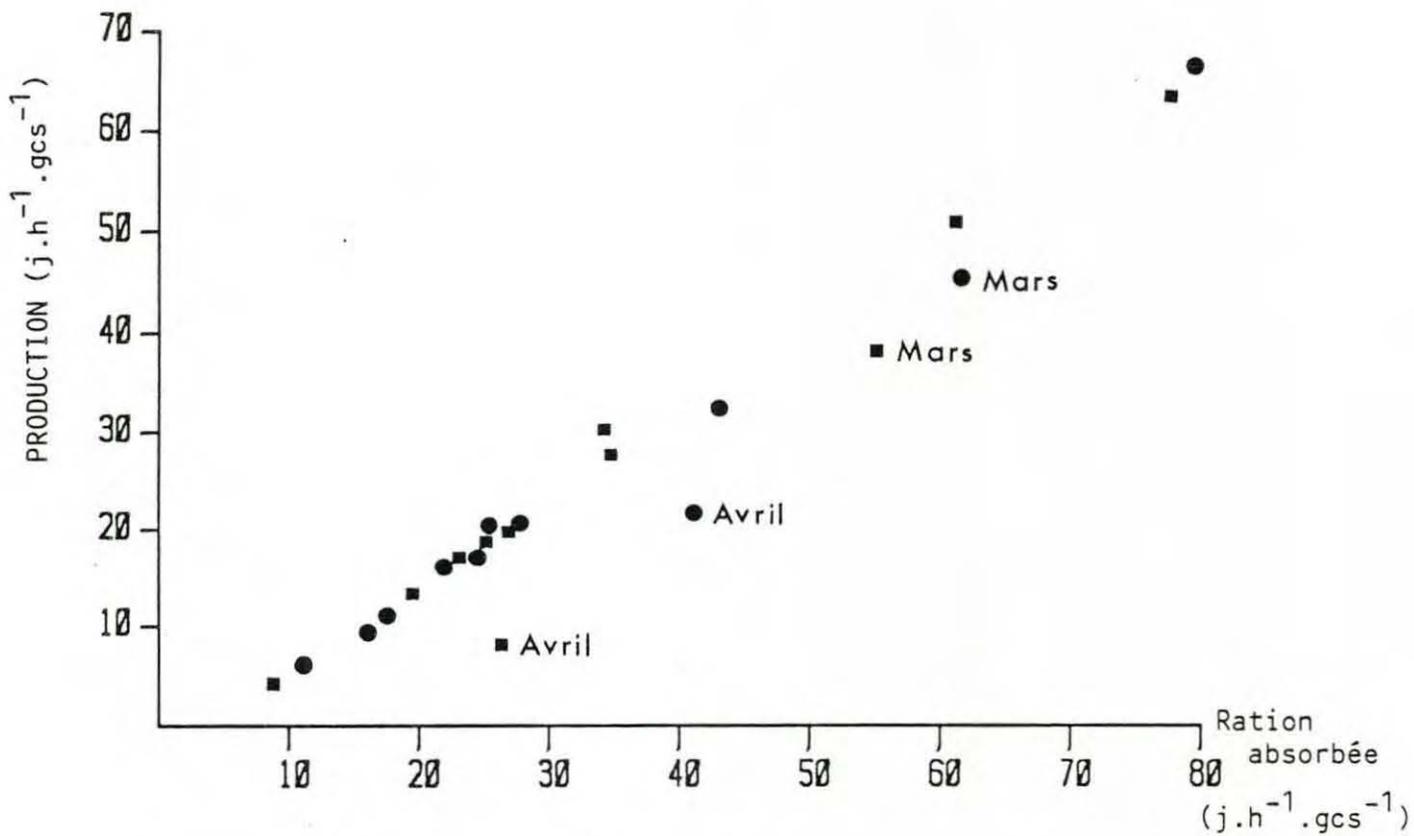


Figure 32 : Relation entre la ration absorbée et la production pour Mytilus edulis de 40 mm de longueur. (■) eau estuarienne, (●) eau décantée.

Cependant les valeurs des composantes du budget d'énergie peuvent varier en fonction de la taille des individus qui constituent une population. Il sera donc nécessaire, pour estimer précisément les budgets d'énergie des populations naturelles, de calculer les budgets pour différentes classes de taille de moules, et de détailler l'allocation d'énergie entre les différentes productions (Lucas, 1982).

Conclusion :

L'écophysiologie de moules *Mytilus edulis* de 40 mm de longueur a été étudiée pendant un an à partir d'eau estuarienne fraîchement pompée dans le milieu naturel et homogénéisée, et d'eau décantée pendant une semaine. La proportion d'éléments minéraux de la nourriture est plus forte dans le premier cas que dans le deuxième.

Les moules retiennent un grand nombre de petites particules supérieures à 1 um pendant toute l'année. L'efficacité de rétention est d'environ 89 % pour les particules comprises entre 3,8 et 4,2 um et décroît pour les particules de taille inférieure. Le volume de particules retenues par les moules varie en fonction du volume de particule disponible dans le milieu pour chaque classe de taille.

Que ce soit en présence de nourriture à forte charge minérale ou non, il n'apparaît pas de régulation de la fonction de capture des aliments. Cependant cette dernière est liée aux variations annuelles de l'état physiologique de *Mytilus edulis*. En effet c'est pendant la période de ponte et de reconstitution des gonades que la filtration est la plus forte (entre 17,95 et 9,34 l.h⁻¹.gcs⁻¹) alors qu'elle reste faible le reste de l'année (entre 5,79 et 1,65 l.h⁻¹.gcs⁻¹).

Il en va de même pour le niveau métabolique des moules, qui semble exacerbé durant l'hiver et le printemps avec une ration absorbée de maintenance de l'ordre de 18,76 joules.h⁻¹.gcs⁻¹) alors que le reste de l'année elle est de 3,73 joules.h⁻¹.gcs⁻¹).

L'efficacité de digestion est en moyenne de 0,46 lorsque la nourriture est abondante et de 0,68 lorsqu'elle est un peu plus faible (eau décantée).

Le production est positive dans les deux conditions expérimentales et toute l'année et est corrélée significativement avec la ration absorbée.

Si la consommation est fonction du niveau de nourriture disponible (en moyenne 75 joules.h^{-1} en eau estuarienne, 51 joules.h^{-1} en eau décantée), les régulations, dues à la production de pseudofèces et au niveau de digestion et d'absorption des nutriments, entraînent une ration moyenne absorbée du même ordre (35 joules.h^{-1}). L'allocation de cette énergie dans l'animal est similaire dans les deux conditions d'alimentation, avec environ 8 joules.h^{-1} respirées, $0,6 \text{ joules.h}^{-1}$ excrétées et 25 joules.h^{-1} servant aux différentes productions.

BIBLIOGRAPHIE

- Ali R.M., 1970. The influence of suspension density and temperature on the filtration rate of *Hiatella arctica*. *Mar. Biol* 6, 291-302.
- Ansell A.D. and Sivadas P., 1973. Some effects of temperature and starvation on the bivalve *Donax vittatus* (da Costa) in experimental laboratory populations. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 13, 229-262.
- Bayne B.L., 1973. Physiological changes in *Mytilus edulis* L. induced by temperature and nutritive stress. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 53, 39-58.
- Bayne B.L., 1976. Aspects of reproduction in bivalve molluscs, P. 432-448. *In* : M. Wiley (ed.). *Estuarine Processes*, Vol. I Academic Press, New-York.
- Bayne B.L., Bayne C.J., Carefoot T.C. and Thompson R.J., 1976a. The physiological ecology of *Mytilus californianus* Conrad. I. Metabolism and energy balance. *Oecologia* 22, 211-228.
- Bayne B.L., Carefoot T.C. and Thompson R.J., 1976c. The physiological ecology of *Mytilus californianus* Conrad. II. Adaptation to low oxygen tension and air exposure. *Oecologia* 22, 229-250.
- Bayne B.L., Clarke K.R. and Moore M.N., 1981. Some practical considerations in the measurement of pollution effects on bivalve molluscs, and some possible ecological consequences. *Aqua. Toxicol.*, 159-174.
- Bayne B.L., Holland D.L., Moore M.N., Lowe D.W. and Widdows J., 1978. Further studies on the effects of stress in the adult on the eggs of *Mytilus edulis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 58; 825-841.

- Bayne B.L., and Newell R.C., 1983. Physiological energetics of marine molluscs, p. 407-515. *IN* : K.M. Winburge and A.S.M. Saleaddin (ed.). *The Mollusca*. Vol. 4. Academic Press, London.
- Bayne B.L. and Scullard C., 1977. Rates of nitrogen excretion by species of *Mytilus* (Bivalvia, Mollusca) *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 57, 355-369.
- Bayne B.L., Thompson R.J. and Widdows J., 1973. Some effects of temperature and food on the rate of oxygen consumption by *Mytilus edulis* L., p. 181-193. *In* : W. Wieser (ed.). *Effects of temperature on ectothermic organisms* Springer-Verlag, Berlin.
- Bayne B.L., Thompson R.J., Widdows J., 1976b. Physiology I : feeding digestion and respiration. p. 121-206. *In* : B.L. Bayne (ed.). *Marine mussels : their ecology and physiology*. IBP 10 Cambridge University Press, Cambridge.
- Bayne B.L. and Widdows J., 1978. The physiological ecology of two populations of *Mytilus edulis* L. *Oecologia* (Berl.) 37, 137-162.
- Bayne B.L., Widdows J. and Newell R.I.E., 1977. Physiological measurements on estuarine bivalve molluscs in the field, p. 57-68. *In* B.F. Keegan, P.O. Ceidigh, P.J.S. Boaden (eds.). *Biology of benthic organism*. New York, Pergamon Press.
- Bernard F.R., 1972. Nutrition of *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1795) : an aspect of estuarine energetics. Ph. D. Thesis London Univ. 448 pp.
- Bernard F.R., 1974. Particle sorting and labial palp function in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1795). *Biol. Bull. mar. Biol. Lab.*, Woods Hole 146, 1-10.
- Berthomé J.P., Prou J., Razet D., Garnier J., 1984. Première approche d'une méthode d'estimation prévisionnelle de la production potentielle d'huître creuse *C. gigas* d'élevage. *Haliotis*, 14 : 39-48.

- Blanc F., Leveau M., Bonin M.C. et Laurec A., 1972. Ecologie d'un milieu eutrophique : traitement mathématique des données. *Mar. Biol.*, 14, 120-129.
- Boje R., 1965. Die bedeutung von nahrungsfaktoren für das wachstum von *Mytilus edulis* L. in der Kieler Förde und im Nord-Ostsee-Kanal. *Kieler Meeresforsch.*, 21, 81-100.
- Boromthanarat S., 1986. Les bouchots à *Mytilus edulis* Linnaeus dans l'écosystème estuarien du bassin de Marennes-Oléron (France) : Aspects biologiques et bioénergétiques. Thèse 3ème cycle. Université d'Aix-Marseille II. 141 p.
- Brody S., 1945. Bioenergetics and growth. Reinhold Publishing Corp. New York. 1023 pp.
- Bruce J.R., 1926. The respiratory exchange of the mussel (*Mytilus edulis* L.) *J. Biochem.* 20, 829-846.
- Calow P., 1977. Ecology, evolution and energetics : A study in metabolic adaptation. *Adv. Ecol. Res.*, 10, 1-62.
- Castell J.D., Tiews K., 1980. Report of the EIFAC, INUS and ICES working Group on standardization of Methodology in Fish Nutrition Research. Hamburg (EIFAC Technical Paper n°36).
- Conover R.J., 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 11, 338-345.
- Crisp D.J., 1984. Energy flow measurements, p. 284-386. In : N.A. Holme and A.D. McIntyre (ed.) *Methods for the study of marine benthos* (2nd ed.) IBP 16 Blackwell Oxford.
- Dauids C., 1964. The influence of suspensions of micro-organisms of different concentrations on the pumping and retention of food by the mussel (*Mytilus edulis* L.). *Neth. J. Sea Res.*, 2, 233-249.

- Deslous-Paoli J.M., 1985. Assessment of energetic requirement of reared molluscs and of their main competitors. International Seminar on Shellfish Culture Development and Management. 4-9 March 1985, La Rochelle, France 28 pp.
- Dral A.D.G., 1967. The movements of the latero-frontal cilia and the mechanisms of particle retention in the mussel (*Mytilus edulis* L.) *Neth. J. sea. Res.*, 3, 391-422.
- Dubois M., Gilles K.A., Hamilton J.K., Rebecs P.A. and Smith F., 1956. Colorimetric method for the determination of sugars and related substances. *Anal Chem.*, 28, 350-356.
- Dussart B.M., 1965. Les différentes catégories de plancton. *Hydrobiologia* 26, 72-74.
- Elliott A.J., 1974. Investigations on the uptake of dissolved amino acids by the branchial epithelium of *Mytilus edulis* L. M. Sc. Thesis, Univ. of Dublin.
- Elliott A.J., 1979. Laboratory investigations into the absorption of dissolved free amino acids by the gill of the mussel *Mytilus edulis* L. *Irish Fish. Invest.*, Ser. B 22, 1-15.
- Famme P. and Kofoeld L.H., 1983. Shunt water flow through the mantle cavity in *Mytilus edulis* L. and its influence on particle retention. *Mar. Biol. Lett.* 4, 207-218.
- Fiala-Medioni A. et Copello M., Colomines J.C., 1985. Relations trophiques entre huître et milieu ; influence de la concentration et de la taille des particules. Bases biologiques de l'aquaculture, Montpellier 1983. IFREMER, Actes de Colloque 1:63-74.
- Field I.A., 1922. Biology and economic value of the sea mussel *Mytilus edulis*. *Bull. U.S. Bureau Fish.* 38, 127-259.

- Foster-Smith R.L., 1975a. The effect of concentration of suspension and inert material on the assimilation of algae by three bivalves. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 55, 411-418.
- Foster-Smith R.L., 1975b. 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., 1975c. The role of mucus in the mechanism of feeding in three filter feeding bivalves. *Proc. Malac. Soc. London.* 41, 571-588.
- Foster-Smith R.L., 1978. An analysis of water flow in tube-living animals *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 34, 73-93.
- Gabbott P.A. and Bayne B.L., 1973. Biochemical effects of temperature and nutritive stress on *Mytilus edulis* L.. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 53, 269-286.
- Gilmour T.H.J., 1978. Ciliation and function of the food-collecting and waste-rejecting organs of lophophorates. *Can. J. Zool.*, 56, 2142-2155.
- Grodzinski W., R.Z., Klekowski R.Z. and Dunean A., 1975. Methods for ecological bioenergetics. IBP Handbook n°24, Blackwell Scientific Publication, Oxford, 376 pp.
- Haven D.S. and Morales-Alamo R., 1970. Filtration of particles from suspensions by the American oyster *Crassostrea virginica*. *Biol. Bull. mar. biol. lab.*, Woods Hole, 139 : 248-264.
- Hawkins A.J.S. and Bayne B.L., 1984. Seasonal variation in the balance between physiological mechanisms of feeding and digestion in *Mytilus edulis* (Bivalvia : Mollusca). *Mar. Biol.*, 82 : 233-240.

- Hawkins A.J.S. and 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., Bayne B.L. and Clarke K.R., 1983. Co-ordinated rhythms of digestion, absorption and excretion in *Mytilus edulis* (Bivalvia : Mollusca). *Mar. Biol.*, 74 : 41-48.
- Hawkins A.J.S., Salkeld P.N., Bayne B.L., Gnaiger E. and 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.
- Héral M., 1985. Evaluation of the carrying capacity of molluscan shellfish ecosystems. International Seminar on Shellfish Culture Development and Management. 4-9 March 1985, La Rochelle, France, 22 pp.
- Héral M.D., Razet D., Maestrini S.Y. et 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. CIEM 44, 14 p.
- Héral M., Razet D., Deslous-Paoli J.M., Manaud F., Truquet I., Garnier J., 1984. Hydrobiologie du bassin de Marennes-Oléron. Résultats du réseau national d'observation : 1977 à 1981. *Ann. Sco. Sci. nat. Charente-Maritime*, 7 (2) : 259-277.
- Hildreth D.I. and Crisp D.J., 1976. A corrected formula for calculation of filtration rate of bivalve molluscs in an experimental flowing system. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 56, 111-120.
- Hughes R.N., 1969. A study of feeding in *Scrobicularia plana*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 49, 805-823.
- Humphreys W.F., 1979. Production and respiration in animal populations. *J. Anim. Ecol.* 48, 427-453.

- Ivlev W.S., 1939. Balance of energy in carps. *Zool. zh. Mosk.* 18, 303-316.
- Jorgensen C.B., 1949. The rate of feeding by *Mytilus edulis* in different kinds of suspension. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 28, 333-344.
- Jorgensen C.B., 1952. On the relation between water transport and food requirements in some marine filter feeding invertebrates. *Biol. Bull.* 103, 356-363.
- Jorgensen C.B., 1960. Efficiency of particle retention and rate of water transport in undisturbed lamellibranchs. *J. Cons. int. Explor. Mer* 26, 94-116.
- Jorgensen C.B., 1962. The food of filter-feeding organisms. Rapp. P.-V. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer. 153, 99-107.
- Jorgensen C.B., 1966. Biology of suspension feeding. Pergamon Press, New York, 357 pp.
- Jorgensen C.B., 1975a. Comparative physiology of suspension feeding. *Ann. Rev. Physiol.*, 37, 57-79.
- Jorgensen C.B., 1975b. On gill function in the mussel *Mytilus edulis* L. *Ophelia* 13, 187-232.
- Jorgensen C.B., 1981a. A hydromechanical principle for particle retention in *Mytilus edulis* and other ciliary suspension feeders. *Mar. Biol.* 61, 277-282.
- Jorgensen C.B., 1981b. Feeding and cleaning mechanisms in the suspension feeding bivalve *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 65, 159-163.
- Jorgensen C.B., 1981c. Suspension feeding. In : Handbook of nutrition and food. CRC Press (in press).
- Jorgensen C.B., 1982a. Fluid mechanics of the mussel gill : the lateral cilia. *Mar. Biol.* 70, 275-281.

- Jorgensen C.B., 1982b. Uptake of dissolved amino acids from natural sea water in the mussel *Mytilus edulis* L.. *Ophelia*, 21 (2), 215-221.
- Jorgensen C.B., 1983. Patterns of uptake of dissolved amino acids in mussels(*Mytilus edulis*). *Mar. Biol.*, 73, 177-182.
- Kiorboe T., Mohlenberg F. and Nohr P., 1981. Effect of suspended bottom material on growth and energetics in *Mytilus edulis*. *Mar Biol.* 61, 283-288.
- Klekowski R.Z. and Dunnean A., 1975. Physiological approach to ecological energetics. *In* : Methods for ecological bioenergetics. IBP Handbook No 24 (Ed. Grodzinski W., and A. Dunnean) pp. 15-65, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Knudsen M., 1901. Hydrographical tables. William & Norgate, London.
- Koroleff F., 1976. Determination of ammonia, p. 126-133, *In* : Methods of sea water analysis, K. Grasshoff (ed.) Verlag Chemie, Weinheim, RFA.
- Lorenzen C.J., 1967. Determination of chlorophyll and pheophytin : spectrophotometric equation. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 343-346.
- Lowry O.H., Rosebrough N.I., Farrand A.L. and Randall R.J., 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* 13, 265-275.
- Lucas A., 1982. Remarques sur les rendements de production chez les bivalves marins. *Haliotis* 12, 47-60.
- Malara G. et Charra R., 1972. Dosage des glucides particulaires selon la méthode de Dubois. Notes de travail, S.Z.V. Villefranche sur mer, 5 pp.
- Marsh J.B. and Weinstein D.B., 1966. Simple charring method for determination of lipids. *J. lipid. Res. I*, 574-576.

- McNeill S. and Lawton J.H., 1970. Annual production and respiration in animal populations. *Nature*, London, 225, 472-474.
- Mohlenberg F. and Riisgard H.U., 1978. Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia* 17 (2), 239-246.
- Mohlenberg F. and Riisgard H.U., 1979. Filtration rate, using a new indirect technique, in thirteen species of suspension feeding bivalves. *Mar. Biol.* 54, 143-147.
- Moore H.J., 1971. The structure of the latero frontal cirri on the gills of certain lamellibranch molluscs and their role in suspension feeding. *Mar. Biol.* 11, 23-27.
- Morton B., 1973. A new theory of feeding and digestion in the filter-feeding lamellibranchia. *Malacologia*, 14, 63-79.
- Nelson T.C., 1960. The feeding mechanism of the oyster. II. On the gills and palps of *Ostrea edulis*, *Crassostrea virginica* and *C. angulata*. *J. Morphol.*, 107, 163-191.
- Newell R.C., 1979. Biology of intertidal animals Faversham, Marine Ecological Surveys, 781 pp.
- Newell R.I.E. and Bayne B.L., 1980. Seasonal changes in the physiology, reproductive condition and carbohydrate content of the cockle *Cardium (= Cerastoderma) edule* (Bivalvia : Cardiidae). *Mar. Biol.*, 56, 11-19.
- Owen G., 1974. Feeding and digestion in the bivalvia. *Adv. Comp. Physiol. Biochem*, 5, 1-35.
- Palmer R.E. and Williams L.G., 1980. Effect of particle concentration on filtration efficiency of the bay scallop *Argopecten irradians* and the oyster *Crassostrea virginica*. *Ophelia* 19 (2), 163-174.

- Reid R.G. and Porteous S., 1980. Aspect of the functional morphology and digestive physiology of *Vulsella vulsella* (Linne) and *Crenatula modiolaris* (Lamarck), bivalves associated with sponges. In : malacofauna of Hong Kong and southern China. Morton D. (ed.). Publ. by : Hong Kong University Press, Hong Kong, p. 291-310.
- Riisgard H.U. and Randlov A., 1981. Energy budgets, growth and filtration rates in *Mytilus edulis* at different algal concentrations. *Mar. Biol.* 61, 227-234.
- Riisgard H.U. and Mohlenberg F., 1979. 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., 1984. Etude écophysiological de quelques mollusques bivalves. Bases biologiques de l'aquaculture, Montpellier 1983. IFREMER, Actes de Colloques n° 1 : 45-62.
- Rosenberg R. and Loo L.O., 1983. Energy flow in *Mytilus edulis* culture in western Sweden. *Aquaculture* 35, 151-161.
- Schneider B.H. and Platt W.P., 1975. The evaluation of feeds through digestibility experiments. University of Georgia Press, Athens, GA, 168 pp.
- Shumway S.E., Cucci T.L., Newell R.C. and Yentsch C.M., 1985. Particle selection, ingestion and absorption in filter-feeding bivalves. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 91, 77-92.
- Siebers D. and Winkler A., 1984. Amino acid uptake by mussels, *Mytilus edulis*, from natural sea water in a flow through system. *Helgoländer Meeresunters* 38, 189-199.
- Silvester N.R. and Sleigh M.A., 1984. Hydrodynamic aspects of particle capture by *Mytilus*. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 64, 859-879.

- Strickland J.D.H. and Parsons T.R., 1972. A practical handbook of seawater analysis, (Rev.) ed. *Bull. Fish. Res. Board. Can.* 167, 1-311.
- Tenore K.R., Goldman J.C. and Clarner J.P., 1973. The food chain dynamics of the oyster, clam and mussel in an aquaculture food chain. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 12, 157-165.
- Tenore K.R. and Dunstan W.M., 1973. Comparison of feeding and biodeposition of three bivalves at different food levels. *Mar. Biol.*, 21, 190-195.
- Theisen B.F., 1977. Feeding rate of *Mytilus edulis* L. (bivalvia) from different part of Danish waters in water of different turbidity *Ophelia* 16 (2), 221-232.
- Thompson R.J., 1984. The reproductive cycle and physiological ecology of the mussel *Mytilus edulis* in a subarctic, non estuarine environment. *Mar. Biol.*, 79, 277-288.
- Thompson R.J. and 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. and Bayne B.L., 1974. Some relationships between growth, metabolism and food in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* 27, 317-326.
- Vahl O., 1972a. Efficiency of particle retention in *Mytilus edulis* L.. *Ophelia*, 10 (1), 17-25.
- 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.

- 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 L.E. and Davis G.E., 1967. Laboratory studies on the feeding, bioenergetics and growth of fish. In : S.D. Gerking (ed.). The biological basis of freshwater fish production. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 175-214.
- Widdows J., 1972. Thermal acclimation by *Mytilus edulis* L. Ph.D. Thesis. University of Leicester, England.
- Widdows J., 1978a. Combined effects of body size, food concentration and season on the physiology of *Mytilus edulis*. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 58, 109-124.
- Widdows J., 1978b. Physiological indices of stress in *Mytilus edulis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 58, 125-142.
- Widdows J. and 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. and Worrall C.M., 1979. Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar Biol.* 50, 195-207.
- Winberg G.G., 1956. Rate of metabolism and food requirements of fishes. Minsk. Nauchm. Tr. Bielor. Gos. Univ. im Lenina. (Engl. Transl. *Fish. Res. Bd. Can.*) *Transl. Ser.*, N° 194, 202pp.
- Winter J.E., 1973. The filtration rate of *Mytilus edulis* and its dependence on algal concentration, measured by a continuous automatic recording apparatus. *Mar. Biol.* 22, 317-328.
- Winter J.E., 1978. A review on the knowledge of suspension-feeding in Lamellibranchiate bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems. *Aquaculture* 13, 1-33.

Winter J.E. and Langton R.W., 1976. Feeding experiments with *Mytilus edulis* L. at small laboratory scale. I. the influence of the total amount of food ingested and food concentration on growth p. 565-581. In : G. Persoone and E. Jaspers (eds.). Proc. 10th Eur. Symp. mar. Biol., Ostend, Belgium, sept. 17-23, 1975. Universa Press, Wetteren. Vol. 1, 622 pp.

Wright R.T., Coffin R.B., Ersing C.P. and Peason D., 1982. Field and laboratory measurement of bivalve filtration of natural marine bacterioplankton. *Limnol. Oceanogr.* 27, 91-98.

Yentsch C.S. and Menzel D.W., 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.* 10, 221-231.

Zanette Y., Garnier J., 1981. Etude préliminaire de l'impact des huîtres *Crassostrea gigas* (Thunberg) en élevage sur la biomasse de microorganisme des claires de Marennes-Oléron. Note au CIEM, C.M. 1981/L : 14 : 17 pp.