

Observations des éléments structuraux intervenant dans les mécanismes de nutrition préingestifs chez l'huître japonaise *Crassostrea gigas*

Laurent BARILLÉ^{1,2}

ABSTRACT

Observations of feeding structures involved in preingestive mechanisms in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*

Recent feeding-physiology experiments have shown that the Japanese oyster *Crassostrea gigas* was able to operate a selection among inorganic and organic particles before ingestion. However, the underlying mechanisms are not well understood. Anatomical observations of different structures which may play a role in the selection processes are brought together and submitted to the actual knowledge on bivalve feeding. The mantle lobes, the ciliary structure of the ordinary filaments, the marginal ventral groove and the labial palps are described.

RESUME

Les études expérimentales menées en écophysiologie sur la nutrition de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*, ont permis de mettre en évidence une sélection préférentielle des particules d'intérêt nutritif pendant la phase préingestive. Cependant, le ou les mécanisme(s) responsable(s) de la sélection des particules n'ont pas été élucidés. Les observations anatomiques des différentes structures susceptibles de modifier la qualité du matériel particulaire, ont été rassemblées et confrontées aux connaissances actuelles sur la nutrition des lamellibranches. Ces observations portent sur les tentacules du bord du manteau, la ciliature des filaments ordinaires de la branchie, la gouttière ventrale marginale et les palpes labiaux.

INTRODUCTION

La modélisation des différents processus physiologiques impliqués dans la nutrition de l'huître japonaise *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) a permis de mettre en évidence l'importance considérable de la fonction de sélection préingestive sur la croissance du bivalve (Raillard *et al.*, 1993). L'huître japonaise, qui représente la plus forte biomasse de mollusque cultivé dans le bassin de Marennes-Oléron, opère en effet une sélection sur la matière particulaire en suspension ayant pour conséquence une ingestion préférentielle des particules d'intérêt nutritif, (Razet *et al.*, 1990; Deslous-Paoli *et al.*, 1992). Cette sélection se situe au niveau de la cavité palléale, sa détermination est réalisée lors d'expérimentations écophysiologiques par l'analyse comparée de la qualité

¹ Laboratoire de Biologie et Biochimie Marines, E.A. 1220, IUT, 15, rue François de Vaux de Foletier, 17026 La Rochelle cedex.

² IFREMER, UREA, BP 133, 17390 La Tremblade.

du matériel particulaire disponible pour la nutrition du mollusque et de celle des pseudofèces rejetés avant l'ingestion. Différents paramètres qui caractérisent la qualité de la nourriture ont été utilisés pour mettre en évidence les processus de sélection préingestifs chez divers bivalves. Kiørboe et Møhlenberg (1981), Newell et Jordan (1983), Prins *et al.* (1991) utilisent la concentration en chlorophylle-a, Deslous-Paoli *et al.* (1992), Iglesias *et al.* (1993) la concentration en seston organique, Razet *et al.* (1990), le carbone et l'azote, Shumway *et al.* (1985), les phycoérythrine, Pastoureau *et al.* (1993), les phéophorbides etc... Pourtant si la liste non exhaustive des travaux précédents atteste du caractère indubitable d'un processus de sélection préingestif, ils ne font que constater le résultat d'un mécanisme sans préjuger de celui-ci. Ainsi, en dépit du nombre considérable d'expériences et d'observations, une controverse demeure quand aux mécanismes responsables de la capture des particules, (Jørgensen, 1981, 1989; Silvester et Sleight, 1984; Shimeta et Jumars, 1991, Way, 1989) et de leur sélection (Newell et Jordan, 1983; Way *et al.* 1989; Beninger, 1991; Beninger *et al.* 1991; Jørgensen, 1990). L'observation directe des éléments structuraux du pallium sur des fragments d'organes ou leur totalité, accompagné d'études histologiques ont permis d'élaborer très tôt des hypothèses concernant le fonctionnement de la branchie et des palpes labiaux, (Kellogg, 1915; Yonge, 1926; Atkins, 1937). L'emploi d'un cytoscope (Bernard, 1974), l'usage de la technique d'insertion d'une fenêtre transparente dans la coquille, (Forster-Smith, 1975, 1978) qui ont contribué à l'évolution des connaissances sont aujourd'hui remplacés par la vidéo-endoscopie, (Ward *et al.*, 1991; Beninger *et al.*, 1992), technique moins traumatisante qui permet l'observation *in vivo*. Cependant, la compréhension des mécanismes de capture et de nutrition ne peut que reposer sur une bonne connaissance anatomique et ultrastructurale. Au sein des pseudolamellibranches la famille des Ostreidés en raison de son intérêt économique a fait l'objet de nombreux travaux, dont les importantes contributions de Yonge (1926), Atkins (1937, 1938), Nelson (1938, 1960) et Galstoff, (1964). Néanmoins, les informations concernant l'huître japonaise d'origine indo-pacifique *Crassostrea gigas*, sont nettement plus fragmentaires (Elsey, 1935; Bernard, 1974). L'amélioration des techniques d'observations en microscopie à balayage et en transmission, permet de reconsidérer certaines structures préalablement décrites dont il n'existe qu'une représentation schématique ou artistique (Morrison, 1993).

Cette étude qui regroupe des informations structurales concernant les éléments palléaux de *Crassostrea gigas*, intègre également des observations réalisées sur du matériel vivant, mais n'est nullement exhaustive et doit permettre d'orienter des recherches ultérieures précises.

MATERIEL ET METHODES

Des observations préliminaires en microscopie photonique et microscopie électronique à balayage ont été réalisées sur les branchies et les palpes labiaux de 5 huîtres japonaises adultes *Crassostrea gigas* prélevées dans le bassin de Marennes-Oléron en juin 1991. Les huîtres placées dans des chambres expérimentales ont été alimentées avec des algues phytoplanctonique d'écloserie: *Tetraselmis suecica* et *Chaetoceros calcitrans*. Deux individus alimentés avec une concentration algale inférieure au seuil de production des pseudofèces (5mg/l en seston total) ont été utilisés pour l'étude histologique. La concentration algale a été augmentée pour placer les individus dans des conditions alimentaires situées au-delà du seuil de production de pseudofèces. Les huîtres actives sont immédiatement plongées dans de l'azote liquide. Une expérience complémentaire a été effectuée en décembre 1992 à partir de 6 huîtres *Crassostrea gigas* de 6 cm prélevées dans la même zone que précédemment pour une analyse en microscopie électronique à balayage.

Les portions de branchies prélevées à l'aide d'instruments de microdissection pour l'analyse histologique sont fixées dans du Bouin-Hollande (Gabe, 1968), incluses dans de la paraffine, puis coupées en sections fines de 3 à 5 μm . Les sections transversales de demi-branchies sont traitées par des colorations topographiques: trichrome en un temps et Mann-Dominici. Tout en étant une "excellente méthode générale", cette dernière permet l'étude des cellules neurosécrétrices (Gabe, 1968).

Les échantillons pour la microscopie électronique à balayage sont placés dans un mélange fixateur glutaraldéhyde 3% - cacodylate de sodium 7%- NaCl 7%. Le pH de la solution finale est 7,8 et son osmolarité de 1100 milliosmoles. Ils subissent ensuite une post-fixation à l'osmium avant d'être progressivement déshydratés dans des bains d'acétone de concentration croissante. Du CO₂ est ensuite substitué à l'acétone par un appareil à point critique BALZERS CPD030. Une pellicule d'or de 30 nm est déposée sur les échantillons à l'aide d'un métalliseur BALZERS SCD040. Les pièces métallisées sont examinées à l'aide d'un microscope JEOL JSM-35C. De plus, des observations ont été réalisées sur du matériel vivant. Les mouvements ciliaires à la surface des filaments branchiaux ordinaires, étudiés à partir de fragments branchiaux, ont été enregistrés par un caméscope monté sur un microscope LEITZ Dialux-20.

RESULTATS

L'étude anatomique est agencée suivant l'ordre séquentiel le plus probable selon lequel une particule en suspension véhiculée par le courant inhalant serait confrontée aux différentes structures de la cavité palléale.

Les termes anatomiques sont principalement issus des travaux de Yonge (1926), Atkins (1937, 1938), Galstoff (1964) et Nelson (1960).

Les tentacules du bord du manteau.

Le bord du manteau de *Crassostrea gigas* est constitué de 3 lobes : le lobe externe, le lobe médian et le lobe interne ou rideau palléal. Le lobe interne et le lobe médian sont bordés de tentacules sensitifs. Le lobe interne a la possibilité de se projeter dans la cavité palléale, tout comme Galstoff (1964) l'a observé chez *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1971). La partie externe des tentacules du rideau palléal, prélevés dans la zone inhalante, ainsi que la zone interne du sillon situé entre celui-ci et le lobe médian sont densément couverts de touffes ciliaires et de nombreux grains de sécrétions de mucus sont observés, (Fig.1). Le rôle probable d'interception et de transport est discuté ultérieurement. L'observation de matériel vivant révèle un important transport particulaire de rejet sur les surfaces palléales proches du bord du manteau de la zone inhalante. Ce transport est perpendiculaire au bord du manteau. Des cordons de mucus englobant les particules remontent le long de la face interne des tentacules du rideau palléal et se détachent.

"Chambre de sédimentation".

Un mécanisme de sélection gravimétrique a été proposé par Bernard (1974) chez l'huître japonaise. Les particules minérales d'une densité voisine de 2,6 et d'un diamètre sphérique équivalent supérieur à 14 µm sédimenteraient sous l'influence de la gravité dans une chambre de sédimentation avant d'atteindre les filaments branchiaux. Nos observations ne semblent pas confirmer cette théorie. En effet, des particules minérales de diamètre très supérieur à 14 µm ont été retrouvées en aval de la supposée chambre de sédimentation, notamment sur la face interne des palpes labiaux (fig. 2). Ceci semble exclure un phénomène de sélection passive.

La structure branchiale

Rappels anatomiques

La branchie de *Crassostrea gigas* est constituée de 4 demi-branchies. Chaque demi-branchie est constituée d'une lamelle ascendante et d'une lamelle descendante. Chez l'huître japonaise les 2 demi-branchies internes se rejoignent au niveau de l'axe branchial alors que les 2 demi-branchies externes sont fusionnées avec le manteau. Tout comme chez *Crassostrea virginica*, les extrémités ventrales des demi-branchies sont formées de sillons marginaux (gouttières ventrales marginales), alors qu'il existe 3 sillons dorsaux situés entre les bases des demi-branchies et 2 sillons dorsaux supplémentaires localisés entre l'extrémité des lamelles ascendantes des 2 demi-branchies externes et le manteau. Une représentation schématique de ces structures chez *Crassostrea virginica* est donnée en figure 3.

La branchie de l'huître japonaise est plissée. L'observation de nos échantillons montre que chaque pli est composé de 14 à 20 filaments. Elle est de type hétérorhabdique, possédant une différenciation entre filaments principaux et filaments ordinaires (figures 4 et 5). En microscopie électronique à balayage (et sur le matériel vivant), l'observation des filaments principaux est délicate en raison de leur localisation en profondeur entre chaque pli souvent associé à un état de contraction de la branchie, probablement lié à la fixation, quand bien même les tissus sont traités avec du $MgCl_2$. Au sein de chaque pli, seuls les filaments ordinaires situés à l'apex sont facilement accessibles, contrairement aux filaments situés plus en profondeur ainsi que le dernier filament, adjacent au filament principal, appelé filament de transition en raison de sa structure différente, figure 6.

Capture et transport

Les particules en suspension sont véhiculées par le courant inhalant créé par les battements des cils latéraux qui prennent naissance de chaque côté des filaments dans leur partie médiane, figure 7. Le passage de l'eau de la cavité infrabrancheiale à la cavité suprabrancheiale se fait au travers des ostias, figures 7 et 8. Selon la théorie traditionnelle de capture et transport, basée sur un concept mucociliaire, les particules sont interceptées par les cils eulatéro-frontaux qui s'étendent de part et d'autre de l'espace interfilamentaire. Les particules sont ensuite expédiées vers les surfaces frontales des filaments branchiaux puis dirigées soit vers l'un des 5 sillons dorsaux soit vers l'un des 4 sillons ventraux. Les particules sont ensuite transportées le long des sillons vers la partie antérieure de la cavité palléale, en direction de la bouche. Le principe de fonctionnement de la branchie assimilé à celui d'un tamis à été remis en question par Jørgensen (1989, 1990) sur la base de calculs hydrodynamiques et d'observation des cils eulatéro-frontaux. Si lors de nos observations en MEB, les cils eulatéro-frontaux ont souvent été aperçus en position verticale, plaqués le long de la ciliature frontale des filaments apicaux, figures 9 et 10, (position considérée par Jørgensen comme caractéristique d'un fonctionnement normal), l'examen de matériel vivant ainsi que l'analyse des images vidéo montre que les cils eulatéro-frontaux, forment un tamis situé dans un plan perpendiculaire au passage du courant inhalant, durant la partie la plus importante de leur cycle de battement (figure 11).

Les particules sont ensuite déposées par les cils eulatéro-frontaux sur les surfaces frontales des filaments branchiaux. L'examen du film vidéo révèle des amas de particules se déplaçant lentement dans la partie médiane des filaments ordinaires apicaux sous l'action des cils frontaux médians. Ces particules sont dirigées vers la gouttière ventrale marginale. Cependant, de part et d'autre de cette zone médiane des particules ont été aperçues à contre courant, se déplaçant beaucoup plus rapidement, sans que l'on puisse distinguer une action ciliaire, celle présumée des cils frontaux, moins nombreux qui bordent les cils de la zone médiane.

Figure 1. Lobe interne du bord du manteau. (a) Les tentacules du lobe interne sont repliés vers l'intérieur de la cavité palléale (barre d'échelle = 100 μm); (b) La partie externe des tentacules est recouverte de groupes de cils (barre d'échelle = 10 μm).

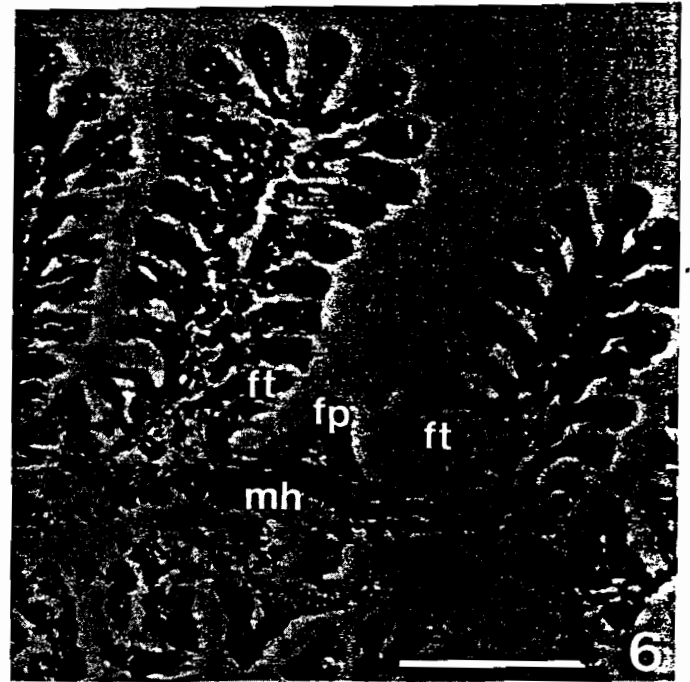
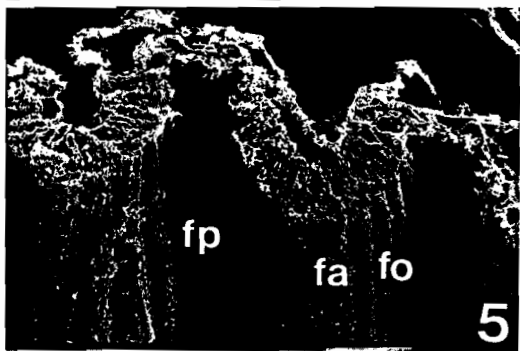
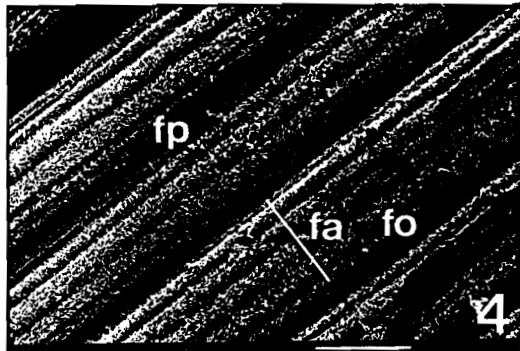
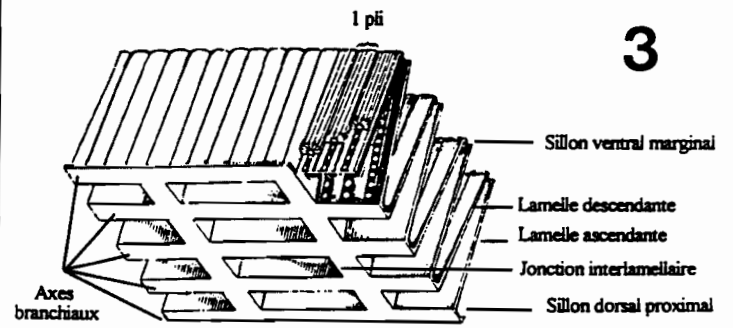
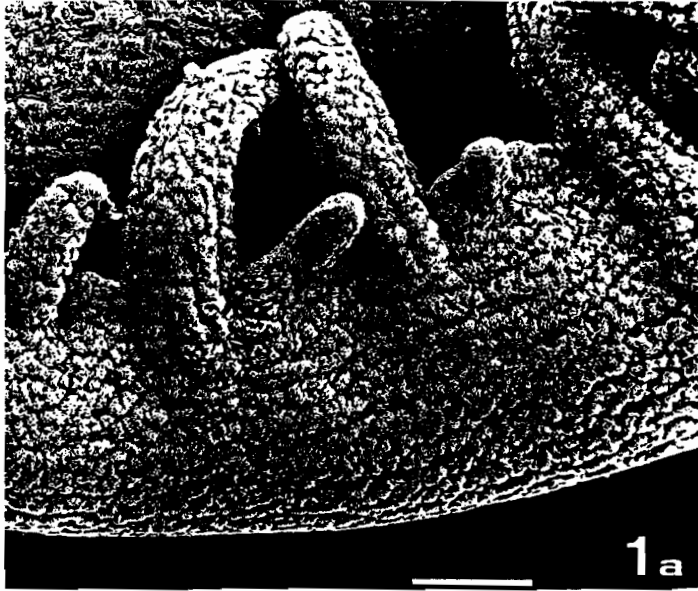
Figure 2. Particule minérale de 100 μm située dans un sillon de la face interne des palpes labiaux (barre d'échelle = 100 μm).

Figure 3. Stéréodiagramme des quatre demi-branchies de *Crassostrea virginica*, redessiné d'après Nelson (1960).

Figure 4. Vue frontale de la branchie dans sa partie médiane montrant la différenciation entre filaments principaux (fp) et les plis constitués de filaments ordinaires (fo) et apicaux (fa). Le trait délimite un pli. Barre d'échelle = 100 μm .

Figure 5. Vue oblique d'une zone de fracture réalisée dans la partie frontale de la branchie illustrant la relation spatiale entre les filaments: principaux (fp), ordinaires (fo) et apicaux (fa). Barre d'échelle = 100 μm .

Figure 6. Section transversale d'une demi-branchie. Mh = muscles horizontaux, fp = filament principal, ft = filament de transition. Coloration de Mann-Dominici. Barre d'échelle = 100 μm .



Les particules dirigées dans la partie dorsale sont collectées par les sillons dorsaux. Avant d'atteindre les sillons, on note une désorganisation des filaments ordinaires (fig. 12) modifiés en une ciliature uniforme que l'on retrouve le long des sillons dorsaux situés à la base des demibranchies (fig. 13). Les particules sont ensuite dirigées vers la bouche.

Les particules manipulées par les cils frontaux médians sont transportées dans la partie ventrale vers la gouttière ventrale marginale. Les expériences réalisées sur des huîtres alimentées avec les algues phytoplanctoniques *Tetraselmis suecica* et *Chaetoceros calcitrans* au-delà du seuil de production de pseudofèces puis rapidement immergées dans de l'azote liquide ont permis de figer l'action de la gouttière marginale. On note une grande flexibilité de fonctionnement. Dans le premier cas (*Tetraselmis suecica*), les extrémités ventrales des lamelles ascendantes et descendantes sont rapprochées, laissant un espace de 20 à 40 μm , la gouttière est fermée, (fig. 14). On distingue à l'intérieur des filaments de mucus sur lequel se trouve les algues monocellulaires (figures 14 et 15). Dans le second cas (*Chaetoceros calcitrans*), la gouttière est plus ouverte (120 μm) et un grand nombre d'algues se retrouve à l'intérieur mais également à l'extérieur de la gouttière dans une situation plus exposée au rejet éventuel sur la surface palléale avant même d'atteindre les palpes labiaux (fig. 16). Les extrémités antérieures des gouttières marginales finissent entre les faces plissées des palpes labiaux dans leur partie distale.

Les palpes labiaux.

Ils sont au nombre de quatre: 2 palpes internes et 2 palpes externes. Chaque palpe est constitué d'une face lisse parsemée de quelques cils (fig. 18) et d'une face dotée de plis et de sillons (fig. 17). Les plis sont inclinés en direction de la bouche. L'extrémité marginale du palpe est limitée par une bordure (fig. 19). L'examen de la ciliature d'un palpe traité avec du NaCl 0,3 M afin d'enlever toute traces de mucus laisse apparaître les différentes voies ciliaires situées à l'apex de chaque pli, qui participent au tri des particules. L'observation de la face plissée d'un palpe externe révèle 5 voies ciliaires dans la partie exposée des plis, (fig. 20 et 21). Le bord supérieur du palpe est en haut, la bouche se trouve à droite. Par analogie avec les travaux de Yonge (1926) sur *Ostrea edulis* nous pouvons distinguer:

- une zone ciliaire qui amène les particules à l'intérieur du sillon, (a).
- une bande de cils plus compacts dirigés vers la base des palpes, (b).
- une bande de cils assez étroite transportant les particules en diagonale vers la bouche, (c).
- une bande de cils plus longs que les précédents, dirigés vers la bordure marginale des palpes, (d).
- une zone ciliaire composée de cils qui présentent des similitudes avec les précédents mais orientés perpendiculairement aux plis, (e). Les cils de cette zone dirigent les particules en direction de la bouche.

Figure 7. Section transversale de 2 filaments ordinaires. Les flèches indiquent le sens du courant d'eau au travers des ostia. El = cils eulatéro-frontaux, f = cils frontaux, l = cils latéraux. Coloration de Mann-Dominici. Barre d'échelle = 10 μm .

Figure 8. Vue frontale d'un ostium bordé par les cils latéraux (l). Barre d'échelle = 10 μm .

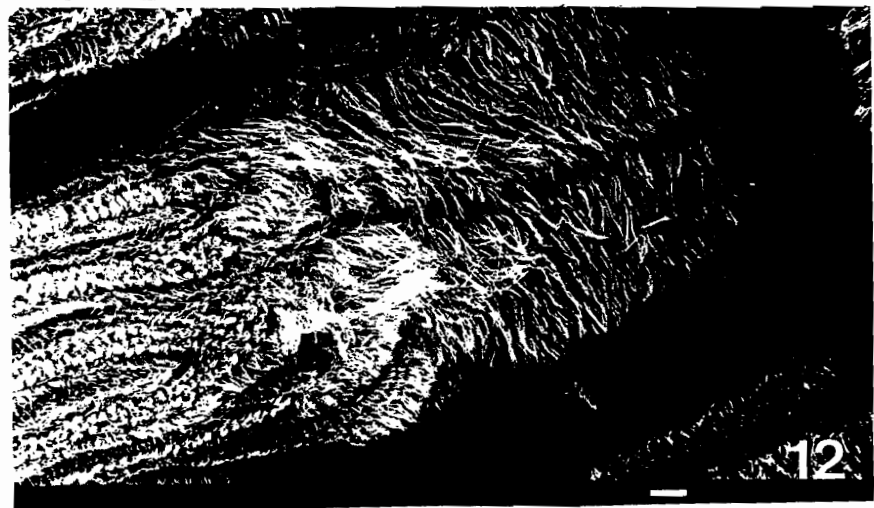
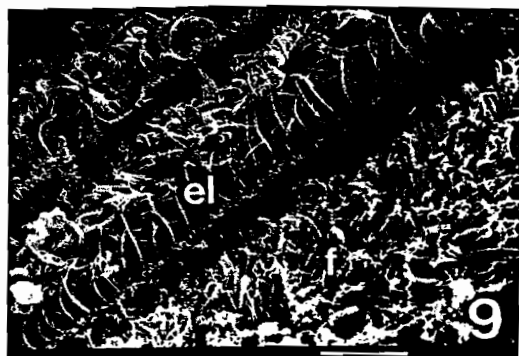
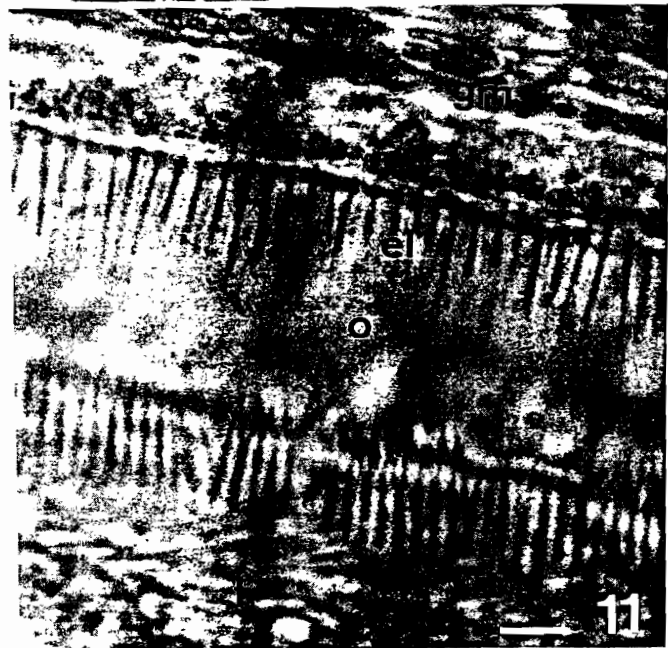
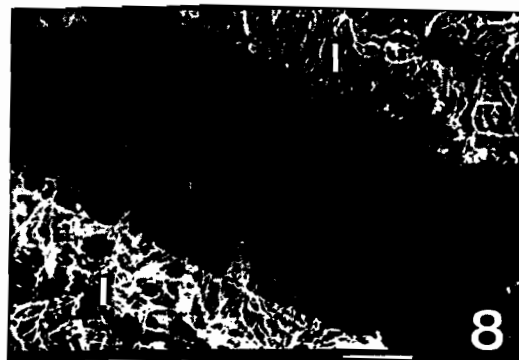
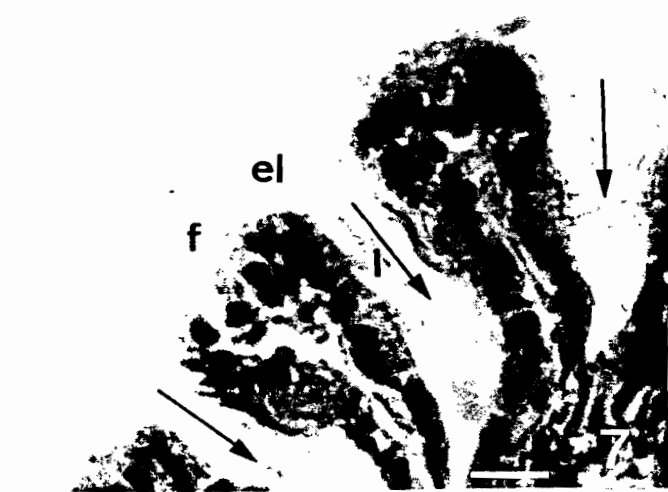
Figure 9. Vue oblique de 2 filaments ordinaires et d'un filament apical (situé en bas à droite du document). Les cils eulatéro-frontaux (el) sont plaqués le long des surfaces frontales. L'espace interfilamentaire est dégagé (zone sombre). F = cils frontaux. Barre d'échelle = 10 μm .

Figure 10. Vue latéro-frontale d'un filament ordinaire. El = cils eulatérofrontaux, f = cils frontaux, l = cils latéraux. Barre d'échelle = 1 μm .

Figure 11. Observations des cils eulatéro-frontaux (el) sur du matériel vivant en microscopie photonique. F = cils frontaux, gm = glande à mucus, o = ostium. Barre d'échelle = 10 μm .

Figure 12. Désorganisation des filaments d'un pli à l'approche du sillon dorsal. Barre d'échelle = 10 μm .

Figure 13. Sillon dorsal recouvert d'une ciliature uniforme à la base de deux demi-branchies. Barre d'échelle = 100 μm .



Cependant, l'examen de la face plissée d'un palpe interne de *Crassostrea gigas* alimentée avec *Tetraselmis suecica* puis immergée dans de l'azote liquide montre que seules les voies ciliaires (d) et (e) sont visibles lorsque du matériel particulaire arrive sur les palpes (fig. 22). Les sillons sont remplis de particules destinées au rejet qui sont convoyées vers la bordure marginale.

Lors de la formation des pseudofèces, les palpes interne et externe sont pressés l'un contre l'autre. Un boudin muqueux contenant les particules à rejeter est constitué dans la partie distale des palpes (fig. 21). Le rejet final à l'extérieur de la cavité palléale peut s'effectuer en 15 secondes si l'huître est soumise à une concentration algale très dense, comme cela a été constaté avec une culture de *Skeletonema costatum* contenant 2.10^6 cellules/ml.

DISCUSSION

Chez les mollusques filtreurs benthiques, les tentacules du bord du manteau sont les premières structures susceptibles de modifier la nourriture particulaire en réalisant un prêtamisage (Nelson, 1938). Les tentacules du rideau palléal de *Crassostrea virginica* projetés à l'intérieur de la cavité palléale peuvent réduire ou empêcher le passage de l'eau (Galstoff, 1964). La présence de nombreux cils sur la partie interne des tentacules du rideau palléal chez *Crassostrea gigas* (fig. 1) peut ainsi s'expliquer par la nécessité de manipuler les particules interceptées afin de faciliter leur rejet et d'éviter un colmatage à ce niveau. Le facteur déclenchant le mécanisme de prêtamisage pourrait être une augmentation de la quantité de nourriture comme l'observent Palmer et Williams (1981) chez *Argopecten irradians* (Lamarck, 1819). Le fonctionnement des tentacules lorsque l'huître est soumise à des variations de quantité mais aussi de qualité de la nourriture est très mal connu. En effet, les tentacules palléaux peuvent avoir également un rôle chémorécepteur. Hopkins (1931) a montré que les tentacules de *Crassostrea virginica* répondaient aux stimulations chimiques. Il montre qu'une stimulation sensorielle intense, transmise par les tentacules au nerf circumpalléal, a pour conséquence la fermeture de l'huître. Des études structurales et ultrastructurales ont permis de mettre en évidence des organes sensoriels sur les tentacules de lamellibranches. Moir (1977) décrit des papilles ciliées mécanoréceptrices chez *Placopecten magellanicus* (Gmelin, 1791) et Frenkiel (1980) trouve des touffes ciliaires chez *Donax trunculus* (Linné, 1758). Chez *Crassostrea virginica*, Galstoff (1964) ne trouve pas d'organes sensoriels mais souligne l'importance de l'innervation des tentacules. Cependant, les travaux récents de Morrison (1993) suggèrent la présence de cellules réceptrices à l'extrémité des tentacules du lobe palléal sur cette même espèce. Une étude similaire doit être développée chez l'huître japonaise en corrélation avec des observations fonctionnelles afin d'examiner la possibilité d'une sélection à l'extérieure de la cavité palléale.

Figure 14. Gouttière ventrale marginale fermée. On distingue à l'intérieur des filaments muqueux. Barre d'échelle = 100 μ m.

Figure 15. Deux cellules de *Tetraselmis suecica* adhérant à un filament de mucus observées à l'intérieur de la gouttière. Barre d'échelle = 10 μ m.

Figure 16. La gouttière ventrale marginale, plus ouverte que précédemment (Fig. 14), est remplie d'algues monocellulaire *Chaetoceros calcitrans*. Barre d'échelle = 100 μ m.

Figure 17. Palpes labiaux. Face plissée d'un palpe externe. Barre d'échelle = 100 μ m.

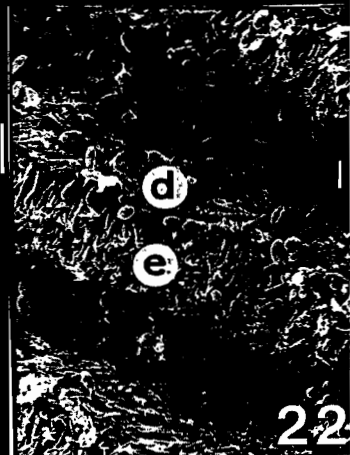
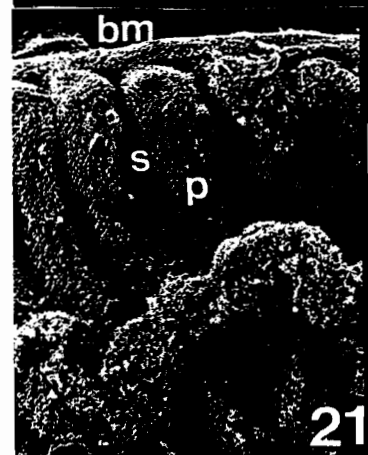
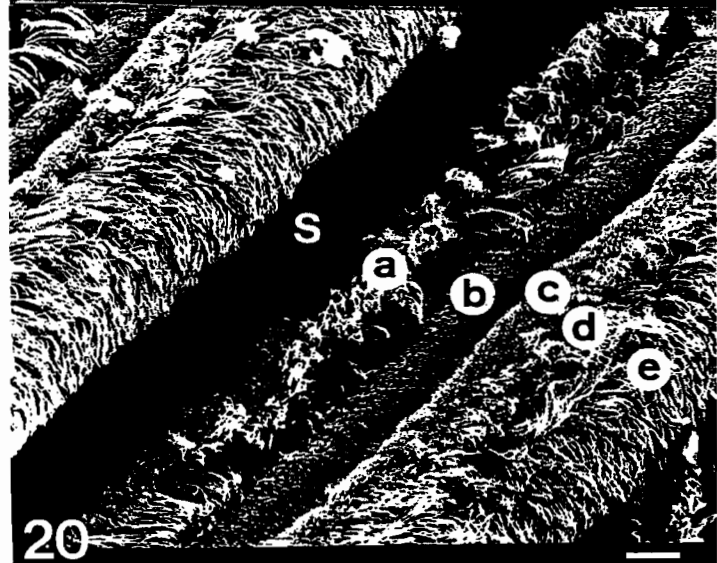
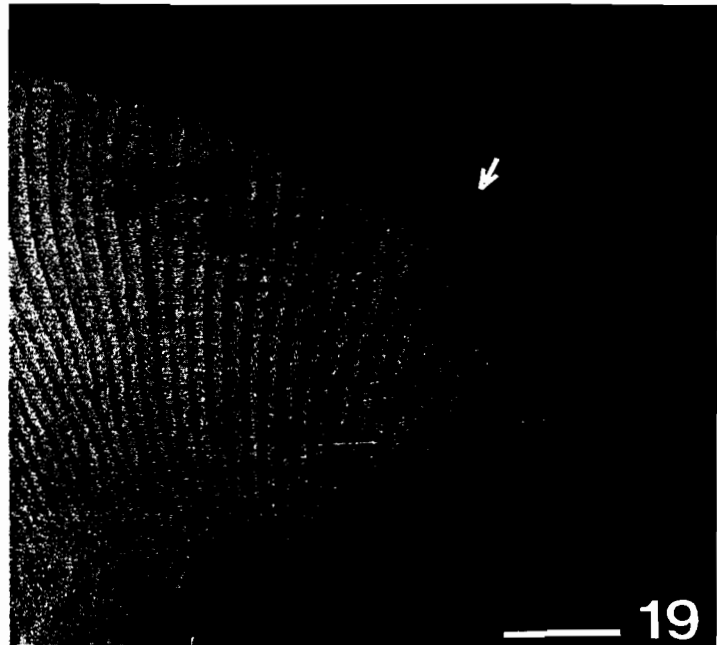
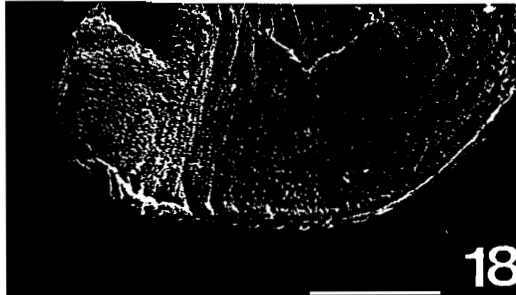
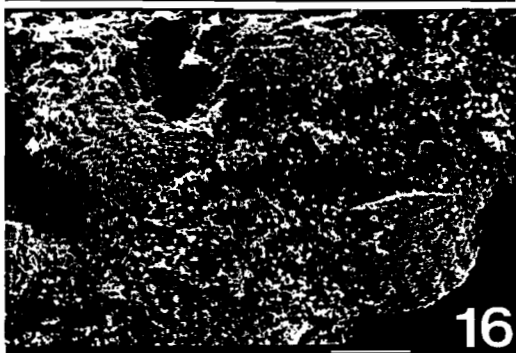
Figure 18. Palpes labiaux. Face lisse d'un palpe externe. Barre d'échelle = 1 mm.

Figure 19. Palpes labiaux. Face plissée d'un palpe externe. Un cordon de mucus contenant des cellules algales (flèche) se détache de la bordure marginale du palpe. Barre d'échelle = 1 cm.

Figure 20. Palpes labiaux. Vue oblique de deux plis séparés par un sillon (s). On distingue les cinq voies ciliaires (a,b,c,d,e) indiquées dans le texte. Barre d'échelle = 10 μ m.

Figure 21. Formation d'un boudin muqueux dans la partie distale des palpes labiaux. Bm = bordure marginale, p = pli, s = sillon. Barre d'échelle = 100 μ m.

Figure 22. Face plissée d'un palpe externe. Les cellules de *Tetraselmis suecica* en excès qui remplissent les sillons sont transportées vers la bordure marginale. Celle-ci se situe à gauche du document, la bouche étant en bas. Les voies ciliaires d et e ont été définies dans le texte. Barre d'échelle = 10 μ m.



Une modification du matériel particulaire pourrait intervenir d'après Bernard (1974) chez *Crassostrea gigas* après celle possible par les tentacules du bord du manteau et avant même que les particules atteignent les feuillet branchiaux. Cet auteur propose un mécanisme de sélection passif lié à la structure même de la cavité palléale qui présente une faible ouverture inhalante mais une importante ouverture branchiale correspondant à la somme de tous les ostias. Cette configuration morphologique a pour conséquence une diminution de la vitesse d'approche du cténidium qui provoque la sédimentation des particules minérales de plus de 14 μm . Cette théorie a été remise en question par Jørgensen (1990) qui met en exergue les contraintes physiques imposées par le faible nombre de Reynolds ($Re \ll 1$) qui caractérise la mécanique des fluides chez les bivalves filtreurs. Ainsi, pour des nombres de Reynolds $\ll 1$, les forces d'inerties sont dominées par les forces visqueuses, excluant toute possibilité de sélection gravimétrique. L'approche anatomique utilisée dans la présente étude conduit à des conclusions similaires. Cette éventualité pourrait néanmoins être reconsidérée suite aux travaux de Shimeta et Jumars (1991) qui trouvent des nombres de Reynolds de l'ordre de 10 près des éléments structuraux responsables de la capture des particules.

Selon la théorie traditionnelle de capture, les particules sont retenues par les cils eulatéro-frontaux dont l'action s'apparente à celle d'un tamis (Kellog, 1915; Yonge, 1926; Atkins, 1936, 1937). Cette théorie mucociliaire a été remise en cause par Jørgensen (1981, 1989, 1990), qui propose un mécanisme de capture hydrodynamique où les structures ciliaires établissent un régime de courants complexes tridimensionnels, la rétention étant réalisée par des forces de cisaillements à la surface des filaments branchiaux. Cette nouvelle théorie qui stipule que la capture et le transport s'effectuent en l'absence de mucus est très controversée (Silvester et Sleight, 1984; Way, 1989; Beninger *et al.*, 1992; Ward *et al.*, 1993). L'examen des images vidéos enregistrées lors la présente étude révèle la présence de particules enrobées dans du mucus se déplaçant à la surface des filaments frontaux. De plus, l'observation de filaments muqueux à l'intérieur de la gouttière ventrale marginale confirme le rôle du mucus dans les processus de nutrition chez les lamellibranches. Chez *Crassostrea gigas*, les travaux de Barillé *et al.* (1993) qui montrent que les particules dont le diamètre sphérique-équivalent est inférieur à 3-4 μm ne peuvent être retenues avec une efficacité de 100%, suggèrent que les structures ciliaires agissent comme un tamis. Cependant, ceci n'exclut pas la présence de mécanismes hydrodynamiques, qui selon Ward *et al.* (1993), coexistent avec les mécanismes mucociliaires au niveau des filaments principaux et des sillons dorsaux du cténidium. L'efficacité de rétention par les cils eulatéro-frontaux est une fonction non linéaire de la taille des particules et de la quantité de matière en suspension, mais n'est pas influencée par la qualité du régime alimentaire (Barillé *et al.*, 1993). Ces auteurs confirment que les différences d'activité de filtration d'une population d'huître japonaise, estimées à partir de la somme chlorophylle plus phéopigments d'une part et du seston total d'autre part (Soletchnik *et al.*, 1991), n'étaient pas dues à une réponse physiologique activée par la présence de chlorophylle, par analogie avec le rôle des ectocrines algales (Ward *et al.*, 1992), mais uniquement à la non rétention des petites particules non chlorophylliennes de diamètre sphérique-équivalent inférieur à 5 μm qui dominent les spectres de distributions dans l'estuaire de Marennes-Oléron.

Chez les Ostréidés, la branchie a été très tôt considérée comme un site potentiel de sélection des particules (Yonge, 1926; Atkins, 1937). Ces auteurs décrivent la présence de courant dorsaux sur les filaments principaux et les filaments ordinaires adjacents alors que les autres filaments ordinaires et les filaments apicaux sont parcourus de courants ventraux. Chez *Crassostrea virginica*, l'endoscopie confirme ces observations (Ward *et al.*, 1993). En outre, Atkins (1937) met en évidence des courants antagonistes à la surface même des filaments apicaux et ordinaires adjacents. Des courants antagonistes similaires ont été aperçus dans cette étude chez *Crassostrea gigas* : les particules enrobées dans du mucus sur les cils frontaux médians sont acheminées dans la partie ventrale, cette voie ciliaire étant bordée de part et d'autre par des contre-courants dorsaux où les particules donnent l'impression de se déplacer dans une suspension fluide. Nous formulons ainsi l'hypothèse de la coexistence des deux mécanismes de transport (hydrodynamique et mucociliaire) à la surface des filaments apicaux et ordinaire adjacents. En supposant que la sélection s'effectue

avant même que les particules soient enrobées dans du mucus, la connaissance des facteurs qui contrôlent l'accès aux différentes voies ciliaires permettrait de résoudre l'énigme de la sélection. Atkins (1937) propose une action conjuguée de la taille et de la charge, mais il n'existe pas de modèle actuel permettant d'expliquer une éventuelle ségrégation entre particules organiques et inorganiques au niveau de la branchie.

Un second mécanisme sélectif a été proposé pour la gouttière ventrale marginale qui aurait la possibilité de modifier le matériel destiné aux palpes labiaux (Yonge 1926, Forster-Smith, 1975). Des processus de rejets de particules à l'extérieur de la gouttière ont été observés par Forster-Smith (1978) liés aux configurations anatomiques et au type de relation existant entre palpes et gouttière. Depuis les remarques de Purchon (1968) on ne connaît toujours pas l'influence de la qualité de la nourriture sur l'ouverture et la fermeture de la gouttière. Le modèle en vigueur reste basé sur l'élimination des particules de grandes tailles et/ou de fortes charges particulières (Jørgensen, 1966).

La surface plissée des palpes de *Crassostrea gigas*, souvent invoquée comme responsable de la sélection des particules (Nelson, 1960; Stasek, 1961; Jørgensen, 1966), présente les cinq voies ciliaires précédemment décrites par Yonge (1926) chez *Ostrea edulis* Linné, 1758. Cependant, cet auteur ne trouve aucun indice de sélection qualitative et suggère une sélection quantitative purement mécanique destinée à limiter la fraction ingérée. Bernard (1974) et Forster-Smith (1975) estiment également que les palpes ne sont pas capables de sélection qualitative. Leur fonctionnement serait déterminé par la taille des particules et/ou la quantité de matière en suspension (Kellog, 1915; Purchon, 1955; Allen, 1958). La présence de cellules sensorielles, mises en évidence par l'intermédiaire de leurs produits de neurosécrétions (Gabe, 1955), serait un argument plaidant l'existence d'une sélection qualitative. A l'image des observations de Beninger *et al.* (1990) sur *Placopecten magellanicus* et sur *Chlamys varia* (Linné, 1758), aucune cellule sensorielle n'a été ici détectée sur les palpes de *Crassostrea gigas* et seuls des travaux anciens chez *Anodonta cellensis* (Pfeiffer, 1821) rapportent l'existence de telles cellules (Siebert, 1913).

Ainsi, il apparaît de façon paradoxale, compte tenu du nombre de recherches traitant des mécanismes nutritifs chez les mollusques, la nécessité de poursuivre des investigations structurales, ultrastructurales et fonctionnelles afin de résoudre le problème de la sélection préingestive. De plus, la compréhension de la sélection à l'échelle globale du mollusque ne se fera qu'avec l'intégration des phénomènes de sélections post-ingestifs (Shumway *et al.*, 1985).

REMERCIEMENTS

Ce travail a bénéficié de l'assistance de Mmes M. Bordes du Laboratoire de Biologie et Biochimie Marines et C. Besse du Service Universitaire de Microscopie Electronique Appliquée à la Biologie de l'Université de Poitiers.

BIBLIOGRAPHIE

- Allen J. A., 1958. On the basic form and adaptations to habitat in the Lucinacea (Eulamellibranchia). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B, 241 : 421-484.
- Atkins D., 1936. On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part I : New observations on sorting mechanisms. *Quarterly Journal of microscopical Science*, 79 : 181-308.
- Atkins D., 1937. On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part II : Sorting devices on the gills. *Quarterly Journal of microscopical Science*, 79 : 339-373.
- Atkins D., 1938. On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part VII : Latero-frontal cilia of the gill filaments and their phylogenic value. : *Quarterly Journal of microscopical Science*, 80 : 346-430.

- Barillé L., Prou J., Héral M., & Bougrier S., 1993. No influence of food quality, but ration dependent retention efficiencies in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology* 171 : 91-107.
- Beninger P. G., 1991. Structures and mechanisms of feeding in scallops : paradigms and paradoxes. In : Shumway, S. E., Sandifer, P. A. (eds.) An international compendium of scallop biology and culture. *World Aquaculture Workshops*, 1 : 331-340.
- Beninger P.G., Auffret M. & Le Pennec M., 1990. Peribuccal organs of *Placopecten magellanicus* and *Chlamys varia* (Mollusca : Bivalvia) : structure, ultrastructure and implications for feeding. I. The labial palps. *Marine Biology*, 107 : 215-223.
- Benniger P. G., Le Pennec M. & Donval A., 1991. Mode of particle ingestion in five species of suspension feeding bivalves molluscs. *Marine Biology*, 108 : 255-261
- Beninger P. B., Ward J. E., MacDonald B. A. & Thompson R. J., 1992. Gill function and particle transport in *Placopecten magellanicus* (Mollusca : Bivalvia) as revealed using video endoscopy. *Marine Biology*, 114 : 281-288.
- Bernard F. R. 1974. Particle sorting and labial palp fuction in the pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1975). *Biological Bulletin*, Woods Hole, 146 : 1-10.
- Deslous-Paoli J. M., Lannou A. M., Geairon P., Bougrier S., Raillard O. & Héral M., 1992. The effects of food behaviour of *Crassostrea gigas* (Molluscs bivalvia) on natural particulate matter biosedimentation. *Hydrobiologia*, 16(1) : 73-82.
- Elsey C. R., 1935. On the structure and function of the mantle and gill of *Ostrea gigas* (Thunberg) and *Ostrea lurida* (Carpenter). *Transactions of the Royal Society of Canada*, 29(v) : 131-160.
- Forster-Smith R. L., 1975. The role of mucus in the mechanism of feeding in three filter-feeding bivalves. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 41 : 571-588.
- Forster-Smith R. L., 1978. The function of the pallial organs of bivalves in controlling ingestion. *Journal of Molluscan Studies*, 44 : 83-89.
- Frenkiel L., 1980. Les organes sensoriels chez les lamellibranches. *Année Biologique*, 2 : 146-162.
- Gabe M., 1955. Particularités histologiques des cellules neuro-sécrétrices chez quelques lamellibranches. *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences*, Paris, 240 : 1810-1812.
- Gabe M., 1968. Techniques histologiques. Masson & Cie, Paris.
- Galstoff P. S., 1964. The American oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin). *U.S. Bur. Comm. Fish.*, 64 : 1-480.
- Hopkins A. E., 1931. Sensory stimulation of the oyster, *Ostrea virginica*, by chemicals. *Fishery Bulletin*, 47 : 249-261.
- Iglesias J. I. P., Navarro E., Alvarez Jorna P. & Armentia I., 1993. Feeding, particle selection and absorption on cockles *Cerastoderma edule* (L.) exposed to variable conditions of food concentrations and quality. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*, 162 : 177-198.
- Jørgensen C. B., 1966. Biology of suspension feeding. Pergamon Press, Oxford.
- Jørgensen C. B., 1981. A Hydromechanical principle for particle retention in *Mytilus edulis* and other ciliary suspension feeders. *Marine Biology*, 61 : 277-282
- Jørgensen C. B., 1989. Water processing in ciliary feeders, with special reference to the bivalve filter pump. *Comparative Biochemistry and Physiology*, Vol. 94A (2) : 383-394.
- Jørgensen C., B., 1990. Bivalve filter-feeding : Hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology. Olsen and Olsen.
- Kellog J. L., 1915. Ciliary mecanisms of lamellibranchs with descriptions of anatomy. *Journal of Morphology*, 26 : 625-701.
- Kjørboe T. & Møhlenberg G., 1981. Particle selection in suspension-feeding bivalves. *Marine Ecology Progress Series*, 5 : 291-296.
- Moir A.J.G., 1977. Ultrastructural studies on the ciliated receptors of long tentacles of the giant scallops, *Placopecten magellanicus* (Gmelin). *Cell and Tissue Research*, 184 : 367-380.
- Morrison C. M., 1993. Histology and cell ultrastructure of the mantle and mantle lobes of the Eastern oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin) : a summary atlas. *American Malacological Bulletin*, 10(1) : 1-24.

- Nelson T. C., 1938. The feeding mechanism of the oyster. I. On the pallium and branchial chamber of *Ostrea virginica*, *O. edulis*, *O. angulata* with comparisons with other members of the genus. *Journal of Morphology*, **63** : 1-61.
- Nelson T. C., 1960. The feeding mechanism of the oyster. II. On the gills and palps of *Ostrea edulis*, *Crassostrea virginica* and *Crassostrea angulata*. *Journal of Morphology*, **107** : 163-191.
- Newell R. I. & Jordan S.I., 1983. Preferential ingestion of organic matter by the American oyster *Crassostrea virginica*. *Marine Ecology Progress Series*, **13** : 47-53.
- Palmer R. E. & Williams L.G., 1981. Effect of particle concentration on filtration efficiency of the bay scallop *Argopecten irradians* and the oyster *Crassostrea virginica*. *Ophelia*, **19**(2) : 163-174.
- Pastoureau A., Héral M., Prou J., Razet D. & Russu P., 1993. Particle selection in the oyster *Crassostrea gigas* studied by pigment HPLC analysis under natural food conditions. Rapp. CEE n°4 TROPHEE, p 34-43.
- Prins T. C., Smaal A. C. & Pouwer A.J., 1991. Selective ingestion of phytoplankton by the bivalves *Mytilus edulis* L. and *Cerastoderma edule* (L.). *Hydrobiological Bulletin*, **25**(1) : 93-100.
- Purchon R. D., 1955. The structure and function of the British Pholadidae (rock-boring lamellibranchia). *Proceedings of the Zoological Society of London*, **124** : 859-911.
- Purchon R. D., 1968. The biology of the mollusca, Pergamon Press, Oxford.
- Raillard O., Deslous-Paoli J. M., Héral M. & Razet D., 1993. Modélisation du comportement nutritionnel et de la croissance de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*. *Oceanologica Acta*, **16** : 73-82.
- Razet D., Héral M., Prou J. & Sornin J.M., 1990. Variations des productions de biodépôts (féces et pseudofécès) de l'huître *Crassostrea gigas* dans un estuaire macrotidal : baie de Marennes-Oléron. *Haliotis*, **10** : 143-161.
- Shimeta J. & Jumars P.A., 1991. Physical mechanisms and rates of particle capture by suspension-feeders. *Oceanography and Marine Biology Annual Reviews*, **29** : 191-259.
- Shumway S. E., Cucci T. L., Newell R.C. & Yentsch C. M., 1985. Particle selection, ingestion, and absorption in filter-feeding bivalves. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*, **91** : 77-92.
- Siebert W., 1913. Das Korperepithel von *Anodonta cellensis*. *Zeitschrift fur wissenschaftliche Zoologie*, **106** : 449-526.
- Silvester N. R. & Sleigh G.H., 1984. Hydrodynamic aspect of particle capture by *Mytilus*. *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, **64** : 859-879.
- Soletchnik P., Prou J., Héral M., Barillé L., Razet D. & Guezennec L., 1991. Influence de la charge particulaire sur la filtration d'une population d'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin estuarien de Marennes-Oléron (France) : analyse de deux cycles de marée. Note CIEM C.M/K : 53, Shellfish Committee 14 p.
- Stasek C. R., 1961. The ciliation and function of the labial palps of *Acila castrensis* (Protobranchia, Nuculidae), with an evaluation of the role of the Protobranch organs of feeding in the evolution of the bivalvia. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **137** : 511-538.
- Ward J.E., Beninger P. G., MacDonald B. A. & Thompson R. J., 1991. A new technique for direct observations of feeding structures and mechanisms in bivalve molluscs using endoscopic examination and video image analysis. *Marine Biology*, **111** : 287-291.
- Ward J. E., Cassell H. K. & MacDonald B.A., 1992. Chemoreception in the sea scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin). I. Stimulatory effects of phytoplankton metabolites on clearance rate and ingestion. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*, **163** : 235-250.
- Ward J. E., Mac Donald B. A., Thompson R. J. & Beninger P.G., 1993. Mechanisms of suspension feeding in bivalves : Resolution of current controversies by means of endoscopy. *Limnology and Oceanography*, **38** : 265-272.
- Way C. M., 1989. Dynamics of filter-feeding in *Musculium transversum* (Bivalvia : Sphaeriidae). *J. N. Am. Benthol. Soc.*, **8** : 243-249.
- Way C. M., Hornbach D. J., Deneka T. & Whitehead R.A., 1989. A description of the ultrastructure of the gills of freshwater bivalves, including a new structure, the frontal cirrus. *Canadian Journal of Zoology*, **67** : 357-362.
- Yonge C. M., 1926. Structure and physiology of the organs of feeding and digestion in *Ostrea edulis*. *Journal of the marine biological Association of the United Kingdom*, **14** : 295-387.