

Microalgues et nutrition larvaire en éclosérie de mollusques

*René ROBERT*¹ et *Pascal TRINTIGNAC*²

ABSTRACT

Microalgae and larval feeding in mollusc hatchery

In mollusc hatchery the production of living phytoplankton is widely used to feed bivalve larvae. However, to be suitable, the algal cells must have a proper size, have an adequate nutritional value and be easy to produce at large scale. In this paper, the results of our recent work and that of other investigators in that field are reviewed and discussed.

RÉSUMÉ

La production de microalgues vivantes reste encore la seule technique fiable pour permettre l'alimentation des larves de mollusques bivalves en milieu contrôlé. Cependant, ces algues-fourrage doivent répondre à des exigences de taille, de valeur nutritive et de facilité de production en masse. L'état des connaissances actuelles dans ce domaine est présenté dans le présent travail où on dégagera qu'en fait peu d'espèces couvrent ces exigences.

INTRODUCTION

La conchyliculture française s'est réellement développée dès le milieu du siècle dernier avec la création des parcs ostréicoles et la mise au point des techniques de captage (Labrid, 1969). L'irrégularité du recrutement dans les zones d'exploitation, la difficulté de collecter en milieu naturel les juvéniles de certaines espèces, l'augmentation des problèmes pathologiques, ainsi que la dégradation de la qualité des eaux côtières ont amené les biologistes à développer les techniques de reproduction artificielle. Des écloséries ont été créées afin de maîtriser les processus de ponte, de fécondation, d'élevage larvaire et des nourriceries ont été mises en place pour assurer le prégrossissement du naissain.

Cole (1937) fut le premier à démontrer que certains flagellés unicellulaires pouvaient servir de nourriture à des larves de bivalves. Aujourd'hui, l'apport de microalgues, isolées du plancton marin

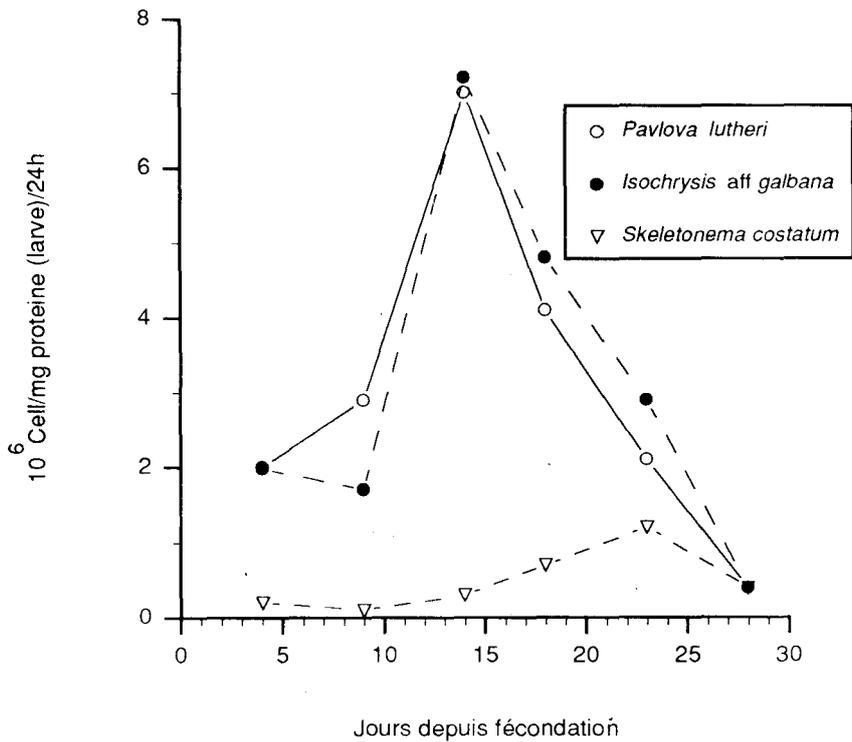
¹ IFREMER, Laboratoire de Physiologie des Mollusques, Unité Stade larvaire et juvénile, Eclosérie d'Argenton, Le Vivier, 29840 Landunvez, France.

² Laboratoire de Biologie et de Biotechnologies Marines, Université de Caen, IBBA, 14032 Caen, France.

Tableau 1. Utilisation des algues-fourrage en éclosion de mollusques (a,b in Chrétiennot-Dinet *et al.*, 1986)

Algues-Fourrage	Fréquence d'utilisation (%)		
	(Walne, 1979) a	(Lucas, 1980) b	(Coutteau et Sorgelos, 1992)
<i>Chaetoceros calcitrans</i>	40	37.5	37
<i>Chaetoceros gracilis</i>	*	*	53
<i>Dunaliella sp.</i>	0	25	9
<i>Isochrysis galbana</i>	80	75	19
<i>Isochrysis aff. galbana "Tahiti"</i>	20	0	72
<i>Nannochloropsis oculata</i>	0	25	*
<i>Pavlova lutheri</i>	70	62.5	26
<i>Phaeodactylum tricornutum</i>	50	12.5	5
<i>Pyramimonas virginica</i>	0	37.5	*
<i>Skeletonema costatum</i>	20	12.5	14
<i>Tetraselmis suecica</i>	60	25	35
<i>Thalassiosira pseudonana</i>	40	62.5	33

* pas de donnée

Fig. 1 : Taux journalier d'ingestion chez des larves de *Pecten maximus* en fonction de la ration alimentaire (d'après Séguineau *et al.*, 1993).

et mises en culture contrôlée, constitue la technique la plus courante pour alimenter les jeunes stades de mollusques marins. Mises au point dans les années 60 (Davis et Ukeles, 1961) ces productions phytoplanctoniques restent encore la seule technique appliquée, à ce jour, à l'échelle industrielle. Bien que de nouvelles voies aient été prospectées, aucune d'entre elles n'est actuellement suffisamment avancée pour se substituer à cette production classique. L'état des connaissances actuelles dans ce domaine est présenté dans le présent travail, dans lequel nous nous attacherons à préciser la notion de qualité nutritionnelle des microalgues.

CONTRAINTES D'UTILISATION DES ALGUES FOURRAGE

Une première synthèse des travaux relatifs à l'utilisation d'algues unicellulaires pour l'alimentation des larves et des juvéniles de bivalves met en évidence un décalage important entre le nombre d'algues testées, environ une cinquantaine, et le nombre restreint d'espèces, environ une dizaine, effectivement utilisé en éclosérie de production (Chrétiennot-Dinet *et al.*, 1986). Bien que le nombre d'écloseries ait fortement augmenté depuis ces premières enquêtes, un récent sondage met en avant un nombre tout aussi limité d'algues-fourrage (Coutteau et Sorgeloos, 1992). Ces observations sont rapportées dans le tableau 1. Huit espèces, *Isochrysis galbana* clone T-iso, *I. galbana*, *Chaetoceros gracilis*, *C. calcitrans*, *Tetraselmis suecica*, *Thalassiosira pseudonana*, *Pavlova lutheri* et *Skeletonema costatum* représentent environ 90 % du volume algal produit en éclosérie. T-iso et *C. gracilis* sont cependant devenues les algues les plus cultivées. L'utilisation de plus en plus fréquente de T-iso s'est faite au dépend d'*Isochrysis galbana*. Leur succès s'explique par leur grande facilité de production, notamment pour des températures élevées, jusqu'à 30° C pour *C. gracilis* (Enright *et al.*, 1986a) et 32° C pour T-iso (Ewart et Pruder, 1981), en complément d'une bonne valeur nutritive. Pour d'autres microalgues, il existe des variantes géographiques. *T. pseudonana* est intensément utilisée aux U.S.A. (Robert, 1994) et *S. costatum* essentiellement cultivée en Europe (Baud et Bacher, 1990). Cependant, la taille, la valeur nutritive et la facilité de production en masse sont les trois facteurs retenus pour alimenter les jeunes stades chez les bivalves.

La taille

La taille représente un caractère incontournable. Rappelons que les échecs, subits par de nombreux écloseries de la région du Pays de Loire, avec l'huître *Crassostrea gigas*, uniquement nourrie dès le stade D avec *Skeletonema costatum*, étaient dus à ce facteur. Cette taille doit être compatible avec celle de la larve ou du juvénile à nourrir. Les larves de bivalves sont des microphages dont la plus grande dimension varie le plus souvent entre 60 µm et 350 µm (Pontual *et al.*, 1996). Le faible diamètre de leurs bouche et œsophage empêche l'ingestion de particules de plus de 10 µm pour les jeunes stades (larves ≤ 130 µm de longueur moyenne) et de 30 µm pour les stades plus âgés (Riisgard *et al.*, 1980 ; Fritz *et al.*, 1984 ; Baldwin et Newell, 1991). Ainsi des larves de *Crassostrea virginica* de 150, 180 et 300 µm de longueur ingèrent majoritairement des particules de 15,8, de 21,1 et de 27,4 µm respectivement (Baldwin *et al.*, 1991). Néanmoins, les microalgues ont des formes très différentes, souvent asymétriques. Elles sont régulièrement pourvues d'organes ou d'éléments annexes (flagelles, soies, coccolithes ...) rendant leur ingestion plus difficile. Des Prymnésiophycées comme *Isochrysis galbana* et T-iso (40 µm³), *Pavlova lutheri* (30 µm³) ou certaines diatomées comme *Chaetoceros calcitrans* forma *pumilum* (23 µm³) ont une taille adéquate pour le nourrissage des larves D. Dès que les végétales sont au stade umboné (longueur ≥ 120 µm), des espèces plus grandes peuvent être ajoutées comme *Chaetoceros calcitrans* et *C. gracilis* (75-100 µm³) ou *Tetraselmis tetrahele* et *T. suecica* (180-240 µm³ ; Robert et His, 1987). Lorsque les larves dépassent la taille de 150 µm, des diatomés en chaîne comme *Skeletonema costatum* (10 à 50 µm de longueur pour des cultures brassées : Sauriau et Baud, 1994) peuvent également être utilisées. Elles sont même préférentiellement sélectionnées à une taille moyenne de 20 µm par des larves de *Pecten maximus* au delà du 15^{ème} jour d'élevage (Fig. 1).

La valeur nutritive

Elle dépend à la fois de la digestibilité et de la qualité biochimique de l'algue. De plus, elle est fortement dépendante des besoins énergétiques de chaque espèce de bivalve.

En ce qui concerne la digestibilité il a été montré que certaines algues comme *Chlorella autotrophica*, *Phaeodactylum tricornutum*, *Nannochloris atomus* et *Stichococcus bacillaris* étaient ingérées par des larves de mollusques mais non digérées (Babinchack et Ukeles, 1979 ; Epifanio *et al.*, 1981 ; Robert, données non publiées). Pour l'expliquer, deux hypothèses sont avancées. La première concerne la nature et/ou l'épaisseur de la "paroi" bien que la plupart des algues n'ont pas de véritables parois. Les diatomées à thèque siliceuse sont moins digestes qu'une algue à simple "paroi" organique. Celles qui sont régulièrement employées pour nourrir des larves comme *Chaetoceros calcitrans* forma *pumilum*, *Thalassiosira pseudonana* ont une thèque fine. Aucun travail n'a montré l'existence d'enzymes capables de lyser cette thèque siliceuse et sa destruction s'effectue donc par mouvements mécaniques. D'autres algues à "parois" épaisses mais de nature cellulosique sont difficilement digérées par les larves de bivalves. C'est le cas des Prasinophycées comme *Tetraselmis suecica* ou des Chlorophycées en général. L'absence de matériel enzymatique approprié durant les premiers stades larvaires tel que les cellulases, explique la non digestion des "parois" (Babinchak et Ukeles, 1979). La deuxième hypothèse concerne la production de métabolites toxiques par certaines algues en particulier les Chlorophycées (Davis et Guillard, 1958). En règle générale, les cellules végétales chlorophylliennes sont capables de produire des milliers de molécules différentes regroupées en deux grandes classes fonctionnelles. Le groupe des métabolites primaires comprend toutes les molécules directement impliquées dans la structure et le fonctionnement d'une cellule (glucides, lipides, acides aminés, acides nucléiques). Le groupe des métabolites secondaires comprend une multitude de composés comme les phytohormones, les pigments ainsi que des médiateurs allélopathiques. Par définition, ce sont des substances produites par un végétal qui ont une action biochimique soit bénéfique soit destructrice sur d'autres organismes vivants. Selon la molécule d'origine, trois grandes classes ont été définies, les phénols, les isoprénoides et les alcaloïdes. Appartenant à cette dernière classe, le cyanure a été détecté chez *Chlorella sp.* (Dobremez *et al.*, 1995) qui pourrait expliquer de telles perturbations digestives. Quoiqu'il en soit, l'utilisation d'algues à "paroi" fine et non complexe est donc recommandée pour la nutrition des stades larvaires chez les bivalves. Chez les postlarves et les juvéniles, ces exigences sont moindres puisque le développement après métamorphose d'activités glucanasiques (amylase, cellulase, laminarase) ou lypolitiques facilite la digestion des "parois" des algues et de leurs substances de réserve (Masson, 1975 ; Boucaud-Camou *et al.*, 1985 ; Hily, 1985).

En ce qui concerne la qualité biochimique des microalgues, de nombreux auteurs ont montré que la quantité totale de glucides, de protéines ou de lipides n'explique pas les différences de valeur nutritionnelle (Brown *et al.*, 1989). Les travaux ont alors porté sur la composition en éléments essentiels (non synthétisés par la larve) tels que acides aminés, acides gras, vitamines et oligo-éléments.

La thréonine, la valine, la méthionine, l'isoleucine, la leucine, la phénylalanine, la lysine, l'histidine, l'arginine le tryptophane et la proline sont les acides aminés essentiels pour les bivalves (Harrison, 1975). Cependant, à quelques exceptions près, les algues-fourrage possèdent des acides aminés en proportion équivalente et leur teneur ne permettent donc pas d'expliquer les différences de qualité nutritive (Brown *et al.*, 1989).

La composition en acides gras des microalgues est très variable d'une espèce à une autre (Ackman, 1968 ; Ben-Amotz *et al.*, 1987, Volkman *et al.*, 1989). Chez les bivalves, quand la croissance est affectée, la composition lipidique est modifiée. L'importance nutritionnelle des acides gras varie suivant leur nature. Ainsi, *Dunaliella tertiolecta* très riches en C16 et C18 mais déficiente en C20 et C22 (caractéristiques appartenant à la majorité des chlorophycées dulçaquicoles et marines : Pohl, 1982 ; Dunstan *et al.*, 1992) apportée à des juvéniles de *Crassostrea gigas* ne permet pas une croissance correcte. Un complément de microcapsules enrichies en 20:5n-3 (acide eicosapentanoïque) et 22:6n-3 (acide docosahexanoïque) permet le rétablissement de cette

croissance (Langdon et Waldock, 1981). Dès les premiers stades larvaires, la larve s'alimente par endotrophie et utilise les triglycérides ovocytaires pour entre autre, constituer un stock d'AGPi pour la synthèse des phospholipides (Napolitano *et al.*, 1988). Dès le passage à l'exotrophie, les larves sont alors dans l'obligation d'incorporer des AGPi à longues chaînes supérieures à C18. En effet, la plupart des bivalves sont dans l'incapacité de bioconvertir les acides gras alimentaires (Kanazawa *et al.*, 1979 ; Tocher *et al.*, 1989). Bien que l'importance de ces acides gras dans le fonctionnement des membranes soit démontrée (Stubbs et Smith, 1984 ; Spector et Yorek, 1985 ; Delaunay *et al.*, 1992), la fonction spécifique des différents AGPi reste encore mal comprise. Les AGPi à 20 et 22 atomes de carbone et plus de 3 doubles liaisons (notamment les acides eicosapentanoïques et docosahexanoïques) sont les véritables acides gras essentiels pour la survie, la croissance et la reproduction des mollusques marins. Leur teneur dans les algues-fourrage représente, à ce jour, le paramètre biochimique le plus fiable pour expliquer les différences de qualité nutritionnelle (Langdon et Waldock, 1981 ; Enright *et al.*, 1986 ; Volkman *et al.*, 1989 ; Brown *et al.*, 1989 ; Renaud *et al.*, 1991).

Les vitamines majeures identifiées chez les microalgues marines sont la thiamine (B1), la riboflavine (B2), la pyridoxine (B6), la cyanocobalamine (B12), la biotine (H), l'acide ascorbique (C), l'acide nicotinique (PP), l'acide panthoténique, la choline, l'inositol, le tocophérol (E), le β carotène (provitamine A) et dans une moindre mesure la vitamine K (Brown *et al.*, 1989). La vitamine D n'est théoriquement pas synthétisée par les algues sauf lorsque celles ci sont fortement éclairées ce qui est le cas en éclosérie. Les vitamines représentent une fraction mineure de la nourriture mais jouent un rôle très important puisqu'elles interviennent dans de nombreuses réactions métaboliques et physiologiques grâce, entre autres, à leurs propriétés réductrices. Les travaux concernant la composition vitaminique des microalgues marines utilisées en aquaculture sont récents (Fabregas et Herrero, 1990 ; De Roeck-Holzhauser *et al.*, 1991). Ils montrent, d'une part, des variations importantes suivant les espèces et selon l'âge de la culture, et, d'autre part, une richesse relative en ces composés, excepté pour la riboflavine (B2) qui pourrait donc être limitante (Séguineau *et al.*, 1993). Cependant, les besoins spécifiques des bivalves en vitamines ainsi qu'en minéraux et en oligo-éléments demeurent inconnus actuellement. Outre la qualité intrinsèque d'une algue donnée, sa composition chimique varie en fonction du milieu de culture choisi (Wikfors *et al.*, 1984 ; Fabregas *et al.*, 1986) mais aussi en fonction de l'âge de la culture (Moal *et al.*, 1987 ; Fernandez - Reiriz *et al.*, 1989 ; Saoudi-Helis *et al.*, 1994) et des paramètres physiques de culture comme la température et l'intensité lumineuse (Mortensen *et al.*, 1988 ; James *et al.*, 1989 ; Sukenik *et al.*, 1989 ; Thompson *et al.*, 1992, 1993). Ainsi quand la température diminue, l'insaturation des acides gras augmente pour maintenir la fluidité membranaire. Quand l'intensité lumineuse diminue, les microalgues développent leur appareil photosynthétique constitué par une forte proportion de phospholipides et de glycolipides membranaires très insaturés pour capter l'énergie lumineuse.

Tous ces faits rendent particulièrement difficiles les comparaisons des données biochimiques dans la littérature. De plus, une confusion existe au niveau des souches dites différenciées géographiquement. Ainsi six souches d'*Isochrysis* sont actuellement utilisées sans que l'on soit réellement sûre de leur filiation (Wikfors et Patterson, 1994). Enfin, lorsque l'on cherche à corréler le développement larvaire avec la valeur alimentaire des microalgues apportées, un biais existe dans la plupart des expérimentations. En effet, les traitements biochimiques sont réalisés sur la seule population microalgale par séparation des phases solide et aqueuse alors que les larves sont généralement nourries avec la culture dans sa totalité. Bactéries et substances dissoutes ne sont donc pas pris en considération dans de telles analyses. Hors, on sait que certaines bactéries peuvent satisfaire des besoins métaboliques en fournissant des molécules organiques, des vitamines ou des enzymes (Prieur, 1982 ; Douillet, 1993).

En dehors des caractéristiques biochimiques du phytoplancton, la qualité nutritionnelle d'une algue reste étroitement liée à la fois à l'espèce de mollusque et à son stade de développement, notions que l'on peut regrouper sous le terme "besoins énergétiques" des larves. Ainsi *Crassostrea gigas* et/ou *Crassostrea virginica* sont particulièrement exigeantes et le nombre d'algues utilisables

pour les nourrir restreint. Les Mytilidés, comme *Mytilus edulis*, et les Vénéridés, comme *Tapes philippinarum* ou *Mercenaria mercenaria* sont plus tolérantes et donc susceptibles de se développer à partir d'un nombre plus important d'organismes phytoplanctoniques (Loosanoff et Davis, 1963 ; Robert, données non publiés). *Ostrea edulis* appartient à un groupe intermédiaire, plus tolérante que *C. gigas* mais plus exigeante que *M. edulis*. En ce qui concerne les Pectinidés, il est plus difficile de dégager une tendance générale, chaque groupe d'espèces présentant des différences très marquées. Ainsi *Argopecten purpuratus* ou *Argopecten irradians* semblent moins exigeantes que *Pecten maximus* ou *Patinopecten yessoensis*. Trois critères peuvent être avancés pour expliquer cette notion de tolérance. Le premier est la taille de la larve à sa formation. Ainsi, chez l'huître plate la fécondation est interne et les larves ne sont libérées qu'au bout de 8 à 10 jours avec des longueurs (dimension parallèle à la charnière) initiales variant de 160 µm à 190 µm alors que chez l'huître creuse, la fécondation est externe et la larve nettement plus petite, environ 60-70 µm. Chez la palourde et la coquille St Jacques, également à fécondation externe, les larves sont plus grosses avec des longueurs comprises entre 90 et 110 µm. Le deuxième critère est la notion de réserve de la larve à sa formation. Ainsi, des larves de moules ou des larves de coquilles St Jacques ont des réserves lipidiques relativement importantes, visibles sous forme de gouttelettes à l'intérieur des jeunes véligères. Durant les premiers stades de développement de *P. maximus*, la larve s'alimente par endotrophie et utilise les triglycérides ovocytaires qui outre leur rôle énergétique, constituent un stock d'AGPI pour la synthèse des phospholipides (Napolitano *et al.*, 1988 ; Delaunay *et al.*, 1992). Au niveau des réserves lipidiques, l'influence de l'apport de nourriture ne se traduit chez *Pecten maximus* qu'à partir du sixième jour (Delaunay *et al.*, 1992), démontrant ainsi l'importance des réserves initiales. De ce fait la longévité de telles larves est importante, près de 3 semaines à jeun (Fig. 2). Chez *Crassostrea virginica* et *C. gigas* de telles réserves lipidiques issues de la vitélogénèse ont été également mises en évidence (Gallager et Mann, 1986). Cependant, elles sont moindres et le passage à l'exotrophie se fait donc plus rapidement, au bout de 3 à 4 jours. La mise à jeun de ce type de larves conduit très rapidement à des mortalités, au bout de 5 à 8 jours (Fig. 3). Le troisième critère est la demande énergétique de la larve qui est différente selon l'espèce considérée. Pour une durée d'élevage larvaire similaire, une façon simple d'appréhender cette notion est l'effet croissance nécessaire. Elle correspond à la différence entre la taille initiale de la larve et celle obtenue à la métamorphose. Ainsi, chez *P. maximus*, la métamorphose se déroule lorsque les larves ont atteint 250 µm de longueur. Mesurant environ 100 µm à sa formation, le coefficient de croissance pendant le cycle larvaire est donc de 2,5. Chez *C. gigas*, la métamorphose se déroule à environ 300 µm soit un coefficient de croissance de 5. Les besoins nutritifs sur le plan quantitatif sont donc plus importants chez l'huître. Ainsi l'optimum de croissance est observé pour une ration de 100 000 cellules de microalgues par ml d'eau d'élevage chez *Crassostrea gigas* et de 60 000 pour *Pecten maximus* (Robert *et al.*, 1994 a). Cependant quelle que soit l'espèce de mollusque considéré et/ou son stade, une ration algale monospécifique permet un moindre développement qu'un apport plurispécifique (Fig. 4). Tous les auteurs reconnaissent ainsi la supériorité d'une nourriture plurialgale qui peut s'expliquer par une complémentarité des besoins essentiels et qui constitue l'hypothèse privilégiée (Helm, 1977 ; Chu *et al.*, 1982 ; Delaunay *et al.*, 1992). Elle pourrait aussi s'expliquer par une augmentation de la prise alimentaire par les larves comme l'a démontré Gerdes (1983).

La facilité de production

Les caractéristiques physiques de la culture tiennent une place prépondérante en éclosion commerciale où les productions phytoplanctoniques peuvent atteindre 20 m³ par jour (Robert, 1994) L'utilisation de T-iso comme algue-fourrage à la place d'*Isochrysis galbana* pourtant plus nutritive (Helm et Laing, 1987) est due à sa plus grande facilité de production notamment pour des températures supérieures à 20° C. *Skeletonema costatum* est également appréciée dans nos régions car elle peut supporter des températures relativement basses (inférieures à 10° C) et peut être produite sans difficultés majeures en grands volumes extérieurs. En zone tropicale, *Chaetoceros gracilis* est prisée car elle est bien adaptée aux fortes températures y compris en culture extérieure.

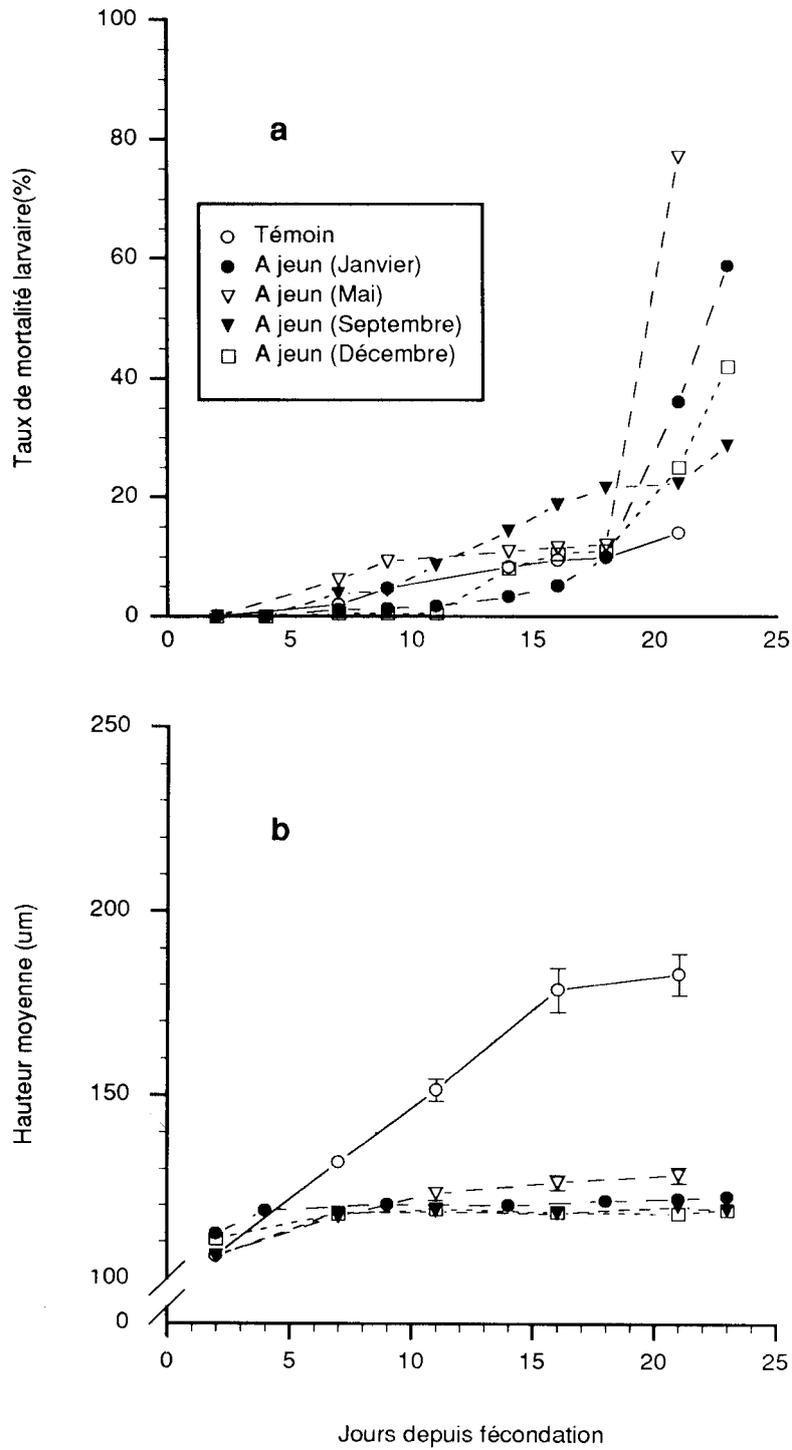


Fig. 2 : Mortalité (a) et croissance larvaire (b) de différents lots de *Pecten maximus* maintenue à jeun en éclosion d'Argenton à différentes époques de l'année (d'après Robert *et al.*, 1994 b)

A l'inverse, *Tetraselmis suecica*, de bonne valeur alimentaire pour les stades âgés, est peu cultivée car elle adhère aux parois et rend plus difficile le nettoyage des enceintes de culture. D'une façon générale, on peut remarquer que les espèces de très bonne qualité nutritionnelle sont nettement plus fragiles que les autres. C'est le cas de *Chaetoceros calcitrans* forma *pumilum*, d'*I. galbana*, et dans une moindre mesure de *Pavlova lutheri* et de *Chaetoceros calcitrans*. Un compromis entre facilité de culture et qualité nutritive est généralement adopté en éclosion industrielle avec des productions phares comme T-iso, *C. gracilis* ou *S. costatum*

DISCUSSION ET CONCLUSION

Pour servir de nourriture aux larves de mollusques bivalves, les microalgues doivent être avant tout ingérées, donc être de taille adéquate. Pour être digérées, elles doivent posséder une "paroi" ou une thèque siliceuse fine et/ou la larve doit être équipée de l'équipement enzymatique ad hoc. Pour être de bonne qualité alimentaire elles doivent répondre aux exigences de l'espèce au stade de développement considéré. La composition en acides gras polyinsaturés, à 20 et 22 atomes de carbone et à plus de 3 doubles liaisons (notamment les acides eicosapentanoïques et docosahexanoïques) des algues-fourrage représente actuellement le paramètre biochimique le plus fiable pour expliquer les différences de qualité nutritionnelle. Cependant, aucune corrélation directe n'a été mise en évidence entre quantité d'acide gras polyinsaturé et gain de croissance larvaire. De plus, les conditions de culture des microalgues peuvent fortement influencer cette teneur en acides gras et il serait donc imprudent d'apprécier sur ce seul critère la valeur alimentaire d'une espèce de microalgue. A l'heure actuelle, aucun régime alimentaire monospécifique n'a donné de résultats comparables à un régime plurispécifique de façon reproductible et tous les auteurs reconnaissent ainsi la supériorité d'une nourriture plurialgale. Enfin, en éclosion commerciale, la facilité de production tient une place prépondérante et généralement un compromis est trouvé entre ce paramètre et la qualité alimentaire de la microalgue. Cette dernière prédominera pour l'alimentation des larves tandis que pour les juvéniles et les géniteurs la facilité de culture prédominera. En effet, chez les juvéniles, la croissance est largement influencée par la quantité de nourriture disponible. La taille des microalgues n'est plus un facteur limitant et les juvéniles sont dotés d'un équipement enzymatique plus complet. De ce fait, l'élevage postlarvaire s'effectue généralement dans des systèmes ouverts avec des filtrations comprises entre 10 et 50 μm (clos pour les larves) autorisant un apport extérieur de nourriture. En ce qui concerne les géniteurs, la problématique est autre. Il ne s'agit pas de favoriser une croissance mais d'assurer une gamétogénèse qui est déclenchée par une augmentation de température. Or, placés à des températures élevées, les besoins nutritionnels des animaux sont importants sur le plan quantitatif (Nell et Wisely, 1984) et, là aussi, la quantité de nourriture disponible est considérée comme primordiale. Cependant, il a été montré récemment que malgré des régimes algaux de différente nature, des géniteurs de *Pecten maximus* maintenaient constants leur taux de 20:5n-3, de 20:4n-6 et de 22:6n-3, ces deux derniers intervenant respectivement dans la gamétogénèse et l'embryogénèse (Soudant *et al.*, 1996).

BIBLIOGRAPHIE

- Ackman R.G., Tocher C.S. & McLachlan J. 1968. Marine phytoplankter fatty acid. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **25**: 1603-1620.
- Babinchak J. & Ukeles R. 1979. Epifluorescence microscopy, a technique for the study of feeding in *Crassostrea virginica* veliger larvae. *Marine Biology*, **51**: 69-76.
- Baldwin B.S. & Newell R. 1991. Omnivorous feeding by planktotrophic larvae of the Eastern oyster *Crassostrea virginica*. *Marine Ecology, Progress Series*, **78**: 285-301.
- Baud J.P. & Bacher C. 1990. Use of ground saline water for intensive rearing of *Ruditapes philippinarum* juveniles in a nursery system. *Aquaculture*, **88**: 157-178.
- Ben-Amotz A., Fishler R. & Schneller A. 1987. Chemical composition of dietary species of marine unicellular algae and rotifers with emphasis on fatty acids. *Marine Biology*, **95**: 31-36.

- Boucaud-Camou E., Lebesnerais C., Lubet P. & Lihmann I. 1985. Dynamique et enzymologie de la digestion chez l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Bases biologiques de l'Aquaculture*, Colloque IFREMER, 1: 75-96.
- Brown M.R., Jeffrey S.W. & Garland C.D. 1989. Nutritional aspects of microalgae used in mariculture ; a literature review. *CSIRO Marine Laboratories Report*, 205: 44 p
- Chrétiennot-Dinet M.J., Robert R. & His E. 1986. Utilisation des algues-fourrage en aquaculture. *Année Biologique*, 25: 97-119.
- Chu F.E., Dupuy J.L. & Webb K.L. 1982. Polysaccharide composition of five algal species used as food for larvae of the American oyster, *Crassostrea virginica*. *Aquaculture*, 29: 241-252.
- Cole H.A. 1937 : Experiments in the breeding of oyster (*Ostrea edulis*) in tanks, with special reference to the food of the larva and spat. Ministry of Agriculture and Fishery. *Fishery Investigation of London*, Ser. 2, 15: 1-24.
- Coutteau P. & Sorgeloos P. 1992. The use of algal substitutes and the requirement for live algae in the hatchery and nursery rearing of bivalve molluscs : an international survey. *Journal of Shellfish Research*, 11: 467-476.
- Davis H.C. & Guillard R.R. 1958. Relative value of ten genera to micro-organisms as food for oyster and clam larvae. *United State Fishery and Wildlife Service Fishery Bulletin*, 136(58): 293-304.
- Davis H.C. & Ukeles R. 1961. Mass culture of phytoplankton as foods for Metazoans. *Science*, 134: 562-564.
- Delaunay F., Marty Y., Moal J. & Samain J.F. 1992. Growth and lipid class composition of *Pecten maximus* larvae growth under hatchery conditions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 163: 209-219.
- De Roeck-Hozhauer Y., Quere I. & Claire C. 1991. Vitamin analysis of five planktonic microalgae and one macroalgae. *Journal of Applied Phycology* 3: 259-264.
- Dobremez J.F., Gallet C. & Pellissier F. 1995. Guerre chimique chez les végétaux. *La Recherche*, 279(26): 912-920.
- Douillet P. & Langdon C.J. 1993. Effects of marine bacteria on the culture of axenic oyster *C. gigas* (Thunberg) larvae. *Biological Bulletin*, 184: 36-51.
- Dunstan G.A., Volkman J.K., Jeffrey S.W. & Barret S.M. 1992. Biochemical composition of microalgae from the green algal classes Chlorophyceae and Prasinophyceae. 2. Lipid classes and fatty acids. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 161: 115-134.
- Enright C.T., Newkirk G.F., Craigie J.S. & Castell J.D. 1986. Evaluation of phytoplankton as diets for juvenile *Ostrea edulis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 96: 1-13.
- Epifanio C.E., Valenti C.C. & Turk C.L. 1981. A comparison of *Phaeodactylum tricornutum* and *Thalassiosira pseudonana* as foods for the oyster *Crassostrea virginica*. *Aquaculture*, 23: 347-353.
- Ewart J.W. & Pruder G.D. 1981. Comparative growth of *Isochrysis galbana* Parke and *Isochrysis* aff. *galbana* clone T.Iso at four temperatures and three light intensities. *Journal of World Mariculture Society*, 12: 33-339
- Fabregas J. & Herrero C. 1990. Vitamin content of four marine microalgae. Potential use as source of vitamins in nutrition. *Journal of Industrial Microbiology*, 5: 259-264.
- Fabregas J., Herrero C., Cabezas B. & Abalde J. 1986. Biomass production and biochemical composition in mass cultures of the marine microalga *Isochrysis galbana* Parke at varying nutrient concentrations. *Aquaculture*, 53: 101-113.
- Fernandez-Reiriz M.J., Perez-Camacho A., Ferreiro M.J., Blanco J., Planas M., Campos M.J. & Laberta U. 1989. Biomass production and variation in the biochemical profile (total protein, carbohydrates, RNAs, lipids and fatty acids) of seven species of marine microalgae. *Aquaculture*, 83: 17-37.
- Fritz L.W., Lutz R.A., Foote M.A., Van Dover C.L. & Ewart J.W. 1984. Selective Feeding and grazing rates of oyster (*Crassostrea virginica*) larvae on natural phytoplankton assemblages. *Estuaries*, 7(4B): 513-518.
- Gallager S.M. & Mann R. 1986. Growth and survival of larvae of *Mercenaria mercenaria* and *Crassostrea virginica* relative to broodstock conditioning and lipid content of eggs. *Aquaculture*, 56: 105-121.
- Gerdes D. 1983. The Pacific oyster *Crassostrea gigas*. Part I. Feeding behaviour of larvae and adults. *Aquaculture*, 31: 195-219.
- Harrison C. 1975. The essential amino acids of *Mytilus californianus*. *The Veliger*, 18: 189-193.

- Helm M.M. 1977. Mixed algal feeding of *Ostrea edulis* larvae with *Isochrysis galbana* and *Tetraselmis suecica*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **57**: 1019-1029.
- Helm M.M. & Laing I. 1987. Preliminary observations on the nutritional value of "Tahiti Isochrysis" to bivalve larvae. *Aquaculture*, **62**: 281-288.
- Hily A. 1985. Etude histoenzymologique de la digestion chez *R. philippinarum*. Bases biologiques de l'aquaculture, Montpellier, 1983, IFREMER, *Actes de Colloques*, **1**: 97-108
- His E. & Seaman M.N.L. 1992. Effects of temporary starvation on the survival and on subsequent feeding and growth of oyster (*Crassostrea gigas*) larvae. *Marine Biology*, **114**: 277-279.
- James C.M., Al-Hinty S. & Salman A. E. 1989. Growth and w3 fatty acid and amino acid composition of microalgae under different temperature regimes. *Aquaculture*, **77**: 337-351.
- Kanazawa A., Teshima S. & Ono K. 1979. Relationship between essential fatty acid requirements of aquatic animals and the capacity for bioconversion of linolenic acid to highly unsaturated fatty acids. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **B63**: 295-298.
- Labrid C. 1969. *L'ostréiculture et le bassin d'Arcachon*. Bordeaux Ferret & Fils Ed., 215 p.
- Langdon C.J. & Waldock M.J. 1981. The effect of algal and artificial diets on the growth and fatty acid composition of *Crassostrea gigas* spat. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **61**: 431-448.
- Loosanoff V.L. & Davis H.C. 1963. Rearing of bivalve molluscs. In: *Advances in Marine Biology*, (Russel F.C. Ed.) Academic Press, N.Y.: 1-136.
- Lucas A., 1980. Problèmes de génétique, d'écophysiologie et de pathologie dans les écloséries de bivalves. *Oceanis*, **6**: 511-533.
- Masson M. 1975. *Etude expérimentale de la croissance et de la nutrition de Mytilus galloprovincialis*. Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Caen, 125 p.
- Moal J., Martin-Jézéquel V., Harris R.P., Samain J.F. & Poulet S.A. 1987. Interspecific and intraspecific variability of chemical composition of marine phytoplankton. *Oceanologica Acta*, **10**: 339-346.
- Mortensen S.H., Borsheim K.Y., Rainuzzo J.R. & Knutsen G. 1988. Fatty acid and elemental composition of the marine diatom *Chaetoceros gracilis* Schutt : Effect of silicate deprivation, temperature and light intensity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **122**: 173-185.
- Napolitano G.E., Ratnayake W.M.N. & Akman R.G., 1988. Fatty acid components of larval *Ostrea edulis* (L.) : importance of triacylglycerols as a fatty acid reserve. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **90B**(4): 875-883.
- Nell J.A. & Wisely B., 1984. Experimental feeding of Sydney rock oysters (*Saccostrea commercialis*). Food concentration and fattening procedures. *Aquaculture*, **37**: 197-208.
- Pohl P. 1982. Lipids and fatty acids of microalgae. In: *CRC Handbook of Biosolar Resources* (Mitsui A. & Black Jr, C.C., Eds.) : 383-404. CRC Press, Boca Raton.
- Pontual H., Robert R. & Miner P., sous presse. Study of bivalve larval growth using image processing. *Aquacultural Engineering*.
- Prieur D., 1982. Les bactéries hétérotrophes dans les élevages expérimentaux et industriels de larves de bivalves marins. *Oceanis*, **8**: 437-457.
- Renaud S.M., Parry D.L., Thinh L.-V., Kuo C, Padovan A & Sammy N., 1991. Effect of light intensity on the proximate biochemical and fatty acid composition of *Isochrysis* sp. and *Nannochloropsis oculata* for use in tropical aquaculture. *Journal of Applied Phycology*, **3**: 43-53.
- Riisgard H. U., Randlov A. & Kristensen P. S. 1980. Rates of water processing, oxygen consumption and efficiency of particle retention in veligers and young postmetamorphic *M. edulis*. *Ophelia*, **19**: 37-47.
- Robert R. 1994. Visite de trois écloséries industrielles de mollusques bivalves dans l'Etat de Washington et en Colombie Britannique : Rôle et importance. *Equinoxe*, **50** : 19-31.
- Robert R. & His E. 1987. Croissance et spectre de taille de six algues utilisées pour la nutrition des larves de bivalves en éclosérie, en culture non renouvelée. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches maritimes*, **49**(3-4): 165-173.
- Robert R., Miner P., Mazuret M. & Connan J.P. 1994 a. L'éclosérie expérimentale de mollusques d'Argenton. Bilan et perspective. *Equinoxe*, **49**: 20-33.

- Robert R., Miner P., Connan J. P. & Mazuret M., 1994 b. Effect of preserved algae on *Pecten maximus* and *Crassostrea gigas* larval development. Microalgae Biomass from Photobioreactors as Food for Fish and shellfish larvae (MANTA). *European Community Program, Progress Report of the second year, AIR1-CT92-0286*, **22**: 1-22.
- Saoudi-Helis L., Dubacq J.P., Marty Y., Samain J.F. & Gudin C. 1994. Influence of growth rate on pigment and lipid composition of the microalga *Isochrysis* aff. *galbana* T-iso. *Journal of applied Phycology*, **6**: 315-322
- Sauriau P.G. & Baud J.P. 1994. Artificial filament breakage of the diatom *Skeletonema costatum* intended for mollusc aquaculture. *Aquaculture*, **123**: 69-81.
- Seguineau C., Laschi-Loquerie A., Leclerc M., Samain J.F., Moal J. & Fayol V. 1993. Vitamin transfer from algal diet to *Pecten maximus* larvae. *Journal of Marine Biotechnology*, **1**: 67-71.
- Soudant P., Marty Y., Moal J., Robert R., Quéré C., Le Coz J.R. & Samain J.F. 1996. Effect of food fatty acid and sterol quality on *Pecten maximus* gonad composition and reproduction process. *Aquaculture*, **143**: 361-378.
- Spector A.A. & Yorek M.A. 1985. Membrane lipid composition and cellular function. *Journal of Lipid Research*, **26**: 1015-1035.
- Stubb C.D. & Smith A.D. 1984. The modification of mamalian membrane polyunsaturated fatty acid composition in relation to membrane fluidity and function. *Biochemical and Biophysical Acta*, **779**: 89-137.
- Sukenik A., Carmeli Y. & Berner T. 1989. Regulation of fatty acid composition by irradiance level in the Eustigmatophyte *Nannochloropsis* sp. *Journal of Phycology*, **25**: 686-692.
- Thompson P.A., Guo M. & Harrison P.J. 1993. The influence of irradians on the biochemical composition of three phytoplankton species and their nutritional value for larvae of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*). *Marine Biology*, **117**: 259-268.
- Thompson P.A., Guo M., Harrison P.J. & Whyte J.N.C. 1992. Effects of variation in temperature. II. On the fatty acids composition of eight species of marine phytoplankton. *Journal of Phycology*, **28**: 488-497.
- Tocher D.R., Carr J. & Sargent J.R. 1989. Polyunsaturated fatty acid metabolism in fish cells: differential metabolism of (n-3) and (n-6) series acids by cultured cells originating from a freshwater teleost fish and from a marine teleost fish. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **94B**: 367-374.
- Volkman J.K., Jeffrey S.W., Rogers G.I., Nichols P.D. & Garland C.D. 1989. Fatty acids and lipids classes of ten species of microalgae used in mariculture. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **128**: 219-240.
- Walne P.R., 1979. *Culture of bivalve molluscs. 50 years experience at Conwy*. Second edition. Fishing News Books Ltd, Farnham, Surrey, England: 189 p.
- Wikfors G.H. & Patterson G.W., 1994. Differences in strains of *Isochrysis* of importance to mariculture. *Aquaculture*, **123**: 127-135.
- Wikfors G.H., Twarog J.W. & Ukeles R. 1984. Influence of chemical composition of algal food sources on growth of juvenile oyster, *Crassostrea virginica*. *Biological Bulletin*, **167**: 251-263.

