

Bases biologiques de l'aquaculture. Montpellier. 1983
 IFREMER. Actes de Colloques n. 1, pages 63 à 74

RELATIONS TROPHIQUES ENTRE HUITRE ET MILIEU ;
 INFLUENCE DE LA CONCENTRATION ET DE LA TAILLE DES
 PARTICULES

A. FILA-MEDIONI, M. COPELLO, J.C. COLOMINES
 Laboratoire ARA G-66650 Banyuls-sur-Mer

RESUME

Des huîtres adultes *Crassostrea gigas* ont été soumises à un régime alimentaire monospécifique (*Phaeodactylum tricorutum*) à différentes concentrations et à la température de 15°C. Les taux d'ingestion, de filtration, de biodéposition ainsi que de respiration et d'excrétion ammoniacale ont été mesurés pour chaque condition expérimentale. Toutes les réponses écophysiologicals sont fonction de la concentration en nourriture du milieu à l'exception du taux d'excrétion dissoute. Les conditions optimales de niveau trophique semblent se situer à la concentration de $10 \cdot 10^6$ cellules par litre soit 0.7 mg de matière sèche d'algues ou 161 µg de carbone organique. Des bilans énergétiques ont pu être déterminés et un phénomène de sélectivité de la taille particulaire a également été mis en évidence.

MOTS CLEFS : Huître
 Ecophysiological
 Bilan énergétique

INTRODUCTION

De par leur rôle écologique et économique important, les organismes filtreurs ont fait l'objet de nombreux travaux (voir synthèses : Jørgensen, 1966 ; Thomson & Bayne, 1974 ; Pruder et Al, 1976 ; Bayne, 1976 ; Riisgård, 1977 ; Widdows, 1978 a ; Winter, 1978 ; Fiala-Medioni, 1978, 1981 ; Møhlenberg & Riisgård 1979). Afin de comprendre leur adaptation ainsi que leur impact dans les écosystèmes naturels des études sur les paramètres écophysiologicals ont été menées expérimentalement sur de nombreuses espèces : *Mytilus edulis* (Thomson & Bayne, 1972 ; Bayne et Al., 1973 ; Thomson, 1974 ; Schulte, 1975 ; Riisgård & Randløv, 1981 ; Navarro & Winter, 1982), *Chlamis islandica* (Vahl, 1978), *Chlamis varia* (Shafee & Lucas, 1982), *Crassostrea commercialis* (Wisley & Reid, 1978, Wisley et Al, 1979), *Ostrea edulis* (Newkirk & Haley, 1982), *Crassostrea virginica* (Epifanio & Ewart, 1977), et *Crassostrea gigas* (Deslous-Paoli, 1982, Gerdes, 1983 I et II) et plusieurs modèles généraux de comportement ont été proposés (Lehman, 1976, Hughes, 1980). *Crassostrea gigas* fait depuis très longtemps l'objet d'une aquaculture intensive en plusieurs pays et plus particulièrement en France depuis 1967. Cependant, peu de données sont connues dans la littérature sur ses caractéristiques physiologiques et ses besoins énergétiques (Bernard, 1974, Deslous-Paoli, 1982, Gerdes, 1983 I et II).

Cette étude propose une approche expérimentale des réponses physiolo-

giques de cette espèce aux variations des paramètres écologiques, afin de mieux définir ses besoins énergétiques ainsi que son adaptation aux conditions écologiques des étangs méditerranéens.

MATERIEL ET METHODES

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

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

Le dispositif d'acclimatation en concentration algale constante est dérivé du montage expérimental de Winter (1969) et modifié par Fiala-Medioni (1974).

Les fécès étaient prélevées toutes les 24 heures, pesées après lyophilisation pour dosages du C organique au Leco et de leur contenu calorifique à la microbombe calorimétrique. Après une période d'acclimatation de 10 à 15 jours, les animaux étaient transférés dans une enceinte de 4.5 l. reliée à un montage expérimental analogue à celui utilisé en acclimatation. Dès que l'animal ouvrait les valves (1/2 à 1 h après l'introduction) la consommation d'oxygène était mesurée grâce à une sonde polarographique montée sur la chambre expérimentale et reliée à un oxymètre orbisphère. L'excrétion ammoniacale était dosée par la méthode de Koroleff à la fin de chaque expérience. Un deuxième circuit identique au premier mais sans animaux servait de témoin et permettait la correction des valeurs expérimentales.

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

Une deuxième série d'expériences a été effectuée dans la même cellule expérimentale mais en circuit fermé pour mesurer la décroissance de la concentration algale dans de l'eau de mer filtrée à 0.45 μ et enrichie d'une suspension de *Phaeodactylum tricorutum* (30×10^6 cell \times l⁻¹ équivalant à 2.10 mg. P.S. \times l⁻¹). Les premiers échantillons d'eau étaient prélevés environ 1/2 h après l'introduction des animaux, quand ceux-ci avaient repris une activité normale de filtration. La densité de la suspension algale des échantillons prélevés toutes les 1/2 heures était mesurée au COULTER COUNTER et l'expérience arrêtée dès que la concentration tombait au dessous des 500.000 cell \times l⁻¹ (0.035 mg P.S.).

RESULTATS

Dans le système d'acclimatation, les taux d'ingestion ont été calculés d'après la consommation en algues enregistrée pour chaque concentration utilisée (Tableau 1).

La récolte systématique des fécès émises toutes les 24 heures a permis de calculer des valeurs de biodéposition en acclimatation. Les teneurs en C organique et les poids secs des fécès récoltés ont été comparés aux valeurs d'ingestion relatives aux 24 heures précédant la récolte des fécès afin d'établir l'efficacité d'assimilation. (Tableau 1).

Afin de comparer les résultats de taux d'ingestion, de filtration, de respiration et d'excrétion ammoniacale obtenus lors des expériences en concentration algale constante, aux poids secs des animaux (organes seuls) des régressions linéaires du type $Y = aW^{b-1}$ ont été établies pour chaque série expérimentale (Tableau 2, Fig. 1).

Toutes les valeurs relatives à une concentration algale donnée ont été recalculées pour un exposant $b-1$ commun de -0.7 afin d'éliminer la variabilité due à la taille des animaux et de pouvoir comparer l'évolution des paramètres physiologiques aux différentes concentrations algales (Tableau 3 et 4, Fig. 2).

Les résultats des expériences en circuit fermé ont été calculés d'après la formule :

$$F = V/t \log (C_0/C_t) \quad (\text{Fuller \& Clarke, 1936 ; Nimura 1980})$$

avec :

$$\begin{aligned} F &= \text{taux de filtration} \\ t &= \text{temps d'expériences (en minutes)} \\ C_0 &= \text{concentration algale au temps } 0 \\ C_t &= \text{concentration algale au temps } t \end{aligned}$$

Cette formule ne tient pas compte des variations de concentration algale dues à des raisons autres que la filtration. Des expériences témoin ont cependant montré que la concentration algale ne varie pas d'une manière significative dans les enceintes sans animaux.

Les valeurs d'ingestion et de filtration obtenues sur des temps d'une 1/2 heure avec cette méthode sont tout à fait comparables à celles obtenues dans les expériences de concentration algale constante. (Tableau 3 et figure 2).

La fourchette de taille particulièrement étendue de la culture de *Phaeodactylum tricorutum* utilisée dans cette série d'expériences (3 - 9 μm de diamètre) nous a aussi permis de mettre en évidence une filtration sélective pour *Crassostrea gigas*. Les valeurs de filtration et d'efficacité de rétention pour différentes tailles des cellules sont groupées dans le tableau 5.

Les bilans énergétiques ont été calculés d'après l'équation :

$$P + G = Ab - (R + U) \quad (\text{Warren \& Davis 1967})$$

Concentration algale			Taux d'ingestion			Taux de biodéposition		Efficacité d'absorption %	Taux d'absorption $\mu\text{gC.org.xh}^{-1}$ gPS.
Cell.x $10^6/l$	P.S. mgxl^{-1}	C. org. μgCxl^{-1}	Cellx 10^6xl^{-1}	mg PSxl ⁻¹	$\mu\text{g C.org}$	mg/h	$\mu\text{gC.org.xh}^{-1}$		
0.1	0.007	0.16	2.15	0.15	34.6	0.36	10.92	68	22.89
1.0	0.07	1.61	22.9	1.60	368.7	0.654	13.47	96	353.53
10.0	0.7	16.10	55.2	3.85	888.7	0.953	131.51	85	753.99
20.0	1.4	32.20	57.4	4.02	924.1	1.416	321.90	65	602.10

Tableau 1
Evolution des taux d'ingestion x gramme (Poids Sec d'organes) et des taux de biodéposition x gramme (Poids sec) d'organes

Concentration algales en cellules x 10^6	Ingestion				Filtration				Respiration				Excrétion			
	a	b-1	r	n	a	b-1	r	n	a	b-1	r	n	a	b-1	r	n
0	-	-	-	-	-	-	-	-	0.38	-0.75	0.79	10	1.33	-0.81	-0.84	10
0.1	1.36	-0.60	-0.94	13	13.5	-0.61	-0.94	13	0.91	-0.62	0.94	15	3.31	-0.53	-0.70	15
1.0	9.55	-0.76	-0.89	20	9.55	-0.76	-0.89	20	0.92	-0.62	0.89	17	2.04	-0.61	-0.76	15
10.0	42.45	-0.64	-0.81	15	4.29	-0.61	-0.83	15	1.45	-0.62	0.72	15	2.80	-0.05	n.s.	15

Tableau 2
Valeurs des coefficients de l'équation $Q_x = aW^{b-1}$

Concentration des algues dans le milieu en cell. $\times 10^6$	Taux de filtration $l \times h^{-1} \times \text{gPS}^{-1}$	E.S. + -	Taux d'ingestion en cellules $\times 10^6 \text{ xh}^{-1}$ $\times \text{g PS}^{-1}$	E.S. + -	N	Intervalle de confiance
1.0	10.35	1.79	10.35	1.79	20	0.01
2.5	12.37	3.79	30.94	9.44	12	0.01
7.5	6.82	2.05	51.18	16.10	12	0.01
10.5	5.76	1.70	57.60	17.20	15	0.01
12.5	4.42	1.48	55.33	18.54	10	0.01
17.5	2.82	1.55	49.40	26.39	10	0.01
22.5	2.49	0.98	56.07	22.22	10	0.01
27.5	2.10	0.98	57.90	26.50	10	0.01

Tableau 3
Moyennes des rapports $F^{-0.7}$ et $I^{-0.7}$

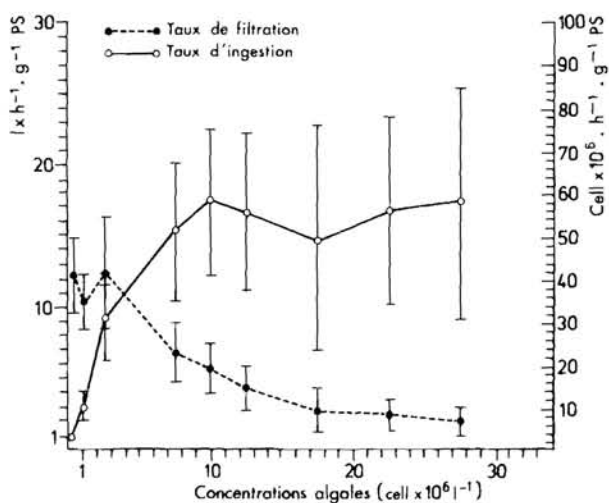


Figure 2. Evolution des taux de filtration et d'ingestion en fonction de la concentration algale

Ingestion en $\text{cell} \times 10^6 \times \text{h}^{-1} \times \text{g}^{-1}$ P.S. d'animaux

Filtration en $\text{l} \times \text{h}^{-1} \times \text{g}^{-1}$ P.S. d'animaux

Concentrations en $\text{cell} \times 10^6 \times \text{l}^{-1}$ Taille des particules	Concentrations totales des particules en $\text{cell} \times 10^6 \times \text{l}^{-1}$						Efficacité max. de ré- tention en %
	1 - 5	5 - 10	10 - 15	15 - 20	20 - 25	25 - 30	
3 μm	2.47	2.76	1.58	0.82	0.05	0	42
3.8 μm	8.86	9.22	5.97	1.91	0.23	0.21	70
4.8 μm	8.5	13.56	12.15	7.73	3.56	0.13	74
6 μm	6.68	17.07	20.30	15.36	14.47	3.61	76
7.6 μm	2.41	7.56	21.56	21.0	35.8	18.8	100
9.6 μm	1.96	4.25	4.25	9.59	28.6	35.16	100

Tableau 5

Evolution des taux d'ingestion en fonction de la taille des particules.

Taux d'ingestion exprimés en $\text{cell} \times 10^6 \times \text{h}^{-1} \times \text{g}^{-1}$ P.S. d'animaux

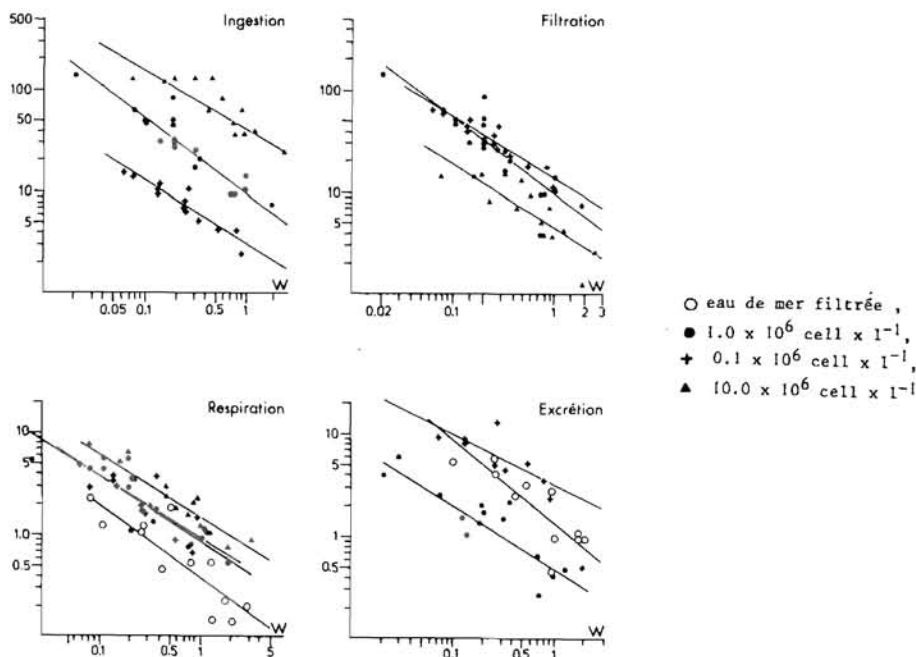


Figure 1. Droites de regression des taux d'ingestion, filtration, respiration et excretion ammoniacale en fonction de la taille des animaux (W)

Ingestion : exprimé en $\text{cell} \times 10^6 \times \text{h}^{-1} \times \text{g}^{-1}$ de poids sec d'animaux

Filtration : exprimé en $\text{l} \times \text{h}^{-1} \times \text{g}^{-1}$ P.S. d'animaux

Respiration : exprimé en $\text{mg O}_2 \times \text{h}^{-1} \times \text{h}^{-1} \times \text{g}^{-1}$ P.S. d'animaux

Excretion : exprimé en $\mu\text{at. g N-NH}_4^+ \times \text{h}^{-1} \times \text{g}$. P.S. d'animaux

Concentration d'algues dans le milieu $\text{Cell. } 10^6 \times \text{l}^{-1}$	$\text{QO}_2 \text{ mgO}_2 \times \text{h}^{-1} \times \text{g.P.S.}^{-1}$	erreur standard	n	Ex $\mu\text{atg N-NH}_4^+ \times \text{h}^{-1} \times \text{g P.S.}^{-1}$	erreur standard	n
0	0.371	0.125	10	1.85	0.18	10
0.1	0.852	0.164	14	3.89	0.22	15
1.0	0.935	0.200	20	2.45	0.30	15
10.0	1.453	0.24	15	2.81	2.05	15
20.0	1.38	0.42	5	3.02	2.31	5

Tableau 4

Valeurs de consommation d'oxygène ($\text{QO}_2 / \text{W}^{-0.7}$) et des taux d'excretion (Ex) pour différentes valeurs de concentration algale ambiante.

où $Ab = I - F$

$P + G =$ Gain net d'énergie disponible pour la croissance et la reproduction

$Ab =$ Energie absorbée par la nutrition

$I =$ Apport énergétique brut de l'ingestion

$F =$ Energie perdue à travers les fécès

$R =$ Coût énergétique de la respiration

$U =$ Coût énergétique de l'excrétion dissoute.

Le tableau 6 donne les valeurs des termes de cette équation pour les différentes valeurs de concentration algale testées.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les taux d'ingestion de *Crassostrea gigas* varient avec la taille des animaux selon une fonction allométrique du même genre que celle établie pour la respiration (Zenthen, 1947 ; 1953) et la filtration (Winter, 1973 ; Pruder et Al., 1976 ; Epifanio & Ewart, 1977) et qui est généralement représentée par les formules $I = aW^b$ ou $I/W = aW^{b-1}$ (Tableau 2), où I est le taux d'ingestion (ou de filtration), W le poids de l'animal, a le taux d'ingestion (ou filtration) par poids unitaire et b une constante. Cette relation est particulièrement importante car l'exposant $b-1$ généralement négatif indique que les animaux de petite taille filtrent et ingèrent plus par unité de poids que les grands, l'ampleur de la différence étant indiquée par la valeur absolue de $b-1$.

Les taux d'ingestion sont aussi fonction de la concentration de nourriture dans le milieu (Tableau 3, Fig. 2), cette relation n'est pas linéaire et la courbe plafonne à partir de la concentration de 10×10^6 cell \times l^{-1} (0.7 mg P.S. \times l^{-1}) et jusqu'à la concentration de 30×10^6 cell \times l^{-1} (2.1 mg P.S. \times l^{-1}) qui est la concentration maximale testée. Par ailleurs l'on observe une diminution progressive du taux de filtration (Tableau 3, Fig. 2) pour des valeurs croissantes de concentration algale dans le milieu expérimental. Des résultats analogues ont été obtenus par Riisgård & Randløv (1981) pour *Mytilus edulis* et Wisley & Reid (1978) pour *Crassostrea commercialis*. D'après Epifanio & Ewart (1977) les taux de filtration de *Crassostrea virginica* à haute concentration algale sont une fonction inverse de la densité de la suspension algale. Winter (1973) indique des maxima de taux de filtration à 10×10^6 cell \times l^{-1} pour *Mytilus edulis* nourri avec *Dunaliella marina* et des valeurs décroissantes pour des concentrations plus élevées. Loosanoff & Engle (1947) et Davids (1964) indiquent une diminution des taux de filtration pour *Crassostrea* et *Mytilus edulis* à partir respectivement de 10×10^6 et 100×10^6 cell \times l^{-1} . Ces données sont cependant difficilement comparables entre elles dans la mesure où les concentrations algales sont exprimées en cellules par litre ; or les volumes, les poids et les teneurs en C organique sont variables d'une espèce d'algue à une autre et même à l'intérieur d'une même espèce, fonction de la phase de croissance de la culture.

L'analyse des résultats des taux d'ingestion et de filtration semble indiquer chez *Crassostrea gigas* l'existence d'un mécanisme de régulation de la filtration en fonction de la concentration algale, ce qui permet d'optimiser le gain énergétique en économisant la dépense liée à l'activité de filtration. En effet, d'après les hypothèses de Lehman (1976) et Hughes (1980), dès que le

tube digestif est complètement rempli, le gain énergétique est limité par la vitesse du transit intestinal et la vitesse de digestion. Un taux de filtration trop important entraînerait un dépassement des capacités d'assimilation de l'animal et représenterait une dépense énergétique inutile.

Par ailleurs, à la concentration de 10×10^6 cell \times l^{-1} (0.7 mg P.S. \times l^{-1}) qui correspond au maximum du taux d'ingestion et à des valeurs proches du minimum du taux de filtration, il y a apparition de la production des pseudofécès. Le remplissage du tube digestif de *Crassostrea gigas* serait donc total pour des valeurs proches de cette concentration.

Les taux de respiration en fonction du poids sont traduits par la même fonction allométrique (Tableau 2, Fig. 1) et ne dépendent de la concentration algale que lorsque celle-ci est insuffisante à assurer le minimum de la demande énergétique de maintien. On observe alors un métabolisme ralenti, permettant la survie des animaux en condition de carence alimentaire. Dès que la densité de la suspension algale du milieu atteint le "seuil minimum", les taux de respiration se stabilisent sur des taux de "routine" (au sens de Bayne et Al., 1973), variant très peu en fonction de la concentration algale. (Tableau 4).

Lors des expériences en circuit fermé, un phénomène de sélection des particules en fonction de leur taille a pu être mis en évidence. A haute concentration algale ($10 - 30 \times 10^6$ cell \times l^{-1}) seules les cellules supérieures à $6 \mu m$ de diamètre sont filtrées efficacement (Tableau 5). Le seuil de filtration descend vers des tailles moindres lorsque la concentration en particules de plus grande taille diminue. L'efficacité de rétention pour les particules de plus grande taille ($> 6 \mu m$) n'est cependant jamais atteinte pour les plus petites cellules. Ceci confirme les résultats de Tammes & Dral (1955) qui ont décrit un comportement sélectif de *Mytilus edulis* ; de même Ali (1970) indique pour *Hiatella arctica* des efficacités de rétention plus grandes pour *Phaeodactylum tricorutum* que pour *Isochrysis galbana* en raison de la taille des particules. Vahl (1972) au contraire décrit un comportement non sélectif pour *Mytilus edulis* qui serait capable de filtrer des particules de $1-2 \mu m$ de diamètre. Nos données nous permettent de considérer *Crassostrea gigas* comme étant un filtreur sélectif. La capacité de faire varier l'efficacité de rétention de particules en fonction de la composition du mélange présent dans le milieu expérimental indique un mécanisme de régulation particulier.

Les valeurs du bilan énergétique qui ont pu être calculées sur les données expérimentales obtenues semblent confirmer également l'hypothèse de l'optimisation du gain énergétique. Le gain net (P + G) est en effet maximal à la concentration de 10×10^6 cell \times l^{-1} et varie peu au delà de cette valeur. (Tableau 6). La légère diminution observée au delà de l'optimum est due à une diminution de l'efficacité d'absorption et non à une augmentation du coût énergétique de la filtration.

Par ailleurs, le seuil de concentration algale dans le milieu au-dessous duquel le bilan énergétique de *Crassostrea gigas* est négatif se situerait aux alentours de 1×10^6 cell \times l^{-1} (0.08 mg P.S. \times l^{-1} ou $16.1 \mu g$ C organique).

Pour *Mytilus edulis* la charge minimale d'algues permettant son maintien est de 0.28 mg PS \times l^{-1} (Widdows et Al., 1979), pour *Chromomytilus meridionalis* elle serait de 0.2 mg PS \times l^{-1} (Griffiths, 1980). Le taux de filtration

particulièrement élevé de *Crassostrea gigas* à faible concentration algale semble lui permettre une meilleure adaptation à des conditions trophiques plus faibles.

Les valeurs optimales de densité algale permettant un comportement normal semblent se situer autour de $0.7 \text{ mg P.S.} \times \text{l}^{-1}$ ($10 \times 10^6 \text{ cell} \times \text{l}^{-1}$) ; des valeurs semblables ($0.8 \text{ mg P.S.} \times \text{l}^{-1}$ de phytoplancton) ont été trouvées par Navarro & Winter (1982) pour *Mytilus chilensis*.

La capacité d'utilisation optimale du potentiel trophique du milieu et l'optimisation de ses gains énergétiques expliqueraient le fait que *Crassostrea gigas* a une vitesse de croissance supérieure aux autres mollusques filtreurs (Deslous-Paoli, 1982).

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre de l'ATP Bases Biologiques de la Conchyliculture grâce à un financement MRT - DGRST (Contrat N° 82,P0043)

Concentrations algales cell $\times 10^6 \times \text{l}^{-1}$	I	F	Ab	R	U	P+G
0.1	2.70	0.50	2.2	10.94	0.03	- 8.77
1.0	28.8	0.62	28.1	12.01	0.02	16.07
10.0	69.36	6.04	63.3	18.66	0.02	44.62
20.0	72.43	14.80	57.63	17.7	0.03	39.9

Tableau 6

Valeurs du bilan énergétique à différentes concentrations algales en $\text{Joule} \times \text{h}^{-1} \times \text{g.}^{-1} \text{ P. sec}$ (organes seuls) d'animaux.

- Ali, R.M. The influence of suspension density and temperature on the filtration rate of *Hyatella arctica*. Mar. Biol., 6 : 291-302 (1970).
- Bayne, B.L. , R.J. Thompson and J. Widdows. Some effects of temperature and food on the rate of oxygen consumption by *Mytilus edulis* L. Effects of temperature on ectothermic organisms. Ed. Wieser, pp. 181-193. (1973).
- Bayne, B.L. Marine mussels, their physiology and ecology Cambridge Univ. Press 17 : 506 pages (1976).
- Bayne B.L. & C. Scullard. Rates of nitrogen excretion by species of *Mytilus* (Bivalvia : mollusca). J. mar. biol. Ass. U.K. 57 : 355-369 (1977).
- Bernard, F.R. Particle sorting and labial palp function in the pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg 1795). Biol. Bull. 146 (1) : 1-10 (1974).
- Davids, C. The influence of suspension 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 (1964).
- Deslous-Paoli, J.M. Contribution à l'étude de la biologie de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg dans le bassin et les claires de Marennes-Oléron. Thèse 3e cycle Univ. d'Aix-Marseille U.E.R. des Sciences de la mer et de l'environnement (1980).
- Epifanio, C.E. and J. Ewart : maximum rate of four diets for the Oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. Aquaculture 11 : 13-29 (1977)
- Fiala-Medioni, A. Ethologie alimentaire d'invertébrés benthiques filtreurs (Ascidies) II variations des taux de filtration et de digestion en fonction de l'espèce. Mar. Biol. 28 : 198-296 (1974).
- Fiala-Medioni, A. Nutrition d'invertébrés benthiques filtreurs (Ascidies). Données éthologiques, écophysiologicals et écologiques. Thèse Doc. Etat, Paris : 223 p.
- Fiala-Medioni, A. Synthèse sur la nutrition d'invertébrés benthiques filtreurs, rôle écologique et utilisation des données dans les bilans énergétiques. Oceanis, 7 : 787-892 (1981).
- Fuller J.L. & G.L. Clarke. Further experiments on the feeding of *Calanus finmarchicus*. Biol. Bull. 70 : 308-320 (1936).
- Gerdes, D. The pacific oyster *Crassostrea gigas* Part I Feeding behaviour of larvae and adults. Aquaculture, 31 : 195-219 (1983).
- Gerdes, D. The pacific oyster *Crassostrea gigas* Part II oxygen consumption of larvae and adults. Aquaculture, 31 : 221-231 (1983).

- Griffiths R.J. Filtration, respiration and assimilation in the black mussel *Choromytilus meridionalis*. Mar. ecol. prog. ser. 3 : 63-70 (1980).
- Hughes, R.N. Optimal foraging theory in the marine context. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 18 : 423-481 (1980).
- Jørgensen, C.B. Biology of suspension feeding. In : International series of monographs in pure and applied Biology. Ed. by Kerkut C.A. : 357 p. (1966).
- Lehman, J.T. The filter feeder as optimal forager and the predicted shapes of feeding curves. Limn. and Oceanogr., 21 (4) : 501-516 (1976).
- Loosanoff, V.L. and J.B. Engle. Effects of different concentrations of microorganisms on the feeding of Oysters. Fishery. Bull. Fish. Wildl. ser. V. U.S. 51 (42) 31-57 (1947).
- Møhlenberg, F. and H.U. Riisgård. Filtration rate, using a new indirect technique in thirteen species of suspension feeding bivalves. Mar. Biol., 54 : 143-148 (1979).
- Navarro J.M. and J.E. Winter. Ingestion, assimilation efficiency and energy balance in *Mytilus chilensis* in relation to body size and different algal concentrations. Mar. Biol. 67,255-266 (1982).
- Newkirk G.F. and L.E. Haley, Progress in selection for growth rate in the European oyster *Ostrea edulis*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 10 : 77-79 (1982)
- Nimura, Y. A new filter feeding model incorporating the critical food concentration. Bull. of the Japanese Soc. of Sci. Fish., 46 (7) : 787-795 (1980).
- Pruder, G.D., Botton, E.T., Greehaugh, E.E. and Borgalley, R.E. Engineering aspects of molluscan mariculture : Progress at Delamare Proc. 7th Ann Workshop World Maricult. Soc.
- Riisgård, H.U. On measurements of the filtration rates of suspension feeding bivalves in a flow system. Ophelia 16, 167-173 (1977).
- Riisgård H.U. and A. Randløv. Energy budgets, growth and filtration rate in *Mytilus edulis* at different algal concentrations. Mar. Biol. 61, 2/3 : 227-234 (1981).
- Schulte, E.H. Influence of algal concentration and temperature on the filtration rate of *Mytilus edulis* Mar. Biol. 30, 331-341 (1975).
- Shafee, M.S. Variations saisonnières du bilan énergétique chez les inocivides d'une population de *Chlamis varia* (L). Bivalvia pectinidae. Oceanologica Acta. 5 (3) : 331-338 (1982)
- Tammes, P.M.L. and A.D.G. Dral. Observations on the straining of suspension by mussels. Arch. Neerland. Zool., 11 : 87-112 (1955).

- Thomson, R.J. and B.L. Bayne. Active metabolism associated with feeding in the mussel *Mytilus edulis* L. J. exp. mar. Biol. Ecol., 9 : 111-124.
- Thomson, R.J. Some relationships between growth, metabolism and food in the mussel *Mytilus edulis*. Mar. Biol., 27 : 317-326 (1974).
- Thomson R.J. and B.L. Bayne. Some relationships between growth, metabolism and food in the mussel *Mytilus edulis*., Mar. Biol., 27 : 317-326 (1974).
- Vahl, O. Efficiency of particle retention in *Mytilus edulis* L. Ophelia, 10(1) : 17-26 (1972).
- Vahl, O. Seasonal changes in oxygen consumption of the iceland scallop (*Chlamys islandica*) from 7°N. Ophelia, 17 (1) : 143-154 (1978).
- Warren, C.E. and G.E. Davis. Laboratory studies of the feeding, bioenergetics growth of fish. In : The biological Basis of freshwater fish production Ed. by Gerking S.D. : 175-214. Blackwell Scientific Publication. (1967).
- Widdows, J. Combined effects of body size, food concentration and season on the physiology of *Mytilus edulis*. J. mar. biol. Ass. U.K., 58 : 109-124 (1978a).
- Widdows, J., P. Fieth and C.M. Worrall. Relationship between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. Mar. Biol., 50 : 195-207 (1979).
- Winter J.E. Über den Einflub der Nahrungskonzentration und andere Faktoren auf Filtrierungsleistung und Nahrungsausnutzung der Muscheln *Artica islandica* und *Modiolus demissus*. Mar. Biol., 4 : 87-135 (1969).
- Winter J.E. The filtration rate of *Mytilus edulis* and its dependence on algal concentration, measured by a continuous automatic recording apparatus. Mar. Biol., 22 : 317-328 (1973).
- Winter J.E. A review of the knowledge of suspension feeding in Lammelibranchiate Bivalves with special reference to artificial aquaculture systems. Aquaculture, 13 : 1-33 (1978).
- Wisley B. and B.L. Reid. Experimental feeding of Sidney rock oysters (*Crassostrea commercialis* = *Succostrea cucullata*) I. Optim particle size and concentrations. Aquaculture, 15 : 319-331 (1978).
- Wisley B., J.E. Holliday and B.L. Reid. Experimental deep water culture of the Sydney rock Oyster (*Crassostrea commercialis*). Aquaculture, 17 : 77-83 (1979).
- Zeuthen, E. Body size and metabolic rate in the animal kingdom. Compt. rend. Lab. Carlsberg, ser. chim. 26 : 17-161 (1947).
- Zeuthen, E. Oxygen uptake as related to body size in organisms. The quarterly review of Biology. 28 (1) : 1-12 (1953).