

# Modélisation du comportement nutritionnel et de la croissance de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*

Modèle  
Bilan énergétique  
Croissance  
Turbidité  
*Crassostrea gigas*

Model  
Energetic budget  
Growth  
Turbidity  
*Crassostrea gigas*

Olivier RAILLARD <sup>a</sup>, Jean-Marc DESLOUS-PAOLI <sup>b</sup>, Maurice HÉRAL <sup>a</sup>  
et Daniel RAZET <sup>a</sup>

<sup>a</sup> Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER),  
Station de la Tremblade, Unité de Recherche Écosystèmes Aquacoles, B. P. 133,  
17390 La Tremblade, France.

<sup>b</sup> IFREMER, Station de Sète, Direction Environnement Littoral, 34200 Sète,  
France.

Reçu le 3/07/92, révisé le 2/12/92, accepté le 6/12/92.

## RÉSUMÉ

Le modèle de l'activité de nutrition et de croissance de l'huître *Crassostrea gigas* est conçu à partir d'une formalisation mathématique des principaux processus physiologiques impliqués : la filtration, l'émission de pseudo-fécès et l'ingestion, l'absorption, la respiration et la ponte. Le poids de l'animal est la seule variable d'état. Ce modèle intègre les effets de la quantité et la qualité de la nourriture particulaire, de la température de l'eau et du poids de l'animal. La comparaison de l'évolution pondérale simulée avec sa mesure montre une bonne adéquation. Par ailleurs, le modèle confirme que la croissance de *Crassostrea gigas* est, à Marennes-Oléron, fortement contrainte par les concentrations de seston minéral, qui diluent la nourriture potentielle du mollusque et provoquent des rejets massifs de cette nourriture sous forme de pseudo-fécès. Ce contrôle est cependant atténué par le tri «organique-minéral» en phase pré-ingestive, lequel enrichit sensiblement en matière organique la nourriture ingérée par l'huître. Des écarts entre le modèle et les observations sont mis à jour. Ils seraient la conséquence d'une paramétrisation insuffisante du modèle. La régulation de l'activité nutritionnelle par la gamétogenèse, et celle de l'absorption par la qualité de la nourriture sont des processus à intégrer prioritairement dans le modèle pour améliorer sa précision et sa fiabilité.

*Oceanologica Acta*, 1993. **16**, 1, 73-82.

## ABSTRACT

Modelling growth and feeding of the Japanese oyster *Crassostrea gigas* in Marennes-Oléron Bay (France)

A model simulating growth and feeding is presented for *Crassostrea gigas* and incorporates such physiological processes as filtration rate, pseudo-faeces production and ingestion, oxygen consumption and spawning. The only state variable is flesh weight. This model is designed to incorporate the effects of quantity and quality of food, temperature and oyster dry weight. Comparison of simulation outputs with real data showed that the model closely simulated the seasonal changes in weight over a two-year sample interval. This simulation confirms that oyster growth in Marennes-Oleron Bay is strongly regulated by the non-organic concentration in the seston. This latter factor dilutes the potential food for oyster

and causes a large amount of food rejection in the form of pseudo-faeces. Nevertheless, this regulation is lowered by the "organic-inorganic" sorting of particles which occurs during the pseudo-faeces formation. This sorting is found to enhance significantly the organic ratio in the ingested food. Discrepancies between model and data are shown. The effects on feeding activity of endogenous control of gametogenesis and the physiological control of absorption by the quality of food would have to be incorporated in the present model in order to improve its reliability and its accuracy.

*Oceanologica Acta*, 1993. 16, 1, 73-82.

## INTRODUCTION

Depuis vingt ans, le bassin de Marennes-Oléron est en proie à une stagnation de sa production ostréicole. La principale cause en serait l'accroissement des biomasses d'huîtres (*Crassostrea gigas*) en élevage, qui aurait abaissé graduellement les capacités trophiques du bassin pendant cette période (Héral *et al.*, 1988). La modélisation du comportement trophique de *Crassostrea gigas* a pour objectif de mieux comprendre et de quantifier les relations entre l'huître et son milieu. La démarche adoptée est proche de celle des modèles à bilan énergétique qui ont été appliqués entre autres à *Mytilus edulis* par Bayne *et al.* (1976), Verhagen (1982) et Harris *et al.* (1984), aux filtreurs macrobenthiques de l'Oosterschelde par Klepper et Scholten (1988) et à *Crassostrea gigas* par Bacher *et al.* (1991). Le mollusque filtreur est conçu comme un ensemble de processus élémentaires dont la formalisation mathématique décrit et quantifie l'utilisation et la transformation par l'animal de la nourriture présente dans le milieu.

Malgré la similitude de cette étude avec les travaux suscités, elle n'en demeure pas moins utile et novatrice. Faute de données expérimentales, Bacher *et al.* (1991) emploient une formulation empirique de l'assimilation en fonction de la charge sestonique et de la température qui limite, par définition, le domaine de validité de l'outil (Jorgensen, 1988). De plus ce modèle ne calcule pas de manière distincte la production des pseudo-fécès et de celle des fécès. Une telle distinction permettrait pourtant d'étudier plus finement l'impact du mollusque sur les transferts de matière et d'énergie au sein de l'écosystème. Les processus de la digestion et de l'émission des pseudo-fécès opèrent sur la nourriture filtrée des modifications différentes. Les fécès sont un agglomérat d'éléments en partie digérés qui sédimentent rapidement (Sornin, 1981). Les pseudo-fécès, quoique engluées dans du mucus, sont moins agrégées, et se maintiennent plus facilement dans la colonne d'eau. De plus, ils n'ont pas subi de dégradations chimiques notables (Bernard, 1974 ; Newell et Jordan, 1983).

Les outils développés par les autres auteurs cités ne présentent pas de telles lacunes, mais sont implantés dans des sites aux caractéristiques hydrobiologiques très différentes de celles du bassin de Marennes-Oléron, lequel se distingue par une variabilité temporelle élevée de la concentration en matière particulaire et un faible pourcentage de matière organique particulaire dans le seston (Héral *et al.*, 1983 *b*). A titre d'exemple, les mesures effectuées par Héral *et al.* (1983 *b*) et

Deslous-Paoli et Héral (1984) mettent en évidence des fluctuations circadiennes et saisonnières des teneurs en seston minéral de 20 à 350 mgPs/l et des pourcentages de matière organique pouvant être inférieurs à 5% du seston total. Les modèles de Bayne *et al.* (1976) et de Verhagen (1982) ont été élaborés pour des teneurs sestoniques comprises entre 1 et 15 mgPs/l et des pourcentages de matière organique particulaire toujours supérieurs à 10 %. Les filtreurs macrobenthiques modélisés par Klepper et Scholten (1988) sont confrontés à des concentrations particulaires variant de 10 à 80 mgPs/l. La particularité manifeste du bassin de Marennes-Oléron offre ainsi un champ d'application nouveau à ce type de modélisation du comportement nutritionnel et de croissance des mollusques filtreurs.

Cette étude comporte deux phases. La première est consacrée à la présentation détaillée de la formalisation mathématique des processus impliqués. Les exigences d'ordre cognitif inhérentes à cette approche analytique de la modélisation (Keller, 1989) sont satisfaites par les récentes expérimentations de physiologie menées *in situ* ou en laboratoire à La Tremblade (Razet *et al.*, 1990 ; Deslous-Paoli *et al.*, 1992), et par les données de la littérature. La seconde phase concerne la mise en application du modèle, dont le comportement est examiné et validé sur une période de deux ans. L'environnement trophique est reproduit à l'aide de mesures effectuées dans le bassin en 1979 et 1980 (Héral *et al.*, 1983 *a* ; Deslous-Paoli et Héral, 1984).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Principes et hypothèses préliminaires

Pour être un outil fonctionnel en mesure d'aborder la problématique actuelle du bassin ostréicole de Marennes-Oléron, le modèle devra :

- prédire les performances de croissance de *Crassostrea gigas* afin de retracer son évolution pondérale ;
- calculer la consommation des mollusques, et permettre ainsi une appréciation quantitative de l'impact de la population sur la concentration des particules en suspension ;
- représenter la production de biodépôts (fécès + pseudo-fécès). Ces rejets post- et pré-ingestifs peuvent être une source importante de dépôt des particules en suspension, et par conséquent un facteur d'accroissement des flux verticaux de matière (Sornin *et al.*, 1983 ; Small *et al.*, 1986 ;

Kautsky et Evans, 1987). Leur étude et quantification intéressent, à ce titre, celles des transferts énergétiques et de matière au sein de l'écosystème du bassin.

Une distinction des deux types de biodépôts est observée pour les raisons précédemment évoquées (voir Introduction).

Les facteurs de régulation de l'activité nutritionnelle et de la croissance de *Crassostrea gigas* jugés les plus pertinents sur le site de Marennes-Oléron sont :

- la quantité de particules nutritives en suspension ;
- la qualité de la nourriture ;
- la température de l'eau.

Cette sélection tient compte de l'action effective et reconvenue du paramètre considéré sur la biologie de *Crassostrea gigas*, et de sa variabilité spatiale et (ou) temporelle, sus-

ceptible d'induire des différences de comportement de *Crassostrea gigas* de ces deux points de vue.

Le milieu nutritif est composé du seston minéral (PIM) et du seston organique (POM). Au sein des POM, on distingue la fraction détritique (DOM) et la fraction vivante (phytoplancton). La qualité de ce milieu est déterminée d'après le rapport PIM sur POM et (ou) celui des DOM sur les teneurs de phytoplancton (Widdows *et al.*, 1979 ; Newell et Jordan, 1983 ; Bayne *et al.*, 1987).

### Paramétrisation et formulation mathématique des mécanismes de la nutrition

Les variables et les paramètres du modèle sont présentés au tableau 1.

Tableau 1

Variables et paramètres du modèle. Les indices *d, p, m, o, P, L, G*, se rapportent, respectivement, à la matière organique détritique, au phytoplancton, au seston minéral, à la matière organique totale et aux protéines, lipides et glucides particulaires. Les indices 1 et 2 concernent les deux phases de la loi de production de pseudo-fécès (voir texte).

*Variables and parameters used in the model. The suffixes d, p, m, o, P, L, G, refer respectively to detrital organic matter, phytoplankton, particulate inorganic matter, particulate organic matter, and particulate proteins, lipids, carbohydrates. The suffixes 1 and 2 refer to the two stages of the law of pseudofaeces production (see text).*

PARAMÈTRE	DÉFINITION	UNITÉ
ae	Efficacité d'absorption	
ae0	Efficacité d'absorption à $t = 0^{\circ}\text{C}$	
aet	Pente de l'absorption vs. température	
ap	Constante de proportionnalité de la ponte	
ar0	Respiration à $t = 0^{\circ}\text{C}$	$\text{mlO}_2 \text{ h}^{-1} \text{ gPs}^{-1}$
art	Pente de la respiration vs. température	$\text{mlO}_2 \text{ h}^{-1} \text{ gPs}^{-1} \text{ }^{\circ}\text{C}^{-1}$
$A_{[d, p]}$	Absorption particulaire	$\text{d} \rightarrow \text{mgPs h}^{-1} \text{ ind}^{-1}$ , $\text{p} \rightarrow \mu\text{gChla h}^{-1} \text{ ind}^{-1}$
bf	Exposant allométrique de la filtration	
bp	Exposant allométrique de la ponte	
br	Exposant allométrique de la respiration	
C1,C2	Seuil de la production de pseudo-fécès	$\text{mgPs h}^{-1} \text{ gPs}^{-1}$
dp	Durée de la ponte	j
$EA_{[d, p]}$	Énergie absorbée	$\text{J h}^{-1} \text{ ind}^{-1}$
ER	Dépenses métaboliques	$\text{J h}^{-1} \text{ ind}^{-1}$
ES	Énergie totale contenue dans le seston	$\text{J l}^{-1}$
F	Niveau de filtration	$\text{l h}^{-1} \text{ ind}^{-1}$
F0	Niveau standard de filtration	$\text{l h}^{-1} \text{ gPs}^{-1}$
$I_{[d, p, m]}$	Ingestion particulaire	$\text{mgPs h}^{-1} \text{ ind}^{-1}$ , $\text{p} \rightarrow \mu\text{gChla h}^{-1} \text{ ind}^{-1}$
kf	Exposant de la loi de filtration	
$kp_{1o}, kp_{1m}, kp_2$	Exposant de la loi de production de pseudo-fécès	
p	Fraction journalière du poids investie dans la ponte	
P	Fraction totale du poids investie dans la ponte	
pc	Pourcentage d'énergie absorbée investie dans la croissance tissulaire	
$PFX_{[o, m]}$	Palier de la production de pseudo-fécès	
$PF_{[o, m]}$	Taux de production de pseudo-fécès	
Qt	Consommation totale	$\text{mgPs h}^{-1} \text{ gPs}^{-1}$
$Q_{[p, d, m]}$	Consommation de particules	$\text{mgPs h}^{-1} \text{ ind}^{-1}$ , $\text{p} \rightarrow \mu\text{gChla h}^{-1} \text{ ind}^{-1}$
R	Respiration	$\text{mlO}_2 \text{ h}^{-1} \text{ ind}^{-1}$
$SES_{[p, d, m, P, L, G]}$	Teneur de l'eau	$\text{mgPs l}^{-1}$ , $\text{p} \rightarrow \mu\text{gChla l}^{-1}$
TIM	Fraction de la durée journalière d'immersion	
TMP	Température de l'eau	$^{\circ}\text{C}$
Ts	Seuil de colmatage	$\text{mgPs l}^{-1}$
$W_j$	Valeur calorique de la chair de l'huître	$\text{kJ ind}^{-1}$
$W_s$	Poids sec de la chair de l'huître	$\text{gPs ind}^{-1}$
$X_{O_2}$	Conversion énergétique de l'oxygène	$\text{J mlO}_2^{-1}$
$X_p$	Conversion énergétique de la chlorophylle	$\text{J } \mu\text{gChla}^{-1}$
$X_{[d, P, L, G]}$	Conversion énergétique d'une unité de masse	$\text{J mgPs}^{-1}$
$Y_h$	Conversion en poids de la valeur énergétique de la chair d'huître	$\text{gPs kJ}^{-1}$
$Y_p$	Conversion en poids sec de la chlorophylle	$\text{mgPs mgChla}^{-1}$

*Capture de la nourriture*

La filtration de la masse d'eau est le seul mode de nutrition retenu au niveau du modèle. Quoique représentant parfois 25 % des besoins énergétiques métaboliques, l'absorption directe de substances dissoutes est un processus à l'heure actuelle insuffisamment connu pour être correctement formalisé.

Le niveau de filtration est supposé indépendant de la concentration particulaire du milieu, exception faite des très fortes charges sestoniques qui le font décroître exponentiellement (tab. 2). Cette formulation a pour but de simuler les colmatages branchiaux observés, entre autres, par Widdows *et al.* (1979) et Deslous-Paoli *et al.* (1987 b). Les valeurs des paramètres  $T_s$  et  $k_f$  (voir tab. 3) sont choisis de telle manière que l'activité de filtration soit fortement réduite pour des concentrations supérieures à 200 mg/l, et pratiquement nulle au-delà de 300 mg/l (Widdows *et al.* 1979). Le niveau standard de filtration  $F_0$  est de 2 l/h/gPs (d'après Deslous-Paoli *et al.*, 1992).

Il semblerait que la régulation de la filtration observée sur des gammes de concentration bien inférieures à celles sus-évoquées [Lanfoss et Maureer (1975) sur *Crassostrea virginica*; Epifanio et Ewart (1977) sur *Crassostrea virginica*; Gerdes (1983) sur *Crassostrea gigas*; Fiala-Medioni et

Copello (1984) sur *Crassostrea gigas*], soit le fait de milieux nutritifs composés uniquement de phytoplancton. Les expérimentations de Deslous-Paoli *et al.* (1992), réalisées avec de l'eau du milieu naturel, montrent une constance de la filtration sur des gammes de seston allant de 5 à 50 mg/l.

Le niveau de filtration est d'autre part relié au poids de l'animal par une relation allométrique (tab. 2). La valeur de l'exposant  $bf$  de la loi d'allométrie est extraite des travaux de Fiala-Medioni et Copello (1984).

*Production de pseudo-fécès et ingestion*

Consécutivement à leur capture, les particules peuvent être en partie rejetées en phase pré-ingestive, sous forme de pseudo-fécès (Bernard, 1974; Kiorboe et Mohlenberg, 1981). L'intensité de cette émission est en partie dépendante de la quantité de nourriture consommée. Aux valeurs les plus faibles, l'animal n'émet pas de pseudo-fécès, la totalité des aliments consommés est ingérée (Thompson et Bayne, 1974; Gerdes, 1983). Au-delà de ce seuil, une augmentation de la consommation inhérente à celle des teneurs nutritives provoque une surcharge des organes palléaux (branchies et palpes labiaux) et une intensification de la pseudo-égestion (Tenore et Dunstan, 1973; Foster-Smith, 1975; Lanfoss et Maureer, 1975). Dans ces conditions, l'ingestion se stabilise, et peut même diminuer (Wilson 1983).

L'animal semble par ailleurs avoir la capacité de traiter de manière différente les particules consommées d'après leur qualité, et d'éjecter ainsi préférentiellement celles qui sont le moins profitables à sa croissance (Newell et Jordan, 1983; Kiorboe *et al.*, 1981). Au niveau du modèle, ce traitement différentiel est appliqué aux POM et PIM (tri organique-minéral).

D'autre part, des expérimentations réalisées *in situ* (Razet *et al.*, 1990) démontrent une baisse de l'efficacité du tri organique-minéral pour des concentrations supérieures à 50 mg/l.

La loi de la production de pseudo-fécès (inspirée de Bayne *et al.*, 1976) calcule la fraction de la nourriture consommée qui est rejetée sous forme de pseudo-fécès. Elle intègre ces différents résultats (voir tab. 2 et fig. 1).

Le seuil d'émission des pseudo-fécès organique et minéral est fixé à 5 mgPs/l (Foster-Smith, 1975; Lanfoss et Maureer, 1975; Deslous-Paoli *et al.*, 1992), soit pour une consommation égale à 10 mgPs/h/gPs (C1). L'efficacité du tri diminue pour une consommation supérieure à 100 mgPs/h/gPs (C2) [Razet *et al.*, 1990]. Les paramètres  $kp_{1o}$ ,  $kp_{1m}$ ,  $PFX_o$  et  $PFX_m$  sont déterminés à partir d'un calage sur les données de Deslous-Paoli *et al.* [1992 (fig. 1 a)]. Une relation simple préside à la calibration du paramètre  $kp_2$ : le colmatage des branchies, qui provoque l'arrêt de la filtration, coïncide avec un rejet quasi-total de la nourriture consommée sous forme de pseudo-fécès. Sachant que ces deux processus sont régis par le même événement: la surcharge des organes palléaux et branchiaux par les particules filtrées, le lien ainsi établi entre eux est cohérent sur un plan nutritionnel. La valeur de  $kp_2$  est déterminée en sorte que  $PFX_{[o,m]}$  tende vers 1 lorsque  $F$  tend vers 0 aux fortes charges de seston (fig. 1 b).

Tableau 2

Processus représentés dans le modèle.

*Processes presented in the model.***Capture de la nourriture**

$$Q_{[d,p,m]} = SES_{[d,p,m]} \cdot F$$

$$Q_t = F / (W_s^{bf}) \cdot SES$$

$$F = F_0 \cdot e^{(k_f \cdot \min(0, T_s - SES))} \cdot W_s^{bf} ; SES = SES_d + SES_p + SES_m$$

**Ingestion**

$$I_{[d,p]} = (1 - PF_o) \cdot Q_{[d,p]} ; I_m = (1 - PF_m) \cdot Q_m$$

$$PF_{[o,m]} = PFX_{[o,m]} \cdot (1 - e^{(kp_{[o,m]} \cdot \min(0, C1 - Q_t))}) + (1 - PFX_{[o,m]}) \cdot (1 - e^{(kp_2 \cdot \min(0, C2 - Q_t))})$$

**Absorption**

$$A_{[d,p]} = ae \cdot I_{[d,p]} ; EA_{[d,p]} = A_{[d,p]} \cdot X_{[d,p]}$$

$$ae = aet \cdot TMP + ae_0 ; X_d = (ES - SES_p \cdot X_p) / SES_d$$

$$ES = SES_L \cdot X_L + SES_G \cdot X_G + SES_p \cdot X_p$$

**Dépenses métaboliques**

$$R = (art \cdot TMP + ar_0) \cdot W_s^{br} ; ER = R \cdot X_{O_2}$$

**Ponte**

$$P = ap \cdot W_j^{bp} ; p = P^{(1/dp)}$$

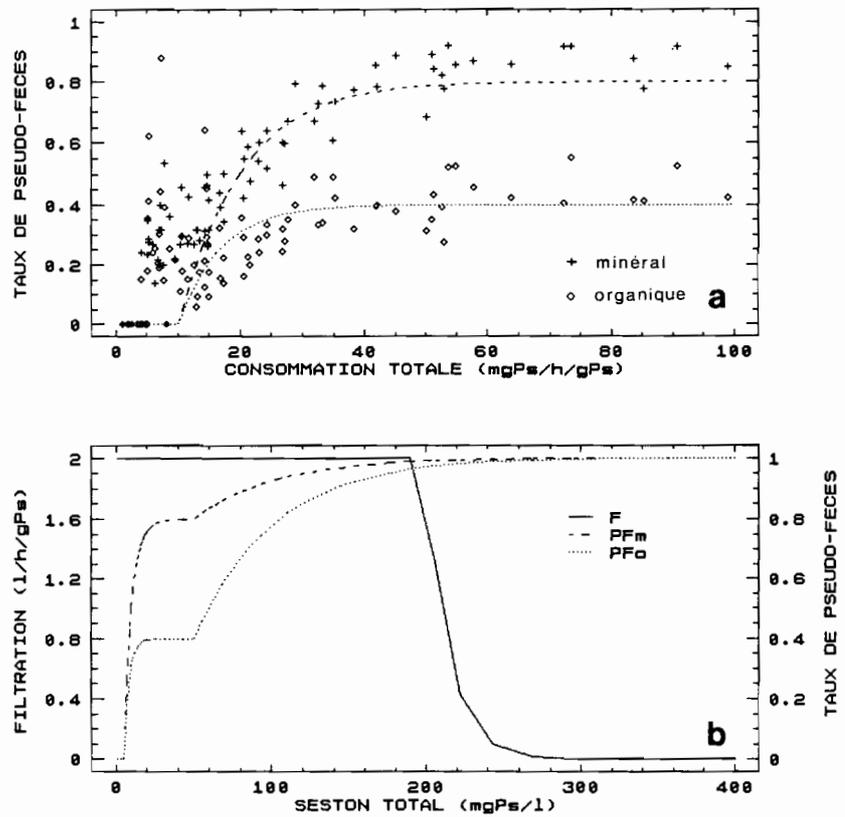
**Bilan énergétique**

$$dW_j/dt = ((EA_d + EA_p) - ER) \cdot 10^{-3} \cdot pc \cdot TIM - p \cdot W_j ; W_s = W_j \cdot Y_h$$

Figure 1

Modélisation du comportement nutritionnel de *Crassostrea gigas* en phase pré-ingestive. a) estimation des paramètres de la loi de production de pseudo-fécès en fonction de la quantité de particules consommées (mgPs/h/gPs) par ajustement de la loi sur des résultats expérimentaux (Deslous-Paoli *et al.*, 1992).  $kp_{1o} = 0,15$  ;  $kp_{1m} = 0,10$  ;  $PFX_o = 0,8$  ;  $PFX_m = 0,4$  ; b) lois de la filtration et de la production de pseudo-fécès en fonction de la charge sestonique totale.

Simulation of filtration rate and production of pseudo-faeces by *Crassostrea gigas*. a) estimation of empirical value of the parameter relating pseudo-faeces production ratio to the amount of dry matter filtered (mgPs/h/gPs) by fitting to experimental data (Deslous-Paoli *et al.*, 1992).  $kp_{1o} = 0.15$  ;  $kp_{1m} = 0.10$  ;  $PFX_o = 0.8$  ;  $PFX_m = 0.4$  ; b) relations of filtration rate (l/h/gPs) and pseudo-faeces production ratio to the concentration of particulate matter (mgPs/l).



Digestion, absorption

L'absorption représente une fraction du matériel ingéré et l'efficacité d'absorption le pourcentage absorbé de la nourriture ingérée. Les mécanismes d'excrétion sous forme dissoute étant négligés dans la conceptualisation actuelle du modèle, les termes d'absorption et d'assimilation sont équivalents.

L'efficacité d'assimilation est considérée indépendamment de la quantité de nourriture ingérée (Langefoss et Maureer, 1975 ; Valenti et Epifanio, 1981). Un point délicat concerne l'influence de la qualité de la nourriture sur ce même processus digestif. Selon Bayne et Widdows (1978) et Bayne *et al.* (1988), l'efficacité d'assimilation est positivement corrélée au pourcentage organique du contenu stomacal. Ces résultats sont confirmés par les expérimentations de Hawkins *et al.* (1986), Boromthanasarat (1986) et Bayne *et al.* (1987) sur *Mytilus edulis*. Compte tenu de la forte variabilité, autant temporelle que spatiale, du rapport organique-minéral (Héral *et al.*, 1980) à Marennes-Oléron, l'action d'un tel paramètre devrait être intégrée au niveau du modèle. Malheureusement, les données expérimentales manquent dans ce domaine pour être en mesure d'établir la formulation mathématique de ce phénomène. En revanche, il sera tenu compte de la différence de qualité énergétique de chacun des matériaux organiques assimilés (détritique et vivant).

L'efficacité d'absorption est positivement corrélée à la température (Winter, 1976 ; Bayne *et al.*, 1987). En première approximation, la relation est définie de type linéaire (tab. 2) ; la valeur de ses coefficients (tab. 3) est fixée sur la base d'une efficacité d'absorption égale à 0,7 à 20°C [Langefoss et Maureer (1975) sur *Crassostrea virginica* ;

Tableau 3

Valeur des paramètres du modèle.

Numerical values for model parameters.

PARAMETRE	VALEUR
ae0	0,033
aet	0,033
ap	$0,57 \cdot 10^{-2}$
ar0	-0,022
art	0,031
bf	0,4
bp	1,28
br	0,7
C1, C2	10, 100
dp	58
F0	2
kj	0,07
$kp_{1o}, kp_{1m}$	0,15 ; 0,10
kp2	0,01
pc	0,8
$PFX_o, PFX_m$	0,4 ; 0,8
TIM	0,83
Ts	200
XG	17,1
XL	39,5
XO2	20
Xp	2,86
Xp	23,6
Yh	$5,08 \cdot 10^{-2}$
Yp	400

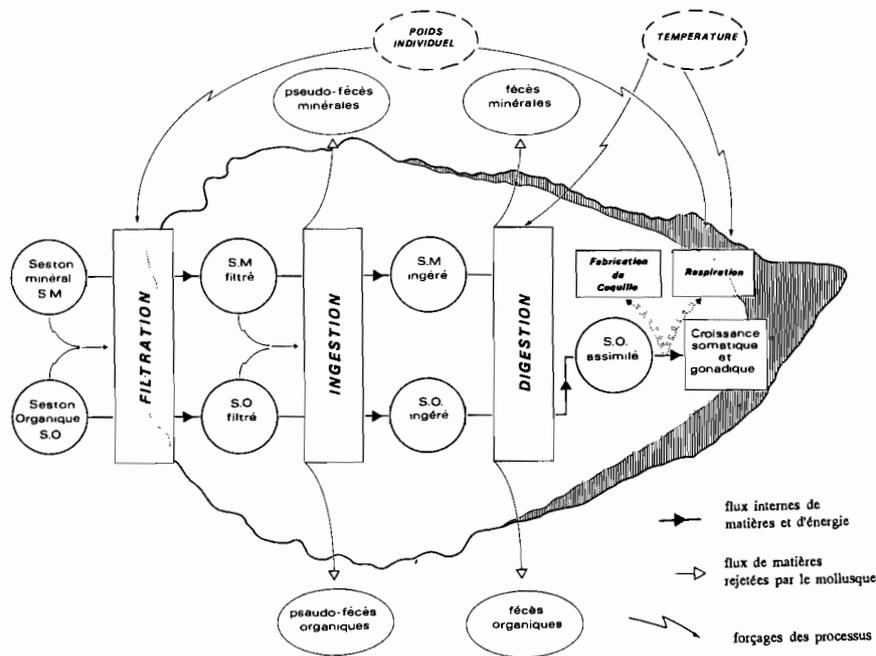


Figure 2

Schéma conceptuel du trajet de la nourriture et de l'énergie dans le système huître.

*Conceptual diagram of matter and energy flow inside the oyster system.*

Rodhouse (1977) sur *Ostrea edulis*, in Rodhouse (1978)] et à 0,2 à 5°C [Bayne *et al.* (1988) sur *Mytilus edulis*].

#### Dépenses métaboliques

Les dépenses métaboliques, généralement estimées par la mesure de la consommation d'oxygène, englobent les coûts énergétiques de la consommation (filtration, production de mucus, *etc.*), de la digestion, de la croissance et de la maintenance de l'animal (Bayne *et al.*, 1989). L'ensemble de ces réactions enzymatiques est régulé par la température, et son élévation, jusqu'à une certaine limite, provoque de ce fait une augmentation des dépenses énergétiques et de la consommation d'oxygène. La relation choisie pour le présent modèle est de type linéaire (voir tab. 2), et ce en accord avec les résultats expérimentaux d'autres auteurs (Bernard, 1974 ; Dame *et al.*, 1977 ; Newell *et al.*, 1977 ; Rodhouse, 1978).

De plus, la consommation d'oxygène est une fonction allométrique du poids [Winter, 1976 ; Gerdes, 1983 ; Boukabous, 1983 (voir tab. 2)].

Les paramètres art et ar0 sont estimés d'après des travaux réalisés au laboratoire IFREMER de La Tremblade (Bougrier, IFREMER, U.R.E.A., B. P. 133, La Tremblade, France, comm. pers.). L'exposant d'allométrie br est pris égal à 0,7, qui est une valeur moyenne par rapport à celles calculées par Boukabous (1983), Gerdes (1983) et Bougrier (comm. pers.).

#### Ponte

L'intensité de la ponte est généralement bien décrite par le poids de l'individu. La proportion d'énergie consacrée à la gamétogenèse va croissante avec le poids de l'animal (Rodhouse, 1978 ; Bayne et Newell, 1983). Le rôle de la température dans la maturation des gamètes et le déclenchement de la ponte, bien mis en évidence par Mann (1979) et Héral *et al.* (1986) n'est pas reproduit par le

modèle actuel étant donné l'imprécision de la loi degré-jour. La date et la durée de la ponte sont alors imposées d'après des observations faites *in situ* (Deslous-Paoli et Héral, 1988). L'effort total de ponte est ainsi exprimé par une relation allométrique du poids (voir tab. 2). La valeur de ap et celle de bp sont celles estimées par Bacher (1989) sur les données de Deslous-Paoli et Héral (1988).

#### Bilan énergétique

La valeur énergétique de la chair de *Crassostrea gigas* est la seule variable d'état du modèle. L'accroissement de cette variable est calculé d'après le bilan énergétique présenté au tableau 2. Si le bilan assimilation-dépense métabolique est positif, la fraction de l'énergie consacrée à la fabrication de la coquille est retranchée du gain total. Si ce bilan est négatif, la perte de poids n'affecte pas la coquille et est appliquée dans son intégralité à la chair de l'animal. En période de ponte, quel que soit son état physiologique, le mollusque subit une perte d'une fraction de son poids de chair.

La figure 2 récapitule schématiquement les trajets de la nourriture et de l'énergie dans le système huître, et le forçage des différents processus.

#### Cycle des variables forçantes

Le forçage du modèle est constitué par les différents facteurs du milieu impliqués dans la croissance du mollusque, mesurés bi-mensuellement pendant deux ans (Héral *et al.*, 1983 a ; Deslous-Paoli et Héral, 1984) au centre du bassin (fig. 3). Aux variables sus-évoquées sont ajoutés les protides, lipides et glucides particuliers qui sont utilisés pour estimer la valeur énergétique de la matière organique détritique (paramètre  $X_d$ , tab. 2).

Deux sources de variabilité sont prises en compte dans la reconstitution des cycles particuliers de forçage : celle inhérente au cycle lunaire (période de quinze jours) et

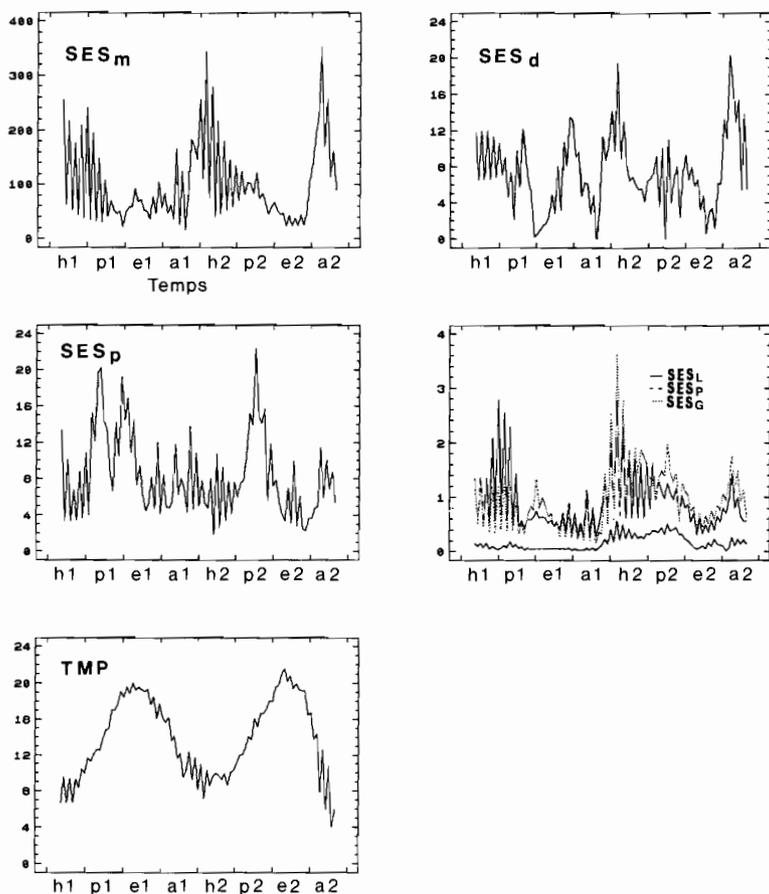


Figure 3

Évolutions journalières des variables forçantes du modèle sur deux ans. SES<sub>m</sub> : seston minéral (mgPs/l) ; SES<sub>d</sub> : matière organique détriticiq ue particulière (mgPs/l) ; SES<sub>p</sub> : phytoplankton (µgChla/l) ; SES<sub>L,P,G</sub> : lipides, protéines, glucides particuliers (mgPs/l) ; TMP : température de l'eau. Les lettres h, p, e, a, en abscisse, font référence aux saisons (hiver, printemps, été et automne), le chiffre qui les suit à l'année : 1 = 1979 ; 2 = 1980.

*Daily variation of the forcing variables used in the model during the two years of the simulation. SES<sub>m</sub>: particulate inorganic matter (mgPs/l); SES<sub>d</sub>: detrital organic matter (mgPs/l); SES<sub>p</sub>: phytoplankton (µgChla/l); SES<sub>L,P,G</sub>: particulate lipids, proteins and carbohydrates (mgPs/l); TMP: temperature. The letters h, p, e, a, in abscissa, refer to seasons (winter, spring, summer and fall), number 1 and number 2 to the years 1979 and 1980.*

celle due à la tendance saisonnière (période de un an). Les variables forçantes sont définies avec un pas de temps d'un jour, en accord avec le pas de temps des phénomènes biologiques.

Étant réalisés selon un rythme bimensuel pendant un demi-cycle de marée, les prélèvements ne couvrent pas la totalité des marées de vives-eaux et de mortes-eaux sur un cycle annuel. Pour chaque type de marée, les valeurs manquantes sont restituées par interpolation linéaire entre les valeurs mesurées. Les valeurs journalières sont ensuite obtenues par une nouvelle interpolation linéaire entre les valeurs (mesurées ou calculées) de vives-eaux et de mortes-eaux (fig. 3).

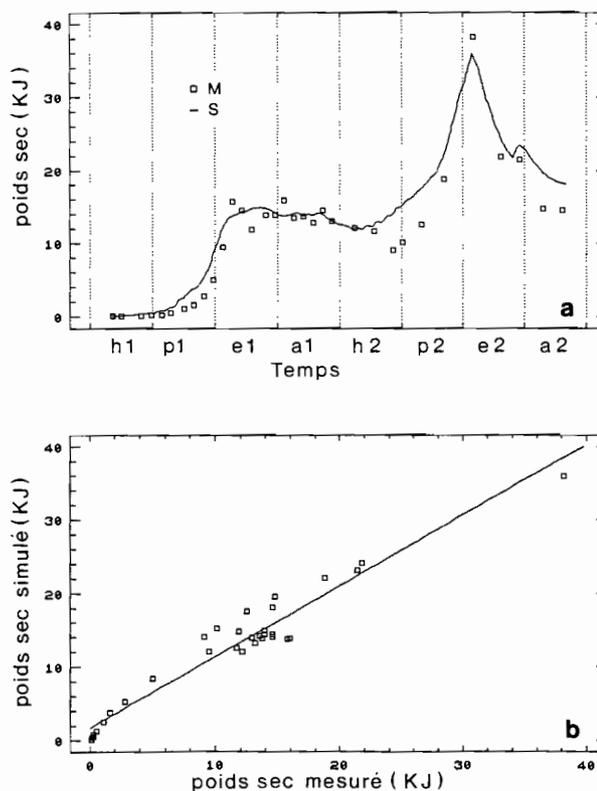
RÉSULTATS

L'évolution pondérale simulée sur deux ans est comparée à sa mesure, obtenue à partir de prélèvements mensuels réalisés sur dix huîtres (Bacher *et al.*, 1991). Le modèle reproduit assez fidèlement la succession chronologique des différentes phases de l'évolution pondérale de l'huître *Crassostrea gigas* (fig. 4 a). La régression poids sec simulé versus poids sec observé (fig. 4 b) rend une pente voisine de 1 et une abscisse de 0 qui attestent de la qualité du modèle de croissance. Quant aux flux amonts de matière (consommation, biodéposition), bien qu'il n'existe pas de mesures qui permettent de tester de manière rigoureuse la qualité des résultats obtenus, on peut mentionner une tendance saisonnière de la biodéposition totale (maximale en

Figure 4

Résultats de la croissance individuelle simulée (S) et mesurée (M) de *Crassostrea gigas* (kJ) pendant deux ans : a) évolution temporelle de S et M ; b) régression entre S et M. S = aM + b ; a = 0,96 ; b = 1,74.

*Results of simulated (S) and measured (M) individual growth of Crassostrea gigas (kJ) during two years: a) temporal distribution of S and M; b) linear regression between S and M. S = aM + b; a = 0.96 ; b = 1.74.*



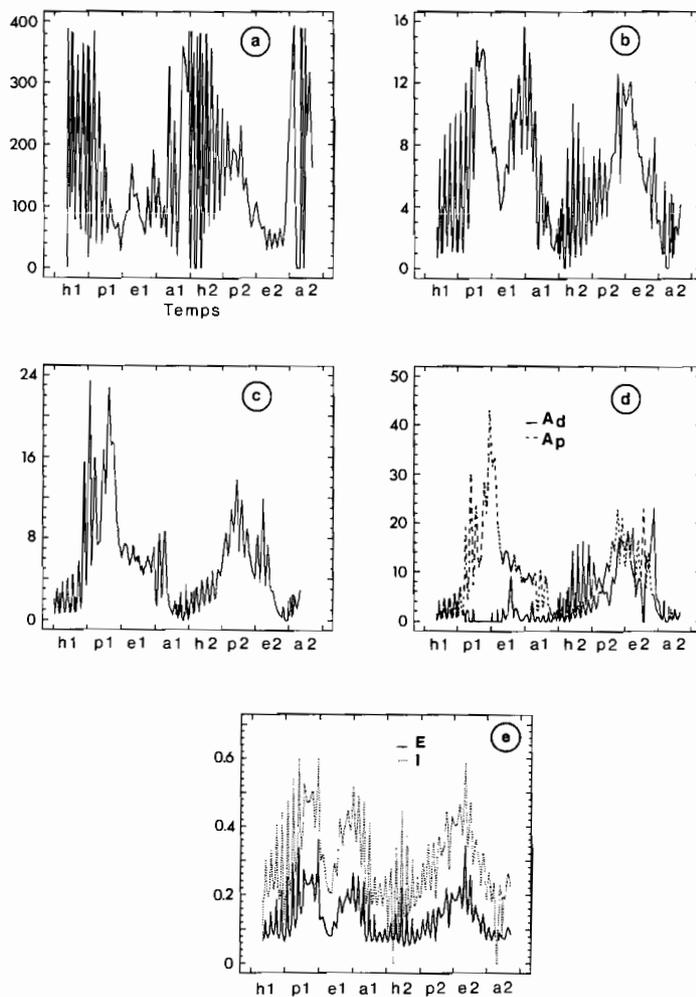


Figure 5

Simulation de l'activité nutritionnelle de *Crassostrea gigas* pendant deux ans. a) production totale de pseudo-fécès (mgPs/h/gPs) ; b) ingestion de matière organique détritique (mgPs/h/gPs) ; c) ingestion de phytoplancton ( $\mu\text{gChl a/h/gPs}$ ) ; d) énergie acquise (joules/h/gPs) par assimilation du phytoplancton (trait pointillé) ou de la matière organique détritique (trait plein) ; e) pourcentage de matière organique dans l'eau (E) et dans la nourriture ingérée (I).

*Simulation of the feeding of Crassostrea gigas during two years. a) pseudo-faeces production rate (mgPs/h/gPs); b) ingestion rate of detrital organic matter (mgPs/h/gPs); c) ingestion rate of phytoplankton ( $\mu\text{gChl a/h/gPs}$ ); d) energy the oyster acquires (joules/h/gPs) by assimilating phytoplankton (dashed line) or detrital organic matter (solid line); e) organic ratio in the water mass (E) and in the ingested food (I).*

hiver, minimale en été) en accord avec les observations *in situ* de Héral *et al.* (1983 a) et de Deslous-Paoli *et al.* (1987 b) et des valeurs comparables à celles mesurées par ces mêmes auteurs. Au mois de juillet, Deslous-Paoli *et al.* (1987 b) mesurent une biodéposition totale d'environ 35 mgPs/h/gPs, les observations effectuées au mois de février montrent des valeurs supérieures à 230 mgPs/h/gPs.

Sur cette base, le comportement nutritionnel de *Crassostrea gigas* peut être en partie explicité à travers les résultats de la modélisation. Il apparaît en premier lieu sensible au seston minéral. En hiver et en automne, les concentrations atteintes intensifient la production de pseudo-fécès (fig. 5 a) ou ralentissent la filtration et affectent fortement l'ingestion de la matière organique (fig. 5 b et 5 c). Ces mécanismes

seraient à l'origine des mauvaises performances de croissance que connaît l'animal durant ces deux saisons : le poids se maintient (h1 et a1, fig. 4 a) si les épisodes turbides (vives-eaux) alternent avec des eaux plus claires [mortes-eaux (voir fig. 3)], ou décroît (h2 et a2, fig. 4 a) si, malgré le demi-cycle lunaire, les teneurs se maintiennent à un niveau élevé (fig. 3). Au printemps, comme le révèle la brusque augmentation de l'absorption (fig 5 d), l'abaissement des charges sestoniques et l'élévation de la température permettent à l'animal de tirer profit de la nourriture présente dans le milieu, et de réaliser ainsi la quasi-totalité de sa croissance (p1 et p2, fig. 4 a). De telles déductions sont cependant de nature à remettre en question l'efficacité du processus de tri organique-minéral opéré sur les particules filtrées lors de l'élaboration des pseudo-fécès. L'évolution des pourcentages de POM dans l'eau et dans la nourriture ingérée, présentées à la figure 5 e, montrent un enrichissement sensible du bol alimentaire en matière organique sur l'ensemble de l'année, qui laisse effectivement supposer une relation forte entre les performances de croissance du mollusque et le tri particulière. L'été de la seconde année (e2), le modèle montre l'importance du phénomène de la ponte qui, malgré des conditions environnementales propices à la croissance (fig 5 d), provoque un amaigrissement notable de l'individu.

Dans le détail, le modèle présente des faiblesses. La première année, le démarrage de la croissance s'effectue précocement, l'amaigrissement estival dû à la ponte n'est pas reproduit, et celui des mois hivernaux ne l'est qu'en partie. Le printemps de l'année suivante le grossissement total est insuffisant, et si le poids maximal atteint en fin de croissance est proche de sa mesure, ceci n'est dû qu'à la précédente surestimation hivernale (fig. 4 a). D'une manière générale le modèle sous-estime les performances de croissance du mollusque ainsi que ses phases d'amaigrissement, ce qui génère des comportements saisonniers moins tranchés que ceux adoptés par l'huître dans la réalité.

## DISCUSSION

La qualité des résultats de la simulation standard valide en partie les hypothèses émises, et mathématiquement transcrites, sur le fonctionnement trophique de *Crassostrea gigas*, et justifie en particulier l'accent mis sur les processus de tri, en phase pré-ingestive, de l'organique et du minéral. En revanche, les écarts révélés entre la simulation et les observations montrent clairement que la modélisation actuelle reste imparfaite. Un examen détaillé de ces faiblesses permet d'identifier certaines des lacunes du modèle.

D'après les mesures, les huîtres réalisent au printemps de la seconde année une croissance nettement supérieure à celle de l'année précédente à la même époque. L'incapacité du modèle à reproduire de semblables résultats (le pic de la deuxième année n'est obtenu qu'au prix d'une surestimation du poids pendant la première, comme l'indique la simulation standard) peut s'expliquer par la régulation exclusive des mécanismes d'alimentation et de digestion par les facteurs environnementaux. Selon Deslous-Paoli *et*

al. (1987 a) la gamétogenèse est à l'origine d'une activation de la filtration et des fonctions digestives. Ce contrôle endogène peut être appliqué à l'huître de la deuxième année, chez qui la production de gamètes est un mécanisme prépondérant dans l'explication des performances de croissance du mollusque, comme en témoigne la perte de poids estivale provoquée par la ponte. La fabrication de gamètes expliquerait de cette manière les performances de croissance enregistrées au printemps.

Comme le font supposer les résultats expérimentaux de Kiorboe et Mohlenberg (1981), qui mettent à jour une corrélation positive entre la taille des palpes labiaux et l'efficacité du tri, il est probable que l'application des processus de sélection pré-ingestifs aux individus de la première année soit abusive, et à l'origine de la surestimation de leur performance de croissance à cette époque.

La mauvaise représentation de la perte de poids pendant l'hiver 1979-80 pourrait être imputée à une paramétrisation insuffisante de l'efficacité d'assimilation. A cette saison, la présence de fortes charges minérales enrichit le bol alimentaire en matériaux inorganiques (voir fig. 5 e), en effet susceptibles de perturber les processus de digestion (Hawkins *et al.* 1986 ; Bayne *et al.* 1987).

L'amaigrissement estival provoqué par la première ponte n'a pu être clairement élucidé. A cette époque les teneurs de seston minéral et la température ne sont pas en mesure d'affecter les processus alimentaires et digestifs et, par conséquent, l'énergie assimilée par l'animal compense les dépenses métaboliques et les pertes inhérentes à la ponte. Une modification de la valeur des coefficients de la loi de ponte n'est pas envisagée, étant donné la qualité de la simulation du phénomène au cours de la seconde année.

## RÉFÉRENCES

**Bacher C.** (1989). Capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron : couplage d'un modèle de transport particulière et d'un modèle de croissance de l'huître *C. gigas*. *Aquat. Liv. Resour.*, **2**, 199-214.

**Bacher C., M. Héral, J.-M. Deslous-Paoli et D. Razet** (1991). Modèle énergétique uniboîte de la croissance des huîtres (*Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **48**, 391-404.

**Bayne B.L. et J. Widdows** (1978). The physiological ecology of two populations of *Mytilus edulis*. *Oecologica*, **37**, 137-162.

**Bayne B.L. et R.C. Newell** (1983). Physiological energetics of marine molluscs, in: *The mollusca*, K.M. Wilburg and A.S.M. Saleuddin, editors. Academic Press, Londres, 407-515.

**Bayne B.L., J. Widdows et R.J. Thompson** (1976). Physiological integrations, in: *Marine mussels: their ecology and physiology*, B.L. Bayne, editor. IBP n°10, Cambridge University Press, 261-291.

**Bayne B.L., A.J.S. Hawkins et F. Navarro** (1987). Feeding and digestion by the mussel *Mytilus edulis* in mixtures of silt and algal cells at low concentrations. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **111**, 1-22.

**Bayne B.L., A.J.S. Hawkins et E. Navarro** (1988). Feeding and digestion in suspension feeding bivalve molluscs : the relevance of physiological compensations. *Am. Zool.*, **28**, 1, 147-159.

## CONCLUSIONS

Ce modèle huître, qui est en mesure de reproduire correctement les tendances et les niveaux de l'évolution pondérale de *Crassostrea gigas* du bassin de Marennes-Oléron, possède, de par sa structure des propriétés de généralité. Il a ainsi pu être intégré dans le cadre plus large de la modélisation de l'écosystème de Marennes-Oléron (Raillard, 1991).

Mais l'intérêt de cette étude ne se limite pas à cette application. Il réside également dans le progrès accompli au niveau de la connaissance du comportement nutritionnel de l'huître japonaise sur le site. Il apparaît ainsi clairement que, dans un milieu où la nourriture (vivante ou détritique) est fortement diluée par des particules inorganiques, le processus d'émission des pseudo-fécès et celui du tri particulière qui lui est inhérent, sont des composantes essentielles de la croissance du bivalve. Les travaux de Kiorboe et Mohlenberg (1981) qui mettent à jour une relation entre la taille des palpes labiaux (siège de l'émission de pseudo-fécès) et les niveaux de turbidité du milieu, corroborent cette hypothèse. D'autre part, des lacunes ont été révélées au niveau de la conception actuelle du système huître, qui orientent les recherches futures. Une amélioration de l'outil et un élargissement de nos connaissances sont envisageables à partir d'expérimentations portant sur les domaines suivants :

- . étude quantitative et qualitative de l'émission des pseudo-fécès en fonction du poids de l'individu ;
- . paramétrisation de l'efficacité d'absorption d'après la qualité de la nourriture (proportion du matériel inorganique et nature du matériel organique) ;
- . influence de la gamétogenèse sur l'activité nutritionnelle et digestive. Dans ce cadre, la distinction entre croissance gonadique et somatique apparaît souhaitable.

**Bayne B.L., A.J.S. Hawkins, E. Navarro et I.P. Iglésias** (1989). Effects of seston concentration on feeding, digestion and growth in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **55**, 47-54.

**Bernard F.R.** (1974). Annual disposition and gross energy budget of mature Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **31**, 185-190.

**Boromthanasarat W.** (1986). Écophysiologie de *Mytilus edulis* L. dans le bassin de Marennes-Oléron : alimentation et bilan d'énergie. *Thèse doctorale, Université de Nantes*, 92 pp.

**Boukabous R.** (1983). Étude préliminaire des adaptations écophysiologiques de l'huître *C. gigas* dans la lagune de Oualida. *Mémoire de 3ème cycle, spécialité Agronomie, mention Halieutique. Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Maroc*, 51 pp.

**Dame R., F. Vernberg, R. Bonnell et W. Kitchens** (1977). The North Inlet marsh-estuarine ecosystem : a conceptual approach. *Helgoländer Meeresunters.*, **30**, 343-356

**Deslous-Paoli J-M et M. Héral** (1984). Transferts énergétiques entre la nourriture disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole et l'huître *Crassostrea gigas* âgée de un an. *Haliotis*, **14**, 79-90.

**Deslous-Paoli J-M et M. Héral** (1988). Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultured in the bay of Marennes-Oléron. *Aquat. Liv. Resour.*, **1**, 239-249.

- Deslous-Paoli J.-M., M. Héral, W. Boromthananat, D. Razet, J. Garnier, J. Prou et L. Barillé** (1987 *a*). Évolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. *Oceanis*, **13**, 575-579.
- Deslous-Paoli J.-M., J.-M. Sornin et M. Héral** (1987 *b*). Variation saisonnière *in situ* de la production et de la composition des biodépôts de trois mollusques estuariens (*Mytilus edulis*, *Crassostrea gigas*, *Crepidula fornicata*). *Haliotis*, **16**, 233-245.
- Deslous-Paoli J.-M., A.M. Lannou, P. Gearon, S. Bougrier, O. Raillard et M. Héral** (1992). Effects of the feeding behaviour of *Crassostrea gigas* (bivalve molluscs) on biosedimentation of natural particulate matter. *Hydrobiologia*, **231**, 85-91.
- Epifanio C.E. et J. Ewart** (1977). Maximum ration of four algal diets for the oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. *Aquaculture*, **11**, 13-29.
- Fiala-Medioni A. et M. Copello** (1984) Relation trophiques entre l'huître et le milieu : influence de la concentration et de la taille des particules. *Bases biologiques de l'Aquaculture, Montpellier, 1983. IFREMER, Actes de Colloques n°1*, 63-74.
- Foster-Smith R.L.** (1975). The effect of concentration of suspension on the filtration rate and pseudo-fecal production for *Mytilus edulis* L., *Cerastoderma edule* L. and *Venerupis pullastra*. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **17**, 1-22.
- Gerdes D.** (1983). The Pacific oyster *Crassostrea gigas*. Part 1 : Feeding behavior of larvae and adults. *Aquaculture*, **31**, 195-219.
- Harris J.R.W., A.J. Bale, B.J. Bayne, R.F.C. Mantoura, A.W. Morris, L.A. Nelson, P.J. Radford, R.J. Uncles, S.A. Weston et J. Widdows.** (1984). A preliminary model of the dispersal and biological effect of toxin in the Tamar estuary, England. *Ecol. Model.*, **22**, 253-284.
- Hawkins A.J.S., B.L. Bayne, R.F.C. Mantoura, C.A. Llewellyn et E. Navarro** (1986). Chlorophyll degradation and absorption throughout the digestive system of the blue mussel *Mytilus edulis* L. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **16**, 213-223.
- Héral M., D. Razet, S.Y. Maestrini et J. Garnier** (1980). Composition de la matière organique particulaire dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron. Apport énergétique pour la nutrition de l'huître. Note au CIEM, COB 1986/L, 44.
- Héral M., J.-M. Deslous-Paoli et J.-M. Sornin** (1983 *a*). Transfert énergétique entre l'huître *C. gigas* et la nourriture potentielle dans un bassin ostréicole : premières approches. *Oceanis*, **9**, 169-194.
- Héral M., D. Razet, J.-M. Deslous-Paoli, J.-P. Berthomé et J. Garnier.** (1983 *b*). Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **46**, 97-119.
- Héral M., J. Prou et J.-M. Deslous-Paoli** (1986). Influence des facteurs climatiques sur la production conchylicole du bassin de Marennes-Oléron. *Haliotis*, **15**, 193-207.
- Héral M., J.-M. Deslous-Paoli et J. Prou** (1988). Approche de la capacité trophique d'un écosystème. Note au CIEM, CM 1988/K, 22.
- Jorgensen S.E.** (1988). *Fundamentals of ecological modelling. Developments in environmental modelling. 9.* Elsevier, Amsterdam, Oxford, Tokyo. 391 pp.
- Kautsky N. et S.E. Evans** (1987). Role of biodeposition by *Mytilus edulis* in the circulation of matter and nutrients in a Baltic coastal ecosystem. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **45**, 225-236.
- Keller A.A.** (1989). Modelling the effects of temperature, light, nutrients on primary productivity : an empirical and a mechanistic approach compared. *Limnol. Oceanogr.*, **34**, 1, 82-95.
- Kiorboe T. et F. Mohlenberg** (1981). Particle selection in suspension feeding bivalves. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **5**, 291-296.
- Kiorboe T., F. Mohlenberg et O. Nohr** (1981). Effect of suspended bottom material on growth and energetics in *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, **61**, 283-288.
- Klepper O. et H. Scholten** (1988). A model of carbon flows in relation to macrobenthic food supply in the Oosterschelde estuary (SW. Netherlands). Balans nota 42. September 1988.
- Langefoss C.M. et D. Maureer** (1975). Energy partitioning in the American oyster *C. virginica*. *Proc. natn Shellfish Ass.*, **65**, 20-25.
- Mann R.** (1979). Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* grown at sustained elevated temperatures. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **59**, 95-110.
- Newell I.E. et S.J. Jordan** (1983). Preferential ingestion of inorganic material by the american oyster *Crassostrea virginica*. *Mar. Ecol.*, **13**, 47-53.
- Newell R.C., L.G. Johnson et L.H. Kofoed** (1977). Adjustment of the component of energy balance. *Oecologia*, **30**, 97-110.
- Raillard O.** (1991). Étude des interactions entre les processus physiques et biologiques intervenant dans la production de l'huître *Crassostrea gigas* du bassin de Marennes-Oléron : essais de modélisation. *Thèse, Université de Paris VI*. 207 pp.
- Razet D., M. Héral, J. Prou, J. Legrand et J.-M. Sornin** (1990). Variations des productions de biodépôts (fécès et pseudo-fécès) de l'huître *Crassostrea gigas* dans un estuaire macrotidal : baie de Marennes-Oléron. *Haliotis*, **20**, 143-161.
- Rodhouse P.G.** (1978). Energy transformation by the oyster *Ostrea edulis* in a temperate estuary. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **34**, 1-22.
- Small A.C., J. H.G. Verhagen, J. Coosen et H.A. Haas** (1986). Interaction between seston quantity and quality and benthic suspension feeders in the Oosterschelde, The Netherlands. *Ophelia*, **26**, 385-399.
- Sornin J.-M.** (1981). Processus sédimentaires et biodéposition liés à différents modes de conchyliculture. Baie de Cancale, anse de l'Aiguillon et bassin de Marennes-Oléron. *Thèse doctorale, Université de Nantes*. 188 pp.
- Sornin J.-M., M. Feuillet, M. Héral et J.-M. Deslous-Paoli** (1983). Effet des biodépôts de l'huître *Crassostrea gigas* sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron. *J. molluscan Stud., Suppl.*, **12A**, 185-197.
- Tenore K.R. et W.M. Dunstan** (1973). Comparaison of feeding and biodeposition of three bivalves at different food levels. *Mar. Biol.*, **21**, 190-195.
- Thompson R.J. et B.L. Bayne** (1974). Some relationships between growth, metabolism and food in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, **27**, 317-326.
- Valenti C.C. et E. Epifanio** (1981). The use of biodeposition collectors for estimation of assimilation efficiency in oyster. *Aquaculture*, **25**, 89-92.
- Verhagen J.H.G.** (1982). A distribution and population model of the mussel *Mytilus edulis* in lake Greveligen. *3rd International Conference on State-of-the-art in Ecological Modelling. Colorado State University, 24-28 May 1982*, 11 pp.
- Widdows J.** (1978). Combined effect of body size, food concentration and season on the physiology of *Mytilus edulis*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **51**, 827-843.
- Widdows J., P. Fieth et C.M. Worrall** (1979). Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, **50**, 195-207.
- Wilson J.H.** (1983). Retention efficiency and pumping rate of *Ostrea edulis* in suspensions of *Isochrysis galbana*. *Mar. Ecol.*, **12**, 51-58.
- Winter J.E.** (1976). A review of the knowledge of suspension feeding in lamellibranchiate bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems. *Aquaculture*, **13**, 1-33.