

Alimentation expérimentale de l'huître *Crassostrea gigas* à l'aide de navicules bleues *Haslea ostrearia* (Simonsen) de différentes tailles

Alimentation
Crassostrea gigas
Haslea ostrearia
Qualité alimentaire
Taille des particules

Feeding
Crassostrea gigas
Haslea ostrearia
Food quality
Particle size

Laurent BARILLÉ^{a b}, Serge BOUGRIER^a, Philippe GEAIRON^a et Jean-Michel ROBERT^c

^a Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer, Unité de Recherche en Écologie Aquacole, B.P. 133, 17390 La Tremblade, France.

^b Laboratoire de Biologie et Biochimie Marines, Institut Universitaire de Technologie, 15, rue François de Vaux de Foletier, 17026 La Rochelle Cedex 1, France.

^c Laboratoire de Biologie Marine, ISOMER, Université de Nantes, 2, rue de la Houssinière, 44072 Nantes Cedex 03, France.

Reçu le 23/02/93, révisé le 10/12/93, accepté le 17/12/93.

RÉSUMÉ

L'influence sur les fonctions d'alimentation de l'huître japonaise *Crassostrea gigas* (filtration, consommation, ingestion, absorption), de faibles quantités de matières en suspension (MES = 2 à 20 mg.l⁻¹) associées à un pourcentage de matière organique particulaire élevé d'une valeur moyenne de 54 %, a été étudiée expérimentalement. Les variations qualitatives des régimes alimentaires proposés résultent de l'utilisation de trois souches de la «navicule bleue» *Haslea ostrearia* de même densité, de composition biochimique identique mais de longueurs moyennes différentes : 48, 65 et 98 µm. La filtration, constante à 2,2 l.h⁻¹.g⁻¹ de chair sèche, n'a pas été influencée par la charge sestonique. L'apparition des pseudofèces pour des concentrations en MES ajustées à 2,1 et 2,33 mg.l⁻¹, suggère que le seuil de production de pseudofèces diminue lorsque la qualité alimentaire est élevée. L'importance du facteur dimensionnel lors des processus de sélection pendant la production de pseudofèces n'a pu être mise en évidence. La digestibilité des différentes souches de l'algue a fluctué de 60 à 90 %, mais aucune différence significative n'a été enregistrée entre les trois tailles testées. Le taux d'ingestion total, régulé par la production de pseudo-fèces, s'est stabilisé à 6,51 mg.h⁻¹.g⁻¹. L'élaboration de la loi de production de fèces organiques en fonction des quantités consommées a permis d'estimer le taux d'absorption organique, qui atteint une valeur de 1,22 mg.h⁻¹.g⁻¹, pour des consommations croissantes. Le bilan réalisé sur la matière organique particulaire indique donc que chez l'huître japonaise, les mécanismes régulateurs tendent au maintien d'un taux d'absorption organique constant.

Oceanologica Acta, 1994, 17, 2, 201-210.

ABSTRACT

Experimental feeding of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) with three populations of different-sized modes of the diatom *Haslea ostrearia* (Simonsen)

The influence on the feeding physiology (clearance, filtration, ingestion, absorption) of the Japanese oyster *Crassostrea gigas* of low concentrations of suspen-

ded particulate matter (SPM ranging from 2 to 20 mg.l⁻¹) and high food quality (mean organic fraction = 54 %) was studied in the laboratory. Experimental diets were made up with three strains of the "blue diatom" *Haslea ostrearia*, which is responsible of the greening of oyster-ponds. The strains were characterized by different sizes (48, 65 and 98 µm respectively) but possessed the same density and biochemical composition. Clearance rate was found constant at 2.2 l.h⁻¹.g⁻¹ dry weight and therefore was not influenced by increasing seston load. Pseudofaeces production was observed for SPM concentration adjusted at 2.1 and 2.3 mg.l⁻¹, which suggests a decrease of the threshold of pseudofaeces production for diets having a high food quality. The effect of particle size on particle selection during pseudofaeces production was not demonstrated. Digestibility fluctuated from 60 to 90 %, but no differences between the three sizes were recorded. Total ingestion rate, which was regulated by pseudofaeces production, levelled off at 6.51 mg.h⁻¹.g⁻¹. Organic ingestion and organic faeces production models suggest that physiological processes in the Japanese oyster lead to a constant organic absorption estimated at 1.22 mg.h⁻¹.g⁻¹ in this study.

Oceanologica Acta, 1994. 17, 2, 201-210.

INTRODUCTION

Les bivalves filtreurs des zones côtières ou estuariennes sont soumis à des fluctuations de la qualité et de la quantité de matériel particulaire en suspension (seston). Les effets de la concentration particulaire sur le comportement alimentaire des bivalves ont fait l'objet de nombreux travaux revus par Winter (1978), Bayne et Newell (1983). L'introduction récente du facteur de qualité alimentaire par Bayne *et al.* (1987) a permis de mieux appréhender les compensations et régulations des différentes fonctions de l'alimentation. Les paramètres les plus employés par les physiologistes pour définir et quantifier la qualité d'un régime alimentaire sont la taille des particules, la fraction organique du seston total et la ration organique par unité de volume particulaire (Bayne *et al.*, 1987). L'influence de la qualité alimentaire apparaît principalement sur l'ingestion, l'efficacité d'absorption et le temps de résidence de la nourriture dans le système digestif (Bayne, 1992), mais ne semble pas agir sur la filtration (Newell *et al.* 1989 ; Jørgensen, 1990).

Un accent particulier a été mis dans cette étude sur les rejets pré-ingestifs (pseudofèces), dont Raillard *et al.* (1993) ont montré la sensibilité à la qualité alimentaire et l'importance considérable dans le bilan énergétique chez *Crassostrea gigas*. En effet, au-delà d'une valeur seuil de concentration particulaire, la plupart des bivalves filtreurs rejettent une partie de la nourriture consommée sous forme de pseudofèces, qui représentent encore une source de nourriture potentielle (Forster-Smith, 1975). Pour l'huître japonaise *Crassostrea gigas*, Deslous-Paoli *et al.* (1992) situent le seuil de production de pseudofèces pour une charge sestonique de 4,6 mg.l⁻¹. La production de pseudofèces a été considérée, dans un premier temps, comme un mécanisme de rejet de la matière particulaire en excès basé sur la densité (Bernard, 1974) ou sur la taille (Atkins, 1936 ; 1937 ; Jørgensen, 1966). La possibilité d'ingestion préférentielle des particules nutritives proposée par Loosanoff (1949) puis Menzel (1955) a été confirmée par les travaux de Kjørboe et Møhlenberg (1981), Newell et Jordan

(1983), Briclej et Malouf (1984), qui utilisent des régimes alimentaires composés de sédiment et de phytoplancton. Chez *Crassostrea gigas*, la sélection pré-ingestive existe (Razet *et al.*, 1990 ; Deslous-Paoli *et al.*, 1992) ; elle ne se situe pas au niveau de la rétention des particules (Barillé *et al.*, 1993), mais intervient avant l'ingestion, probablement sur la branchie et/ou les palpes labiaux comme chez d'autres bivalves filtreurs (Beninger *et al.*, 1990 ; Beninger, 1991). Newell et Jordan (1983) ne parviennent à mettre en évidence le rôle de la taille des particules sur leur rejet dans les pseudofèces ou leur acceptation pour l'ingestion, mais pensent que le mécanisme pourrait être élucidé expérimentalement en contrôlant la taille, la densité et la composition biochimique des particules alimentaires. La présente étude repose sur l'utilisation de cultures de la «navicule bleue», *Haslea ostrearia* (Simonsen), dont les caractéristiques sont en adéquation avec les contraintes expérimentales posées par Newell et Jordan. Cette approche mécaniste vient en complément du bilan physiologique mené jusqu'au taux d'absorption, dont on peut extraire des lois de production de pseudofèces et de fèces qui permettent la transition entre la physiologie de l'alimentation au niveau de l'individu et sa contribution biogéochimique dans les transferts entre la colonne d'eau et le sédiment (Officer *et al.*, 1982 ; Deslous-Paoli *et al.*, 1992).

Matériel et méthodes

Le dispositif expérimental inspiré des expériences en flux continu (Anonymes, 1987) est alimenté par de l'eau de mer du bassin de Marennes-Oléron mise à décanter dans un bassin de stockage de 300 m³. L'eau de mer pompée dans ce bassin subit une série de filtrations avant d'être stockée dans un bac de 1 m³, qui constitue l'alimentation en eau de mer filtrée (fig. 1). L'eau filtrée est ensuite dirigée vers trois postes de mesure des fonctions physiologiques. Elle transite, pour chacun d'eux, par un bac d'homogénéisation, où elle est enrichie d'une suspension d'*Haslea ostrearia* à l'aide de pompes péristaltiques.

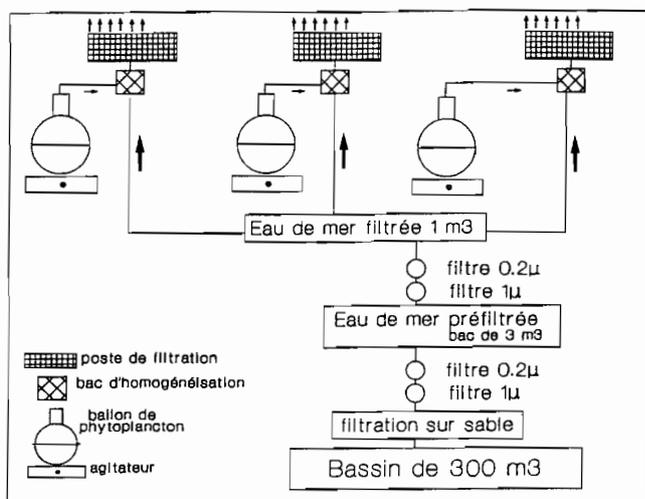


Figure 1

Dispositif expérimental.

Experimental setup.

Chaque poste est composé de six bacs de $10 \times 20 \times 8$ cm, cinq d'entre eux contenant chacun un individu ; dans le sixième bac est disposée une coquille vide qui sert de témoin de sédimentation. Les paramètres étudiés sont le seston total, le seston organique et le seston minéral. L'estimation du seston se fait selon les méthodes de Strickland et Parsons (1972). Un volume déterminé de chaque échantillon est filtré sur filtre Whatman GF/C. Le seston total libéré du résidu halin par rinçage à l'eau distillée correspond à la quantité en mg.l^{-1} de matière retenue après dessiccation à l'étuve à 60°C pendant 24 heures. La quantité de seston organique ou Matière Organique Particulaire (MOP) est estimée par la perte de poids après une

crémation à 450°C du seston total pendant une heure, le seston minéral étant estimé par le poids résiduel. Les expériences ont été effectuées à des températures de $20\text{-}22^\circ\text{C}$ et des salinités de 34 à 36.

Après avoir été débarrassées de leur épibiontes, les huîtres d'un poids moyen de 1 g de chair sèche, sont mises en place deux heures avant le début des prélèvements d'eau pour acclimatation. Pour l'étude des biodépôts, un dispositif expérimental inspiré de Lund (1957) et repris par Razet *et al.* (1990) a permis de récupérer séparément les pseudofèces et les fèces (fig. 2). Après une heure de biodéposition, elles sont collectées individuellement avec une pipette automatique Gilson.

Choix de l'algue utilisée : *Haslea ostrearia*

Dans les nombreux travaux où des régimes alimentaires composés d'algues unicellulaires ont été étudiés, la taille des cellules algales dépasse rarement $10 \mu\text{m}$ car ces algues sont souvent des algues «fourrage» (Chrétiennot-Dinet *et al.*, 1986), utilisées dans les écloséries et les nourriceries pour lesquelles la taille des cellules est un paramètre limitant leur ingestion par les larves de bivalves. La diatomée pennée *Haslea ostrearia* retenue pour nos expériences est de plus grande taille que celle des algues habituellement utilisées. Communément appelée «navicule bleue», elle est responsable du verdissement des claires puis des huîtres (Robert, 1975). Trois populations de même composition biochimique, de même densité mais de longueurs moyennes respectives 48, 65 et $98 \mu\text{m}$, ont été utilisées à partir de cultures unialgales (collection d'algue du laboratoire de Biologie Marine, Université de Nantes)

Régimes alimentaires

Le tableau résume les caractéristiques des régimes alimentaires utilisés dans cette étude. L'influence de la quantité de nourriture sur l'alimentation des mollusques est représentée ici par la concentration en matière en suspension (MES) ou seston total. Les concentrations expérimentales obtenues sont ici le seul fait des navicules, excepté pour les charges sestoniques de 16,88, 17,42 et $18,22 \text{ mg.l}^{-1}$, pour lesquelles il a été ajouté des particules naturelles inorganiques : dans les trois cas cet apport ne représente cependant que 15 % de l'augmentation pondérale ; la concentration en seston total dans le bac d'alimentation de 1 m^3 (fig.1), voisine de 0 dans tous les autres cas, est alors de 3 mg.l^{-1} . Les différences qualitatives entre régimes alimentaires reposent ici sur la taille des navicules, alors que le pourcentage de matière organique, d'une valeur moyenne de 54 %, est une caractéristique générale de cette étude. Ce pourcentage de matière organique est donc lié à la nature même des navicules, la part minérale provenant de leurs coques siliceuses. Une relation linéaire lie la quantité de matière en suspension à son contenu organique : $\text{MOP} (\text{mg.l}^{-1}) = 0,538 \text{ MES} (\text{mg.l}^{-1})$ avec $n = 80$ et $r^2 = 0,87$. A chaque régime alimentaire sont associées cinq mesures individuelles.

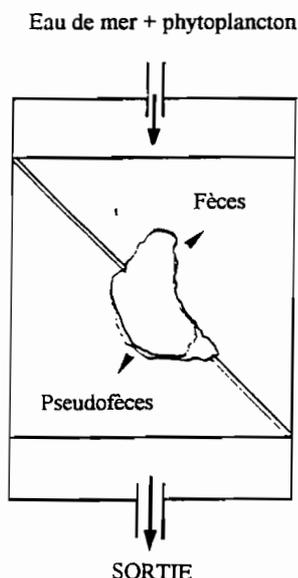


Figure 2

Bac expérimental pour la collecte des biodépôts.

Experimental trough for biodeposit collection.

Déterminations des paramètres physiologiques de l'alimentation

Palmer et Williams (1980) chez *Crassostrea virginica* et Barillé *et al.* (1993) chez *Crassostrea gigas* ont mis en évidence l'effet négatif de la concentration particulaire sur l'efficacité de rétention, qui peut engendrer des biais lors de l'estimation de la filtration. Ces derniers ont proposé un modèle prédictif où la taille des particules est estimée par le Diamètre Sphérique Équivalent (DSE) en μm et la concentration estimée par le volume particulaire (Vol) en $\text{mm}^3 \cdot \text{l}^{-1}$:

$$\text{Rétention (\%)} = -12,537 \text{ Vol } e^{(-0,304 \text{ DSE})} + 100$$

Ce modèle est appliqué ici pour les navicules de 65 μm (DSE = 10 μm) et 98 μm (DSE = 12,8 μm), pour lesquelles les charges les plus élevées ont été obtenues. Les volumes ont été déterminés par un compteur de particule Coulter-Counter de type Multisizer équipé d'une sonde de 100 μm pour des coefficients de coïncidences inférieurs à 5 %. Le volume particulaire correspondant à la charge maximale (17,42 $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$ en MES) associée à la navicule de 65 μm est de 4 $\text{mm}^3 \cdot \text{l}^{-1}$. Pour la navicule de 98 μm , la charge la plus élevée (18,22 $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$ en MES) donne un volume de 3,24 $\text{mm}^3 \cdot \text{l}^{-1}$. Les valeurs de rétention théoriques prédites par le modèle, 98 % pour la navicule de 65 μm et 99 % pour celle de 98 μm montrent que l'estimation du taux de filtration n'est pas biaisée (fig. 3).

Pour s'affranchir de l'effet du poids des individus sur les fonctions d'alimentation, les valeurs de filtration [(Entrée-Sortie)/Entrée] \times débit (en $\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$) ont été normalisées en fonction de celle équivalente d'un individu de 1 g de poids sec par la formule de Bayne *et al.* (1987) : $Y_s = (W_s/W_e)^b Y_e$, où Y_s est la filtration de l'animal standard, W_s le poids de l'animal standard, W_e le poids mesuré, Y_e la filtration non corrigée et b l'exposant

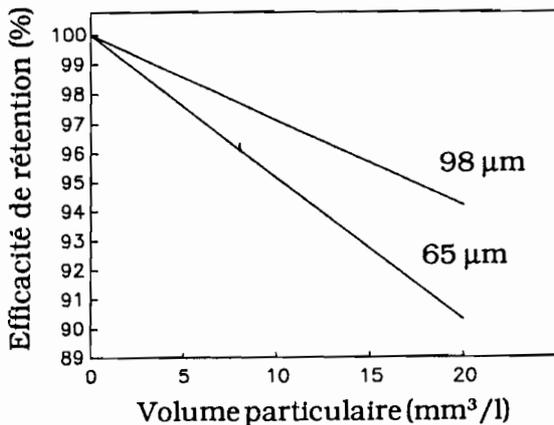


Figure 3

Estimation de l'efficacité de rétention théorique des navicules de 65 et 98 μm , d'après le modèle, $Er(\%) = -12,537 \text{ Vol } e^{(-0,304 \text{ DSE})} + 100$ (Barillé *et al.*, 1993).

Estimation of theoretical retention efficiencies of the diatoms of 65 and 98 μm from the model, $Er(\%) = -12,537 \text{ Vol } e^{(-0,304 \text{ DSE})} + 100$ (Barillé *et al.*, 1993).

allométrique défini pour *Crassostrea gigas* à 0,4 (Bougrier, communication personnelle). L'ingestion est obtenue par différence entre la consommation et la production de pseudofèces, l'absorption par différence entre l'ingestion et la production de fèces.

La digestibilité est calculée par la méthode de Conover (1966), reprise par Schneider et Flatt (1975), qui considère la matière minérale comme un traceur inerte dans le tractus digestif. Cependant, lorsque des pseudofèces sont produites, une nouvelle formulation est nécessaire où le pourcentage de l'élément organique doit être considéré comme relatif à la fraction ingérée et non à la nourriture disponible. La digestibilité peut alors être formulée par : $DC = 100 [1 - (Ti/Tf \times Ef/Ei)]$, où Ti = % du traceur dans la fraction ingérée, Tf = % du traceur dans les fèces, Ei = % de l'élément organique considéré dans la fraction ingérée, et Ef = % de l'élément organique dans les fèces.

RÉSULTATS

Les valeurs de filtration normalisées calculées à partir du seston total sont représentées dans la figure 4 pour les différents régimes alimentaires testés. La charge sestonique est indiquée au centre de l'intervalle de confiance à 95 %. Aucun effet de la charge n'a été enregistré (ANOVA, $P > 0,05$). La filtration et la consommation calculées à partir du seston organique ont donné les mêmes valeurs que celles obtenues à partir du seston total, puisque les deux paramètres (MES et MOP) sont contenus dans la même cellule phytoplanctonique. Une étude statistique de la quantité de seston total consommé (C_t en $\text{mg} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$) par rapport au seston total présent dans l'eau sur l'ensemble des conditions expérimentales montre que la consommation est proportionnelle à la charge du milieu : $C_t = 2,20 \text{ MES} - 1,3$ avec $n = 80$ et $r^2 = 0,83$.

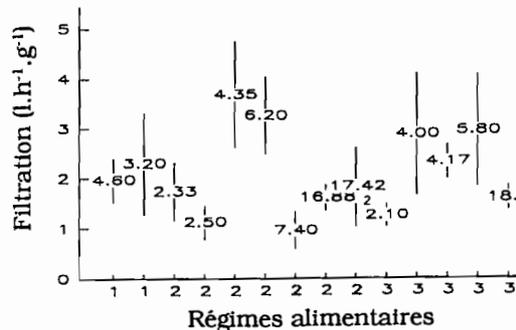


Figure 4

Évolution du taux de filtration normalisé pour une huître de 1 g de chair sèche. Pour chaque régime alimentaire, la charge sestonique est donnée au centre de l'intervalle de confiance à 95 %.

Standardized clearance rate for an oyster of dry weight 1 g. Bars represent the interval estimate at 95 %. Figures inside bars indicate seston load.

La consommation totale ayant été calculée comme le produit de la filtration en $l.h^{-1}.g^{-1}$ et de la concentration en seston total ($mg.l^{-1}$), la pente de la droite de régression donne une estimation du taux de filtration moyen qui est de $2,2 l.h^{-1}.g^{-1}$.

Production de pseudofèces

Les protocoles expérimentaux ont été conçus pour placer les animaux dans des conditions alimentaires situées au-dessous et au-dessus du seuil de production estimé par Deslous-Paoli *et al.* (1992) à $4,6 mg.l^{-1}$ en MES. Cependant, il s'est avéré que, dans tous les cas où des concentrations en MES ont été ajustées à des valeurs inférieures à $4,6 mg.l^{-1}$ pour ne pas déclencher le mécanisme de production, des pseudofèces ont été néanmoins produites. Les pseudofèces ont ainsi été récoltées à des concentrations établies à $3,2 mg.l^{-1}$ pour la navicule de $48 \mu m$, $2,33 mg.l^{-1}$ pour la navicule de $65 \mu m$ et $2,1 mg.l^{-1}$ pour celle de $98 \mu m$ (tableau).

Tableau

Résumé des conditions alimentaires.

Summary of dietary characteristics.

RÉGIME ALIMENTAIRE	TAILLE EN μm	SESTON TOTAL mg/l
1	48	3,20
1	48	4,60
2	65	2,33
2	65	2,50
2	65	4,35
2	65	4,50
2	65	6,20
2	65	7,26
2	65	16,88
2	65	17,42
3	98	2,10
3	98	4,00
3	98	4,17
3	98	5,80
3	98	11,96
3	98	18,22

Le rôle de la taille des particules dans le processus de rejet par les pseudofèces a été étudié sur les régimes alimentaires réalisés à partir des tailles 65 et 98 μm lorsque les seules navicules sont mélangées à de l'eau de mer filtrée. Dans les résultats présentés en figure 5, il n'est donc pas question de tri entre particules nutritives et non nutritives, mais de rejet sur un critère de taille. La droite $y = x$ symboliserait le rejet total des navicules consommées. Si l'on pose comme hypothèse que la taille des particules n'intervient pas lors du processus de production des pseudofèces, les quantités émises rame-

nées au gramme de chair sèche doivent alors être similaires lorsque les concentrations distribuées sont identiques et que la qualité est la même. Des tests ont été effectués sur la pente des droites à partir des régressions linéaires de la forme $Y = aX + b$ établies pour les deux tailles entre la production de pseudofèces totale (Pf_t) et la consommation totale (C_t) calculée sur la base des MES (fig. 5) :

Navicule de 65 μm :

$$Pf_t (mg.h^{-1}.g^{-1}) = 0,114 C_t + 2,148$$

avec $\sigma(a) = 0,055$; $\sigma(b) = 0,396$; $n = 23$ et $r^2 = 0,16$

Navicule de 98 μm :

$$Pf_t (mg.h^{-1}.g^{-1}) = 0,134 C_t + 2,483$$

avec $\sigma(a) = 0,167$; $\sigma(b) = 1,08$; $n = 15$ et $r^2 = 0,04$.

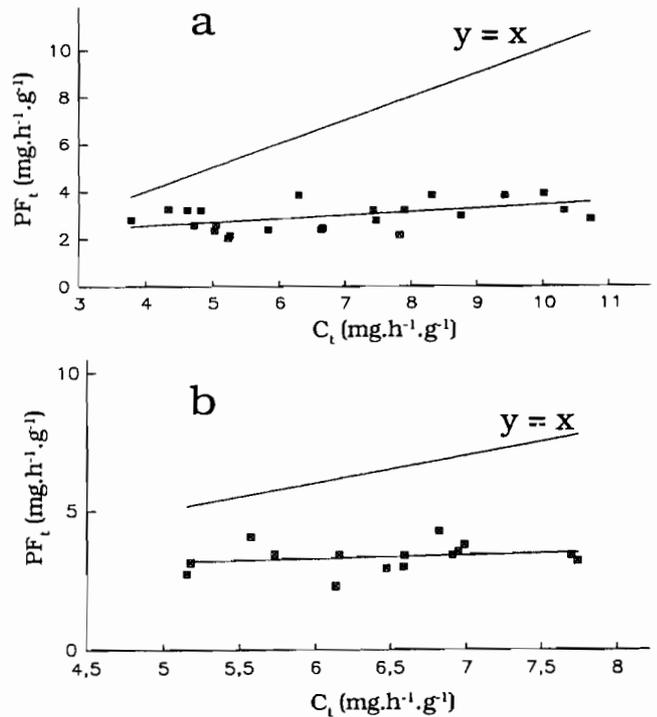


Figure 5

Droites de régression représentant le rejet des navicules de 65 (a) et de 98 μm (b) sous forme de pseudofèces (les équations de régression sont données dans le texte).

Regression lines showing the rejection of the 65 (a) and 98 μm (b) diatoms through pseudofaeces production (regression equations are given in the text).

Les pentes des deux droites ne sont pas significativement différentes de zéro ($P > 0,05$), ce qui montre que les productions de pseudofèces pour les deux tailles ne sont pas influencées par la concentration sur la gamme étudiée. Si la production moyenne obtenue avec la navicule de 98 μm ($3,34 mg.h^{-1}.g^{-1}$) est supérieure à celle obtenue pour celle de 65 μm ($2,96 mg.h^{-1}.g^{-1}$), un test effectué sur les ordonnées à l'origine des deux droites de régressions révèle que celles-ci ne sont pas significativement différentes entre elles ($P > 0,05$).

La loi générale de production des pseudofèces (PF_t en $\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$) en fonction de la consommation totale (C_t en $\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$) a été modélisée en deux parties afin de tenir compte de la gamme de concentration dans les faibles valeurs, où la production est indépendante de la charge, comme cela a été observé précédemment avec les navicules de 65 et 98 μm (fig. 6).

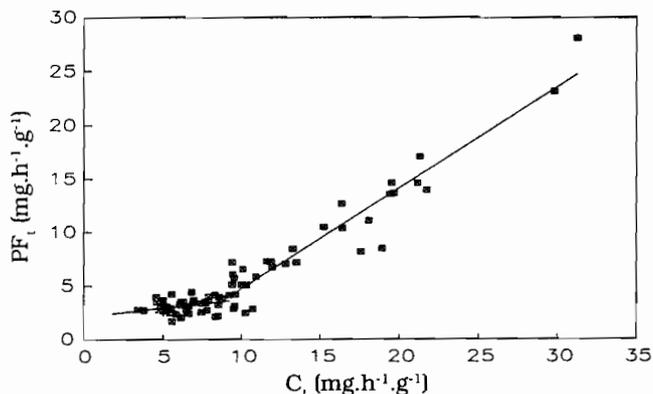


Figure 6

Loi de production de pseudofèces, estimée à partir de l'ensemble des points.

Pseudofaeces production rule, estimated from all the data.

Pour des consommations totales allant de 4 à 9,23 $\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$, la relation linéaire suivante est obtenue : $PF_t = 0,12 C_t + 2,25$ ($n = 38$; $r^2 = 0,07$; $P > 0,05$). Cette relation linéaire calculée à partir de l'ensemble des points confirme la présence d'un palier où la concentration n'a pas d'effet sur la production des pseudofèces.

De 9,23 à 30 $\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$, une autre relation est obtenue, indiquant que la production de pseudofèces augmente alors de façon linéaire avec la consommation :

$$PF_t = 0,94 C_t - 4,706 \quad (n = 33 ; r^2 = 0,9 ; P < 0,001)$$

Ce type de relation conduit à une ingestion totale représentée en figure 7, où la présence d'un plateau vers 6,51 $\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$ suggère une régulation des quantités ingérées par la production de pseudofèces. La loi d'ingestion totale (ING_t en $\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$) en fonction de C_t a été ajustée par le modèle:

$$ING_t = 6,51 [1 - e^{-0,26(C_t - 3,54)}] \quad (n = 69 ; r^2 = 0,67).$$

La production de fèces totale (F_t en $\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$) en fonction de la consommation totale ($\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$) est représentée par le modèle (fig. 8) : $F_t = 4,82 [1 - e^{-0,4(C_t - 3,48)}]$. Ce modèle n'explique cependant que 53 % de la variabilité ($n = 76$).

Pour obtenir la loi d'ingestion de la MOP, l'ingestion totale est multipliée par le pourcentage de MOP. La production de fèces organiques (F_o en $\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$) en fonction de C_t est ajustée par la relation (fig. 9) :

$$F_o = 2,28 [1 - e^{-0,29(C_t - 3,54)}] \quad (n = 76 ; r^2 = 0,46).$$

Un traitement différentiel par taille n'a fourni aucun résultat significatif.

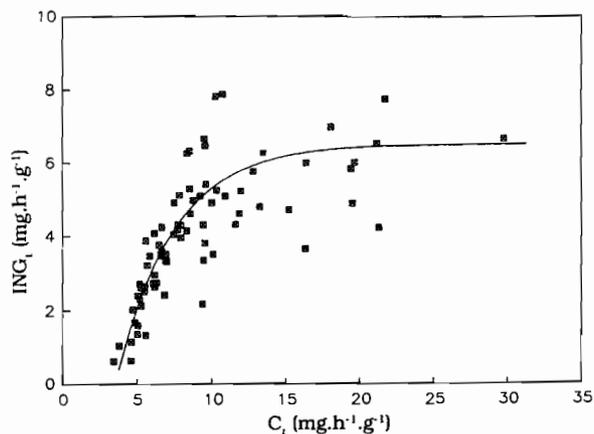


Figure 7

Modélisation de la loi d'ingestion totale en fonction de la consommation totale.

Modelling of total ingestion rate v. total filtration rate.

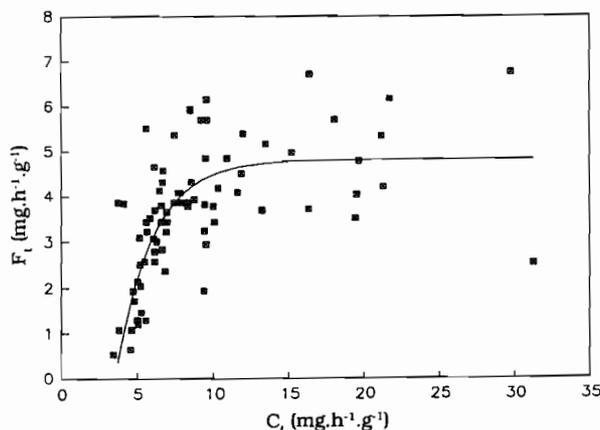


Figure 8

Modélisation de la loi de production de fèces totales en fonction de la consommation totale.

Modelling of total faeces production v. total filtration rate.

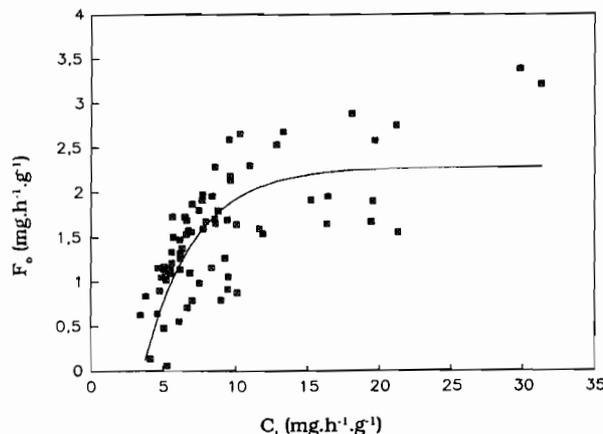


Figure 9

Modélisation de la loi de production de fèces organiques en fonction de la consommation totale.

Modelling organic faeces production v. total filtration rate.

Le taux d'absorption organique est obtenu par différence entre les modèles d'ingestion et de production de fèces. La régulation de l'ingestion organique vers $3,5 \text{ mg.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ et de la production des fèces organiques vers $2,28 \text{ mg.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ conduit à une absorption totale constante à $1,22 \text{ mg.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ (fig. 10).

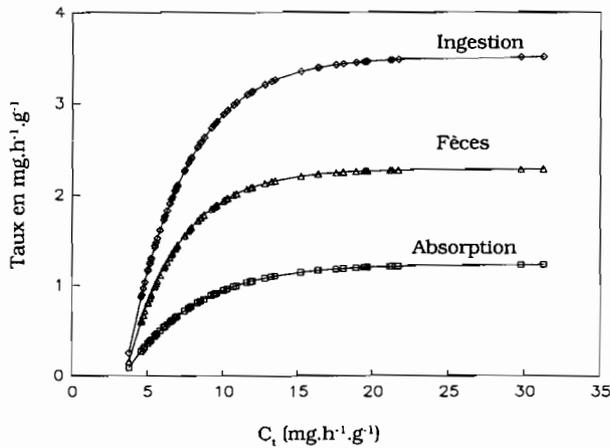


Figure 10

Taux d'absorption organique calculé d'après les estimations des taux d'ingestion et de production de fèces.

Organic absorption rate, calculated from the estimations of ingestion rate and faeces production.

De fortes valeurs de digestibilité des différentes souches de navicules ont été enregistrées, fluctuant de 60 à 90 % (fig. 11). Il n'a pas été décelé de différence entre les régimes alimentaires proposés. Les valeurs obtenues, 70 % pour la petite taille, de 64 à 86 % pour la navicule de $65 \mu\text{m}$, de 67 à 86 % pour celle de $98 \mu\text{m}$, révèlent une constance dans l'efficacité d'absorption. De même, la digestibilité s'est avérée indépendante de la concentration particulaire.

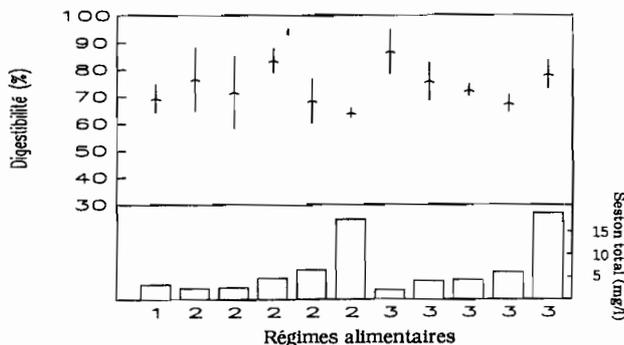


Figure 11

Digestibilité des différentes tailles de navicules en fonction de la charge sestonique.

Digestibility of different sizes of the diatom for increasing seston load.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les relations obtenues lors de cette étude sur *Crassostrea gigas*, entre l'alimentation, la biodéposition (production de pseudofèces et de fèces) et la concentration particulaire viennent en complément des travaux antérieurs chez les ostréidés. Haven et Morales-Alamo (1966) sur *Crassostrea virginica*, Razet *et al.* (1990) et Deslous-Paoli *et al.* (1992) pour *Crassostrea gigas*, utilisent des régimes alimentaires en provenance du milieu naturel alors que Loosanoff et Engle (1947), ainsi que Tenore et Dunstan (1973), composent des régimes artificiels pour étudier l'alimentation de *Crassostrea virginica*. Les conditions expérimentales sont ici caractérisées par une charge sestonique inférieure à 20 mg.l^{-1} , associée à un pourcentage de matière organique particulaire d'une valeur moyenne de 54 % qui résulte de l'utilisation de particules phytoplanktoniques de grande taille, dont la rétention théorique par l'huître japonaise est de 100 %.

Régulation de la filtration

La filtration standardisée n'est pas influencée par la charge sestonique. Elle demeure stable à $2,20 \text{ l.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$, cette valeur étant proche des filtrations estimées avec de la nourriture naturelle par Deslous-Paoli *et al.* (1987), qui obtiennent une valeur moyenne de $4,03 \pm 2,19 \text{ l.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ et Soletchnik *et al.* (1991), qui trouvent une filtration qui varie de 2,4 à $4,8 \text{ l.h}^{-1}$ par individu. Ainsi, chez *Crassostrea gigas*, la filtration apparaît constante jusqu'à des concentrations sestoniques de 50 mg.l^{-1} ; seules les fortes charges sestoniques minérales auraient un effet négatif (Deslous-Paoli *et al.*, 1987). Ce phénomène peut se retrouver chez *Ostrea edulis*, qui ne subit pas d'altération de sa filtration pour des concentrations de graphite allant jusqu'à 250 mg.l^{-1} (Mathers, 1974). L'huître japonaise adopte une stratégie d'alimentation proposée par Forster-Smith (1975), où la prise de nourriture est constante, et où la quantité de MOP consommée est proportionnelle à la quantité de MOP disponible dans le milieu naturel, la nourriture en excès étant rejetée sous forme de pseudo-fèces. Il semble en effet probable que l'alimentation des bivalves filtreurs des milieux estuariens soit davantage limitée par la qualité de la nourriture, le taux de formation des enzymes digestives que par la prise de nourriture, comme cela a été proposé pour les dépositivores par Jumars et Penry (1989). Ce type d'alimentation s'oppose à celui qui voit la prise de nourriture limitée par une diminution du taux de filtration consécutive à une augmentation de la concentration. Pour Briclej et Malouf (1984), *Merccenaria mercenaria*, qui contrôle l'ingestion de cette façon, ne présente pas une bonne adaptation aux environnements turbides, contrairement aux espèces ayant une forte production de pseudo-fèces et un rejet sélectif efficace.

Sélection des particules lors de la production de pseudo-fèces : les contraintes dimensionnelles

Les études de Kiørboe et Møhlenberg (1981), Newell et Jordan (1983), Razet *et al.* (1990) ont montré que les huîtres *Crassostrea virginica* et *Crassostrea gigas* ont la

possibilité d'enrichir préférentiellement la fraction ingérée en MOP par un mécanisme dont il n'existe aucun modèle satisfaisant. L'hypothèse de Bernard (1974) d'une séparation basée sur la sédimentation des particules minérales de forte densité a été écartée par Jørgensen (1981). Ce dernier démontre que les courants d'eau qui parcourent la branchie et les palpes sont caractérisés par de faibles nombres de Reynolds, enlevant toute significativité aux forces gravitationnelles. La faculté de trier les petites particules de faible densité, généralement plus riches en matière organique, qui s'opère chez les dépositivores, a été expliquée par Taghon (1982), sur la base d'une séparation mécanique au sein du mucus en raison de leur faible cohésion. Chez les bivalves, l'hypothèse d'un tri en fonction de la taille des particules a été émise dès 1926 par Yonge, puis Atkins (1936), par l'intermédiaire de voies ciliaires à la surface de la branchie. Atkins (1937) montre chez *Ostrea edulis* que la sélection est le fait de systèmes ciliaires antagonistes à la surface des filaments ordinaires. Des cils frontaux réduits transportent dorsalement les petites particules à la base des branchies où elles seront dirigées vers la bouche, alors que les particules de grande taille se déplacent, sous l'impulsion de cils frontaux grossiers, vers les gouttières ventrales marginales, où elles transiteront par les palpes labiaux avant l'ingestion. Ce sont probablement des contraintes dimensionnelles ayant une influence sur le rendement d'un mécanisme ciliaire analogue, qui pourrait expliquer des productions différentielles de pseudofèces en fonction de la taille lorsque l'expérimentateur s'est affranchi des problèmes de densité et de composition biochimique. Si, dans le présent travail, le rejet en plus grande quantité de la navicule de 98 μm n'est pas apparu statistiquement significatif, le développement de la cytofluorimétrie (Shumway *et al.*, 1985) devrait permettre de valider ou d'écarter l'importance de l'aspect dimensionnel lors des processus de sélection par les voies ciliaires, en référence notamment aux travaux de Forster-Smith (1975). Celle-ci étudie la production de pseudofèces chez trois espèces de bivalves, *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule* et *Venerupis pullastra*, et observe des rejets moins importants, à concentration égale, pour les petites tailles de particules que pour la plus grande taille phytoplantonique utilisée, *Phaeodactylum* ($29 \pm 4,5 \mu\text{m}$). Cependant, elle constate des rejets anormalement élevés pour *Isochrysis* ($5,3 \pm 1,5 \mu\text{m}$) et *Platymonas* ($2,5$ à $16 \mu\text{m}$), qu'elle explique en opposant la motilité de *Isochrysis* et *Platymonas* à la non-motilité de *Phaeodactylum*. Il faut également tenir compte du fait que, dans le milieu naturel, le rôle de la taille est probablement masqué. En effet, outre leur diversité biochimique et physique, les particules, sont fréquemment rencontrées sous forme d'agrégats résultant de processus biologiques ou de forces électrostatiques. Ainsi, à Marennes-Oléron, l'analyse des spectres de taille de particules dans le milieu naturel au cours de l'année présente un type floclulé selon la classification des distributions réalisée par Kranck (1984).

Seuil d'apparition des pseudofèces et lois de production des biodépôts

Le seuil d'apparition des pseudofèces a été établi à 4 mg.l^{-1} de seston total par Haven et Morales-Alamo

(1966) pour *Crassostrea virginica* et $4,6 \text{ mg.l}^{-1}$ par Deslous-Paoli *et al.* (1992) pour *Crassostrea gigas*. D'après la relation MOP fonction de MIP (Matière inorganique particulaire) fournie par ces derniers, on peut estimer que la valeur du seuil de production des pseudofèces a été obtenue pour une fraction organique moyenne de 16 %. Forster-Smith (1975) observe que ce seuil varie en fonction du type de nourriture. Il semblerait que la qualité du régime alimentaire proposé dans la présente étude ait aussi une influence sur l'apparition des pseudofèces puisque, pour une fraction organique moyenne de 53,8 %, des pseudofèces sont apparus dès $2,10 \text{ mg.l}^{-1}$ pour la navicule de $98 \mu\text{m}$ et $2,33 \text{ mg.l}^{-1}$ pour celle de $65 \mu\text{m}$. Les lois de production de pseudofèces et de fèces sont semblables à celles de Haven et Morales-Alamo (1966) qui constatent chez *Crassostrea virginica* une corrélation positive entre la production de pseudofèces et le seston au delà de 4 mg.l^{-1} , ainsi qu'une stabilisation de la production de fèces. Le type de loi similaire obtenu par Deslous-Paoli *et al.* (1992) pour les pseudofèces confirme leur action régulatrice sur les quantités ingérées. Ce type de comportement se retrouve chez *Mytilus edulis*, dont le taux de production de pseudofèces est proportionnel au seston total jusqu'à 200 mg.l^{-1} (Widdows *et al.*, 1979). Les travaux de Palmer et Williams (1980) et Barillé *et al.* (1993) sur l'efficacité de rétention, suggèrent également que le comportement alimentaire des huîtres du genre *Crassostrea* tend à assurer un taux d'ingestion constant, tout en évitant le colmatage branchial à forte charge sestonique. De même, la régulation de la production de fèces organiques à $2,28 \text{ mg.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$, conduit à une absorption organique de $1,22 \text{ mg.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$ (fig. 10). Ainsi, chez l'huître japonaise *Crassostrea gigas*, les mécanismes régulateurs tendent au maintien d'une absorption organique constante, comme cela a été suggéré pour les dépositivores par Cammen (1980).

Digestibilité et intérêt de la navicule bleue pour la nutrition de *Crassostrea gigas*

La forte digestibilité des navicules de 48, 65 et $98 \mu\text{m}$, de 64 à 86 %, montre qu'en dépit de leur frustule siliceux, elles constituent une nourriture bien digérée. La concentration particulière n'a pas eu d'influence sur la digestibilité. Il faut noter que, dans les expériences en laboratoire à base de souches phytoplantoniques, un effet négatif a été observé, qui disparaît si l'on utilise de l'eau de mer naturelle (Bayne et Newell, 1983). Les résultats enregistrés dans cette étude corroborent le peu de variabilité de l'efficacité d'absorption vis-à-vis des paramètres biologiques et physico-chimiques. Hutchinson et Hawkins (1992) montrent que l'efficacité d'absorption de *Ostrea edulis* n'est pas modifiée par la température dans la gamme de salinité de 28 à 34. Bayne et Newell (1983) considèrent que l'efficacité d'absorption doit être liée de façon fonctionnelle avec le volume stomacal, le temps de résidence de la nourriture dans l'estomac et le taux d'ingestion. Or, Kjøfoed *et al.* (1989) constatent chez les dépositivores que lorsqu'une saturation de l'efficacité d'absorption se produit avec des aliments bien digérés comme les bactéries ou quelques diatomées, celle-ci devient indépendante du temps de résidence et limitée par les contraintes sur l'ingestion. Ces auteurs

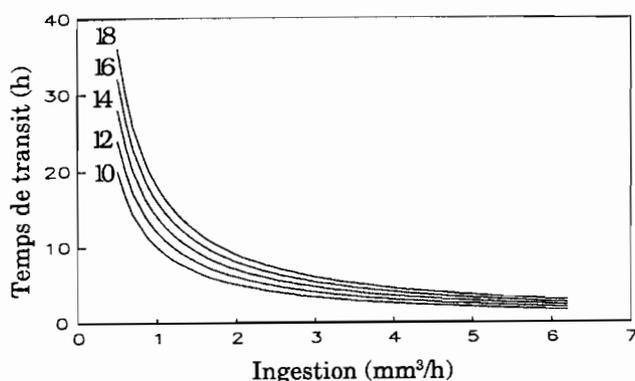


Figure 12

Relation entre le temps de transit et l'ingestion pour cinq volumes stomacaux théoriques de 10 à 18 mm³.

Relationship between transit time and ingestion for five theoretical stomach volumes, ranging from 10 to 18 mm³.

élaborent un modèle où le temps de résidence T est inversement proportionnel au taux d'ingestion I , et lié de façon positive au volume stomacal V : $T = V/I$.

Si on considère que le volume stomacal demeure constant, une approximation du temps de transit est possible. L'examen, sur la base de volumes stomacaux théoriques de 10 à 18 mm³, de la relation ingestion/temps de transit (fig. 12), permettrait d'expliquer la forme de la loi de production de pseudofèces dont on a vu le contrôle sur l'ingestion. Ainsi, la présence d'un palier de production de pseudofèces, pour une consommation totale de 4 à 9,23 mg.h⁻¹.g⁻¹, pourrait

être liée à une forte diminution du temps de transit. Au delà de 9,23 mg.h⁻¹.g⁻¹, le temps de transit, qui se stabilise ensuite vers des valeurs minimales variant de 1 h 30 pour un volume stomacal de 10 mm³ à 3 h pour un volume stomacal de 18 mm³, est suppléé par la production de pseudofèces, qui devient corrélée positivement avec la consommation, permettant, par le biais d'une stabilisation de l'ingestion, d'obtenir un taux d'absorption constant (fig. 10).

Les conditions trophiques de cette étude expérimentale peuvent être mise en relation avec celles rencontrées dans les claires ostréicoles. En effet, Robert (1978) a montré que les navicules de 90 µm de longueur sont majoritaires dans les populations naturelles colonisant ces bassins semi-fermés, où les huîtres disposent alors d'une nourriture abondante et riche (Sornin *et al.*, 1986). Quand bien même Paulmier (1972) noterait le faible coefficient de corrélation entre le nombre de diatomées du contenu digestif de *Crassostrea gigas* et les diatomées benthiques présentes *in situ*, cette étude montrerait que la diatomée tychopélagique *Haslea ostrearia*, lors de la phase de remise en suspension décrite par Robert (1986), constitue un aliment potentiel utile à l'alimentation de l'huître japonaise.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier I. Rouillard pour l'entretien des souches phytoplanctoniques ainsi que deux correcteurs anonymes pour la qualité de leurs observations.

RÉFÉRENCES

- Anonymes** (1987). Bilan énergétique chez les mollusques bivalves. Groupe de travail, La Tremblade, 1987. *Vie mar.*, H.S., 7, 1-68.
- Atkins D.** (1936). On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part I: Some new observations on sorting mechanisms in certain lamellibranch. *J. microsc. Sci.*, 79, 181-308.
- Atkins D.** (1937). On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part II: Sorting devices on the gills. *J. microsc. Sci.*, 79, 339-373.
- Barillé L., J. Prou, M. Héral et S. Bougrier** (1993). No influence of food quality, but ration-dependent retention efficiencies in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, 171, 1, 91-106.
- Bayne B.L.** (1992). Feeding physiology of bivalves: time-dependence and compensation for changes in food available. in: *Bivalve filter-feeder in estuarine and coastal ecosystem processes*. R. F. Dame, éditeur. NATO ASI, Series G, Springer-Verlag, 33, 1-24.
- Bayne B.L. et R.C. Newell** (1983). Physiological energetics of marine molluscs, in: *The Mollusca*, K.M. Wilburg et S.M. Saleuddin, éditeurs. Academic Press, London, UK, 4, 1, 407-515.
- Bayne B.L., A.J. S. Hawkins et E. Navarro** (1987). Feeding and digestion by the mussel *Mytilus edulis* in mixtures of silt and algal cells at low concentration. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, 111, 1-22.
- Beninger P.G.** (1991). Structures and mechanisms of feeding in scallops: paradigms and paradoxes, in: *An international compendium of scallop biology and culture*, S.E. Shumway et P.A. Sandifer, éditeurs. WLD Aquaculture Workshops, 1, 331-340.
- Beninger P.G., M. Auffret et M. Le Pennec** (1990). Peribuccal organs of *Placopecten magellanicus* and *Chlamys varia* (Mollusca: Bivalvia): structure, ultrastructure and implications for feeding. I: The labial palps. *Mar. Biol.*, 107, 215-223.
- Bernard F.R.** (1974). Particle sorting and labial palp function in the pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1975). *Biol. Bull. mar. Biol. Lab., Woods hole*, 14, 1-10.
- Briclej V.M. et R.E. Malouf** (1984). Influence of algal and suspended sediment concentrations on the feeding physiology of the hard clam *Mercenaria*. *Mar. Biol.*, 84, 155-165.
- Cammen L.M.** (1980). Ingestion rate: an empirical model for aquatic deposit feeders and detritivores. *Oecologia*, 44, 303-310.
- Chrétiennot-Dinet M.J., R. Robert et E. His** (1986). Utilisation des « algues fourrage » en aquaculture. *Ann. Biol.*, 25, 2, 97-119.
- Conover R.J.** (1966). Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 11, 338-345.

- Deslous-Paoli J.-M., M. Héral, P. Gouletquer, W. Boromthana-rat, D. Razet J. Garnier, J. Prou et L. Barillé** (1987). Évolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. *Oceanis*, **13**, 4/5, 575-579.
- Deslous-Paoli J.-M., A.-M. Lannou, P. Geairon, S. Bougrier, O. Raillard et M. Héral** (1992). The effects of food behaviour of *Crassostrea gigas* (Molluscs bivalvia) on natural particulate matter biose-dimentation. *Hydrobiologia*, **231**, 2, 85-91
- Forster-Smith R.L.** (1975). The effect of concentration of suspen-sion on the filtration rates and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* L., *Cerastoderma edule* (L.) and *Venerupis pullastra* (Monta-gu). *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **17**, 1-22.
- Haven D.S. et R. Morales-Alamo** (1966). Aspects of biodeposition by oyster and other invertebrate filter feeders. *Limnol. Oceanogr.*, **11**, 487-498.
- Hutchinson S. et L.E. Hawkins** (1992). Quantification of the phy-siological responses of the european flat oyster *Ostrea edulis* L. to temperature and salinity. *J. molluscan Stud.*, **58**, 215-226.
- Jørgensen C.B.** (1966) *Biology of suspension feeding*. Pergamon Press, Oxford, UK, 140 pp.
- Jørgensen C.B.** (1981). A Hydromechanical principle for particle retention in *Mytilus edulis* and other ciliary suspension feeders. *Mar. Biol.*, **61**, 277-282.
- Jørgensen C.B.** (1990). *Bivalve filter-feeding: hydrodynamics, bio-energetics, physiology and ecology*. Olsen and Olsen, Fredensborg, Denmark, 140 pp.
- Jumars P.A. et D.L. Penry** (1989). Digestion theory applied to deposit feeding, in: *Ecology of Marine Deposit Feeders*, G. Lopez, G. Taghon et J. Levinton, éditeurs. Lecture Notes on Coastal and Estua-rine Studies, Springer-Verlag, XII, 114-128.
- Kjørboe T. et G. Møhlenberg** (1981). Particle selection in suspen-sion-feeding bivalves. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **5**, 291-296.
- Køfoed L.H., V. Forbes et G.R. Lopez** (1989). Time-dependent absorption in deposit-feeders, in: *Ecology of Marine Deposit Feeders*, G. Lopez, G. Taghon et J. Levinton, éditeurs. Lecture Notes on Coast-al and Estuarine Studies, Springer-Verlag, XII, 129-148.
- Kranck K.** (1984). Grain-size characteristics of turbidities, fine grain-ed sediments: deep water processes and facies, *Geology Society Spe-cial Publication, Halifax, Nova Scotia, Canada*, D.A. Stow et D.J. Piper, éditeurs, 83-92.
- Loosanoff V.L.** (1949). On the food selectivity of oysters. *Science*, **110**, 122.
- Loosanoff V.L. et J.B. Engle** (1947). Effect of different concentra-tions of microorganisms on the feeding of oysters (*O. virginica*). *Fish. Bull. Fish. (Wild. Serv. U.S.)*, **51**, 31-57.
- Lund E.J.** (1957). A quantitative study of clearance of a turbid medium and feeding by the oyster. Publication Institute of Marine Sciences, University of Texas, USA, **4**, 2, 296-312.
- Mathers N.F.** (1974). Some comparative aspects of filter feeding in *Ostrea edulis* L. and *Crassostrea angulata* (Lam), (Mollusca: Bival-via). *Proc. malac. Soc. Lond.*, **41**, 89-97.
- Menzel R.W.** (1955). Some phases of biology of *Ostrea equestris* Say and a comparison with *Crassostrea virginica* (Gmelin). Publication Institute of Marine Sciences, University of Texas, USA, **4**, 1, 73-148.
- Newell R.I. et S.I. Jordan** (1983). Preferential ingestion of organic matter by the American oyster *Crassostrea virginica*. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **13**, 47-53.
- Newell R.I., S.E. Shumway, T.L. Cucci et R. Selvin** (1989). The effects of natural seston particle size and type on feeding rates, feeding selectivity and food resource availability for the mussel *Mytilus edulis* L., 1758 at bottom cultures sites in Maine. *J. Shellfish Res.*, **8**, 187-196.
- Officer C.B., T.J. Smayda et R. Mann** (1982). Benthic filter-feeding : a natural eutrophication control. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **9**, 203-210.
- Palmer R.E. et R.E. Williams** (1980). Effect of particle concentra-tion on filtration efficiency of the bay scallop *Argopecten irradians* and the oyster *Crassostrea virginica*. *Ophelia*, **19**, 163-174.
- Paulmier G.** (1972). Seston, phytoplankton et microphytobenthos en rivière d'Auray : leur rôle dans le cycle biologique des huîtres *Ostrea edulis* L.. Doctorat de spécialité ès Sciences, Université de Nantes, France, 142 pp.
- Raillard O., J.-M. Deslous-Paoli, M. Héral et D. Razet** (1993). Modélisation du comportement nutritionnel et de la croissance de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*. *Oceanologica Acta*, **16**, 1, 73-82.
- Razet D., M. Héral, J. Prou et J.-M. Sornin** (1990). Variations des productions de biodépôts (féces et pseudofèces) de l'huître *Crassos-trea gigas* dans un estuaire macrotidal : baie de Marennes-Oléron. *Haliotis*, **10**, 143-161.
- Robert J.-M.** (1975). Le verdissement des huîtres dans les claires de la baie de Bourgneuf. *Bull. Soc. Sci. nat. Ouest Fr.*, **73**, 123-129.
- Robert J.-M.** (1978). Variation biométrique de l'algue *Navicula ostrearia* Bory (diatomée pénnée) en culture. *Bull. Soc. phycol. Fr.*, **23**, 38-44.
- Robert J.-M.** (1986). Greening of Oyster-ponds by the Diatom *Has-lea ostrearia* Bory: a model of the phenomenon, in: *Proceedings of the 8th Symposium on recent and fossil Diatoms, Paris, France, 27 août-1^{er} septembre 1984*, M. Ricard et O. Koeltz Koenigstein, édi-teurs. 517-523.
- Schneider B.H. et W.P. Flatt** (1975). *The evolution of feed through digestibility experiments*. University of Georgia Press, Athens, Cali-fornia, USA, 168 pp.
- Shumway S.E., T.L. Cucci, R.C. Newell et C.M. Yentsch** (1985). Particle selection, ingestion, and absorption in filter-feeding bivalves. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **91**, 77-92.
- Soletchnik P., J. Prou, M. Héral, L. Barillé, D. Razet et L. Gue-zennec** (1991). Influence de la charge particulaire sur la filtration d'une population d'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin estuarien de Marennes-Oléron (France): analyse de deux cycles de marée. Note CIEM C.M/K: 53, (Shellfish Committee), 14 pp.
- Sornin J.-M., D. Delmas et J.-M. Deslous-Paoli** (1986). Évolu-tions quantitatives et qualitatives du seston dans une claire à huîtres : relation avec la sédimentation et la biodéposition. *Oceanis*, **13**, 4-5, 531-542.
- Strickland J.D.H. et T.R. Parsons** (1972). A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, **167**, 1-311.
- Taghon G.L.** (1982). Optimal foraging by deposit-feeding inverte-brates: roles of particle size and organic coating. *Oecologia*, **52**, 295-304.
- Tenore K.R. et W.N. Dunstan** (1973). Comparison of feeding and biodeposition of three bivalves at different food levels. *Mar. Biol.*, **21**, 190-195.
- Widdows J., P. Fieth et C.M. Worrall** (1979). Relationship between seston, available food and feeding activity in the common mus-sel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, **50**, 195-207.
- Winter J.E.** (1978). A review on the knowledge of suspension feeding in lamellibranchiate bivalves, with special reference to artificial aqua-culture systems. *Aquaculture*, **13**, 1-13.
- Yonge C.M.** (1926). Structure and physiology of the organs of feeding and digestion in *Ostrea edulis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **14**, 295-387.