

Evaluation du bilan énergétique de l'huître creuse, *Crassostrea gigas*, en baie de Marennes-Oléron (France)

Patrick Soletchnik ⁽¹⁾, Philippe Gouletquer ⁽¹⁾, Maurice Héral ⁽²⁾,
Daniel Razet ⁽¹⁾ et Philippe Geairon ⁽¹⁾

⁽¹⁾ IFREMER, GAP/URAPC, Unité de Recherche Aquacole de Poitou-Charente,
Mus de Loup, BP 133, 17390 La Tremblade, France.

⁽²⁾ IFREMER-CNRS, CREMA L'Houmeau, 17137 Nieul-sur-Mer, France.

Reçu le 20 avril 1994; accepté le 26 octobre 1995.

Soletchnik P., P. Gouletquer, M. Héral, D. Razet, P. Geairon. *Aquat. Living Resour.*, 1996, 9, 65-73.

Evaluation of the energetic budget of the Japanese oyster, Crassostrea gigas, in Marennes-Oléron Bay (France).

Abstract

This ecophysiological study was conducted on the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*) reared in Marennes-Oléron bay (France), in May 1992. Measurements were achieved using natural food conditions on three different days (a, b, c) at different tide levels (coefficient of 49, 57, and 88). Total particulate matter was continuously monitored with a micro-computer and a turbidimeter probe. The "consumption" function was calculated using a new formula allowing for particulate leakage prior to the pre-ingestive particle sorting. This particle leakage represents a passive loss of particles flowing through the branchial filter. Comparisons of the consumption and absorption rates of organic matter and chlorophyll *a* showed significant differences between seston availabilities of 55 mg.l⁻¹ (c) and less than 30 mg.l⁻¹ seston load (a, b). Comparisons of the selection efficiency and absorption rate of the chlorophyll *a*, (43.3 and 81.6%), respectively, and total organic matter (33.4 and 68.7%), respectively, demonstrated the oysters' capacity to sort out organic matter. The energy budget was calculated using chlorophyll *a* and total organic matter. The estimated scope for growth of 0.88-11.60 and 47.60 J.h⁻¹.g⁻¹ for the conditions 13.5-28.9 and 54.6 mg.l⁻¹ seston load respectively (a, b, c), illustrated the large daily variability in available energy allocated to organic production in the wild. These results were consistent with the growth data of cultured oysters in Marennes-Oléron bay.

Keywords: *Crassostrea gigas*, consumption rate, selection efficiency, absorption rate, energetic budget, organic matter, chlorophyll *a*, Marennes-Oléron bay.

Résumé

Cette étude d'écophysiologie a été réalisée sur l'huître japonaise (*Crassostrea gigas*) cultivée en baie de Marennes-Oléron (France) en mai 1992. Les mesures sont effectuées dans des conditions alimentaires naturelles au cours de trois cycles de mesure (a, b, c) à des coefficients de marée de 49, 57 et 88. La matière particulaire totale est mesurée en continu durant les cycles de marée. La fonction de consommation est calculée selon une nouvelle formulation prenant en compte un « échappement particulaire » précédant le tri pré-ingestif et représentant une perte passive de particules de petites tailles entraînées par la masse d'eau à travers le filtre branchial. La comparaison des fonctions de consommation et d'absorption de la matière organique totale et de la chlorophylle *a*, montre des différences significativement supérieures pour la charge particulaire de 55 mg.l⁻¹ (c) comparée aux autres conditions (a, b) de charges particulaires inférieures à 30 mg.l⁻¹. La comparaison des coefficients de sélectivité et des taux d'absorption de la chlorophylle *a*, (43,3 et 81,6%), respectivement, supérieurs à ceux de la matière organique totale (33,4 et 68,7%), respectivement, montre le tri de la matière organique effectué par l'huître. Le bilan énergétique calculé

prend en compte le matériel d'origine phytoplanctonique et le matériel organique total. Les potentiels de croissance ainsi obtenus de 0,88-11,60 et 47,60 J.h⁻¹.g⁻¹ respectivement pour les conditions à 13,5-28,9 et 54,6 mg.l⁻¹ de charge particulaire totale, traduisent une forte variabilité journalière d'énergie disponible pour la production organique dans le milieu naturel. Ces résultats sont cohérents avec les résultats de croissance d'huîtres en élevage dans la baie de Marennes-Oléron.

Mots-clés : *Crassostrea gigas*, consommation, absorption, bilan énergétique, matière organique, chlorophylle *a*, baie de Marennes-Oléron.

INTRODUCTION

L'étude de l'écophysologie de l'huître japonaise *Crassostrea gigas* en baie de Marennes-Oléron est étroitement associée à celle d'un écosystème littoral connaissant de grandes fluctuations de turbidité (Héral *et al.*, 1983; Deslous-Paoli et Héral, 1984). Les études sur la physiologie des bivalves ont généralement été effectuées en laboratoire, en-dessous du seuil de production de pseudo-fécès (Widdows *et al.*, 1979; Griffiths, 1980) à partir de bivalves acclimatés à un aliment spécifique dont la qualité est contrôlée, et la fraction minérale généralement faible (Bayne, 1983; Navarro et Iglesias, 1993). Dans les écosystèmes littoraux, la quantité et la qualité de nourriture disponible pour les mollusques, présentent de fortes variabilités qui peuvent modifier leurs comportements physiologiques (Oviatt et Nixon, 1975; Widdows *et al.*, 1979; Héral *et al.*, 1980; Riaux et Douvill, 1980; Sinclair *et al.*, 1981; Soletchnik *et al.*, 1991). Ainsi, par exemple, Winter (1976) et Widdows *et al.* (1979) ont montré comment la vase en suspension « stimulait » la croissance de *Mytilus edulis*.

Les calculs classiques de bilans énergétiques réalisés en laboratoire, ne permettent généralement pas d'évaluer correctement la croissance (potentiel de croissance) des mollusques filtreurs. Les mesures instantanées n'intègrent pas la variabilité qualitative et quantitative de la turbidité d'un écosystème intertidal, ni la diversité des processus biologiques (Héral *et al.*, 1980; Raillard *et al.*, 1993).

L'originalité de cette étude réside dans la prise en compte d'une nouvelle formulation de la fonction de consommation. L'intégration de la qualité alimentaire est faite grâce au suivi en continu de la turbidité et de la fluorescence du milieu au cours des cycles de marée (Razet *et al.*, 1990). La conversion énergétique de la matière organique, permet de comparer les potentiels de croissance (Warrens et Davis, 1967) aux données de production (Winberg, 1960; Lucas, 1982) de *Crassostrea gigas*, dans le bassin de Marennes-Oléron (Héral *et al.*, 1983; Deslous-Paoli et Héral, 1984). Une nouvelle évaluation est ainsi faite des estimations antérieures du bilan énergétique de *Crassostrea gigas*. Les premières approches du bilan énergétique ont été réalisées au cours de cycles annuels en 1979 et 1980 en convertissant le gain de biomasse en énergie par des mesures à la bombe calorimétrique (Héral *et al.*, 1983; Deslous-Paoli et Héral, 1984), puis à travers le contrôle et la mesure du matériel consommé par

l'huître (Deslous-Paoli *et al.*, 1987; et Deslous-Paoli *et al.*, 1992). Razet *et al.* (1990) ont montré le tri pré-ingestif (palpes et branchies) de la matière organique chez cette espèce.

La période printanière est retenue pour cette étude afin d'associer les mesures physiologiques à une période de forte croissance et de la comparer avec les valeurs de potentiel de croissance du bilan énergétique (Deslous-Paoli et Héral, 1984).

Enfin, parmi les mollusques bivalves, peu d'études physiologiques traitent simultanément des bilans énergétiques calculés sur la base de la matière organique totale et de la chlorophylle *a*. Pour la moule, *Mytilus edulis*, on peut noter les travaux réalisés sur l'absorption de la chlorophylle *a* et phéopigments (Hawkins *et al.*, 1986; Prins *et al.*, 1991) et chez l'huître *Crassostrea virginica* sur l'assimilation de différentes algues de culture (Romberger et Epifanio, 1981).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude est conduite dans le bassin de Marennes-Oléron sur le site conchylicole du Chapus (Charente-Maritime) (fig. 1), où le protocole expérimental permet d'utiliser des caractéristiques de nourriture proches de celles du milieu naturel (Razet *et al.*, 1990; Soletchnik *et al.*, 1991) (fig. 2).

Le budget énergétique printannier de *C. gigas* a été évalué les 27, 28 mai et 1^{er} juin 1992 au cours de 3 cycles de marées (coefficients de marée de 49, 57 et 88). Ces trois cycles constituent ainsi les trois conditions expérimentales, notées respectivement a, b, c. Les fonctions physiologiques (consommation, ingestion, absorption et respiration) sont évaluées individuellement sur 10 huîtres. Deux enceintes expérimentales supplémentaires sont utilisées en tant que témoins d'entrée d'eau et de sédimentation. En entrée et sortie des cellules expérimentales (Barillé *et al.*, 1993) (fig. 2), sont échantillonnées et estimées par pesée, la matière particulaire totale (MPT) (mg.l⁻¹), minérale (MIP) (mg.l⁻¹) et organique (MOP) (mg.l⁻¹). Cette dernière est déterminée par la perte au feu à 450°C. Les concentrations en chlorophylle *a* (chl.*a*) (µg.l⁻¹), phéophytine (phéo) (µg.l⁻¹), carbone (C) (mg.l⁻¹) et azote (N) (mg.l⁻¹) sont estimées selon Razet *et al.* (1990). Les mêmes analyses sont effectuées sur les fécès (f) et pseudofécès (pf) recueillis

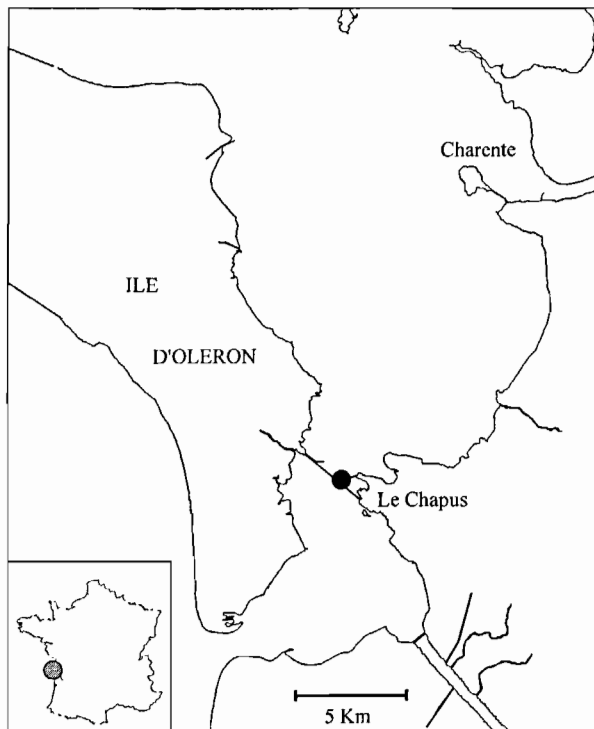


Figure 1. – Situation géographique du site expérimental dans le bassin de Marennes-Oléron, sur la côte atlantique.
Experimental area in the Marennes-Oléron bay (Atlantic coast).

individuellement et de façon exhaustive toutes les heures.

Afin de quantifier l'apport alimentaire variable du milieu naturel (fig. 3), des enregistrements en continu de la turbidité et de la fluorescence sont réalisés au moyen d'un néphélomètre et d'un fluorimètre associés à un système d'acquisition de données en continu. Une calibration est effectuée toutes les heures par des mesures discrètes de la matière particulaire totale (MPT), de la chlorophylle *a* et de la phéophytine.

Le tableau 1 présente la liste des abréviations utilisées dans la définition des fonctions physiologiques.

La fonction de consommation est calculée à partir de la matière inorganique (MIP) utilisée comme traceur, en considérant une conservation intégrale de matière entre la fraction consommée, et celle mesurée au niveau des fécès et pseudofécès; $MIP_{(f, pf)}$ et $MOP_{(f, pf)}$ sont exprimés en $mg.h^{-1}.ind^{-1}$.

Généralement, le calcul de la fonction de consommation CO de l'élément E (CO_E) ($mg.h^{-1}.ind^{-1}$) est le suivant (Deslous-Paoli *et al.*, 1987):

$$CO_E = MIP_{(f+pf)} \cdot E_e / MIP_e \quad (1)$$

E_e , et MIP_e représentent les concentrations en entrée (e) de l'élément (E) pris en compte, comparée à la concentration en minéral (MIP). « E » peut être

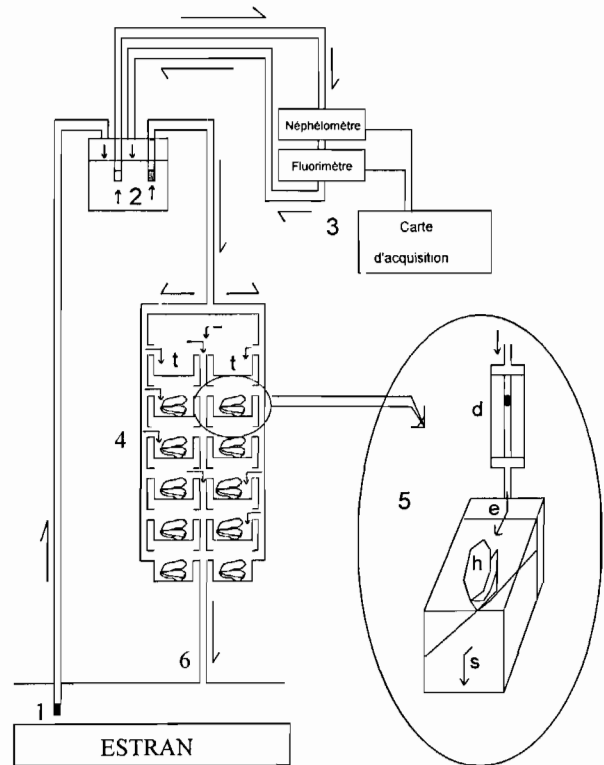


Figure 2. – Protocole expérimental. 1 : Prise d'eau de mer sur l'estran (pompe). 2 : Bac de distribution de l'eau de mer (pompe). 3 : Mesure en continu de la néphélogétrie et de la fluorescence. Acquisition sur micro-ordinateur. 4 : Cellules de mesure des fonctions physiologiques. t : Cellule témoin (sans huître). 5 : Détail d'une cellule de mesure; d : Débitmètre en entrée de la cellule. e : Arrivée d'eau; s : Sortie d'eau; h : Huître; 6 : Effluents.

Experimental set-up. 1: Sea water input (drom pump); 2: Sea water distribution tank (from pump). 3: Continuous turbidity and fluorimetry monitoring (micro-computer). 4: Set of experimental chambers for physiological measurements. t: Control (without oyster). 5: Detail of a chamber; d: Flow-meter, e: Inflow, s: Outflow, h: Oyster, 6: Output sea-water.

la matière organique totale, la chlorophylle *a*, ou la phéophytine.

Dans notre étude, nous considérons le temps de transit de la nourriture dans le calcul de cette fonction. Le temps de transit digestif est déterminé par l'adjonction pendant 15 min de l'algue *Tetraselmis suecica* qui sert de traceur par marquage des fécès d'une coloration verte. Le temps d'apparition des fécès bruns, caractéristiques de la nourriture naturelle permet de déterminer le temps de transit de cet aliment et de recalculer ainsi les biodépôts récoltés avec la qualité initiale de l'eau. Ce temps de transit a été estimé à 97 ± 12 minutes au cours de nos expérimentations. Par conséquent, la consommation de l'élément E est calculée selon la formule suivante:

$$CO_E = [MIP_{pf} \cdot T_t] + [MIP_f \cdot T_t] \quad (2)$$

où MIP_f et MIP_{pf} sont les productions horaires minérales de fécès et pseudo-fécès, et T la teneur

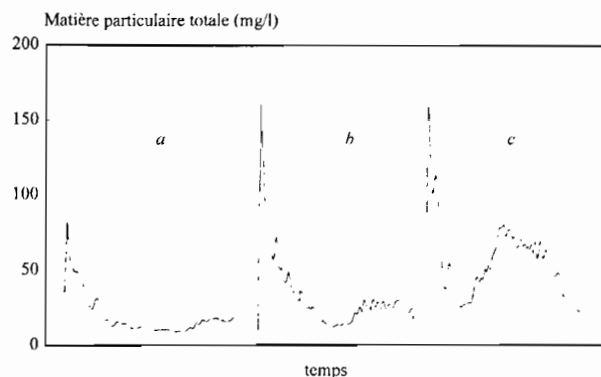


Figure 3. – Évolution de la matière particulaire totale au cours des trois cycles de marée caractérisant les trois conditions expérimentales : a, b (mortes-eaux) et c (vives-eaux).

Total particulate matter during the tidal cycles of the three experimental conditions a, b (neap tide) and c (spring tide).

de l'élément consommé durant la période (t) de production des fécès ou de pseudo-fécès. La période de collecte des fécès est décalée de la période de collecte des pseudo-fécès de la durée de transit de l'aliment dans le tube digestif.

La teneur de l'aliment dans le matériel consommé (T), est calculé à partir des formules conventionnelles de consommation de l'élément E et de la matière inorganique MIP :

$$T = CO_E / CO_{MIP} \quad (3)$$

avec,

$$CO_E = (E_e - E_s) \cdot d \quad (4)$$

$$CO_{MIP} = (MIP_e - MIP_s) \cdot d \quad (5)$$

où d représente le débit ($l \cdot h^{-1}$).

Soit,

$$T = (E_e - E_s) / (MIP_e - MIP_s) \quad (6)$$

Ainsi, la formule (1) prend en compte la teneur en élément (MOP ou Chl.a) dans l'eau en entrée des cellules de mesure et la formule (2), dans l'eau réellement consommée par l'huître. De plus, la formule (2) prend en considération le temps de transit intestinal dans les calculs des fonctions digestives.

L'ingestion I_E ($mg \cdot h^{-1} \cdot ind^{-1}$) et l'absorption A_E ($mg \cdot h^{-1} \cdot ind^{-1}$) sont calculées par :

$$I_E = CO_E - pf_E \quad (7)$$

et,

$$A_E = I_E - f_E \quad (8)$$

L'efficacité de sélection (ES), est calculée par la formule suivante :

$$ES = (1 - [(E_{pf} / MIP_{pf}) / (E_{(e-s)} / MIP_{(e-s)})]) \cdot 100 \quad (9)$$

Tableau 1. – Définition des paramètres utilisés (unités).

Usual parameters (units).

Hydrologie et Biodépôts	
MPT	Matière particulaire totale ($mg \cdot l^{-1}$)
MOP	Matière organique particulaire ($mg \cdot l^{-1}$)
MIP	Matière inorganique particulaire ($mg \cdot l^{-1}$)
C	Carbone de la matière organique ($mg \cdot l^{-1}$)
N	Azote de la matière organique ($mg \cdot l^{-1}$)
Chl. a	Chlorophylle a ($\mu g \cdot l^{-1}$)
Phéo	Phéophytine a ($\mu g \cdot l^{-1}$)
E_f	Production de l'élément E dans les fécès ($mg \cdot h^{-1}$)
E_{pf}	Production de l'élément E dans les pseudo-fécès ($mg \cdot h^{-1}$)
e	Entrée des cellules de mesure physiologique
s	Sortie des cellules de mesure physiologique
E	Concentration de l'élément E (MOP, Chl. a ou Phéo) ($\mu g \cdot l^{-1}$ ou $mg \cdot l^{-1}$)
Fonctions physiologiques	
t	Temps de collecte des pseudo-fécès et des fécès (min)
t'	Temps de transit de l'aliment dans le tractus digestif (min)
CO_E	Consommation de l'élément E ($mg \cdot h^{-1}$)
$MIP_{(f+pf)}$	Production de matière inorganique particulaire dans les fécès et les pseudo-fécès ($mg \cdot h^{-1}$)
MIP_e	Concentration de matière inorganique particulaire dans les cellules de mesures physiologiques ($mg \cdot l^{-1}$)
I	Ingestion ($mg \cdot h^{-1}$)
A	Absorption ($mg \cdot h^{-1}$)
ES	Efficacité de sélection (%)
TA	Taux d'absorption (%)
P	Production ($mg \cdot h^{-1}$) ou ($\mu g \cdot h^{-1}$)
R	Respiration ($mg \ O_2 \cdot h^{-1}$)

où E_{pf} est la production de l'élément E dans les pseudo fécès ($\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{ind}^{-1}$).

Le taux d'absorption (TA) est calculé comme le rapport de la matière absorbée sur la matière ingérée :

$$\text{TA} = A_E/I_E \quad (10)$$

La respiration (R) est mesurée à l'aide d'une sonde oxymétrique « Orbisphère » (Orbisphère Laboratories). La valeur énergétique prise en compte est de 0,45 joules par μmoles d' O_2 . Une standardisation des mesures de consommation et de respiration est effectuée au moyen de la relation d'allométrie définie par Bayne et Newell (1983):

$$X_{\text{std}} = X \cdot (W_{\text{std}}/W)$$

où, X est la fonction de filtration ou de respiration et W le poids sec de l'huître. ($W_{\text{std}} = 1 \text{ g}$).

Les coefficients d'allométrie sont de 0,800 et de 0,439 respectivement pour la respiration et la filtration (Bougrier *et al.*, 1995).

Le potentiel de croissance (P) est estimé selon la formule suivante ($\text{J}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$) (Lucas, 1982)

$$P = A - R \quad (11)$$

Les calculs énergétiques sont effectués en distinguant au niveau du matériel organique, le matériel phytoplanctonique vivant auquel est associé le coefficient énergétique de $23,5 \text{ J}\cdot\text{mg}^{-1}$ (Bayne *et al.*, 1985), et le matériel organique d'origine détritique pour lequel est associé le coefficient de $3,6 \text{ J}\cdot\text{mg}^{-1}$ (Héral *et al.*, 1980). Le matériel phytoplanctonique est converti en équivalent carbone (C) par le coefficient 60 (Strickland, 1960) puis en équivalent organique (MOP), par le coefficient 2,14 (Widdows *et al.*, 1979).

Tableau 2. – Qualité alimentaire de l'eau de mer du milieu naturel durant les trois conditions expérimentales a, b et c (a : Condition de mortes-eaux à coefficient 49; b : Condition de mortes-eaux à coefficient 57; c : Condition de vives-eaux à coefficient 88).

Nutritive qualities of the natural sea water during the experimental conditions a, b and c (a: Neap tide condition: 49; b: Neap tide condition: 57; c: Spring tide condition: 88).

Condition alimentaire	a	b	c
MPT ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$)	13,5	28,9	54,6
(mini)-(maxi)	(9,1)-(82,6)	(9,8)-(163,2)	(22,4)-(161,0)
MIP ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$)	9,42	21,62	43,03
MOP ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$)	4,04	7,32	11,58
MOP/MPT (%)	30,0	25,3	21,2
Carbone ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$)	2,21	2,27	2,87
Azote ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$)	0,34	0,29	0,38
Chl. a ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$)	2,49	4,17	2,86
Phéo ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$)	0,43	1,33	2,25
Taux de matière organique dans l'eau de mer déterminée par la perte au feu à 450°C (%)	30,0	25,3	21,2
Taux de matière organique dans l'eau de mer déterminée par le carbone (%)	33,2	15,8	10,6
Taux de matière organique d'origine phytoplanctonique vivant dans l'eau de mer (%)	2,24	2,16	0,63
Taux de matière organique d'origine phytoplanctonique détritique dans l'eau de mer (%)	0,39	0,56	0,50

RÉSULTATS

Conditions trophiques

L'évolution de la concentration de la matière particulaire totale (*fig. 3*) permet d'évaluer la variabilité de la concentration de la matière particulaire au cours des cycles de marée et également en fonction du type de marée (vives-eaux c; et mortes-eaux a et b). La teneur de la matière en suspension est dépendante des courants de marée, à la base du transport des masses d'eau et des processus d'érosion et de sédimentation.

Les valeurs de la matière particulaire varient en moyenne de 13,5 à 54,6 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$, avec des valeurs supérieures à 150 $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ pendant les marées de vives-eaux (*fig. 3* et *tabl. 2*). Le taux de matière organique dans l'eau de mer (MOP/MPT) varie de 30% en mortes-eaux (a), à 21% en vives-eaux (c). Les valeurs de carbone représentent 5 à 14% de la matière particulaire organique, et l'azote, moins de 1,7%. La concentration en chlorophylle a est comprise entre 2,5 et 5,2 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ (*tabl. 2*). Ces valeurs de chlorophylle a sont des concentrations moyennes pour un mois de mai, qui ne révèlent pas un bloom phytoplanctonique particulier (Héral *et al.*, 1980). Cependant, les rapports C/N de la matière organique compris entre 6,5 et 7,8, reflètent une condition phytoplanctonique printanière (Hawkins et Bayne, 1985). Le phytoplancton vivant peut atteindre 2,2% du seston total (*tabl. 2*).

Physiologie de l'huître

La consommation (CO) varie dans un rapport de 1 à 10 pour la matière minérale et de 1 à 5 pour la matière organique entre les trois conditions alimentaires. Ce rapport devient proche de 3 pour la chlorophylle et voisin de 2 pour les phéopigments (*tabl. 3*).

Tableau 3. – Consommation, ingestion et absorption comparées de la matière inorganique particulaire (MIP), organique particulaire (MOP), la chlorophylle *a* (chl. *a*) et de la phéophytine (phéo). a: Condition de mortes-eaux à coefficient 49; b: Condition de mortes-eaux à coefficient 57; c: Condition de vives-eaux à coefficient 88.

Comparative consumption, ingestion and absorption rate of the inorganic particulate matter (MIP), organic particulate matter (MOP), chlorophyll a (chl. a) and pheophytin (phéo). a: Neap tide condition: 49; b: Neap tide condition: 57; c: Spring tide condition: 88.

Condition alimentaire	Consommation			Ingestion			Absorption (*)			Absorption (**)		
	a	b	c	a	b	c	a	b	c	a	b	c
MIP (mg.h ⁻¹)	15,61 (3,03)	39,12 (14,5)	150,5 (20,0)	8,58 (1,56)	10,66 (2,99)	20,06 (2,56)	0	0	0	0	0	0
MOP (mg.h ⁻¹)	5,39 (0,94)	9,86 (3,65)	27,44 (3,40)	3,47 (0,74)	5,71 (2,29)	15,19 (2,42)	1,91 (0,58)	3,87 (2,05)	12,65 (2,21)	3,87 (0,88)	10,20 (3,41)	31,82 (3,52)
Chl. <i>a</i> (µg.h ⁻¹)	4,40 (0,97)	5,80 (2,32)	13,11 (1,63)	3,18 (0,77)	3,99 (1,66)	6,90 (1,44)	2,73 (0,67)	3,30 (1,48)	5,26 (1,33)	1,93 (0,32)	2,28 (1,10)	6,12 (1,39)
Phéo (µg.h ⁻¹)	3,39 (0,81)	4,82 (1,81)	7,55 (0,90)	-1,05 (1,14)	-2,93 (1,06)	0,86 (1,21)	-11,90 (4,91)	-13,92 (2,14)	-8,18 (2,33)	-12,96 (3,72)	-13,68 (11,6)	-4,35 (1,93)

(*) Absorption issue de la consommation calculée à partir de la formule 2; (**) Absorption issue de la consommation calculée à partir de la formule 1. (...) intervalle de confiance sur les moyennes.

(*) Absorption resulting from consumption is calculated from formula 2; (**) Absorption resulting from consumption is calculated from formula 1 (...) mean confidence limits.

L'ingestion (tabl. 3) suit la même tendance que la consommation entre la condition a de marée de mortes-eaux et faible charge sestonique et la condition c de vives-eaux et forte charge sestonique. Elle varie de 3,5 à 15,2 mg.h⁻¹.g⁻¹ pour la matière organique totale, et de 3,2 à 6,9 µg.h⁻¹.g⁻¹ pour la chlorophylle *a*. Le calcul de l'ingestion de phéophytine donne un résultat négatif ou voisin de zéro pour les 3 conditions alimentaires a, b et c.

Les conséquences de la prise en compte de l'une ou l'autre des deux formules de calcul de la consommation (formules 1 et 2) sont comparées au niveau de l'absorption (tabl. 3).

La comparaison des deux formules permet de vérifier que l'absorption de matière organique totale est surestimée d'un rapport 2 à 3 quand le taux de MOP considéré est celui de l'eau de mer. La valeur de 12,65 mg.h⁻¹.g⁻¹ pour la condition de vives-eaux (c), atteint 31,82 mg.h⁻¹.g⁻¹ quand le calcul de l'absorption dérive de la formule de consommation (1). Par contre, les absorptions de la chlorophylle *a* et de la phéophytine ne sont pas significativement différentes dans les 2 cas de calcul. L'absorption de la chlorophylle *a* est comprise entre 2,7 et 5,3 µg.h⁻¹.g⁻¹ (tabl. 3).

L'efficacité de sélection augmente pour la matière organique avec les fortes charges sestoniques, soit de la condition de faibles charges sestoniques (a) à la condition de fortes charges (c), de 24 à 46%. La différence est significative entre les conditions a, b et c. L'efficacité de sélection est comprise entre 35 et 51% pour la chlorophylle *a* sans différence significative entre les conditions.

Le taux d'absorption évolue significativement de 55 à 83% pour la matière particulaire totale (MOP) entre les conditions de marée de mortes-eaux (a) et la

condition de marée de vives-eaux (c). Il est compris entre 76 et 86% pour la chlorophylle *a*, sans différence significative entre les conditions, et est négatif pour la phéophytine (tabl. 4).

Tableau 4. – Efficacité de sélection et taux d'absorption de la matière organique particulaire (MOP), de la chlorophylle *a* (chl. *a*) et de la phéophytine. (...) intervalle de confiance sur les moyennes.

Compared selection efficiency and absorption of the organic particulate matter (MOP). Chlorophyll a (chl. a) and pheophytin. (...) mean confidence limits.

Condition alimentaire	Efficacité de sélection (%)			Taux d'absorption (%)		
	a	b	c	a	b	c
MOP	24,54 (8,90)	29,03 (6,25)	46,63 (5,10)	55,01 (13,8)	67,78 (26,8)	83,28 (12,5)
Chl. <i>a</i>	51,10 (8,4)	35,21 (12,81)	43,56 (8,47)	85,85 (20,4)	82,71 (32,8)	76,23 (15,2)
Phéophytine	<0	<0	<0	<0	<0	<0

La respiration mesurée individuellement ne laisse pas apparaître de différences significatives entre les conditions. Les valeurs moyennes de consommation d'oxygène sont de 9,2, 7,6 et 8,2 mg O₂ h⁻¹.g⁻¹, soit 13,0, 10,7 et 11,5 J.h⁻¹.g⁻¹ respectivement pour les conditions a, b et c.

Potentiel de croissance

Le potentiel de croissance est calculé sur la base de la matière organique absorbée, d'origine phytoplanctonique et détritique (tabl. 5). L'énergie absorbée au cours des différents cycles de marée

correspond aux différentes conditions alimentaires. Elle varie de 14 à 59 J.h⁻¹.g⁻¹ selon les conditions. Les mesures du potentiel de croissance sont ainsi de 0,9-11,6 et 47,6 J.h⁻¹.g⁻¹ respectivement pour les conditions a, b et c, de marées de mortes-eaux (a et b) et de vives-eaux (c) (tabl. 5).

Tableau 5. – Absorption de la matière organique avec prise en compte de la proportion d'origine détritique et phytoplanctonique dans le calcul du potentiel de croissance de *Crassostrea gigas*.

Organic matter absorption considering the detrital and living parts of this matter to calculate Crassostrea gigas scope for growth.

Qualité alimentaire	a	b	c
Absorption de MOP (mg.h ⁻¹)	1,91	3,87	12,65
Absorption de chl. <i>a</i> (µg.h ⁻¹)	2,73	3,30	5,26
Absorption de MOP d'origine phytoplanctonique (mg.h ⁻¹)	0,35	0,42	0,68
Absorption de MOP d'origine détritique (mg.h ⁻¹)	1,56	3,45	11,97
Énergie totale absorbée (J.h ⁻¹)	13,84	22,29	59,07
Potentiel de croissance (J.h ⁻¹)	0,88	11,60	47,60

DISCUSSION

La mesure de consommation mesurée par la méthode des biodépôts (Deslous-Paoli *et al.*, 1987; Prins *et al.*, 1991) utilisé dans le cadre de cette étude suppose une parfaite conservation de la matière inorganique dans les biodépôts (Sato *et al.*, 1964; Schneider et Flatt, 1975).

Le taux de sélection de chlorophylle *a* [100/(100-ES)] est de 2 (Prins *et al.*, 1991) ou 1,7-2,4 (Prins et Smaal, 1989) pour la moule *Mytilus edulis*, et 2,8 pour la coque *Cerastoderma edule* (Prins *et al.*, 1991). Il est compris entre 1,5 et 2,0 dans le cas de cette expérience. Le rejet préférentiel de la phéophytine illustré par les valeurs négatives de l'efficacité de sélection (tri), confirme les travaux de Pastoureaud (comm. pers.) obtenues sur la même espèce et sur le même site géographique. Dans une situation expérimentale d'alimentation par des algues de culture, l'efficacité de sélection de phéophytine *a* devient positif. Les cellules algales en cours de dégradation, dont provient ce traceur pigmentaire, seraient d'une qualité alimentaire supérieure au matériel détritique dont est issue la phéophytine du milieu naturel, et rejeté par les huîtres. Dans cette étude, malgré un tri pré-ingestif (palpes et branchies) positif de la chlorophylle *a*, démontré par les valeurs d'efficacité de sélection pour les trois conditions, celle-ci est dégradée par acidification en phéophytine *a* au cours du transit digestif. Dans ce cas, le coefficient de digestibilité de la chlorophylle *a* est positif, mais celui de la phéophytine, négatif. Ce résultat se rapproche de celui de Prins *et al.* (1991) qui notent pour la coque *Cerastoderma edule*, un rejet préférentiel des phéophytines et un tri positif (36-92%) de la chlorophylle *a*. Cette dégradation de la chlorophylle *a* en phéophytine, par acidification dans

le tractus digestif, conduit à surestimer l'absorption par les huîtres du matériel organique vivant.

L'efficacité de tri de la matière organique particulaire (MOP) augmente avec la charge minérale. Les résultats entre les deux types de mesure de l'absorption mettent bien en évidence l'importance de la fonction d'échappement présentée par Barillé *et al.* (1993). Cette étude montre combien la prise en compte de cette nouvelle fonction réduit d'un facteur 2-3 la quantité de matière organique absorbée. Ce nouveau concept permet une meilleure corrélation entre les valeurs de potentiel de croissance obtenues en laboratoire, aux données de production. Deux hypothèses peuvent être émises pour expliquer ces résultats obtenus sur des suivis d'élevage. L'échappement concernerait des particules de taille inférieure ou égale à 9 µm (Barillé *et al.* 1993) constituées de matière inorganique et principalement d'argile. Dans ce cas, le biais de surestimation de la matière organique déterminé par la méthode de la « perte au feu », et causé par la perte à 450°C d'eau de constitution des argiles (Dankers et Laane, 1983), expliquerait la différence de résultats de l'absorption calculée à partir des formules de consommation (1) et (2). La deuxième hypothèse considère que l'échappement porte essentiellement sur la matière organique de type détritique, car l'échappement ne concerne pas le matériel chlorophyllien. De ce fait, cette fraction détritique soumise à l'échappement n'est pas à prendre en compte lors du calcul du potentiel de croissance puisqu'elle n'est pas « consommée » par le bivalve. Si d'autres études sont nécessaires pour conforter l'une de ces hypothèses, un résultat essentiel de cette étude est de mettre en évidence la nécessité d'utiliser la mesure d'absorption qui prend en compte l'échappement, dans le calcul du potentiel de croissance.

Bien que les effets liés à l'enrichissement minéral de la matière en suspension soient souvent controversés (Winter, 1976; Murken, 1976; Widdows *et al.*, 1979), la condition alimentaire à 43 mg.l⁻¹ de matière minérale, induit un taux d'absorption de la matière organique, significativement supérieur aux autres conditions expérimentales. Murken (1976) et Winter (1976) émettent plusieurs hypothèses dont une plus grande surface offerte aux bactéries pour l'absorption de la matière organique dissous, ou l'action mécanique de broyage rendu possible par le matériel inorganique.

La chlorophylle *a* absorbée est convertie en équivalent matière organique (MOP) à l'aide des coefficients de Strickland (1960) et de Widdows *et al.* (1979). Le choix du coefficient de conversion énergétique de la matière organique peut être controversée. En effet, si la valeur énergétique d'un milligramme de phytoplancton vivant est proche du coefficient de Widdows (Romberger et Epifanio, 1981; Whyte, 1987), la fraction organique complémentaire doit probablement être associée à un coefficient de conversion inférieur, ajusté à un matériel organique moins facilement dégradable dans le tractus digestif

Tableau 6. – Résultats comparés du bilan énergétique de l'huître japonaise *Crassostrea gigas* (en $J.h^{-1}.g^{-1}$).

Compared scope for growth of the Japanese oyster Crassostrea gigas (in $J.h^{-1}.g^{-1}$).

Énergie consommée	Énergie des bio-dépôts	Énergie absorbée	Références
37,4	34,5	2,9	Héral et al., 1983 (1)
36,5	26,9	9,5	Deslous-Paoli et Héral, 1984 (2)
665,0	511,0	154,0	Deslous-Paoli et al., 1987 (3)
343,5	76,9	266,5	Deslous-Paoli et al., 1992 (4)
84,7	53,0	31,7	Cette étude (5)

de l'huître. Ce coefficient est de $3,6 J.mg^{-1}$ pour la matière organique détritique (Héral et al., 1980) et de $23,5 J.mg^{-1}$ pour la matière organique d'origine phytoplanctonique vivante (Bayne et al., 1985). Le potentiel de croissance, après une prise en compte de l'énergie du catabolisme respiratoire est dans ces conditions de 0,88, 11,16 et $47,60 J.h^{-1}.g^{-1}$ respectivement pour les conditions a, b et c. Dans cette situation, la contribution énergétique alimentaire de la matière végétale vivante serait comprise entre 16 et 42 % illustrant bien ainsi l'importance accordée au phytoplancton dans la croissance de l'huître.

Toutefois, à travers le tri pré-ingestif (palpes et branchies) et l'efficacité de digestion, mesurée par le coefficient de digestibilité, une sélection organique est mise en évidence. La qualité organique augmente au cours des différents processus physiologiques liés à la nutrition. Sa valeur énergétique est alors proche de celle d'un milligramme de constituants biochimiques élémentaires (protides, lipides et glucides), soit $20-24 J.mg^{-1}$ (Widdows et al., 1979). Cette hypothèse pourrait être vérifiée par la mesure énergétique directe à la bombe calorimétrique des fécès et pseudo-fécès.

Les bilans énergétiques, calculés sur la base de la matière organique, issus des données de terrain à travers 2 cycles annuels (1979 et 1980) (Héral et al., 1983; Deslous-Paoli et Héral, 1984), donnent des résultats d'énergie absorbée de 3 à $10 J.h^{-1}.g^{-1}$, des gains de production similaires d'environ $2 J.h^{-1}.g^{-1}$, et des valeurs de consommation de $37 J.h^{-1}.g^{-1}$ [tabl. 6, (1), (2)]. Les mesures de potentiel de croissance, obtenues par mesures physiologiques, *in situ* ou *in vitro* conduisent à des estimations de potentiel de croissance non extrapolables à des valeurs de production de biomasse d'huîtres [tabl. 6 (3), (4)] (Deslous-Paoli et al., 1987, 1992).

De 1985 à 1987, la plus forte production de biomasse d'huîtres dans le bassin de Marennes-Oléron se situe entre mai et juin avec des valeurs maximales de 0,3-0,4 g par mois (Deslous-Paoli et Héral, 1984). La valeur énergétique moyenne, allouée à la production organique est alors de $17-36 J.h^{-1}.g^{-1}$. En mai, la production moyenne est de $15 J.h^{-1}.g^{-1}$. Ces valeurs sont comparables aux résultats des conditions expérimentales B et C [tabl. 6 (5)]. De même, Gilfillan

et Vandermulen (1978), Bayne et Worrall (1980), Thompson et MacDonald (1991) ne notent pas de différences essentielles entre production et potentiel de croissance pour la moule *Mytilus edulis* ou le bivalve *Mya arenaria*. La présente étude tient compte de la part d'énergie d'origine détritique et phytoplanctonique, induisant des résultats proches des données de terrain en période printanière, mais assez éloignés des valeurs moyennes annuelles de production [tabl. 6 (1), (2)].

En conclusion, les résultats obtenus sont globalement cohérents avec les résultats de croissance de l'huître en élevage. Toutefois, on note la grande variabilité dans un rapport 1:5 des valeurs mesurées du potentiel de croissance. Cette grande variabilité de réponse physiologique est associée à celle des milieux estuariens. La consommation varie, modulée par la quantité et la qualité de l'aliment disponible, le long d'un cycle de marée, au fil des cycles et des saisons.

Le biais associé à la matière minérale lors de la mesure par la perte au feu (Dankers et Laane, 1983) peut induire une erreur importante sur la mesure de la matière organique totale. La prise en considération de la teneur organique (ou d'un autre élément) de l'eau consommée, dans le calcul de l'absorption, est une démarche nouvelle qui précise considérablement les valeurs d'absorption. Enfin, un effort de recherche doit porter sur le choix des coefficients de conversion énergétiques. Un suivi énergétique de la matière organique des fécès ou pseudo-fécès pourrait contribuer à en préciser les valeurs.

RÉFÉRENCES

- Barillé L., J. Prou, M. Héral, S. Bougrier 1993. No influence of food quality, but ration-dependent retention efficiencies in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **171**, 91-106.
- Bayne B. L., C. M. Worrall 1980. Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **3**, 317-328.
- Bayne B. L., R. C. Newell 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In: *The Mollusca*, vol. 4, part. 1, Wilbur K. M., A. S. Salenddin eds. Academic Press, London, 407-513.
- Bayne B. L., D. A. Brown, K. Burns, D. R. Dixon, A. Ivanovici, D. R. Livingstone, D. M. Lowe, M. N. Moore, A. R. D. Stebbing, J. Widdows 1985. The effect of stress and pollution on marine animals. Praeger. Publishing Company, 384 p.
- Bougrier S., P. Geairon, J. M. Deslous-Paoli, C. Bacher, G. Jonquères 1995. Allometric relationships and effects of temperature on clearance and oxygen consumption rates of *Crassostrea gigas*. *Aquaculture* **134**, 143-154.
- Dankers N., R. Laane 1983. A comparison of wet oxidation and loss on ignition of organic material in suspended matter. *Environ. Tech. Lett.* **4**, 283-290.
- Deslous-Paoli J. M., M. Héral 1984. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* de 1 an et la nourriture

- potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole. *Haliotis* **14**, 79-90.
- Deslous-Paoli J. M., J. M. Sornin, M. Héral 1987. Variations saisonnières *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. Geairon, S. Bougrier, O. Raillard, M. Héral 1992. Effect of feeding behaviour of *Crassostrea gigas* (bivalve molluscs) on biosedimentation of natural particulate matter. *Hydrobiologia* **231**, 85-91.
- Gilfillan E. S., J. H. Vandermulen 1978. Alterations in growth and physiology of soft-shelled clams, *Mya arenaria* chronically oiled with bunker C from Chedabucto Bay, Nova Scotia, 1970-1976. *J. Fish. Res. Board Can.* **35**, 630-636.
- Griffiths R. J. 1980. Natural food availability and assimilation in the bivalve *Choromytilus meridionalis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **3**, 151-156.
- Hawkins A. J. S., L. Bayne 1985. Seasonal variation in the relative utilization of carbon and nitrogen by the mussel *Mytilus edulis*: budget, conversion efficiencies and maintenance requirements. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **25**, 181-188.
- Hawkins A. J. S., L. Bayne, R. F. C. Mantoura, C. A. Llewellyn 1986. Chlorophyll degradation and absorption throughout the digestive system of the blue mussel *Mytilus edulis* L. *Exp. Mar. Biol. Ecol.* **96**, 213-223.
- Héral M., D. Razet, S. Y. Maestrini, 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. CIEM, C. M. 1980/L: 44, Comité des Mollusques et Crustacés.
- Héral M., J. M. Deslous-Paoli, J. M. Sornin 1983. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole: premières approches. *Océanis* **9**, 169-194.
- Lucas A. 1982. La nutrition des larves de bivalves. *Océanis* **8**, 363-388.
- Murken J. 1976. Feeding experiment with *Mytilus edulis* L. at small laboratory scale. III Feeding of waste organic product from the fish industry of Bremerhaven as a mean of recycling biodegradable wastes. Proc. 10th. Europ. Mar. Biol. Symp., Universa Press. Wettern, 273-284.
- Navarro E., J. I. P. Iglesias 1993. Infaunal filter-feeding bivalves and the physiological response to short-term fluctuations in food availability and composition. In: Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes. R. F. Dame ed. NATO ASI ser. vol. G 33, 25-57.
- Oviatt C. A., S. W. Nixon 1975. Sediment resuspension and deposition in Narragansett bay. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* **3**, 201-217.
- Prins T. C., A. C. Smaal 1989. Carbon and nitrogen budgets of the mussel *Mytilus edulis* (L.) and the cockle *Cerastoderma edule* (L.) in relation to food quality. In: Topics in marine biology. Ros. J. D. ed. *Sci. Mar.* **53**, 477-482.
- Prins T. C., A. C. Smaal, A. J. Pouwer 1991. Selective ingestion of phytoplankton by the bivalves *Mytilus edulis* L. and *Cerastoderma edule* L. *Hydrobiol. Bull.* **25**, 93-100.
- Raillard O., J. L. Deslous-Paoli, M. Héral, D. Razet 1993. Modélisation du comportement nutritionnel et de la croissance de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*. *Oceanol. Acta* **16**, 1-10.
- Razet D., M. Héral, J. Prou, J. Legrand, J. M. Sornin 1990. Variation des productions saisonnières de biodépôts (féces et pseudofécès) de l'huître *Crassostrea gigas* dans un estuaire macrotidal: baie de Marennes Oléron. *Haliotis* **10**, 143-161.
- Riaux C., J. L. Douvill 1980. Short-term variations in phytoplankton biomass in a tidal estuary in the Northern Brittany. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* **10**, 85-92.
- Romberger H. P., C. E. Epifanio 1981. Comparative effects of diets consisting of one or two algal species upon assimilation efficiencies and growth of juvenile oysters, *Crassostrea virginica*. *Aquaculture* **25**, 77-87.
- Sato T., S. Matsumoto, Y. Horiguchi, T. Tsujii 1964. Filtering and feeding rate of the pearl oyster *Pteria (Pinctada) martensii* Dunker, determined with crude silicate as an indicator. *Bull. Jpn. Soc. Sc. Fish.* **30**, 717-722.
- Schneider B. H., W. P. Flatt 1975. The evaluation of feeds through digestibility experiments. Georgia Press University, Athens, 168 p.
- Sinclair M., D. V. Subba Rao, R. Couture 1981. Phytoplankton temporal distributions in estuaries. *Oceanol. Acta* **4**, 239-246.
- Soletchnik P., J. Prou, M. Héral, L. Barillé, D. Razet, L. Guezennec 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. CIEM, C. M. 1991/F:53 Mariculture Shellfish Committee Ref. K: 10 p.
- Strickland J. D. H. 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. *Bull. Fish. Res. Board Can.* **122**, 1-172.
- Thompson R. J., B. A. MacDonald 1991. Physiological integrations and energy partitioning. In: Scallops biology, ecology and aquaculture. S. E. Shumway, Elsevier, 347-376.
- Warren G. E., G. E. Davis 1967. Laboratory studies on the feeding, bioenergetic and growth of fish. In: The biological basis of freshwater fish production. S. D. Gerking, Blackwell eds. Scientific Publication, Oxford, 175-214.
- Whyte J. N. C. 1987. Biochemical composition and energy content of six species of phytoplankton used in mariculture of bivalves. *Aquaculture* **60**, 231-241.
- Widdows J., P. Fieth, C. M. Worrall 1979. Relationships between seston, available food and feeding activity in the common Mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* **50**, 195-207.
- Winberg G. G. 1960. Rate of metabolism and food requirements of fishes. *Trans. Ser. Fish. Can.* **194**, 1-253.
- Winter J. E. 1976. Feeding experiment with *Mytilus edulis* at a small laboratory scale. II The influence of suspended silt in addition to algal suspension on growth. Proc. 10th Europ. Mar. Biol. Symp. 17-23 September 1975, vol. 1, Universa Press Wetteren.