

# Étude expérimentale des niveaux d'utilisation des détritiques dérivés de trois microphytes par le bivalve *Abra ovata* (Philippi)

Détritus  
Ingestion  
Efficacité d'absorption  
Dépositivores  
Bivalves

Detritus  
Ingestion rate  
Absorption efficiency  
Deposit-feeders  
Bivalves

François CHARLES, Jean-Michel AMOUROUX et Antoine GRÉMARE

Laboratoire Arago, Université Paris 6, URA CNRS n°117,  
F-66650 Banyuls-sur-mer, France

Reçu le 10/03/94, révisé le 18/07/94, accepté le 26/07/94

## RÉSUMÉ

Nous avons déterminé expérimentalement les niveaux d'utilisation (*i.e.*, l'ingestion et l'efficacité d'absorption) des détritiques dérivés de trois microphytes (*Nitzschia acicularis*, *Nitzschia* sp. et *Pavlova lutheri*) par le bivalve dépositivore *Abra ovata*. La méthode de marquage utilisée consiste à marquer les microphytes vivants à l'aide de  $^{14}\text{C}$ -bicarbonate. Les cultures sont ensuite lavées, congelées puis lyophilisées. L'analyse de l'évolution temporelle de la radioactivité dans les enceintes témoins montre l'existence: d'une production significative de  $\text{CO}_2$ , et d'une perte rapide de radioactivité sous forme dissoute par le compartiment particulaire. La modélisation des échanges de radioactivité dans les enceintes témoins permet de quantifier ces deux phénomènes, et de calculer la répartition initiale de la radioactivité dans les enceintes expérimentales. La modélisation des transferts de radioactivité dans les enceintes contenant les bivalves permet ensuite d'évaluer l'ingestion et l'efficacité d'absorption de *Abra ovata*. Les ingestions spécifiques moyennes sont comprises entre 0,51 et  $1,08 \cdot 10^{-3} \text{ mgMO} \cdot \text{mgMS}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  pour les détritiques dérivés de *Pavlova lutheri* et de *Nitzschia* sp., respectivement. Les efficacités d'absorption sont comprises entre 10 et 17% pour les détritiques dérivés de *Nitzschia* sp. et de *Pavlova lutheri*, respectivement. Ces valeurs sont plus faibles que celles de la littérature concernant l'efficacité d'absorption des microphytes vivants. Leur comparaison avec les données existantes sur l'efficacité d'absorption d'autres microphytes montre que le passage de l'état « vivant » à l'état « détritique » engendre une baisse de l'efficacité d'absorption dont l'intensité semble affectée par la nature du détritique et (ou) du dépositivore considéré.

## ABSTRACT

Experimental study of the utilization of detritus derived from three microphytes by the bivalve *Abra ovata*.

We measured the utilization (*i.e.*, ingestion and absorption) rates of the detritus derived from three microphytes (*Nitzschia acicularis*, *Nitzschia* sp., and *Pavlova lutheri*) by the deposit-feeding bivalve *Abra ovata*. The labelling procedure consisted in labelling live microphytes with  $^{14}\text{C}$  sodium bicarbonate. The cultures were then rinsed, frozen, and freeze-dried. The analysis of temporal changes in the distribution of radioactivity within the control chambers showed: (1) a significant production of  $^{14}\text{CO}_2$  and (2) a rapid transfer of radioactivity from POM (*i.e.*, detritus) to DOM. Modelling of the exchanges of radioactivity between compartments within the control chambers permitted quantification of these two processes, and computation of the initial distribution of radioactivity. Modelling of the

exchanges of radioactivity between compartments within the experimental chambers containing bivalves permitted computation of ingestion rates and absorption efficiencies. Weight-specific ingestion rates ranged from 0.51 to 1.08  $10^{-3}$  mgOM.mgDW $^{-1}$ .h $^{-1}$  for the detritus derived from *P. lutheri* and *Nitzschia* sp., respectively. Absorption efficiencies were between 10 and 17% for the detritus derived from *Nitzschia* sp. and *P. lutheri*, respectively. These values are lower than those reported in the literature concerning live microphytes. Comparison with other existing data suggests that the transition from live to detritic microphytes induces a reduction in absorption efficiency which appears to be affected by the nature of the detritus and (or) deposit-feeders considered.

*Oceanologica Acta*, 1994. 17, 5, 571-581.

## INTRODUCTION

En zone littorale, une large proportion (*i.e.*, de 10 à 60 %) de la production phytoplanctonique sédimente vers le compartiment benthique (Rudnick et Oviatt, 1986). Ce processus constitue l'un des éléments majeurs de la régulation des niveaux de production des populations d'invertébrés benthiques (Christensen et Kannevorf, 1985). Cette dépendance de l'écosystème benthique pour des apports provenant de la colonne d'eau constitue l'un des deux termes du couplage entre pélagos et benthos. L'autre terme de cette relation correspond à la remise en suspension et à l'augmentation de la production phytoplanctonique associée à la reminéralisation des nutriments au niveau du sédiment (Graf, 1992).

En dépit d'une faible teneur en matériaux structurels complexes (*i.e.*, lignine), il semble qu'un délai de plusieurs semaines soit nécessaire à l'utilisation du phytoplancton sédimenté par les dépositivores benthiques (Rudnick et Oviatt, 1986; Rudnick, 1989). Les causes de ce délai sont encore mal connues (température, anoxie, accumulation d'inhibiteurs dans le sédiment) et peuvent probablement varier géographiquement. Il n'en demeure pas moins que, même en zone littorale où une proportion significative de la production phytoplanctonique peut sédimenter sous forme vivante, une grande partie des apports provenant de la colonne d'eau est utilisée sous forme détritique par les dépositivores benthiques.

Par ailleurs, en zone côtière, la production des microphytes benthiques peut parfois excéder la production phytoplanctonique (Joint, 1978). Les microphytes benthiques sont donc également susceptibles d'alimenter le pool de matière organique détritique disponible pour les invertébrés vivant à l'interface eau-sédiment. Malgré cet état de fait, il n'existe encore que peu de données concernant l'utilisation de détritiques dérivés de microphytes par les dépositivores benthiques (Lopez *et al.*, 1989). L'essentiel des études existantes porte en effet sur l'utilisation de matériel détritique dérivé de macrophytes (Kofod, 1975 ; Tenore et Hanson, 1980; Findlay et Tenore, 1982; Kemp, 1986; Charles, 1993).

L'objectif de ce travail est de déterminer les ingestions et les efficacités d'absorption du bivalve *Abra ovata* nourri à partir de détritiques dérivés de deux microphytes benthiques (*Nitzschia acicularis* et *Nitzschia* sp.), et d'un microphyte planctonique (*Pavlova lutheri*). La méthode employée à cet effet associe analyse compartimentale et modélisation (Grémare *et al.*, 1991b).

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

### Bivalves

*Abra ovata* (Philippi) est un dépositivore de surface particulièrement abondant dans la plupart des étangs littoraux du Languedoc-Roussillon. Les animaux utilisés lors de la présente étude ont été récoltés dans l'étang de Lapalme pendant le mois de novembre 1990. Ils ont ensuite été conservés en eau de mer courante au laboratoire pendant plusieurs semaines.

### Préparation des détritiques

Les trois souches de microphytes utilisées lors de la présente étude proviennent de l'algothèque du laboratoire Arago. *Nitzschia acicularis* (Wm Smith) et *Nitzschia* sp. (souche initialement isolée à la Station Biologique de Roscoff par C. Riaux-Gobin) sont cultivées sur milieu F/2 (Guillard et Ryther, 1962). *Pavlova lutheri* (Droop, Green) est cultivée sur milieu S88 (Droop 1958). Les cultures sont marquées à l'aide de  $^{14}\text{C}$ -bicarbonate de sodium (CEA, activité spécifique: 1 mCi.mmol $^{-1}$ ) (activité finale de 50  $\mu\text{Ci.l}^{-1}$ ), placées à 18°C sous illumination constante (1700 Lux) pendant 10 jours, puis centrifugées (6000 tr.min $^{-1}$ , 20 min). Les culots de centrifugation sont brièvement repris dans l'eau distillée puis centrifugés pour éliminer les excédents de sel et de marqueur. Ils sont ensuite congelés et lyophilisés.

### Procédure expérimentale

Lors de chaque expérience, et pour chaque enceinte expérimentale, une masse de détritiques équivalente à 10 mg de matière organique (compte-tenu des pertes occasionnées par le traitement) est réhydratée dans 5 ml d'eau de mer naturelle (38 ‰) filtrée sur membrane Millipore (0,2  $\mu\text{m}$ ). La suspension est centrifugée (3000 tr/min pendant 5 min). Le surnageant est éliminé et les détritiques sont remis en suspension dans 5 ml d'une solution de chlorure de sodium 30 ‰ et maintenus sous agitation constante pendant 48 heures. Cette suspension est ensuite rincée trois fois avec 5 ml d'eau de mer filtrée. A l'issue de ces rinçages, les détritiques sont remis en suspension dans 5 ml d'eau de mer filtrée puis incubés pendant 3 h à 15 °C. La suspension est ensuite centrifugée (3000 tr/min pendant 5 min) et rincée à

l'eau de mer filtrée (0,2 µm). Ces étapes permettent l'élimination de la radioactivité faiblement associée à la matière organique particulaire. Elles contribuent donc à assurer une meilleure stabilité du marquage de la nourriture lors des expériences de nutrition (Charles, 1994).

Après une période de jeûne de 48 heures réalisée dans les conditions expérimentales (*i.e.*, 15°C + obscurité), 30 bivalves dont la taille est comprise entre 8 et 13 mm et qui correspondent à une biomasse totale de 185 mgPS sont introduits dans une enceinte expérimentale contenant 300 ml d'eau de mer filtrée (0,2 µm) et 10 mg de matière organique détritique marquée. Trois réplicats sont réalisés pour chaque combinaison de durées expérimentales (4, 10, 20, 36 et 48 h) et de détritits testés (*Pavlova lutheri*, *Nitzschia acicularis* et *Nitzschia sp.*). De plus, deux réplicats témoins (*i.e.*, incubation des détritits marqués en l'absence de bivalves) sont réalisés pour les durées expérimentales suivantes : 4, 10, 20 et 48 h.

En fin d'expérience, la radioactivité est mesurée dans quatre compartiments: les Bivalves, le Particulaire, le CO<sub>2</sub> et le Dissous. Les bivalves sont récupérés sur un tamis puis hydrolysés (NaOH 1N, 60°C, 24h). Leur radioactivité est ensuite déterminée à partir de deux échantillons de 0,5 ml. La totalité de l'eau de mer est filtrée sur un filtre NUCLE-PORE de 0,2 µm de porosité afin de séparer la matière organique particulaire de la matière organique dissoute. Les filtres sont ensuite hydrolysés (NaOH 1N, 60°C, 24 h) afin de permettre l'évaluation de la radioactivité correspondant au compartiment Particulaire à partir de deux échantillons de 0,5 ml. Deux échantillons de 1ml provenant des pièges à éthanolamine sont comptés en scintillation liquide afin de déterminer la radioactivité correspondant au CO<sub>2</sub> gazeux. De plus, 200 ml d'eau de mer filtrée sont acidifiés, le dégagement de CO<sub>2</sub> ainsi produit étant piégé à l'aide d'un papier filtre imbibé d'éthanolamine qui est ensuite compté en scintillation liquide afin d'évaluer la radioactivité correspondant au CO<sub>2</sub> dissous. La radioactivité du CO<sub>2</sub> est calculée comme la somme de celles correspondant au CO<sub>2</sub> gazeux et au CO<sub>2</sub> dissous. Enfin, deux échantillons de 5 ml de l'eau de mer filtrée puis acidifiée sont prélevés afin de déterminer la radioactivité du compartiment Dissous. Tous les comptages sont effectués sur un compteur à scintillation liquide de type Beckman LS5000CE.

### Statistiques

L'effet de la durée d'incubation sur l'évolution de la radioactivité de chaque compartiment est estimé à l'aide d'analyses de variance non paramétrique de Kruskal-Wallis. L'emploi d'un traitement non paramétrique semble particulièrement adapté à la structure de ces données. Le principal inconvénient réside dans la relative faiblesse de la puissance de ce test. Pour chaque compartiment, ces analyses sont pratiquées sur les valeurs des proportions de la radioactivité totale correspondant à ce compartiment. Elles sont donc basées sur les valeurs obtenues dans chacun des réplicats correspondant aux différentes durées expérimentales (*i.e.* × 2 pour les enceintes témoins et × 3 pour les enceintes contenant les bivalves).

### Modélisation

La modélisation consiste à représenter de façon simplifiée le fonctionnement du système expérimental étudié. Son principal intérêt est de permettre le calcul des transferts de radioactivité entre les différents compartiments. La modélisation du système étudié découle des résultats de l'analyse compartimentale. Les caractéristiques du modèle seront par conséquent détaillées dans la section Résultats. Les méthodes de l'ingestion et des différentes estimations de l'efficacité d'absorption (sous-estimation, sur estimation et estimation directe) sont celles utilisées par Charles (1993).

## RÉSULTATS

### Analyse compartimentale

Pour les trois détritits testés, l'évolution temporelle de la répartition de la radioactivité dans les enceintes ne contenant pas de bivalves est présentée à la figure 1. Les résultats ne montrent pas de disparité importante d'un microphyte à l'autre. La radioactivité associée au compartiment Particulaire diminue avec la durée d'incubation. Après 48 heures d'incubation, la radioactivité sous forme particulaire ne représente plus que 78,2 (détritits dérivés de *Pavlova lutheri*) à 84,1 % (détritits dérivés de *Nitzschia sp.*) de la radioactivité totale (analyse de variance de Kruskal-Wallis,  $p=0,08$  pour les trois détritits testés). La radioactivité associée au compartiment Dissous augmente avec la durée d'incubation. Cette augmentation est tout d'abord relativement importante, puisque après 4 heures d'incubation, de 3,2 (détritits dérivés de *Nitzschia acicularis*) à 6,7 % (détritits dérivés de *Pavlova lutheri*) de la radioactivité totale se trouvent sous forme dissoute. Ce phénomène s'amortit par la suite, et après 48 heures d'incubation, la radioactivité du compartiment Dissous ne représente que de 7,4 (détritits dérivés de *Nitzschia acicularis*) à 9,7 % (détritits dérivés de *Nitzschia sp.*) de la radioactivité totale (analyse de variance de Kruskal-Wallis,  $p = 0,08$  pour les trois détritits testés). La radioactivité associée au compartiment CO<sub>2</sub> reste proche de zéro durant les premières heures d'incubation. Elle augmente ensuite régulièrement pour représenter de 6,2 (détritits dérivés de *Nitzschia sp.*) à 13,1 % (détritits dérivés de *Pavlova lutheri*) de la radioactivité totale, après 48 heures d'incubation (analyse de variance de Kruskal-Wallis,  $p = 0,08$  pour les trois détritits testés).

L'évolution temporelle de la répartition de la radioactivité dans les enceintes contenant les bivalves est présentée à la figure 2. La radioactivité du compartiment Particulaire varie de façon significative au cours de l'expérimentation (Analyse de variance de Kruskal-Wallis,  $p < 0,02$  pour les trois détritits testés). La radioactivité associée à ce compartiment diminue régulièrement et ne représente plus que 39,7 (détritits dérivés de *Nitzschia sp.*) à 54,5 % (détritits dérivés de *Nitzschia acicularis*) de la radioactivité totale après 48 heures d'incubation. La radioactivité du compartiment Bivalves varie également de manière significative au cours du temps (Analyse de variance de Kruskal-Wallis,  $p < 0,02$  pour les trois détritits testés). La radioactivité

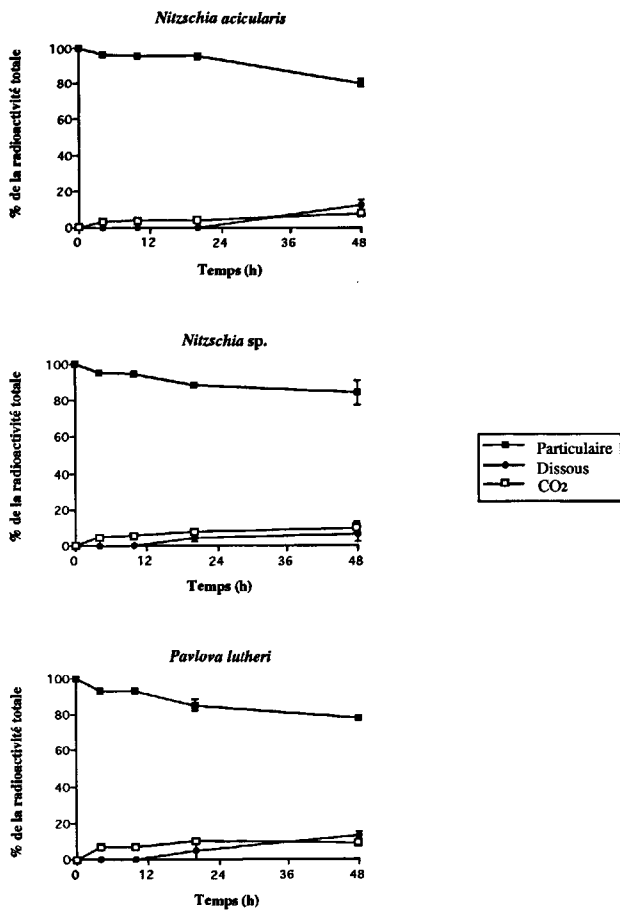


Figure 1

Évolution temporelle de la radioactivité dans les enceintes témoins. Les barres verticales correspondent aux écarts-types. Leur absence signifie que l'écart-type est compris dans le symbole représentant la valeur moyenne.

Temporal changes in the distribution of radioactivity within the control chambers. Vertical bars are standard deviations; their absence means that the standard deviation is included in the symbol representing the average value.

contenue dans le corps des bivalves augmente en fonction de la durée d'incubation et représente respectivement 25,1 (détritus dérivés de *Nitzschia acicularis*), 26,4 (détritus dérivés de *Pavlova lutheri*) et 41,6 % (détritus dérivés de *Nitzschia sp.*) de la radioactivité totale après 48 heures d'incubation. La radioactivité associée au compartiment Dissous varie de manière significative au cours du temps (Analyse de variance de Kruskal-Wallis,  $p < 0,05$  pour les trois détritus testés). Chez les détritus dérivés des deux diatomées, la radioactivité de ce compartiment semble augmenter au cours du temps: elle passe de 2,7 à 6,5 % de la radioactivité totale pour les détritus dérivés de *Nitzschia acicularis*, et de 3,9 à 6,2 % de la radioactivité totale pour les détritus dérivés de *Nitzschia sp.*. Au contraire, chez les détritus dérivés de *Pavlova lutheri*, la radioactivité du compartiment Dissous fluctue autour d'une valeur moyenne (8,5 % de la radioactivité totale) tout au long des 48 heures d'incubation. La radioactivité du compartiment CO<sub>2</sub> augmente significativement au cours de l'expérimentation (Analyse de variance de Kruskal-Wallis,  $p < 0,02$  pour les

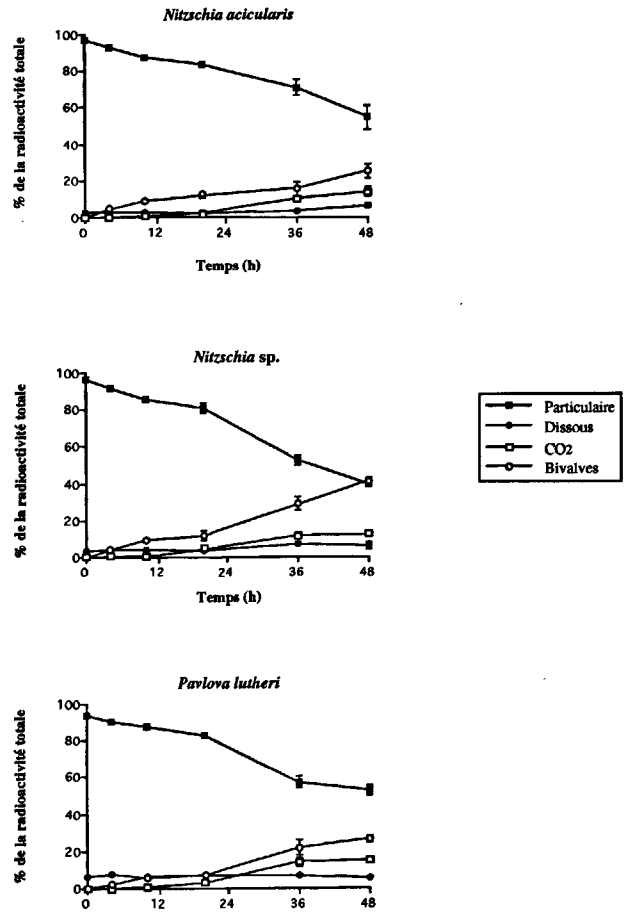


Figure 2

Évolution temporelle de la radioactivité dans les enceintes expérimentales contenant des bivalves. Les barres verticales correspondent aux écarts-types. Leur absence signifie que l'écart-type est compris dans le symbole représentant la valeur moyenne.

Temporal changes in the distribution of radioactivity within the experimental chambers containing bivalves. Vertical bars are standard deviations; their absence means that the standard deviation is included in the symbol representing the average value.

trois détritus testés). La radioactivité de ce compartiment représente de 12,6 (détritus dérivés de *Nitzschia sp.*) à 15,1 % (détritus dérivés de *Pavlova lutheri*) de la radioactivité totale après 48 heures d'incubation.

### Modélisation

L'analyse de l'évolution temporelle de la radioactivité du compartiment Dissous dans les enceintes témoins (cf. figure 3) suggère que la production de matière dissoute radioactive par les détritus n'est pas un phénomène continu. Cette constatation est liée au fait que ce transfert de radioactivité est très brutal durant les premières heures d'incubation (*i.e.*, de 0 à 4 h). Ce résultat rejoint les observations de Grémare *et al.* (1991a) selon lesquelles, pour certains types de nourriture, la perte initiale de substances dissoutes est extrêmement rapide et résulte en grande partie de l'introduction des détritus dans les enceintes expérimentales. Ceci pose le

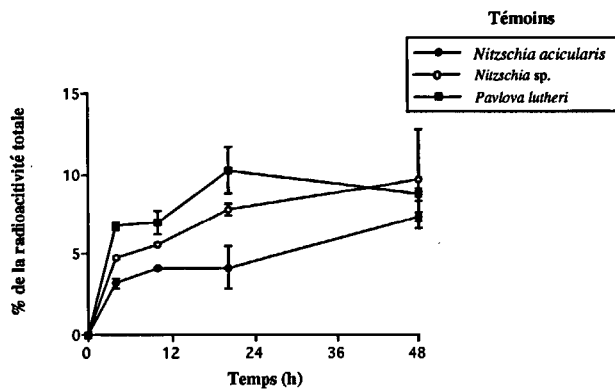


Figure 3

Évolution temporelle de la radioactivité correspondant au compartiment Dissous dans les enceintes expérimentales contenant des bivalves. Les barres verticales correspondent aux écarts-types. Leur absence signifie que l'écart-type est compris dans le symbole représentant la valeur moyenne.

*Temporal changes in the distribution of radioactivity corresponding to DOM within the experimental chambers containing bivalves. Vertical bars are standard deviations; their absence means that the standard deviation is included in the symbol representing the average value.*

problème de la répartition initiale de la radioactivité au sein des microcosmes. Ce point est particulièrement important puisque que l'estimation de l'ingestion dépend directement de la quantité de radioactivité initialement contenue dans le compartiment Particulaire. La démarche qui a été suivie pour déterminer la répartition initiale de la radioactivité dans les enceintes expérimentales est la suivante: (1) modéliser les transferts de radioactivité intervenant dans les enceintes témoins entre 4 et 48 heures, (2) appliquer ce modèle à la période entre 0 et 4 heures en faisant varier la répartition initiale de la radioactivité jusqu'à obtenir la répartition effectivement observée à  $t = 4$  heures.

L'évolution de la radioactivité dans le compartiment  $\text{CO}_2$  des enceintes témoins indique que, malgré l'utilisation d'eau filtrée sur  $0,2 \mu\text{m}$  et le rinçage des coquilles des bivalves, une activité microbienne s'est probablement développée au cours de l'expérimentation. La modélisation doit donc rendre compte de la production de substances dissoutes et de  $\text{CO}_2$  par les complexes détritiques (*i.e.*, les débris contaminés). Le modèle utilisé (cf. figure 4) est constitué de trois compartiments: Particulaire (débris), Dissous et  $\text{CO}_2$ . Les échanges envisagés correspondent à de simples transferts du compartiment Particulaire vers les compartiments

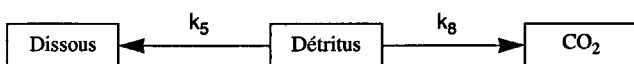


Figure 4

Diagramme du modèle utilisé pour décrire les échanges de radioactivité entre compartiments dans les enceintes témoins.

*Diagram of the model used to describe the exchanges of radioactivity between compartments within the control chambers.*

Dissous et  $\text{CO}_2$ . Les équations différentielles décrivant la dynamique des échanges sont les suivantes :

$$\frac{d[\text{Détritus}]}{dt} = -(k_5 + k_8) \cdot [\text{Détritus}]$$

$$\frac{d[\text{Dissous}]}{dt} = k_5 \cdot [\text{Détritus}]$$

$$\frac{d[\text{CO}_2]}{dt} = k_8 \cdot [\text{Détritus}]$$

$$[\text{Particulaire}] = [\text{Détritus}]$$

où: les  $k_i$  sont les coefficients cinétiques de transfert de masse,  $[X]$  représente la proportion de la radioactivité totale se trouvant dans le compartiment X à l'instant  $t$ , et  $t$  est le temps.

Les modèles sont tout d'abord ajustés entre 4 et 48 heures (cf. figure 5). Les répartitions initiales de la radioactivité

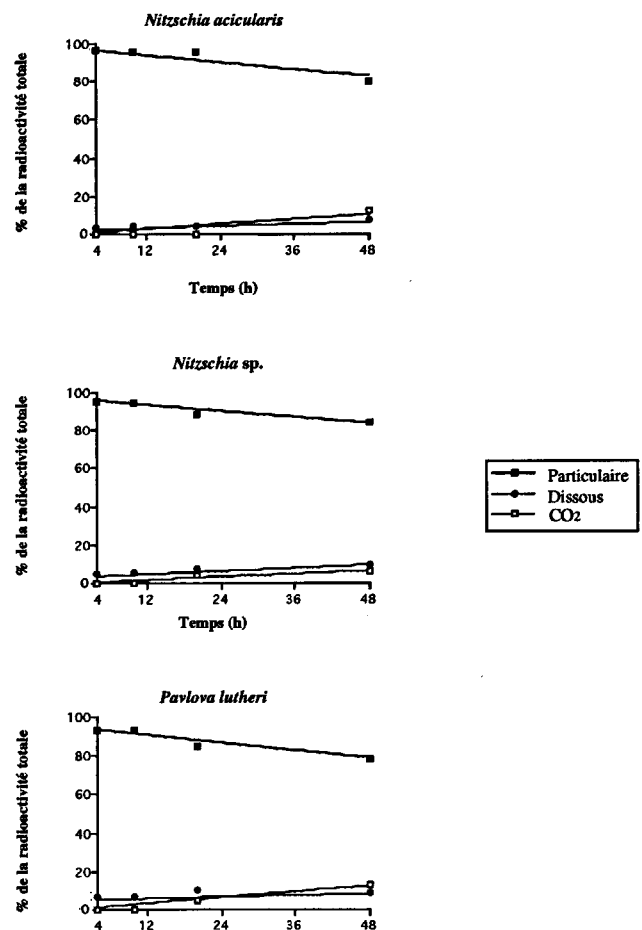


Figure 5

Ajustement du modèle aux données expérimentales concernant les enceintes témoins. Les barres verticales correspondent aux écarts-types. Leur absence signifie que l'écart-type est compris dans le symbole représentant la valeur moyenne.

*Fitting of the model to the experimental data concerning the control chambers. Vertical bars are standard deviations; their absence means that the standard deviation is included in the symbol representing the average value.*

Tableau 1

Répartition de la radioactivité mesurée à t=4 h dans les enceintes témoins.

*Distribution of the radioactivity measured at t=4 h within the control chambers.*

| Origine du matériel détritique | Particulaire (%) | Dissous (%) | CO <sub>2</sub> (%) |
|--------------------------------|------------------|-------------|---------------------|
| <i>Nitzschia acicularis</i>    | 93,9             | 3,2         | 0,2                 |
| <i>Nitzschia sp.</i>           | 95,2             | 4,7         | 0,1                 |
| <i>Pavlova lutheri</i>         | 93,2             | 6,7         | 0,1                 |

Tableau 2

Liste des constantes de transfert obtenues après ajustement des modèles « témoins » aux données expérimentales.

*List of kinetic coefficients obtained after fitting the « control » models to corresponding experimental data.*

| Constante de transfert de masse | <i>Nitzschia acicularis</i> | <i>Nitzschia sp.</i> | <i>Pavlova lutheri</i> |
|---------------------------------|-----------------------------|----------------------|------------------------|
| k <sub>5</sub>                  | 0,0010                      | 0,0014               | 0,0000                 |
| k <sub>8</sub>                  | 0,0030                      | 0,0150               | 0,0030                 |

Tableau 3

Répartitions initiales de la radioactivité. Ces valeurs sont calculées par extrapolation des modèles « témoins » à la période 0-4 h.

*Initial distribution of radioactivity. These values are computed by extrapolating the « control » model to the period 0-4 h.*

| Origine du matériel détritique | Particulaire (%) | Dissous (%) | CO <sub>2</sub> (%) |
|--------------------------------|------------------|-------------|---------------------|
| <i>Nitzschia acicularis</i>    | 98,0             | 2,0         | 0,0                 |
| <i>Nitzschia sp.</i>           | 97,0             | 3,0         | 0,0                 |
| <i>Pavlova lutheri</i>         | 94,0             | 6,0         | 0,0                 |

Tableau 4

Liste des constantes de transfert obtenues après ajustement des modèles « bivalves » aux données expérimentales.

*List of kinetic coefficients obtained after fitting the "bivalve" models to corresponding experimental data.*

| Constante de transfert de masse (h <sup>-1</sup> ) | <i>Nitzschia acicularis</i> | <i>Nitzschia sp.</i> | <i>Pavlova lutheri</i> |
|--|-----------------------------|----------------------|------------------------|
| k <sub>1</sub>                                     | 0,0120                      | 0,0200               | 0,0095                 |
| k <sub>8</sub>                                     | 0,0030                      | 0,0150               | 0,0030                 |
| k <sub>3</sub>                                     | 0,0400                      | 0,0750               | 0,1300                 |
| k <sub>4</sub>                                     | 0,0000                      | 0,0000               | 0,0000                 |
| k <sub>5</sub>                                     | 0,0010                      | 0,0014               | 0,0000                 |
| k <sub>6</sub>                                     | 0,0250                      | 0,0600               | 0,0750                 |
| k <sub>7</sub>                                     | 0,0000                      | 0,0250               | 0,0000                 |
| k <sub>8</sub>                                     | 0,0030                      | 0,0150               | 0,0030                 |

sont celles enregistrées à 4 heures (cf. tableau 1). Les valeurs des constantes k<sub>5</sub> et k<sub>8</sub> issues de l'ajustement du modèle aux données expérimentales des enceintes témoins sont présentées dans le tableau 2. Les conditions initiales de répartition de la radioactivité, telles qu'elles sont calculées par l'application des modèles « témoin » aux quatre premières heures d'incubation, sont présentées dans le tableau 3.

Le modèle utilisé pour décrire les transferts de radioactivité dans les enceintes contenant les bivalves est présenté à la figure 6. Les détritiques perdent de la radioactivité sous forme dissoute, produisent du <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>, et sont consommés par les bivalves. Le matériel ingéré subit le processus de digestion, une partie est absorbée, l'autre est éliminée sous forme de fèces. Ces dernières peuvent être recyclées par les bivalves. Les équations différentielles décrivant les échanges à l'intérieur du système sont les suivantes:

$$\frac{d[\text{Détritus}]}{dt} = -(k_1 + k_5 + k_8) \cdot [\text{Détritus}]$$

$$\frac{d[\text{Dissous}]}{dt} = k_5 \cdot [\text{Détritus}]$$

$$\frac{d[\text{BivIng}_1]}{dt} = k_1 \cdot [\text{Détritus}] - (k_2 + k_6) \cdot [\text{BivIng}_1]$$

$$\frac{d[\text{BivAbs}_1]}{dt} = k_6 \cdot ([\text{BivIng}_1] - [\text{BivAbs}_1])$$

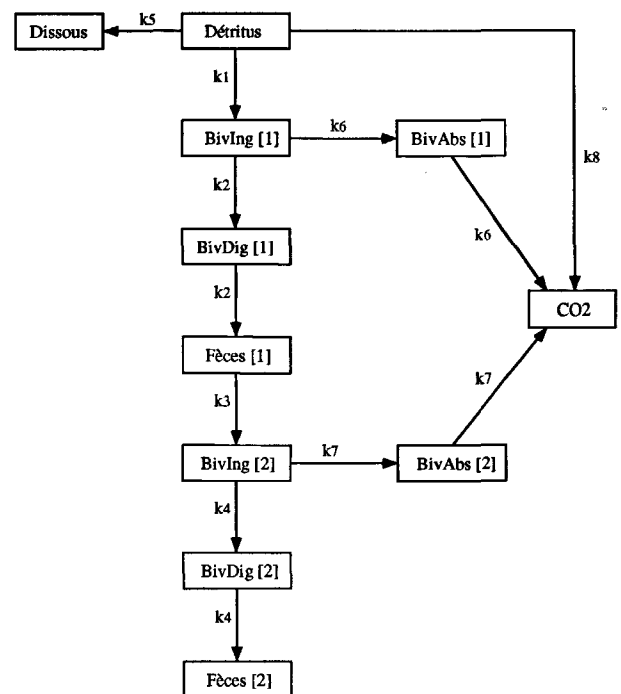


Figure 6

Diagramme du modèle utilisé pour décrire les échanges de radioactivité entre compartiments dans les enceintes contenant des bivalves. Des explications sur la structure du modèle peuvent être trouvées dans le texte.

*Diagram of the model used to describe the exchanges of radioactivity between compartments within the experimental chambers containing bivalves. Details on the structure of the model can be found in the text.*

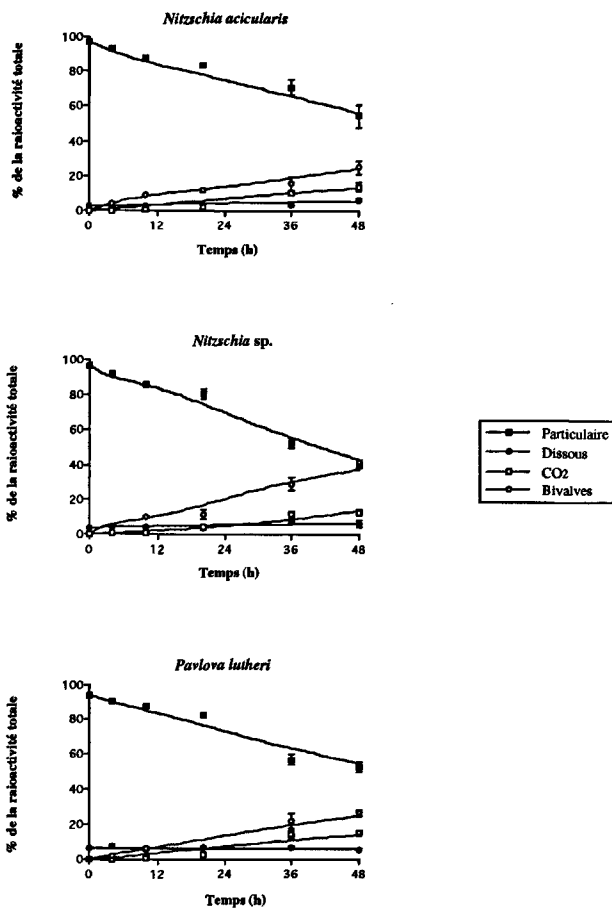


Figure 7

Ajustement du modèle aux données expérimentales concernant les enceintes contenant des bivalves. Les barres verticales correspondent aux écarts-types. Leur absence signifie que l'écart-type est compris dans le symbole représentant la valeur moyenne.

*Fitting of the model to the experimental data concerning the experimental chambers containing bivalves. Vertical bars are standard deviations; their absence means that the standard deviation is included in the symbol representing the average value.*

$$\begin{aligned} \frac{d[\text{BivDig}_1]}{dt} &= k_2 \cdot ([\text{BivIng}_1] - [\text{BivDig}_1]) \\ \frac{d[\text{Fèces}_1]}{dt} &= k_2 \cdot ([\text{BivDig}_1] - k_3 \cdot [\text{Fèces}_1]) \\ \frac{d[\text{BivIng}_2]}{dt} &= k_3 \cdot [\text{Fèces}_1] - (k_5 + k_7) \cdot [\text{BivIng}_2] \\ \frac{d[\text{BivAbs}_2]}{dt} &= k_7 \cdot ([\text{BivIng}_2] - [\text{BivAbs}_2]) \\ \frac{d[\text{BivDig}_2]}{dt} &= k_4 \cdot ([\text{BivIng}_2] - [\text{BivDig}_2]) \\ \frac{d[\text{Fèces}_2]}{dt} &= k_4 \cdot [\text{BivDig}_2] \\ \frac{d[\text{CO}_2]}{dt} &= k_8 \cdot [\text{Détritus}] + k_6 \cdot [\text{BivAbs}_1] + k_7 \cdot [\text{BivAbs}_2] \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} [\text{Particulaire}] &= [\text{Détritus}] + [\text{Fèces}_1] + [\text{Fèces}_2] \\ [\text{Bivalves}] &= [\text{BivIng}_1] + [\text{BivDig}_1] + [\text{BivAbs}_1] + [\text{BivIng}_2] \\ &\quad + [\text{BivDig}_2] + [\text{BivAbs}_2] \end{aligned}$$

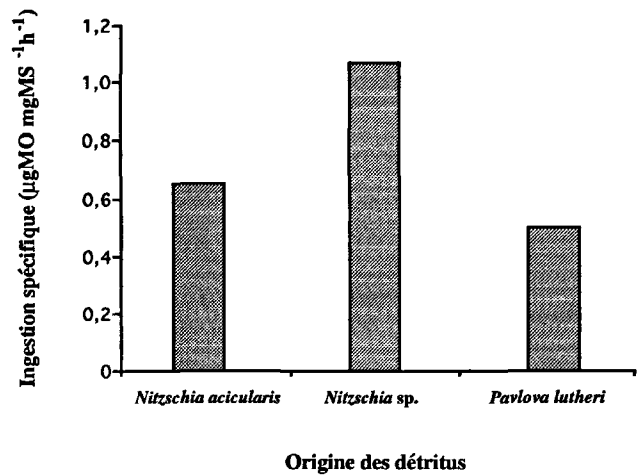


Figure 8

Ingestions spécifiques moyennes de *Abra ovata* nourri à partir des débris dérivés des trois microphytes testés.

*Weight-specific ingestion rates of Abra ovata fed on the detritus derived from the three tested microphytes.*

où: les  $k_i$  sont les coefficients cinétiques de transfert de masse,  $[X]$  représente la proportion de la radioactivité totale se trouvant dans le compartiment X à l'instant t, et t est le temps.

La subdivision des compartiments [Bivalves] en trois sous-compartiments: [BivIng], [BivDig], et [BivAbs] permet d'introduire des décalages temporels séparant l'ingestion et: (1) la production de fèces, (2) la production de  $\text{CO}_2$ , et (3) la production de dissous par les bivalves. L'introduction de ces décalages est absolument indispensable dans le cas de nourritures faiblement absorbées (*i.e.*, cas des substrats détritiques).

Les valeurs des constantes  $k_5$  et  $k_8$  sont obtenues à partir de l'ajustement des modèles « témoins ». Les valeurs des autres constantes sont obtenues à partir de l'ajustement des modèles « bivalves » aux données expérimentales. Ces ajustements sont présentés à la figure 7. Les coefficients cinétiques de transfert de masse correspondants sont présentés dans le tableau 4.

La constante  $k_1$  qui décrit l'ingestion des débris par les bivalves permet le calcul de l'ingestion spécifique initiale à partir de la formule suivante:

$$IS = k_1 \cdot [\text{détritus}] / [\text{biomasse}]$$

où IS est l'ingestion spécifique ( $\text{mgMO} \cdot \text{mgMS}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ),  $k_1$  est le coefficient cinétique de transfert de masse correspondant à l'ingestion, [détritus] est la quantité de débris initialement introduite dans le système ( $\text{mgMO}$ ), et [biomasse] correspond à la masse sèche des bivalves ( $\text{mgMS}$ ). Les ingestions spécifiques enregistrées pour les débris dérivés des trois microphytes testés sont présentées à la figure 8. Les ingestions spécifiques mesurées pour les débris dérivés de *Nitzschia acicularis*, *Nitzschia sp.* et *Pavlova lutheri* sont respectivement de  $0,65 \cdot 10^{-3}$ ,  $1,08 \cdot 10^{-3}$  et  $0,51 \cdot 10^{-3} \text{ mgMO} \cdot \text{mgMS}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ .

L'efficacité d'absorption est définie comme le rapport entre les quantités de matière absorbée et ingérée. La quantité de

matière ingérée est obtenue par le calcul de la quantité cumulée de radioactivité résultant du transfert entre les détritiques et le compartiment Bivalve 1. La quantité de matière absorbée peut être calculée suivant deux méthodes différentes: (1) par la différence entre les quantités de radioactivité ingérée (transfert entre les compartiments [détritiques] et [bivIn1] et déféquée, ou (2) par la quantité cumulée de radioactivité correspondant au transfert entre les comparti-

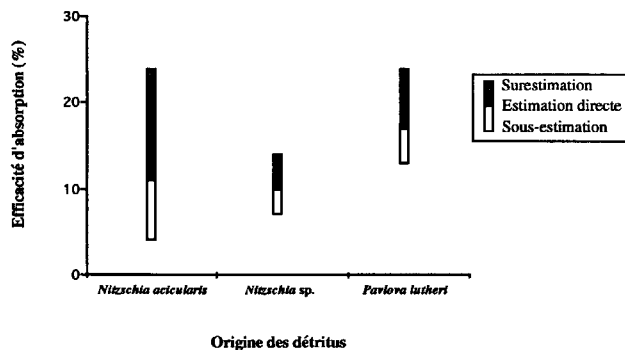


Figure 9

Estimations des efficacités d'absorption de *Abra ovata* nourri à partir des détritiques dérivés des trois microphytes testés.

*Estimations of the absorption efficiencies of Abra ovata fed on the detritus derived from the three tested microphytes.*

ments bivAbs [1] et CO<sub>2</sub>. La première méthode conduit à une surestimation de l'efficacité d'absorption puisque la totalité de la radioactivité contenue dans le compartiment Bivalves 1 à la fin de l'expérience est considérée comme absorbée. La deuxième méthode au contraire conduit à une sous-estimation de l'efficacité d'absorption puisque la totalité de la radioactivité contenue dans le compartiment Bivalves 1 à la fin de l'expérience est considérée comme non absorbée. De plus, du fait de la division du compartiment Bivalves 1 en trois sous compartiments, les coefficients de transfert de masse permettent d'accéder à une estimation directe de l'efficacité d'absorption en utilisant la formule suivante:

$$ABS = [k_6 / (k_2 + k_6)] \times 100$$

où ABS est l'efficacité d'absorption (%) et k<sub>2</sub> et k<sub>6</sub> sont les coefficients de transfert correspondant à la digestion et à l'absorption des détritiques (%). Les efficacités d'absorption enregistrées pour les détritiques dérivés des trois macrophytes testés sont présentées à la figure 9. Les efficacités d'absorption calculées par le rapport des constantes sont respectivement de 11, 10 et 17 % pour les détritiques dérivés de *Nitzschia acicularis*, de *Nitzschia sp.*, et de *Pavlova lutheri*. Les fourchettes d'estimation de l'efficacité d'absorption (*i.e.*, sous- et surestimations) ne permettent cependant pas de mettre en évidence des différences importantes entre les détritiques testés.

## DISCUSSION

### Méthode de marquage des détritiques

L'homogénéité de la répartition et la stabilité de la radioactivité au sein de la nourriture constituent les deux condi-

tions indispensables pour parvenir à une estimation fiable de l'ingestion et de l'efficacité d'absorption (Conover et Francis, 1973 ; Lopez et Cheng, 1983). Ces conditions peuvent être réunies à partir du marquage des végétaux dont les détritiques sont dérivés (marquage indirect), ou du marquage direct des détritiques.

Le principal avantage des méthodes indirectes est qu'elles favorisent l'obtention d'un marquage uniforme. Ceci est particulièrement vrai chez les microorganismes (bactéries et microphytes) pour lesquels un tel marquage est obtenu en quelques heures (Amouroux, 1986a ; Grémare *et al.*, 1991b ; Charles *et al.*, 1992), voire quelques jours au plus (Kofoid, 1975 ; Kemp, 1986 ; Amouroux, 1986b). Cet avantage est beaucoup moins évident dans le cas des macrophytes pour lesquelles l'obtention d'un marquage uniforme requiert de un à plusieurs mois d'incubation en raison de l'incorporation préférentielle du substrat radioactif au niveau des zones de division cellulaire (Tenore et Hanson, 1980). De plus, les méthodes de marquage indirect d'assemblages naturels de bactéries et de microphytes ne se sont pas encore révélées suffisamment satisfaisantes pour estimer les ingestions et les efficacités d'absorption. En effet, seule une faible fraction des bactéries sédimentaires (moins de 10%) incorpore le traceur radioactif (Novitsky, 1983, 1986 ; Carman, 1990). Par contre, les méthodes de marquage direct par acétylation (Banks et Wolfenbarger, 1981), adsorption (Lopez et Crenshaw, 1982) ou méthylation (Wolfenbarger et Crosby, 1983) permettent de s'affranchir des problèmes inhérents à l'incorporation du substrat radioactif par le matériel vivant (bactéries inactives, zones de division cellulaire préférentiellement marquée). Il n'est cependant pas évident qu'elles engendrent un marquage uniforme des substrats organiques hétérogènes (Charles, 1994). Elles sont néanmoins déjà été utilisées pour déterminer les ingestions et les efficacités d'absorption d'invertébrés benthiques nourris à partir d'assemblages détritiques naturels (Lopez et Cheng, 1982, 1983 ; Crosby, 1985 ; Lopez *et al.*, 1989 ; Cheng et Lopez, 1991), même si elles semblent plus appropriées au marquage de détritiques homogènes.

Ces deux types de méthodes de marquage direct et indirect sont par conséquent applicables au cas particulier des détritiques dérivés des microphytes. Notre choix s'est porté sur une méthode indirecte en raison: (1) de la certitude d'obtenir un marquage uniforme, et (2) de la comparaison des résultats obtenus pour des expériences témoins préliminaires qui montraient une stabilité beaucoup plus grande du marquage obtenu par la méthode indirecte (<sup>14</sup>C-bicarbonate/<sup>14</sup>C-formaldéhyde). Cette démarche empirique, visant à déterminer le meilleur protocole de marquage pour chaque type de nourriture, est fondamentale. Il serait en effet parfaitement hasardeux d'appliquer une méthode de marquage « standard » à d'autres matériaux sans expérimentation préliminaire ou (et) sans un examen attentif des résultats des expériences témoins.

### Importance des expériences témoins

L'objectif des expériences témoins est d'étudier l'évolution temporelle de la radioactivité initialement associée à la



matière organique particulaire, dans des enceintes expérimentales ne contenant pas d'invertébrés. Ces résultats permettent d'obtenir des informations essentielles sur le fonctionnement du système étudié, et plus particulièrement sur le « comportement » du marqueur. Dans le cas présent, les résultats de l'analyse compartimentale montrent que la totalité de la radioactivité ne reste pas spécifiquement associée au compartiment Particulaire durant les 48 heures d'incubation. La présence de CO<sub>2</sub> radioactif indique par exemple qu'une activité microbienne hétérotrophe liée au détritus (notion de complexe détritique) se développe dans les enceintes témoins. D'autre part, les résultats obtenus à t = 4 heures suggèrent qu'une partie de la radioactivité se trouve très rapidement libérée sous forme dissoute. Ce phénomène est particulièrement important puisque que la détermination de la constante d'ingestion des détritus (k<sub>1</sub>), dépend directement de la quantité de radioactivité initialement contenue dans le compartiment Particulaire. La modélisation des échanges survenus dans les enceintes témoins permet d'estimer la répartition initiale (à t = 0) de la radioactivité dans les compartiments Particulaire et Dissous. L'identification de processus tels que la production de CO<sub>2</sub>, et la formation rapide de Dissous montre la nécessité de connaître l'évolution temporelle de la répartition de la radioactivité dans les enceintes témoins lorsqu'on vient à envisager les échanges à l'intérieur d'un système expérimental plus complexe (*i.e.*, comprenant des bivalves).

#### Comparaison avec les niveaux d'utilisation des microphytes vivants

Il existe, à ce jour, très peu de résultats concernant les niveaux d'utilisation de détritus dérivés de microphytes par des organismes dépositivores. L'une des idées sous-jacentes de la littérature concernant les dépositivores benthiques, est que la mesure de l'efficacité d'absorption d'une des composantes du pool de matière organique constitue, à elle seule, un bon indice du rôle fonctionnel de cette composante au sein de l'écosystème benthique. Cette conception a dominé durant les années 1970. Elle a conduit à des idées erronées notamment celle selon laquelle les dépositivores benthiques utilisent presque exclusivement des nourritures vivantes (Levinton et Lopez, 1977 ; Taghon *et al.*, 1978). Cet aspect historique explique pourquoi les données bibliographiques les plus nombreuses concernent les efficacités d'absorption de microphytes vivants. Ces données font en particulier état d'efficacités d'absorption très élevées puisqu'en général supérieures à 50 % (Lopez et Levinton, 1978 ; Lopez *et al.*, 1982 et 1983 ; Amouroux *et al.*, 1989 ; Grémare *et al.*, 1989). Elles sont de toutes façons très supérieures aux résultats de la présente étude qui sont compris entre 10 et 17 %.

En fait, à notre connaissance, la seule donnée réellement similaire concerne l'efficacité d'absorption du gastéropode *Hydrobia totteni* nourri à partir de détritus dérivés d'*Isochrysis* sp.. Elle est voisine de 44 % (Lopez *et al.*, 1989). Cette valeur est à comparer avec les 75 % obtenus par ces auteurs pour ce même microphyte vivant. Ceci permet de calculer une diminution d'environ 41 % de l'efficacité d'ab-

sorption lors du passage de l'état « vivant » à l'état « détritique » à partir de la formule suivante :

$$DI = [(EA_v - EA_d)/EA_v] \times 100$$

où DI (%) est la diminution de l'efficacité d'absorption correspondant au passage de l'état vivant à l'état détritique, EA<sub>v</sub> (%) est l'efficacité d'absorption du microphyte vivant, et EA<sub>d</sub> (%) est l'efficacité d'absorption du détritus dérivé.

Lors de la présente étude, l'efficacité d'absorption mesurée est de 10 % pour les détritus dérivés de *Nitzschia* sp. contre 75 % pour le microphyte vivant (Amouroux *et al.*, 1989), et de 11 % pour les détritus dérivés de *Nitzschia acicularis* contre 56 % pour le microphyte vivant (Amouroux *et al.*, 1989). Ceci correspond à une diminution de plus de 80 % de l'efficacité d'absorption lors du passage de l'état « vivant » à l'état « détritique ». Cette différence ne paraît pas liée au traitement correspondant à la procédure de marquage au formaldéhyde (*i.e.* incubation au NaCl 30%, rinçages successifs) qui engendrerait une diminution de l'efficacité d'absorption inférieure à 5% selon les résultats de Lopez *et al.* (1989). Il semble, par conséquent, que la diminution de l'efficacité d'absorption lors de la transition entre les états « vivant » et « détritique » est : (1) toujours importante, et (2) affectée par la nature du détritus testé et (ou) du dépositivore considéré.

L'importance de cette diminution est probablement liée à la nature même des microphytes. En effet, le processus de dégradation des détritus comprend deux étapes principales : (1) une fragmentation à laquelle est associée des pertes de matière par diffusion, et (2) une attaque microbienne. Le caractère unicellulaire, donc naturellement fragmenté, des microphytes permet une diffusion rapide des molécules les plus labiles et facilite l'attaque microbienne par l'augmentation du rapport surface/volume. Par ailleurs, l'absence de matériel structural (20 à 30 % de matériaux très labiles selon Hansen et Blackburn (1992) ou même 50 % selon Lancelot et Billen (1985) accélère la dégradation microbienne. Ceci se traduit par des temps de résidence relativement courts (*i.e.*, plusieurs semaines) à l'interface eau-sédiment (Hansen and Blackburn, 1992).

#### Comparaison avec les niveaux d'utilisation d'autres détritus

L'une des caractéristiques de la zone côtière est la grande diversité des sources de matière organique disponible à l'interface eau-sédiment. Les substrats disponibles correspondent à la fois à des formes vivantes et à des formes détritiques d'origines diverses. C'est pourquoi il est particulièrement intéressant de comparer les résultats de la présente étude avec les données de Charles (1994) concernant les ingestions spécifiques et les efficacités d'absorption de *Abra ovata* nourri à partir de détritus d'origines différentes (en particulier des macrophytes et du matériel recueilli dans des pièges à particules). Les ingestions spécifiques et les efficacités d'absorption moyennes (regroupées par catégories) sont significativement affectées par l'origine des détritus (Analyse de variance non paramétrique de

Kruskall-Wallis,  $p < 0,01$  et  $p < 0,5$  respectivement). Les ingestions spécifiques les plus élevées correspondent aux détritiques dérivés des macrophytes et des pièges à particules. Les efficacités d'absorption sont quant à elles minimales pour les détritiques dérivés des macrophytes (de l'ordre de 5%) et maximales pour les détritiques dérivés des pièges à particules et des microphytes (de l'ordre de 13%).

Ces résultats confirment la forte hétérogénéité du compartiment détritique. Cette hétérogénéité découle : (1) de la diversité des sources susceptibles d'alimenter le pool détritique, et (2) du fait que les détritiques dérivés de ces sources sont soumis à des cinétiques de dégradation différentes (*i.e.*, plus rapide pour les détritiques dérivés des microphytes et plus lente pour les détritiques dérivés des macrophytes). D'un point de vue fonctionnel il ne semble donc pas pleinement satisfaisant de représenter le pool détritique par un seul compartiment homogène, et ce d'autant plus que l'importance des contributions relatives des différentes sources susceptibles d'alimenter ce compartiment présente des fluctuations saisonnières marquées (Tenore, 1988). C'est pourquoi l'approche retenue par notre groupe de travail consiste à quantifier les niveaux d'utilisations des détritiques dérivés de chacune de ces sources (Grémare *et al.*, 1991a pour les microhétérotrophes ; Charles, 1993 et 1994 pour les macrophytes ; présente étude pour les microphytes).

#### Rôle fonctionnel des détritiques dérivés des microphytes en zone côtière

Il existe aujourd'hui un large consensus pour admettre l'importance des apports dérivés des blooms phytoplanctoniques pour soutenir les niveaux de production des populations d'invertébrés benthiques en zone côtière. Ce consensus est basé à la fois sur l'analyse des réponses des caractéristiques populations benthiques à des épisodes de

sédimentation (Christensen and Kannevorf, 1985), et sur des mesures de métabolisme (Hansen and Blackburn, 1992). Au vu de ces résultats la relative faiblesse (10 à 17 %) des efficacités d'absorption enregistrées lors de la présente étude peut sembler paradoxale. C'est pourquoi il convient de rappeler que l'efficacité d'absorption ne constitue pas à elle seule une mesure du rôle fonctionnel d'un substrat organique donné. Dans les faits ce rôle dépend également de la disponibilité (*i.e.*, du niveau de production et du temps de résidence) de ce substrat dans le milieu. L'efficacité d'absorption constitue donc un paramètre indispensable pour décrire les transferts entre une source de nourriture et un animal donné, mais elle n'est pas indicatrice de l'importance écologique de ce transfert.

Dans le même ordre d'idée, les conceptions récentes concernant le fonctionnement des réseaux trophiques benthiques en zone côtière mettent en avant l'hypothèse selon laquelle des substrats distincts peuvent contribuer à combler des besoins nutritionnels différents des populations d'invertébrés (Phillips, 1984 ; Lopez et Levinton, 1987). Dans ce cadre, le matériel issu des blooms phytoplanctoniques semble jouer un rôle capital en fournissant certains des éléments essentiels nécessaires à la croissance et à la reproduction des populations d'invertébrés (Marsh *et al.*, 1989 ; Marsh et Tenore, 1990). Ce rôle n'est bien évidemment pas décrit par une simple mesure d'efficacité d'absorption de la totalité de la matière organique, ce qui d'une manière plus générale pose le problème de la nature des fonctions de contrôle dans les modèles de réseaux trophiques benthiques.

#### Remerciements

Ce travail a été réalisé dans le cadre du Programme National d'Océanographie Côtière.

#### RÉFÉRENCES

- Amouroux, J. M. (1986a). Comparative study of the carbon cycle in *Venus verrucosa* fed on bacteria and phytoplankton. I. Consumption of bacteria (*Lactobacillus* sp.). *Mar. Biol.*, **90**, 237-241.
- Amouroux, J. M. (1986b). Comparative study of the carbon cycle in *Venus verrucosa* fed on bacteria and phytoplankton. II. Consumption of phytoplankton (*Pavlova lutheri*). *Mar. Biol.*, **92**, 349-354.
- Amouroux, J.M., Grémare, A., Amouroux, J. (1989). Modelling of consumption and assimilation in *Abra alba* (Mollusca, Bivalvia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **51**, 87-97.
- Banks, C. W., Wolfenbarger Jr, L. (1981). A rapid and convenient method for radiolabelling detritus with [<sup>14</sup>C] acetic anhydride. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **53**, 115-123.
- Cammen, L.M. (1980). Ingestion rates: an empirical model for aquatic deposit-feeders and detritivores. *Oecologia*, **44**, 303-310.
- Carman, K.R. (1990). Radioactive labeling of a natural assemblage of marine sedimentary bacteria and microalgae for trophic studies: an autoradiographic study. *Microb. Ecol.*, **19**, 279-290.
- Charles, F. (1993). Utilization of fresh detritus derived from *Cystoseira mediterranea* and *Posidonia oceanica* by the deposit-feeding bivalve *Abra ovata*. *J.exp.mar.Biol.Ecol.*, **174**, 43-64.
- Charles, F. (1994). Étude expérimentale du niveau d'utilisation de matériel détritique d'origines différentes par le bivalve dépositivore *Abra ovata*. Thèse de Doctorat, Université Paris VI, 291pp.
- Charles, F., Grémare, A., Amouroux, J. M., Cahet, G. (1992). Filtration of the enteric bacteria *Escherichia coli* by two filter-feeding bivalves, *Venus verrucosa* and *Mytilus galloprovincialis*. I. Experimental study. *Mar. Biol.*, **113**, 117-124.
- Christensen, H., Kannevorf, E. (1985). Sedimenting phytoplankton as major food source for suspension and deposit feeders in the Oresund. *Ophelia*, **24**, 223-244.
- Cheng, I. J., Lopez, G.R. (1991). Contributions of bacteria and sedimentary organic matter to the diet of *Nucula proxima*, a deposit-feeding protobranchiate bivalve. *Ophelia*, **34**, 157-170.
- Crosby, M. P. (1985). The use of a rapid radiolabeling method for measuring ingestion rates of detritivores. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **97**, 273-283.
- Conover, R. J., Francis, V. (1973). The use of radioactive isotopes to measure the transfer of materials in aquatic food chains. *Mar. Biol.*, **18**, 272-283.

- Droop, M.R.** (1958). Requirement for thiamine among some marine and supra littoral protista. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **37**, 323-329.
- Findlay, S., Tenore, K. R.** (1982). Nitrogen source for a detritivore: detritus substrate versus associated microbes. *Science*, **278**, 371-373.
- Graf, G.** (1992). Benthic-pelagic coupling: a benthic view. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **30**, 149-190.
- Grémare, A., Amouroux, J.M., Cahet, C., Charles, F., Vétion, G.** (1991a). Utilization of a fumigated sediment by two benthic deposit-feeders: *Abra alba* (Mollusca:Bivalvia) and *Eupolyornia nebulosa* (Annelida:Polychaeta). *Mar. Biol.*, **109**, 469-477.
- Grémare, A., Amouroux, J.M., Charles, F.** (1991b). Compartmental analysis and analog modelling: a tool to study consumption of organic matter by benthic invertebrates. Proceeding of the Radstomp'91, P.J. Kershaw and D.S. Woodhead eds, Elsevier Applied Sciences, London and New York, 319-328.
- Guilliard, R.R., Ryther, J.H.** (1962). Studies on marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* (Cleve) *Gran. Can. J. Microbiol.*, **8**, 229-239.
- Hansen, L.S., Blackburn, T.H.** (1992). Effect of algal bloom deposition on sediment respiration and fluxes. *Mar. Biol.*, **112**, 147-152.
- Joint, I.R.** (1978). Microbial production of an estuarine mudflat. *Est. coast. Shelf Sci.*, **7**, 185-195.
- Kemp, P.F.** (1986). Direct uptake of detrital carbon by the deposit-feeding polychaete *Euzonus mucronata* (Treadwell). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **99**, 49-61.
- Kofoed, L. H.** (1975). The feeding biology of *Hydrobia ventrosa*. 2. Allocation of the components of the carbon budget and the significance of the secretion of dissolved organic material. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **19**, 243-256.
- Lancelot, C., Billen, C.** (1985). Carbon-nitrogen relationship in nutrient metabolism of coastal marine ecosystem. *Adv. aquat. Microbiol.*, **3**, 263-321.
- Levinton, J.S., Lopez, G.R.** (1977). A model of renewable resources and limitation of deposit-feeding benthic populations. *Oecologia*, **31**, 177-190.
- Lopez, G.R., Cheng, I.J.** (1982). Ingestion selectivity of sedimentary organic matter by the deposit-feeder *Nucula annulata* (Bivalvia: *Nuculidae*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **8**, 279-282.
- Lopez, G.R., Cheng, I.J.** (1983). Synoptic measurements of ingestion rate, ingestion selectivity, and absorption efficiency of natural foods in the deposit-feeding molluscs *Nucula annulata* (Bivalvia) and *Hydrobia totteni* (Gastropoda). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **11**, 55-62.
- Lopez, G. R., Crenshaw, M. A.** (1982). Radiolabelling of sedimentary organic matter with <sup>14</sup>C-Formaldehyde: preliminary evaluation of a new technique for use in deposit-feeding studies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **8**, 283-289.
- Lopez, G.R., Levinton, J.S.** (1978). The availability of microorganisms attached to sediment particles as food for *Hydrobia ventrosa* (Montagu) (Gastropoda: Prosobranchia). *Oecologia*, **32**, 263-275.
- Lopez, G.R., Levinton, J.S.** (1987). Ecology of deposit-feeding animals in marine sediment. *Q. Rev. Biol. Ecol.*, **62**, 235-260.
- Lopez, G.R., Tantichodok, P., Cheng, I.J.** (1989). Radiotracer methods for determining utilization of sedimentary organic matter by deposit-feeders. Ecology of marine deposit-feeders XII, G.R. Lopez, G.L. Tagon and J.S. Levinton eds, Springer Verlag, New York, 149-170.
- Marsh, A.G., Grémare, A., Tenore, K.R.** (1989). Effect of food type and ration on growth of juvenile *Capitella* sp.I (Annelida: Polychaeta): macro- and micronutrients. *Mar. Biol.*, **102**, 519-527.
- Marsh, A.G., Tenore, K.R.** (1990). The role of nutrition in regulating the population dynamics of opportunistic surface deposit-feeders in a mesohaline community. *Limnol. Oceanogr.*, **35**, 710-724.
- Novitsky, J.A.** (1983). Heterotrophic activity throughout a vertical profile of seawater and sediment in Halifax Harbor, Canada. *Appl. env. Microbiol.*, **45**, 1753-1760.
- Novitsky, J.A.** (1986). Degradation of dead microbial biomass in a marine sediment. *Appl. env. Microbiol.*, **52**, 504-509.
- Phillips, N.W.** (1984). Role of different microbes and substrates as potential suppliers of specific essential nutrients to marine detritivores. *Bull. mar. Sci.*, **35**, 283-298.
- Rudnick, D.T.** (1989). Time lags between the deposition and meio-benthic assimilation of phytodetritus. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **50**, 231-240.
- Rudnick, D.T., Oviatt, C.A.** (1986). Seasonal lags between organic carbon deposition and mineralization in marine sediments. *J. Mar. Res.*, **44**, 815-837.
- Taghon, G.L., Self, R.F.L., Jumars, P.A.** (1978). Predicting particle selection by deposit-feeders: a model and its implications. *Limnol. Oceanogr.*, **23**, 752-759.
- Tenore, K.R.** (1988). Nitrogen in benthic food chains. in *Nitrogen cycling in marine environment*, T.H. Blackburn and J. Sorensen eds, Scope, John Wiley and Sons Ltd, London, 191-206.
- Tenore, K.R., Hanson, R.B.** (1980). Availability of detritus of different types and ages to a polychaete macroconsumer, *Capitella capitata*. *Limnol. Oceanogr.*, **25**, 553-558.
- Wolfenbarger jr, L., Crosby, M. P.** (1983). A convenient procedure for radiolabeling detritus with [<sup>14</sup>C] dimethylsulfate. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **67**, 185-198.