IFREMER

Station de la Tremblade

Mus du Loup, boite postale 133, 17390 La Tremblade
Tél. 46.36.18.41
Fax 46.36.18.47
Télex 632 160 F

Ⓔ

RETENTION EFFICIENCY IN OYSTER *CRASSOSTREA GIGAS* EXPOSED TO VARIABLE FOOD QUANTITY AND QUALITY

Laurent BARILLE, Jean PROU, Maurice HERAL et Serge BOUGRIER

AUGUST 1992

RETENTION EFFICIENCY IN OYSTER Crassostrea gigas EXPOSED TO VARIABLE FOOD QUANTITY AND QUALITY

Abstract: Relative retention efficiency (Er%) of Crassostrea gigas was estimated in the laboratory with 7 diets consisting of algae and silt. Total particulates varied from 1.34 mg/l in natural sea water to 27.65 mg/l in natural sea water enriched with silt. It was also calculated from field experiment to get high concentration of seston up to 66 mg/l. It appeared that Crassostrea gigas did not adjust its retention according to the food quality and the gill porosity was controlled by the concentration of particulate matter. In low seston load (1.34 mg/l) the oyster showed no change in retention for particles larger than 3–4 μm (Equivalent Spherical Diameter, ESD) but at the highest concentration (66 mg/l) it could only retain with a maximum efficiency particles larger than 12 μm (ESD). The japanese oyster having a passive response to high concentration, a model where suspended particulate matter was assessed by Particulate Volume, PV, (mm^3/l), was determined:

$$Er\% = (-12.537e(-0.304*ESD))PV + 100$$

Key Words: Crassostrea gigas, dietary quality, particle concentration, physiological model, retention efficiency.

RETENTION EFFICIENCY IN OYSTER CRASSOSTREA GIGAS EXPOSED TO VARIABLE FOOD QUANTITY AND QUALITY

In bivalve feeding physiology, retention efficiency (Er %) along with pumping rates studies is the logical step leading to subsequent physiologicals determinations (rates or ingestion, rates of absorption). In flow through technique it is directly used to determine filtration rate (or clearance rate) which has been extensively studied in a wide range of bivalves. The importance of retention efficiency on the calculation of filtration rate has been investigated by Williams (1982) who emphasized possible misleading interpretations of filtration rate. Retention efficiencies experiments have been the support of hypothesis dealing with a basic question : what is the filtering mechanism ? Indeed, the classical sieve concept theory has been critisized by Jorgensen (1981, 1989) who proposes an hydromechanical capturing mechanism.

In the present study, regardless of the mechanism, retention efficiency of the japanese oyster Crassostrea gigas was calculated in the laboratory with 7 diets consisting of algae and silt and in the field with 2 diets composed of natural occuring particles. The objective was twofold : investigate the influence of food quality and quantity on retention efficiency and to situate *Crassostrea gigas* among the ostreids.

Total particulates varied in laboratory experiment from 1.34 mg/l in natural sea water to 27.65 mg/l in natural sea water enriched with silt. Field experiments gave the highest value of particulate matter recorded in this study, 66 mg/l. Experimental set up close to Palmer and Williams (1981) has been described previously (Anonymous, 1987).

Food quality was estimated using the % of Particulate Organic Matter (POM) in the food, chlorophyll-a concentration and a food quality indice based on volumetric constraint of the digestion process (Bayne et al., 1987) : mg POM/particulate volume mm3.

It appeared that *Crassostrea gigas* did not adjust its retention efficiency according to the food quality. In the laboratory, *Crassostrea gigas* fed diet 7, which has the highest chlorophyll-a content, an organic content of 40 % and a quality indice of 0.41 was maximally efficient on particles larger than 8 μm (Equivalent Spherica Diameter, ESD). Similarly with diet 5 and 6, containing 25 % of POM and having quality indices of 0.69 and 0.66, the oyster only cleared particles with an efficiency of 100 % for an ESD of 8 μm an 10 μm respectively.

Food quality turned out to be the main factor acting on retention efficiency. Maximal efficiency at 3-4 μm was observed with diet 4 which had the lowest suspended particulate

matter content, 1.34 mg/l (0.54 mm3/l). This result is consistent, in the same range of seston load, with Palmer and Williams observations (1981) on *Crassostrea virginica* and those of Mohlenberg and Riisgard (1978) on *Ostrea edulis*.

Porosity of the oyster gill was recorded maximal in the field with the highest seston load used in this experiment : 66 mg/l (25 mm3/l). Particles were totally removed from suspension at 13 μm. There was no relation between maximum retention efficiencies and the mode of particle size distribution. Conditions 5 and 6 were identical to those obtained in the field C8 and C9 with a mode at 5 μm. However, no adjustement of retention efficiency occured and oyster gills were leaky to 5 μm particle. The japanese oyster having a passive response to high concentration, a predictive model where suspended particulate matter was assessed by particulate volume PV, (mm3/l) was determined :

$$Er\ \% = (-12.537e(-0.304ESD))\ PV + 100$$

therefore, retention efficiency does not participate in the qualitative sorting process which has been highlighted in *Crassostrea virginica* through pseudofeces production (Newell and Jordan, 1983).

In estuarine environment characterized by high suspended particulate matter values (20 to 320 mg/l in Marennes-Oléron) and where a part from bloom period, particles from 1 to 5 μm are basically of inorganic nature (Héral, 1985), the control of the gill porosity by the amount of SPM can be seen as an adaptation to avoid clogging and to get rid of particles of no food value.

These new data of retention efficiency in *Crassostrea gigas* will be used to correct physiological ratios computed from field experiment, such as selection efficiency (Kiorboe and Molhengerg, 1981) or clearance rate estimated from the biodeposits, where one had to assume 100 % retention efficiency

INTRODUCTION

La collecte de la nourriture particulaire chez les mollusques filtreurs est une fonction du taux de pompage défini comme le volume d'eau passant à travers les branchies par unité de temps et de l'efficacité de rétention qui est représentée par le pourcentage de particules de différents diamètres retenues en un seul passage par le filtre branchial. La mise en évidence de relations entre le taux de pompage et l'efficacité de rétention, Hildreth & Mallet (1980), Wilson (1983), demeure controversée. Pour Bayne et al. (1976) la dépendance des deux mécanismes entraînerait une altération des échanges gazeux incompatible avec le rôle respiratoire de la branchie.

La détermination de l'efficacité de rétention fait l'objet d'une dualité méthodologique. L'emploi de méthodes directes, Hildreth (1980), Hildreth & Mallet (1980), Wilson (1983) pour les plus récentes, où la totalité de l'eau passe par le filtre branchial, autorise le calcul du taux de pompage et de la vraie valeur de rétention (E), mais est critiqué, en raison des possibilités de stress induit par l'appareillage de mesure, Jφrgensen (1966), Bayne et al.(1976). Le principe des méthodes indirectes revues par Bayne et al.(1976) repose sur l'évaluation du nombre de particules retenues par différence entre les concentrations mesurées avant et après passage sur le dispositif expérimental. Parmi celles-ci il a été retenu la technique en débit continu fréquemment employée pour établir la rétention branchiale chez les Ostréidés (Haven & Morales-Alamo, 1970; Mφhlenberg & Riisgård , 1978; Palmer & Williams, 1980). Néanmoins cette technique ne permet que l' estimation de l'efficacité de rétention relative (Er) représentée par un pourcentage: celui du nombre de particules retenues pour une classe de taille donnée exprimé en fonction du nombre de particules comptées

dans la classe filtrée avec le maximum d'efficacité, (Wilson, 1983). De ce calcul découle celui du taux de filtration qui est le volume filtré avec une efficacité totale par unité de temps. L'analyse des effets de la rétention sur la détermination du taux de filtration, (Williams, 1982), montre qu'une interprétation physiologique erronée du taux de filtration est possible, ce qui nécessite la connaissance de la taille à partir de laquelle les particules sont retenues à 100 % .

Chez les Bivalves, l'efficacité de rétention est une fonction non linéaire de la taille des particules en suspension (Vahl, 1972a,b; 1973a,b; Haven & Morales-Alamo, 1970; Mathers, 1974; Mφhlenberg & Riisgård, 1978; Palmer & Williams, 1981; Jφrgensen et al., 1983; Wilson, 1983; Fiala-Medioni & Copello, 1985; Héral et al., 1985). Par ailleurs divers auteurs ont mis en évidence l'influence négative des fortes charges particulaire qui tendent à diminuer les performances du filtre branchial, (Loosanof & Engle, 1947; Davids, 1964; Palmer & Williams, 1981; Wilson, 1983). Jusqu'à présent seul ce dernier a proposé une relation quantitative entre l'efficacité de rétention d'Ostrea edulis et la concentration obtenue par une méthode directe avec Isochrysis galbana. Palmer et Williams (1981) trouvent un ajustement de la rétention pour une charge sestonique totale ne dépassant pas 6,54 mg/l. Par ailleurs, Héral (1985) pour Crassostrea gigas montre que l'efficacité de rétention est optimale pour des particules de 6 à 10 μm avec une efficacité de filtration moins élevée dans les petites tailles pour de fortes charges sestoniques (40 mg/l), mais la notion de qualité de la nourriture n'a pas été corrélée avec l'efficacité de rétention. La possibilité d'adaptation de la branchie en réponse aux modifications de la qualité et de la quantité de la matière particulaire présente un intérêt d'optimisation énergétique.

Ce travail veut estimer le degré de flexibilité de la rétention branchiale de Crassostrea gigas soumise aux fluctuations sestoniques naturelles (20 à 320 mg/l) de l'environnement estuarien de Marennes-Oléron (Figure 1) tout en permettant de situer l'efficacité de rétention de l'huître japonaise au sein des Ostréidés. Pour

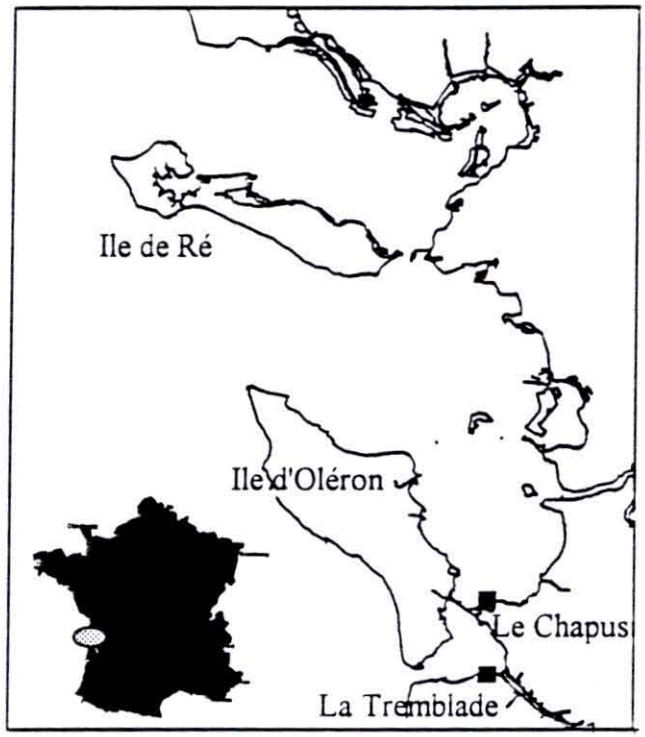

Figure 1. Bassin de Marennes-Oléron. Localisation des sites expérimentaux, au laboratoire (La Tremblade) et in situ (Le chapus).

ce faire, une première expérience a été réalisée au laboratoire en septembre 1991, en contrôlant les régimes alimentaires à base de sédiment remis en suspension et de cultures algales alors qu'un second dispositif établi sur le terrain en in situ simulé, (Héral et al., 1989), a fourni des charges sestoniques élevées.

MATERIEL et METHODES

1. Expérience au laboratoire.

Les Huîtres Crassostrea gigas, d'un poids compris entre 0.90 et 1.34 g de chair sèche ont été prélevées dans le bassin de Marennes-Oléron, débarrassées de leurs épibiontes puis acclimatées pendant deux semaines à partir d'eau de mer enrichie en Skeletonema costatum.

Le dispositif expérimental inspiré des expériences en flux continu de Mφhlenberg & Riisgård (1978), Palmer & Williams (1980) a été préalablement décrit en détails (Anonymes, 1987). L'eau de mer transite par un bac d'homogénéisation dans lequel sont ajoutés les différents mélanges d'algues ou de sédiment (Fig. 2). Elle aboutit à un poste de filtration constitué de six bacs de 10 x 20 x 8 cm dont le débit est réglé par des débitmètre à 100 ml/mn afin d'éviter les artefacts de recirculation, (Vahl, 1972a), ou de sous alimentation (différence Entrée - Sortie < 30 %), sans toutefois remettre en suspension les fèces et pseudofèces. Les fèces ont toujours été observés en rubans compacts de forme aplatie. De ce fait la possibilité de production de "bioseston", (Hildreth, 1980), a été écartée. Toutes les expériences se sont déroulées au delà du seuil de production des pseudo-fèces. Les bacs expérimentaux ont été conçus sur le modèle développé par Palmer et Williams (1980), avec un système de cloisonnement qui assure un flux laminaire. Le sixième bac contient une coquille vide et tient lieu de témoin de sédimentation. La numération des particules se fait à l'aide d'un compteur

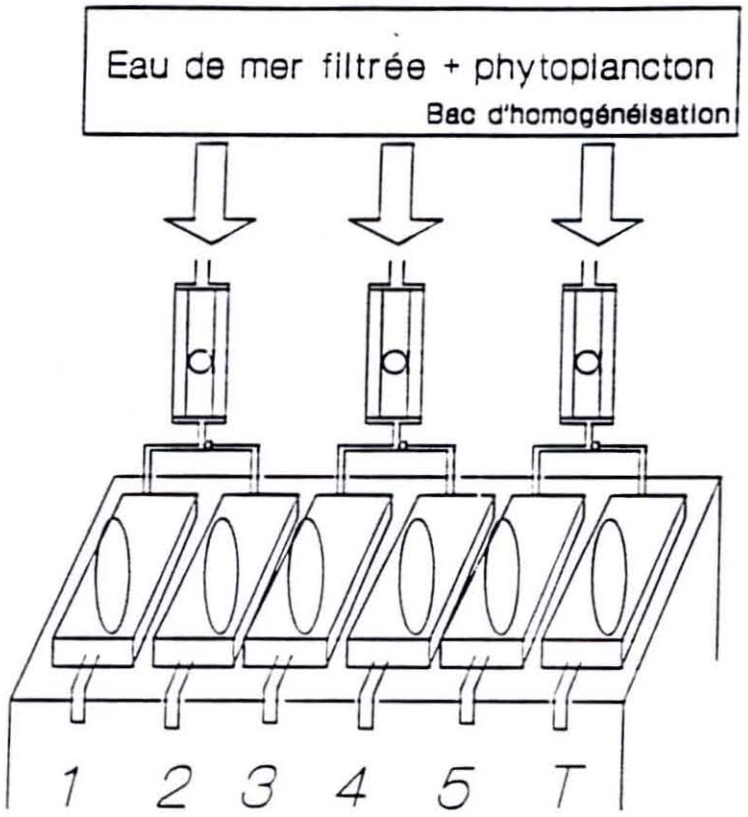

Figure 2. Schéma du dispositif expérimental. Les huîtres sont disposées dans les bacs 1 à 5, le bac T contenant une coquille vide, tient lieu de témoin de sédimentation.

Coultronics de type Multisizer doté d'une sonde de 100 μm. Toutes les données relatives à la taille des particules sont exprimées en diamètre équivalent sphère. Les tailles des particules ont été groupées en classes allant de 2,97 μm à 15,69 μm. Le calcul de l'efficacité de rétention relative dont le principe a été discuté précédemment est le suivant:

pour une classe de taille,

$$\mathbf{Er(\%) = (Ct - Ci) \times 100 / Ct}$$

avec **Ct** : concentration des particules à la sortie du bac 6 servant de témoin de sédimentation

Ci : concentration des particules à la sortie des bacs 1 à 5 contenant les huîtres

Dans la majorité des cas, la classe de taille 15,69 μm, filtrée avec le maximum d'efficacité, a été désignée comme référence afin d'exprimer les autres classes en fonction de celle-ci.
Au dessus de cette valeur aucune modification de la rétention n'a été enregistrée.

Régimes alimentaires

Au laboratoire 7 conditions nutritionnelles ont été testées (Tableau I) .

La quantité de matériel particulaire en suspension (seston), recueillie sur filtre Whatman GFC, est obtenue par pesée après élimination des sels à l'eau distillée et dessication à 60°C. La concentration en chlorophylle-a a été analysée par fluorimétrie après extraction acétonique à 90% selon la méthode de Yentsch & Menzel (1963). Les valeurs de seston total, chlorophylle-a et du nombre de cellules sont données dans le tableau I et les distributions de particules dans la figure 3. Trois paramètres ont été retenus pour qualifier la qualité de la nourriture: le % de matière organique particulaire, la biomasse chlorophyllienne estimée par la concentration en chlorophylle a et l'indice de qualité introduit par Bayne et al. (1987) comme la masse de matériel organique par unité de volume particulaire. Cette caractérisation de la qualité étant lié aux contraites volumétriques des processus de la digestion.

2. Expérience sur le terrain

Les manipulations ont eu lieu au Chapus (Fig. 1) en février 1992. Le poste de filtration (Fig 2.) reçoit l'eau de mer du bassin de Marennes-Oléron selon un protocole décrit par Soletchnik et al. (1991). Deux séries de mesures, C8 et C9, ont été obtenues pour des conditions alimentaires dont les caractéristiques sont données dans le tableau I et la figure 3. Les comptages de particules au Multisizer ont été réalisés avec un coefficient de coincidence < à 5 % .

RESULTATS

Les résultats sont présentés sous forme de graphiques dans la figure 4. Les données ayant servies à l'élaboration de ces graphes se trouvent dans le tableau II.

	Seston total (mg/l)	Seston organique (mg/l)	% organique	Volume particulaire (mm^3/l)	Chlorophylle-a (µ g/l)	Indice de qualité
1. Laboratoire Acclimatation: Eau de mer + Skeletonema costatum C1 n = 2 C2 n = 1	6,15 (0,09) 12,25	3,17 (0,24) 4,82	51,54 39,34	5,91 (0,25) 12,99	10,2 (1,23) 22,20	0,53 0,37
Eau de mer naturelle C3 n = 6 C4 n = 2	11,06 (0,87) 1,34 (0,02)	3,02 (0,24) 0,06	27,3 4,47	4,26 (0,24) 0,54 (0,08)	4,34 (0,87) 0,01	0,70 0,11
Eau de mer + sédiment C5 n = 5 C6 n = 2	17,12 (1,7) 27,65 (3,21)	4,56 (0,1) 7,07	26,63 25,56	6,58 (0,58) 10,63 (1,23)	4,83 (0,94) 5,87	0,69 0,66
Eau de mer + Tetraselmis sp.+ Thalassiosira sp. C7 n = 6	10,9 (2,29)	4,42 (0,57)	40,55	10,54 (1,01)	48,73 (5,94)	0,41
2. in situ C8 n = 1 C9 n = 1	33,99 64,37	1,18 2,82	3,47 4,38	13,09 24,24	0,74 0,54	0,09 0,16

Tableau I. Résumé des caractéristiques alimentaires pour chaque condition expérimentale. La valeur de la moyenne est accompagnée de l'écart-type entre parenthèses.

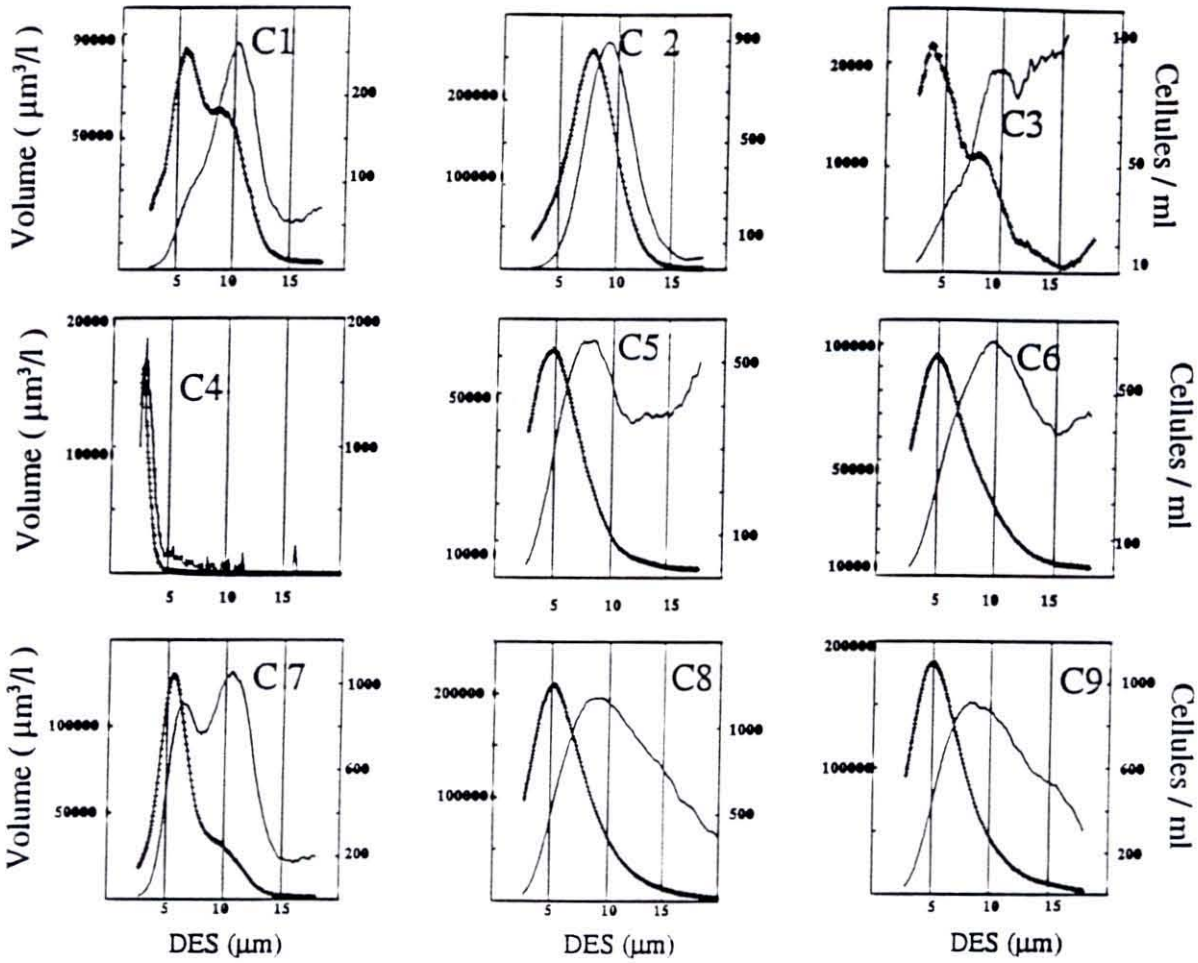

Figure 3. Caractéristiques des distributions de particules utilisés lors des protocoles expérimentaux au laboratoire (C1 à C7) et sur le terrain (C8 à C9). Les graphes représentent, pour la gamme de taille 2 à 20 μm (Diamètre Equivalent Sphère , DES) le nombre de cellules (–) et le volume cellulaire (+).

Diametre (µm)	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9
3	70,37 ± 10,56	19,90 ± 13,61	-	43,67 ± 12,71	58,34 ± 5,55	56,45 ± 8,44	48,17 ± 11.11	26,90 ± 8,02	10,58 ± 9,21
3.41	73,31 ± 6,62	36,52 ± 6,12	82,99 ± 6,32	75,99 ± 7,74	62,37 ± 5,59	60,36 ± 7,23	58,14 ± 9,28	28,43 ± 10,78	11,93 ± 10,56
3,92	77,35 ± 6,62	41,77 ± 10,31	83,99 ± 6,86	92,28 ± 6,03	66,38 ± 5,40	65,33 ± 7,08	66,54 ± 8,10	34,97 ± 10,39	15,22 ± 10,10
4,51	81,39 ± 7,09	54,82 ± 12,61	87,09 ± 6,19	98,05 ± 8,13	71,18 ± 5,72	70,44 ± 8,04	72,99 ± 7,25	46,25 ± 7,44	21,21 ± 9,49
5,18	89,02 ± 4,45	67,73 ± 12,77	90,32 ± 6,03	100,81 ± 8,84	76,51 ± 5,56	78,29 ± 8,40	77,62 ± 5,43	57,14 ± 6,14	26,87 ± 10,09
5,95	93,21 ± 3,78	80,42 ± 8,40	94,43 ± 7,32	99,47 ± 9,23	81,75 ± 5,72	85,18 ± 7,83	84,41 ± 4,30	68,13 ± 5,21	33,59 ± 9,89
6,83	95,78 ± 3,04	88,83 ± 6,70	98,74 ± 6,95	96,88 ± 11,67	89,31 ± 5,13	91,54 ± 7,08	91,84 ± 4,03	76,70 ± 4,46	41,93 ± 8,83
7,84	97,42 ± 2,24	92,74 ± 4,29	100,35 ± 6,36	99,27 ± 9,16	95,44 ± 4,57	96,65 ± 4,79	95,73 ± 3,71	83,71 ± 5,46	53,33 ± 7,73
9,01	97,80 ± 2,27	96,81 ± 3,43	99,80 ± 6,97	98,86 ± 8,11	99,0 ± 4,81	99,28 ± 3,43	96,81 ± 3,29	88,04 ± 5,23	64,67 ± 5,83
10,35	98,50 ± 2,12	100,40 ± 2,08	98,05 ± 7,63	100 ± 17,85	99,66 ± 5,39	96,50 ± 5,10	100,27 ± 3,11	98,47 ± 2,46	77,19 ± 4,83
11,89	100,25 ± 2,05	100,2 ± 5,58	98,05 ± 9,61	100	97,69 ± 4,18	96,48 ± 5,74	101,82 ± 6,03	101,58 ± 6,79	89,29 ± 3,34
13,66	100,44 ± 3,88	100,6 ± 4,34	99,68 ± 7,78	100	97,87 ± 5,86	99,66 ± 5,42	100,80 ± 12,64	98,7 ± 6,79	97,62 ± 2,08
15,69	100	100	100	100	100	100	100	100	100
n	19	10	27	7	10	10	30	5	5

Tableau II. Efficacité de rétention de Crassostrea gigas en fonction du diamètre des particules en suspension pour les différents régimes alimentaires testés (moyenne ± écart-type). Les 13 classes de tailles étudiées sont représentées par la valeur du point médian.

La courbe d'efficacité de rétention de Crassostrea gigas pour la condition 1 à base de Skleletonema costatum pour une charge en seston total de 6,15 mg/l et un volume particulaire de 5,91 mm^3/l situe le point d'inflexion à partir duquel la rétention n'est plus modifiée à 7 μm. Cependant, 70 % des particules de 3 μm sont encore retenues. Pour des concentrations deux fois plus élevées, C2 à 12,25 mg/l et 12,99 mm^3/l avec une qualité de nourriture similaire, ce point d'inflexion est déplacé vers 9 μm mais 20 % seulement des particules de 3 μm sont retenues. Un test-t réalisé sur les classes de tailles 2,97 μm à 7,84 μm entre la condition C1 et la condition C2 montre que la concentration a un effet négatif significatif sur l'efficacité de rétention ($P < 0.05$.). L'eau de mer naturelle, C3, avec une charge sestonique plus élevée que C1, 11,06 mg/l, conjuguée à un volume plus faible, 4,26 mm^3/l contre 5,91 mm^3/l, contient une majorité de petites particules minérales et une biomasse phytoplanctonique deux fois inférieure (Tableau I). Cette condition alimentaire présente l'indice de qualité le plus élevé et un % organique de 27%. L'optimum de rétention se situe vers 6 - 7 μm. Cependant la comparaison des valeurs de rétention obtenues pour cette condition C3 à base d'eau naturelle avec celles obtenues à partir du régime alimentaire C4 qui représente la plus faible quantité de nourriture distribuée, 1,34 mg/l et 0,54 mm^3/l mais surtout les plus faibles valeurs des paramètres de qualité enregistrés au laboratoire, suggère une régulation de la rétention indépendante de la qualité de la nourriture. En effet, malgré cette qualité moindre (indice de qualité = 0,11 et % organique = 4,47%) la condition 4 a permis l'observation des performances optimales de la branchie de Crassostrea gigas, l'efficacité de rétention n'étant plus modifiée pour des tailles supérieures à 4 μm, (Fig.3). Lorsque l'eau de mer est enrichie en sédiment, la biomasse chlorophyllienne augmente peu, démontrant que le sédiment est peu riche en phytobenthos et en matière organique détritique (Condition 5 et 6). Pour deux distributions de particules identiques, (Fig.3), l'augmentation du volume total de 6,58 mm^3/l (C5) à 10,63 mm^3/l (C6), et de la charge particulaire, 17,12 mg/l (C5) à 27,67 mg/l (C6), avec

une qualité similaire, conduit à un déplacement du point d'inflexion de 8 μm à 10 μm, (Fig. 4). L'effet négatif de la quantité de nourriture s'avère significatif pour test-t realisé de la classe 2,97 μm à la classe 9,01 μm, ($P < 0,05$).

Si l'on compare les conditions alimentaires C3 et C7 on observe une charge sestonique, une distribution de particules équivalentes mais un volume particulaire deux fois supérieur pour C7. Hormis l'indice de qualité plus faible, la condition 7 possède une biomasse phytoplanctonique dix fois supérieure et un % organique qui atteint 40 % . Néanmoins, pour C7 nous trouvons le point d'inflexion à 8 μm ce qui signifie que la branchie a été moins efficace.

Lors des expériences in situ nous constatons une correspondance entre la condition 8 et la condition 6 obtenue en laboratoire, pour la charge sestonique, le volume particulaire et la distribution des particules alors que la qualité de la nourriture observée in situ est très inférieure, avec un indice de qualité de 0,09 pour un % de matière organique de 3,47 % et une biomasse phytoplanctonique estimée à 0,74 μg de chlorophylle-a/l. Néanmoins, il apparait que la localisation du point d'inflexion, à 10 μm, est similaire. En ce qui concerne la condition 9 où l'on enregistre les quantités de nourriture les plus élevées, il se produit un déplacement du point d'inflexion vers 13 μm. Un test-t confirme que les différences observées, résultant de l'augmentation de la charge sestonique, sont significatives, ($P < 0,05$), (Fig. 4).

L'influence prépondérante de la quantité de nourriture sur l'efficacité de rétention a été formalisée par la corrélation, pour chaque classe de taille, des valeurs d'efficacité de rétention avec les paramètres de quantité. Le volume total a donné les meilleurs coefficients de corrélation. Le modèle utilisé par Wilson (1983) sur Isochrysis galbana (3,5 μm-4μm): $Er\% = 100e^{-0,0021*C}$ où C est une concentration en cellules/μl, a été écarté au profit d'un modèle linéaire $Er\% = aVol + 100$ où Vol est le volume particulaire en mm^3/l. Les valeurs des régressions sont données dans le tableau III. Les régressions linéaires obtenues (Fig. 5), soulignent l'influence de la quantité de matière particulaire qui diminue

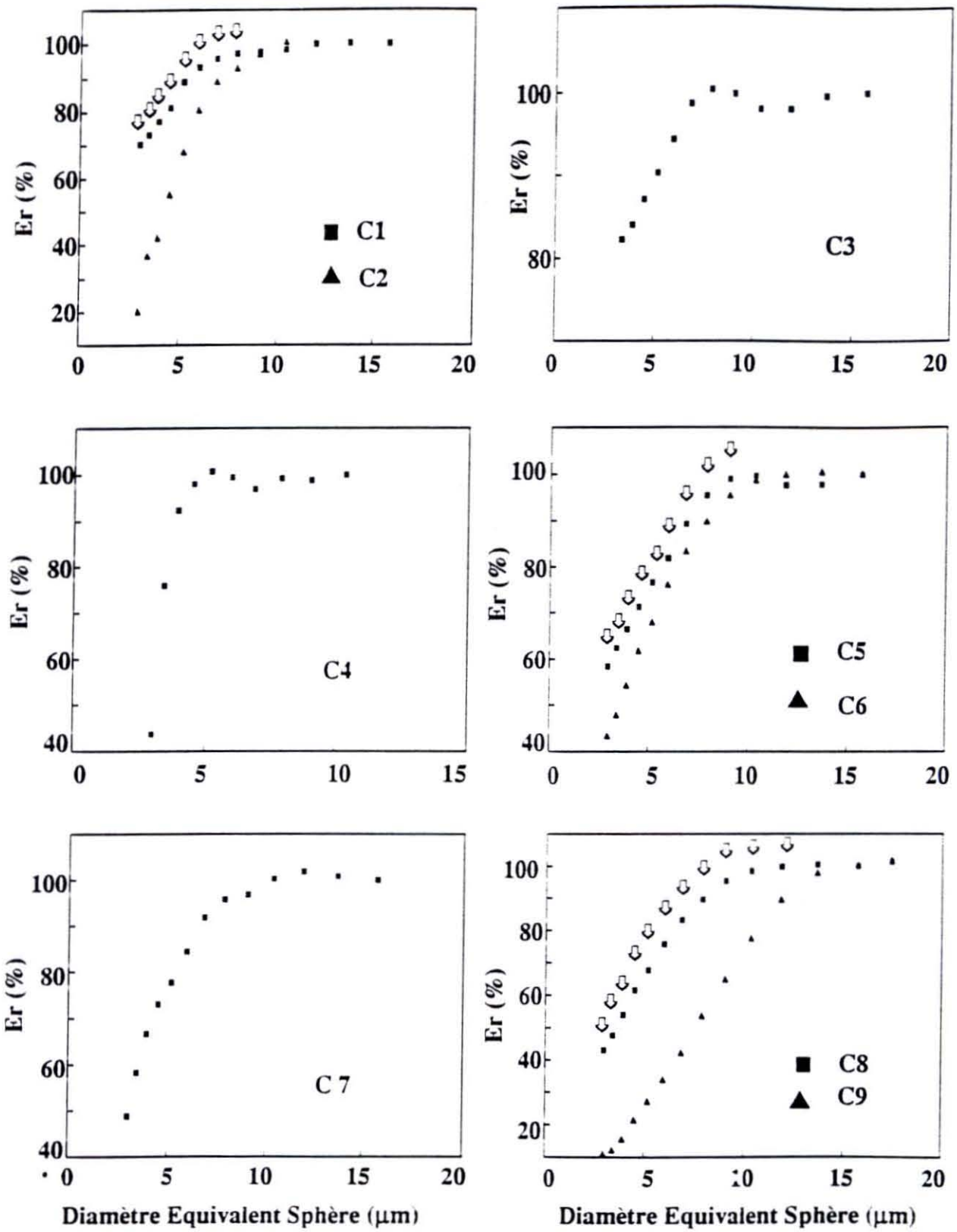

Figure 4. Efficacité de rétention (Er%) de l'huitre Crassotrea gigas pour les différentes conditions alimentaires testées. Les flèches indiquent une différence de rétention significative (P<0,05).

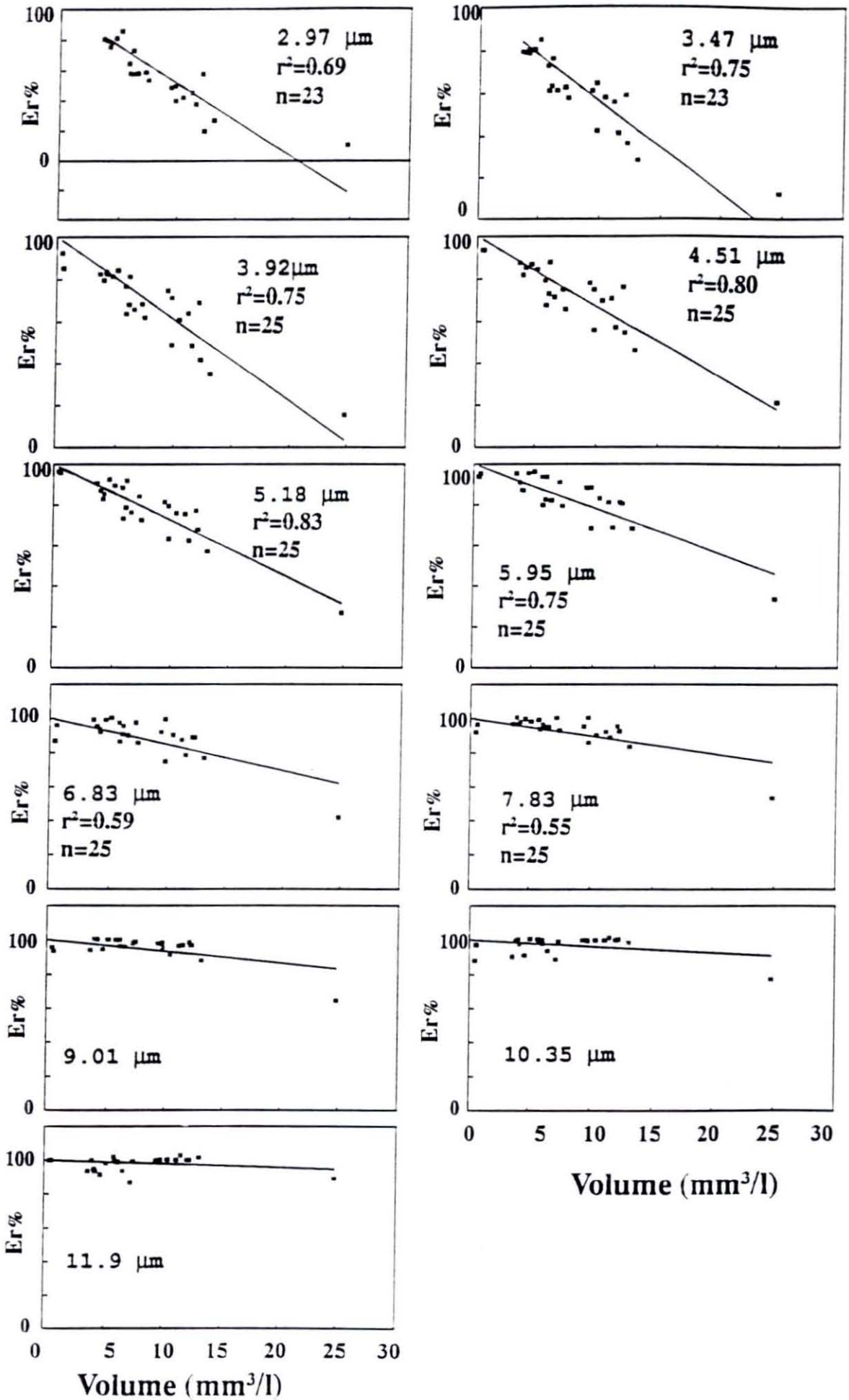

Figure 5. Relation, pour chaque classse de taille, entre l'efficacité de rétention Er% et le volume particulaire, Vol, en mm3/l, ajustée par le modèle:

Er% = a Vol + 100

l'efficacité de rétention. Ce phénomène est net pour les petits diamètres des classes de tailles 2,97 μm à 7,83 μm. L'effet s'estompe progressivement pour les classes de tailles 9,01 μm et 10,35 μm, pour disparaître à partir de 11,89 μm. Les régressions obtenues pour les classes 10,35 μm et 11,89 μm ne sont plus significatives (Tableau III), l'efficacité de rétention devient indépendante de la concentration particulaire. Au delà de 12 μm les particules sont toutes retenues avec une efficacité maximale dans la gamme de volume et concentration testée 0,54 mm^3/l (1,54 mg/l) à 25 mm^3/l (66 mg/l).

Relation entre efficacité de retention, taille des particules et concentration .

Un modèle prédictif Z=f(X,Y), établi entre ces trois paramètres a été ajusté par la méthode des moindres carrés (r^2=0,84) selon la méthode de Marquardt (1963).

$$Er\% = (-ae^{-bDES})Vol+100$$

avec a = 12,537 b = 0,304

Er% = efficacité de rétention (%)

Vol = volume particulaire (mm^3/l)

DES = Diamètre Equivalent Sphère (μm)

La représentation graphique du modèle est donnée en figure 6.

Diamètre µm	Equations de régréssions	r	n
2,97	Er% = - 4,91 Vol + 100	0,83*	23
3,47	Er% = - 4,39 Vol + 100	0,86*	23
3,92	Er% = - 3,90 Vol + 100	0,87*	25
4,51	Er% = - 3,31 Vol + 100	0,88*	25
5,18	Er% = - 2,78 Vol + 100	0,91*	25
5,95	Er% = -2,18 Vol + 100	0,86*	25
6,83	Er% = - 1,54 Vol + 100	0,76*	25
7,84	Er% = - 1,04 Vol +100	0,74*	25
9,01	Er% = - 0,68 Vol + 100	0,65*	25
10,35	Er% = - 0,37 Vol +100	0,26	25
11,89	Er% = - 0,21 Vol +100	-0,17	25
r = coefficient de corrélation; n = taille de l'échantillon			

Tableau III. Equations de régréssions entre l'efficacité de rétention Er% et le volume particulaire (mm^3/l), Vol, pour chaque classe de taille. (* = régréssion significatives P>0,05).

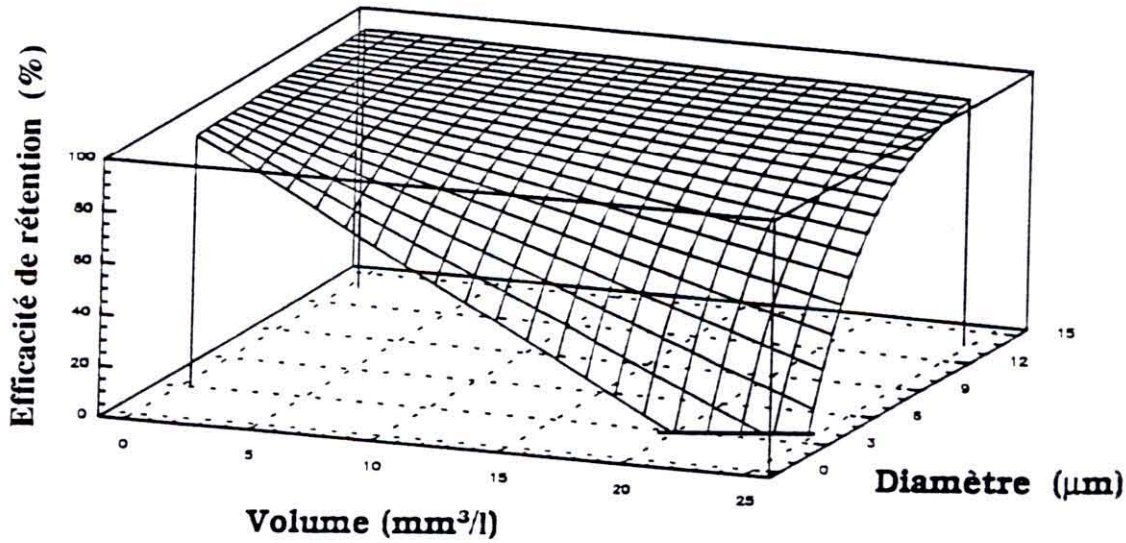

Figure 6. Relation entre l'efficacité de rétention Er%, la concentration estimée par le volume particulaire, Vol, en mm^3/l et la taille des particules représentée par le Diamètre Equivalent Sphère, (DES). Le modèle,

$Er\% = (-12{,}537e^{-0{,}304DES})Vol + 100$ a été ajusté par la méthode des moindres carrées ($r^2 = 0{,}84$)

DISCUSSION

Chez les mollusques filtreurs benthiques l'efficacité de rétention est la première fonction physiologique opérant une sélection de la nourriture potentielle véhiculée par le courant inhalant, excepté les tentacules du bord du manteau qui réalisent un prétamisage (Nelson, 1938). La théorie classique de la capture des particules chez les bivalves qui possède des cils latéro-frontaux développés repose sur l'interception mécanique des particules sur les structures ciliaires de la branchie. Les Ostreidés, en dépit de cils latéro-fontaux peu développés, utilise un mode de capture identique (Owen & Mac Crae, 1976). Cette théorie a été récemment remise en question par Jφrgensen (1981a, 1989), qui considère que le fonctionnement de la branchie ne doit plus être assimilé a celui d'un tamis. Néanmoins, le modèle de Jφrgensen où la capture et l'ingestion des particules sont expliqués par la seule mécanique des fluides est controversé (Silvester & Sleigh, 1984; Benninger et al., 1991).

Les valeurs d'efficacité de rétention de l'huître japonaise Crassostrea gigas s'accordent avec les résultats obtenus chez les Ostréidés pour de faibles concentrations sestoniques. La condition alimentaire C4 représentative d'une faible quantité de nourriture disponible, 1,34 mg/l-0,54 mm3/l, est analogue à celles testées par Mφhlenberg & Riisgärd (1978) qui travaillent avec Ostrea edulis en deça du seuil de production de pseudofèces à des concentrations < 10000 cellules/ml et de Palmer et Williams (1981) sur Crassostrea virginica avec 1,45 mg/l. Pour de telles concentrations ces auteurs situent le point d'inflexion qui indique une rétention complète à 3-4 μm, ce qui est le cas de Crassostrea gigas. Ceci rejoint les observations de Héral et al. in Héral (1986) sur la même espèce qui pour une charge sestonique de 4 mg/l trouve un point d'inflexion à 5 μm alors que pour des charges de 40 mg/l le maximum de rétention est à 9 μm.

Un net décalage est mis en évidence entre le mode de la distribution de particules de la condition C4 à 2,5 μm, figure 3 et le point d'inflexion à 4 μm. Cette valeur de 4 μm semble être la plus petite taille de particule retenue avec une efficacité de 100 %, c'est-à-dire la capacité maximale de rétention du filtre branchial. Nous pouvons donc supposer que la structure du complexe ciliaire latérofrontal de l'huître japonaise et notamment la distance entre les cils latéraux-frontaux qui conditionne la rétention des particules en fonction de leur taille, présente des similitudes avec celle d'Ostrea edulis, Owen & MacCrae (1976). L'étude de ce système ciliaire en microscopie électronique en transmission et microscopie électronique à balayage, (Barillé, en préparation), devra permettre de confirmer cette similitude entre les deux espèces.

Le mode des distributions de particules comptées in situ, conditions 8 et 9 , comme celui des conditions C5 et C6, se situe à 5 μm (figure 3). il existe donc bien un décalage entre ce mode et les optimums de rétention observés: 8 μm pour C5 , 10 μm pour C6 et C8, 13 μm pour la condition 9. Chez Crassostrea gigas, dans le milieu naturel, proche de la dernière condition (C9) il n'y aurait donc pas d'adaptation de l'optimum de rétention sur le mode de la distribution des particules. Dans les milieux estuariens caractérisés par des concentrations de matériel particulaire élevées, le nano et l'ultraplancton (<5μm) ne seraient pas disponibles pour la nutrition des huîtres. Pour expliquer la rétention possible de particules dont la taille est < 4 μm il faut considérer le type de distribution de particules rencontré sur le terrain et au laboratoire pour les conditions 5 et 6. L'analyse de ces distributions (Fig. 2) suggère un caractère de type floculé, (Kranck, 1984). Il est donc probable que des particules de petite taille se retrouvent agrégées sur des particules de taille plus grande, retenues par le filtre branchial. De plus, les forces électrostatiques invoquées par Williams (1982) ou l'interception directe sur les structures ciliaires frontales des filaments branchiaux, lorsque du mucus est produit au delà du seuil de production de

pseudo-fèces (Owen & Mac Crae, 1976) peuvent contribuer à la rétention de particules de petite taille .

Le paramètre ayant la plus forte incidence sur la fonction de rétention est la quantité de nourriture. De plus l'huître japonaise ne semble pas en mesure d'ajuster sa rétention en fonction de la qualité de la nourriture comme le montrent les résultats obtenus avec la condition 7 qui possède la biomasse phytoplanctonique la plus élevé, un % de matière organique de 40 % mais donne un point d'inflexion à 8 μm loin des capacités optimales de rétention à 4 μm enregistré à faible charge. L'influence de la charge est nette sur les gammes de tailles 3 à 7 μm, moins sensible sur les tailles de 8 à 11 μm comme le montrent les régressions linéaires (Fig. 5). L'effet s'estompe pour un diamètre équivalent sphère de 12 μm. La représentation du modèle qui met en relation l'efficacité de rétention, la concentration particulaire et la taille des particules (Fig. 6) souligne l'effet conjugué des fortes concentrations et des particules de petits diamètres qui donne les plus faibles valeurs de rétention.

Il semble donc que la fonction de rétention ne participe pas au tri de la nourriture inhalée comme le reste du cténidium mais serve à réguler la quantité de nourriture dans le but d'approcher la quantité optimale qui autorise le bon fonctionnement des systèmes ciliaires à la surface de la branchie, (Atkins, 1936) et des palpes labiaux tout en évitant le colmatage. La porosité branchiale aux fortes concentrations de matière particulaire en suspension peut s'expliquer par des mécanismes dont la conséquence est la grande expansion des espaces interfilamentaires qui accroît la taille des ostias, (Jørgensen, 1966). Cette flexibilité branchiale intervient par exemple lors de la ponte, les ovules passant des filaments branchiaux dans la cavité infrabranchiale, (Purchon, 1968). L'accroissement des espaces interfilamentaires résulte des changements d'état de contraction des muscles horizontaux, (Atkins, 1937a) et des variations d'amplitude de battement des cils latéraux-frontaux, (Dral, 1967). L'existence de tels méchanismes chez les Ostréidés semble lié à l'évolution structurale de la

branchie pour compenser le développement d'une branchie plissée de type hétérorhabdique qui augmente la possibilité de colmatage à forte charge sestonique, Atkins (1937a). Le bivalve répond de façon passive aux fortes charges sestoniques. Il peut ainsi continuer à respirer sans mettre en oeuvre les mécanismes de filtration et minimiser les dépenses énergétiques inhérentes aux processus de rejet de la matière particulaire en excès, (Hildreth & Mallet, 1980).

En conclusion il ressort l'effet prépondérant de la concentration en matière particulaire en suspension sur la rétention. La formalisation de relations rétention-taille de particule-concentration concrètisé par l'élaboration d'un modèle prédictif peut constituer une des étapes dans la détermination de régimes alimentaires adaptés pour des systèmes expérimental d'aquaculture, (Wisely & Reid, 1978).

S'il est connu que les bivalves peuvent ajuster leur nutrition en réponse à des variations qualitative de la nourriture disponible pour stimuler leur croissance, (Robinson et al., 1983; Bayne et al., 1987), il ne semble donc pas qu'il puisse y avoir une adaptation possible de la rétention en fonction de la disponibilité particulaire. L'adaptation se situerait donc en aval de la rétention au niveau de l'ingestion qui fait intervenir la sélection préférentielle de la matière organique, (Newell & Jordan, 1983) bien que ce tri disparaisse aux fortes charges sestoniques (40 mg/l), Razet et al. (1989) et de l'assimilation.

La baisse de l'efficacité de rétention a une conséquence directe sur le calcul du l'efficacité de filtration lors des expériences sur le terrain en flux continu que ce soit à partir de raceway, Héral et al (1989), ou de tunnel benthique.

La formulation employée pour les circuits ouverts Vahl (1972a) est la suivante:

Filtration = (Entrée - Sortie)/Entrée * (débit / poids sec ou individus)

Les paramètres utilisés sont la charge sestonique, la biomasse chlorophyllienne, le nombre et/ou le volume total de particules.

Or, dans le bassin de Marennes-Oléron, les matières en suspension estimées par l'analyse de la charge sestonique sont principalement constituées, en dehors des périodes de bloom, de petites particules minérales de 1 à 5 μm Héral (1985) . Ces petites particules sont donc filtrées mais non retenues. Lorsque le paramètre dont les variations sont suivies à l'entrée et à la sortie du dispositif expérimental est la charge sestonique, il apparait donc un biais dont la conséquence est:

- la sous estimation du taux de filtration.

- l'impossibilité de détecter, pour des fortes charges, toute réponse physiologique des mollusques due à l'action de pompage des cils latéraux.

Héral et al. (1989) et Soletchnik et al. (1991) signalent ainsi des biais sur les calculs de filtration qui peuvent atteindre 50 %. Seule la prise en compte de l'efficacité de rétention permettra la correction des données. En ce qui concerne la charge sestonique, la correction du calcul du taux de filtration, possible pour les prélèvements discrets, passe par l'estimation du poids de particules non retenues. Quand le paramètre est le nombre ou le volume de particules, pour obtenir les valeurs corrigées, il faut réajuster la gamme de taille en prenant comme limite inférieure la taille seuil à partir de laquelle la rétention est de 100 % . L'utilisation de la fluorimétrie qui prend en compte des particules de plus grande taille donc moins sujette au problème de non-rétention semble préférable étant donné la possibilité d'acquisition en continu de ce paramètre. Le problème se poserait également si les calculs comme le quotient d'efficacité de sélection de Kiørboe et Møhlenberg (1981) ou le taux de filtration estimé par les quantités minérales biodéposées, Prins et. al. (1991), devait être appliqué à l'huître Crassostrea gigas. En effet, dans l'estimation de ces ratios, il est fait référence à la matière particulaire en suspension du milieu environnant exprimée en mg/l. Cependant, dans les milieux estuariens où la concentration dépasse toujours 20

mg/l, la rétention des particules de petites tailles n'est pas de 100 % . Pour approcher la vraie valeur de ces deux paramètres il faut donc tenir compte de la rétention et minorer les charges sestoniques du poids de petites particules non disponibles. En mai 1991 à Marennes-Oléron, lors d'un cycle de marée de vivo avec une charge fluctuant de 50 à 200 mg/l, le poids de particules présentes dans le milieu mais non disponibles pour l'huître Crassostrea gigas a été estimé à 30 % du poids total. Ce raisonnement doit être spécifique pour chaque espèce qui présente un profil de rétention propre avec notemment des rétentions de particules de plus petite taille, 1 à 2 μm, pour Mytilus edulis et Cerastoderma edule.

Remerciements: Les auteurs tiennent à remercier A. Gérard et C. Ledu qui ont fournit les souches phytoplanctoniques ainsi que D. Razet et P. Geairon pour le montage du dispositif expérimental. Cette étude est réalisé dans le cadre du contrat CEE FAR AQ 2500.

BIBLIOGRAPHIE

Anonymes, 1987. Bilan énergétique chez les mollusques bivalves. Groupe de travail, La Tremblade, 1987. Vie mar., H.S., No. 7, pp 1-68..

Atkins, D., 1936. On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part I: Some new observations on sorting mechanisms in certain lamellibranchs. J. microsc. Sci. 79: 181-308.

Atkins, D. 1937a. On the ciliary mechanisms and interrelationships of lamellibranchs. Part II: Sorting devices on the gills. J. microsc. Sci. 79: 339-373.

Bayne, B. L., J. Widdows & R. J. Thompson, 1976. Physiological integrations. In. Marine mussels, their ecology and physiology, edited by B. L. Bayne, Cambridge University Press, London, pp. 121-206.

Benniger, P. G., Le Pennec M. & A. Donval, 1991. Mode of particle ingestion in five species of suspension feeding bivalves molluscs. Mar. Biol. 108, 255-261

Davids, C., 1964. The influence of suspension of microorganisms of different concentrations on the pumping and retention of food by the mussel (Mytilus edulis L.). Neth. J. Sea Res. 2: 233-249

Dral. A. D., 1967. The mouvement of the latero-frontal cilia and the mechanism of particle retention in the mussel (Mytilus edulis L.). Neth. J. Sea Res. 3: 391-422.

Fiala-Medioni. A. & M. Copello, 1985. Relations trophiques entre huître et milieu; influence de la concentration et de la taille des particules. IFREMER Actes de colloques. 1 : 63-74

Haven, D. S. & R. Morales-Alamo, 1970. Filtration of particles from suspensions by the American oyster Crassostrea virginica. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole 139: 248-264.

Héral, M. 1985. Evaluation of the carrying capacity of Molluscan Shellfish Ecosystems. Aquaculture Shellfish Culture Development and Management, International Seminar in La Rochelle. IFREMER edit.:297-318.

Héral, M., Razet, D. & J. Prou, 1989. Acquisition de données en continu sur la matière particulaire de la baie estuairienne de Marennes-Oléron pendant le bloom printanier planctonique : effet sur le taux de filtration de l'huître Crassostrea gigas. Note CIEM C.M/K : 34, Shellfish Commitee, 14 p.

Hildreth, D. I., 1980. Bioseston production by Mytilus edulis and its effect in experimental systems. Mar. Biol. 55: 309-315.

Hildreth, D. I. & A. Mallet, 1980. The effect of suspension density on the retention of 5 μm diatoms by the Mytilus edulis gill. Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole 158: 316-323.

Jørgensen, C. B., 1966. Biology of suspension feeding. Pergamon Press, Oxford.

Jørgensen, C. B., 1981a. A Hydromechanical principle for particle retention in Mytilus edulis and other ciliary suspension feeders. Mar. Biol. 61, 277-282

Jφrgensen, C. B., 1989. Water processing in ciliary feeders, with special reference to the bivalve filter pump. Comp. biochem. Physiol. Vol. 94A, No. 2, pp 383-394.

Kiφrboe, T. & G. Mφhlenberg, 1981. Particle selection in suspension-feeding bivalves. Mar. Ecol. Prog. Ser. 5: 291-296.

Kranck. K., 1984. Grain-size characteristics of turbidities. Fine grained sediments : deep water processes and facies. Stow, D. A. & Piper, D. J. (Eds) in Geol. Soc. Spec. Halifax , N. S. (Canada). pp 83-92.

Loosanoff, V. L. & J. B. Engle, 1947. Effect of different concentrations of microorganisms on the feeding of oysters (O. virginica). Fish. Bull. Fish. Widl. Serv. U. S. 51: 31-57.

Marquardt, D. W., 1963. An algorithm for least squares estimation of non linear parameters. Journal of the Society for Industrial and Applied Mathematics, 2: 431-441.

Mathers, N. F., 1974. Some comparative aspects of filter feeding in Ostrea edulis L. and Crassostrea angulata (Lam), (Mollusca: Bivalvia). Proc. Malac. Soc. Lond. 41: 89-97.

Mφhlenberg, F. & H. U. Riisgärd, 1978. Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia* 17: 239-246.

Nelson, T. C., 1938. The feeding mechanism of the oyster. I. On the pallium and branchial chamber of Ostrea virginica, O. edulis, O. angulata with comparisons with other members of the genus. J. Morph. 63: 1-61.

Newell, R. I. & S. I. Jordan, 1983. Preferential ingestion of organic matter by the American oyster Crassostrea virginica. Mar. Ecol. Prog. Ser. 13: 47-53.

Owen, G. & J. M. McCrae, 1976. Further studies on the laterofrontal tracts of bivalves. Proc. Roy. Soc. London. B 194, 527-544.

Palmer, R. E. & R. E. Williams, 1980. Effect of particle concentration on filtration efficiency of the bay scallop Agropecten irradians and the oyster Crassostrea virginica. Ophelia 19: 163-174.

Prins, T. C., Smaal, A. C. & A. J. Pouwer, 1991. Selective ingestion of phytoplancton by the bivalves Mytilus edulis L. and Cerastoderma edule (L). Hydrobiol. Bull. 25 (1), 93-100.

Purchon, R. D., 1968. The biology of the mollusca, Pergamon Press, Oxford.

Razet, D., Héral M., Prou J. & J. M. Sornin, 1990. Variations des productions de biodépôts (fécès et pseudofécès) de l'huitre Crassostrea gigas dans un estuaire macrotidal : baie de Marennes-Oléron. Haliotis, 10 : 143-161.

Silvester, N. R. & G. H. Sleigh, 1984. Hydrodynamic aspect of particle capture by Mytilus. J. mar. biol. Ass. UK 64, 859-879.

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 estuairien de Marennes-Oléron (France): analyse de deux cycles de marée. note CIEM C.M/K: 53, Shellfish Committee 14 p.

Vahl, O., 1972a. Efficiency of particle retention in Mytilus edulis. L. Ophelia 10: 17-25.

Vahl, O., 1972b. Particle retention and relation between water transportation and oxygen uptake in Chlamys opercularis (L.) (Bivalvia). Ophelia 10: 67-74.

Vahl, O., 1973a. Porosity of the gill, oxygen consumption and pumping rate in Cardium edule (L.) (Bivalvia). Ophelia 10: 109-118.

Vahl, O., 1973b. Efficiency of particle retention in Chlamys islandica (O. F. Muller). Astarte 6: 21-25.

Williams, L. G., 1982. Mathematical analysis of the effect of particle retention efficiency on determination of filtration rate. Mar. Biol. 66: 171-177.

Wilson, J. H., 1983. Retention efficiency and pumping rate of Ostrea edulis in suspension of Isochrysis galbana. Mar. Ecol. Prog. Ser. 12: 51-58.

Wisely, B. & B. L. Reid, 1978. Experimental feeding of Sydney rock oysters (Crassostrea commercialis = Saccostrea cucullata) I. Optimum particle sizes and concentrations. Aquaculture, 15: 319-331.

Yentsch, G. S. & D. W. Menzel, 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and pheophytin by fluorescence. Dep. Sea. Res., 10: 221-231.