

Séminaire International sur la recherche en soutien du développement et de l'aménagement de la conchyliculture.

EVALUATION DE LA CAPACITE BIOTIQUE DES
ECOSYSTEMES CONCHYLICOLES

EVALUATION OF THE CARRYING CAPACITY OF
THE MOLLUSCAN SHELLFISH ECOSYSTEMS

HERAL Maurice

IFREMER La Tremblade - France

RESUME : La croissance des mollusques cultivés dans les zones littorales, à faible taux de renouvellement d'eau, semble être limitée, au-delà d'une certaine biomasse, par la disponibilité de nourriture ce qui nécessite d'appréhender le mieux possible les capacités trophiques d'un écosystème. Les différentes sources nutritives pour les mollusques sont analysées. Il apparaît ainsi que les substances organiques dissoutes jouent un rôle important pouvant apporter jusqu'à la moitié de l'énergie nécessaire pour leur métabolisme. Le matériel particulaire est filtré par les mollusques, en fonction de sa taille, l'optimum de filtration variant selon les espèces. L'effet négatif sur la production de chair des fortes charges sestoniques minérales est mis en évidence. Le rôle respectif de chaque constituant de la matière organique est analysé. Ainsi les apports trophiques représentés par les bactéries et les détritiques organiques sont discutés tandis que les rations phytoplanctoniques sont décrites. En intégrant les courants, une méthode est proposée pour calculer les flux de nourriture, une revue des pourcentages de phytoplancton retenus par les mollusques cultivés dans différents écosystèmes conchylicoles est présentée.

En préambule, on peut se poser la question : pourquoi étudier la capacité biotique des eaux, c'est-à-dire la quantité de nourriture disponible pour les mollusques, qu'ils soient en élevage ou cultivés de manière plus ou moins intensive. En effet dans la perspective d'aménagement d'un bassin, il est possible de mettre au point des modèles de production des populations exploitées dérivés des modèles employés en halieutique. Ainsi cette approche ne prendrait pas en compte l'effet limitant de la quantité de nourriture disponible or la conchyliculture s'est développée dans des estuaires, des baies, des étangs, des bassins plus ou moins fermés présentant un confinement marqué avec un faible renouvellement d'eau. Ainsi Cloern (1982) démontre que dans la baie de San Francisco les biomasses de bivalves filtreurs sont suffisamment importantes pour filtrer quotidiennement un volume d'eau équivalent au volume de la baie, contrôlant par la même, le développement du phytoplancton. De même dans le bassin de Marennes-Oléron, les biomasses des populations d'huîtres et de moules cultivées ainsi que des autres mollusques peuvent filtrer par jour plus de la moitié du volume d'eau du bassin, en tenant compte des temps de résidence des masses d'eau ; ce même volume (tableau 1) d'eau est filtré plusieurs fois par les mollusques.

Biomasse d'huîtres	Biomasse moules	Biomasse autres mollusques	Biomasse totale	Biomasse poids sec	Filtration	Par jour en Mortes-eaux	Volume d'eau par cycle de marée	temps de recyclage
70 000 t	3 600 t	5 000 t	80 000 t	2 400 t	$240 \times 10^5 \text{ m}^3/\text{h}$	$576 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{j}$	$900 \times 10^6 \text{ m}^3$	4 à 9 jours

Tableau 1 : Volume d'eau filtrée par les mollusques du bassin de Marennes-Oléron.

Ceci peut expliquer les relativement faibles valeurs ($5 \mu\text{g}/\text{l}^{-1}$ de chlo a) des biomasses phytoplanctoniques rencontrées dans ces bassins pourtant largement enrichis par les sels nutritifs (Conomos et al., 1979 ; Héral et al., 1984).

Un raisonnement global pourrait-il guider l'aménagement de ces zones cultivées ? L'approche empirique, c'est-à-dire augmentation progressive des charges en élevage, peut montrer qu'au-delà d'un certain seuil, des baisses de production apparaissent d'où la nécessité de revenir à l'équilibre, mais cet équilibre production-biomasse ne peut être fixé que si les autres paramètres sont constants. En effet la baisse de production peut bien sûr être due à une surcharge de biomasse cultivée mais aussi à une modification du milieu d'élevage avec par exemple :

- exhaussement des fonds entraînant un ralentissement des courants et donc la quantité de nourriture
- modification d'apports de sels minéraux (sécheresse, barrage d'estuaires...)
- perturbation par des polluants de la croissance du phytoplancton mais aussi de la physiologie des mollusques (cas du sel organique de TBT par exemple) (Alzieu et Héral, 1985).
- détérioration des sols conchylicoles avec accumulation de matière organique (fèces et pseudofèces) provoquant des phases anoxiques (Kusuki, 1984).

Ces quelques éléments militent pour l'étude globale des écosystèmes conchylicoles qui forment un tout et dont arbitrairement nous avons distingué pour ce séminaire :

La nourriture disponible pour les mollusques ce qui est l'objet de ce document, la quantité de nourriture dont ont besoin les mollusques pour

couvrir les besoins énergétiques, métabolisme, croissance et reproduction (Deslous-Paoli, 1985) et ensuite la phase de modélisation permettant de mettre en relation les maillons primaires et secondaires (Bacher, 1985).

De nombreux auteurs ont démontré expérimentalement le rôle que différents paramètres jouent sur la nutrition et la production de mollusques. Cependant, il faut bien admettre comme Epifanio et al. (1975) et Dame et al. (1980) que les résultats du laboratoire sont difficilement extrapolables aux milieux naturels, voire divergents. Et pourtant une étude des capacités biotiques d'un écosystème ne peut prendre en compte qu'un certain nombre de paramètres. Ainsi en un premier temps, nous chercherons à déterminer les relations observées dans la littérature in situ entre divers paramètres et la production de mollusques filtreurs afin de proposer une sélection de facteurs, qu'il semble nécessaire de suivre en portant une attention particulière à la stratégie d'étude spatio temporelle à développer en particulier dans les mers à marée.

Relations entre paramètres biotiques et abiotiques de l'eau et la production de mollusques observées in situ :

Un grand nombre d'auteurs ont pu mettre en évidence l'influence de la température. Elle contrôle le déclenchement de la gamétogénèse (Lubet et al., 1981 ; Héral, 1985) mais aussi son évolution (Mann, 1979). Par ailleurs la température est le paramètre primordial qui contrôle tout phénomène physiologique du mollusque : activité de filtration, métabolisme et donc respiration et excrétion, se traduisant ainsi par une liaison étroite avec la croissance linéaire et pondérale. Cette influence importante de la température a permis d'effectuer une modélisation de la croissance des mollusques sur la base des équations de Von Bertalanffy ou de Gompertz en y intégrant les variations de température permettant ainsi de modéliser les fluctuations saisonnières de la croissance Bachelet (1984) chez *Scrobicularia plana* Bodoy (1982) chez *Donax trunculus*, Hamon (1983) chez *Mytilus galloprovincialis* (fig. 1), Rodhouse et al. (1984) chez *Mytilus edulis*.

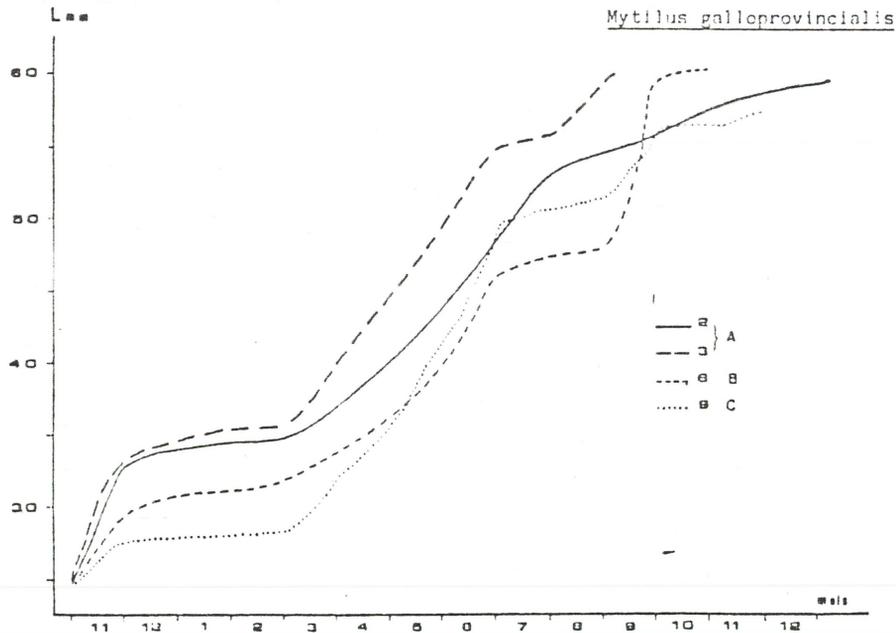


Figure 1 : Courbes taille-âge obtenues après incorporation de la température et des nitrates (Hamon, 1983).

islandica par Wildish et al. (1981) chez différents lamellibranches par Deslous-Paoli et al. (1981) et Héral et al. (1983) chez *Crassostrea gigas* adulte. Par ailleurs l'importance des bactéries (Prieur, 1981), souvent associées aux particules, a été signalée par Martin (1976) chez *Ruditapes decussatus* par Amouroux (1982) chez *Venus Veruscosa* et par Mengus (1978).

Substances organiques dissoutes

Alors que les travaux expérimentaux de Péquignat (1973) démontrent le rôle nutritionnel des acides aminés et des sucres, l'apport énergétique qu'ils représentent n'est jusqu'à ce jour pas pris en compte dans les bilans énergétiques des mollusques.

En effet l'épiderme branchial des lamellibranches est le lieu d'une forte absorption de molécules organiques dissoutes tels que acides aminés, sucres et acides gras. De nombreux travaux mettent expérimentalement en évidence ces mécanismes, pour une revue, on peut citer les articles récents de Jorgensen (1982-1983) de Wright et Stephen (1982), de Gomme (1982) et de Neil et al. (1983). Ainsi cette absorption s'effectue principalement au niveau des branchies mais aussi au niveau de l'estomac et de l'intestin moyen (Stewart et Bomford, 1976 ; Bomford et Gingles, 1974). La cinétique d'absorption est décrite par l'équation de Michaelis-Menten. Ses constantes dépendent de la concentration d'acides aminés présents dans le milieu. Ainsi *Mytilus edulis* peut absorber la moitié des acides aminés contenus dans l'eau qui passe dans la cavité branchiale à des concentrations de $1 \mu\text{mole l}^{-1}$ (Jorgensen, 1983). De même Jorgensen (1982) montre que l'absorption d'acides aminés de l'eau de mer naturelle peut suffire pour apporter plus de deux fois l'énergie nécessaire pour l'activité de filtration des branchies. Parallèlement Wright (1982) estime que l'absorption d'acides aminés apporte 6 à 60 % selon les concentrations disponibles dans les eaux, des besoins d'oxydation du métabolisme exprimés par la respiration. Ce mécanisme permet ainsi de satisfaire aux besoins en 11 acides aminés essentiels pour *Mytilus californianus* avec principalement L-méthionine et L-lysine-Ncl (Harrison, 1976) ainsi que la Taurine qui représente 70 % du pool d'acides aminés libres intracellulaires des branchies (Zurburg et de Zwaan, 1981). Par contre d'après Nell et al. (1983) alors que pour les acides aminés, on constate une absorption active pour le glucose l'absorption ressemble à une diffusion passive ne contribuant pas d'une façon majeure aux besoins en carbohydrates des huîtres.

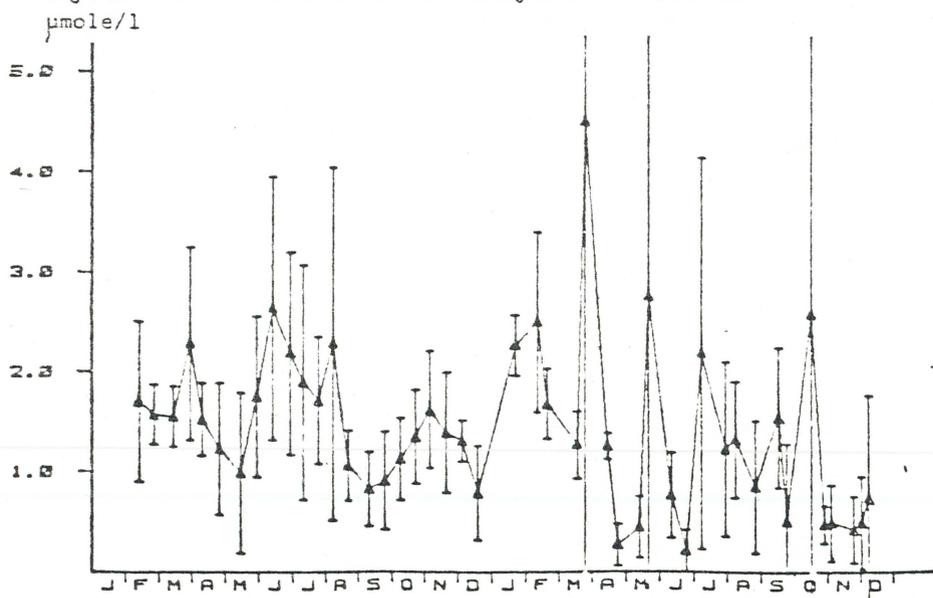


Figure 3 : Variations des teneurs en acides aminés dissous dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron (d'après Héral et al., non publié).

Parallèlement un certain nombre de substances organiques dissoutes peuvent être absorbées par la même voie métabolique et ne jouent plus un rôle énergétique mais un rôle de substances de croissance tels le chlorure de choline et les vitamines (Nell et al., 1983). De même Collier et al. (1953) ont montré l'influence hautement bénéfique de carbohydrates présents dans le milieu marin sur le taux de pompage et l'activité intervalvaire des huîtres. Ces constatations ont conduit à la mise au point des premiers régimes artificiels à base de sucres, de lipides et de vitamines (Castell et Trider, 1974 ; Trider et Castell, 1980 ; Nell et Wisely, 1983).

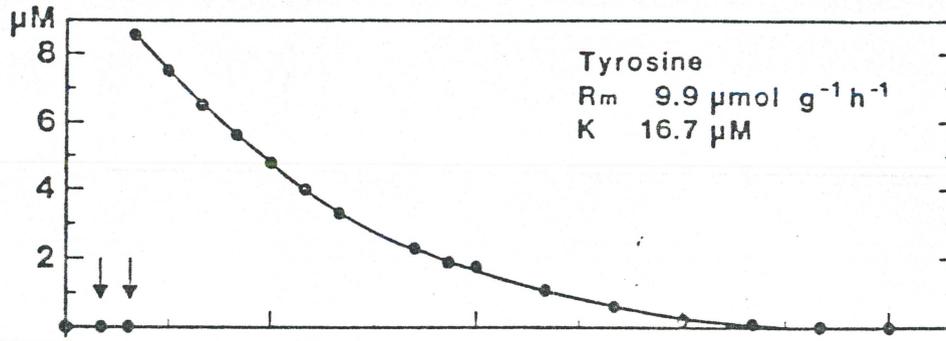


Figure 4 : Cinétique d'absorption de la tyrosine par *Mytilus edulis* (d'après Jorgensen, 1983).

Uptake kinetics of amino acids in *Mytilus edulis* adapted to 50 % artificial sea water at 14°C (d'après Jorgensen, 1983).

Amino acid	N	R_m $\mu\text{mol g}^{-1} \text{h}^{-1}$	K_u μM	R_m/K_u $\text{l g}^{-1} \text{h}^{-1}$	Uptake from $1 \mu\text{M}$ $\mu\text{mol g}^{-1} \text{h}^{-1}$
Glycine	9	9.6 ± 1.1	4.2 ± 0.3	2.0 ± 0.3	1.8 ± 0.2
	4*	18.2 ± 2.0	3.9 ± 0.3	4.7 ± 0.7	3.8 ± 0.5
Glutamic acid	2*	9.6 (8.7, 10.5)	3.2 (3.1, 3.2)	3.1 (2.8, 3.3)	2.3 (2.1, 2.5)
Taurine	3	9.7 (7.4 - 12.5)	5.1 (3.3 - 8.3)	2.1 (1.5 - 2.5)	1.6 (1.3 - 1.9)
Glutamine	4	20.3 ± 3.0	10.4 ± 2.1	2.0 ± 0.2	1.8 ± 0.2
Tyrosine	2	9.9 (9.9, 9.9)	23 (17, 29)	0.5 (0.3, 0.6)	0.5 (0.3, 0.6)

* Mussels starved for four months in the circulating sea-water system of the Marine Pollution Laboratory, Charlottenlund, Denmark

Dans les eaux côtières, les niveaux de présence des acides aminés dissous varient entre 0,2 et 2 μmole par litre (North, 1975). Ainsi Jorgensen (1982) à Isefjord trouve des variations entre 0,4 et 2,5 $\mu\text{mole l}^{-1}$. Dans le bassin de Marennes-Oléron Héral et al. (non publié) trouvent des fluctuations entre 0,2 et 10 $\mu\text{mole l}^{-1}$ mais ne présentant pas de pics saisonniers significatifs, la variabilité journalière au cours d'un cycle de marée étant supérieure à la variation annuelle. Il en est de même pour les teneurs en glucose dissous ou en carbone humique et fulvique dissous (Feuillet et al., 1979 ; Feuillet com. pers.). Ces grandes variabilités peuvent être dues au fait que dans le milieu les mesures sont un synthèse des absorptions et des excréctions par les mollusques mais aussi par le phytoplancton et les bactéries.

Matériel particulaire en suspension

- Taille utilisable par les mollusques filtreurs

L'utilisation récente des compteurs de particules (Coulter Counter, Luzex) permet de connaître les tailles retenues par le filtre branchial des mollusques. Ainsi il apparaît des sélectivités différentes selon les espèces. 50 % des particules sont retenus chez *Mytilus edulis* à 1,5 μ (Silvester et Sleigh, 1984) chez *Cardium glaucum* 50 % à 1 μ (Jorgensen et al., 1984) alors que chez l'anomie *Monia squarria* 50 % à 3,5 μ (Jorgensen et al., 1984) et chez *Crassostrea gigas* 50 % à 3 μ (Kusuki, 1977 ; Deslous-Paoli et Héral, non publié).

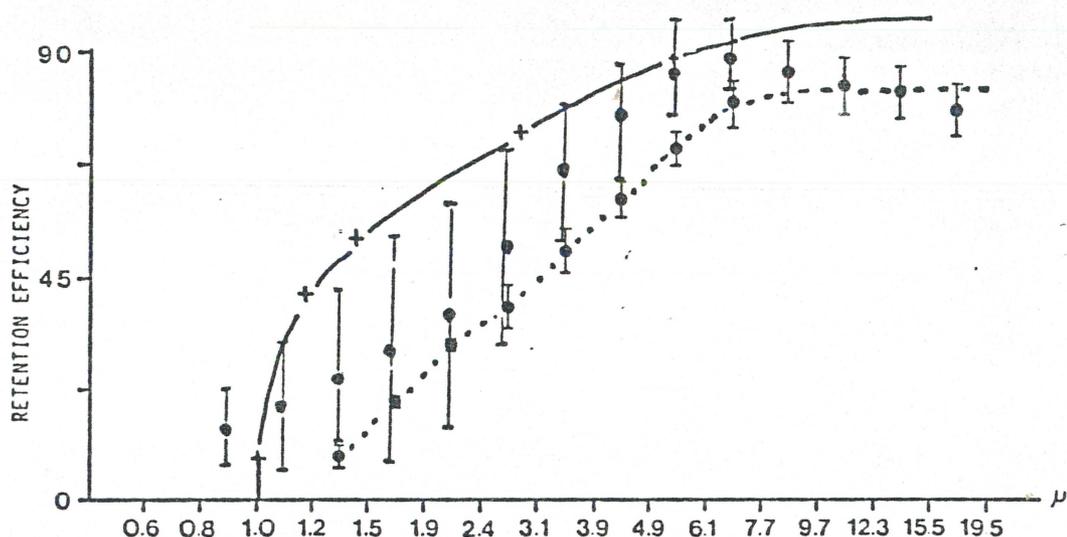


Figure 5 : Efficacité de rétention en fonction de la taille des particules chez *Mytilus edulis* d'après Silvester et Sleigh (1984) et chez *Crassostrea gigas* d'après Deslous-Paoli et Héral (non publié)

L'optimum de filtration pour l'huître *C. gigas* est atteint à 8 - 9 microns alors que *C. virginica*, il est à 5 microns (Palmer et Williams, 1980), pour la moule celui-ci est atteint à 5 microns. Cependant ces différences de sélectivité ne sont pas immuables et semblent dépendre de la charge sestonique du milieu, en effet Deslous-Paoli et Héral (non publié) montrent une augmentation de l'efficacité de rétention, pour des eaux de faible turbidité chez *C. gigas* de même Palmer et Williams (1980) chez *C. virginica* mettent en évidence les mêmes fluctuations. Ainsi toutes les particules supérieures à cette taille vont être retenues par les branchies. La limite supérieure d'ingestion est difficile à déterminer mais Paulmier (1972) par l'examen des contenus stomacaux indique que les particules inférieures à 50 μ prédominent, celles qui mesurent de 50 à 100 μ sont encore fréquentes, par contre les particules de 100 à 150 μ sont très rares.

Ainsi il semble nécessaire pour les études sur la matière particulaire ingérable par les mollusques de prendre en compte ce critère dimensionnel et d'effectuer les analyses biochimiques de la matière organique avec des filtrations différentielles, ceci permettrait de mieux préciser la valeur énergétique de la fraction utilisable dans le milieu estuarien pour les mollusques. On constate que dans les milieux estuariens, la fraction comprise entre 1 et 3 μ , faiblement retenue par les mollusques peut représenter 50 % du nombre total des particules (fig. 6). Par contre le nanoplancton inférieur à 20 μ est en relation directe avec la croissance de *Mytilus edulis* dans le golfe du Maine (Incze et al., 1980), et pour la même espèce, au nord-ouest de la Suède, Rosenberg et Loo (1983) trouvent la même liaison étroite entre nanoplancton et croissance pondérale de la moule.

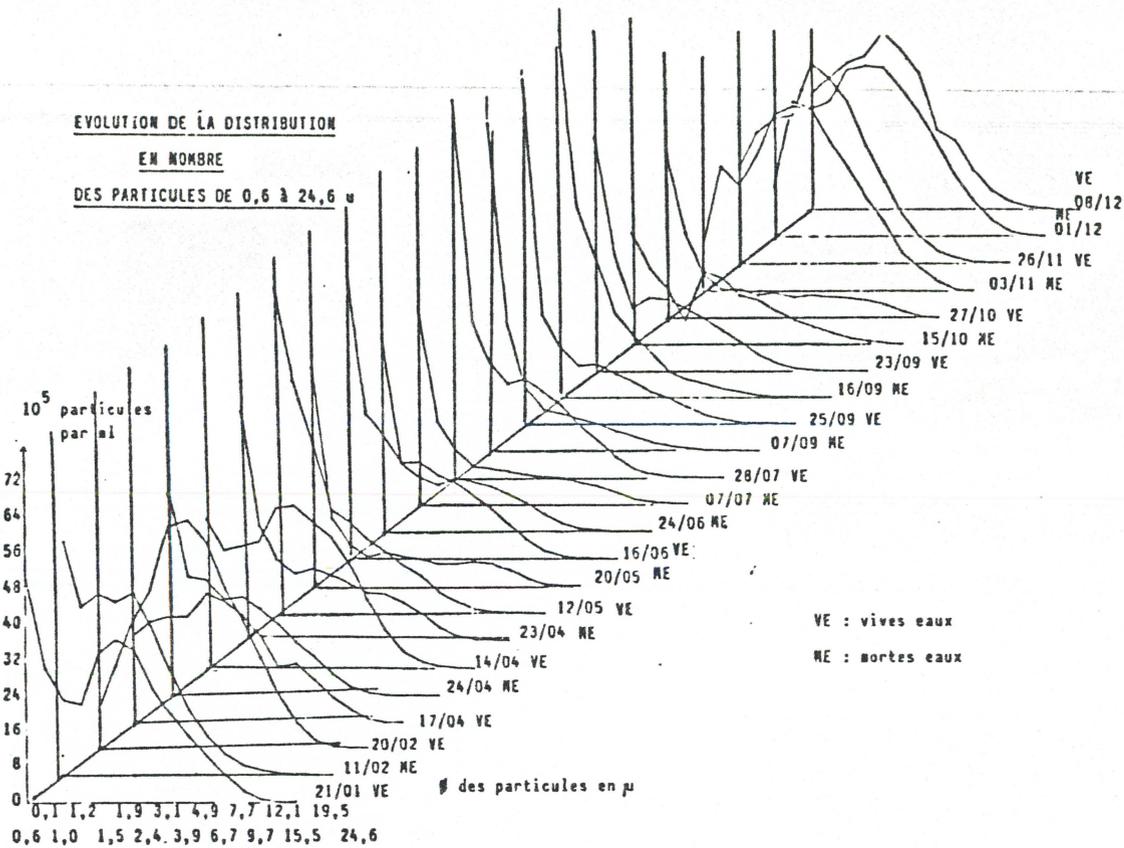


Figure 6 : Nombre de particules en fonction de leur taille dans le bassin de Marennes-Oléron (0,8 à 24,6 μ). (d'après Héral et al., non publié).

- Seston

La fraction minérale du seston peut être importante dans les milieux estuariens en période hivernale avec remise en suspension du sédiment de l'estran par les forts courants de marée et par les tempêtes, parallèlement aux apports des estuaires en crues permettant l'expulsion du bouchon vaseux. Cette forte charge minérale induit une dilution de la matière organique particulaire et diminue ainsi la valeur énergétique des suspensions. Ceci provoque un amaigrissement du mollusque qui est obligé de puiser sur ses réserves pour pallier à ce déficit. Vahl (1980) explique ainsi les variations du taux de croissance de *Chlamys islandica*. De même Deslous-Paoli et al. (1981), Héral et al. (1983) mettent en évidence l'effet négatif de fortes teneurs sestoniques supérieures à 100 mg l⁻¹ sur la production de chair de *C. gigas* et expliquent cette production négative par la très forte biodéposition constituée principalement par les pseudofèces induisant une dépense énergétique accrue pour le tri des particules, la sécrétion de mucus et le nettoyage branchial, à une période où la biomasse phytoplanctonique est peu abondante.

- Bactéries

La numération des populations bactériennes hétérotrophes aérobies, généralement appelée microflore totale permet de quantifier les biomasses bactériennes, il est nécessaire de convertir ces biomasses en équivalent énergétique pour pouvoir comparer leur apport avec celui du phytoplancton. Ferguson et Rublee (1976) estiment qu'en moyenne une bactérie correspond à 7,8 X 10⁻⁵ g carbone ; cette valeur concorde avec la fourchette donnée par Hamilton et Holm Hansen (1967). En l'absence de coefficient calorimétrique spécifique pour les bactéries, il est appliqué celui défini par Salonen et al. (1976) qui est de

10,97 cal mg⁻¹ de carbone pour l'ensemble des invertébrés aquatiques. Ainsi Héral et al. (1983) et Deslous-paoli et Héral (1984) montrent que les biomasses bactériennes d'un bassin conchylicole ne représentent qu'une part mineure de l'énergie à la disposition de mollusques filtreurs et que la variabilité entre la basse mer et le pleine mer est élevée (fig. 7).

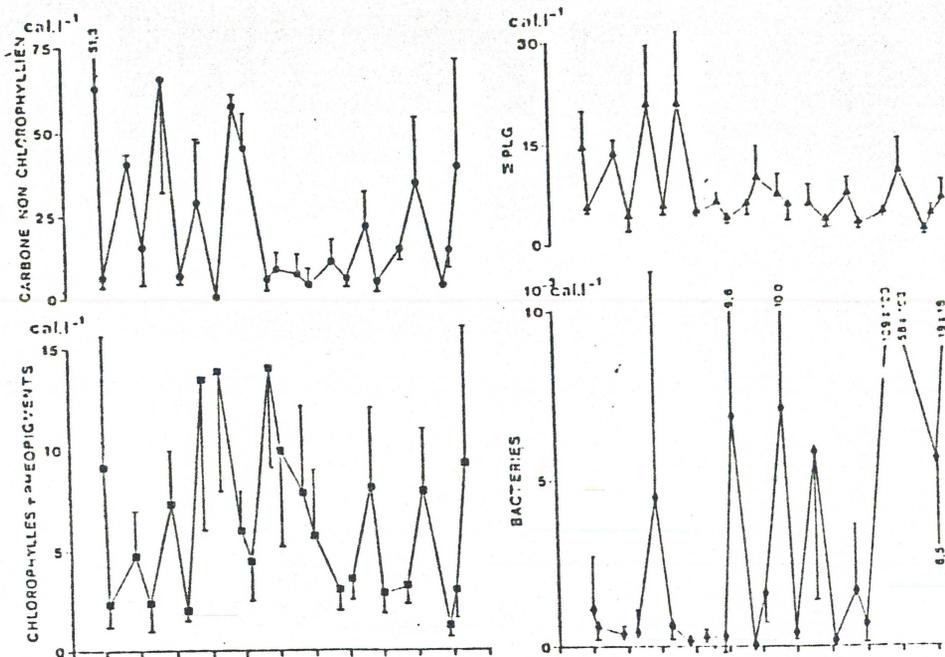


Figure 7 : Valeurs énergétiques des bactéries par rapport à la nourriture potentielle (PLG) à la biomasse phytoplanctonique (chloa + phéo) et aux détritits non chlorophylliens (d'après Deslous-Paoli et Héral, 1984).

Cependant Zobell et Landon (1937) présentent les résultats expérimentaux faisant état de croissance de *Mytilus californianus* adulte avec des régimes à base de bactéries. Newell (1965) met en évidence que *Macoma balthica* ingère et utilise les bactéries. De même Chakroun (1964) a démontré que les moules concentrent la microflore du milieu. Martin (1978) précise que *Venerupis decussata* fait diminuer la concentration de bactéries d'une enceinte d'un facteur 7 en 5 heures alors que simultanément le phytoplancton est consommé d'un facteur 14. La possibilité pour les bivalves de retenir les bactéries dépend de leur état dans le milieu naturel. Les bactéries libres sont peu abondantes et Sorokin (1981) a montré que 30 % à 40 % du bactérioplancton forment des colonies de diamètre supérieur à 4 μ et vont donc être facilement retenues, par le filtre branchial des filtreurs, le reste des bactéries est associé aux particules en suspension en particulier aux détritits organiques. Or López (1980) démontre le rôle actif des extraits de tige cristallines de *Mytilus edulis* pour décrocher les bactéries de leur substrat. Ainsi Wiebe et Pomeroy (1972) estiment que 2,8 X 10⁶ bactéries par ml seraient nécessaire pour la maintenance métabolique des filtreurs et Prieur (1981) trouve que pour un juvénile de *Mytilus edulis* la ration de maintenance doit être de 1,33 X 10⁶ cellules par ml. Un tel nombre peut être rencontré dans les estuaires (Goulder, 1976 ; Héral et Prou, 1980) mais n'est pas constant et peu courant dans le milieu naturel (Prieur, 1981). Ainsi pour les mollusques adultes les bactéries ne semblent être qu'une ration complémentaire. Il en est de même pour les levures en effet Epifanio (1979) en comparant des régimes avec des proportions différentes de phytoplancton et de levure montre que les juvéniles d'*Argopecten irradians*, de *Mercenaria mercenaria*

et de *Mytilus edulis* ont une bonne croissance avec un mélange contenant 50 % de levure. Par contre pour *Crassostrea virginica* tout accroissement du pourcentage de levure dans les régimes entraîne une baisse de croissance de la chair. Sur cette même espèce Urban et Langdon (1984) confirment que la croissance des huîtres nourries avec des mélanges algues-levures dépend principalement de la quantité de phytoplancton.

Matières organiques en suspension

L'estimation de la matière organique non vivante peut être estimée à partir du carbone et azote particulaire dont on soustrait la quantité de carbone et azote d'origine phytoplanctonique récente représenté par la somme de la chlorophylle a et des phéopigments. Le reliquat ainsi obtenu est multiplié par un coefficient calorique différent de celui du plancton qui en surestimerait la teneur énergétique (Héral et al., 1980). Bernard (1974) propose 4 cal mg^{-1} de carbone, Kenchington (1970) pour les détritux trouve un coefficient de 2,7 cal mg^{-1} de carbone, Parsons (1963) 5,8 cal mg^{-1} de carbone et Héral et al. (1980) un coefficient de 2,6 cal mg^{-1} . Ainsi on obtient une estimation du carbone organique du tripton non chlorophyllien représentant les détritux.

Selon Widdows et al. (1979) la somme des constituants biochimiques de la matière organique représente une estimation de la nourriture potentielle pour un mollusque filtreur. Les résultats des protides, lipides et glucides sont multipliés par les coefficients de conversion calorique de Brody (1945) qui sont respectivement de 5,65 cal. mg^{-1} , 9,45 cal. mg^{-1} et 4,10 cal. mg^{-1} . En ce qui concerne les teneurs en carbone organique, Telek et Marshall (1974) ont montré que les carbonates inorganiques peuvent provoquer dans les dosages par CHN une interférence pouvant aller jusqu'à 30 %, lorsque les prélèvements sont riches en seston minéral à fortes teneurs en carbonates. Ainsi Héral et al. (1980) ont signalé la différence entre des résultats de carbone organique mesuré par combustion à 900°C et ceux concernant le seston organique brûlé à 400°C. Ces mêmes auteurs démontrent que la nourriture potentielle (somme des protides, lipides et glucides) ne représente que 2,6 % du seston total, 16,6 % du seston organique et 24,3 % de la matière organique déterminée par CHN. Ceci est en accord avec les résultats de plusieurs études précédentes (Menzel et Ryther, 1970 ; Holm-Hansen, 1972 ; Strickland, 1972 ; Widdows et al., 1979) qui démontrent qu'une grande proportion de la matière organique particulaire est réfractaire aux analyses biochimiques or les mollusques n'utiliseraient pro parté que ces formes réactives (Widdows et al., 1979). Malgré l'utilisation de coefficients deux fois moins énergétiques que ceux du plancton vivant, la nourriture potentielle en énergie ne représente que 50 % en moyenne des calories calculées à partir du carbone organique. Les 50 % restant étant liés à des éléments de structure difficilement pris en compte par les analyses biochimiques.

L'utilisation des détritux par les mollusques peut s'effectuer de deux manières (Berry et Schleyer, 1983), soit uniquement les microorganismes attachés aux détritux sont digérés et les détritux non digestibles sont rejetés intacts dans les fèces, puis remis en suspension, ils peuvent être recolonisés par les bactéries (Newell, 1965 ; Darnell, 1964 ; Odum 1971) ; soit une partie des détritux est digérées en même temps que les bactéries associées (Adams et Angelovic, 1960) étant donné que les enzymes digestives des mollusques présentent la capacité de les utiliser (Bayne et al., 1976). Si on compare les différentes valeurs énergétiques trouvées par différents auteurs (tableau 2). On constate une certaine homogénéité de la teneur calorique trouvée dans des écosystèmes différents.

False Bay S.A	Griffith (1980)	6,1 KJ g ⁻¹ seston sans cendre
Linher estuary G.B	Widdows et al.(1979)	23,6 KJ g ⁻¹ protides, lipides, glucides
Ori reef S.A	Berry et Schleyer (1983)	19 KJ g ⁻¹ seston sans cendre
Marennes-Oléron	Héral et al. (1980)	0,5 KJ g ⁻¹ seston 3,6 KJ g ⁻¹ seston sans cendre 21 KJ g ⁻¹ protides, lipids, glucides

Tableau 2 : Valeurs énergétiques d'1 g de seston dans différents écosystèmes conchylicoles.

- Phytoplancton

Les teneurs en phytoplancton suivent un rythme saisonnier dépendant de la température et des facteurs contrôlant la croissance du phytoplancton en particulier nitrates et phosphates. Les biomasses phytoplanctoniques peuvent être suivies par les dosages de chlorophylle ou d'ATP ainsi que par comptage du nombre de cellules planctoniques. Les données les plus souvent utilisées sont les dosages de chlorophylles. Les biomasses atteintes sont variables en un même site selon les années dépendant de l'importance des apports par les estuaires et varient aussi entre les différentes baies (tableau 3). On peut remarquer que les secteurs où les cultures de mollusques sont intensives, présentent des teneurs en phéopigments élevées simplement 30 % de la chlorophylle étant active. Cette action du grazing des mollusques nécessite sur le plan méthodologique de bien isoler les phéopigments des chlorophylles. Par ailleurs on constate que dans les secteurs où l'activité d'élevage de mollusques est la plus intensive (Marennes-Oléron - Ria de Arosa), les biomasses phytoplanctoniques sont les plus élevées.

Il ne faut pas oublier que la biomasse micro phytobenthique est dans ces milieux littoraux, 2 à 25 fois supérieure à la biomasse phytoplanctonique (Zanette, 1980 ; Robert, 1982) et que tous forts courants de marée, ou mauvaises conditions météorologiques remettent en suspension ce film superficiel le mettant ainsi à la disposition des mollusques filtreurs.

Pour traduire la biomasse phytoplanctonique en équivalent énergétique la majorité des auteurs utilisent la relation C organique = 60 chlorophylle a (Strickland, 1960) puis appliquent le coefficient calorique moyen de 11,4 cal.mg⁻¹ de carbone organique (Platt et Irvin, 1973). Ces mêmes conversions peuvent être appliquées aux phéopigments car quoique représentant des cellules en cours de dégradation, d'après Héral et al. (1983) elles peuvent présenter la même valeur nutritive. Il est souhaitable d'étudier ces biomasses phytoplanctoniques en fonction de leur taille et séparer ainsi de 3 µ à 20 µ le nanoplancton du reste du phytoplancton de 20 µ à 100 µ et de 100 µ à 250 µ, ce qui permet de bien suivre la fraction phytoplanctonique en liaison avec l'efficacité de rétention du filtre branchial et la croissance des mollusques. Ainsi Incze et al. (1980) trouvent une relation directe entre le nanoplancton inférieur à 20 µ et la croissance de *Mytilus edulis* et à l'opposé Lassus et al. (Com. pers.) sur l'étang de

Leucate prouvent qu'une Chrysophycée de 2 à 3 μ présentant $3,2 \times 10^6$ cellules par litre entraîne un amaigrissement voire une mortalité par famine des huîtres.

Localisation	chlo a $\mu\text{g.l}^{-1}$	Pheo $\mu\text{g.l}^{-1}$	Σ $\mu\text{g.l}^{-1}$	% chla
Rade de Brest station 5 RNO	m 2,14 maxi 9,17	m 0,53 maxi 0,78	2,67	80,1
Golfe du Morbihan station 4 RNO	m 1,10 maxi 4,20	m 1,47 maxi 2,52	2,57	42,8
Marennes-Oléron station 3 RNO	m 2,35 maxi 10,08	m 4,25 maxi 12,2	6,60	35
Arcachon station 3 RNO	m 1,04 maxi 1,6	m 2,04 maxi 6,6	3,08	33
Thau station 3 RNO	m 1,19 maxi 4,00	m 0,77 maxi 1,63	1,96	60
Ria de Arosa Tenore et Gonzales (1976)	m 7,9 maxi 40			
Estuaire Lynher Widdows et al (1979)	m 1,4 maxi 4,0			
Natal South Africa Schleyer (1981)	m 2,13 maxi 3,88			
claires ostréicoles Robert (1982)	m 5,12 maxi 20	m 4 maxi 0,98	9,12	79

Tableau 3 : Biomasse phytoplanctonique estimée par les dosages de chlorophylle a et de phéopigments dans différents secteurs de cultures de mollusques.

Un certain nombre d'études de nutrition de mollusques ont été effectuées expérimentalement pour mieux préciser l'action du phytoplancton et les quantités de phytoplancton que les mollusques ont besoin pour leur croissance, reproduction et métabolisme. Ainsi Walne (1970) a montré que de très nombreuses algues (19) peuvent être à la base d'élevage de juvéniles d'*Ostrea*, de *Mercenaria* et de *Mytilus*. Puis Walne (1974) démontre que la croissance de mollusques est obtenue plus rapidement avec un mélange de 3 algues plutôt qu'une ou deux algues seules. Parallèlement au cours d'un certain nombre d'expériences menées en éclosérie, il apparaît qu'un certain nombre d'algues seules n'apportent aucune croissance. Ainsi Epifanio (1979) à partir de 15 régimes à base de 4 algues, démontre que la croissance linéaire et pondérale n'est pas corrélée avec la composition chimique globale ni avec la composition en acides aminés mais dépendrait plutôt du taux et de la vitesse de digestibilité d'une algue en fonction de son anatomie (thèque), mais aussi de sa concentration dans le bol alimentaire (Romberger et Epifanio, 1981). Cependant Epifanio et al. (1976) démontrent que *Thalassiosira pseudomonas* peut supporter à elle seule une croissance de *Mercenaria mercenaria*. Ainsi Flaak et Epifanio (1978) réutilisent cette algue produite dans des conditions de cultures différentes, avec des tailles et des compositions biochimiques différentes. Ces auteurs montrent que *Crassostrea virginica* croît plus rapidement avec les cultures plus riches en carbohydrates qu'en protéines. Parallèlement à ces études de nutrition, une approche de l'utilisation des populations phytoplanctoniques naturelles par les mollusques est poursuivie, ainsi Héral et al. (1982) mettent en évidence la consommation des populations naturelles par la palourde *Ruditapes philippinarum* et Nedhif (1984) atteste de l'épuisement du phytoplancton dans les bassins d'élevages de cette même palourde. Zanette et Garnier (1981) épuisent progressivement le phytoplancton des claires en augmentant la densité de *Crassostrea*

gigas cultivée la croissance des huîtres dépendant de la quantité de phytoplancton consommée.

- Bilan

Pour mettre en relation la quantité de nourriture qu'elle soit dissoute ou particulaire avec les besoins énergétiques des mollusques, il faut tenir compte du fait que les masses d'eau se déplacent en permanence en fonction du courant au dessus des zones d'élevage apportant par la même un flux de nourriture qui dépendra de la vitesse de déplacement des masses d'eau. Ainsi Héral et al. (1983) utilisent la formule suivante :

$$X = \frac{\sum_{i=1}^n X_i \cdot C_i}{n} \cdot T \cdot h$$

X est la quantité d'énergie par m² et par jour pour la colonne d'eau
X_i est la quantité d'énergie en Kcal ou en Kjoules par m³ d'un prélèvement du cycle de marée

C_i est le courant instantané du prélèvement

n est le nombre de prélèvement

T est le temps d'immersion de la population d'huîtres

h est la hauteur d'eau

Cette formule considère que la population de mollusque se nourrit de manière permanente pendant l'immersion, or de nombreux travaux de physiologie montrent que les mollusques sont adaptés à une prise de nourriture discontinue, soit due à l'immersion, soit imposée par des rythmes de nourriture et de digestion (Langton et Gabbott, 1974 ; Owen, 1974). Langton et Mc Kay (1976) obtiennent une croissance de *Crassostrea gigas* en apportant la nourriture de manière discontinue 6 heures avec nourriture, 6 heures sans. Higgins (1980) montre que *Crassostrea virginica* semble capable de détecter le niveau de nourriture et que la quantité de nourriture filtrée dépend directement du temps d'exposition à la nourriture. De même Epifanio et Ewart (1977) montrent chez *Crassostrea virginica* des périodes de filtration actives et des périodes de quiescence. Copello (1982) observe chez *Crassostrea gigas* un rythme de filtration synchrone à celui de la marée. D'après Morton (1970, 1977, 1983), Langton et Gabbott (1974) le rythme tidal contrôle le stylet cristallin d'*Ostrea edulis* et de *Crassostrea gigas*, induisant une dissolution du stylet cristallin, après l'arrivée de la nourriture à la marée montante, les substances ingérées sont digérées par la voie extra et intra cellulaire d'une manière rythmique en fonction des différentes activités enzymatiques en relation avec la digestion (Boucaud-Camou et al., 1985). Ainsi la rythmicité de la digestion semble acquise, mais l'activité de filtration pourrait rester constante pendant la période d'immersion pour les populations intertidales. Qu'advient-il en période de mortes eaux ou dans les mers sans marée ? l'activité de filtration est-elle cyclique ? Si oui, il faudrait moduler l'équation présentée par une fonction dépendante du temps d'activité de nutrition.

Cette quantité d'énergie disponible est mise en relation avec le bilan énergétique de population de *Crassostrea gigas* (Héral et al., 1983 ; Deslous-Paoli et Héral, 1984). Le flux d'énergie entre la colonne d'eau et le bilan énergétique de 1 m² de population de *Crassostrea gigas* en culture ne représente que 0,1 % à 0,5 % de l'énergie de la colonne d'eau utilisés par les huîtres à un courant moyen de 1 m s⁻¹. Si on compare le pourcentage d'utilisation du phytoplancton consommé par les bivalves à courant constant pour une biomasse constante, on constate selon les différents auteurs que 13 à 90 % de la chlorophylle a sont filtrés par les mollusques, ceux ci dépendant principalement des types de cultures (sur le sol ou en suspension).

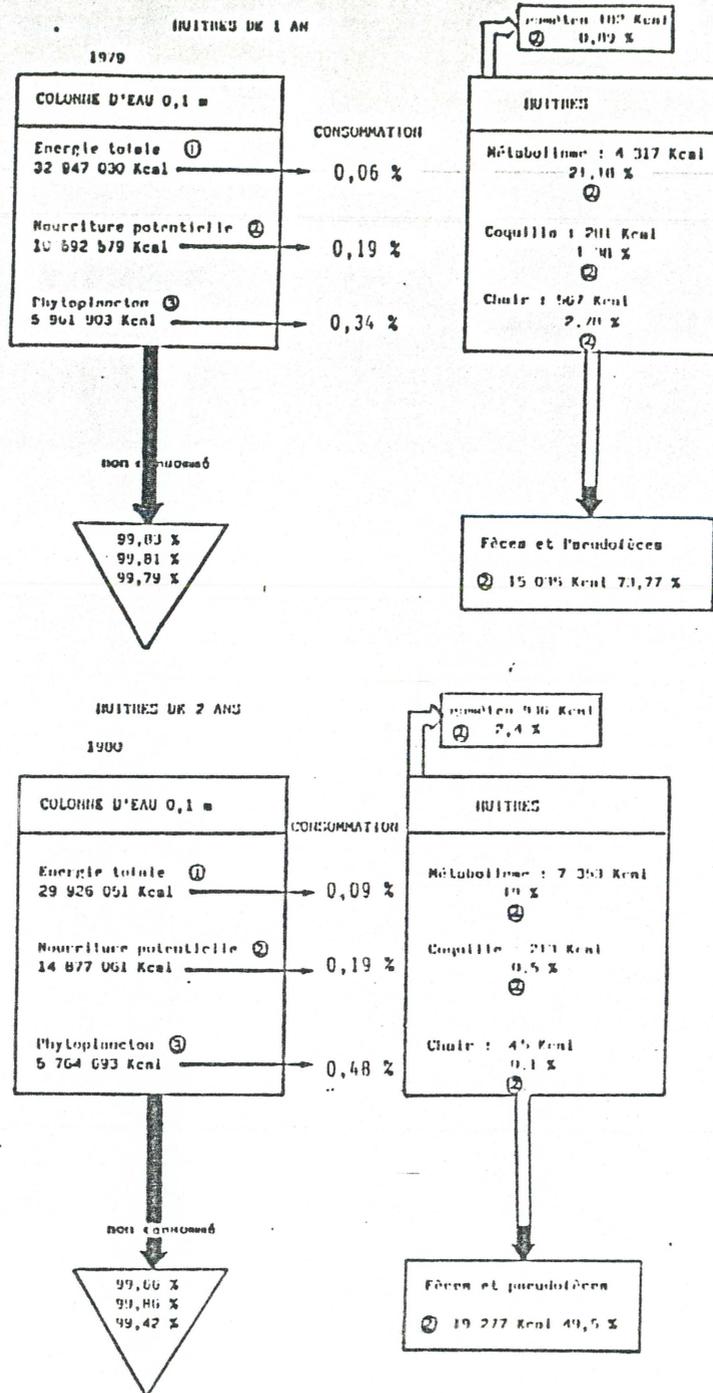


Figure 8 : Flux d'énergie annuel entre une colonne d'eau de 0,1 m transitant à un courant de 0,3 m/s et une population d'huîtres âgées à une densité de 200 individus au m², d'après Héral et al., 1983 et Deslous-Paoli et Héral, 1984.

La capacité de production d'un secteur dépend donc de la quantité de nourriture disponible et principalement de la vitesse des courants, vitesse instantanée, mais aussi circulation générale des masses d'eau dans un bassin permettant un renouvellement du volume d'eau utilisé par les mollusques. Ce travail intégrant un modèle physique de circulation des masses d'eau au niveau d'un bassin en le couplant à un modèle biologique de consommation de la nourriture, n'a pas encore été publié à ce jour.

En effet les données publiées à ce jour sur la capacité biotique des bassins d'élevage sont souvent plus performantes en ce qui concerne les besoins énergétiques des mollusques mais restent très rustiques sur la quantité de nourriture disponible avec un général quelques stations étudiées avec une période mensuelle. La variabilité trophique de ces milieux côtiers est très importante et la variabilité quotidienne dans les mers à marée est souvent plus importante que la variation saisonnière pour un certain nombre de paramètres. D'autre part l'échantillonnage spatial sur un grand nombre de stations permettrait d'affecter à chaque secteur d'une baie, une valeur nutritive différente que les éleveurs connaissent d'ailleurs fort bien. Ainsi toute généralisation des relations trophiques mises en évidence, passe par un effort d'échantillonnage spatio-temporel des caractéristiques de chaque baie.

En conclusion, ce rapide survol de l'état de la recherche en ce qui concerne la connaissance de la valeur trophique d'un écosystème pour la production de mollusques, amène à proposer un certain nombre de recommandations :

- améliorer les stratégies d'échantillonnages des substances nutritives
- intégrer dans les bilans énergétiques l'apport par les substances organiques dissoutes azotées et carbonées.
- multiplier les mesures de courant et les modèles physiques de circulation résiduelle des masses d'eau
- porter une attention au recyclage de la matière organique bio-déposée par les élevages
- chercher à développer les mesures en continu des biomasses phytoplanctoniques (fluorimètre) et de la production primaire (DCMU)
- développer les études des biomasses phytoplanctoniques en fonction de la taille des particules en insistant sur le nanoplancton.
- multiplier les mesures de taux de consommation in situ dans des écosystèmes à courantologie faible.

BIBLIOGRAPHIE

- ADAMS S.M., ANGELOVIC J.W., 1970. Assimilation of detritus and its associated bacteria by three species of estuarine animals. Chesapeake Sci. 11 : 249 - 254.
- ALZIEU C., HERAL M., 1984. Ecotoxicological effects of organotin compounds on oyster culture. Ecotoxicological testing for the marine environment : G. Persoone, E. Jaspers and C. Clams Ed., State Univ. Ghent and Inst. Mar. Scient. Res., Bredene Belgium, Vol. 2 : 187 - 196.
- AMOUREUX J.M., 1982. Ethologie, filtration, nutrition, bilan énergétique de Venus Verrucosa Linné (Bivalves). Thèse Doct. Etat, Univ. P. and M. Curie, Paris 132 p.
- BACHELET G., 1981. Application de l'équation de Von Bertalanffy à la croissance du bivalve Scrobicularia plana. Cahiers de Biologie Marine 22 : 291 - 311.
- BACHER C., 1985. Development of shellfish production models. International seminar on shellfish culture development and management. La Rochelle 4-8 mars 17 p.
- BAYNE B.L., THOMPSON R.J., WIDDOWS J., 1976. Physiology. Marine mussels, their ecology and physiology Bayne B.L. ed. Cambridge University Press, I.B.P. 10 : 121 - 206.
- BERNARD F.R., 1974. Annual biodeposition and gross energy budget of mature Pacific oysters, Crassostrea gigas. J. Fish. Res. Board of Canada, 31, 2 : 185 - 190.
- BERRY P.F., SCHLEYER M.H., 1983. The brown mussel Perna perna on the Natal coast, South Africa : Utilization of available food and energy budget. Mar. Ecol. Prog. Ser. 13, 201 - 210.
- BODOY A., 1982. Croissance saisonnière du bivalve Donax trunculus en Méditerranée Nord Occidentale (France). Malacologia. 22 (1-2) : 353 - 358.
- BODOY A., PLANTE-CUNNY M.R., 1984. Relations entre l'évolution saisonnière des populations de palourdes (Ruditapes decussatus) et celles des microphytes benthiques et planctoniques (Golfe de Fos, France) Haliotis, 14 : 71 - 78.
- BOMFORD D.R., GINGLES D., 1974. Absorption of sugars in the gill of the Japanese oyster, Crassostrea gigas. Comp. Biochem. Physiol., 49 : 637 - 646.
- BOUCAUD-CAMOU E., LEBESNERAIS C., LUBET P., LIHRMANN J., 1985. Dynamique et enzymologie de la digestion chez l'huître Crassostrea gigas (Thunberg). Bases biologiques de l'aquaculture Montpellier, Décembre 1983. Actes et Colloques IFREMER, 1 : 75 - 960.
- CABANAS J.M., GONZALEZ J.J., MARINO J., PEREZ A., ROMAN G., 1979. Estudio del Mejillon y de su epifauna en los cultivos flotantes de la Ria de Arosa : III observaciones previas sobre la retencion de particulas y la biodeposition de una batea. Bol. Inst. Esp. Oceanogr., 5, 268 : 45 - 50.
- CASTELL J.D., TRIDER D.J., 1974. Preliminary feeding trials using artificial diets to study the nutritional requirements of oysters (Crassostrea virginica). J. Fish. Res. Bd. Can., 31 : 95 - 99.
- CHAKROUN F., 1964. Contribution à l'étude de la microflore bactérienne de la moule Mytilus galloprovincialis Lmk. Thèse doct. Oceanogr. Fac. Sc. Paris.
- CLOERN J.E., 1982. Does the Benthos control phytoplankton biomass in South San Francisco Bay ? Mar. Ecol. Prog. Ser., 9 : 191 - 202.

- COLLIER A., RAY S.M., MAGNITZKY A.W., BELL J.O., 1953. Effect of dissolved organic substances on oysters. Fish. Bull., 84, 59 : 167 - 183.
- CONOMOS T.J., SMITH R.E., PETERSON D.H., HAGER S.W., SCHEMEL L.E., 1979. Processes affecting seasonal distributions of water properties in the San Francisco Bay estuarine system. In : Conomos T.J. (ed.) San Francisco Bay : the urbanized estuary. Pacific Division, AAAS, San Francisco, 115 - 142.
- COPELLO M., 1982. Données écophysiologicals sur un organisme filtreur benthique des étangs littoraux méditerranéens : Crassostrea gigas. Rapport DEA Université de Montpellier, 40 p.
- DAME R.F., ZINGMARK R., STEVENSON H., NELSON D., 1980. Filter feeder coupling between the estuarine water column and benthic subsystems. In : Estuarine Perspectives, ed. by Academic Press New-York : 521 - 526.
- DARNELL R.M., 1964. Organic detritus in relation to secondary production in aquatic communities. Verhandlungen Int. Vereinigung Limnol., 15 : 462 - 470.
- DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M., 1984. Transferts énergétiques entre l'huître Crassostrea gigas de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole. Haliotis 14 : 79 - 90.
- DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M., ZANETTE Y., 1982. Problèmes posés par l'analyse des relations trophiques huîtres-milieu. Indices biochimiques des milieux marins. Actes et Colloques du CNEXO, 14 : 335 - 340.
- DESLOUS-PAOLI J.M., 1985. Assessment of energetic requirements of reared molluscs and of their main competitors. International seminar on shellfish culture development and management La Rochelle 4 - 8 mars, 28 p.
- EPIFANIO C.E., 1979. Growth in bivalve molluscs : Nutritional effects of two or more species of algae in diets fed to the american oyster Crassostrea virginica (GMELIN) and the hard clam Mercenaria mercenaria (L.). Aquaculture, 18 : 1 - 12.
- EPIFANIO C., SRNA R., PRUDER G., 1975. Mariculture of shellfish in controlled environments : a prognosis. Aquaculture, 13 : 205 - 212.
- EPIFANIO C.E., LOGAN C.M., TURK C., 1976. Culture of six species of bivalves in a recirculating seawater system. Proc. Eur. mar. biol. Symp., 10 : 97 - 108.
- EPIFANIO C.E., EWART J., 1977. Maximum ration of four algal diets for the oyster Crassostrea virginica Gmelin. Aquaculture 11 : 13 - 29.
- FERGUSON R.L., RUBLEE P., 1976. Contribution of bacteria to standing crop of coastal plankton. Limnol. Oceanogr. 20 : 875 - 881.
- FEUILLET M., HERAL M., RAZET D., GUERGUIN F., ABRIOUX M.F., 1979. Les substances dissoutes dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron et dans les eaux interstitielles de ses parcs conchylicoles : résultats préliminaires. Note au CIEM, C.M. 1979 K : 17 Comité des Mollusques : 11 p.
- FLAAK A.R., EPIFANIO C.E., 1978. Dietary protein levels and growth of the oyster Crassostrea virginica. Mar. Biol., 45 : 157 - 163.

- GOMME J., 1982. Laminar water flow, amino acid absorption and amino acid recycling in the mussel gill. Ann. Zool., 22, 898.
- GOULDER R., 1976. Relationships between solids and standing crops and activities of bacteria in an estuary during a neap spring neap tidal cycle. Oecologia, 24 : 83 - 90.
- GRIFFITHS R.J., 1980. Natural food availability and assimilation in the bivalve Choromytilus meridionalis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 3 : 151 - 156.
- HAMILTON R.D., HOLM-HANSEN O., 1967. Adenosine triphosphate content of marine bacteria. Limnol. Oceanogr. 12 (12) : 319 - 324.
- HAMON P.Y., 1983. Croissance de la moule Mytilus galloprovincialis (Lmk) dans l'étang de Thau : Estimation des stocks de mollusques en élevage. Thèse d'Etat Université des Sciences et Technique du Languedoc. 331 p.
- HARGRAVE B.T., PEER D.L., 1973. Comparison of benthic biomass with depth and primary production in some Canadian east coast inshore waters. Note ICES K : 8, 14 p.
- HARRISON C., 1976. The essential amino acids of Mytilus californianus. Veliger, 18 : 189 - 193.
- HERAL M., PROU J., 1980. Etude de la biomasse bactérienne dans le bassin de Marennes-Oléron. Note au CIEM L : 44, 14 p.
- HERAL M., RAZET D., MAESTRINI S.Y., GARNIER J., 1980. Composition de la matière organique particulaire dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron : apport énergétique pour la nutrition de l'huître. Note au CIEM C.M. 1980 1 : 44, 14 p.
- HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M., GARNIER J., PRIOUL O., HEURTEBISE S., RAZET D., 1982. Facteurs contrôlant la croissance de Ruditapes philippinarum dans 4 nurseries de production en Charente-Maritime (France). Note au CIEM, F : 27, 15 p.
- HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M., SORNIN J.M., 1983. Transferts énergétiques entre l'huître Crassostrea gigas et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches. Océanis, 9, 3 : 169 - 194.
- HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M., RAZET D., PROU J., 1984. Essai de mise en évidence in situ de paramètres biotiques et abiotiques de l'eau et de l'interface eau-sédiment intervenant dans la production de l'huître Crassostrea gigas. Océanis, 10, 4 : 465 - 475.
- HERAL M., RAZET D., DESLOUS-PAOLI J.M., MANAUD F., TRUQUET I., GARNIER J., 1984. Hydrobiologie du bassin de Marennes-Oléron, résultats du réseau national d'observation de 1977 à 1981. Ann. Soc. Sci. nat. Charente-Maritime, 7 (2) : 259 - 277.
- HERAL M., 1985. L'ostréiculture traditionnelle française in Aquaculture. Ed. Lavoisier Paris (sous presse).
- HIGGINS P.J., 1980. Effects of food availability on the valve movements and feeding behavior of juvenile Crassostrea virginica (Gmelin). II : Feeding rates and behavior. J. exp. mar. biol. Ecol. 46, 17 - 27.
- HOLM-HANSEN O., 1972. The distribution and chemical composition of particulate material in marine and fresh waters. Mémorie ist. Ital. Idrobiol., 29 : 39 - 49.
- INCZE L.S., LUTZ R.A., WATLING L., 1980. Relationships between effects of environmental temperature and seston on growth and mortality of Mytilus edulis in a temperate northern tuary. Mar. Biol., 57 : 147 - 156.

- JØRGENSEN C.B., 1982. Uptake of dissolved amino acids from natural sea water in the mussel Mytilus edulis. Ophelia 21, 215 - 221.
- JØRGENSEN C.B., 1983. Patterns of uptake of dissolved amino acids in mussels (Mytilus edulis). Mar. Biol., 73 : 177 - 182.
- JØRGENSEN C.B., KIØRBOE T., MØHLENBERG F., RIISGARD H.U., 1984. Ciliary and mucus net filter feeding, with special reference to fluid mechanical characteristics. Mar. Ecol. Progr. series 15 : 283 - 292.
- KAUTSKY N., 1982. Growth and size structure in a Baltic Mytilus edulis population. Mar. Biol. 68 : 117 - 133.
- KENCHINGTON R.A., 1970. An investigation of the detritus in Menai Straits plankton samples. J. mar. biol. Ass. U.K.; 50 : 490 - 498.
- KUSUKI Y., 1977. Retention of small particles by the gills of the Japanese oyster. Bull. Jap. Soc. Sc. Fish. 43, 12 : 1391 - 1396.
- KUSUKI Y., 1977. Relation between growth of Japanese oyster and quantity of chlorophyll. Hiroshima Pref. Fish. exp. St. Report, 9 : 28 - 36.
- KUSUKI Y., 1977. Fundamental studies on the deterioration of oyster growing grounds : II Organic content of fecal material. Bull. Jap. Soc. Sc. Fish., 43 : 167 - 171.
- LANGTON R.W., GABBOTT P.A., 1974. The tidal rhythm of extra-cellular digestion and the response to feeding in Ostrea edulis. Mar. Biol., 24 : 181 - 187.
- LANGTON R.W., Mc KAY G.U., 1976. Growth of Crassostrea gigas (Thunberg) spat under different feeding regimes in a hatchery. Aquaculture 7 : 225 - 233.
- LELONG P., RIVA A., 1976. Relations entre croissance de bivalves et phytoplancton en lagune et bassin fermé. Haliotis 7 : 104 - 109.
- LOO L.O., ROSENBERG R., 1983. Mytilus edulis culture : growth and production in western Sweden. Aquaculture, 35 : 137 - 150.
- LOPEZ G.R., 1980. The availability of microorganisms attached to sediment as food for some marine deposit - feeding mollusks, with notes on microbial detachment due to the crystalline style. In "Marine benthic dynamics" ed. by T. Luore and Coull, 11 : 387 - 405.
- LUBET O.E., 1978. Nutrition des lamellibranches (huîtres, moules). Océanis 4 (1) : 23 - 54.
- LUBET P.E., 1980. Influence des facteurs externes sur la reproduction des lamellibranches. Océanis 6 (5) : 469 - 489.
- MANN R., 1979. Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in Crassostrea gigas and Ostrea edulis grown at sustained elevated temperatures. J. mar. biol. Ass. U.K., 59 : 95 - 110.
- MARTIN Y., 1976. Importance des bactéries chez les mollusques bivalves. Haliotis 7 : 97 - 103.
- MENGUS B., 1978. Rôle des bactéries dans l'alimentation des larves de mollusques bivalves marins en élevages expérimentaux. Bulletin de l'observation de la mer, 3, 156 p. Thèse 3ème cycle Université Aix-Marseille II.

- 20
- MENZEL D.W., RYTHER J.H., 1970. Distribution and cycling of organic matter in the oceans. In : organic matter in natural waters ed. by Hood College, Alaska, 31 - 54.
- MORTON B., 1970. The tidal rhythm and rhythm of feeding and digestion in Cardium edule. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 50, 499 - 512.
- MORTON B.S., 1977. The tidal rhythm of feeding and digestion in the Pacific oyster, Crassostrea gigas (Thunberg). J. exp. Mar. Biol. Ecol., 26 : 135 - 151.
- NEDHIF M., 1984. Elevage de Ruditapes philippinarum dans le bassin de Marennes-Oléron : relations trophiques et bilan énergétique. Thèse Institut National Agronomique de Tunisie, 130 p.
- NELL J.A., WISELY B., 1983. Experimental feeding of Sydney rock oysters (Saccostrea commercialis) II. Protein supplementation of artificial diets for adult oysters. Aquaculture 32, 1 - 9.
- NELL J.A., SKEEL M.E., DUNKLEY P., 1983. Uptake of some dissolved organic nutrients by the Sydney rock oyster Saccostrea commercialis. Mar. Biol., 74 : 313 - 318.
- NORTH B.B., 1975. Primary amines in California coastal waters : utilization by phytoplankton. Limnol. Oceanogr. 20 : 20 - 27.
- NEWELL R.C., 1965. The role of detritus in the nutrition of two marine deposit - feeders, the prosobranch Hydrobia ulvae and the bivalve Macoma balthica. Proc. Zool. Soc. London. 144 : 24 - 25.
- ODUM E.D., 1971. Fundamentals of ecology - 3rd ed. by Sounders : Philadelphia.
- OWEN G., 1974. Feeding and digestion in the bivalvia. Adv. Comp. Physiol. Biochem. 5 : 1 - 35.
- PALMER R.E., WILLIAMS L.G., 1980. Effect of particle concentrations on filtration efficiency of the bay scallop Argopecten irradians and the oyster Crassostrea virginica. Ophelia 19 : 163 - 174.
- PAULMIER G., 1972. Seston, phytoplankton et microphytobenthos en rivière d'Auray. Leur rôle dans le cycle biologique des huîtres (Ostrea edulis L.). Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 36, 4 : 368 - 506.
- PARSONS J.R., 1963. Suspended organic matter in sea water. Progr. Oceanogr. 1 : 203 - 205.
- PEQUIGNAT E., 1973. A kinetic and autoradiographic study of the direct assimilation of amino acids and glucose by organs of the mussels Mytilus edulis. Mar. Biol., 19 : 227 - 244.
- PLATT T., IRWIN B., 1973. Caloric content of phytoplankton. Limnol. Oceanogr., 18 : 306 - 309.
- PRIEUR D., 1981. Nouvelles données sur les relations entre bactéries et bivalves marins. Haliotis 11 : 251 - 260.
- ROBERT J.M., 1982. Fertilité des eaux des claires ostréicoles et verdissement : utilisation de l'azote par les diatomées dominants. Thèse doctorat Etat. Univ. de Nantes.
- RODHOUSE P.G., RODEN C.M., HENSEY M.P., RYAN T.H., 1984. Resource allocation in Mytilus edulis on the shore and in suspended culture. Mar. Biol., 84 : 27 - 34.
- RODHOUSE P.G., RODEN C.M., HENSEY M.P., RYAN T.H., 1985. Production of mussels, Mytilus edulis in suspended and estimates of carbon and nitrogen flow : Killary Harbout, Ireland. J. mar. biol. Ass. U.K., 65 : 55 - 69.

- 21
- ROMBERGER H.P., EPIFANIO C.E., 1981. Comparative effects of diets consisting of one or two algal species upon assimilation efficiencies and growth of juvenile oysters, Crassostrea virginica (Gmelin). Aquaculture 25 : 77 - 87.
- ROSENBERG R., LOO L.O., 1983. Energy flow in a Mytilus edulis culture in western Sweden. Aquaculture, 35 : 151 - 161.
- SALONEN K., SARVALA J., HAKALA I., VILJANEN M.L., 1976. The relation of energy and organic carbon in aquatic invertebrates. Limnol. and Oceanogr., 21, 5 : 724 - 730.
- SCHLEYER M.H., 1981. The microorganisms and detritus in the water column of a subtidal reef of natal. Mar. Ecol. Prog. Ser. 4 : 307 - 320.
- SHAFEE M.S., LUCAS A., 1982. Variations saisonnières du bilan énergétique chez les individus d'une population de Chlamys varia (L.) : bivalvia Pectinidae. Oceanol. Acta, 5, 3 : 331 - 338.
- SILVESTER N.R., SLEIGH M.A., 1984. Hydrodynamic aspects of particle capture by Mytilus. J. Mar. biol. Ass., 64, 4 : 860 - 879.
- SOROKIN Y.I., 1971. Abundance and production of bacteria in the open water of the central Pacific. Oceanology 11 : 85 - 94.
- STEWART M.G., BAMFORD D.R., 1976. The effect of environmental factors on the absorption of amino acids by isolated gill tissue of the bivalve, Mya arenaria (L.). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 24 : 205 - 212.
- STRICKLAND J.D.H., 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. Bull. Fish. Res. Bd. Can., 122 : 1 - 172.
- STRICKLAND J.D.H., 1972. Research on the marine planktonic food web at the Institute of Marine Resources : a review of the past seven years of work. Oceanogr. mar. Biol. A. Rev. 10 : 349 - 414.
- TELEK G., MARSHALL M., 1974. Using a CHN analyzer to reduce interference in particulate organic carbon analyses. Mar. Biol. 24 : 219 - 221.
- TENORE K.R., GONZALEZ N., 1976. Food chain patterns in the Ria de Arosa, Spain : an area of intense mussel aquaculture. 10 th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Belgium ed. by Persoone and Jaspers, Universa Press, Wetteren, Belgium, 2 : 601 - 619.
- TRIDER D.J., CASTELL J.D., 1980. Effect of dietary lipids on growth, tissue composition and metabolism of the oyster (Crassostrea virginica). J. Nutr. 110 : 1303 - 1309.
- URBAN E.R., LANGDON C.J., 1984. Reduction in costs of diets for the american oyster, Crassostrea virginica (Gmelin) by the use of non-algal supplements. Aquaculture, 38 : 277 - 291.
- VAHL O., 1980. Seasonal variations in seston and in the growth rate of the Iceland scallop, Chlamys islandica (O.F. Muller) from Bulsfjord 70°N. J. exp. Mar. Biol. Ecol., 48 : 195 - 204.
- WALNE P.R., 1970. Studies on the food value of nineteen genera of algae to juvenile bivalves of the genera Ostrea, Crassostrea, Mercenaria and Mytilus. Fish. Invest. Minist. Agric. Fish. Food (G.B.) 2, 25 : 62 p.
- WALNE P.R., 1974. Culture of Bivalve Molluscs 50 years of experience at Conway. Fishing News (Books) Ltd., Suney, 173 p.

- WIDDOWS J., FIETH P., WORRALL C.M., 1979. Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel Mytilus edulis. Mar. Biol. 50 : 195 - 207.
- WILDISH D.J., KRISTMANSON D.D., PEER D., 1981. Effect of tidal currents on suspension-feeding benthos in the bay of Fundy. ICES, C.M. 1981, L : 33, 7 p.
- WRIGHT S.H., 1982. A nutritional role for amino acid transport in filter feeding marine invertebrates. Amer. Zool., 22 : 621 - 634.
- WRIGHT S.H., STEPHENS G.C., 1982. Transepidermal transport of amino acids in the nutrition of marine invertebrates. Ecosystem Processes in the Deep Oceans ed. J. Morin and W.G. Ernst.
- ZANETTE Y., 1980. Intervention de quelques facteurs dans l'évolution de la biomasse des claires de Marennes-Oléron. Note au CIEM, C.M. 1980 L : 45.
- ZANETTE Y., GARNIER J., 1981. Etude préliminaire de l'impact des huîtres Crassostrea gigas (Thunberg) en élevage sur la biomasse de micro-organismes des claires de Marennes-Oléron. Note au CIEM, C.M. L : 14, 17 p.
- ZOBELL C.E., LANDON N.A., 1937. Bacterial nutrition of the California mussel. Proc. Soc. Exp. Biol. N.Y., 36 : 607 - 609.
- ZURBURG W., De ZWAAN A., 1981. The role of amino acids in anaerobiosis and osmoregulation in bivalves. J. exp. Zool., 215 : 315 - 325.