

International Council for the  
Exploration of the Sea

C.M. 1993/K : 40  
Shellfish Committee

**BILAN ENERGETIQUE DE L'HUITRE CREUSE (*CRASSOSTREA GIGAS*) DURANT  
LA PERIODE DE FORTE CROISSANCE EN MAI EN BAIE DE MARENNES-  
OLERON (FRANCE).**

SOLETCHNIK P., HERAL M., RAZET D., BOUGRIER S., GEAIRON P.

IFREMER - UREA, Mus de Loup, F-17390 LA TREMBLADE

**RESUME** : Une étude écophysiological a été réalisée sur l'huître japonaise (*Crassostrea gigas*), cultivée en baie de Marennes-Oléron (France), en mai 1992. La croissance tissulaire de l'huître se réalise principalement au cours de ce mois. Les mesures ont été effectuées à partir d'un laboratoire mobile positionné sur le site du Chapus, pendant trois jours, et aux coefficients de marée de 49, 57 et 88. Les conditions alimentaires (1, 2, 3), étaient enregistrées sur micro-ordinateur grâce au suivi en continu de la turbidité durant tout le cycle de marée. Malgré des différences importantes de charges particulaires moyennes entre les conditions alimentaires, allant de 13,5 et 54,6 mg/l, la disponibilité en matière organique ne varie qu'entre 3 et 4,9 mg/l. Les taux de matière organique dans l'eau sont compris entre 22 % et 9 %. L'efficacité de sélection de la matière organique est significativement plus forte pour la condition 3 (coef.= 88) que pour les autres conditions. Ceci traduit un meilleur tri de l'huître à faible taux de matière organique dans l'eau (58 %), comparé aux 30 % et 42 % des conditions 1 et 2. De plus, le meilleur taux d'absorption pour les conditions alimentaires 2 et 3 (coef. 57 et 88) laisse supposer une qualité alimentaire différente, probablement liée à une remise en suspension particulière. Ainsi les résultats de potentialité de croissance varient pour les trois conditions dans un rapport de 1, 4 et 10, respectivement pour les conditions 1, 2 et 3 (coef. 49, 55 et 88), soit de 50 à 500 joules/heure/gramme au cours du mois de mai 1992. Ces résultats écophysiologicals sont comparés avec la croissance de l'huître *C.gigas* mesurée sur le même site et aux mêmes périodes.

**Mots-clés** : *C. gigas*, consommation, sélection, budget énergétique.

**Energetic budget of the japanese oyster (*Crassostrea gigas*) during the fast  
growth period of may 1992 in Marennes-Oléron bay (France).**

**ABSTRACT** : Ecophysiological study was conducted on the japanese oyster (*Crassostrea gigas*) reared in Marennes-Oléron bay (France), during May 1992. Most of the somatic growth of the oyster occurred during that month. The measurements were achieved from a removable laboratory stated in Le Chapus for 3 days at different tide level (coefficient of 49, 57, and 88). The food conditions were monitored through a computer with a continuous record of the turbidity during all the tidal cycle.

In spite of an important variation between the food conditions in mean seston load, from 13,5 to 54,6 mg/l, the available organic matter ranged from 3 to 4,9 mg/l. The rate of organic matter in the water ranged 22 % to 9 %. The organic selection efficiency was significantly higher for the condition 3 compare to the others conditions. This indicated an improvement in the sorting of the oyster at lower organic content (58 %), compare to 30 % and 42 % for the condition 1 and 2. Furthermore, the best absorption rate of the food condition 2 and 3 (coef. 57 and 88), suggested a difference in food quality, probably associated to resuspension of the organic material from the bottom. So, the scope for growth was significantly different for the three conditions in a ratio of 1, 4 and 10, respectively for the conditions 1, 2 and 3 (coeff. 49, 57 and 88). These values ranged from 50 to 500 joules/h/g for three different days in may 1992.

**Keywords** : *C. gigas*, filtration, selection efficiency, energetic budget.

## INTRODUCTION

L'étude présentée ci-dessous a été réalisée simultanément sur 3 espèces de bivalves : huîtres, moules, coques. Ce travail décrit les principaux résultats obtenus sur l'huître creuse *Crassostrea gigas*. Ces expériences sont réalisées en conditions naturelles d'alimentation, à partir d'un laboratoire mobile, en Mai 1992. Ce mois est reconnu comme étant un mois essentiel pour la croissance de l'huître, et cette étude physiologique doit permettre de quantifier en terme d'énergie, les potentialités de croissance de cette espèce.

Par ailleurs, le bilan énergétique ainsi obtenu, est comparé, à travers l'équation de Lucas (1982), à d'autres études menées en laboratoire ou sur le terrain dans le même écosystème. L'aspect méthodologique essentiel du calcul des différents termes de l'équation du modèle énergétique est discuté.

## MATERIEL ET METHODES

Cette étude est conduite sur le site littoral conchylicole du Chapus (Charente-Maritime), où une station provisoire et amovible est mise en place pour le déroulement de l'expérimentation.

Ce choix méthodologique, a été effectué afin de travailler à des charges sestoniques difficiles à obtenir en conditions de laboratoire (Soletchnik et al., sous presse).

Les mesures physiologiques se déroulent sur trois jours à des coefficients de marée de 49, 57 et 88 avec 10 huîtres et 2 contrôles par condition. Les trois conditions alimentaires résultantes sont respectivement appelées : 1, 2 et 3. Les cellules expérimentales utilisées, sont des postes individuels de filtration (Barillé et al., 1992), à partir desquels sont mesurées les charges sestoniques en entrée et en sortie, et les productions de biodépôts, permettant ainsi de calculer les principales fonctions physiologiques.

Dans le cadre de ce travail, seul le bilan relatif à la matière organique (POM), est pris en compte. Les différents calculs écophysiologiques ont été effectués à partir des biodépôts. Les fécès et pseudofécès sont séparément recueillis pour chaque animal toutes les heures. Leurs poids, teneur en matière organique minéral sont déterminés par crémation. La fonction de consommation est mesurée à partir du traceur inorganique (PIM), avec l'hypothèse d'une conservation intégrale de matière entre la fraction consommée, et celle récupérée dans les fécès et les pseudofécès. La loi de consommation issue des résultats de cette expérience est ensuite appliquée à la matière organique, après prise en compte du rapport POM/PIM en considérant que ce rapport n'est pas modifié par l'activité de rétention de l'huître.

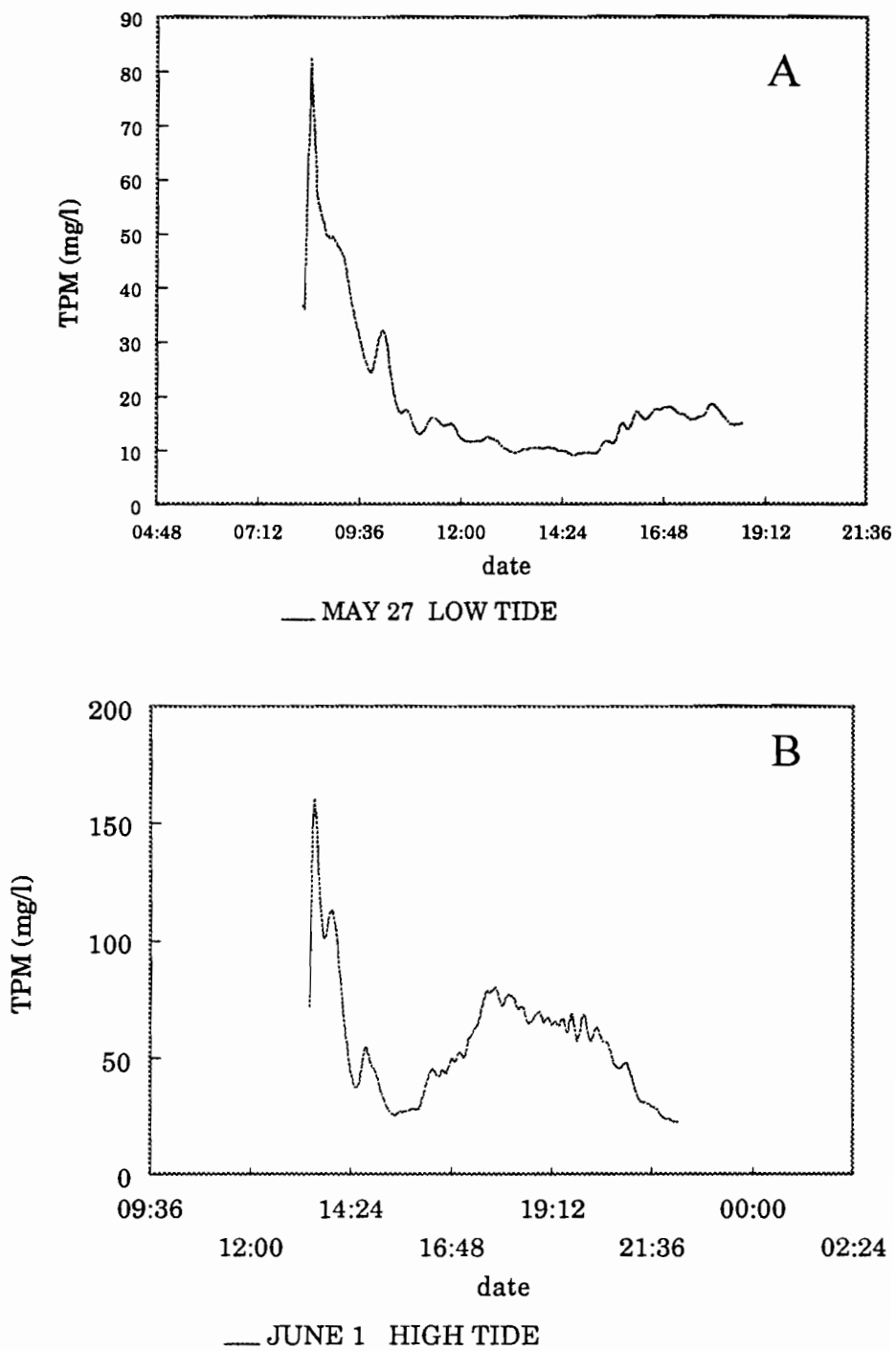
Afin de mesurer au mieux l'apport alimentaire, un enregistrement en continu de la turbidité, est réalisé (signaux NTU), étalonné régulièrement par des mesures discrètes des charges sestoniques (TPM), de matière organique (POM), et minérales (PIM) (Soletchnik et al., 1991)

La régression calculée entre les données en continu et les prélèvements discrets est donnée ci-dessous :

$$\text{TPM} = 12,27 * \text{NTU} , \quad \text{avec :} \quad R^2 = 0.934 \text{ et } n = 31$$

Les deux relations de consommation (CONS) ajustées au mieux sur le plan mathématique et obtenues à partir de la matière inorganique particulaire contenue dans les biodépôts sont :

- Pour un coefficient de marée de 49 (figure 1A) :



**figure 1: seston load**

A : may 27: low tide (coef = 49)

B: june 1 : high tide (coef = 88)

$$\text{CONS} = 2,09 * (\text{TPM}) - 0,77 * (\text{poids}) - 3,55$$

$$(\text{R}^2 = 0,83)$$

- Pour un coefficient de marée de 88 (figure 1B)

$$\text{CONS} = 0,44 * (\text{TPM})^2 - 41,87 * (\text{TPM}) + 1101,3$$

$$(\text{R}^2 = 0,77)$$

L'ingestion de la matière organique est calculée par différence entre la consommation et la production de pseudofécès. L'absorption est déduite par différence entre la matière organique ingérée et la matière organique restante dans les fécès. Le potentiel de croissance est déterminé d'après déduction de l'énergie utilisée pour la respiration.

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

$$\text{ES} = 1 - (\text{POMPF} / \text{POME})$$

POMPF : pourcentage de matière organique dans les pseudofécès.

POME : pourcentage de matière organique dans l'eau.

Le coefficient de conversion du milligramme de matière organique en joules utilisé pour ces calculs est de 23,5 (Bayne et al., 1985).

## RESULTATS ET DISCUSSION

Les conditions alimentaires sont présentées en figure 2 et permettent de se rendre compte de la grande variabilité de concentration de la matière particulaire dont la disponibilité varie au cours des cycles de marée et également en fonction du type de marée (vives-eaux, mortes-eaux, regain, revif...)(Prou et al., 1992). La nature même de la matière en suspension est dépendante des courants de marée (Prou, 1991), à la base du transport des masses d'eaux et des processus d'érosion et de sédimentation.

La valeur moyenne de matière particulaire varie de 13,5 à 54,6 mg/l, avec des valeurs de plus de 150 mg/l pour les forts coefficients (figures 1, 2 et tableau 1). Le taux de matière organique est variable de 22 % pour un coefficient de 49, il n'est que de 9 % pour un coefficient de 88, ceci a pour effet de stabiliser la disponibilité en matière organique entre 3,0 et 4,9 mg/l de POM (tableau 1) pour l'ensemble des conditions expérimentales.

Avec une teneur en POM dans l'eau supérieure pour la condition 1 (coef. 49), par rapport à la condition 3 (coef. 88) (tableau 1), le taux de POM dans les pseudofécès est semblable, traduisant en fait la meilleure efficacité de sélection pour la condition 3 (coef.88), comparée à la condition 1 (figure 3). Le tri serait donc plus efficace au taux organique de l'eau de mer de 9 %, comparé à 15 % ou 22 %. L'effet positif de la vase sur la filtration et l'ingestion, a été reconnu à faible charge par de nombreux auteurs (Winter, 1976 ; Murken, 1976 ; Ali, 1981 ; Kiorbe et al., 1981). Celle-ci stimulerait la consommation de la matière organique. Dans nos expériences elle augmente de 6 à 35 mg/l de la condition 1 à 3 (figure 4). L'ingestion (figure 5) augmente parallèlement induisant des différences d'absorption entre les conditions 1 et 3 (figure 6).

Toutefois, au regard des profils sestoniques (figure 1), (celui du 27 mai diffère considérablement des autres jours), et sachant combien ces profils dépendent des courants de marée et de leur action d'érosion sur le fond (Prou, 1991), il est fort probable que l'origine du matériel alimentaire mis à la disposition des huîtres, soit différent entre les conditions 1 et 3. Ainsi, cette différence qualitative pourrait expliquer le rapport (abs/cons), supérieur à 0,55 pour les conditions 2 et 3, et de 0,30 pour la condition 1 (figure 7). L'aliment mis à disposition des huîtres dans les cas de remise en suspension serait de meilleure qualité que le matériel planctonique. Cette hypothèse pourrait être

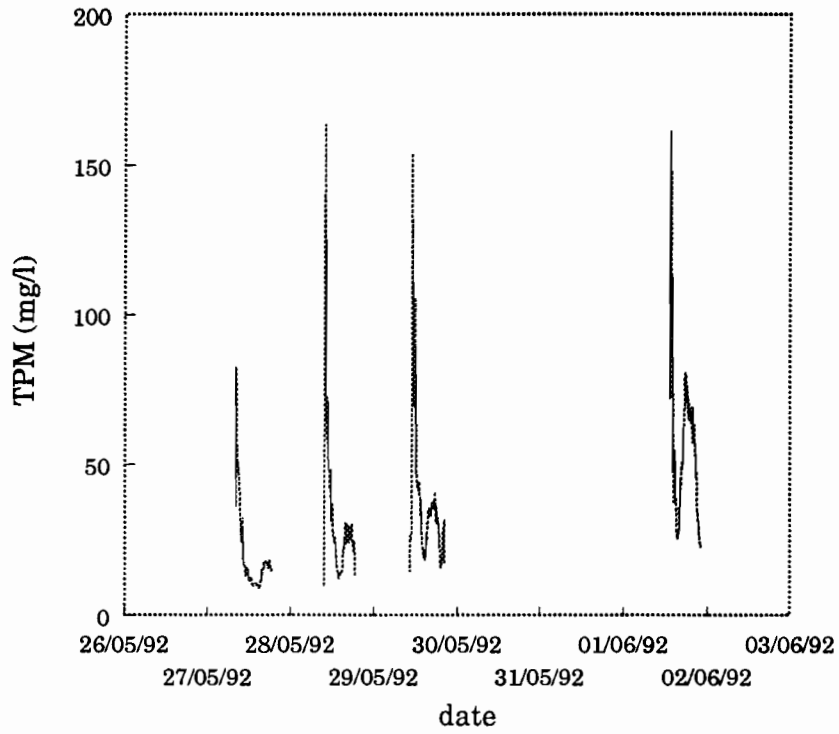


figure 2: seston load in natural sea water

condition	1	2	3
TIDE coefficient	49	57	88
DATE	may 27	may 28	june 1
TPM (mg/l)	13.5 ± 1.0	28.9 ± 4.3	54.6 ± 4.4
POM (mg/l)	3,0	4,3	4,9
organic matter (%)	22 ± 3	15 ± 1	9 ± 0.5
weight (g)	1.3 ± 0.20	1.30 ± 0.12	1.41 ± 0.12

tableau 1: food characteristics

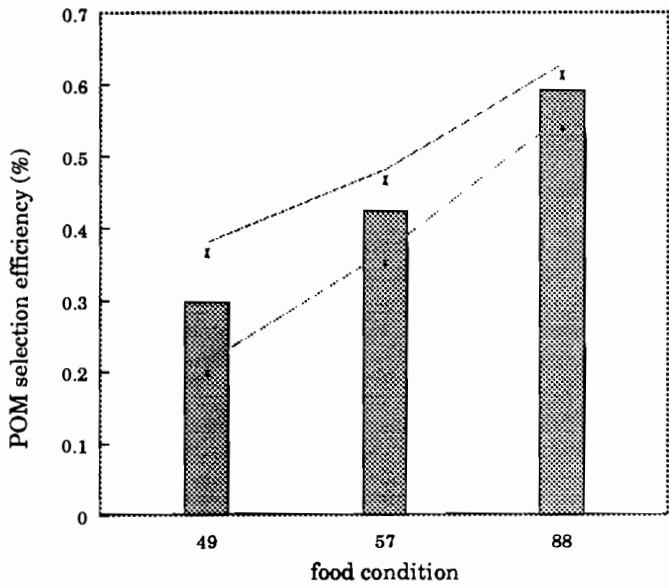


figure 3: POM selection efficiency

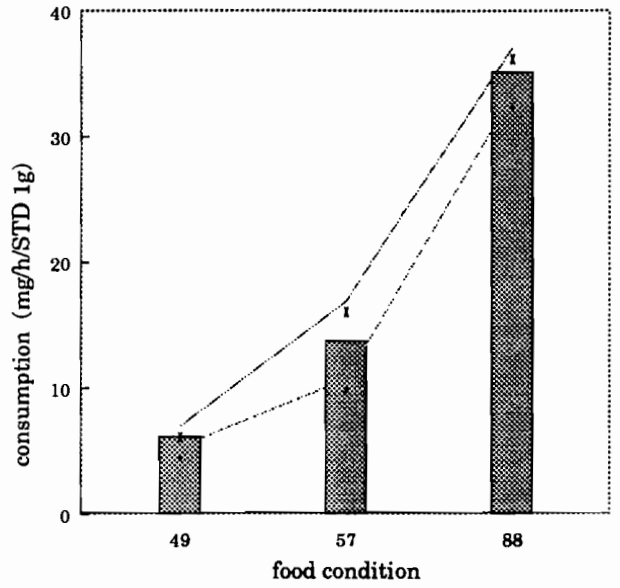


figure 4: POM consumption

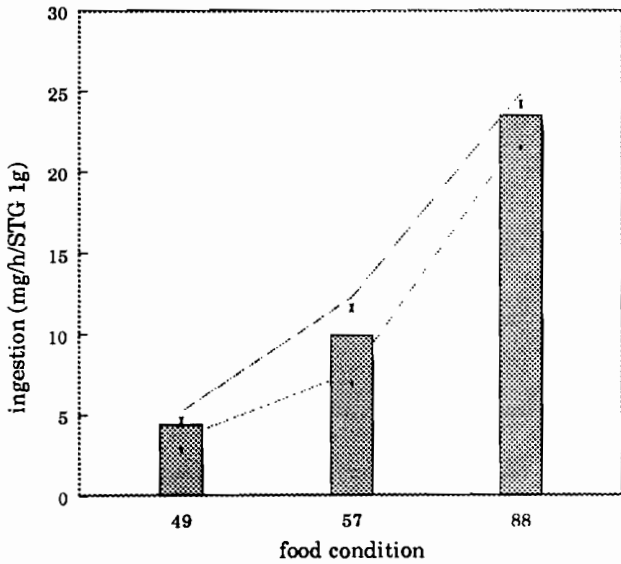


figure 5: POM ingestion

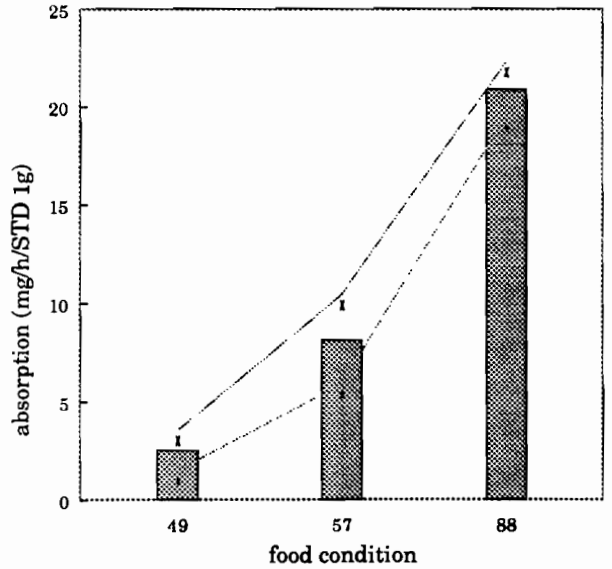


figure 6 : POM absorption

précisée par l'analyse du matériel organique, phytoplanctonique et phytobenthique remis en suspension au cours des flots et des jusants.

Le bilan énergétique de ce mois de mai 1992, sur le site du Chapus suggère des potentiels de croissance pouvant atteindre les 500 joules/heure/gramme pour des huîtres de 1,3 à 1,4 g (figure 8). Bien que très fortes, ces valeurs sont corrélées au pic de croissance saisonnier du mois de mai en baie de Marennes Oléron. Au cours de ce mois, le poids de chair de l'huître augmente de 50 % de sa valeur maximale (Deslous-Paoli et Héral, 1988). Les blooms phytoplanctoniques printaniers apparaissent régulièrement au cours de ce mois, et expliquent une telle croissance.

Il est peu facile de comparer les résultats de bilans énergétiques de *C. gigas* (tableau 2), car la variabilité méthodologique mise en oeuvre au cours des différentes études est très grande.

L'équation énergétique de base prise en compte est celle de Warren et Davis, (1967), reprise par Lucas (1982):

$$C = P + R + F + U,$$

où C est la consommation, P la production, R la respiration, F la production de fécès, et U, la part liée à l'excrétion dissoute. Dans l'ensemble des études présentées, U non mesuré est négligé dans le bilan. Cette équation se décline aussi:

$$C = A + (F + PF),$$

où A est l'absorption, et la biodéposition F, se décompose en fécès (F) et pseudofécès (PF). La production, P souvent mesurée globalement est aussi appelée potentiel de croissance, somme du potentiel de croissance vrai (Pg), de la production de gamète (Pr), et des produits de déchet de la coquille (Ps) et du mucus (production jamais calculée).

Les études (tableau 2) peuvent être menées sur le terrain (1,2,3) ou en laboratoire (4,5,6). Pour chaque fonction de l'équation de Lucas (1982), les voies de calcul sont différentes ; ainsi, dans le cas d'études de terrain, l'énergie de production (P) est mesurée directement à l'aide d'un microcalorimètre (1 et 2), quand pour les études en laboratoire, le potentiel de croissance est obtenu par différence avec les autres fonctions (5,6). La respiration est soit estimée d'après des études antérieures (1,2), soit mesurée précisément à l'aide de sondes oxymétriques orbisphères (4,6). De même, la mesure de consommation est effectuée par la méthode du traceur inorganique des biodépôts, qui intègre la consommation sur toute la période de production (3,6), ou par une mesure instantanée obtenue par différence entre l'entrée et la sortie, multipliée par le débit (4,5). L'estimation de l'absorption prend en compte le coefficient de digestibilité (Conover, 1966, adapté par Schneider et Flatt, 1975) (3), ou est obtenu par soustraction à la consommation, des produits fécès et pseudofécès (4,5,6).

En terme d'énergie, les auteurs considèrent soit la mesure directe de combustion à la bombe calorimétrique (1,2), soit les résultats d'analyse des protéines, lipides et glucides convertis par les coefficients de Brody (1945), pour les biodépôts ou la partie consommée (1,2,4), ou l'intégralité de la matière organique estimée par la perte au feu à 450°C (3,5,6). De plus, le bilan énergétique est réalisé sur des cycles annuels complets, mois par mois (1,2), semestre par semestre (3) ou à partir de conditions alimentaires stables obtenues en laboratoire (4,5,6).

Les bilans énergétiques issus des données de terrain à travers 2 cycles annuels (1979 et 1980), donnent des résultats très proches avec des gains de production d'environ 2 j/h/g (1,2), et des valeurs de consommation de 37 j/h/g (tableau 2). Ces bilans sont obtenus à partir des analyses de protéines, lipides, glucides (PLG) (1,2). Un troisième cycle annuel, calculé entre 1982 et 1983, sur la base de la matière organique particulière

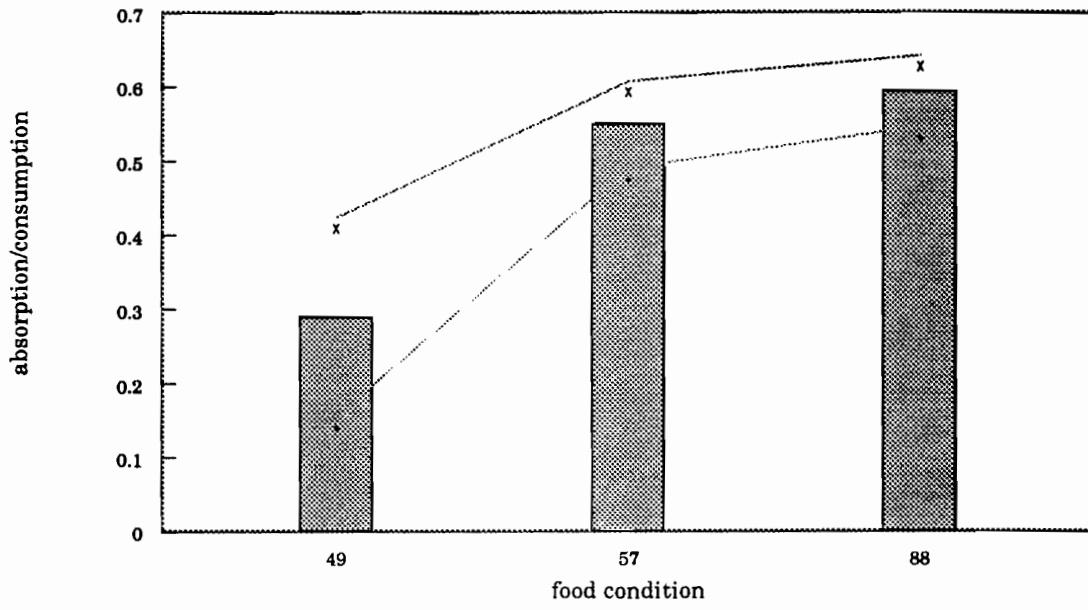


figure 7: absorption/consumption ratio (%)

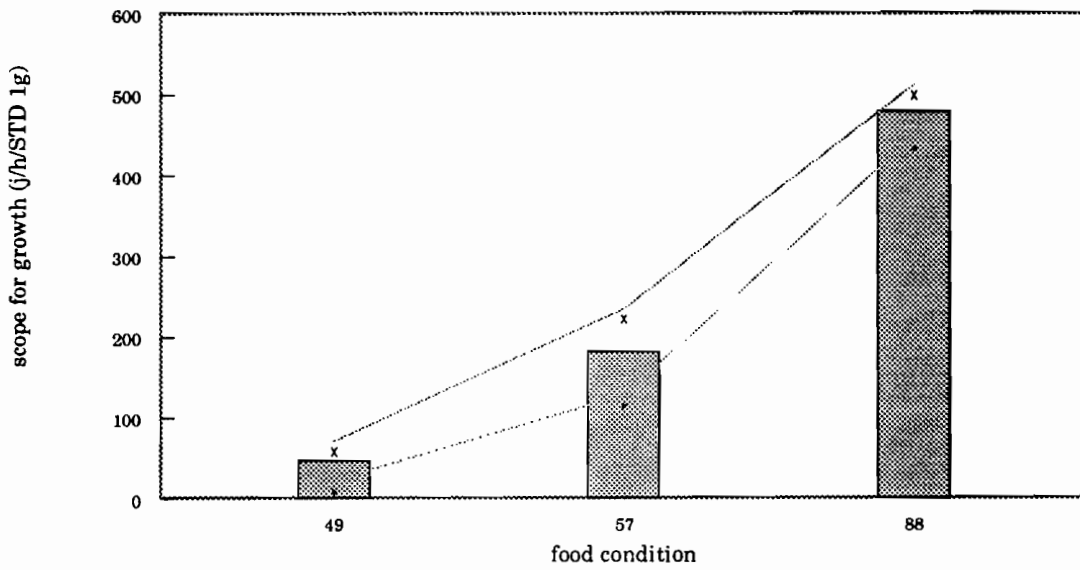


figure 8 : scope for growth



consumption	biodeposit	respiration	production	authors	Reference
374	345	08	21	Héral et al.,1983	1
365	26.9	7.7	18	Deslous Paoli et Héral.,1984	2
665	511	154		Deslous Paoli et al.,1987	3
101.7	31.7	142	558	Lannou.,1987	4
343.5	76.9	266.5		Deslous Paoli et al.,1992	5
432	189	12	231	This study	6

**Table 2 : energetic budget of *crassostra gigas* (joules/hour /g)**

	A	B		A	B		A	B
particulate matter (mg/l)	15	13.5		30	28.9		50	54.6
consumption	330.2	144.5		648.1	325		1072.1	826.3
pseudo faeces	49.4	45.6		116.3	91.7		205.9	274.2
faeces	29.1	47.7		30.1	49.4		30.1	58.5
absorption	251.7	59.8		501.7	192.4		836.1	491.1

**Table 3 : energetic budget from organic matter used by *C.gigas* (joules /hour /g)**

**A:** from Deslous-Paoli et al., 1992  
**B:** this study

(POM), donne, par la formule de Lucas (1982), une valeur de consommation presque 20 fois supérieure à celle obtenue à partir des études 1 et 2. Dans l'expérience relatée dans cette note, les résultats de production sont d'un ordre de grandeur 100 fois supérieur. Il est intéressant de les mettre en relation avec les mesures de croissance de poids sec effectuées sur ce site pendant la même période. En utilisant le coefficient énergétique moyen de la chair d'huître *C. gigas* ( $4,84 \text{ cal.mg}^{-1}$ ), on trouve selon les années, des productions qui varient entre 2 et 30  $\text{joules.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$  selon les conditions climatiques et les biomasses cultivées.

Ces importantes différences entre les résultats écophysologiques et la production mesurée sont probablement dues à l'imprécision concernant la matière organique (POM).

Un premier biais, selon l'hypothèse de Dankers (1983), concerne la surestimation pouvant aller jusqu'à un facteur 3, du POM, par la perte en eau des argiles de constitution dont les concentrations sont élevées notamment en vives-eaux. Une deuxième imprécision est liée à la méthode de mesure de la consommation de la matière organique, où l'hypothèse est faite d'une conservation qualitative de l'eau et de sa teneur en POM jusqu'à l'ingestion. Enfin, les biais les plus importants entraînant une surestimation de la production pour les mesures physiologiques concernent le choix du coefficient de conversion énergétique de la matière organique absorbée et la non prise en compte de l'excrétion dissoute de la production de déchets de la coquille (Ps de l'équation de Lucas) et de mucus. La valeur de 23,5 joules par milligramme de matière organique (Bayne et al., 1985) peut être surestimée. Héral et al. (1980) montrent que dans le bassin de Marennes-Oléron, ce coefficient varie de 0,8 à 9,25 avec une moyenne à 3,6, déterminée par crémation à  $450^{\circ}\text{C}$ . Dans cette étude (Héral et al., 1980), les PLG n'expliqueraient que 16 % de POM. Dans le même bassin, Deslous-Paoli et al. (1987) notent 10 % à 17 %. Widdows (1979) souligne que 32 à 83 % de la matière organique n'est pas utilisable pour les bivalves.

Concernant la biodéposition, un certain nombre de biais peuvent contribuer à faire diverger la production (gain pondéral et mesure calorimétrique) et le potentiel de croissance (mesures physiologiques). Certains auteurs, tels Sornin (1981) laissent entendre que la production de biodépôts serait réduite d'un facteur 10 à 15 entre le milieu naturel et le laboratoire pour cause de stress des huîtres. Deslous-Paoli et Jousset (1987) mettent en évidence la part importante de perte de matière organique par excrétion dissoute.

Enfin, proches de nos conditions expérimentales, les résultats de l'étude 5 (tableau 2) (Deslous-Paoli et al., 1992), sont comparés à ceux de cette étude (tableau 3). Dans l'intervalle de charges sestoniques de 15 à 55  $\text{mg/l}$ , on note une évolution croissante des valeurs des principales fonctions physiologiques de l'huître *C. gigas*.

## CONCLUSION

La qualité alimentaire proposée à l'huître est susceptible de varier sur une échelle de temps très courte (remise en suspension), en modifiant les réponses physiologiques du bivalve, telles que le tri ou l'absorption. Ainsi, le concept de bilan énergétique peut-il être considéré dans ce cas comme une mesure instantanée complexe en comparaison avec celui développé sur le terrain, sur des populations entières, pour quantifier les flux d'énergie saisonniers des différentes fonctions physiologiques de l'huître.

La comparaison quantitative des bilans énergétiques de l'huître *C. gigas* est difficile du fait de la grande variabilité méthodologique rencontrée dans les études. Des biais méthodologiques et des carences cognitives apparaissent dans le choix du coefficient de conversion énergétique ou la méconnaissance de l'excrétion dissoute. La comparaison doit être enrichie par d'autres mesures comme le CHN, ou la chlorophylle a, afin de mieux déterminer la valeur énergétique de la nourriture absorbée. Enfin, la méthodologie mise en oeuvre doit toujours viser à améliorer au mieux la précision des

mesures et permettre une extrapolation au milieu naturel des résultats obtenus en laboratoire.

## BIBLIOGRAPHIE

- Ali S.M., 1981. Effect of inorganic particles on the growth of the oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). M.S. Thesis, University of Delaware, Newark, DE. 115 p.
- Barillé L., Prou J., Héral M. and Bougrier S., 1992. Retention efficiency in oyster *Crassostrea gigas* exposed to variable food quantity and quality. Ifremer la Tremblade. CEE contract AQ 2500. Third progress report (unpubl.): 57-82.
- Bayne B.L., Brown D.A., Burns K., Dixon D.R., Ivanovici A., Livingstone D.R., Lowe D.M., Moore M.N., Stebbing A.R.D. and Widdows J., 1985. The effect of stress and pollution on marine animals. Praeger. Publishing Compagny, pp. 384.
- Brody, S., 1945. Bioenergetic and growth. Reinholt, New-York, in Beukema et De Bruin, 1979.
- Conover R.J., 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol.Oceanogr.*, 11 : 338-345.
- Dankers N. and Laane R., 1983. A comparison of wet oxydation and loss on ignition of organic material in suspended matter. *Environmental Technology Letters*, 4 : 283-290.
- Deslous-Paoli J.M. and Héral M., 1984. Transferts énergétiques entre l'huître *C. gigas* de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole. *Haliotis*, 14 : 79-90.
- Deslous-Paoli J.M. et Héral M., 1988. Biochemical composition and energy value of *C. gigas* (Thunberg) cultured in the bay of Marennes-Oléron. *Aquat. Living Resour.*, 1 : 239-249.
- Deslous-Paoli J.M. and Jousset J. 1987. Transformation du matériel fécal de *Crassostrea gigas* : évolution biochimique à court terme. *Océanis*, 13 (4-5) : 581-584.
- Deslous-Paoli J.M., Lannou A.M., Geairon P., Bougrier S., Raillard O. et Héral M., 1992. Effects of the feeding behaviour of *Crassostrea gigas* on biosedimentation of natural particulate matter. *Hydrobiologia*, 231 : 85-91.
- Deslous-Paoli J.M., Sornin J.M. and Héral M., 1987. Variations saisonnières in situ de la production et de la composition des biodépôts de trois mollusques estuariens (*Mytilus edulis*, *Crassostrea gigas*, *Crepidula fornicata*). *Haliotis*, 16 : 233-245.
- Héral M., Deslous-Paoli J.M. and Sornin J.M., 1983. Transferts énergétiques entre l'huître *C. gigas* de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole: premières approches. *Océanis*, 9 (3) : 169-194.
- Héral M., Razet D., Maestrini S.Y. et 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. CIEM, C.M. 1980/L : 44, Comité des Mollusques et Crustacés.

- Kiorboe T., Mohlenberg F. and Nohr O., 1981. Effect of suspended bottom material on growth and energetics in *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 61 : 283-288.
- Lannou A.M., 1987. Adaptation trophique de *Crassostrea gigas* (milieu estuarien). Rapport IUT, Faculté de Brest, 51 p.
- Lucas A., La nutrition des larves de bivalves. 1982. *Oceanis*, 8 (5) : 363-388.
- Murken J., 1976. Feeding experiment with *Mytilus edulis* L. at small laboratory scale. III Feeding of waste organic product from the fish industry of Bremerhaver as a mean of recycling biodegradable wastes. Proceedings of a symposium. 10th. *Europ. mar. biol. symp.*, 273-284. Universa press. Wetteren.
- Prou J., 1991. Evolution temporelle de la composition de la colonne d'eau pendant un cycle vives eaux - mortes eaux. Ifremer la Tremblade (unpubl.) Mémoire : 39pp.
- Prou J., Soletchnik P., Héral M., Geairon P., Razet D. and Bougrier S., 1992. Characteristics of the particulate matter during the may'92 experiment. Effect on ecophysiological functions on mussel and oyster populations. Ifremer la Tremblade. CEE contract AQ 2500 Third progress report (unpubl.) : 23-31.
- Schneider B.H., Flatt W.P., 1975. The evaluation of feeds through digestibility experiments. The University of Georgia Press, Athens, 168 pp.
- Soletchnik P., Prou J., Héral M., Barillé L., Razet D. and Guezennec L., 1991. Influence de la charge particulaire sur la filtration d'une population d'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin estuarien de Marennes-Oléron (France): analyse de deux cycles de marée. CIEM,C.M. 1991/F:53 Mariculture Committee Shellfish Committee Ref.K, : 10 p.
- Sornin J.M., 1981. Processus sédimentaires et biodéposition liés à différents modes de conchyliculture: Baie de Cancale, Anse de l'Aiguillon et Bassin de Marennes-Oléron. Thèse de doctorat de 3ème cycle. Géologie, Inst. Sciences de la Nature. Université de Nantes, 188 pp.
- Warren G.E. and Davis G.E. 1967. Laboratory studies on the feeding, bioenergetic and growth of fish. The biological basis of freshwater fish production. S.D. Gerking, Blackwell Scientific Publication, Oxford, pp. 175-214.
- Widdows J., Fieth P. and Worrall C.M., 1979. Relationships between seston, available food and feeding activity in the Common Mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 50 : 195-207.
- Winter J.E., 1976. Feeding experiment with *Mytilus edulis* at a small laboratory scale. II The influence of suspended silt in addition to algal suspension on growth.. Proc. 10th Europ. Mar. Biol. Symp. : 17-23 september 1975. vol.1. Universa press Wetteren.