

Modélisation de l'écophysiologie de l'huître *Crassostrea gigas* dans un environnement estuarien

Laurent Barillé ⁽¹⁾, Maurice Héral ⁽²⁾ et Anne-Laure Barillé-Boyer ⁽³⁾

⁽¹⁾ Laboratoire de Biologie Marine, Faculté des Sciences,
2, rue de la Houssinière, 44072 Nantes cedex 03, France.

⁽²⁾ Centre de Recherche en Ecologie Marine et Aquaculture, UMR10,
place du Séminaire, BP 5, 17137 L'Houmeau, France.

⁽³⁾ IFREMER, URA-PL, Polder des champs, 85230 Bouin, France.

Reçu le 27 mars 1996; accepté le 29 octobre 1996.

Barillé L., M. Héral, A.-L. Barillé-Boyer. *Aquat. Living Resour.*, 1997, 10, 31-48.

Ecophysiological deterministic model for Crassostrea gigas in an estuarine environment.

Abstract

An ecophysiological deterministic model of growth, reproduction and interactions between the bivalve and its estuarine environment was established for the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. The environmental variables used in the model are: total particulate matter, particulate organic matter, particulate inorganic matter, chlorophyll, phaeopigments, proteins, lipids and carbohydrates. Rates of clearance, filtration, ingestion, absorption and respiration along with efficiencies of retention, selection and absorption are modelled with endogenous (dry weight of the animal, energy allocation between growth and reproduction) and exogenous variables (temperature, food quality and quantity). The model simulate the temporal evolution of two compartments: somatic and storage-gonad. Absorbed energy is allocated to soma up to a maximum somatic growth. This maximum decreases with age and never exceeds 0.02 g.d⁻¹.oyster⁻¹. Energy in excess is allocated to the storage-gonad compartment. The model identify storage and gametogenesis periods and correctly predicts spawning intensity.

In this model, the oyster selectively reject inorganic from organic particles, enriching the ingested ration. Within potentially nutritive particles, fewer particles containing phytopigments are rejected compared with detritic particles. Absorption efficiency is represented as a function of organic content in the ingested ration. Microphytes are absorbed with an efficiency which fluctuates from 20 to 60%. The model predicts negative absorption for detritic material to take into account metabolic faecal losses. These formulations provide information about the temporal evolution of the amount of microphytes and detritic matter biodeposited as pseudofaeces and faeces.

Keywords: *Crassostrea gigas*, ecophysiology, growth, modelling, turbidity.

Résumé

Un modèle écophysiologique déterministe de la croissance, de la reproduction et des interactions entre le bivalve et son environnement estuarien a été élaboré pour l'huître japonaise *Crassostrea gigas*. Pour fonctionner, le modèle a besoin de la température de l'eau, des concentrations en matière en suspension, matière organique particulaire, matière minérale particulaire, chlorophylle-a, phéopigments, protéines, lipides et glucides particuliers. Les fonctions de filtration, consommation, ingestion, absorption et respiration ainsi que les efficacités de rétention, sélection et absorption sont modélisées à l'aide de variables endogènes (poids sec de l'animal, allocation d'énergie entre la croissance et la reproduction) et exogènes (température, quantité et qualité de la nourriture). Le modèle simule l'évolution temporelle de deux compartiments : somatique et réserves-gonades. L'énergie provenant de la nourriture absorbée est allouée au compartiment somatique jusqu'à un maximum de croissance somatique. Ce maximum décroît

avec l'âge du bivalve et ne dépasse jamais $0,02 \text{ g.j}^{-1}.\text{individu}^{-1}$. L'énergie en excès est alors attribuée au compartiment réserves-gonades. Cette représentation permet d'identifier les périodes de stockage de réserves et de gamétogénèse ainsi qu'une bonne simulation de l'intensité des pontes.

Le modèle tient compte d'une efficacité de sélection plus importante pour les microphytes que pour les particules détritiques. L'efficacité d'absorption a été représentée en fonction du pourcentage de matière organique dans la fraction ingérée afin de tenir compte de la dilution de la nourriture par les particules minérales. L'efficacité d'absorption des microalgues varie de 20 à 60 %, tandis que pour les particules organiques détritiques, le modèle simule des valeurs négatives pour tenir compte des pertes fécales métaboliques. Ces formulations permettent de suivre l'évolution temporelle des quantités de microphytes et de matières détritiques rejetées sous la forme de pseudofèces et de fèces.

Mots-clés : *Crassostrea gigas*, croissance, écophysiologie, modélisation, turbidité.

INTRODUCTION

Dans les écosystèmes littoraux où de fortes biomasses de bivalves filtreurs sont cultivées, la diminution des performances de croissance et l'augmentation des taux de mortalité, indiquent que la production maximale du système a été atteinte, en raison de l'augmentation du stock de mollusques en élevage qui n'est pas suivie d'une augmentation des ressources alimentaires (Héral *et al.*, 1986; Mallet, 1989; Navarro *et al.*, 1991). La nécessité de connaître la capacité trophique de tels environnements et de prédire la croissance des mollusques est apparue indispensable pour la rationalisation de l'activité aquacole (Grant *et al.*, 1993). Pour ces raisons, un modèle analytique décrivant l'écosystème de Marennes-Oléron a été réalisé sur la base d'une spatialisation de l'environnement, d'un couplage entre les processus biologiques et physiques (Bacher, 1989; Raillard, 1991; Raillard et Ménésguen, 1994), intégrant des relations déterministes pour la physiologie des mollusques, le recyclage des sels nutritifs et la production microphytobenthique (Héral, 1993). Le compartiment des bivalves filtreurs en élevage, représenté principalement par les 110 000 tonnes d'huîtres *Crassostrea gigas* (Bodoy, commun. pers.), constitue ainsi un sous modèle du modèle général de l'écosystème (Fig. 1). La modélisation de la croissance de l'huître connaît une évolution de plus en plus détaillée depuis les premiers travaux de Bacher *et al.* (1991), qui font appel à des formulations empiriques, puis ceux de Raillard *et al.* (1993) dont le modèle gagne en réalisme, mais où des lacunes demeurent pour des processus aussi importants que la filtration, les rejets particuliers, l'efficacité d'absorption ou la respiration. Sur la base des deux précédents, un nouveau modèle a donc été élaboré, qui incorpore les résultats physiologiques acquis lors du programme européen TROPHEE (Trophic capacity of an estuarine ecosystem, 1994), au cours duquel des expériences ont été orientées vers la détermination des relations fonctionnelles. Il tient également compte des résultats récents concernant la physiologie de *C. gigas* obtenus en dehors de ce programme.

Le modèle repose sur la détermination du potentiel de croissance (« Scope for Growth », Warren et Davis, 1967) et l'estimation des contributions respectives

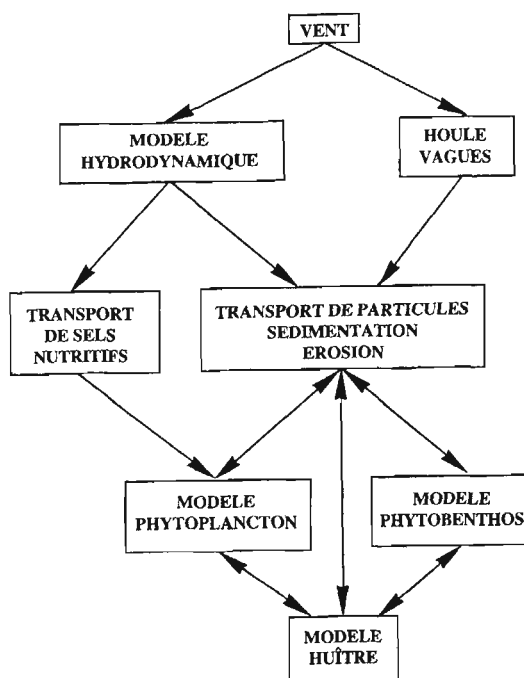


Figure 1. – Modèle général simplifié de l'écosystème conchylicole de Marennes-Oléron.

General model of the shellfish ecosystem of Marennes-Oléron.

de ses différents composants : la quantité d'énergie, acquise par un individu dans un environnement donné, est égale à l'énergie dépensée pour la maintenance, la croissance et la reproduction. La modélisation de chaque composant du potentiel de croissance en fonction des facteurs exogènes (paramètres physiques : température, salinité et paramètres biologiques : qualité et quantité de la nourriture particulière) et endogènes (poids sec de l'animal, effort de reproduction, etc.) permet de passer d'un système statique à un système dynamique adapté à la grande variabilité de l'environnement estuarien. Le but consiste à mettre en relation les taux d'acquisition et d'utilisation de l'énergie avec l'état physiologique du mollusque et son environnement, en posant comme hypothèse que les variables physiologiques « d'état », associées aux variables

environnementales « forçantes », conditionnent les processus physiologiques vitaux (Ross et Nisbet, 1990). Ce procédé est employé pour la modélisation de la croissance et du comportement alimentaire d'autres bivalves filtreurs comme la moule *Mytilus edulis* (Bayne, 1976; Brylinski et Stepton, 1991; Ross et Nisbet, 1990; Van Haren et Kooijman, 1993; Grant *et al.*, 1993), l'huître américaine *Crassostrea virginica* (Powell *et al.*, 1992; Hofmann *et al.*, 1992), ou la palourde *Ruditapes philippinarum* (Bensch *et al.*, 1992). Il existe d'autres approches qui privilégient les mécanismes physiques pour expliquer la capture des particules (Shimeta et Jumars, 1991) ou le fonctionnement de l'individu (Jorgensen, 1990). Une dernière catégorie de modèle biologique concernant l'alimentation des bivalves repose sur le principe d'« optimalité » selon lequel un seul comportement alimentaire maximise la différence entre les coûts et les bénéfices énergétiques, parmi une variété de comportements possibles (Lehman, 1976; Willows, 1992).

Une large part de ce travail, de nature méthodologique, est consacrée à la présentation des formules mathématiques retenues pour décrire les processus physiologiques. Le modèle mis au point dans cette étude est ensuite testé à l'aide des données de croissance et des paramètres hydrobiologiques mesurés de mai 1979 à octobre 1980 dans le bassin de Marennes-Oléron (Héral *et al.*, 1983). Le modèle simule la croissance des huîtres mais également les flux de matières entre le bivalve et son environnement. Il permet ainsi d'estimer (i) la prédation de l'huître sur la biomasse algale en suspension dans la colonne d'eau, (ii) les quantités de microphytes redistribués vers le compartiment benthique, soit rejetés avant l'ingestion sous forme de pseudofèces soit se retrouvant non digérés dans les fèces.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les stations de prélèvements pour les analyses hydrobiologiques (Le Chapus) et pour la croissance des huîtres (Dagnas) sont localisées sur la Figure 2.

Variables du modèle

Les variables forçantes (non calculées par le modèle) sont tirées des observations de Héral *et al.* (1983). Seules les variables environnementales ayant une action effective sur l'activité de nutrition ou la croissance de *C. gigas* ont été retenues. La température ainsi que la concentration en matière en suspension (MES) ont des actions directes sur les processus de nutrition. Les concentrations en seston organique, protéines, lipides et glucides particuliers, chlorophylle-*a* et phéopigments, donnent une estimation de la quantité de la nourriture particulière disponible dans la colonne d'eau et permettent la distinction entre la matière vivante et

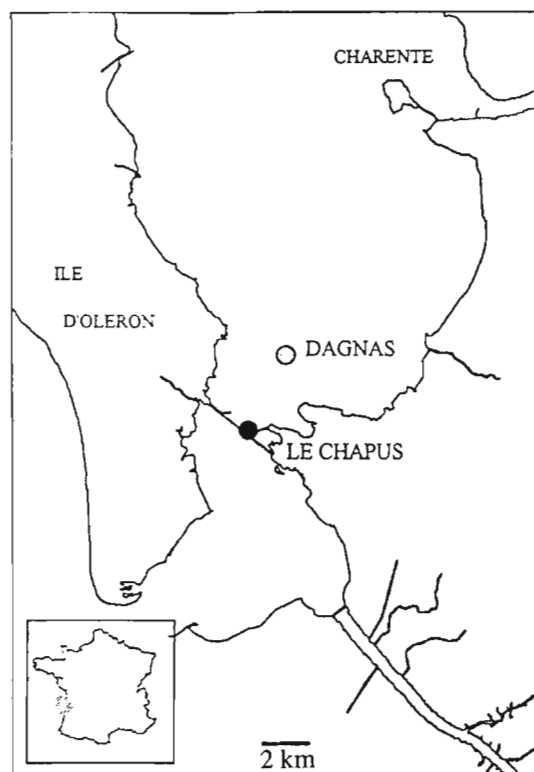


Figure 2. – Localisation des stations étudiées dans le bassin de Marennes-Oléron.

Location of the sampling sites in Marennes-Oléron Bay.

la matière détritique. La quantité de matière détritique est obtenue en soustrayant à la biomasse organique particulière celle des pigments totaux transformés en biomasse grâce aux coefficients de Strickland (1960), Smaal et Scholten (1989) et Widdows (1978). L'énergie du matériel détritique est obtenue à l'aide des protéines, des lipides et des glucides, selon la procédure de calcul développée par Héral et Deslous-Paoli (1983) et reprise par Raillard *et al.* (1993). La concentration en chlorophylle-*a* et en phéopigments est utilisée comme estimateur de la biomasse microphytologique. La qualité alimentaire est définie comme étant la fraction organique des MES. Le choix des variables décrivant la qualité et la quantité de la nourriture particulière tient également compte de leurs fortes variabilités spatiales et/ou temporelles dans le bassin de Marennes-Oléron, milieu estuarien macrotidal à forte turbidité.

Les valeurs journalières sont obtenues par interpolation linéaire entre les valeurs mesurées en vives-eaux et en mortes-eaux. L'action des variables forçantes sur les processus physiologiques est représentée Figure 3.

Concernant les variables d'état (variables dont l'évolution est calculée à chaque pas de temps), deux variables décrivant l'huître ont été identifiées et correspondent respectivement à un compartiment somatique et un compartiment réserve-gonade. La

Tableau 1. – Variables du modèle.
Model variables.

Variable	Valeur initiale	Unité	Commentaire
VARIABLES D'ÉTAT			
PSOMA	0,053	g	Biomasse du compartiment somatique
PREPROD	0	g	Biomasse des réserves et des gonades
VARIABLES FORÇANTES			
Chla(time)	fichier	$\mu\text{g.l}^{-1}$	Concentration en chlorophylle <i>a</i> de l'eau de mer
G(time)	fichier	mg.l^{-1}	Concentration en glucides de l'eau de mer
L(time)	fichier	mg.l^{-1}	Concentration en lipides de l'eau de mer
P(time)	fichier	mg.l^{-1}	Concentration en protéines de l'eau de mer
Phéo(time)	fichier	$\mu\text{g.l}^{-1}$	Concentration en phéopigments de l'eau de mer
SEdet(time)	fichier	mg.l^{-1}	Concentration en matière détritique de l'eau de mer
MIP(time)	fichier	mg.l^{-1}	Concentration en matière inorganique particulaire
MES(time)	fichier	mg.l^{-1}	Concentration en matière en suspension
Temp(time)	fichier	$^{\circ}\text{C}$	Température de l'eau de mer
VARIABLES ANNEXES			
AEdet	0.	%	Efficacité d'absorption du matériel détritique
Aephyto	0.	%	Efficacité d'absorption des microphytes
BILAN	0.	$\text{g.j}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Bilan journalier du poids sec total
BILANrep	0.	$\text{g.j}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Bilan journalier du compartiment réserves-gonades
BILANsom	0.	$\text{g.j}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Bilan journalier du compartiment somatique
COLMAT	0.	mg.l^{-1}	Charge sestonique effective de colmatage
CONSchla	0.	$\mu\text{g.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Consommation de la chlorophylle <i>a</i>
CONSi	0.	$\text{mg.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Consommation du matériel inorganique
CONSdet	0.	$\text{mg.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Consommation du matériel détritique
CONSpheo	0.	$\mu\text{g.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Consommation des phéopigments
CONSt	0.	$\text{mg.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Consommation du matériel particulaire total
CONVdet	0.	J.mg^{-1}	Facteur de conversion énergétique du détritique
DATE	0.	jour	Date de la simulation
EAchla	0.	$\text{J.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Énergie absorbée sous forme de microphytes
EAdet	0.	$\text{J.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Énergie absorbée sous forme de matière détritique
EApheo	0.	$\text{J.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Énergie absorbée sous forme de microphytes dégradés
EAt	0.	$\text{J.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Énergie totale absorbée
Echla	0.	J.l^{-1}	Énergie des microphytes
Edet	0.	J.l^{-1}	Énergie du matériel détritique
EFFETTEMP	0.		Effet de la température sur la filtration
Ephéo	0.	J.l^{-1}	Énergie des microphytes dégradés
ER	0	$\text{J.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Respiration journalière individuelle
Eseo	0.	J.l^{-1}	Énergie du matériel organique
FECESchla	0	$\mu\text{g.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Microphytes vivants rejetés dans les fèces
FECESd	0	$\text{mg.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Matière détritique rejetée dans les fèces
FECESphéo	0	$\mu\text{g.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Microphytes dégradés rejetés dans les fèces
FILT	0.	$\text{l.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$	Filtration standardisée pour un individu de 1 g
FILT1	0.	$\text{l.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Filtration individuelle
FILT2	0.	$\text{l.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Filtration individuelle intégrant les effets des MES
FILTMES	0.	$\text{l.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Filtration standard
INGchla	0.	$\mu\text{g.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Ingestion de la chlorophylle <i>a</i>
INGdet	0.	$\text{mg.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Ingestion du matériel détritique
INGi	0.	$\text{mg.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Ingestion du matériel inorganique
INGphéo	0.	$\mu\text{g.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Ingestion des phéopigments
INGt	0.	$\text{mg.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Ingestion totale
MAXSOMA	0	$\text{g.j}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Maximum de croissance somatique
ORGAFRING	0.	%	Fraction organique dans le matériel ingéré
Pfi	0.	(0-1)	Sélection sur la matière inorganique
Pfo	0.	(0-1)	Sélection sur la matière détritique
Pfch	0.	(0-1)	Sélection sur les microphytes
PSEC	0.	$\text{g.j}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Biomasse de chair sèche
PSEUDchla	0.	$\mu\text{g.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Rejet de la chlorophylle- <i>a</i> sous forme de pseudofèces
PSEUDdet	0.	$\text{mg.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Rejet du détritique sous forme de pseudofèces
PSEUDI	0.	$\text{mg.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Rejet de l'inorganique sous forme de pseudofèces
PSEUDphéo	0.	$\mu\text{g.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Rejet des phéopigments sous forme de pseudofèces
RESP	0.	$\text{J.h}^{-1}.\text{ind}^{-1}$	Respiration horaire individuelle
RESPstd	0.	$\text{ml O}_2.\text{h}^{-1}.\text{g}^{-1}$	Respiration standardisée pour un individu de 1 g
RETENTION	0.	(0-1)	Efficacité de rétention

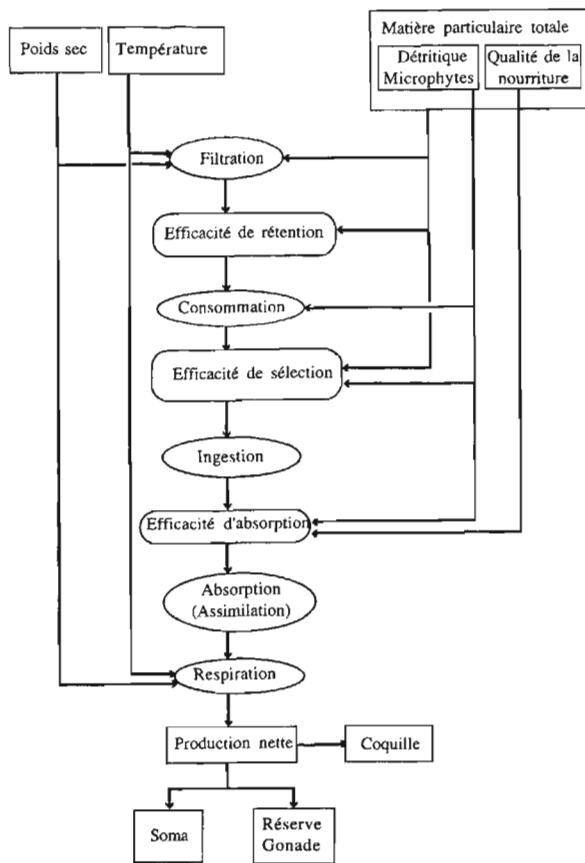


Figure 3. – Influence des variables forçantes sur les processus physiologiques de l'huître *Crassostrea gigas*.
Process flow diagram for the model and influence of the environmental factors.

somme du poids de soma et du poids des réserves-gonades constitue le poids total de chair sèche.

Les processus de respiration anaérobies de l'huître ne sont pas pris en compte dans le modèle ainsi que la contribution des substances dissoutes dont la signification écologique et physiologique est mal connue chez les bivalves (Hawkins et Bayne, 1992). Il est supposé que les huîtres se nourrissent de façon continue (Higgins, 1980). Enfin, l'excrétion dissoute étant négligée, les termes d'absorption et d'assimilation sont considérés comme identiques.

Formulation mathématique des processus

Les variables du modèle sont présentées dans le Tableau 1, les paramètres dans le Tableau 2 et les processus dans le Tableau 3.

Filtration

L'huître se nourrit en filtrant les particules en suspension dans l'eau de mer avec une intensité qui est fonction du poids sec de l'animal, de la température et de la quantité de matière en suspension

(Fig. 3). L'effet de la température se traduit par une relation parabolique et une valeur optimale pour 19 °C (Bougrier *et al.*, 1995). Cette relation a également été retenue pour décrire la filtration de l'huître *Crassostrea virginica* dans le modèle de Powell *et al.* (1992). La filtration n'est pas affectée par les MES dans la gamme de concentration 0-60 mg.l⁻¹. A partir de 60 mg.l⁻¹ (paramètre « filseuil », Tableau 2), un effet négatif a été incorporé dans le modèle à la suite des observations de Soletchnik *et al.* (1991), Barillé *et al.* (1993). Au-delà de 200 mg.l⁻¹, Raillard *et al.* (1993) avaient formulé une diminution exponentielle de la filtration dans le but de reproduire un seuil de colmatage branchial. Dans notre modèle, nous avons retenu la valeur de 192 mg.l⁻¹, conformément aux résultats de Barillé *et al.* (1993). Le niveau standard de filtration de 4.8 l.h⁻¹.g⁻¹ de poids sec utilisé dans le modèle ainsi que l'exposant allométrique traduisant l'effet du poids de l'animal sont issus des travaux de Bougrier *et al.* (1995). La valeur de cet exposant, 0.439, est très proche de celle déterminée par Fiala-Médioni et Copello (1985) pour cette même espèce. La filtration est calculée avec le poids de soma seulement (Tableau 3), les paramètres ayant été estimés au cours d'expériences réalisées pour des individus non matures.

La représentation actuelle de la filtration ne tient pas compte d'un effet possible de la qualité alimentaire.

Consommation

Classiquement, la consommation des différents éléments qui composent la nourriture particulaire est égale à la concentration de ces éléments dans l'eau multipliée par la filtration. Cependant, Barillé *et al.* (1993) ont montré que l'efficacité de rétention chez *C. gigas* est sous l'influence de la quantité de matière en suspension. Pour des charges sestoniques de 70 mg.l⁻¹, l'huître ne retient, avec une efficacité de 100 %, que les particules dont le diamètre équivalent-sphérique est supérieur à 12 µm. Les particules non retenues peuvent alors représenter jusqu'à 30 % du poids des particules disponibles dans la colonne d'eau. Une relation linéaire inspirée des résultats de Barillé *et al.* (1993) a donc été formulée (Tableau 3). La rétention est de 100 % lorsque la concentration particulaire est nulle et diminue jusqu'à 70 % lorsque cette concentration atteint 70 mg.l⁻¹. En l'absence de mesures d'efficacité de rétention individuelle, une valeur constante de 70 % est retenue au-delà de 70 mg.l⁻¹. Cette rétention représente ici la porosité branchiale maximale, dont la limite doit correspondre à la flexibilité maximale des structures responsables de la capture. Cette relation n'est pas appliquée à la chlorophylle et aux phéopigments qui proviennent, à Marennes-Oléron, de cellules algales de grande taille efficacement retenues par le filtre branchial (Razet *et al.*, 1990; Soletchnik *et al.*, 1991; Barillé *et al.*, 1996).

Tableau 2. – Paramètres du modèle.
Values of the parameters used in the model.

Paramètre	Valeur	Unité	Définition	Références
<i>aed</i>	-0,23	–	Paramètre de la loi d'absorption du détritique	Barillé <i>et al.</i> , 1996
<i>aemaxd</i>	59	%	Absorption maximum du détritique	Barillé <i>et al.</i> , 1996
<i>aemaxp</i>	75	%	Absorption maximum des microphytes	Bayne et Newell, 1983
<i>aep</i>	-0,23	–	Paramètre de la loi d'absorption du phytoplancton	Barillé <i>et al.</i> , 1996
<i>aret</i>	$-4,3 \cdot 10^{-3}$	–	Pente de la relation de rétention	Barillé <i>et al.</i> , 1993
<i>aeseuil</i>	8	%	Paramètre de la loi d'absorption du détritique	Barillé <i>et al.</i> , 1996
<i>bf</i>	0,439	–	Exposant allométrique de la loi de filtration	Bougrier <i>et al.</i> , 1995
<i>br</i>	0,8	–	Exposant allométrique de la loi de respiration	Bougrier <i>et al.</i> , 1995
<i>bret</i>	1	–	Ordonnée de la relation de rétention	Barillé <i>et al.</i> , 1993
<i>convg</i>	17,1	J.mg ⁻¹	Valeur énergétique des glucides	Brody, 1945
<i>convl</i>	39,5	J.mg ⁻¹	Valeur énergétique des lipides	Brody, 1945
<i>convO2</i>	19,88	J.mlO ₂ ⁻¹	Valeur énergétique de l'oxygène	Gnaiger, 1983
<i>convp</i>	23,6	J.mg ⁻¹	Valeur énergétique des protéines	Brody, 1945
<i>convpheo</i>	1,5	J.µg ⁻¹	Valeur énergétique des phéopigments	Parson, 1963
<i>convphy</i>	2,86	J.µg ⁻¹	Valeur énergétique des chlorophylles	Platt et Irvin, 1973
<i>dateponte</i>	31/07	–	Date de ponte	
<i>fil1</i>	4,825	l.h ⁻¹ .g ⁻¹	Filtration standardisée pour 1 g de poids sec	Bougrier <i>et al.</i> , 1995
<i>fil2</i>	0,013	°C ²	Paramètre de centrage de la filtration	Bougrier <i>et al.</i> , 1995
<i>fil3</i>	18,954	°C	Température optimale de la filtration	Bougrier <i>et al.</i> , 1995
<i>filseuil1</i>	60	mg.l ⁻¹	Seuil d'influence du seston total sur la filtration	Barillé et Prou, 1993
<i>fo1</i>	5,4	l.h ⁻¹ .g ⁻¹	Ordonnée de la loi d'influence négative du seston sur la filtration	Barillé et Prou, 1993
<i>fo2</i>	-0,0102	–	Pente de la loi d'influence négative du seston sur la filtration	Barillé et Prou, 1993
<i>kf</i>	0,07	–	Paramètre de la loi de colmatage	Raillard <i>et al.</i> , 1993
<i>kp2</i>	0,2	–	Paramètre de la loi de sélection sur les microphytes	Barillé <i>et al.</i> , 1996
<i>kp3</i>	150	mg.l ⁻¹	Paramètre de la loi de sélection sur les microphytes	Barillé <i>et al.</i> , 1996
<i>kpch</i>	0,05	–	Exposant de la loi de production de pseudofèces	Barillé <i>et al.</i> , 1996
<i>kpi</i>	0,07	–	Exposant de la loi de production de pseudofèces	Barillé <i>et al.</i> , 1996
<i>kpo</i>	0,07	–	Exposant de la loi de production de pseudofèces	Barillé <i>et al.</i> , 1996
<i>maxgro1</i>	-2	–	Exposant de la loi de croissance somatique maximale	Deslous-Paoli et Héral, 1988
<i>maxgro2</i>	-4	–	Exposant de la loi de croissance somatique maximale	Deslous-Paoli et Héral, 1988
<i>pc</i>	80	%	Pourcentage d'énergie allouée à la chair	Deslous-Paoli, 1980
<i>pfxch</i>	0,53	–	Palier de production de pseudofèces de microphytes	Barillé <i>et al.</i> , 1996
<i>pfxi</i>	0,74	–	Palier de production de pseudofèces inorganiques	Barillé <i>et al.</i> , 1996
<i>pfxo</i>	0,59	–	Palier de production de pseudofèces organiques	Barillé <i>et al.</i> , 1996
<i>phypds</i>	0,12	mg.µg ⁻¹	Conversion des pigments en biomasse microphytique	
<i>pmg2ml</i>	0,7	mlO ₂ .mgO ₂ ⁻¹	Conversion de mg O ₂ en ml O ₂	
<i>pps2en</i>	20231	J.g ⁻¹	Valeur énergétique du poids sec de l'huile	Héral et Deslous-Paoli, 1983
<i>resp1</i>	0,432	mgO ₂ .h ⁻¹ .g ⁻¹	Coefficient de la loi de respiration	Bougrier <i>et al.</i> , 1995
<i>resp2</i>	0,613	mgO ₂ .h ⁻¹ .g ⁻¹	Coefficient de la loi de respiration	Bougrier <i>et al.</i> , 1995
<i>resp3</i>	1,042	–	Coefficient de la loi de respiration	Bougrier <i>et al.</i> , 1995
<i>respassif</i>	50	%	Respiration active	Bayne <i>et al.</i> , 1973
<i>retmin</i>	0,7	–	Rétention minimale	Barillé <i>et al.</i> , 1993
<i>retseuil</i>	70	mg.l ⁻¹	Seuil de rétention minimale	
<i>seuil</i>	4,6	mg.l ⁻¹	Seuil de production de pseudofèces	Deslous-Paoli <i>et al.</i> , 1992
<i>tim</i>	0,83	–	Fraction de la durée journalière d'immersion	Bacher, 1989
<i>tjeun</i>	30	j(day)	Période de jeûne minimale pour déclencher une respiration active	
<i>tactif</i>	30	j(day)	Période de respiration active	
<i>ts</i>	192	mg.l ⁻¹	Seuil de colmatage	Barillé et Prou, 1993

Sélection pré-ingestive

Les particules effectivement retenues sur le filtre branchial peuvent être rejetées avant l'ingestion sous forme de pseudofèces. Le processus de rejet débute au-delà d'une concentration particulaire de 4,6 mg.l⁻¹ (Deslous-Paoli *et al.*, 1992), qui coïncide avec un remplissage du système digestif. L'existence de données parcellaires n'a pas permis de représenter

ce seuil de production des pseudofèces en fonction du poids de l'animal, comme le suggèrent Bayne (1976) et Widdows *et al.* (1979). Pour des raisons identiques, l'influence très probable de la qualité alimentaire (Barillé *et al.*, 1994), n'a pas été modélisée.

La production de pseudofèces n'est pas seulement un moyen pour éliminer un surplus de matière. En effet, de nombreux auteurs s'accordent pour considérer ce processus, chez les bivalves filtreurs, comme

Tableau 3. – Processus présentés dans le modèle.
Model equations.

$$PSEC = PSOMA + PREPROD$$

Filtration

$$\begin{aligned} COLMAT &= \min(0, ts - MES(time)) \\ EFFETTEMP &= fil2 \cdot [Temp(time) - fil3]^2 \\ \text{Pour } MES(time) > filseuil1, FILTMES &= [fo2 \cdot MES(time) + fo1] \\ \text{Pour } MES(time) \leq filseuil1, FILTMES &= fil1 \\ FILT &= FILTMES - EFFETTEMP \\ FILT1 &= FILT \cdot [PSOMA^{bf}] \\ FILT2 &= FILT1 \cdot \exp^{kf \cdot COLMAT} \end{aligned}$$

Consommation

$$\begin{aligned} CONSpheo &= FILT2 \cdot pheo(time) \\ CONSchla &= FILT2 \cdot chla(time) \\ \text{Pour } MES(time) \leq retseuil, RETENTION &= [aret \cdot MES(time) + bret] \\ \text{Pour } MES(time) > retseuil, RETENTION &= retmin \\ CONSdet &= FILT2 \cdot SEDet(time) \cdot RETENTION \\ CONSi &= FILT2 \cdot PIM(time) \cdot RETENTION \\ CONST &= FILT2 \cdot MES(time) \cdot RETENTION \end{aligned}$$

Efficacité de sélection

$$\begin{aligned} PF_o &= pfxo \cdot [1 - \exp^{kpo \cdot \min[0, seuil - MES(time)]}] \\ &+ [pfxi - pfxo] [1 - \exp^{kp2 \cdot \min[0, kp3 - MES(time)]}] \\ PFch &= pfxch \cdot [1 - \exp^{kpch \cdot \min[0, seuil - MES(time)]}] \\ &+ [pfxi - pfxch] [1 - \exp^{kp2 \cdot \min[0, kp3 - MES(time)]}] \\ PFi &= pfxi \cdot [1 - \exp^{kpi \cdot \min[0, seuil - MES(time)]}] \end{aligned}$$

Ingestion

$$\begin{aligned} INGdet &= (1 - PF_o) \cdot CONSdet \\ INGpheo &= (1 - PFch) \cdot CONSpheo \\ INGchla &= (1 - PFch) \cdot CONSchla \\ INGi &= (1 - PFi) \cdot CONSi \end{aligned}$$

Production de pseudofèces

$$\begin{aligned} PSEUDET &= CONSdet - INGdet \\ PSEUDpheo &= CONSpheo - INGpheo \\ PSEUDchla &= CONSchla - INGchla \\ PSEUDI &= CONSi - INGi \end{aligned}$$

Transformation en énergie

$$\begin{aligned} Eseo &= [P(time) \cdot convp + L(time) \cdot convl + G(time) \cdot convg] \\ Echla &= chla(time) \cdot convphy \\ Epheo &= pheo(time) \cdot convptheo \\ Edet &= Eseo \cdot RETENTION - [Echla + Epheo] \\ CONVdet &= Edet / [SEdet(time) \cdot RETENTION] \end{aligned}$$

Absorption

$$\begin{aligned} INGt &= CONST \cdot [PSEUDET + [PSEUDpheo + PSEUDchla]] \cdot phyds + PSEUDI \\ ORGAFRING &= [INGdet + [INGpheo + INGchla] \cdot phyds] / INGt \\ AEdet &= aemaxd \cdot [1 - \exp^{-aed \cdot [ORGAFRING - aeseuil]}] \\ AEphyto &= aemaxp \cdot [1 - \exp^{-aep \cdot ORGAFRING}] \\ EAdet &= AEdet \cdot INGdet \cdot CONVdet \\ EAphéo &= AEphyto \cdot INGpheo \cdot convptheo \\ EAchla &= AEphyto \cdot INGchla \cdot convphy \\ EAT &= [EAdet + EAphéo + EAchla] \cdot 24 \end{aligned}$$

Production de fèces

$$\begin{aligned} FECEsd &= [1 - AE] \cdot INGd \\ FECEschla &= [1 - AEphyto] \cdot INGchla \\ FECEspheo &= [1 - AEphyto] \cdot INGpheo \end{aligned}$$

Respiration

$$\begin{aligned} RESPstd &= pmg2ml \cdot [-resp1 + [resp2 \cdot resp3^{Temp(time)}]] \\ RESP &= RESPstd \cdot convo2 \cdot PSOMA^{br} \\ ER &= RESP \cdot 24 \end{aligned}$$

Ponte

$$\text{lorsque } DATE = \text{dateponte}, PONTE = PREPROD$$

Bilan énergétique

$$\begin{aligned} BILAN &= [(EAT - ER) \cdot pc \cdot tim] / pps2en \\ \text{Déclenchement de la respiration active après une période de jeûne supérieure à } tjeune \\ \text{lorsque } BILAN < 0 \text{ pendant une période } > tjeune \\ BILAN &= [(EAT - ER [1 + respectif] \cdot pc \cdot tim) / pps2en] \\ \text{pendant une période } = tactif \end{aligned}$$

Allocation d'énergie entre le compartiment somatique et le compartiment réserves-gonades

$$\begin{aligned} MAXSOMA &= \exp^{[maxsoma1 \cdot PSOMA + maxsoma2]} \\ \text{si } BILAN > 0, BILANSOM &= \min[BILAN, MAXSOMA] \\ BILANREP &= \max[0, BILAN - MAXSOMA] \\ \text{si } BILAN < 0, BILANSOM &= 0 \\ BILANREP &= BILAN \end{aligned}$$

Intégration dans le temps

$$\begin{aligned} DPSOMA/dt &= BILANSOM \\ DPREPROD/dt &= BILANREP \end{aligned}$$

permettant d'enrichir préférentiellement la fraction ingérée en particules d'intérêt nutritif (Newell et Jordan, 1983; Jorgensen, 1990; Deslous-Paoli *et al.*, 1992; Barillé et Prou, 1993; Bayne *et al.*, 1993; Urban et Kirchman, 1992). La forme de la loi de production de pseudofèces, élaborée par Raillard *et al.* (1993), est conservée à l'exception de la formulation concernant les rejets maximums (Tableau 3). Cette loi calcule la fraction de la nourriture consommée rejetée sous forme de pseudofèces : pour des valeurs égales à 0, tout est consommé, pour des valeurs égales à 1, tout est rejeté. Néanmoins, alors que ces auteurs établissent une sélection entre le matériel organique et le matériel inorganique, le présent modèle tient compte d'un niveau de sélection supplémentaire qui s'opère au sein même de la matière organique. En effet, une sélection plus efficace a été calculée par Barillé *et al.* (1996) pour l'ensemble des microphytes par rapport à la sélection estimée pour la matière organique (paramètres et équations présentés respectivement Tableaux 2 et 3). De plus, contrairement aux expériences précédentes qui n'ont été menées qu'en laboratoire, ces lois ont été obtenues dans le milieu naturel pour une gamme de concentration particulière de 30 à 350 mg.l⁻¹. Enfin, la valeur du paramètre qui préside à l'arrêt du processus de sélection (*kp3*) a été fixé à 150 mg.l⁻¹ contre 50 mg.l⁻¹ dans la précédente version du modèle, en accord avec nos observations.

Digestion

L'efficacité d'absorption est calculée en fonction de la qualité de la nourriture dans la fraction ingérée

et de sa nature (Fig. 3). De nombreux travaux ont en effet montré que l'efficacité d'absorption chez les bivalves était principalement sous la dépendance de la fraction organique présente dans le système digestif (Hawkins *et al.*, 1986; Bayne *et al.*, 1987; Bayne et Hawkins, 1990; Navarro et Iglesias, 1993; Navarro *et al.*, 1994). Ces auteurs observent une très forte diminution des rendements d'absorption lorsque la matière organique est diluée par des particules minérales non assimilables. Une relation de type exponentielle asymptotique (Tableau 3) a été retenue sur la base des modèles établis pour la moule *Mytilus edulis* (Bayne *et al.*, 1987) et la coque *Cerastoderma edule* (Navarro *et al.*, 1994). L'influence de la nature de la nourriture est prise en compte à l'aide d'une distinction entre la matière détritique et les microphytes (phytoplancton et microphytobenthos remis en suspension). Les paramètres du modèle détritique ont été obtenus d'après les travaux de Barillé *et al.* (1996), en transformant une partie de la matière organique en matière détritique.

- Le paramètre « *aeseuil* » issu de Barillé *et al.* (1996) correspond au pourcentage de matière organique en dessous duquel l'efficacité d'absorption devient négative, en raison des pertes fécales métaboliques. Ces pertes correspondent à du matériel endogène non réabsorbé tel que des enzymes digestives ou des fragments de l'épithélium digestif.

- Le paramètre de pente « *aed* » est ajusté sur les données de Barillé *et al.* (1996). Une relation similaire a été formulée pour les microphytes, inspirée de celle de Navarro *et al.* (1994) pour l'efficacité d'absorption brute chez la coque. Cette dernière ne tient pas compte des pertes fécales métaboliques et passe donc par l'origine contrairement à la précédente.

- La valeur de l'asymptote (« *aemaxp* » = 75 %, Tableau 2) correspond à l'efficacité d'absorption maximale des cellules algales (Bayne et Newell, 1983; Barillé *et al.*, 1994).

- Le paramètre « *aep* » est choisi de façon à reproduire une tendance identique à celle retenue pour le matériel détritique. En effet, Navarro *et al.* (1994) suggèrent que les deux courbes traduisant des aspects fondamentaux des processus de la digestion, sont similaires.

Dépenses métaboliques

Les dépenses métaboliques sont estimées d'après le modèle de consommation d'oxygène établi par Bougrier *et al.* (1995), qui tient compte d'un effet allométrique du poids de l'animal et d'une augmentation de la respiration avec la température. Cette représentation du métabolisme de routine (*sensu* Bayne, 1976) suppose que la consommation d'oxygène traduit l'ensemble des coûts inhérents à l'alimentation, la croissance et la maintenance. La respiration est estimée à partir du poids de soma. Les réserves qui ne nécessitent pas de maintenance, sont immédiatement disponibles pour assurer les coûts métaboliques de la

croissance, de la reproduction, et de la maintenance (Kooijman, 1986). Cependant, une formulation a été rajoutée, qui permet d'augmenter l'intensité de la respiration après une période de jeûne prolongé supérieure à 30 jours. Un pourcentage égal à 50 % de la valeur de respiration de routine est rajouté pendant une période dont la durée est fixée à un mois. Bien que dans le cas présent, cette augmentation de la respiration ne s'applique pas à la respiration standard (métabolisme basal), cette formulation présente des analogies avec la respiration active décrite par Bayne *et al.* (1973) pour *Mytilus edulis*. En l'absence de données relatives à la respiration active pour *C. gigas*, les choix concernant l'intensité de l'augmentation de la respiration ainsi que la durée pendant laquelle cette respiration intensifiée s'applique sont critiquables. Néanmoins, cette formulation permet de prendre en considération une réalité importante chez l'huître japonaise : la nécessité de restructurer des tissus, en particulier ceux de la glande digestive et du manteau (Riley, 1976), utilisés pour assurer la maintenance basale lors d'un jeûne prolongé (Riley, 1980).

Bilan énergétique et allocation d'énergie entre les compartiments soma et réserve-gonade

Le bilan énergétique qui représente la production nette, estime la différence entre l'énergie totale absorbée et l'énergie dépensée pour répondre aux besoins métaboliques. Une fraction de l'énergie de la production nette est utilisée pour la fabrication de coquille (Deslous-Paoli, 1980). Le bilan tient également compte du temps d'immersion propre au site étudié (Bacher, 1989). Les ressources disponibles pour la production nette étant limitée, il existe une compétition entre la croissance et la reproduction.

Lorsque le bilan est positif, le compartiment somatique se remplit tant que la croissance journalière ne dépasse pas une valeur de croissance somatique maximale (variable « *maxsoma* », Tableau 2). Quand la croissance journalière est supérieure à « *maxsoma* », l'excédent est utilisé pour remplir le compartiment réserve-gonade. Chez de nombreux bivalves, dont *Mytilus edulis* et les Ostréidés, la croissance somatique maximale « *maxsoma* » est une fonction décroissante du poids de l'animal (Rodhouse, 1978; Bayne et Newell, 1983; Calow; 1983). Au cours de son cycle vital, l'individu consacre de plus en plus d'énergie pour la reproduction. Lorsque l'individu atteint sa taille adulte, la croissance somatique tend asymptotiquement vers zéro et l'effort de reproduction est alors maximum (Bayne et Newell, 1983). Tel que Rodhouse (1978) l'a observé pour *Ostrea edulis* et en accord avec les résultats obtenus chez *C. gigas* par Deslous-Paoli et Héral (1988), la variable « *maxsoma* » a été modélisée comme une fonction exponentielle décroissante du poids de soma. Les deux paramètres composant cette relation sont les seuls paramètres ajustés du modèle, de manière à obtenir un effort de reproduction (estimé la perte de poids liée à la ponte) semblable à ceux observés en 1979 par

Deslous-Paoli et Héral (1988) pour les huîtres de 1 an ($\sim 17\%$ du poids de chair sèche) et en 1980 pour les huîtres de deux ans ($\sim 42\%$). Les estimations de croissance somatique maximale, obtenues par cette relation et confrontées avec des mesures effectuées sur plusieurs populations de *C. gigas* en culture dans le bassin de Marennes-Oléron (Deslous-Paoli, 1980; Deslous-Paoli et Héral, 1988), le bassin d'Arcachon (Robert *et al.*, 1993), montrent des valeurs du même ordre de grandeur.

Lorsque le bilan est négatif, la production de coquille s'arrête. Si le compartiment réserve-gonade n'est pas vide, il fournit l'énergie nécessaire pour équilibrer le bilan. Lorsque ce compartiment est vidé, les coûts métaboliques sont pris sur le compartiment somatique.

Ponte

La date de ponte est fixée de façon arbitraire dans une plage temporelle qui correspond aux observations sur le terrain. En effet, outre les processus endogènes de gamétogenèse, la ponte est sous l'influence de facteurs exogènes de stress (telles que des variations brutales de la température et/ou de la salinité) difficilement modélisables (Ross et Nisbet, 1990). Il ne s'agit pourtant que d'une contrainte mineure, le facteur le plus important dans le modèle actuel étant l'estimation de l'intensité de ponte. Cette intensité est ici fonction du degré de remplissage du compartiment réserve-gonade qui est vidé le jour de la ponte.

Aspects numériques et informatiques de la modélisation

La modélisation est réalisée à l'aide du logiciel SENECA (Simulation ENvironment for ECological Application), spécialement conçu pour développer les modèles simulant les processus temporels et les modèles d'écosystèmes en particulier (De Hoop *et al.*, 1989). Les intégrations sont effectuées par SENECA, selon la méthode d'Euler à pas variable. La programmation informatique est effectuée en langage FORTRAN.

Une analyse de sensibilité ordinaire reposant sur des changements non simultanés des paramètres du modèle (Majkowski, 1982), a été réalisée à l'aide du critère D .

$$D = (100/p) \sum_i^n (x_i - x_i(t))$$

D : indice de sensibilité mesurant le % de variation de la variable x pour 1 % de variation du paramètre choisi.

x_i = valeur de la variable au jour i ;

$x_i(t)$ = valeur de la variable dans la simulation témoin;

n = nombre de jours simulés;

p = pourcentage de variation du paramètre.

Bien que moins informative que les méthodes stochastiques, cette technique simple a permis d'identifier les paramètres ayant la plus forte influence sur le résultat de la simulation.

RÉSULTATS

Processus d'alimentation

L'influence de la température (Fig. 4a) sur la filtration individuelle est très sensible (Fig. 5a). L'augmentation du poids, la deuxième année, se traduit par des filtrations qui atteignent $5 \text{ l.h}^{-1}.\text{individu}^{-1}$. La quantité de matière détritique particulaire disponible dans l'eau est plus importante en hiver en raison des apports allochtones par les fleuves et les rivières (Fig. 4c). Cette énergie hivernale est cependant peu utilisable par le mollusque car elle coïncide avec de faibles températures et de fortes concentrations en matériel minéral qui provoquent un arrêt de la filtration par colmatage des branchies (Fig. 5a). La consommation du matériel détritique (Fig. 5b) reproduit les variations annuelles de la filtration. Cette influence est encore sensible pour la consommation de microphytes (Fig. 5c), mais les événements majeurs sont liés à l'évolution de la concentration en chlorophylle-*a* et phéopigments dans l'eau (Fig. 4e, f). Les valeurs d'efficacité de sélection des différents éléments qui composent la matière particulaire mettent en évidence la sélection préférentielle des microphytes (Fig. 5d; chlorophylle-*a*+phéophytine) par rapport à la matière détritique. Le mécanisme de sélection n'est plus opérant, lors des fortes charges particulières hivernales (Fig. 5d). En raison de la sélection pré-ingestive, le pourcentage de matière organique ingérée est supérieur au pourcentage de matière organique présent dans la colonne d'eau, pendant toute la période de simulation (Fig. 5e). Ces pourcentages présentent un cycle saisonnier qui est sous la dépendance des fortes concentrations en particules inorganiques de la colonne d'eau. Les efficacités d'absorption des microphytes et de la matière détritique suivent l'évolution du pourcentage de matière organique ingérée (Fig. 5f). La simulation reproduit une absorption plus efficace des microphytes par rapport au matériel détritique. Les valeurs négatives de l'efficacité d'absorption du détritique traduisent des conditions alimentaires où les pertes fécales métaboliques des processus de la digestion sont supérieures au gain représenté par la quantité de matériel organique détritique absorbé.

Biodéposition

En dépit de leur sélection préférentielle au sein de la matière organique, d'importantes quantités de microphytes vivants et dégradés sont rejetées avant l'ingestion sous forme de pseudofèces (Fig. 6a). De même, des quantités non négligeables de microphytes non digérés, estimées par les concentrations en

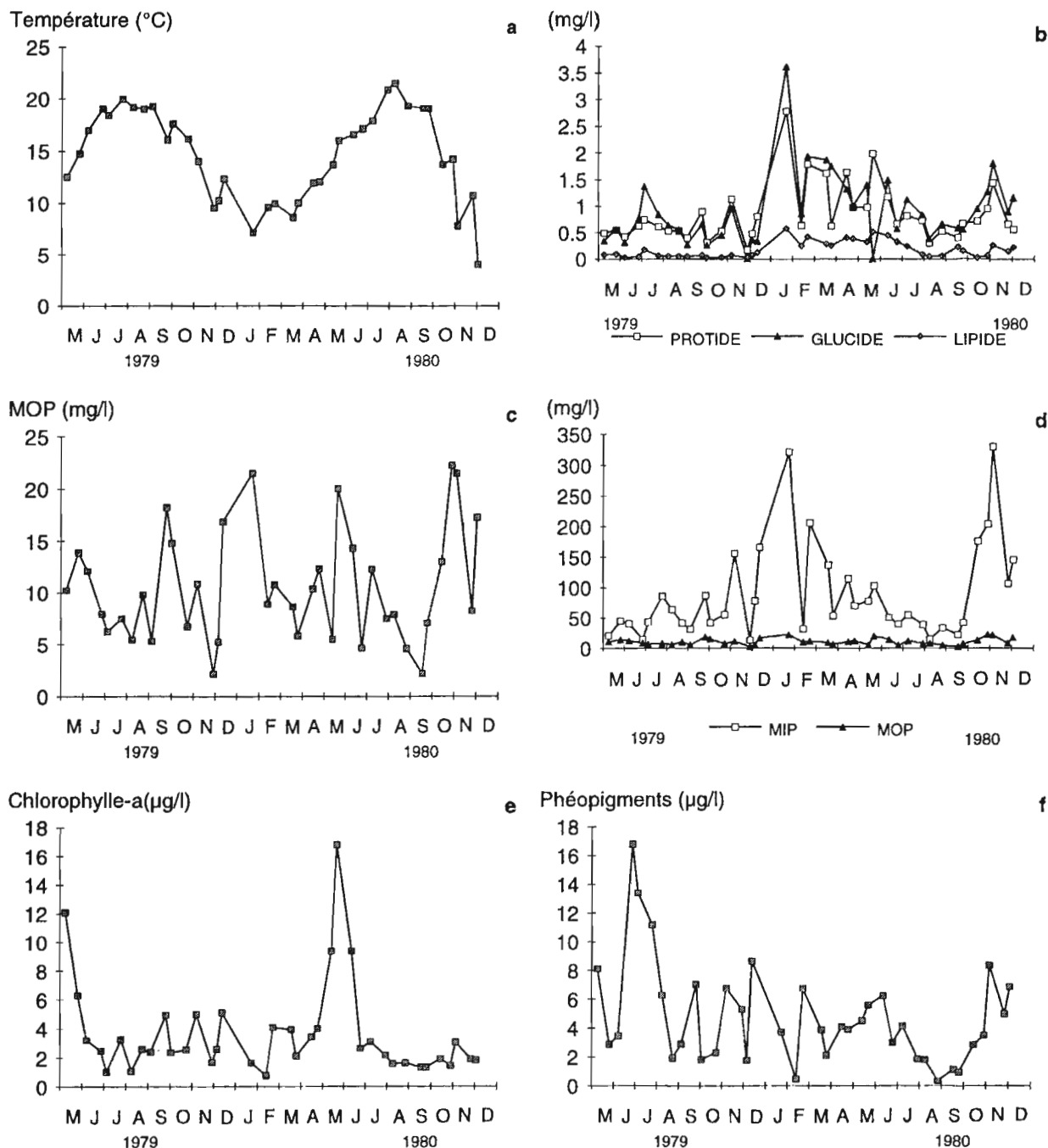


Figure 4. – Evolution annuelle des variables forçantes. **a.** Température. **b.** Constituants biochimiques de la matière particulaire. **c.** Matière organique particulaire (MOP, mg.l⁻¹). **d.** Matière inorganique particulaire (MIP, mg.l⁻¹) et MOP (mg.l⁻¹). **e.** Chlorophylle-a (µg.l⁻¹). **f.** Phéopigments (µg.l⁻¹). Annual evolution of the driving functions used in the model during the two years of the simulation. **a.** Temperature. **b.** Biochemical component of the particulate matter. **c.** Particulate organic matter (POM mg.l⁻¹). **d.** Particulate inorganic matter (PIM mg.l⁻¹) and POM (mg.l⁻¹). **e.** Chlorophyll-a (µg.l⁻¹). **f.** Phaeopigments (µg.l⁻¹).

chlorophylle-a, sont émises dans les fèces (Fig. 6c). L'efficacité de sélection pré-ingestive ainsi que l'efficacité d'absorption, sont affectées par la dilution de la nourriture disponible par les particules minérales.

Lors du bloom phytoplanctonique printanier de mai 1980 (Fig. 4e), la forte biodéposition en chlorophylle-a (Fig. 6a, c) s'explique par un pourcentage de matière minérale dans la fraction ingérée qui fluctue

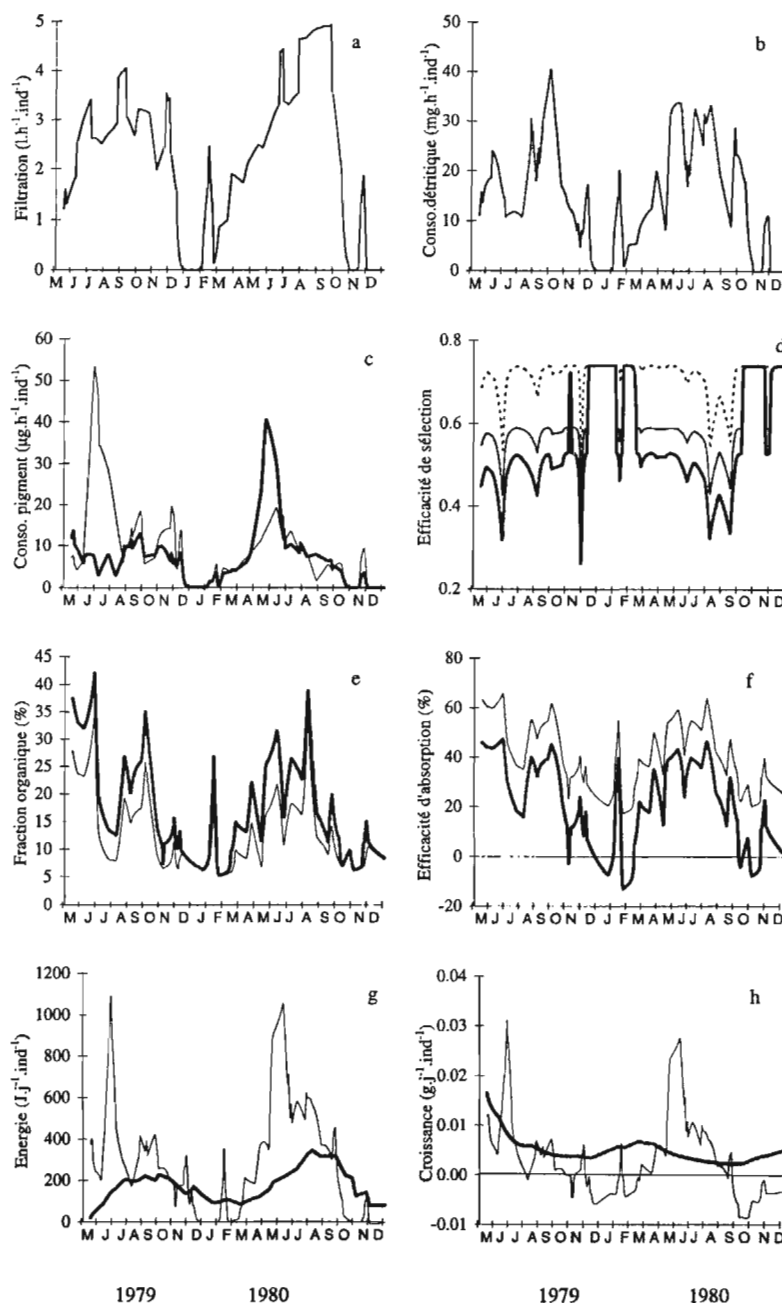


Figure 5. – Evolution annuelle des processus d'alimentations et du bilan énergétique de l'huître *Crassostrea gigas*. **a.** Filtration individuelle (l.h^{-1}). **b.** Consommation individuelle de la matière détritique (mg.h^{-1}). **c.** Consommation des microphytes en $\mu\text{g.h}^{-1}$ (chlorophylle-*a*, trait épais ; phéopigments, trait fin). **d.** Efficacité de sélection de la matière organique particulaire (trait fin), matière inorganique particulaire (trait pointillé) et des microphytes (trait épais). Ces indices varient de 0 à 1 (cf. matériel et méthodes). **e.** Qualité de la nourriture dans l'eau estimée par le % de MOP (trait fin) et dans la fraction ingérée (trait épais). **f.** Efficacité d'absorption exprimée en %, des microphytes (trait fin) et de la matière détritique (trait épais). **g.** Energie totale absorbée (trait fin) et dépenses métaboliques (trait épais). Ces deux variables sont exprimées en $\text{J.j}^{-1}.\text{individu}^{-1}$. **h.** Bilan journalier de croissance individuelle (trait fin) et maximum de croissance somatique (trait épais). Ces deux variables sont exprimées en $\text{g.d}^{-1}.\text{individu}^{-1}$.

Annual evolution of feeding processes and scope for growth of the oyster *Crassostrea gigas*. **a.** Individual clearance rate (l.h^{-1}). **b.** Individual filtration rate of detritic matter (mg.h^{-1}). **c.** Individual filtration rate of microphytes ($\mu\text{g.h}^{-1}$): chlorophyll-*a* (thick line), pheopigment (fine line). **d.** Selection efficiency for particulate organic matter (POM, fine line), particulate inorganic matter (PIM, dashed line), and microphytes (thick line). These values change from 0 to 1. **e.** Food quality in the water column estimated by the % of POM (fine line), and in the ingested fraction (thick line). **f.** Absorption efficiency, expressed in %, for microphytes (fine line) and detritic matter (thick line). **g.** Total absorbed energy (fine line) and respiration cost (thick line). Both are expressed in $\text{J.d}^{-1}.\text{individual}^{-1}$. **h.** Daily energy budget (fine line) and maximum somatic growth (thick line). These two variables are expressed in $\text{g.d}^{-1}.\text{individual}^{-1}$.

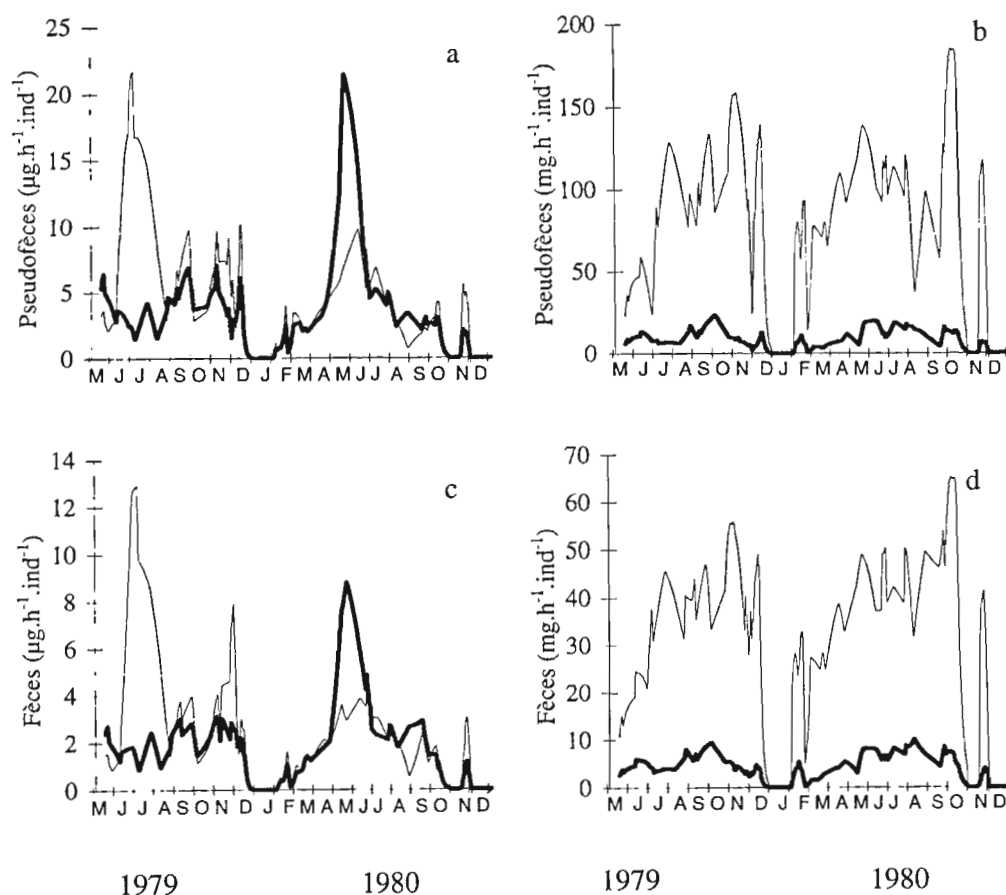


Figure 6. – Biodéposition de l'huître *Crassostrea gigas*. a. Biodéposition des microphytes vivants (chlorophylle-a, $\mu\text{g.h}^{-1}.\text{individu}^{-1}$, trait épais) et dégradés (phéopigments, $\mu\text{g.h}^{-1}.\text{individu}^{-1}$, trait fin) sous la forme de pseudofèces et c, sous la forme de fèces. b. Biodéposition de la matière détritique ($\text{mg.h}^{-1}.\text{individu}^{-1}$, trait épais) et de la matière minérale ($\text{mg.h}^{-1}.\text{individu}^{-1}$, trait fin) sous la forme de pseudofèces et d, sous la forme de fèces.

Biodeposition of *Crassostrea gigas*. Individual biodeposition of living microphytes (chlorophyll: $\mu\text{g.h}^{-1}$, thick line) and degraded microphytes (phaeopigments: $\mu\text{g.h}^{-1}$, fine line) as pseudofeces (a) and as feces (c). Individual biodeposition of detritic matter (mg.h^{-1} , thick line) and mineral matter (mg.h^{-1} , fine line) as pseudofeces (b) and as feces (d).

de 70 à 85 % (Fig. 5e), diminuant considérablement l'efficacité d'absorption de la matière vivante. Pour les concentrations en MES les plus fréquentes, de 50 à 200 mg.l^{-1} , les huîtres rejettent de 100 à 200 mg.h^{-1} de matière minérale sous la forme de pseudofèces et 40 à 60 mg.h^{-1} sous la forme de fèces (Fig. 6b, d).

Croissance et reproduction

La différence entre l'énergie absorbée totale et les dépenses métaboliques, représentées sur la Figure 5g, permet l'estimation d'un bilan journalier de croissance (Fig. 5h). Des phases d'amaigrissement sont prédites lorsque le bilan est négatif, les hivers de la première et de la deuxième année. Les valeurs de croissance journalière supérieures au seuil de croissance maximale (« maxsoma ») correspondent à des périodes de gamétogenèse active. Le choix de deux variables d'état permet de distinguer lors de la simulation finale du poids total de chair sèche, les

contributions respectives du compartiment somatique de celui constitué par les réserves et les gonades (Fig. 7a). A l'issue de la simulation le modèle prédit un poids total de chair sèche proche des valeurs mesurées (Fig. 7b).

Analyse de sensibilité (Tableau 4)

L'analyse de sensibilité souligne en premier lieu l'importance de deux des trois paramètres de la relation de respiration, *resp2* et *resp3*. Cette forte sensibilité du modèle, notamment au paramètre *resp3*, est plus liée à la formulation employée qu'à la valeur des paramètres. En effet, ces derniers sont issus d'une expérimentation réalisée par Bougrier et al. (1995) sur 380 huîtres, permettant l'élaboration d'un modèle régressif de respiration doté d'un coefficient de détermination de 0.76. On trouve ensuite un paramètre relatif à l'efficacité d'absorption de la matière détritique, *aed*, qui correspond à un processus

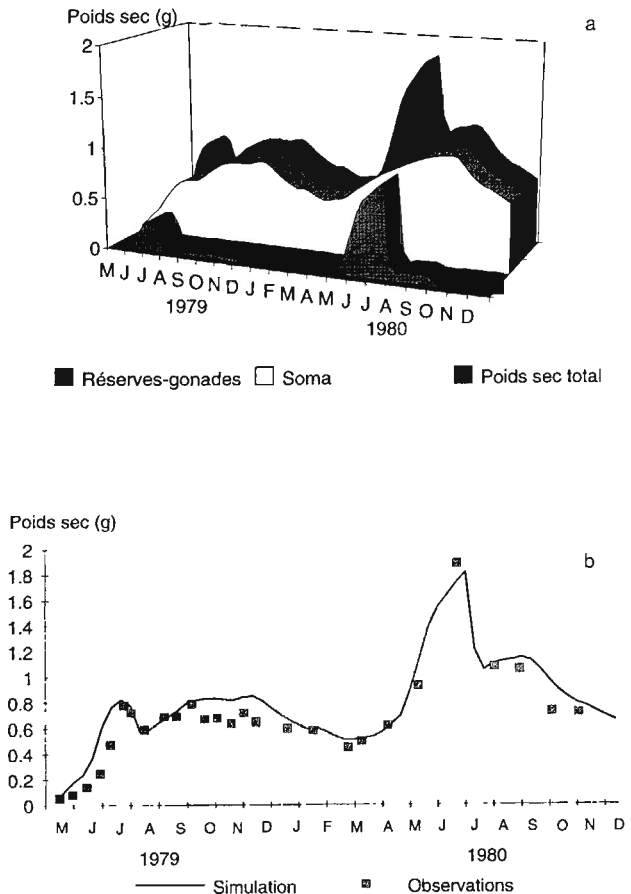


Figure 7. – a Simulation du poids sec total et des contributions respectives du compartiment somatique et du compartiment réserves-gonades. b Comparaison des poids secs simulés et observés. a Simulation of total dry weight evolution and of somatic and reproductive compartments. b Results of simulated and measured individual growth of *Crassostrea gigas* during two years.

Tableau 4. – Résultats de l'analyse de sensibilité. Results of the sensitivity analysis.

Paramètres	-10 %	+10%	Paramètres	-10 %	+10%
Aed	1,46	0,89	Kp3	0,17	0,17
Aemaxd	0,29	0,33	Kpch	0,22	0,17
Aep	0,68	0,61	Kpi	0,19	0,14
Aret	0,16	0,15	Kpo	0,15	0,11
Bf	0,32	0,36	Maxgro1	0,18	0,17
Br	0,35	0,31	Maxgro2	0,46	0,82
Convphco	0,30	0,31	Pfxch	1,60	1,19
Convphy	0,44	0,46	Pfxi	1,73	2,54
Fil1	0,50	0,46	Pfxo	1,27	1,64
Fil2	0,46	0,11	Resp1	0,67	1,07
Fil3	0,81	0,86	Resp2	2,34	1,63
Filseuil	0,27	0,30	Resp3	18,21	9,70
Fo1	1,38	1,82	Respfif	0,04	0,01
Fo2	0,64	0,29	Seuil	0,01	0,01
Kf	0,003	0,003	Ts	0,05	0,05
Kp2	0,003	0,001			

ayant bénéficié d'un effort expérimental moindre. Il ressort enfin un paramètre conditionnant l'effet négatif de la concentration particulaire sur la filtration, *fo1*, ainsi que trois paramètres régissant les efficacités de sélection de la matière particulaire, *pfxo*, *pfxi*, *pfxch*.

DISCUSSION

Les huîtres japonaises *C. gigas* cultivées dans le bassin de Marennes-Oléron sont soumises à des variations considérables de la quantité et de la qualité de la matière particulaire présente dans la colonne d'eau. Ces bivalves, à l'origine habitués aux eaux océaniques du Pacifique, sont en effet confrontés à des concentrations élevées en MES, qui fluctuent de 20 mg.l⁻¹ à 350 mg.l⁻¹ sur le site étudié, les concentrations maximales étant parfois de l'ordre du gramme par litre à proximité des zones de rejets de la Charente. Ces MES sont composées d'un pourcentage de matière inorganique qui varie de 65 à 95 % (Fig. 5e). La nourriture des huîtres du bassin de Marennes-Oléron, principalement des microphytes et de la matière détritique, est ainsi diluée par de nombreuses particules minérales inutilisables par les mollusques. Cette dilution de la nourriture, ainsi que les fortes concentrations en MES, apparaissent pour l'alimentation des bivalves, comme deux caractéristiques essentielles des environnements estuariens. Le modèle présenté dans ce travail intègre à différents niveaux physiologiques des effets négatifs pour l'alimentation de l'huître, liés à ces deux caractéristiques. Ces effets sont traduits dans le modèle par une diminution progressive des performances de rétention, de filtration, de sélection et d'absorption, consécutivement à une augmentation de la concentration en MES (Fig. 8), ainsi que par des seuils, au-delà desquels, les processus sont complètement altérés (arrêt de la filtration, de l'efficacité de sélection). Dans la gamme de concentration 60-192 mg.l⁻¹, la filtration diminue de ~ 5 l.h⁻¹.individu⁻¹ à 3,5 l.h⁻¹.individu⁻¹. Au-delà de 192 mg.l⁻¹, la filtration cesse en raison d'un colmatage branchial (Fig. 8). Pendant tout le mois de janvier 1980, caractérisé par des fortes concentrations en MES, le modèle simule un arrêt de la filtration, alors que les dépenses métaboliques sont de l'ordre de 100 J.j⁻¹.individu⁻¹ (Fig. 5g). L'huître perd alors en moyenne 0,005 gramme de chair sèche par jour (Fig. 5h), pour des individus d'un poids total de chair sèche de 0,6 g (Fig. 7). L'efficacité de sélection des particules alimentaires, ne dépend dans le modèle que de la concentration en MES. Cette efficacité décroît avec l'augmentation des MES (Fig. 8). A partir de 150 mg.l⁻¹, les microphytes et les particules détritiques ne sont plus préférentiellement ingérées et subissent le même traitement que les particules minérales. L'impact négatif de la dilution des particules alimentaires par des particules minérales est pris en compte dans le modèle au niveau de l'efficacité

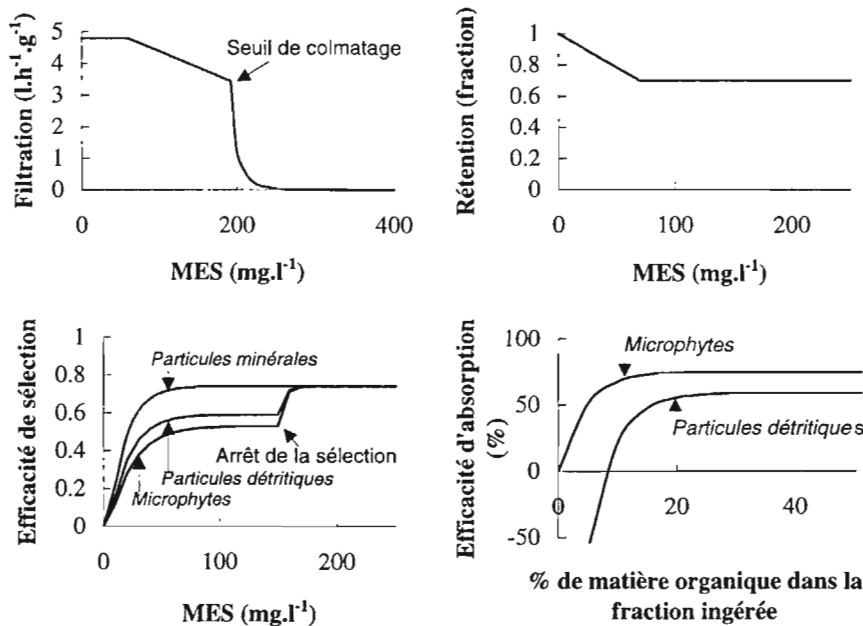


Figure 8. – Représentation des effets négatifs de la concentration en MES et de sa composition sur les processus d'alimentation de l'huître *C. gigas*.
Representation of the negative influence of suspended particulate matter concentration and composition on the feeding processes of the oyster *C. gigas*.

d'absorption. Celle-ci ne dépend que du pourcentage de matière organique dans la fraction ingérée estimé par le rapport ingestion organique/ingestion totale. Ce rapport dépend étroitement du pourcentage de matière organique rencontré dans les MES de la colonne d'eau et de l'efficacité de sélection qui permet d'enrichir l'ingestion organique. L'efficacité d'absorption des microphytes varie de 20 à 60 % (Fig. 5f). Selon Powell *et al.* (1992), des efficacités d'absorption de 20 % sont bien en dessous des valeurs obtenues chez les Ostréidés. Cependant, ces faibles valeurs sont elles-mêmes liées à de très faibles pourcentages de matière organique dans la fraction ingérée, inférieurs à 10 %, que l'on ne rencontre probablement que dans les environnements turbides de type estuarien. L'accumulation des effets négatifs engendrés par les fortes turbidités est en partie responsable de la perte de poids hivernale de *C. gigas*, lorsque les concentrations en MES sont les plus élevées (Fig. 5h). Cette perte de poids saisonnière s'explique également par la faible abondance des microalgues pendant les mois d'hiver. Ce phénomène est accentué par la diminution plus rapide de la filtration pour une diminution de la température, par rapport aux coûts métaboliques (Bougrier *et al.*, 1995).

L'été est aussi une période critique pour les huîtres et des mortalités estivales se produisent souvent dans les bassins d'élevage de la façade atlantique (Héral, commun. pers.). En effet, les besoins métaboliques sont importants en raison des fortes températures de l'eau tandis que la nourriture disponible est rare. L'énergie acquise peut devenir insuffisante pour

satisfaire cette demande métabolique. Ainsi, en août 1979, le modèle simule un bilan légèrement négatif (Fig. 5g); le bivalve se trouve en état de faiblesse physiologique. De plus, la période de reproduction de *C. gigas* à Marennes-Oléron se situant en été (Deslous-Paoli et Héral, 1988), l'énergie acquise est parfois destinée en priorité à la production de gamètes au détriment de la maintenance basale, l'animal se sacrifiant pour assurer sa descendance (Callow, 1983).

La distinction effectuée dans notre modèle entre un compartiment somatique et un compartiment réserves-gonades permet de reproduire les périodes de gamétogenèse. Chez *C. gigas* cultivée en Europe, la gamétogenèse se déroule de mars à fin octobre (Lubet, 1984), ce qui est en accord avec les résultats du modèle (Fig. 7). Cette formulation a permis d'améliorer la simulation de l'intensité des pontes, notamment la première année, par rapport à la version précédente du modèle (Raillard *et al.*, 1993). Une seule ponte a été retenue, comme c'est généralement le cas pour l'huître japonaise en Europe (Lubet, 1984). Après la ponte, la restauration du compartiment réserves-gonades est assurée par la constitution de tissus de réserves (Fig. 7). En effet, bien que les concentrations en microalgues et en matière organique détritique soient peu élevées au début de l'automne, cette nourriture est bien assimilée en raison des faibles concentrations en matières minérales dans l'eau (Fig. 4d, 5f). Dès le début de l'hiver, ces réserves sont utilisées pour subvenir aux besoins métaboliques (Fig. 7). L'identification d'un compartiment réserves-gonades pourrait servir à suivre l'évolution annuelle de

la qualité du bivalve estimée par le rapport poids des réserves-gonades divisé par le poids des soma. Malgré la bonne représentation de la ponte, il serait intéressant de vérifier si l'emploi des relations écophysiologiques obtenues pour des individus hors de la période de maturation, est justifié lors de la gamétogenèse. En effet, chez certains bivalves comme *M. edulis*, l'acquisition de la nourriture est modifiée pendant la période de ponte (Newell et Thompson, 1984).

Le modèle de croissance présente une grande sensibilité aux paramètres de sélection. L'influence de cette fonction sur la croissance n'est pourtant pas liée à l'incertitude sur les paramètres qui la définissent, car ils sont issus de protocoles appropriés, permettant de mettre en relation les fluctuations naturelles de la nourriture particulaire de la colonne d'eau avec les mécanismes physiologiques. Cette sensibilité confirme donc le rôle prépondérant de la sélection préingestive dans les milieux turbides. Des améliorations seraient néanmoins possibles, notamment la modélisation de l'efficacité de sélection en fonction du poids de l'individu (Jorgensen, 1990). Le modèle actuel surestime encore légèrement la croissance des petits individus, vraisemblablement en raison de l'application abusive des mêmes valeurs de sélection pour les petits individus que pour les grands (Raillard *et al.*, 1993). Il serait également souhaitable de poursuivre des expérimentations relatives aux processus de sélection préingestifs, compte tenu de leur importance considérable pour l'huître dans les environnements turbides (Barillé *et al.*, 1996).

Un certain déséquilibre a été reproché au modèle en raison de la disproportion qui existe entre la complexité des formulations concernant l'alimentation par rapport à celles relatives aux dépenses métaboliques (Willows, comm. pers.). La représentation des dépenses métaboliques est effectivement moins élaborée chez *C. gigas* qu'elle peut l'être chez la moule *M. edulis* (Hawkins et Bayne, 1992). Les nombreux détails relatifs à l'alimentation et le nombre important de paramètres utilisés dans les formulations ont été introduits pour décrire avec précision l'influence du bivalve sur l'environnement. En effet, dans le cadre de l'étude de l'aquaculture extensive de l'huître japonaise *C. gigas*, il ne s'agit plus seulement de prédire la croissance mais de qualifier et de quantifier sa biodéposition qui revêt une importance considérable dans un écosystème conchylicole aussi anthropisé que celui de Marennes-Oléron. Cependant, la complexité de ce modèle peut desservir des comparaisons interspécifiques avec d'autres modèles de croissance de bivalve.

CONCLUSION

Le modèle actuel apparaît comme une version profondément remaniée du modèle précédemment élaboré par Raillard *et al.* (1993). A l'exception des relations permettant de calculer l'énergie de la matière détritique, tous les autres processus ont été modifiés ou reformulés en tenant compte des résultats des expériences physiologiques conçues à cet effet. Le modèle a donc gagné en réalisme. L'amélioration de la simulation découle : (i) d'une meilleure représentation des fonctions de filtration, d'ingestion, de digestion et de respiration, (ii) des nouvelles paramétrisations de l'efficacité de sélection, obtenues *in situ*, avec la distinction d'une efficacité de sélection des microphytes au sein de la matière organique, (iii) de la distinction entre un compartiment somatique et un compartiment réserves-gonades, (iv) d'une nouvelle formulation de l'intensité de la ponte liée à la simulation de la gamétogenèse.

Le modèle peut s'intégrer dans le modèle général d'écosystème développé à Marennes-Oléron, pour estimer la capacité trophique de ce bassin ostréicole, Bacher (1989), Raillard et Menesguen (1994). Le modèle huître permet alors d'estimer la croissance des bivalves mais aussi la prédation des huîtres sauvages et cultivées sur la biomasse des microphytes dont les valeurs sont fournies par des modèles déterministes de production phytoplanctonique et microphytobenthique. Il permet également de quantifier l'intensité des flux de matières qui transitent par la population d'huîtres en provenance de la colonne d'eau et qui sont dirigés vers le compartiment benthique sous forme de biodépôts. Sornin (1981) montre que 1 m² d'huîtres *C. gigas* cultivées sur tables produit entre 1,47 et 2,11 kg de matière sèche par jour. Cette biodéposition pourrait conditionner le fonctionnement du réseau trophique à l'interface eau-sédiment, mais également avoir une action sur la structure de l'échelon primaire, par l'intermédiaire des éléments dissous résultant de la minéralisation des biodépôts, susceptibles d'orienter les peuplements de microphytes (Vincendeau, 1987).

Bien qu'élaboré pour un environnement estuarien, le modèle peut être adapté aux systèmes d'aquaculture intensive de l'huître japonaise en bassins, tel que celui qui est développé par la station IFREMER de Bouin (Baud, 1988). Dans ce système, où la variabilité environnementale est fortement réduite mais où la qualité alimentaire est très élevée, l'étude de certains mécanismes complexes qui existent entre les bivalves et les microalgues pourra être approfondie.

Remerciements

This work was supported by the Commission of the European Communities (contract FAR AQ 2500) and has been presented in the GIP Symposium on : "Relations continent - zones côtières : dynamique des apports et conséquences biologiques, à travers l'exemple de la Charente"; La Rochelle (France) 13-15 September 1994.

RÉFÉRENCES

- Bacher C. 1989. Étude de la capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron : utilisation d'un modèle couplé de transport particulaire et de croissance de l'huître *Crassostrea gigas*. Thèse dr. Univ. de Bretagne Occidentale, Brest, 146 p.
- Bacher C., M. Héral, J. M. Deslous-Paoli D. Razet 1991. Modèle énergétique uniboite de la croissance des huîtres (*Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48**, 391-404.
- Barillé L., S. Bougrier, P. Geairon, J. M. Robert 1994. Alimentation expérimentale de l'huître *Crassostrea gigas* à l'aide de navicules bleues *Haslea ostrearia* (Simonsen) de différentes tailles. *Oceanol. Acta* **17**, 201-210.
- Barillé L., J. Prou 1993. Modeling Japanese oyster physiological processes under natural tidal variation in suspended particulate matter. ICES, Shellfish Comm. C.M. 1993/F, 22.
- Barillé L., J. Prou, M. Héral, S. Bougrier 1993. No influence of food quality, but ration-dependent retention efficiencies in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **171**, 91-106.
- Barillé L., J. Prou, M. Héral, D. Razet 1997. Effects of high natural seston concentrations on the feeding, selection and absorption of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* (sous presse).
- Baud J.P. 1988. Mise au point d'une stratégie de prégrossissement intensif en nurserie de palourdes (*R. philippinarum*) et d'huîtres (*C. gigas*) dans la région de la baie de Bourgneuf. Rapp. IFREMER DRV-88-031-RA/Bouin, 89 p.
- Bayne B. L., R. J. Thompson, J. Widdows 1973. Some effects of temperature and food on the rate of oxygen consumption by *Mytilus edulis* L. In: Effects of temperature on ectothermic organisms. W. Wieser. Berlin Springer Verlag ed. 181-193.
- Bayne B. L. 1976. Marine mussels, their ecology and physiology. Cambridge University Press, London, 506 p.
- Bayne B. L., A. J. S. Hawkins 1990. Filter-feeding in bivalve molluscs: controls on energy balance. Comparative physiology animal nutrition and transport processes. *Comp. Physiol.* **5**, 70-93.
- Bayne B. L., A. J. S. Hawkins, E. Navarro 1987. Feeding and digestion by the mussel *Mytilus edulis* in mixtures of silt and algal cells at low concentration. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **111**, 1-22.
- Bayne B. L., J. I. P. Iglesias, A.J.S. Hawkins, E. Navarro, M. Héral, J. M. Deslous-Paoli 1993. Feeding behaviour of the mussel, *Mytilus edulis*: responses to variations in quantity and organic content. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **73**, 813-829.
- Bayne B. L., R. C. Newell, 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In: The Mollusca. K.M. Wilburg, S.M. Saleuddin eds. Academic Press, Londres **4**, 407-515.
- Bensch A., C. Bacher, J.P. Baud, J.L. Martin 1992. Modélisation de la croissance de *Ruditapes philippinarum* dans un système expérimental. IFREMER, Actes Coll. Aspects de la biologie des mollusques, Soc. Fr. Malacologie **13**, 71-82.
- Bougrier S., P. Geairon, J. M. Deslous-Paoli, C. Bacher, G. Jonquière 1995. Allometric relationship and effects of temperature on clearance and oxygen consumption rates of *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture* **134**, 143-154.
- Brody S. 1945. Bioenergetic and growth. J. J. Beukema, W. de Bruin Reinhold eds. New York.
- Brylinsky M., T. W. Sephton 1991. Development of a computer simulation model of a cultured blue mussel *Mytilus edulis* (L.) population. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1805, 80 p.
- Callow P. 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In: The Mollusca. K. M. Wilburg, S. M. Saleuddin eds. Academic Press, Londres **6**, 649-678.
- De Hoop B. J., P. M. J. Herman, H. Scholten, K. Soetaert 1989. SENECA 1.5 (manual and software). A Simulation ENvironment for ECological Application, ed. Netherlands institute of ecology centre for estuarine and coastal ecology. Yerseke, Netherlands.
- Deslous-Paoli J. M. 1980. Contribution à l'étude de la biologie de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) dans le bassin et les claires de Marennes-Oléron. Thèse dr. 3ème cycle, Univ. Aix-Marseille II, 121 p.
- Deslous-Paoli J. M., M. Héral 1988. Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultured in the bay of Marennes-Oléron. *Aquat. Living Resour.* **1**, 239-249.
- Deslous-Paoli J. M., A. M. Lannou, P. Geairon, S. Bougrier, O. Raillard, M. Héral 1992. The effects of food behaviour of *Crassostrea gigas* (Molluscs bivalvia) on natural particulate matter biosedimentation, *Hydrobiologia* **231**, 85-91.
- Fiala-Medioni A., M. Copello 1985. Relations trophiques entre huître et milieu : influence de la concentration et de la taille des particules. « Bases Biologiques de l'Aquaculture », Montpellier, Actes de colloques **1**, 63-74.
- Gnaiger E. 1983. Calculation of energetic and biochemical equivalents of respiratory oxygen consumption. In: Polarographic oxygen sensors. E. Gnaiger, H. Forstner eds. Springer-Verlag, Berlin, appendix C, 337-345.
- Grant J., M. Dowd, K. Thompson, C. Emerson, A. Hatcher 1993. Perspectives on field studies and related biological models of bivalve growth and carrying capacity. In: Bivalve filters feeders in estuarine and coastal ecosystem processes. R. Dame ed. NATO ASI G33, 371-420.
- Hawkins A. J. S., Bayne B. L., R. F. C. Mantoura, C. A. Llewellyn, E. Navarro 1986. Chlorophyll degradation and absorption throughout the digestive system of the blue mussel *Mytilus edulis* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **96**, 213-223.
- Hawkins A. J. S., Bayne B. L. 1992. The mussel *Mytilus edulis*, ecology, physiology, genetic and culture. In: Physiological interrelation of production. E. Gosling ed. Elsevier, 171-212.
- Héral M. 1993. Why carrying capacity models are useful tools for management of bivalve molluscs culture. In: Bivalve filters feeders in estuarine and coastal ecosystem processes. R. Dame ed. NATO ASI G33, 455-478.
- Héral M., D. Razet, J. M. Deslous-Paoli, J. P. Berthomé, J. Garnier 1983. Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* **46**, 97-119.
- Héral M., J. M. Deslous-Paoli 1983. Valeur énergétique de la chair de l'huître *Crassostrea gigas* estimée par

- mesures microcalorimétriques et par dosages biochimiques. *Oceanol. Acta* **2**, 193-199.
- Héral M., J. M. Deslous-Paoli, J. Prou 1986. Dynamique des productions et des biomasses des huîtres cultivées (*Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron depuis un siècle. ICES, Mariculture Comm. F, 41 p.
- Héral M., J. M. Deslous-Paoli, J. M. Sornin 1983. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : première approche. *Oceanis* **9**, 69-194.
- Higgins P. J. 1980. Effects of food availability on the valve movements and feeding behaviour of juvenile *Crassostrea virginica* (Gmelin). I. Valve movements and periodic activity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **45**, 229-244.
- Hofmann E. E., E. N. Powell, J. M. Klinck, E. A. Wilson 1992. Modeling oyster populations. III Critical feeding periods, growth and reproduction. *J. Shellfish Res.* **11**, 399-416.
- Jorgensen C. B. 1990. Bivalve filter-feeding: hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology. Olsen and Olsen, Fredensborg, Denmark, 140 p.
- Kooijman S.A.L.M. 1986. What the hen can tell about her eggs: egg development on the basis of energy budgets. *J. Math. Biol.* **23**, 163-185.
- Lehman J. T. 1976. The filter feeder as an optimal forager, and the predicted shapes of feeding curves. *Limnol. Oceanogr.* **21**, 501-516.
- Lubet P. 1984. Biologie de la reproduction de mollusques bivalves d'importance commerciale en Méditerranée. *Halictis* **14**, 49-68.
- Majkowski J. 1982. Usefulness and applicability of sensitivity analysis in a multispecies approach to fisheries management. In: Theory and management of tropical fisheries. Pauly D., G.I. Murphy eds. ICLARM Conf. Proc. **9**, 360 p.
- Mallet A. L. 1989. Culture of the mussel *Mytilus edulis*. In: Cold water aquaculture in Atlantic Canada, Boghen A.D. ed. Canadian Institute for research on regional Development Moncton, 179-210.
- Navarro E., J. I. P. Iglesias 1993. Infaunal filter-feeding bivalves and the physiological response to short-term fluctuations in food availability and composition. In: Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes. R.F. Dame ed. NATO, A.S.I. Ser. G33, Springer-Verlag, Berlin, 25-56.
- Navarro E., J. I. P. Iglesias, M. Ortega, X. Larrexea 1994. The basis for a functional response to variable food quantity and quality in cockles *Cerastoderma edule* (Bivalvia, Cardiidae). *Physiol. Zool.* **67**, 468-496.
- Navarro E., J. I. P. Iglesias, A. Perez-Camacho, U. Labarta, R. Beiras 1991. The physiological energetics of mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lmk.) from different cultivation rafts in the Ria Arosa (Galicia, N.W. Spain), *Aquaculture* **94**, 197-212.
- 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.
- Newell R. I., R. J. Thompson 1984. Reduced clearance rates associated with spawning in the mussel *Mytilus edulis* (L.) (Bivalvia Mytilidae). *Mar. Biol. Lett.* **5**, 21-33.
- Parson T. R. 1963. A new method of microdetermination of chlorophyll in sea water. *J. Mar. Res.* **21**, 164-171.
- Platt T., B. Irving 1973. Caloric content of phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* **18**, 306-310.
- Powell E. N., E. E. Hofmann, J. M. Klinck, S. M. Ray 1992. Modeling oyster populations. I. A commentary on filtration rate. Is faster always better? *J. Shellfish Res.* **11**, 387-398.
- Raillard O. 1991. Étude des interactions entre les processus physiques et biologiques intervenant dans la production de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) du bassin de Marennes-Oléron: essais de modélisation. Thèse dr., Univ. Paris VI, 207 p.
- Raillard O., J. M. Deslous-Paoli, M. Héral, D. Razet 1993. Modélisation du comportement nutritionnel et de la croissance de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*. *Oceanol. Acta* **16**, 73-82.
- Raillard O., A. Ménesguen 1994. An ecosystem box model for estimating the carrying capacity of a macrotidal shellfish system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **115**, 117-130.
- Razet D., M. Héral, J. Prou, J. M. Sornin 1990. Variations des productions de biodépôts (féces et pseudoféces) de l'huître *Crassostrea gigas* dans un estuaire macrotidal: baie de Marennes-Oléron. *Halictis* **10**, 143-161.
- Riley R. T. 1976. Changes in the total protein, lipid, carbohydrate and extracellular body fluid free amino acids of the pacific oyster *Crassostrea gigas* during starvation. *Proc. N. Shellfish Assoc.* **65**, 84-90.
- Riley R. T. 1980. The effect of prolonged starvation on the relative free amino acid composition of the extracellular body fluids and protein bound amino acids in the oyster, *Crassostrea gigas*. *Comp. Biochem. Physiol.* **67**, 279-281.
- Robert R., G. Trut, M. Borel, D. Maurer 1993. Growth, fatness and gross biochemical composition of the Japanese oyster *Crassostrea gigas*, in stanway cylinders in the bay of Arcachon, France. *Aquaculture* **110**, 249-261.
- Rodhouse P. G. 1978. A note on the energy budget for an oyster population in temperate estuary. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **37**, 205-212.
- Ross A. H., R. M. Nisbet 1990. Dynamic models of growth and reproduction of the mussel *Mytilus edulis* L. *Funct. Ecol.* **4**, 777-787.
- Shimeta J., P. A. Jumars 1991. Physical mechanisms and rates of particle capture by suspension-feeders. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **29**, 191-259.
- Soletchnik P., J. Prou, M. Héral, L. Barillé, D. Razet, L. Guezennec 1991. Influence de la charge particulière sur la filtration d'une population d'huîtres *Crassostrea gigas* dans le bassin estuarien de Marennes-Oléron (France) : analyse de deux cycles de marée. ICES C.M/K : 53, Shellfish Comm., 14 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 dr., Univ. Nantes, 188 p.
- Smaal A. C., H. Scholten 1989. Modeling interactions shellfish culture and oystershelde system. ICES. Symp. Ecology and managements aspects on extensive mariculture, 30 p.
- Strickland J. D. H. 1960. Measuring the production of phytoplankton. *Bull. Fish. Res. Board Can.* **122**, 1-172.
- TROPHEE, 1994. Trophic capacity of an estuarine ecosystem, final report. FAR EEC contract 2500, 4 Vol.

- Urban E. R., D. L. Kirchman 1992. Effect of kaolinite clay on the feeding activity of the eastern oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **160**, 47-60.
- Van Haren R. J. F., S. A. L. M. Kooijman 1993. Application of dynamic energy budget model to *Mytilus edulis* (L.). *Neth. J. Sea Res.* **31**, 119-133.
- Vincendeau M. L. 1987. Étude expérimentale de la fertilité des eaux des milieux conchylicoles : influence de l'excrétion des huîtres et des palourdes sur la production des diatomées dominantes. Thèse dr.Univ. Paris VI, 156 p.
- Warren C. E., G. E. Davis 1967. Laboratory studies on the feeding bioenergetics and growth on fish. In: The biological basis of freshwater fish production. S.D. Gerking ed. Blackwell Scientific Publication, Oxford, England, 175-214.
- Widdows J., P. Fieth, C. M. Worrall 1979. Relationship between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.* **50**, 195-207.
- Widdows J., 1978. Combined effect of body size, food concentrations and season on the physiology of *Mytilus edulis*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* **58**, 109-124.
- Willows R. I. 1992. Optimal digestive investment - A model for filter feeders experiencing variable diets. *Limnol. Oceanogr.* **37**, 829-847.