

Modélisation de l'affinage de l'huître *Crassostrea gigas* alimentée avec la diatomée *Skeletonema costatum*

Vona Méléder^a, Anne-Laure Barillé-Boyer^a, Jean-Pierre Baud^b, Laurent Barillé^{a*},
Bruno Cognie^a, Philippe Rosa^a

^a Laboratoire de biologie marine–ISOMer, UPRES EA 2663, faculté des sciences, 2, rue de la Houssinière, BP 92208, 44322 Nantes cedex 3, France

^b URA-PL, Ifremer, polder des Champs, 85230 Bouin, France

Reçu le 28 octobre 1999 ; accepté le 11 octobre 2000

Abstract – The traditional fattening of the oyster *Crassostrea gigas* in oyster ponds of the French Atlantic Coast is submitted to natural environmental fluctuations. In order to reduce the growth variability of the soft parts of the bivalve, an intensive fattening process was developed, where the conditions of temperature, particulate organic and inorganic matter (POM and PIM) are controlled. This process relies on the production of the diatom *Skeletonema costatum*, which is then distributed to the oysters at an average concentration of 4–5 mg POM·L⁻¹. An ecophysiological model of the oyster *C. gigas*, which simulates the evolution of somatic and gonad–reserve compartments, was applied to these conditions in order to analyse the bivalve responses. Experimentation was performed to elaborate the model and two functions were studied: clearance rate and pseudofecal production. At a temperature of 14 °C, chosen for the fattening process, and at POM and PIM concentrations varying respectively from 4 to 18 mg·L⁻¹ and 15 to 55 mg·L⁻¹, it was found that clearance rate was not regulated (mean of 2.09 ± 0.11 L·h⁻¹·g⁻¹ with 59% of activity rate) and that ingestion rate depended on the production of pseudofeces. This production allows an increase of organic ingested fraction, by the mechanism of pre-ingestive selection that buffers the PIM variability. Negative effects of PIM on growth have been studied through several simulations. It appears that actual POM ration (4–5 mg·L⁻¹) used in the fattening process, allows dry tissues growth, in spite of simulated PIM concentration up to 50 mg·L⁻¹. The elaboration of the model revealed that gametogenesis is a major determinant in bivalve energy partitioning in the rich food conditions of this fattening process. © 2001 Ifremer/CNRS/Inra/IRD/Cemagref/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

modelling / oyster fattening / ecophysiology / *Crassostrea gigas* / *Skeletonema costatum*

Résumé – Modelling oyster *Crassostrea gigas* fattening with the diatom *Skeletonema costatum*. L'affinage traditionnel des huîtres creuses, pratiqué dans les claires ostréicoles de la façade Atlantique française, est soumis aux fluctuations des facteurs environnementaux. Un procédé d'affinage contrôlé en terme de matières organique et inorganique particulières (MOP et MIP) et de température a été développé afin de réduire la variabilité de croissance de la chair des huîtres. Cet élevage intensif repose sur la production de la diatomée *Skeletonema costatum*, distribuée aux huîtres avec une concentration moyenne de 4–5 mg de MOP·L⁻¹. Un modèle écophysologique de l'huître *Crassostrea gigas*, simulant les croissances du soma et des réserves–gonades, a été appliqué aux conditions d'affinage contrôlé dans le but d'analyser les réponses du bivalve. Son élaboration a nécessité un retour à l'expérimentation. Deux fonctions d'alimentation ont été étudiées au laboratoire : la filtration et la production de pseudofèces, intervenant dans la régulation de l'ingestion. Les résultats, pour une température de 14 °C, et pour une gamme de MOP et de MIP variant respectivement de 4 à 18 mg·L⁻¹ et de 15 à 55 mg·L⁻¹, montrent que l'ingestion est régulée par la production de pseudofèces, la filtration ne présentant pas de variation significative (moyenne de 2,09 ± 0,11 L·h⁻¹·g⁻¹, avec un taux d'activité de 59%). Cette production de pseudofèces, qui engendre une augmentation de la fraction organique ingérée par le mécanisme de sélection pré-ingestive, permet de compenser la variabilité des concentrations en MIP. Des simulations ont permis d'analyser les effets négatifs de ce facteur environnemental sur la croissance du bivalve. Il apparaît alors que la ration utilisée en affinage contrôlé (4–5 mg de MOP·L⁻¹) permet une croissance en chair sèche malgré des concentrations simulées atteignant 50 mg·L⁻¹ de MIP. Lors de l'élaboration du modèle pour les conditions spécifiques à l'affinage contrôlé, la gamétogenèse est apparue comme un processus déterminant pour la répartition de l'énergie chez le bivalve. © 2001 Ifremer/CNRS/Inra/IRD/Cemagref/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

modélisation / affinage / écophysologie / *Crassostrea gigas* / *Skeletonema costatum*

*Correspondance et tirés à part.

Adresse e-mail : Laurent.Barillé@isomer.univ-nantes.fr (L. Barillé).

1. INTRODUCTION

La baie de Bourgneuf, située au sud de l'estuaire de la Loire (1–2° W, 46–47° N), est le site d'une aquaculture extensive traditionnelle de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) et se place au troisième rang français avec une production annuelle de 13 000 t (Barillé-Boyer et al., 1997) réalisée sur les 1 000 ha de parcs ostréicoles. En complément de cette production, un affinage est pratiqué à partir des huîtres élevées dans la baie, dans les claires ostréicoles traditionnelles des marais maritimes, durant 1 ou 2 mois (Afnor, 1985). Il permet un accroissement de la masse de chair et des tissus de réserves, associé à une augmentation de la teneur en glycogène. Le succès de cet affinage traditionnel repose sur le développement naturel de microalgues benthiques et planctoniques dans les claires. Sans cet apport de nourriture, le séjour des huîtres en claires peut conduire à un résultat paradoxal : l'amaigrissement de l'ensemble des individus (Blachier et al., 1998 ; Le Moine et al., 1998). Pour faire face aux fluctuations du milieu naturel, la station Ifremer de Bouin a développé un procédé d'affinage contrôlé qui réduit le rôle aléatoire des facteurs environnementaux sur la croissance et l'engraissement du bivalve (Baud et al., 1995 ; Mornet, 1997). Ce procédé repose sur un particularisme régional, l'existence de nappes d'eau salée souterraine permettant une production en grand volume et à faible coût de la diatomée fourrage *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve (Baud, 1988).

Les premiers résultats obtenus en bassins bétonnés montrent l'influence du mode de stockage des huîtres (au sol ou en clayettes pouvant être superposées) (Baud et al., 1995). Le rôle de la température a également été abordé (Mornet, 1997). Une température de 14 °C a été retenue en raison de l'obtention de résultats de croissance satisfaisants. De plus, cette température correspond à celle de la nappe d'eau salée souterraine, constante toute l'année. Cependant, ces premiers travaux reposent sur des observations de résultats finaux du procédé d'affinage (gain de chair sèche et augmentation de la teneur en glycogène) au détriment d'une analyse plus détaillée du fonctionnement du système. Ainsi, il n'existe pas de données sur les réponses écophysologiques de l'huître, telles que la filtration ou la production de biodépôts pour ces conditions d'affinage contrôlé. En effet, ces conditions sont caractérisées par de faibles concentrations en matières en suspension, constituées en grande partie de matière organique d'origine phytoplanctonique. Compte-tenu de l'absence de données dans la littérature concernant l'écophysologie de *Crassostrea gigas* pour des conditions trophiques similaires, nous avons retenu trois objectifs principaux :

- La détermination du mode de régulation de l'ingestion de l'huître creuse pour des concentrations croissantes de matière organique particulaire (*MOP*). Cette régulation intervient chez les bivalves soit par une diminution de la filtration (Bricelj et Maalouf, 1984), soit par la production de pseudofèces couplée à une

filtration constante (Foster-Smith, 1975). Chez l'huître plate *Ostrea edulis*, Hutchinson et Hawkins (1992) montrent une diminution de la filtration de 7 à 0 L·h⁻¹·g⁻¹ lorsque la *MOP* varie de 0,1 à 10 mg·L⁻¹. – L'analyse du rôle des matières inorganiques particulaires (*MIP*). En effet, cette variable n'a pas fait l'objet jusqu'à présent d'une attention particulière pour le procédé d'affinage, malgré son influence, étudiée par de nombreux auteurs, sur les processus physiologiques des bivalves (Yonge, 1936 ; Daou et Gouletquer, 1988 ; Barillé et al., 1993, 1997b ; Ward et MacDonald, 1997). Pourtant, dans le cadre d'un affinage réalisé à partir de l'eau de mer, la concentration en seston minéral n'est qu'en partie contrôlée par le système de claires tampons assurant la décantation des particules (Mornet, 1997).

- L'étude de la répartition des flux d'énergie entre croissance et reproduction chez *Crassostrea gigas* dans cet environnement riche en nourriture.

Le mode de régulation de l'ingestion est évalué par des mesures expérimentales effectuées en laboratoire. Le rôle des *MIP* et la répartition des flux d'énergie sont abordés à l'aide d'un modèle écophysologique de l'huître *Crassostrea gigas*. Le modèle utilisé dans cette étude dérive d'un modèle existant (Barillé et al., 1997a) qui simule la croissance du bivalve dans un environnement à forte turbidité (bassin de Marennes-Oléron). Le nouveau modèle est élaboré à l'aide des lois écophysologiques obtenues expérimentalement et d'une première série de données acquise par la station Ifremer de Bouin lors d'expérimentations d'affinage contrôlé (Mornet, 1997). Le modèle est ensuite testé à l'aide de nouvelles données acquises lors d'expériences portant sur l'influence du poids initial des huîtres affinées. Ce modèle est alors utilisé lors de différents scénarii pour étudier l'influence des *MIP* sur les performances de croissance des huîtres.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Mesures expérimentales des réponses écophysologiques de l'huître

Les huîtres *Crassostrea gigas*, utilisées lors de cette expérimentation, sont des individus adultes (masse moyenne de 1,06 ± 0,02 (erreur standard) g de chair sèche ; *n* = 236) cultivés en Baie de Bourgneuf ; 21 régimes alimentaires sont proposés à des lots d'huîtres, divisés en séries de 8 huîtres et 2 huîtres témoins (coquilles vides). Ces régimes varient en terme de quantité (matière en suspension, MES), et en terme de qualité (proportion de matière organique particulaire, *MOP*, par rapport à la matière inorganique particulaire, *MIP*). La *MOP* provient de cultures de *Skeletonema costatum* réalisées sur eau salée souterraine de Bouin enrichie en azote, phosphore et silicium (Moreau, 1996 ; Turpin et Robert, 1998), dans des enceintes d'une contenance de 300 L. La *MIP* est constituée par de l'argile d'origine industrielle (kaolinite BS1, AGS, 17270 Montguyon, France).

Les huîtres et les témoins sont placés dans des enceintes expérimentales individuelles d'une contenance de 3 L, qui sont alimentées, via des débitmètres réglés sur $10 \text{ L}\cdot\text{h}^{-1}$, par un mélange de culture algale et d'argile, dans de l'eau à 14°C et 28‰. Avant chaque expérimentation, une trentaine d'huîtres est acclimatée la nuit précédente. Dès qu'un lot de 4 huîtres correspondant à un témoin produit des pseudofèces, un suivi est réalisé pendant 1 h. Au cours de cette période, 5 échantillons d'eau sont prélevés à intervalle de temps régulier, à l'entrée et à la sortie des enceintes individuelles. Deux sont utilisés pour les dosages de *MOP* et *MIP*. Les trois autres sont utilisés pour la détermination de la concentration particulaire, à l'aide d'un compteur de particules de type Multisizer. Pour déterminer la *MOP* et la *MIP*, 250 mL sont filtrés sur filtres Whatman GF/F (porosité de $0,7 \mu\text{m}$) préalablement calcinés à 450°C pendant 4 h, et pesés. Les filtres sont séchés à l'étuve pendant 48 h à 60°C , leur pesée donne la matière totale en suspension (*MES*). Ils sont passés au four à moufle pendant 4 h à 450°C , leur nouvelle pesée donne la *MIP* puis la *MOP*. Cette *MOP* est néanmoins surestimée ; en effet, lors de la calcination, les argiles perdent leur eau de constitution (Barillé, 1996) qui est comptée en tant que *MOP*. Une régression linéaire entre la quantité d'argile calcinée et la perte au feu permet d'estimer cette perte à environ 10% et de corriger en conséquence la *MOP*. Les fèces et pseudofèces sont recueillis séparément 1 h après leur production, et leurs teneurs en *MOP* et *MIP* analysées. La chair de chaque huître est prélevée, et séchée individuellement à l'étuve pendant 72 h à 60°C pour la détermination de la masse de chair sèche.

Différents paramètres physiologiques de l'alimentation sont alors calculés à partir des mesures effectuées durant l'expérimentation. La filtration individuelle est estimée par la différence de *MOP* et du nombre de particules mesurées par le compteur de particules entre l'entrée et la sortie des enceintes individuelles. Afin de tenir compte des observations de Hildreth et Crisp (1976), deux formules de calculs ont été testées : $F = [(E - S)/E] \times D$ et $F = [(E - S)/S] \times D$.

F , la filtration individuelle en $\text{L}\cdot\text{h}^{-1}$; D , le débit à l'entrée de l'enceinte individuelle en $\text{L}\cdot\text{h}^{-1}$; E et S les concentrations en *MOP* à l'entrée et à la sortie, en $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ ou le nombre de particules.

Ce calcul, à partir du nombre de particules, peut engendrer une sous-estimation de la filtration, due à la non rétention par le filtre branchial des petites particules (Barillé et al., 1993). Pour éviter ce problème, les particules ne sont comptées, à l'aide du compteur de particules, qu'à partir de $6 \mu\text{m}$ de diamètre sphérique équivalent (*DSE*). En effet, les particules dont la taille est supérieure à $6 \mu\text{m}$ *DSE* sont retenues avec une efficacité de rétention proche de 100% (Barillé et al., 1993). Parallèlement, le calcul de la filtration à partir de la *MOP*, fournit une autre estimation non biaisée, car il utilise les concentrations en *Skeletonema costatum*, dont un *DSE* de $9 \mu\text{m}$ permet une rétention

efficace par l'huître. Pour chaque condition expérimentale, deux valeurs de filtrations individuelles moyennes sont calculées : la première intègre une activité globale car elle repose sur les 5 valeurs de filtration (3 par le nombre de particules et 2 par la *MOP*), y compris les valeurs nulles, lorsque les huîtres ne filtraient pas. La seconde est considérée comme une filtration optimale d'individus ayant eu une activité de filtration détectable sans ambiguïté. Le rapport (filtration globale / filtration optimale) permet d'avoir une appréciation du taux d'activité de la filtration.

Les lois de production des pseudofèces organiques (PF_o) et inorganiques (PF_i) ont été élaborées en fonction des consommations organique (C_o) et inorganique (C_i). Ces consommations organique et inorganique (en $\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}$) sont égales au produit des différences entre *MOP* et *MIP* ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) respectivement, mesurées entre l'entrée et la sortie des enceintes individuelles, par le débit en $\text{L}\cdot\text{h}^{-1}$.

Les fèces ont été utilisés pour estimer une efficacité d'absorption des microalgues. L'efficacité d'absorption correspond au rapport (absorption/ingestion) de la matière organique. L'ingestion de la matière organique est égale à la différence entre la consommation et les pseudofèces, tandis que l'absorption est obtenue en soustrayant les fèces à l'ingestion.

Pour s'affranchir de l'effet du poids des individus sur les fonctions d'alimentation, ces dernières sont standardisées pour un individu de 1 g de poids sec par la formule de Bayne et Newell (1983) et reprise par Bayne et al. (1987) : $Y_s = (W_s / W_e)^b Y_e$, où Y_s est la fonction d'alimentation standardisée, W_s le poids de l'animal standard (soit 1 g), W_e le poids mesuré, Y_e la fonction d'alimentation observée et b l'exposant allométrique. Cet exposant est égal à 0,65 pour *Crassostrea gigas* (Shpigel et al., 1992).

Après une vérification de la normalité des différences variables physiologiques, des tests de comparaison de moyennes (test t) sur les différentes valeurs de filtrations (ramenées à l'entrée ou à la sortie des enceintes individuelles (Hildreth et Crisp, 1976) ; obtenues par *MOP* ou par le nombre de particules ; globale ou optimale) sont effectués. Des régressions linéaires multiples sont calculées entre les variables dépendantes (filtration, production de pseudofèces et efficacité d'absorption) et les variables indépendantes (*MOP*, *MIP*, consommations organique et inorganique, et fraction organique ingérée). Ces tests statistiques sont réalisés à l'aide du logiciel SYSTAT 8.0.

2.2. Modélisation

Le modèle écophysiological de l'huître creuse *Crassostrea gigas* simule l'évolution dans le temps de trois variables d'état : le poids du compartiment somatique (*PSOMA*), le poids du compartiment réserves-gonades (*PRESGON*) et le poids de coquille (*PCOQ*). La somme de *PSOMA* et de *PRESGON* donne le poids sec de chair (*PSEC*), qui comme le poids de coquille, sera comparé aux observations. Les valeurs initiales des variables *PSEC* et *PCOQ* sont des

mesures directes. Celles de *PSOMA* et *PRESGON* sont déduites des mesures des Protéines, Lipides, Glucides (*PLG*) obtenues par des mesures colorimétriques, selon les méthodes de Lowry et al. (1951) pour les protéines, de Bligh et Dyer (1959) pour les lipides et de Dubois et al. (1956) pour les glucides. *PRESGON* est estimé par la somme des glucides et des lipides. En effet, les tissus de réserves sont essentiellement constitués de glucides (glycogène), et *Crassostrea gigas* étant protandrique (les huîtres adultes sont généralement des femelles), leurs ovocytes sont riches en lipides. *PSOMA* est la différence entre *PSEC* et *PRESGON*. Parallèlement, les variables annexes permettent de suivre l'évolution des différents mécanismes physiologiques de l'huître pendant la simulation. Ces différentes variables évoluent au cours du temps en fonction de trois variables environnementales forçantes : température, *MOP* et *MIP*. Les valeurs des variables forçantes ainsi que les observations de poids sec, de poids coquille et des *PLG* proviennent d'expériences d'affinage contrôlé réalisées par la station Ifremer de Bouin. Ces expérimentations ont été menées sur 300 individus (ind.), dont 30 sont prélevés chaque semaine pour des analyses biométriques, les dix premières faisant, en plus, l'objet d'analyses biochimiques. Les variables environnementales sont mesurées quotidiennement pour la température et tous les 3 jours pour *MOP* et *MIP*.

Une première expérience s'est déroulée de février à mars 1997, et permet la construction du modèle ainsi que le calage de certains paramètres, en particulier ceux concernant la gamétogenèse. Les 3 autres séries de données sont les résultats acquis en novembre et décembre 1997 lors d'affinage contrôlé avec 3 lots d'huîtres de poids initiaux différents. Elles permettent de valider le modèle.

2.3. Aspect numérique et informatique de la modélisation

La modélisation est réalisée à l'aide du logiciel SENECA (*Simulation Environnement for Ecological Application*), spécialement conçu pour développer des modèles simulant des processus temporels et des modèles d'écosystèmes (De Hoop et al., 1989). Les intégrations sont effectuées par la méthode d'Euler à pas variables. La programmation informatique est effectuée en langage FORTRAN 77.

Une analyse de sensibilité est effectuée afin d'évaluer l'impact des différents paramètres sur les variables d'état. Les paramètres sont modifiés, non simultanément, de +10% et -10%. Les simulations obtenues sont comparées à la simulation témoin, au moyen d'un indice de sensibilité *IS*, (Chapelle, 1991) :

$$IS = \frac{100}{p} \times \sum_{i=1}^n \frac{X_i - X_{it}}{X_{it}}$$

IS représente le pourcentage moyen de variation de la variable d'état *X*, par rapport à la simulation de référence, sur le nombre de jours de simulation ; X_i est

la valeur modifiée de la variable *X* au jour *i* ; X_{it} est la valeur témoin de la variable *X* au même jour ; *n*, le nombre de jours de la simulation ; *p*, le pourcentage de variation du paramètre ($\pm 10\%$).

3. RÉSULTATS

3.1. Mesures expérimentales des réponses écophysologiques de l'huître

Les conditions expérimentales varient entre 4 et 18 mg·L⁻¹ en *MOP* et entre 15 et 55 mg·L⁻¹ en *MIP* (figure 1a), ce qui couvre les gammes de concentrations que l'on pourrait rencontrer en affinage contrôlé. Les particules peuvent être différenciées à partir de leur spectre de taille, obtenu à l'aide d'un compteur de particules, leurs modes étant distincts (figure 1b). La *MOP*, constituée de cellules de *Skeletonema costatum*, a un mode voisin de 9 µm de diamètre sphérique-équivalent (DSE) et la *MIP*, de 3 µm DSE.

Les résultats des tests-*t* n'indiquent aucune différence entre les valeurs de filtration ramenées à l'entrée ou à la sortie des enceintes individuelles ($P > 0,05$; $n = 21$). De même, il n'y a aucune différence entre les valeurs de filtrations obtenues par la *MOP* et celles obtenues par le nombre de particules ($P > 0,05$; $n = 19$). Les filtrations utilisées par la suite sont donc les moyennes des 5 valeurs individuelles (2 par la *MOP* et 3 par le nombre de particules). À l'inverse, une différence significative est observée entre les filtrations optimales et globales ($P < 0,001$; $n = 21$).

Les calculs de régressions linéaires multiples ne montrent aucun effet significatif de la *MOP* et de la *MIP* sur la filtration optimale ($P > 0,05$; $n = 21$) ou globale ($P > 0,05$; $n = 21$). Dans la gamme de concentrations étudiées, l'huître ne régule donc pas sa filtration pour des concentrations croissantes de nourriture disponible (figure 2). Une filtration constante est donc calculée sur l'ensemble des valeurs. La filtration optimale moyenne est de $2,09 \pm 0,11$ (erreur standard) L·h⁻¹·g⁻¹ de chair sèche, et la filtration globale moyenne est de $1,23 \pm 0,09$ L·h⁻¹·g⁻¹ de chair sèche à 14 °C. La filtration globale représente 59% de la filtration optimale ce qui permet d'estimer un taux d'activité de l'huître.

En ce qui concerne la production de pseudofèces, les régressions linéaires multiples calculées à partir des résultats moyens ont permis de mettre en évidence les effets des consommations organique (C_o) et inorganique (C_i) (donc des conditions du milieu, la filtration n'étant pas régulée) sur les productions de pseudofèces organiques (PF_o) et inorganiques (PF_i). Les régressions, de la forme $PF_o = aC_o + bC_i$ et $PF_i = cC_o + dC_i$, sont dans les deux cas significatives (tableau I). Les coefficients de détermination multiple indiquent que les variations des consommations organique et inorganique expliquent 60% de la variabilité des pseudofèces organiques, et 88% de celle des pseudofèces inorganiques.

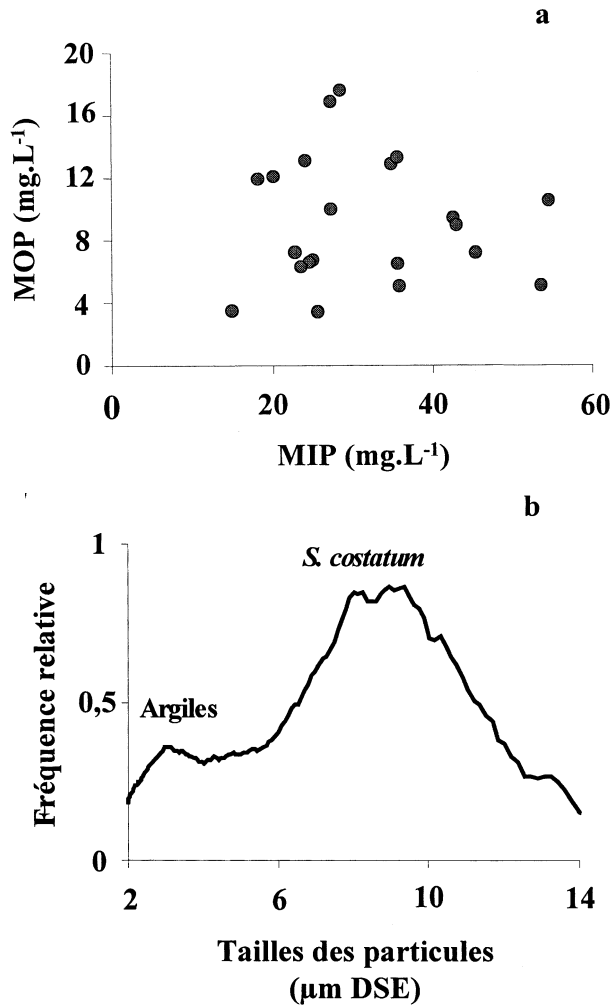


Figure 1. Caractéristiques des conditions expérimentales : (a) points expérimentaux testés (mg.L⁻¹ de MOP et MIP) ; (b) caractérisation de la taille des particules associées à la matière organique et inorganique particulaire (MOP et MIP). DSE : diamètre sphérique-équivalent.

Figure 1. Experimental conditions characteristics: (a) experimental concentrations (mg.L⁻¹ POM and PIM); (b) size spectrum of particulate organic and inorganic matter (POM and PIM). DSE: equivalent spherical diameter.

Tableau I. Résultats des régressions linéaires multiples entre les variables dépendantes, pseudofèces organiques (PF_o) et pseudofèces inorganiques (PF_i), et les variables indépendantes, consommations organique (C_o) et inorganique (C_i).*

Table I. Results of multiple linear regression, between dependant variables, organic (PF_o) and inorganic (PF_i) pseudofeces production, and independant variables, organic (C_o) and inorganic (C_i) filtration rates.*

	Source de variation	ddl	Somme des carrés des écarts	Moyenne des carrés des écarts	F _{cal}	P
PF _o	Expliquée par la régression	2	197,3	98,6	14,2	< 0,001
	Résiduelle	19	132,1	6,9		
PF _i	Expliquée par la régression	2	543,0	271,5	71,1	< 0,001
	Résiduelle	19	72,5	3,8		

* Les deux types de variables sont exprimées en mg.h⁻¹.g⁻¹ de chair sèche.

* All variables are expressed in mg.h⁻¹.g⁻¹ of dry weight.

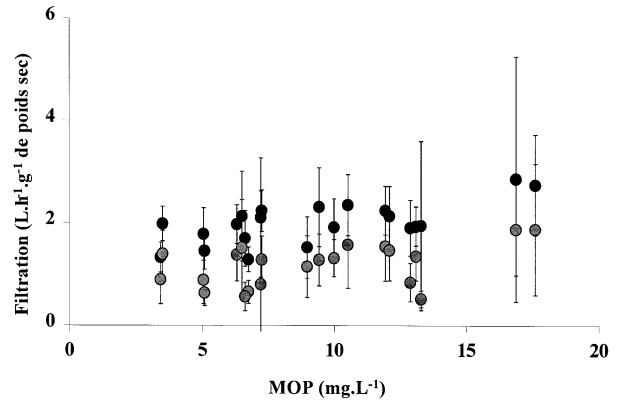


Figure 2. Filtrations moyennes (L.h⁻¹.g⁻¹), représentées avec leurs intervalles de confiance à 95%, en fonction de la concentration en matière organique particulaire en suspension dans l'eau de mer (mg.L⁻¹ de MOP) : (○) filtration globale ; (●) filtration optimale (voir matériel et méthodes).

Figure 2. Mean clearance rate ± 95% confidence interval (L.h⁻¹.g⁻¹) as a function of particulate organic matter concentration (mg of POM.L⁻¹): (○) global clearance rate; (●) optimal clearance rate (cf. material and methods).

En ce qui concerne les pseudofèces organiques, l'examen des coefficients de régression partiels met en évidence à la fois l'importance de la MOP et de la MIP reflétée par les consommations organique et inorganique (tableau II). Ceci est à mettre en relation avec la nature de la diatomée *Skeletonema costatum* qui est composée dans nos cultures de 50% de matière inorganique (frustule siliceux). Le rejet des particules inorganiques dans les pseudofèces (PF_i) s'explique principalement par les quantités inorganiques consommées (tableau II).

Pour ce qui est de l'efficacité d'absorption, une valeur constante a été obtenue pour l'ensemble des conditions expérimentales ($m = 0,79 \pm 0,03$ (erreur standard) ; $n = 21$). Aucune relation n'a pu être établie avec d'autres variables, notamment la fraction organique ingérée, dont les valeurs fluctuent de 0,39 à 0,94 selon les conditions.

Tableau II. Coefficients des régressions linéaires multiples des pseudofèces organiques (PF_o) et des pseudofèces inorganiques (PF_i) en fonction des consommations organique (C_o) et inorganique (C_i).

Table II. Coefficients of the multiple linear regressions of organic (PF_o) and inorganic (PF_i) pseudofeces as a function of organic (C_o) and inorganic (C_i) filtration rates.

	Variabes indépendantes	Coefficients partiels de régression	P
PF_o	C_o	a 0,138	0,1
	C_i	b 0,232	< 0,05
PF_i	C_o	c 0,09	0,1
	C_i	d 0,647	< 0,001

3.2. Modélisation

3.2.1. Équations et paramètres

Les différentes équations utilisées dans le modèle sont présentées dans le *tableau III*. Les variables et les paramètres sont respectivement notés dans les *tableaux IV* et *V*. Dans le texte, les paramètres sont indiqués en caractères gras. La série de données ayant

servi à la construction du modèle est celle obtenue en février et mars 1997 lors d'essais du procédé d'affinage contrôlé utilisé à la station Ifremer de Bouin. Les valeurs initiales de poids sec de chair et de poids de coquille sont présentées *tableau VI*. Dans la gamme de *MIP* et de *MOP* testée, la filtration n'est pas régulée (*figure 2*). La valeur intégrée au modèle est la filtration optimale moyenne ($filtopt = 2,09 \text{ L}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}$ de chair sèche pour une température de 14°C) à qui un taux d'activité est appliqué ($actfilt = 0,59$), traduisant le fait que l'huître ne filtre pas en continu. La filtration est liée à la masse de soma de l'animal par une relation allométrique ($allofilt = 0,65$; Hildreth et Crisp, 1976). Elle est aussi fonction de la température (Bougrier et al., 1995), mais cet effet n'est pas modélisé ici, car ce facteur est maintenu constant, à 14°C , dans les conditions d'affinage contrôlé et correspond à la température d'expérimentation.

La matière organique étant totalement retenue par les branchies de l'huître, la consommation organique est proportionnelle à la quantité de nourriture disponible dans le milieu. En revanche, un coefficient de rétention ($ret = 0,3$) est appliqué à la consommation

Tableau III. Équations des processus présentés dans le modèle écophysologique de l'huître creuse *Crassostrea gigas*, pour des conditions d'affinage contrôlé.

Table III. Ecophysiological model equations for a controlled fattening process.

Filtration ($\text{L}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{ind}^{-1}$)	$FILT = filtopt \times actfilt \times PSOMA^{allofilt}$
Consommation ($\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{ind}^{-1}$)	$CONSO = FILT \times MOP$ $CONSI = FILT \times MIP \times ret$ $CONST = CONSO + CONSI$
Production de pseudofèces ($\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{ind}^{-1}$)	$PFO = (pfo1 \times CONSO + pfo2 \times CONSI)$ $PFI = (pfi1 \times CONSO + pfi2 \times CONSI)$ $PFT = PFO + PFI$
Ingestion ($\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{ind}^{-1}$)	$INGO = CONSO - PFO$ $INGI = CONSI - PFI$ $INGT = INGI + INGO$ $FRACORG = (INGO / INGT) \times 100$
Absorption ($\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{ind}^{-1}$)	$EA = eamax \times [1 - \exp(-ea1 \times FRACORG)]$ $ABSOR = EA \times INGO$
Production de fèces organiques ($\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{ind}^{-1}$)	$FO = INGO - ABSOR$
Respiration ($\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{ind}^{-1}$)	$RESP = [resp1 + (resp2 \times resp3^{TEMP})] \times \text{mgO2enmop} \times PSOMA^{alloresp} \times actresp$
Croissance coquillière, effet de la gamétogénèse si $DTI > 0$ et $DTI < gameto1$, l'huître est en gamétogénèse sinon	$DTI = \text{jour de la simulation} - DÉBUTGAM$ $COQGAM = coqgam1$ $COQGAM = coqgam2$
Répartition du gain ($\text{g}\cdot\text{j}^{-1}\cdot\text{ind}^{-1}$) entre le poids sec et la coquille entre le soma et les réserves-gonades	$ABSORJ = ABSOR / 1\,000 \times 24$ $RESPJ = RESP / 1\,000 \times 24$ $ORGCOQ = coefcoq \times (ABSORJ - RESPJ) \times COQGAM$ $BILAN = ABSORJ - (RESPJ + ORGCOQ)$ $MAXGRO = maxgro1 \times PSOMA + maxgro2$ $GAINSOMA = \text{minimum entre MAXGRO et BILAN}$ $GAINRESGON = BILAN - GAINSOMA$
Accroissement journalier (g)	$d(PSOMA) / dt = GAINSOMA$ $d(PRESGON) / dt = GAINRESGON$ $d(PCOQ) / dt = ORGCOQ / pourcoq$ $PSEC = PSOMA + PRESGON$

Tableau IV. Variables du modèle.
Table IV. Model variables.

Variables	Unités	Commentaires	
Variables d'état			
<i>PSOMA</i>	g	biomasse du compartiment somatique	<i>biomass of somatic compartment</i>
<i>PRESGON</i>	g	biomasse du compartiment réserves–gonades	<i>biomass of reserves–gonad compartment</i>
<i>PCOQ</i>	g	biomasse de la coquille	<i>shell biomass</i>
Variables forçantes			
<i>MOP</i>	mg·L ⁻¹	matière organique en suspension	<i>particulate organic matter</i>
<i>MIP</i>	mg·L ⁻¹	matière inorganique en suspension	<i>particulate inorganic matter</i>
<i>TEMP</i>	°C	température de l'eau de mer	<i>sea water temperature</i>
Variables annexes			
<i>FILT</i>	L·h ⁻¹ ·ind ⁻¹	filtration	<i>clearance rate</i>
<i>CONSO</i>	mg·h ⁻¹ ·ind ⁻¹	consommation organique	<i>organic filtration rate</i>
<i>CONSI</i>	mg·h ⁻¹ ·ind ⁻¹	consommation inorganique	<i>inorganic filtration rate</i>
<i>CONST</i>	mg·h ⁻¹ ·ind ⁻¹	consommation totale	<i>total filtration rate</i>
<i>PFO</i>	mg·h ⁻¹ ·ind ⁻¹	production de pseudofèces organiques	<i>production of organic pseudofeces</i>
<i>PFI</i>	mg·h ⁻¹ ·ind ⁻¹	production de pseudofèces inorganiques	<i>production of inorganic pseudofeces</i>
<i>PFT</i>	mg·h ⁻¹ ·ind ⁻¹	production de pseudofèces totaux	<i>production of total pseudofeces</i>
<i>INGO</i>	mg·h ⁻¹ ·ind ⁻¹	ingestion organique	<i>organic ingestion rate</i>
<i>INGI</i>	mg·h ⁻¹ ·ind ⁻¹	ingestion inorganique	<i>inorganic ingestion rate</i>
<i>INGT</i>	mg·h ⁻¹ ·ind ⁻¹	ingestion totale	<i>total ingestion rate</i>
<i>FRACORG</i>	%	pourcentage de MO ingérée	<i>organic ingested fraction</i>
<i>EA</i>	fraction	efficacité d'absorption	<i>absorption efficiency</i>
<i>ABSOR</i>	mg·h ⁻¹ ·ind ⁻¹	absorption	<i>absorption rate</i>
<i>ABSORJ</i>	g·j ⁻¹ ·ind ⁻¹	absorption journalière	<i>daily absorption rate</i>
<i>FO</i>	mg·h ⁻¹ ·ind ⁻¹	production de fèces organiques	<i>production of organic feces</i>
<i>RESP</i>	mg·h ⁻¹ ·ind ⁻¹	respiration	<i>respiration rate</i>
<i>RESPJ</i>	g·j ⁻¹ ·ind ⁻¹	respiration journalière	<i>daily respiration rate</i>
<i>DÉBUTGAM</i>	jours	date d'entrée en gamétogenèse de phase 1	<i>beginning of gametogenesis (phase 1)</i>
<i>COQGAM</i>	s.u.	paramètre de croissance coquillière	<i>shell growth parameter</i>
<i>ORGCOQ</i>	g·j ⁻¹ ·ind ⁻¹	gain organique journalier pour la coquille	<i>daily organic gain of shell</i>
<i>BILAN</i>	g·j ⁻¹ ·ind ⁻¹	bilan journalier global	<i>daily budget</i>
<i>MAXGRO</i>	g·j ⁻¹ ·ind ⁻¹	maximum de croissance somatique	<i>maximum of somatic growth</i>
<i>GAINSOMA</i>	g·j ⁻¹ ·ind ⁻¹	bilan journalier du compartiment somatique	<i>daily budget for somatic compartment</i>
<i>GAINRESGON</i>	g·j ⁻¹ ·ind ⁻¹	bilan journalier du compartiment réserves–gonades	<i>daily budget for reserves-gonad compartment</i>
<i>PSEC</i>	g	biomasse de chair sèche	<i>total dry weight</i>

inorganique, traduisant la non-rétention des petites particules minérales en suspension, qui sont présentes dans le milieu malgré les décantations successives. Le pourcentage de rétention dépend de la taille des particules, mais aussi de la concentration en matière en suspension (Barillé et al., 1993). Une partie des particules effectivement retenues n'est pas ingérée, et est rejetée sous forme de pseudofèces. La production de pseudofèces varie en fonction des consommations organique et inorganique, selon les lois décrites dans la première partie des résultats. En ce qui concerne l'efficacité d'absorption de la matière organique d'origine phytoplanctonique, la formulation utilisée par Barillé et al. (1997b) a été conservée. Elle met en relation l'efficacité d'absorption avec la fraction organique du contenu stomacal, et permet ainsi de prendre en compte l'effet négatif de la matière minérale diluant la matière organique dans le système digestif. Le paramètre de pente de l'efficacité d'absorption ($ea1 = -0,23$) est tiré des travaux de Barillé et al. (1997b). L'asymptote ($eamax = 0,79$) correspond à

l'efficacité d'absorption des cellules de *Skeletonema costatum* trouvée dans cette étude, valeur que l'on retrouve dans la littérature pour d'autres microalgues (Bayne et Newell, 1983 ; Barillé et al., 1994) et qui est proche de celles utilisées par Powell et al. (1992) et Kobayashi et al. (1997) dans leurs modèles de dynamique de population respectivement de l'huître américaine, *Crassostrea virginica* et de l'huître japonaise, *Crassostrea gigas*. La fraction non absorbée est rejetée sous forme de fèces. L'excrétion dissoute étant négligée, la matière organique absorbée est égale, dans le modèle, à celle qui est assimilée.

La fonction de respiration estime l'ensemble des coûts métaboliques (alimentation, croissance, maintenance) à partir du modèle de consommation d'oxygène établi par Bougrier et al. (1995). Elle est rapportée au soma par une relation allométrique, en postulant comme Van Haren et Kooijman (1993) que les réserves et les gonades ne nécessitent pas de maintenance. Le coefficient d'allométrie de la respiration ($alloresp = 0,8$) est celui déterminé par Bougrier et al.

Tableau V. Paramètres du modèle.**Table V.** Values of the parameters used in the model.

Paramètres	Valeur	Unité	Définition	Références
<i>filtopt</i>	2,09	L·h ⁻¹ ·g ⁻¹	filtration optimale	Cette étude
<i>actfilt</i>	0,59	0–1	taux d'activité de la filtration	Cette étude
<i>allofilt</i>	0,65	–	coefficient allométrique	Shpigel et al., 1992
<i>ret</i>	0,3	0–1	coefficient de rétention	Barillé et al., 1993
<i>pfo1</i>	0,138	–	paramètre de la loi de production de pseudofèces organiques, lié à la consommation organique	Cette étude
<i>pfo2</i>	0,232	–	idem, lié à la consommation inorganique	Cette étude
<i>pfi1</i>	0,09	–	paramètre de la loi de production de pseudofèces inorganiques, lié à la consommation organique	Cette étude
<i>pfi2</i>	0,647	–	idem, lié à la consommation inorganique	Cette étude
<i>eamax</i>	0,79	0–1	asymptote de la loi d'efficacité d'absorption	Cette étude
<i>ea1</i>	–0,23	–	paramètre de la loi d'absorption	Barillé et al., 1997a
<i>resp1</i>	–0,432	mg O ₂ ·h ⁻¹ ·g ⁻¹	coefficient de la loi de respiration	Bougrier et al., 1995
<i>resp2</i>	0,613	mg O ₂ ·h ⁻¹ ·g ⁻¹	coefficient de la loi de respiration	Bougrier et al., 1995
<i>resp3</i>	1,042	–	coefficient de la loi de respiration	Bougrier et al., 1995
<i>mgO2enmop</i>	0,7	mg MOP·mg O ₂ ⁻¹	conversion de mg O ₂ en MOP	Bayne et al., 1987
<i>alloresp</i>	0,8	–	coefficient allométrique de la respiration	Bougrier et al., 1995
<i>actresp</i>	0,75	0–1	taux d'activité de la respiration	Bougrier et al., 1998
<i>gaméto1</i>	15	jours	durée de la gamétogenèse de phase 1	Cette étude
<i>coggam1</i>	0,2	0–1	croissance coquillière en gamétogenèse	Cette étude
<i>coggam2</i>	1	0–1	croissance coquillière hors gamétogenèse	Cette étude
<i>coefcoq</i>	0,05	–	gain pour la coquille, fonction du bilan total	Cette étude
<i>maxgro1</i>	0,015	–	paramètre de la croissance somatique maximale	Cette étude
<i>maxgro2</i>	0,006	–	paramètre de la croissance somatique maximale	Cette étude
<i>pourcoq</i>	0,01	0–1	fraction organique de la coquille	Cette étude

(1995) pour *Crassostrea gigas*. La respiration est aussi fonction de la température qui est maintenue à 14 °C dans les bassins d'affinage, en conditions contrôlées. Le paramètre *mgO2enmop* (calculé à partir de la relation de Bayne et al. (1987) : 1 mg de MOP = 20,3 J) permet de convertir l'énergie perdue par les coûts métaboliques en mg de MOP·h⁻¹·ind⁻¹, pour pouvoir la soustraire à l'absorption qui s'exprime dans cette même unité. Un temps d'activité (*actresp* = 0,75) est appliqué à la respiration (Bougrier et al., 1998).

Le gain d'énergie journalier est la différence entre la matière organique assimilée et les coûts métaboliques. Si le bilan est négatif, cela entraîne l'amaigrissement de l'animal. S'il est positif, ce qui est toujours le cas dans les conditions d'affinage contrôlé, la répartition du gain quotidien se fait entre trois compartiments : la

coquille, le soma et les réserves–gonades. En accord avec les résultats de valeurs de pourcentage d'organique de la coquille obtenus par Dame (1976) chez *Crassostrea virginica* (1%) et par Haure (communication personnelle) chez *Ostrea edulis* (1,6%), la fraction organique de la coquille chez *Crassostrea gigas* (*pourcoq*) est estimée à 1%. Pour les huîtres mises en condition d'affinage contrôlé, il existe une relation linéaire significative ($P < 0,05$) entre la masse de matière organique de la coquille et la masse de chair sèche, dont la pente est égale à 5%. Ce pourcentage représente la fraction du gain journalier qui est allouée à la croissance de la coquille (*coefcoq*). Cependant, cette attribution varie en fonction de la gamétogenèse (variable COQGAM). En effet, à partir de l'évolution des constituants biochimiques de la chair des huîtres, deux phases de gamétogenèse ont été identifiées (Mornet, 1997) (*figure 3*). La 1^{re} phase, durant laquelle se forment les gonades, est caractérisée par l'utilisation des réserves en glycogène pour l'élaboration des lipides de réserves des ovocytes (Maurer et Borel, 1986) (*figure 3*). Les individus adultes, étant essentiellement des femelles, utilisent le plus possible leur énergie pour l'élaboration des gonades au détriment de la croissance coquillière qui est alors réduite de 80% ($COQGAM = coggam1 = 0,2$). Hors période de gamétogenèse, ou durant la 2^e phase, qui se caractérise par un maintien des lipides, tandis que les glucides augmentent rapidement (*figure 3*), la croissance coquillière n'est pas altérée ($COQGAM = coggam2 = 1$).

Tableau VI. Conditions initiales des variables d'état PSEC (poids sec de chair) et PCOQ (poids de coquille) des 4 séries de données utilisées pour la construction et la validation du modèle.**Table VI.** Initial dry (PSEC) and shell (PCOQ) weight for the 4 data sets used for the model construction and validation.

Appellation	Poids de chair sèche initial (g)	Poids de coquille initial (g)
1 ^{re} série	0,83 ± 0,08	39,95 ± 1,53
2 ^e série	1,7 ± 0,18	45,0 ± 1,58
3 ^e série	1,0 ± 0,11	43,9 ± 1,56
4 ^e série	0,6 ± 0,08	45,9 ± 1,44

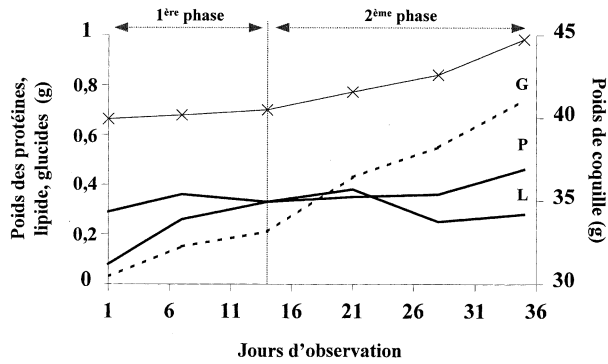


Figure 3. Mesures biochimiques des chairs d'huîtres de la 1^{re} série de données (g de poids sec ; P : protéines ; L : lipides ; G : glucides), définissant les phases de gamétogenèse. Elles sont associées aux observations de poids de coquille (g) correspondants.

Figure 3. Biochemical measurements (P: proteins ; L: lipids ; G: carbohydrates) of oyster dry weight (g) used to define gametogenesis phases. The evolution of the corresponding shell weight (g) is shown.

Le gain d'énergie qui ne participe pas à la croissance coquillière, est dirigé vers le compartiment somatique, jusqu'à un maximum de croissance somatique quotidienne, défini par la variable *MAXGRO*. Ce maximum, ajusté sur les données observées, est de 2,1% du poids sec pour un individu de 1 g. Si le gain d'énergie est supérieur au maximum de croissance somatique, le surplus alimente le compartiment des réserves-gonades.

La 1^{re} série de données (février–mars 1997 ; *tableau VI*) a permis de caler les paramètres de la variable *MAXGRO* (*maxgro1* et *maxgro2*) ainsi que les paramètres liés à la croissance de la coquille (*coefcoq*, *coqgam1* et *coqgam2*). L'analyse des constituants biochimiques (*PLG* ; *figure 3*) indique que les huîtres entrent en gamétogenèse dès le début de l'affinage (*DÉBUTGAM* = 0), et que la durée de la 1^{re} phase est de 15 jours (*gaméto1*).

Lors de l'expérience d'affinage réalisée de février à mars 1997, la quantité de nourriture (*Skeletonema costatum*) distribuée aux huîtres est en moyenne de 4 mg·L⁻¹ de *MOP*. La température est maintenue à 14 °C et la *MIP* fluctue entre 5 et 18 mg·L⁻¹ (*figure 4a*).

Le poids de coquille simulé reproduit bien la tendance des observations (*figure 4b*). Il prend en compte le faible accroissement coquillier pendant la 1^{re} phase de gamétogenèse, en début de simulation (*figure 4b*). La simulation des variations du poids sec de chair (*PSEC*), résultant de la somme des masses des compartiments somatique (*PSOMA*) et réserves-gonades (*PRESGON*), montre une bonne adéquation avec les observations (*figure 4c*). Dans ce milieu riche en nourriture, la croissance somatique est maximale pendant toute la période de croissance, ce qui se traduit par une évolution linéaire du compartiment somatique (*figure 4c*). Le surplus énergétique est dirigé vers le

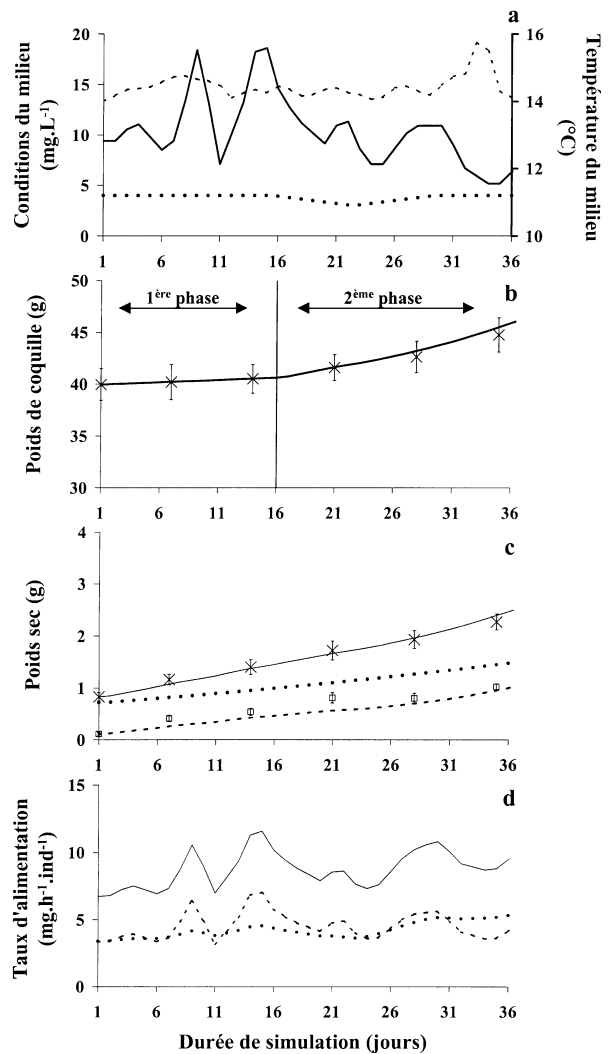


Figure 4. Simulation à partir de la 1^{re} série de données, utilisée pour l'élaboration du modèle : (a) variables forçantes (MIP (pointillés) et de MOP (pointillés) et température en °C (tirets) ; (b) poids de coquille (g) simulés (ligne continue) et observés (croix) indiqués avec leurs intervalles de confiance à 95% ; (c) simulations des poids (g de poids sec) des réserves-gonades (*PRESGON*, tirets) et du soma (*PSOMA*, pointillés), la somme des deux correspondant au poids sec de chair (*PSEC*, noir). Les simulations sont comparées avec les mesures de poids sec de chair (croix) et des réserves-gonades (carrés) estimées par la somme des lipides et des glucides. Les moyennes sont indiquées avec leurs intervalles de confiance à 95% ; (d) consommation (noir), production de pseudofèces (tirets) et ingestion (pointillés) totales (*MOP* + *MIP*) en mg·h⁻¹·ind⁻¹.

Figure 4. Simulation from the first data set: (a) driving functions used in the model, *PIM* (black), and *POM* (dots) in mg·L⁻¹ and temperature in °C (broken line); (b) simulated (continued line), and measured ± 95% confidence interval (cross) shell weight (g); (c) measured dry (cross) and reserves-gonads weight (g) assessed by the sum of lipids and glucids (square) ± 95% confidence interval. Observations are compared with simulations of total dry weight (*PSEC*, black line), somatic (*PSOMA*, grey line) and reserves-gonads (*PRESGON*, dotted line) compartments (g); (d) total filtration rate (black), pseudofaecal production (broken line), and ingestion rate (dots) (mg·h⁻¹·ind⁻¹).

compartiment réserves-gonades qui connaît alors un accroissement important dans ces conditions particulières de l'affinage contrôlé. Cet accroissement explique en grande partie celui du compartiment *PSEC* (figure 4c).

La figure 4d présente la consommation, l'ingestion et la production de pseudofèces totaux. La filtration n'étant pas régulée, la consommation suit les fluctuations des conditions en *MOP* et en *MIP* (figure 4a). Ces fluctuations sont amorties au niveau de l'ingestion par la production de pseudofèces (figure 4d).

3.2.3. Analyse de sensibilité

Les paramètres sont classés en fonction de leur indice de sensibilité *IS*, qui représente le pourcentage de variation d'une variable d'état (poids de coquille ou poids sec de chair (*PSEC*) de 18% et du poids de coquille (*PCOQ*) de 2%). Ces paramètres ne sont pas ajustés, mais issus de résultats expérimentaux. En revanche, les paramètres ajustés (*maxgro1* et *maxgro2*, *gameto1*, *pourcoq*, *coeffcoq* et *coqgam2*) n'apparaissent pas comme déterminants dans le modèle. Hormis le paramètre *resp3*, les variations de plus ou moins 10% des autres paramètres ne modifient pas de plus de 2% les résultats concernant le poids de coquille (figure 5).

3.3. Validation

La validation du modèle est faite sur 3 séries de données indépendantes obtenues de novembre à décembre 1997. Ces expériences portent sur des lots d'huîtres de poids initiaux différents (tableau VI) qui sont soumis à des conditions d'affinage similaires : une température de 14 °C ; une nourriture (*Skeletonema costatum*) qui varie de 1 à 6 mg·L⁻¹ de *MOP* et une charge minérale comprise entre 4 et 9,5 mg·L⁻¹ de *MIP* (figures 6a). L'analyse de l'évolution des *PLG* des chairs d'huîtres indique que les 3 lots d'huîtres débutent leur gamétogénèse au 21^e jour d'affinage (*DÉBUTGAM* = 21). Globalement, le modèle reproduit bien les tendances générales des observations, que se soit en poids sec de chair (*PSEC*) ou en poids de coquille (*PCOQ*). En effet, le modèle simule la croissance du poids de coquille (figures 6b, où seule la 2^e série est présentée) et reproduit bien la forte diminution de croissance de la coquille, observée lors de la première phase de gamétogénèse. Les mesures des poids de coquilles montrent une diminution entre le 21^e et le 28^e jour d'affinage, consécutive soit à un mauvais échantillonnage soit à une casse des coquilles. Le modèle ne peut pas prendre en compte de tels

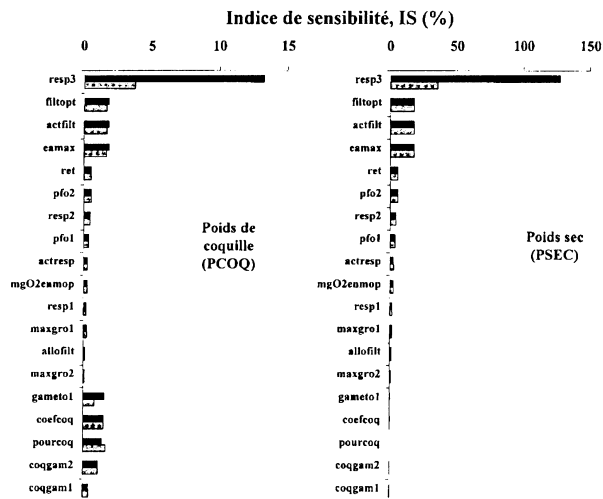


Figure 5. Indices de sensibilité (%), pour les différents paramètres du modèle, à partir d'une variation non simultanée de +10% (noir) et -10% (gris) pour chacun d'eux. Seuls les 18 paramètres les plus sensibles sont représentés.

Figure 5. Results of sensitivity analysis (%), for non-simultaneous variation of +10% (black) and -10% (grey) for each parameters. Only the 18 more sensitive parameters are represented.

accidents aléatoires. L'évolution des poids sec de chair est simulée pendant le premier mois d'affinage pour les trois lots d'huîtres (figures 6c). Le modèle marque l'arrêt de croissance du *PSEC* (figure 6c) durant la 4^e semaine d'affinage lorsque la culture de *Skeletonema costatum* a été décimée par un protiste et que la nourriture est tombée à 1 mg·L⁻¹ de *MOP* (figure 6a). Les mesures des poids sec de chair des plus grosses huîtres (2^e série) montrent une croissance nulle entre le 28^e et le 35^e jour d'affinage alors que les conditions de nourritures sont favorables (figure 6a) et que les autres lots présentent des croissances significatives (figure 6c). Cette évolution particulière pourrait traduire une ponte partielle parmi les 30 huîtres analysées. En effet, l'analyse des *PLG* de ce lot indique une baisse des protéines et des glucides tandis que les lipides ne varient pas entre ces deux dates. A l'opposé, les composants biochimiques des deux autres lots d'huîtres continuent d'augmenter pendant cette période. Cependant, les processus de maturation des gonades et les facteurs déclenchant la ponte chez *Crassostrea gigas* sont encore insuffisamment connus pour être introduits dans ce modèle.

3.4. Simulations

Suite à cette validation, le modèle peut être utilisé pour analyser certains processus liés à l'affinage contrôlé qui n'ont pas été pris en compte lors de l'expérimentation. Ainsi, l'effet négatif de la matière minérale en suspension sur la croissance des huîtres a pu être étudié grâce au modèle à l'aide de différents

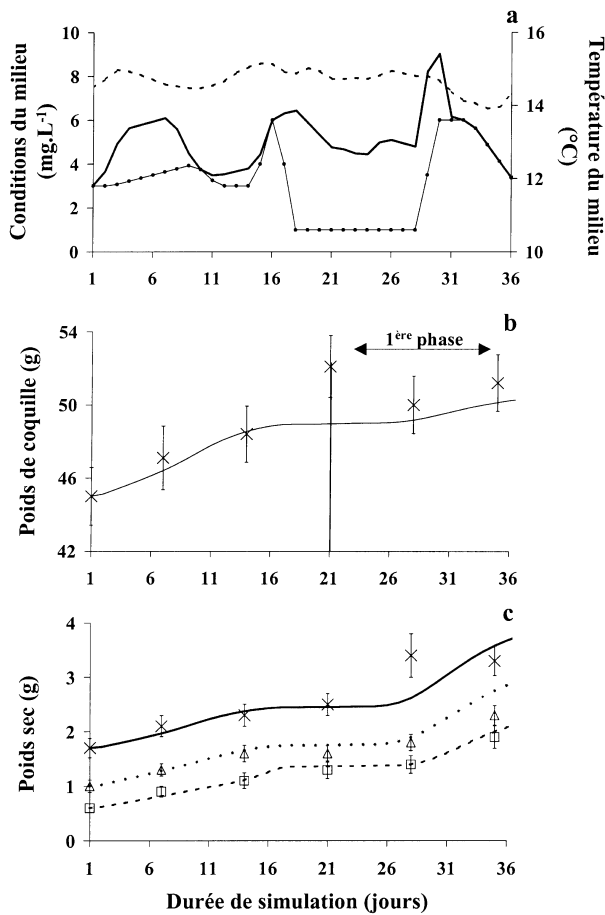


Figure 6. Validation du modèle sur 3 séries de données correspondant à des huîtres de poids initiaux différents (cf. *tableau VI*) : (a) variables forçantes en $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ de *MIP* (noir) et de *MOP* (tiret-point-tirets) et température en $^{\circ}\text{C}$ (tirets) ; (b) simulation (ligne continue) et observations \pm intervalle de confiance à 95% (croix) du poids de coquille (g), seule la 2^e série de données est représentée ; (c) simulations du poids sec de chair en g (*PSEC*) à partir de la 2^e (noir), 3^e (pointillés) et 4^e (tirets) série de données comparées aux observations (g de poids sec) \pm IC à 95% de la 2^e (croix), 3^e (triangles) et 4^e série (carrés).

Figure 6. Validation of the model, from 3 data sets corresponding to different initial oyster weights (cf. *table VI*): (a) driving functions used in the model, *PIM* (black) and *POM* (dash-dot-dash) in $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$, and temperature in $^{\circ}\text{C}$ (broken line); (b) simulated (continued line) and measured \pm 95% confidence interval (cross) shell weight (g). The 2^d data set only is represented; (c) simulation of dry weight evolution (*PSEC*, $\text{g}\cdot\text{ind}^{-1}$) for 2^d (black), 3^d (dotted line) and 4th data set (broken line) in comparison with observations (g of dry weight) \pm 95% CI of 2^d (cross), 3^d (triangle), and 4th data set (square).

scenarii. En premier lieu, la *figure 7a* illustre l'effet de turbidités chroniques croissantes sur l'évolution du poids sec. Les concentrations allant de 5 à 30 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ de *MIP*, sont fixées constantes sur la période d'affinage, et pourraient être engendrées par une mauvaise décantation dans les claires prévues à cet effet. La

MOP est toujours égale à 4 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$. Les résultats de croissance obtenus avec la simulation à 10 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ de *MIP* sont très proches de ceux observés avec la 1^{re} série de données et peuvent servir de référence. Au bout de 36 jours de simulation, une charge minérale de 30 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ entraîne une baisse de croissance de la chair sèche de 60% par rapport à une turbidité de 5 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (*figure 7a*). La simulation d'un pic de turbidité, pouvant être lié à un problème ponctuel de gestion hydraulique du polder ostréicole (*figure 7b*), provoque un arrêt de la croissance de l'huître (*figure 7c*). En effet, ces concentrations en *MIP* entraînent une diminution de la fraction organique ingérée qui affecte l'efficacité d'absorption (*figure 7d*). Une reprise de croissance s'effectue lorsque la concentration en *MIP* redescend en dessous de 35 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$, mais elle n'est pas suffisante pour rattraper la simulation de référence (*figure 7c*). Cependant, les effets négatifs de cet accident de turbidité sur la croissance des huîtres peuvent être corrigés par une augmentation de la *MOP* fournie aux huîtres. En effet, lors de l'accident de turbidité, une injection de *MOP* au 22^e jour, qui passe alors du simple (4 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) au double (8 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) (*figure 7b*), permet une reprise rapide de la croissance des individus (*figure 7c*). Cette reprise est liée à 2 processus : premièrement, l'augmentation de la consommation organique face à une consommation inorganique déjà importante, et deuxièmement, la régulation par les pseudofèces, qui permettent le rejet préférentiel des particules inorganiques. Ces 2 processus engendrent une diminution de la dilution de la *MOP* par la *MIP* dans le bol alimentaire. L'efficacité d'absorption, qui est directement liée à la fraction organique ingérée (Barillé et al., 1997b), s'en trouve plus rapidement rétablie par rapport à celle des individus pour lesquels la dilution reste importante (*figure 7d*). En effet, l'injection de *MOP*, d'une part, évite que l'efficacité d'absorption ne devienne nulle, puisqu'elle ne descend qu'à 0,36, et qu'ainsi les huîtres ne stoppent trop longtemps leur croissance (*figure 7c*). D'autre part, elle permet un retour plus rapide à une efficacité d'absorption maximale, ce qui, associé à la forte teneur en *MOP* engendre une croissance supérieure à celle simulée sans compensation (*figure 7c* et *d*). Les modifications des réponses physiologiques permettent alors de rattraper les croissances de référence, ce qui n'était pas possible sans l'injection de *MOP*.

De plus, nous avons étudié à l'aide des résultats de simulations, l'influence conjuguée de la *MIP* et de la *MOP* sur la croissance de chair sèche. Vingt conditions trophiques ont ainsi été testées, 5 niveaux de *MIP* (10, 20, 30, 40, 50 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) étant croisés avec 4 niveaux de *MOP* (1, 3, 5, 7 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$). Les simulations d'une durée de 36 jours ont été réalisées à partir d'un poids initial de 1 g de chair sèche. Les résultats confirment les effets négatifs des *MIP* sur la croissance (*figure 8*). Ainsi, pour des valeurs supérieures à 30 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ et des faibles concentrations en *MOP* (1 et 3 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$), les résultats des simulations se trouvent sous le plan

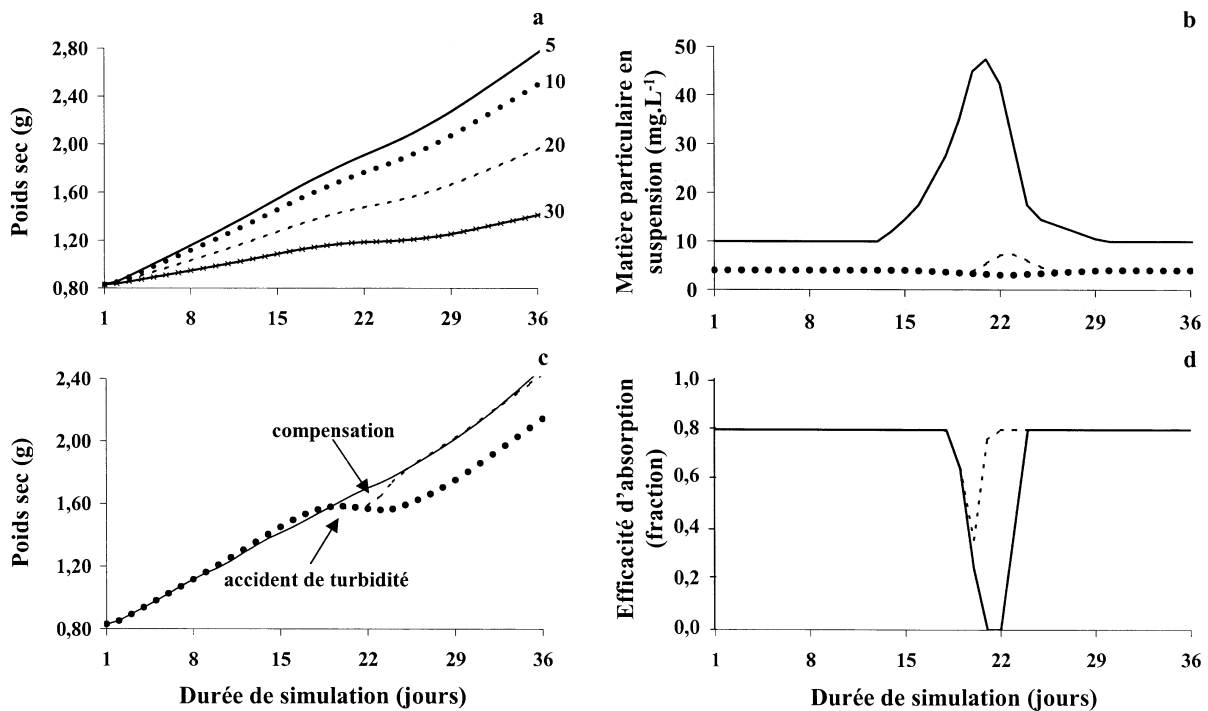


Figure 7. Effets de la matière en suspension sur la croissance de l'huître *Crassostrea gigas* : (a) effets de différentes teneurs en *MIP* : 30, 20, 10 et 5 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$; (b) variables forçantes ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) simulant une forte augmentation ponctuelle de turbidité (noir) qui est compensée (tirets) ou non (pointillés) par une injection de *MOP* ; (c) simulation de l'évolution du poids sec (g), correspondant à l'accident de turbidité, compensé (tirets) ou non (pointillés) par une injection de *MOP*. La simulation en pointillés est celle de référence (10 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ de *MIP* et 5 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ de *MOP*) ; (d) efficacité d'absorption (fraction), engendrée par l'accident de turbidité compensée (tirets) ou non (noir) par une injection de *MOP*.

Figure 7. Effects of suspended matter on *Crassostrea gigas* growth: (a) effects of different particulate inorganic matter (*PIM*) concentrations: 30, 20, 10 and 5 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$; (b) driving functions ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) simulating a punctual increase of turbidity (black), compensated (broken line) or not (dots) by an adjunction of *POM*; (c) simulated dry weight (g), corresponding to the punctual increase of turbidity compensated (broken line) or not (dots). Dotted line is the reference simulation (10 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ of *PIM* and 5 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ of *POM*); (d) absorption efficiency (fraction), due to the punctual increase of turbidity compensated (broken line) or not (dots).

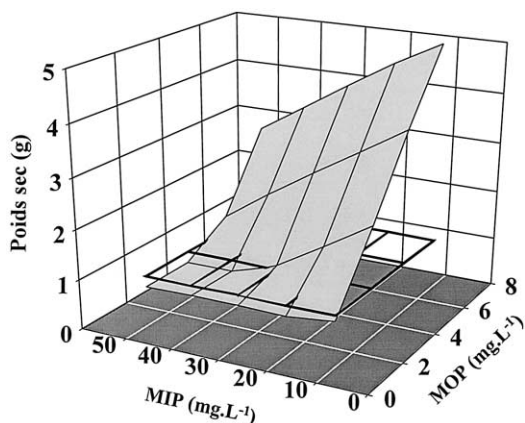


Figure 8. Simulation des effets conjugués de la matière organique particulaire (*MOP*) et de la matière inorganique particulaire (*MIP*), sur la croissance d'huîtres de 1g de poids sec initial (plan transparent), au 36^e jour.

Figure 8. Simulation of crossed condition of particulate organic matter (*POM*) and particulate inorganic matter (*PIM*) on the growth of oysters of 1 g initial dry weight (transparent plan), after 36 days.

horizontal représentant le poids initial de 1 g commun à toutes les conditions trophiques. A partir de 5 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ de *MOP* les résultats suggèrent une croissance quelles que soient les concentrations en *MIP*. Cependant, l'effet négatif de ces dernières demeure marqué. Finalement, on peut noter que pour des faibles concentrations en *MIP* et une concentration en *MOP* de 7 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$, le modèle surestime la croissance de chair sèche.

4. DISCUSSION

4.1. Régulation de l'ingestion

Face à ces modifications, le bivalve filtreur doit apporter les réponses lui permettant de faire face à ces changements. Pour Jørgensen (1990), ces réponses sont dictées par les propriétés physiques (température, viscosité) qui agissent sur les mécanismes ciliaires, et il n'existerait donc pas de régulation physiologique. Cette conception du fonctionnement d'un bivalve,

basée sur la seule la mécanique des fluides, est contestée par de nombreux auteurs (Foster-Smith, 1975 ; Winter, 1976 ; Bayne et al., 1987, 1989 ; Navarro et al., 1994 ; Bacon et al., 1998 ; Bayne, 1998). Ainsi, la régulation de l'ingestion des particules est souvent mentionnée comme l'une des réponses des bivalves filtreurs face aux variations de l'environnement. Cette régulation peut se faire à deux niveaux selon les espèces de bivalves (Bayne et Newell, 1983) et/ou selon les conditions plus ou moins riches du milieu : par la filtration d'une part, et par la production de pseudofèces d'autre part. La filtration peut diminuer lorsque la teneur en nourriture du milieu augmente, ce qui permet de maintenir plus ou moins constante l'ingestion. C'est le cas le plus courant chez les bivalves suspensivores (Winter, 1976). L'huître plate *Ostrea edulis*, nourrie avec un mélange de microalgues sans ajout de *MIP*, diminue sa filtration lorsque la *MOP* varie de 0,1 à 10 mg·L⁻¹ (Hutchinson et Hawkins, 1992). Si la filtration n'est pas régulée, la consommation est alors proportionnelle aux concentrations en nourriture du milieu et la régulation de l'ingestion se fait alors grâce au rejet de pseudofèces (Bricelj et Maalouf, 1984). Les résultats exposés dans la littérature semblent indiquer que *Crassostrea gigas* utilise ces deux types de régulations selon les conditions environnementales. Dans une gamme de très faibles charges minérales, l'huître régule sa filtration en fonction des concentrations en *MOP* obtenues à l'aide de culture de diatomées (Fiala-Médioni, 1983 ; Gerdes, 1983 ; Le Gall et Raillard, 1988). En milieu turbide (baie de Marennes-Oléron), Deslous-Paoli et al. (1987) trouvent une filtration sans variation significative en fonction des conditions du milieu (variant de 2,71 à 28,85 mg·L⁻¹ en *MIP* et de 0,5 à 2 µg·L⁻¹ en pigments totaux – chlorophylles et phéopigments) pour *Crassostrea gigas*. Les résultats expérimentaux de notre étude montrent que *C. gigas*, régule son ingestion par la production de pseudofèces, la filtration étant constante pour des conditions environnementales variant de 4 à 18 mg·L⁻¹ en *MOP* et de 15 à 55 mg·L⁻¹ en *MIP*.

4.2. Production de pseudofèces et sélection pré-ingestive

En plus de réguler l'ingestion, la production de pseudofèces permet le rejet préférentiel des particules inorganiques, qui sont consommées. Bien que le modèle utilisé dans cette étude ne contienne pas de loi spécifique à la sélection, ce processus y est tout de même intégré, via les lois de production de pseudofèces. En effet, la sélection pré-ingestive se traduit par les coefficients partiels des régressions linéaires multiples liés à la consommation inorganique, qui sont plus importants que ceux liés à la consommation organique. Ainsi, le rejet des particules dans les pseudofèces est le résultat de la sélection qui existe au niveau des branchies, et secondairement au niveau des palpes labiaux (Ward et al., 1998 ; Barillé et al., 2000).

Cette production de pseudofèces est une contrainte pour le procédé d'affinage contrôlé, puisqu'elle demande un nettoyage régulier des bassins, tous les 8 ou 15 jours. En effet, le procédé est développé avec une densité de 200 huîtres·m⁻² de clayette, qui peuvent être superposées sur 3 niveaux, ce qui permet une intensification du système d'affinage et un gain d'espace. En l'absence de sélection pré-ingestive, et compte tenu du mode de régulation de l'ingestion, l'optimisation du procédé consisterait à fixer l'apport de nourriture aux alentours du seuil de production des pseudofèces. Cependant, en regard de la variabilité des concentrations en matières minérales en suspension, qui est une réalité pour l'ensemble des exploitants du polder ostréicole, l'objectif d'un affinage sans pseudofèces n'est pas souhaitable. En effet, cette production ne doit pas être considérée comme une seule contrainte liée à la maintenance des claires, car elle permet au bivalve de réaliser une sélection pré-ingestive, augmentant ainsi la qualité des particules ingérées. Cette sélection, permet en effet le maintien d'une fraction organique ingérée élevée qui a pour conséquence une efficacité d'absorption maximale. En effet, dans les milieux naturels turbides, la *MIP* affecte de nombreux processus physiologiques du bivalve (Barillé et al., 1997b).

4.3. Effet de la matière minérale particulaire

Le modèle a alors permis de simuler l'effet de différentes teneurs en *MIP* sur les croissances, et ainsi d'analyser des processus qui n'avaient pas été pris en compte lors de l'expérimentation. Pour les fortes teneurs en *MIP*, pourtant inférieures d'un ordre de grandeur à celles que l'on peut rencontrer dans le milieu naturel, comme la baie de Bourgneuf (Haure et al., 1996), une diminution de la croissance est observée. Ceci s'explique par une absorption moins efficace, due à la dilution de la matière organique ingérée par la matière minérale, mais aussi, par la production de pseudofèces organiques, qui va augmenter avec le rejet des particules inorganiques, le mécanisme de sélection pré-ingestive n'étant pas efficace à 100%. De plus, à cette perte de matière organique s'ajoute une production de mucus (polysaccharides) assurant la cohésion des pseudofèces. La *MIP* est une variable connue pour altérer les performances de croissance des bivalves dans les écosystèmes conchylicoles turbides (Haure et al., 1996). Son action persiste donc à de faibles concentrations rencontrées dans les structures aquacoles du marais maritime. Cet effet négatif de la *MIP* met en avant le problème de la gestion hydraulique en amont de ces structures, les décantations successives ne permettant pas un maintien véritablement constant de ce facteur environnemental. Néanmoins, les simulations suggèrent que la ration actuellement utilisée en affinage contrôlé, de l'ordre de 4–5 mg de *MOP*·L⁻¹, permet une croissance de chair sèche même si la teneur en *MIP* atteint 50 mg·L⁻¹ (figures 7 et 8). Il apparaît tout de même nécessaire de gérer au mieux la qualité de l'eau qui alimente les bassins, même si une compensation est possible par une

injection de MOP (figure 7). En effet, bien que la diatomée *Skeletonema costatum* soit produite en grand volume grâce à l'existence de nappes d'eau salée souterraine, cette injection compensatoire a un coût qui pourrait être évité. Ceci suggère l'utilisation de cette eau souterraine en tant qu'eau d'alimentation, car elle permettrait d'avoir un milieu d'élevage très peu turbide (Muranaka et Lannan, 1984) et donc favorable aux croissances des mollusques. Des expériences préliminaires d'affinage contrôlé sur eau salée souterraine montrent des croissances significatives de *Crassostrea gigas*.

4.4. Choix de la diatomée *Skeletonema costatum*

Ce choix est en partie lié à la composition chimique de l'eau salée souterraine. En effet, *Skeletonema costatum* reste dominante par rapport aux autres espèces, en présence de fortes teneurs en ammoniacque et silicate de ce milieu (Robert, 1983). De plus, elle est dominante dans le milieu naturel en période automnale et hivernale, où les conditions climatiques sont les moins favorables aux cultures en extérieur (Hussenot et al., 1998). De par cette dominance sur eau souterraine et en conditions difficiles, une culture massive de *S. costatum* est plus simple à mettre en œuvre, tout au long de l'année, par rapport aux autres diatomées qui sont plus sensibles. Enfin, elle s'est révélée de bonne qualité pour la croissance de la palourde *Ruditapes philippinarum*, l'huître plate *Ostrea edulis* et l'huître creuse *Crassostrea gigas* (Baud et al., 1998). Cependant, il faut noter la vulnérabilité du procédé vis-à-vis des agents pathogènes (Baud et al., 1998), comme l'illustre l'arrêt de la croissance simulée à partir des 3 séries de données ayant permis la validation du modèle (figure 6), dû à la contamination de la culture par un protiste.

4.5. Répartition de l'énergie chez le bivalve

Enfin, l'élaboration du modèle a permis une analyse de la répartition de l'énergie chez le bivalve dans un environnement caractérisé par une grande richesse trophique. Dans ces conditions artificiellement favorables, le bilan énergétique est toujours positif. Ainsi, la croissance somatique est maximale, car limitée par un seuil, de telle sorte que l'accroissement de chair sèche résulte en grande partie de l'accumulation des réserves et de la constitution des gonades. Pour des huîtres adultes mises en conditions d'affinage contrôlé, la gamétogenèse apparaît comme un processus déterminant. Dans le modèle, son déclenchement est formulé en relation avec les observations biochimiques. Ceci limite le caractère prédictif du modèle pour des périodes d'affinage autres que novembre-décembre et février-mars. En effet, la tendance qui se dégage des résultats obtenus en hiver et au début du printemps, indique que plus la période d'affinage se rapproche de la période de ponte des huîtres dans le milieu naturel, plus l'évolution du compartiment réserves-gonades est rapide (Lubet, 1980 ; Muranaka et Lannan, 1984).

Néanmoins, ces deux périodes représentent des possibilités d'affinage privilégiées : l'hiver, en raison de considérations économiques liées aux ventes de fin d'année ; le début du printemps en relation avec le cycle biologique du bivalve (Lubet, 1980 ; Muranaka et Lannan, 1984 ; Soletchnik et al., 1997), le risque de ponte étant réduit par rapport à un affinage estival. Un des objectifs de l'affinage étant de favoriser la constitution des réserves plutôt que la production de gonades, il s'avère nécessaire de contrôler les différents stades de maturation de l'huître de manière à assurer une qualité homogène du produit. Cependant, trop peu de travaux portent sur la gamétogenèse chez *Crassostrea gigas*, pour réaliser une modélisation aussi détaillée que celle qui traite de l'alimentation. La répartition de l'énergie liée aux différentes phases de la gamétogenèse, constitue un axe de recherche à développer. Ainsi, la relation entre croissance coquillière et les deux phases identifiées dans ce travail, comme la mise en place des gonades et leur maturation, nécessiterait la compréhension des processus mis en jeu. Le retour à l'expérimentation semble donc indispensable pour l'élaboration d'un modèle déterministe aux propriétés prédictives accrues.

Remerciements. Ce travail a pu être réalisé grâce au soutien financier de la région Pays-de-la-Loire, accordé par le Syndicat mixte pour le développement aquacole en Pays-de-la-Loire, permettant une collaboration entre le Laboratoire de biologie marine de la faculté de Nantes et la station Ifremer de Bouin.

Références

- Afnor, 1985. Norme française huître creuse. Dénomination et classification, NF V 45 056.
- Bacon, G.S., MacDonald, B.A., Ward, J.E., 1998. Physiological responses of infaunal (*Mya arenaria*) and epifaunal (*Placopecten magellanicus*) bivalves to variation in the concentration and quality of suspended particules. I. Feeding activity and selection.. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 219, 105–125.
- Barillé, A.L., 1996. Contribution à l'étude des potentialités conchylicoles du Pertuis Breton. thèse de doctorat. Université Marseille-II, Marseille.
- Barillé, L., Prou, J., Héral, M., Bougrier, S., 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., Bougrier, S., Geairon, P., Robert, J.M., 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., Héral, M., Barillé-Boyer, A.L., 1997. Modélisation de l'écophysiologie de l'huître *Crassostrea gigas* dans un environnement estuarien. Aquat. Living Resour. 10, 31–48.
- Barillé, L., Prou, J., Héral, M., Razet, D., 1997. Effects of high natural seston concentrations on the feeding, selec-

- tion and absorption of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 212, 149–172.
- Barillé, L., Haure, J., Cognie, B., Leroy, A., 2000. Variation in pallial organs and eulatero-frontal cirri in response to high particulate matter concentrations in the oyster *Crassostrea gigas*. Can. J. Fish. Aquat. Sc. 57, 837–843.
- Barillé-Boyer, A.L., Haure, J., Baud, J.P., 1997. L'ostréiculture en Baie de Bourgneuf. Relation entre la croissance des huîtres *Crassostrea gigas* et le milieu naturel : synthèse de 1986 à 1995 Rapp. Ifremer DVR/RA/RST/97–16.
- Baud, J.P., 1988. Mise au point d'une stratégie de grossissement intensif en nurserie de palourdes (*R. philippinarum*) et de l'huître (*C. gigas*) dans la région de la baie de Bourgneuf. Rapp. Ifremer DVR-88-031-RA/Bouin.
- Baud, J.P., Brisset E., Cardinal M., 1995. Affinage contrôlé en bassin de l'huître creuse *Crassostrea gigas*. Rapp. Ifremer, RIDV-95-RA/Bouin.
- Baud, J.P., Champion, E., Haure, J., 1998. Faisabilité d'élevage polyvalent intensif en marais. In : Hussenot, J., Buchet, V. (Eds.), Marais maritimes et Aquaculture. Actes Coll., Ifremer, Brest, pp. 264–265.
- Bayne, B.L., Newell, R.C., 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In : Wilburg, K.M., Saleuddin, S.M. (Eds.), The Mollusca. Academic Press, Londres, pp. 407–515.
- Bayne, B.L., Hawkins, A.J.S., Navarro, E., 1987. Feeding and digestion by the mussel *Mytilus edulis* in mixtures of silt and algal cells at low concentrations. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 11, 1–22.
- Bayne, B.L., Hawkins, A.J.S., Navarro, E., Iglesias, J.I.P., 1989. Effects of seston concentration on feeding, digestion and growth in the mussel *Mytilus edulis*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 55, 47–54.
- Bayne, B.L., 1998. The physiology of suspension feeding by bivalve molluscs: an introduction to the Plymouth "TRO-PHEE" workshop. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 219, 1–19.
- Blachier, P., Cartron, B., Guilbaud, Y., Huet, T., Machefaux, L., Oudot, G., Prenveille, C., Zanette, Y., 1998. Affinage de l'huître creuse (*Crassostrea gigas*) en marais maritimes : bilan de 4 années d'expérimentation au CREAA. Actes Coll. Marais maritimes et Aquaculture, Rochefort, pp. 79–88.
- Bligh, J.G., Dyer, W.F., 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. Can. J. Biochem. Physiol. 37, 911–917.
- Bougrier, S., Geairon, P., Deslous-Paoli, J.M., Bacher, C., Jonquière, G., 1995. Allometric relationships and effects of temperature on clearance and oxygen consumption rates of *Crassostrea gigas* (Thunberg). Aquaculture 134, 143–154.
- Bougrier, S., Collet, B., Geairon, P., Geffard, O., Héral, M., Deslous-Paoli, J.M., 1998. Respiratory time activity of the Japanese oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). J. Exp. Biol. Ecol. 219, 205–216.
- Bricelj, V.M., Maalouf, R.E., 1984. Influence of algal and suspended sediment concentrations on the feeding physiology of the hard clam *Mercenaria mercenaria*. Mar. Biol. 84, 155–165.
- Chapelle, A., 1991. Modélisation d'un écosystème marin côtier soumis à l'eutrophisation : la baie de Vilaine (Sud Bretagne), Étude du phytoplancton et du bilan en oxygène, thèse de doctorat. Université Pierre-et-Marie-Curie, Paris.
- Dame, R.F., 1976. Energy flow in intertidal oyster population. Estuar. Coast. Mar. Sci. 4, 243–253.
- Daou, R., Gouletquer, P., 1988. Effet de la turbidité sur les palourdes *Ruditapes philippinarum* (Adams and Reeves) : croissance, mortalité, effort de reproduction, composition biochimique. Océanis 14, 375–389.
- De Hoop, B.J., Herman, P.M.J., Scholten, H., Soetaert, K., 1989. SENECA, 1.5 : manual. A simulation environment for ecological application. Netherlands Institute of Ecology, Yerseke.
- Deslous-Paoli, J.M., Héral, M., Gouletquer, P., Boromthananat, W., Razet, D., Garnier, J., Prou, J., Barillé, L., 1987. Évolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. Océanis 13, 575–579.
- Dubois, F., Gilles, X.A., Hamilton, J.K., Rebecs, P.A., Smith, F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Analyt. Chem. 28, 350–356.
- Fiala-Médioni, A., Copello, M., Colomines, J.C., 1983. Relations trophiques entre huître et milieu : influence de la concentration et de la taille des particules. Actes Coll. Bases biologiques de l'aquaculture, Montpellier, pp. 63–74.
- Foster-Smith, R.L., 1975. The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* (L.), *Cerastoderma edule* (L.), *Venerupis pullastra* (Montagu). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 17, 1–22.
- Gerdes, D., 1983. The pacific oyster *C. gigas*. Part I. Feeding behaviour of larvae and adult. Aquaculture 31, 195–219.
- Haure, J., Sauriau, P.G., Baud, J.P., 1996. Effets du vent sur la remise en suspension particulière en baie de Bourgneuf : conséquences sur la croissance de *Crassostrea gigas*. J. Rech. Océanogr. 11, 21–30.
- Hildreth, D.I., Crisp, D.J., 1976. A corrected formula for calculation of filtration rate of bivalve molluscs in an experimental flowing system. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 56, 111–120.
- Hussenot, J., Brossard, N., Lefebvre, S., 1998. Mise au point d'un enrichissement de l'eau de mer pour produire en masse des microalgues diatomées comme fourrage pour les huîtres affinées ou stockées en claires. In : Hussenot, J., Buchet, V. (Eds.), Marais maritimes et Aquaculture. Actes Coll., Ifremer, Brest, pp. 107–115.
- Hutchinson, S., Hawkins, L.E., 1992. Quantification of the physiological responses of the European flat oyster *Ostrea edulis* L. to temperature and salinity. J. Moll. Stud. 58, 215–226.
- Jørgensen, C.B., 1990. Bivalves filter-feeding: Hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology. Olsen and Olsen, Fredensborg.

- Kobayashi, M., Hofmann, E.E., Powell, E.N., Klinck, J.M., Kusaka, K., 1997. A population dynamics model for the Japanese oyster, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture* 149, 285–321.
- Le Gall, J.L., Raillard, O., 1988. Influence de la température sur la physiologie de l'huître *Crassostrea gigas*. *Oceanis* 16, 603–608.
- Le Moine, O., Geairon, P., Razet, D., Soletchnik, P., Faury, N., Taillade, S., Gouletquer, P., 1998. Optimisation de l'affinage en claires traditionnelles par complémentation en phytoplancton « fourrage ». *Acte Coll. Marais maritimes et Aquaculture, Rochefort*, pp. 116–123.
- Lowry, O.H., Rosebrough, N.I., Farrand, A.L., Randall, R.J., 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* 193, 263–275.
- Lubet, P., 1980. Influence des facteurs externes sur la reproduction des lamellibranches. *Océanis* 6, 469–489.
- Maurer, D., Borel, H., 1986. Croissance, engraissement, et cycle sexuel de *Crassostrea gigas* dans le bassin d'Arcachon : comparaison des huîtres âgées de un et deux ans. *Haliotis* 15, 125–134.
- Moreau, C., 1996. Des eaux souterraines salées en baie de Bourgneuf pour la production de microalgues en aquaculture : l'azote ammoniacal, le fer et le manganèse dissous, causes de la variabilité de la fertilité potentielle pour 3 diatomées tests, thèse de doctorat. Université de Nantes, Nantes.
- Mornet, C., 1997. Influence de la température sur l'affinage de l'huître creuse *Crassostrea gigas*. *Rapp. ENITIAA*. Université de Nantes, Nantes.
- Muranaka, M.S., Lannan, J.E., 1984. Broodstock management of *Crassostrea gigas*: environmental influences on broodstock conditioning. *Aquaculture* 39, 217–228.
- Navarro, E., Iglesias, J.I.P., Ortega, M., Larrexea, X., 1994. The basis for a functional response to variable food quantity and quality in cockles *Cerastoderma edule* (Bivalvia, Cardiidae). *Physiol. Zool.* 67, 468–496.
- Powell, E.N., Hofmann, E.E., Klinck, J.M., Ray, S.M., 1992. Modeling oyster populations. I. A commentary on filtration rate. Is faster always better? *J. Shellfish Res.* 11, 387–398.
- Robert, J.M., 1983. Fertilité des eaux des claires ostéicoles et verdissement : utilisation de l'azote par les diatomées dominantes, thèse de doctorat. Université de Nantes, Nantes.
- Shpigel, M., Barber, B.J., Mann, R., 1992. Effects of elevated temperature on growth, gametogenesis, physiology, and biochemical composition in diploid and triploid Pacific oysters, *Crassostrea gigas* Thunberg. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 161, 15–25.
- Soletchnik, P., Razet, D., Geairon, P., Faury, N., Gouletquer, P., 1997. Écophysiologie de la maturation sexuelle et de la ponte de l'huître creuse *Crassostrea gigas* : réponses métaboliques (respiration) et alimentaires (filtration, absorption) en fonction des différents stades de maturation. *Aquat. Living Resour.* 10, 177–185.
- Turpin, V., Robert, J.M., 1998. Fertilité potentielle des eaux des claires ostréicoles de la région de Marennes-Oléron pour *Haslea ostrearia* Simonsen en période d'affinage des huîtres. *Acte Coll. Marais maritime et Aquaculture, Rochefort*, pp. 97–106.
- Van Haren, R.J.F., Kooijman, S.A.L.M., 1993. Application of a dynamic energy budget model to *Mytilus edulis* (L.). *Neth. J. Sea Res.* 31, 119–133.
- Ward, J.E., MacDonald, B.A., 1997. Pre-ingestive feeding of two sub-tropical bivalves (*Pinctada imbricata* and *Arca zebra*): responses to an acute increase in suspended sediment concentration. *Bull. Mar. Sci.* 59, 218–231.
- Ward, J.E., Levinston, J.S., Shumway, S.E., Cucci, T., 1998. Particules sorting in bivalves: in vivo determination of pallial organs of selection. *Mar. Biol.* 131, 283–292.
- Winter, J.E., 1976. A critical review on some aspects of filter-feeding in lamellibranchiate bivalves. *Haliotis* 7, 71–87.
- Yonge, C.M., 1936. The evolution of the swimming habit in the Lamellibranchia. *Mém. Mus. R. Hist. Nat. Belg.* 3, 77–100.