

Cette communication ne peut être citée sans l'autorisation préalable des auteurs

Conseil International
pour l'Exploration de la Mer

C.N. 1980 / K. 11
Comité des mollusques et crustacés

Transoïsul

Valeurs caloriques de la chair de l'huître
Crassostrea gigas Thunberg : estimation directe
et biochimique

par

J.M. DESLOUS-PAOLI * et M. HERAL *

 THÜNEN
Digitalization sponsored
by Thünen-Institut

RESUME : Une étude énergétique par microcalorimétrie et par dosages biochimiques du cycle annuel de Crassostrea gigas montre les différences existant entre les deux méthodes. La teneur énergétique moyenne de la chair sèche sans cendre est de $4,89 \text{ kcal gr}^{-1}$. Un coefficient de conversion des lipides ($8,63 \text{ kcal-gr}^{-1}$) a été déterminé. Cette étude met en évidence que la reproduction est la cause d'une perte d'énergie (de 53 % à 63 %) pour les huîtres de plus d'un an. L'augmentation de la teneur énergétique nécessaire à la croissance est plus importante chez les jeunes huîtres et est très supérieure à celle perdue pour la reproduction.

ABSTRACTS : Caloric values of the ash-free dried soft parts of Crassostrea gigas have been characterized, according to season using a microcalorimeter and biochemical composition. This study shows the difference between the two methods. A conversion factor ($8,63 \text{ kcal-gr}^{-1}$) has been determined for lipid of pacific oyster. This work shows that reproduction implies a loss of energy (53 % to 63 %) for non juvenil oysters. The increase of energetic level necessary to growth is more important for juvenil oysters and is upper than what is lost for reproduction.

Nous remercions J. MARCHAND du laboratoire de biologie marine de l'Université de Nantes pour l'aide qu'elle nous a apporté dans les dosages microcalorimétrique.

* I.S.T.P.II. labo de cultures marines, Mus de Loup, 17390 LA TREMBLADE

Introduction :

La détermination des besoins énergétiques d'organismes ainsi que les transferts d'énergie dans un écosystème prennent de plus en plus d'importance dans les études de nutrition. Dans le bassin de Marennes-Oléron le suivi de différentes populations d'huîtres est mené dans cette optique en liaison avec la quantité de nourriture disponible pour les mollusques (HERAL, 1977). Nous tenterons, dans cette note d'étudier l'évolution de la teneur énergétique de la chair de Crassostrea gigas Thunberg de juin 1979 à février 1980, en fonction de l'âge du lieu d'élevage dans le bassin de Marennes-Oléron et de l'état physiologique des huîtres.

Deux voies d'approches permettent d'appréhender la teneur calorique d'organismes :

- la méthode directe par bombe micro calorimétrique.
- la méthode indirecte par analyse de la biochimie de l'organisme étudié et l'utilisation de coefficients de conversion classiquement admis.

Il est regrettable, comme le signale Beukema et De Bruin (1979), que les deux méthodes ne soient que rarement utilisées simultanément. Les données, extrapolées à partir des analyses biochimiques, n'étant pas vérifiées par la méthode directe, peuvent, dans certains cas, entraîner un biais non négligeable. Dans cette note, nous essayerons de vérifier, pour les mollusques marins, la validité des coefficients de conversion communément employés : $9,45 \text{ cal-mg}^{-1}$ pour les lipides, $4,1 \text{ cal-mg}^{-1}$ pour les sucres et $5,65 \text{ cal-mg}^{-1}$ pour les protéines (Brody 1945). L'évolution de la valeur de ces coefficients au cours de l'année sera suivie en fonction de l'état physiologique de Crassostrea gigas.

Matériel et méthode :

Cette étude porte sur trois lots d'huîtres dont 2 sont placés sur un parc ostréicole en zone intertidale (bassin de Marennes-Oléron) et un en claire :

- (1) 1 lot d'huîtres captées en été 1977 et mis en casiers surélevés à la densité de 320 par m^2 depuis le mois de janvier 1979 sur le banc de Dagnas (Fig 1)

.../...

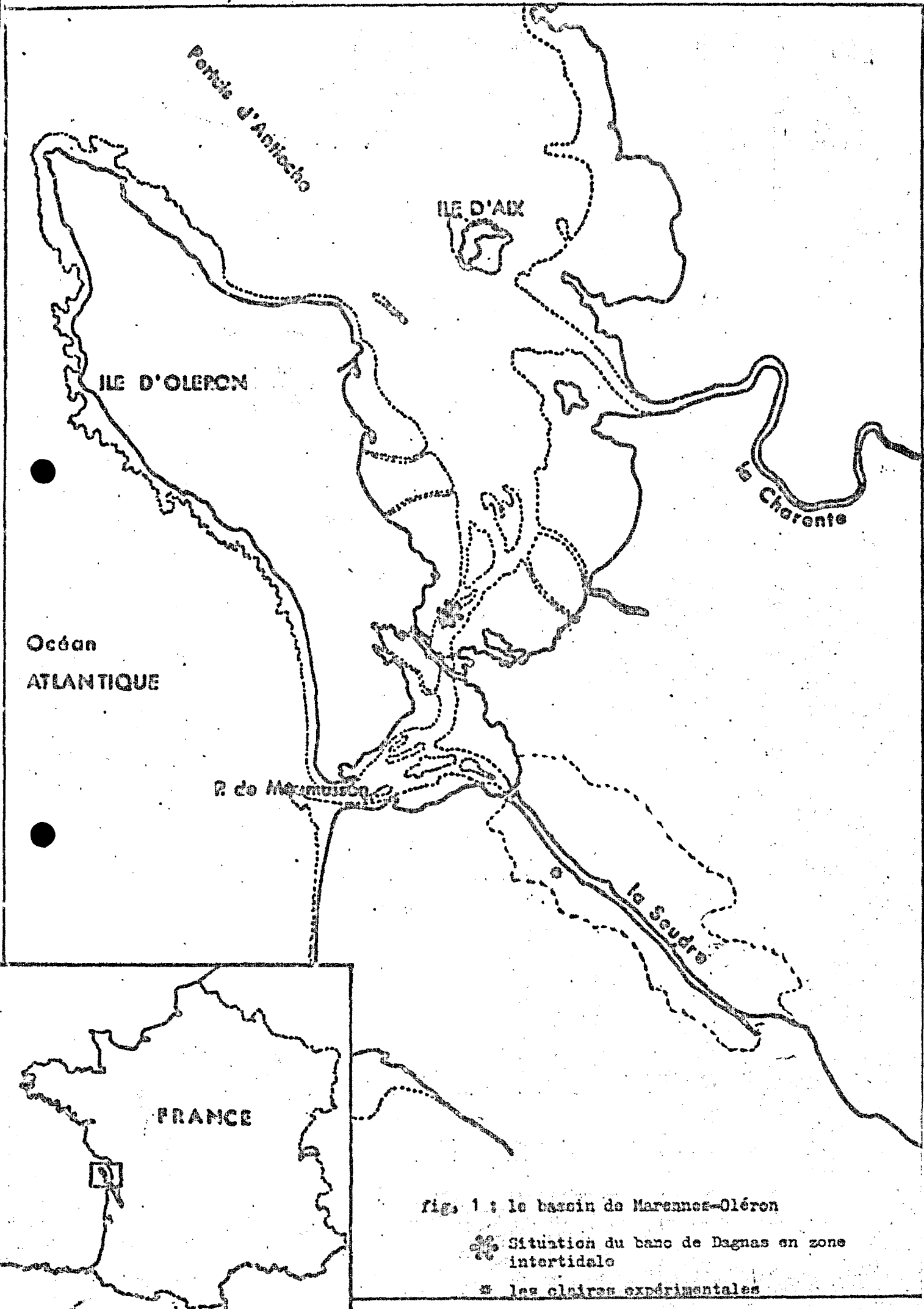


Fig. 1 : le bassin de Marennes-Oléron

- ✕ Situation du banc de Dagnas en zone intertidale
- les claires expérimentales

- (2) 1 lot d'huîtres captées en été 1978 sur ardoise et placées sur leur collecteur dans les mêmes conditions que le lot (1). Elles sont détroquées et mises en casier en septembre 1979.

- (3) 1 lot d'huîtres sauvages de 3 à 5 ans du gisement d'Aytré (La Rochelle) placées en claire à la densité de 3 au m² début juin 1979 selon la tradition des ostréiculteurs. (Grelon 1978).

Les analyses sont faites sur 5 huîtres par échantillon tous les 2 mois, ainsi qu'avant et après la reproduction. La chair est séchée à l'étuve à 60°C pendant 72 heures (Giese, 1967 ; Ranchor, 1976 ; Beukema et De Ruin, 1977) après congélation. Nous ne dépassons pas 60°C pour ne pas induire de perte de matériel volatil, en particulier d'acides gras. Pour les poids de cendre, la chair sèche est brûlée dans un four à moufle à 480°C pendant 24 heures (Walne et Mann, 1975). Les analyses biochimiques sont faites sur chaque individu séché et broyé finement au mortier. Les protéines sont dosées par la méthode de Lowry et ali (1951) les sucres par la méthode de Dubois et ali (1956) et les lipides, extraits par un mélange chloroforme - méthanol (Bligh et Dyer, 1959) sont déterminés par pesées. Tous les résultats sont exprimés en pourcentage de matière sèche sans cendre.

La teneur énergétique est définie par 5 mesures microcalorimétriques d'un mélange homogène à proportion égale des 5 huîtres broyées par échantillon. (Salonen et ali, 1976 ; Thayer et ali, 1973 ; Rodhouse, 1978). Elle est déterminée en fonction des sexes avant la ponte :

- lot 1 : pour les huîtres captées en 1977 les ♀ et les ♂ sont dosés séparément.
- lot 2 : l'échantillon de 5 huîtres utilisées pour faire le dosage est composé essentiellement de ♂.
- lot 3 : l'échantillon d'huîtres de claire dosé se compose de 4 ♀ et 1 ♂.

Trois mesures des lipides après extractions et 3 mesures de la matière délipidée sont faites pour chaque échantillon du lot (1) d'huîtres captées en 1977. Pour chaque mesure, on brûle des pastilles compactées de 10 à 30 mg dans un microcalorimètre Phillipon (1964) dont les micro-bombes ont été étalonnés à l'acide benzoïque.

Résultat :

Teneur en cendres :

Les trois lots d'huîtres présentent une augmentation importante de leur poids de cendre (fig 2) juste après la période de la ponte. Mais, tandis que les 2 lots intertidaux restent à un palier de 16 %, la teneur en matière minérale redescend chez le lot de claire, jusqu'à 10 %. Le pourcentage de cendre déterminé après la combustion dans la micro-bombe est en moyenne 80 % de celui décrit plus haut. Ce déficit de 20 % semble en partie dû à la décomposition des sels minéraux (Paine, 1966 ; Salonen et ali, 1976). L'énergie dégagée par la crémation de carbone inorganique induirait une erreur d'environ 1,5 % (Salonen et ali, 1976). Thayer et ali, 1973 démontrent qu'il existe une différence entre la valeur énergétique d'un échantillon décalcifié et celle d'une chair normale. Nous négligerons cette correction car elle est largement compensée par les 2 à 3 % d'eau résiduelle liée à la chair séchée à 60°C (Beukema et De Bruin, 1979

Biochimie :

L'évolution des constituants biochimiques globaux chez les 2 lots intertidaux est relativement parallèle (fig 3), seule la teneur en lipide avant la ponte est inférieure chez les huîtres les plus jeunes. Parallèlement à une teneur moindre en protéine, le lot de claire semble plus riche en sucres après la ponte.

Si les femelles du lot (1) sont plus riches en lipides sans doute lié à l'abondance des oeufs, les mâles sont plus chargés en sucres et principalement en glycogène (Deslous-Paoli, en préparation) (fig 3 a).

La somme des trois principaux composants biochimiques par rapport à la chair sèche sans cendre varie entre 63,1 % et 84,2 % (moyenne 70,7 % s = 4,9). Ce déficit de 30 % est lié aux méthodes biochimiques utilisées qui ne dosent pas les éléments structuraux, et aux 2 à 3 % d'eau résiduelle. Beukema et De Bruin, (1977) expliquent 94 % de la chair sèche sans cendre, mais ils utilisent pour le dosage des protéine la méthode du micro-Kjeldal et le facteur de conversion Azote-protéine (6,25). Ils obtiennent ainsi des valeurs protéiques supérieures de 10 à 20 % à celles obtenues par la méthode de Lowry (Giese, 1967) ce qui est principalement dû à la conversion de l'Azote non protéique en protéine.

.../...

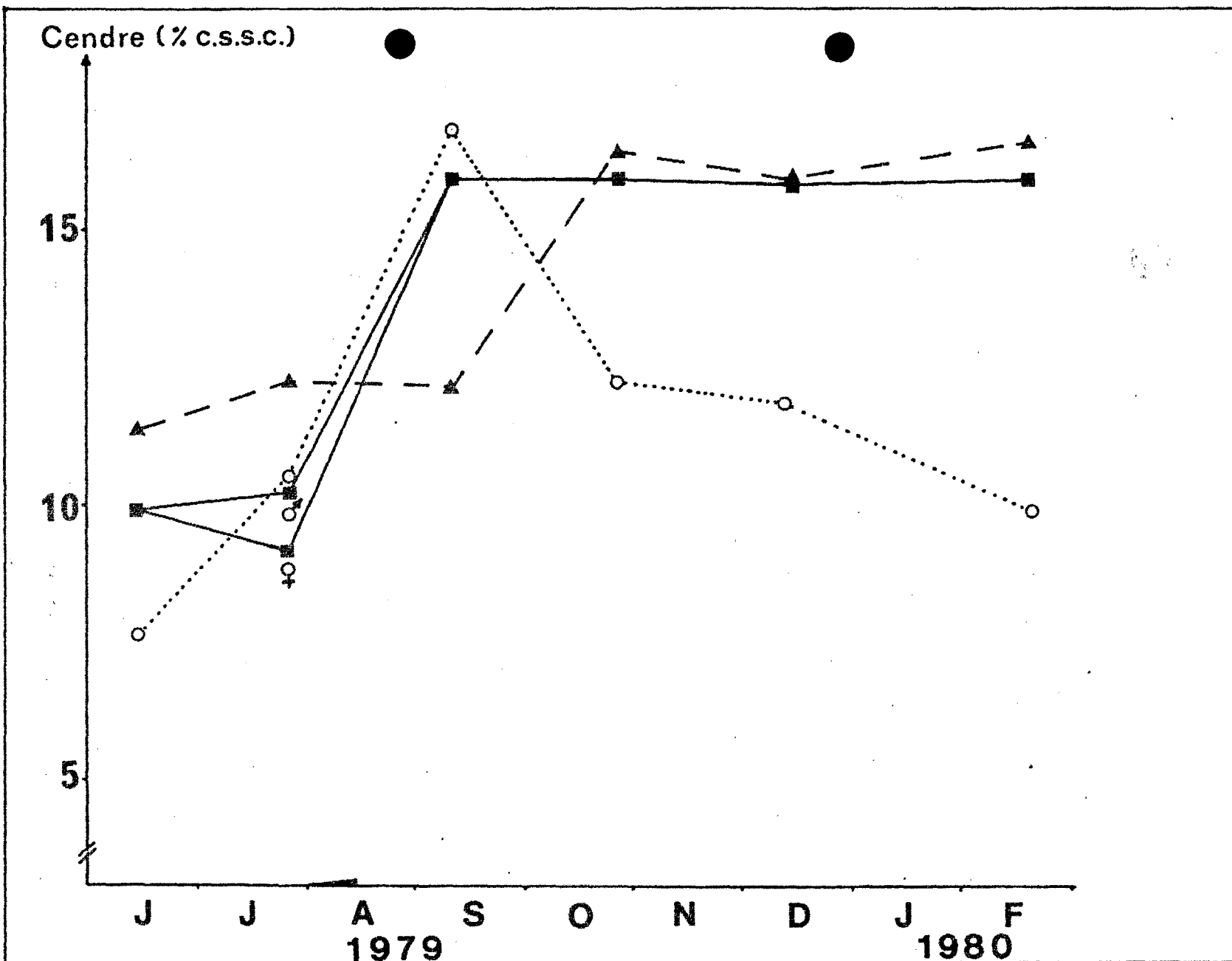


fig. 2 : Evolution de la teneur en cendre en % de chair sèche sans cendre (CSSC)

- lot 1 : H. captées en 1977 élevées sur parc
- ▲ lot 2 : H. captées en 1978 élevées sur parc
- lot 3 : H. sauvages élevées en claire.

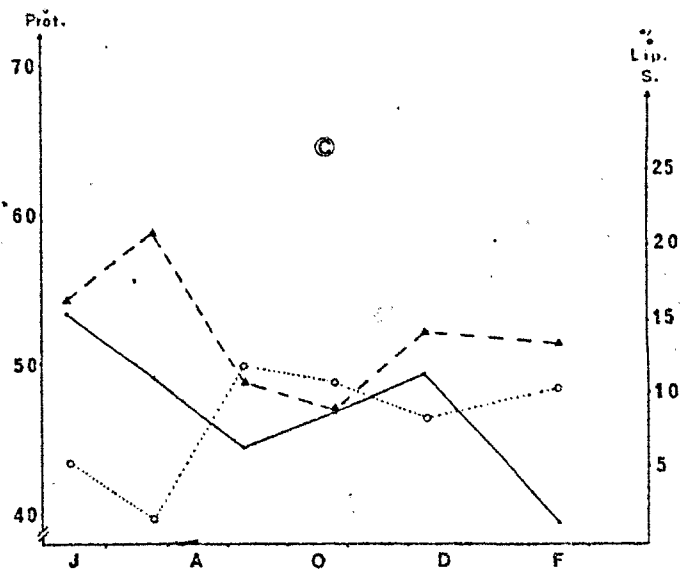
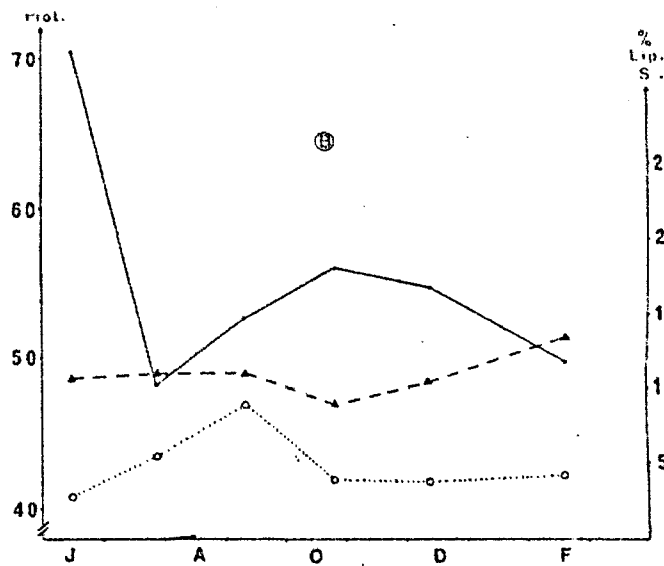
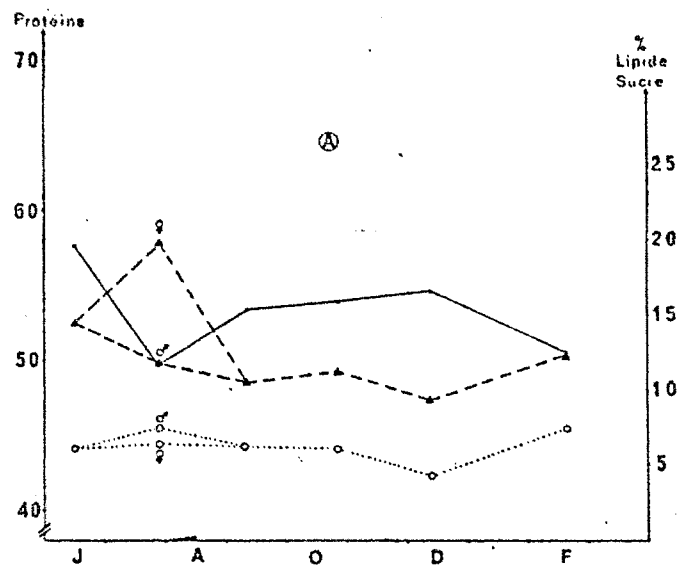


fig. 3 : Evolution de la teneur des différents composés biochimiques en % CSSC :

Protéine (—), lipide (---), sucres (-o-).

A : lot 1 : huîtres captées en 1977 élevées sur parc.

B : lot 2 : huîtres captées en 1978 élevées sur parc.

C : lot 3 : huîtres sauvages élevées en claire.

Energie :

La valeur énergétique mesurée des 3 lots montrent une augmentation avant la ponte et une décroissance plus ou moins importante après (fig 4). Contrairement à Beukema et De Bruin (1979) les valeurs calculées à partir de la biochimie sont inférieures à celles mesurées directement.

Pour le lot (1) d'huîtres captées en 1977 nous n'obtenons pas de différences énergétiques en fonction des sexes pour les valeurs mesurées (5,39 cal-mg⁻¹ pour les mâles et 5,40 cal-mg⁻¹ pour les femelles) (fig 4 A). Par contre les valeurs obtenues à partir de la biochimie montrent une différence notable (4,23 cal-mg⁻¹ pour les mâles et 4,94 cal-mg⁻¹ pour les femelles) principalement due aux fortes teneurs en lipides des femelles ovigères. La faible valeur calculée avant la ponte pour le lot (2) d'huîtres captées en 1978 est due au fait que cet échantillon ne comportait que des mâles. Cette valeur correspond bien à celle calculée pour les mâles du lot 1. Malgré cela, la valeur mesurée directement montre l'augmentation déjà décrite avant la ponte. La composition de l'échantillon d'huître de claire (4 ♀ et 1 ♂) dosé avant la ponte donne des valeurs proches de celles obtenues tant par la méthode indirecte que par la méthode directe, pour l'échantillon de ♀ du lot 1.

Les coefficients moyens obtenus pour les lipides et la matière sèche délipidée sont respectivement de 8,63 cal-mg⁻¹ (s = 0,48 n = 7) et 5,71 cal-mg⁻¹ (s = 0,86 n = 6). Les valeurs obtenues à partir de ces coefficients mesurés ne sont pas statistiquement différentes (méthode des mesures appareillées, test t n = 7 - $\frac{\bar{d}\bar{x}}{S_{d\bar{x}}} = 1,219$) de celles obtenues en utilisant les coefficients de Brody (1945) (tableau 1)

Il est cependant nécessaire de noter que les coefficients mesurés tant pour les lipides que pour la matière sèche délipidée varie de façon importante au cours de l'année (Tableau 2).

.../...

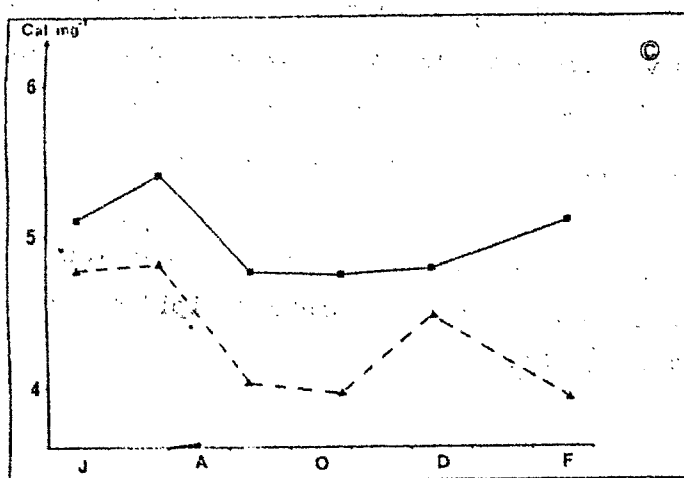
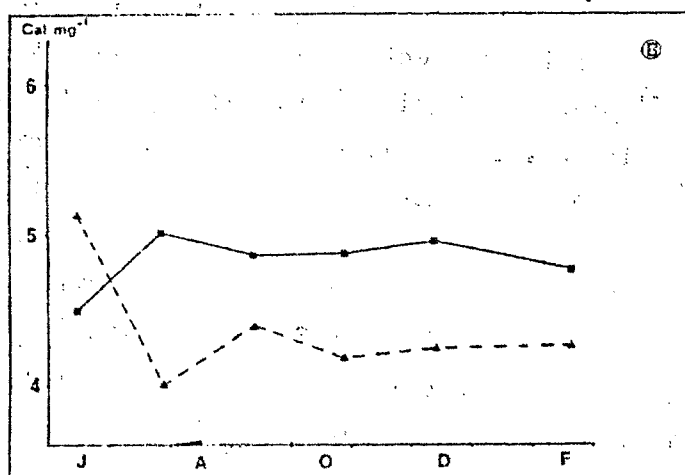
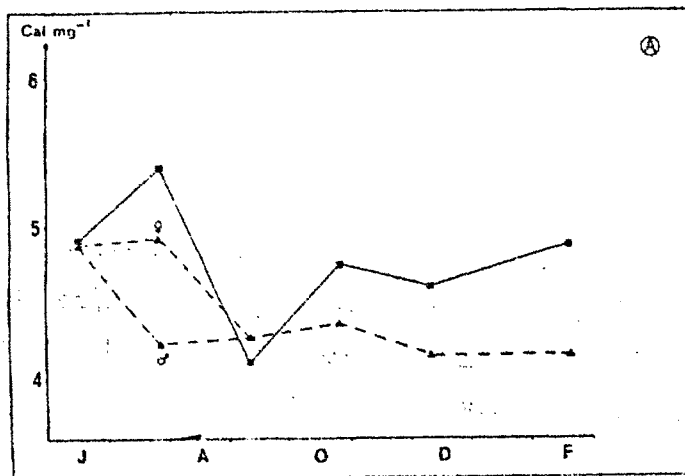


Fig. 4 : Evolution de la teneur énergétique de Crassostrea gigas au cours du temps et en fonction des sexes. Valeurs mesurées au microcalorimètre (■), valeurs calculées à partir de la biochimie coef. de Brody (1945) (▲).

A : lot 1 : huîtres captées en 1977 élevées sur parc

B : lot 2 : huîtres captées en 1978 élevées sur parc

C : lot 3 : huîtres sauvages élevées en claire

Tableau 1 : teneurs énergétiques mesurées et calculées par différents coefficients de conversion pour les huîtres captées en 1977 (lot 1)

Date	teneur énerg. calculée par le coef. de Brody cal-mg ⁻¹	teneur énerg. calculée par le coef. moyen mesuré cal-mg ⁻¹	teneur énerg. calculée par les coef. par échant. cal-mg ⁻¹	teneur énerg. mesurée cal-mg ⁻¹
25.6.1979	4,88	4,86	4,48	4,91
7.8.1979	4,23 4,94	4,25 4,89	4,68 5,29	5,39 5,40
11.9.1979	4,26	4,28	3,96	4,11
22.10.1979	4,35	4,45	-	4,75
18.12.1979	4,14	4,14	4,78	4,60
19.2.1980	4,14	4,35	4,65	4,87

Tableau 2 : évolution annuelle de la teneur énergétique des lipides et de la matière sèche délipidée de C. gigas

Date	Coef. lip : cal-mg ⁻¹	Coef. Mar. sèche délipidé sans cendre : cal-mg ⁻¹
26.6.1979	8,77	5,04
7.8.1979	8,60 8,55	6,41 4,78
11.9.1979	9,38	5,00
22.10.1979	8,34	-
18.12.1979	8,94	6,71
19.2.1980	7,85	6,35

Les pourcentages moyens de la valeur mesurée directement expliquée par les valeurs calculées à partir des différents coefficients sont :

89,3 % s = 8,9 avec les coefficients de Brody (1945)

90,0 % s = 8,5 avec les coefficients moyens mesurés.

95,3 % s = 5,9 avec les coefficients mesurés par échantillons.

La quantité d'énergie perdue à la reproduction est très importante pour les huîtres âgées qu'elles soient intertidales ou en claire. Par contre la reproduction n'utilise qu'une faible quantité d'énergie chez les huîtres jeunes. Après la ponte on constate une perte d'énergie et de matière sèche que pour le lot 1 et le lot 2, alors qu'il y a accumulation chez les huîtres de claire tant en matière qu'en énergie (tableau 3).

Tableau 3 : évolution de la masse de chair sèche moyenne et de la quantité d'énergie totale mesurée pour les 3 lots d'huître pendant la période considérée.

lot 1				lot 2				lot 3			
Date	P. sec sans cendre gr	Kcal		P. sec sans cendre gr	Kcal			P. sec sans cendre gr	Kcal		
12.2.1979	0,22	1,07		0,01	0,05			-	-		
26.6.1979	1,45	7,12		0,12	0,56			1,22	6,23		
7.8.1979	1,81	9,76		0,64	3,21			1,74	9,40		
11.9.1979	0,87	3,56		0,62	2,99			0,92	4,40		
22.10.1979	0,76	3,59		0,57	2,77			1,49	7,08		
18.12.1979	0,67	3,10		0,54	2,67			1,91	9,17		
19.2.1980	0,76	3,69		0,47	2,22			2,08	10,61		

Discussion :

L'augmentation de la valeur énergétique de Crassostrea gigas avant la ponte est due à l'accumulation d'importante réserve nécessaire au matériel reproducteur. Cette augmentation du taux énergétique a été constatée sur plusieurs espèces.

.../...

par de nombreux auteurs, (Rodhouse 1978, Paine 1971, Ansell, 1972, Rajagopal et alii 1976) ainsi qu'une plus forte teneur énergétique des ♀ par rapport au ♂ (tableau 4).

Tableau 4 : teneur énergétique des mâles et des femelles (données bibliographiques)

: espèces	: teneur énergétique :kcal-gr ⁻¹ :		: auteurs
	: ♀	: ♂	
: <i>Crassostrea virginica</i>	: 6,133	: 5,665	: Dame RF, 1976
: <i>tegula funebris</i>	: 6,1	: 5,4	: Paine RT, 1971
: <i>Crassostrea cucullata</i>	: 6,141	: 3,912	: Rajagopal MD et alii, 1976
: <i>Crassostrea gigas</i>	: 5,29	: 4,68	: DESLOUS HERAL, 1980

Ces teneurs énergétiques semblent liées à l'augmentation du taux des lipides nécessaire à la formation des réserves pour les oeufs (gouttelettes lipidiques) et à celui du glycogène pour le sperme (réserve immédiatement disponible).

Pourtant malgré ces différences dans les taux de lipide et de sucre entre les mâles et les femelles en période de reproduction (fig 3 a) on observe des valeurs énergétiques directement mesurées identiques. Ceci s'explique sans doute par la qualité des lipides et sucres mis en jeu au moment de la reproduction, phénomène que ne peut mettre en évidence des dosages globaux. Parallèlement à ces augmentations la formation d'une quantité importante d'acides nucléiques induit une chute de la teneur en protéines dosables (Gauthié F., com. pers.). Ces phénomènes sont moins apparents chez les jeunes huîtres (lot 2. fig 4 b). La faible production de gamètes constatée la première année, est due à l'utilisation de la plus grande part de l'énergie pour la croissance. De même dans les claires, des huîtres plus âgées présentent une chute énergétique moins marquée après la ponte que chez les huîtres adultes intertidales (fig. 4 a-c).

.../...

Il est à noter que l'évolution de la teneur énergétique est corrélée significativement à 99 % avec celle de la teneur en lipide des huîtres ($r = 0,636$ $y = 6,7x - 20,1$ $y = \% \text{ lip}$ et $x = \text{teneur en cal-mg}^{-1}$) et inversement corrélée pour les teneurs en sucre ($z = -0,823$ $y = -7,06 x + 40,9$ $y = \% \text{ S.T.}$). Les teneurs énergétiques ne sont pas corrélées avec le pourcentage de protéines ($r = -0,44$).

L'utilisation des coefficients moyens de conversion communément employés (Brody, 1945) ou mesurés ne rend qu'imparfaitement compte de l'évolution énergétique d'un organisme (fig. 4b). En effet ces coefficients varient au cours de l'année en fonction de la composition chimique des différents constituants de la chair.

Pour les lipides, extraits au chloroforme, le coefficient moyen que nous obtenons ($8,63 \text{ cal-mg}^{-1}$) ne diffère que peu de celui défini par Beukema et De Bruin (1979) soit $8,62 \text{ cal-mg}^{-1}$ pour Macoma balthica. Pour Crassostrea gigas, les variations de ce coefficient s'échelonnent, au cours de l'année, entre $7,85 \text{ cal-mg}^{-1}$ et $9,38 \text{ cal-mg}^{-1}$ (tableau 2). Ces variations seraient induites par l'évolution du rapport $\frac{\text{Ac gras à chaîne longue } (9,10 \text{ cal-mg}^{-1})}{\text{Ac gras à chaîne courte } (7,38 \text{ cal-mg}^{-1})}$ dans la composition des lipides totaux (Beukema et De Bruin, 1979). L'importante augmentation de la teneur énergétique des lipides, après l'émission des gamètes, serait à lier, semble-t-il à une perte plus importante d'acide gras à chaîne courte que d'acide gras à chaîne longue. Il semblerait de même que, pendant l'hiver, l'huître utilise préférentiellement les acides gras à chaîne longue pour son métabolisme.

Le matériel délipidé sans cendre a une valeur énergétique qui varie de $4,78 \text{ cal-mg}^{-1}$ à $6,71 \text{ cal-mg}^{-1}$ (tableau 2). Cette gamme de variation est supérieure à celle obtenue par Beukema et De Bruin (1979) sur Macoma balthica (L.) ($4,71 \text{ cal-mg}^{-1}$ à $5,17 \text{ cal-mg}^{-1}$) les valeurs supérieures importantes semblent à relier plutôt à une délipidation incomplète de la matière sèche qu'à des valeurs énergétiques particulièrement élevées des composants biochimiques restant (protéines + sucres).

Cependant les valeurs énergétiques mesurées sont bien mieux expliquées par l'utilisation des coefficients mesurés pour chaque échantillon du lot que par

.../...

l'utilisation de coefficients moyens quelqu'ils soient. Il semble donc nécessaire de préciser plus finement la variation annuelle des différents composants biochimiques de la chair de mollusque et de déterminer des coefficients de conversion spécifiques aux différentes périodes de l'année.

La perte énergétique totale due à la reproduction atteint 63 % pour le lot 1 et 53 % pour le lot 3 (tableau 3) alors qu'elle n'est que très faible pour les jeunes huîtres (7 %). Damo (1976) a montré que l'énergie perdue à la reproduction chez *Crassostrea virginica* peut atteindre 48 %. On remarque (tableau 5) que le % d'énergie perdu à la reproduction est très supérieure au % de matière sèche sans cendre perdu pour la même raison. La teneur énergétique particulièrement élevée du matériel de reproduction est due à la forte teneur en lipide des gamètes.

Tableau 5 : % d'énergie et de matière sèche sans cendre perdu (-) ou stocker (+) pendant la ponte et la croissance.

lot 1		lot 2		lot 3		
% P sec	% énergie	% P sec	% énergie	% P sec	% énergie	
- 52 %	- 63 %	- 3 %	- 47 %	- 47 %	- 53 %	reproduction
+ 245 %	245 %	4 600 %	4 360 %	-	-	croissance annuelle

Mais, pour les huîtres intertidales, après la ponte, il y a quelque soit l'âge, une perte de matière et d'énergie jusqu'à l'hiver (tableau 3) alors qu'il y a augmentation de ces 2 paramètres pour les huîtres de claire.

Pour les huîtres intertidales, pendant toute la période considérée, la différence entre les huîtres de 1 an et de 2 ans est due à la très faible reproduction (7 %), à la croissance exacerbée des jeunes huîtres captées en 1978 par rapport à l'utilisation préférentielle de l'énergie pour la reproduction (63 %) des huîtres de 30 mois.

Après la ponte, la différence existant entre les huîtres intertidales et celles de claires semblent être due :

- soit à l'influence de l'exondation (temps de nutrition diminué). Mais Langton et Mc Kay (1974) ont montré expérimentalement qu'une nourriture donnée de façon discontinue est plus favorable à la croissance (poids sec) que lorsqu'elle est donnée de façon continue.

- soit aux différences de nourriture disponible entre ces deux milieux. Les claires sont plus riches en phytoplancton alors que le bassin très turbide est plus riche en matière détritique (Zanette, Héral, com. pers.).

- soit à la différence de technique d'élevage, la condition étant meilleur pour des huîtres élevées à plat par rapport à des huîtres élevées en casiers (Auger 1976) : influence du clapot.

Tableau 6 : Teneur énergétique moyenne annuelle de différent mollusque marin relevée dans la bibliographie.

espèces	teneur énergétique moyenne cal-mg ⁻¹ de chair sèche	Auteur
<u>Crassostrea virginica</u>	5,066	Dame (1972)
<u>Ostrea edulis</u>	5,206	Rodhouse (1978)
<u>Mytilus edulis</u>	4,92	Dare et Edwards (1975)
<u>Mytilus edulis</u>	5,006	Thayer et ali (1973)
<u>Modiolus demissus</u>	5,036 ; 5,118 ; 5,102 *	Thayer et ali (1973)
<u>Nercessaria nercessaria</u>	5,235	Thayer et ali (1973)
<u>Tellina tenuis</u>	3,5 à 4,2	Ansell (1972)

* selon région de prélèvements

Tableau 6 (suite)

	cal-mg ⁻¹	de chair sèche sans cendre	
<u>Mytilus edulis</u>	5,57		Dare et Edwards (1975)
<u>Tegula funebris</u>	5,20		Paine (1971)
<u>Macoma balthica</u>	5,57		Beukema et De Bruin (1979)
<u>Perna viridis</u>	5,33		Shaffée (1978)
<u>Crassostrea gigas</u>	4,84 ; 4,99	*	Deslous-Paoli et Héral (1980)

* Selon région de prélèvements

La valeur énergétique moyenne que nous obtenons, quelque soient l'âge et le lieu d'élevage (4,89 kcal g⁻¹ CSSC, s = 0,32) est légèrement inférieure aux valeurs trouvées par d'autres auteurs sur les mollusques marins.

Conclusion :

L'utilisation de coefficients de conversion à partir de dosages biochimiques, et de la méthode microcalorimétrique directe, permet de préciser les erreurs inhérentes à chaque méthode :

- pour les dosages directs par microbombe : surestimation légère due à la crémation partielle de composés minéraux.
- pour les dosages biochimiques : non dosage des azotes non protéiques (par la méthode de Lowry) et absence de discernement entre les différents éléments des composants biochimiques. (Ac. gras par exemple). De plus il y aurait nécessité de déterminer des coefficients multiplicatifs en fonction du cycle annuel donc de l'état physiologique des individus.

Chez Crassostrea gigas, nous avons mis en évidence :

- que la teneur énergétique moyenne est de 4,89 kcal - gr⁻¹ de poids sec sans cendre.

- que la teneur énergétique des lipides est en moyenne de $8,63 \text{ kcal-gr}^{-1}$ et qu'elle varie selon la saison.

- que la teneur énergétique est corrélée positivement avec la teneur en lipide et négativement avec celle en sucre.

- que la reproduction est la cause d'une perte d'énergie de 63 % chez les huîtres intertidales de 2 ans, et de 53 % pour les huîtres de claire plus âgées, alors qu'elle n'est que de 7 % pour les huîtres intertidales d'1 an.

- que la teneur énergétique du matériel perdu pour la reproduction est plus élevée que celle de la chair.

- que la croissance de la chair nécessite une accumulation de 4360 % d'énergie chez les huîtres intertidales de 1 an et de 245 % chez les huîtres de 2 ans. La reproduction représente donc une perte équivalente à 26 % de l'énergie nécessaire à la croissance annuelle des huîtres de 2 ans alors qu'elle n'est que de 0,02 % chez les individus plus jeunes.

Ansell A. D., 1972. Distribution, growth and seasonal changes in biochemical composition of the bivalve Donax vittatus (da Costa) from kames bay, Millport. J. exp. Mar. Biol. Ecol., 10 : 137 - 150

Auger, 1976. Etude de deux variétés de Crassostrea gigas Thumberg, leur acclimatation en rivière d'Etel (Morbihan). Thèse de 3ème cycle, Paris VI : 80 pp

Beukema J. J. and W. de Bruin, 1977. Seasonal changes in dry weight and chemical composition of the soft parts of Tellinid bivalve Macoma balthica (L.) in the Dutch Wadden sea. Neth. J. Sea Res., 11 (1) : 42 - 55

Beukema J. J. and W. de Bruin, 1979. Calorific values of the soft parts of the Tellinid bivalve Macoma balthica (L.) as determined by two methods. J. exp. mar. Biol. Ecol., 37 : 19 - 30.

Blight E. G. and W. F. Dyer, 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. Can. J. Biochem. Physiol., 37 : 911 - 917

Brody S., 1945. Bioenergetics and growth. Reinhold, New-York. In Beukema et De Bruin, 1979

Dame R. F., 1972. The ecological energies of growth, respiration and assimilation in the american intertidal oyster, Crassostrea virginica. Mar. Biol., 17 : 243 - 250

Dame R. F., 1976. Energy flow in an intertidal oyster population. Estuarine and Coastal Marine Science, 4 : 243 - 253

Dare P. J. and D. B. Edwards, 1975. Seasonal changes in flesh weight and biochemical composition of Mussels (Mytilus edulis L.) in the Conway estuary, North Wales. J. exp. Mar. Biol. Ecol., 18 : 89 - 97

.../...

- Dubois M., K. A. Gilles, J. K. Hamilton, P. A. Rebecs and F. Smith, 1956.
Colorimetric method for determination of sugars and related substances. Analytical chemistry, 28 (3) : 350 - 356
- Giese A. C., 1967. Some methods for study of the biochemical constitution of marine invertebrates. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 5 : 159 - 186
- Grelon M. 1978. Saintonges, Pays de l'huître verte. Ed Rupella, La Rochelle, France :
361 pp
- Héral M., 1977. Etudes préliminaires des potentialités nutritives dans le bassin de Marennes-Oléron. Oceanexpo, Bordeaux : 13 pp
- Langton R. W. et G. U. Mc Kay, 1974. The effect continuous versus discontinuous feeding on the growth of hatchery reared spat of Crassostrea gigas Thunberg. J. Cons. Int. Explor. Mer 35 (3) : 363 - 364
- Lowry O. H., N. I. Roseborough, A. L. Farrand and R. J. Randall, 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent J. Biol. Chem., 193 : 263 - 275
- Paine R. T., 1966. Endothermy in bomb calorimetry. Limnol. Oceanogr., 11 : 126 - 129
- Paine R. T., 1971. Energy flow in a natural population of the herbivorous gastropod Tegula funebris. Limnol. Oceanogr., 16 (1) : 86 - 98
- Phillipson J., 1964. A miniature bomb calorimeter for small biological samples. Oikos, 15 (1) : 130 - 139
- Rajagopal M. D., S. Vijayaraghavian and L. K. Kumari, 1976. Nutritive value of the rock oyster, Crassostrea cucullata. Mahasagar. Bull. Natu. Inst. Oceanogr. 8 (3 - 4) : 203 - 205

.../...

- Ranchor, 1976. Structure dynamics and production of a population of Nucula nitidosa (Bivalvia, Protobranchiata) in the German blight. Ber. dt. wiss. Kommu. Meeresforsch., 24 : 296 - 331
- Rodhouse P. G., 1978. Energy transformations by the oyster Ostrea edulis L. in a temperate estuary. J. exp. Mar. Biol. Ecol., 34 : 1 - 22
- Salonen K., J. Sarvala, I. Hakala and M. I. Viljanen, 1976. The relation of energy and organic carbon in aquatic invertebrates. Limnol. Oceanogr., 21 (5) : 724 - 730
- Shaffee M. S., 1978. Variations in biochemical composition of the green mussel, Perna vividis Linnaens of Ennore estuary, Madras. Mahasagar - Bull. Natu. Inst. Oceanogr. 2, (1-2) : 101 - 104
- Thayer W. G., W. E. Shaaf, J. W. Angelovic and M. W. La Croix, 1973. Caloric measurement of some estuarine organisms. Fish. Bull., 71 (1) : 289 - 296
- Walne P. R. and R. Mann, 1975. Growth and biochemical composition in Ostrea edulis and Crassostrea gigas. Proc. 8th Europ. Mar. Biol. Symp. Aberdeen : 587 - 607