

CYCLE DE REPRODUCTION NATURELLE DE L'HUITRE CREUSE *Crassostrea gigas*

P. GOULLETQUER

IFREMER/GAP/URAPC B.P. 133 La Tremblade. (F)

Résumé : Depuis l'introduction dans les années 1970 de *Crassostrea gigas* sur le littoral français, seuls deux secteurs (i.e., littoral charentais, Bassin d'Arcachon) ont permis un cycle de reproduction complet aboutissant à un recrutement annuel régulier, et l'établissement de populations naturelles. Dans les autres bassins de production (Normandie, Bretagne, Vendée, Méditerranée), une gamétogénèse complète peut s'effectuer aboutissant à une ponte, et parfois un recrutement lorsque les conditions thermiques sont favorables. Le facteur « température » apparaît comme le principal facteur limitant la reproduction dans le milieu naturel. Les phases de croissance et de reproduction sont simultanées. Le cycle de reproduction des huîtres de 1 an montre une évolution asynchrone de la gamétogénèse avec une forte variabilité interannuelle alors que la phase de croissance apparaît prioritaire pour ces animaux. A l'inverse, les individus plus âgés montrent une maturation synchrone aboutissant à 1 ou 2 pontes massives, avec un métabolisme orienté de façon prioritaire vers la reproduction. L'effort de reproduction croît avec l'âge pour atteindre un poids de gamètes représentant 60% et 80% du poids sec de chair à l'âge de 2 et 3 ans respectivement. L'huître *C. gigas* est généralement considérée comme une espèce à hermaphrodisme successif protandrique. Des inversions de sexe sont toutefois observées chez les animaux adultes.

SITUATION SUR LE LITTORAL FRANÇAIS

Depuis l'introduction dans les années 1970 de *C. gigas* sur le littoral français, seuls deux secteurs (i.e., littoral charentais, Bassin d'Arcachon) permettent un cycle de reproduction complet aboutissant à un recrutement annuel régulier sur lequel est basée 90% de la production française d'huîtres creuses (Gouletquer et Héral, 1991 ; Fig.1). Des populations naturelles ont pu s'établir en Charente-Maritime, de la Baie de l'Aiguillon à l'estuaire de la Gironde ainsi qu'à Arcachon (Héral, 1990). Les huîtres élevées dans les autres bassins de production montrent des gamétogénèses complètes suivies de pontes dès que les températures sont favorables (Normandie : Joly *et al.*, 1995 ; Bretagne : Auger, 1976 ; Vendée : Haure, 1994). Dans la Baie de Bourgneuf, une perte de poids de chair de 35 à 48% est observée sur des animaux de 2 ans lors de la ponte. Par contre, le recrutement dans ces secteurs est quasiment inexistant, du fait de la fragilité de la phase larvaire initiale plus sensible aux facteurs environnementaux que les adultes (Mann *et al.*, 1991 ; Tab.1). Un faible recrutement de juvéniles est observé irrégulièrement en Normandie, Vendée et Méditerranée (Thau).

EVOLUTION DU CYCLE DE REPRODUCTION

En fin d'automne, l'huître présente une activité réduite de la gonade jusqu'au printemps suivant (octobre à mars). La gamétogénèse se déroule selon un rythme très lent pendant cette période (e.g.: mitoses goniales) qui ne correspond pas à un véritable repos sexuel (Lubet, 1991). Les lignées germinales se développent, de façon active, à la fin de l'hiver (7-8°C), pour s'accélérer au printemps et arriver à la maturité sexuelle en juillet.

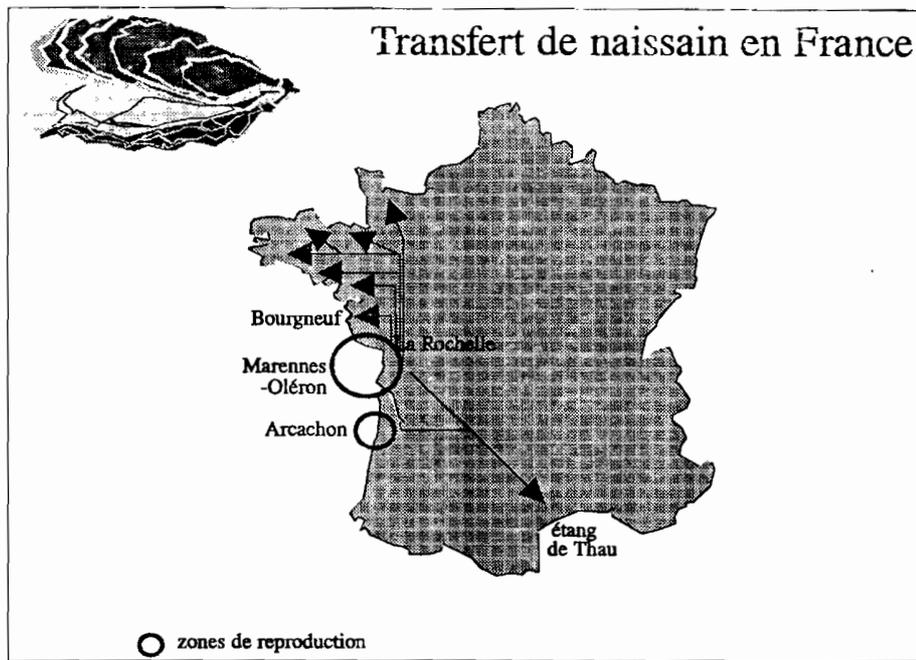


Figure 1. Zones de reproduction, et transferts de naissain d'huître creuse.

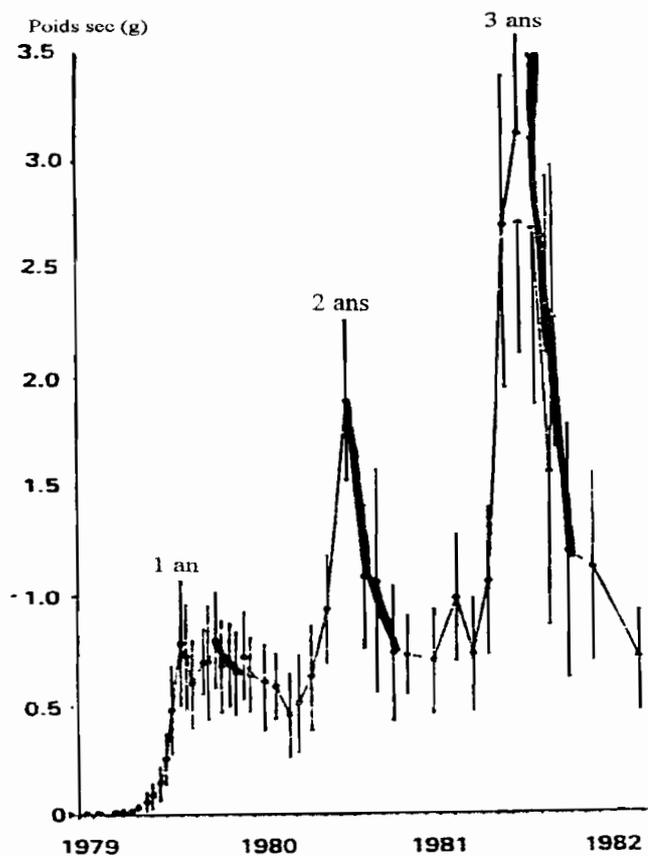


Figure 2. Evolution du poids sec de *Crassostrea gigas* (nées en 1978), en fonction de l'âge. Les barres verticales représentent la variance femelles, males (d'après Deslous-Paoli et Heral, 1988)

D'un point de vue biochimique, ce cycle se caractérise par une phase de stockage en glyco-gène dès le réchauffement printanier de la température, qui sera rapidement métabolisé en lipides (vitellogénèse) dans le mois qui précède la ponte (Gabbott, 1975 ; Maurel et Borel, 1986 ; Deslous-Paoli, 1980). Une température minimale de 17-18°C semble nécessaire pour le déclenchement de la ponte (Gras *et al.*, 1971). Par ailleurs, l'huître *C. gigas* est considérée comme une espèce à hermaphrodisme successif protandrique (Buroker, 1983). La fécondité peut atteindre 7 à 10 millions d'oeufs de 45-60µm de diamètre (Amemiya, 1928), et plus généralement 50 à 100 millions d'oeufs pour les adultes (Quayle, 1969 ; Walne, 1974). Elle croît avec l'âge en représentant 7% du poids sec de chair, 60% et 80% à 2 ans et 3 ans respectivement sur Marennes-Oléron (Deslous-Paoli et Héral, 1988 ; Fig.2). Cette fécondité est, par ailleurs, fonction des paramètres environnementaux trophiques et thermiques et peut donc varier largement (Berthomé *et al.*, 1982 ; Deslous-Paoli *et al.*, 1982 ; Héral *et al.*, 1986ab ; Maurel et Borel, 1986 ; Haure, 1994 ; Joly *et al.*, 1995 ; Fig.3). La phase pélagique (oviparité) dure de 15 à 28 jours en fonction de la température ambiante. La survie larvaire semble également dépendre plus directement de la température que de la salinité (Fig.4). Une température inférieure à 17°C a induit un défaut de recrutement en 1981 et 1986. La fixation s'effectue au stade pédiveligère (300 µm) au moment de la métamorphose.

CONDITIONS D'ELEVAGE AFFECTANT LA REPRODUCTION

Robert *et al.* (1993) montre que les conditions zootechniques peuvent influencer l'état de maturation du cheptel (i.e., cylindre Stainway vs poche). A une plus large échelle, la dimension de la population ne semble pas influencer à court terme sur le niveau de recrutement (relation stock-recrutement).

FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX CONTROLANT LE CYCLE DE REPRODUCTION

Température

A Marennes-Oléron, la date de ponte et l'étude du cumul des températures, de 1972 à 1985, montrent des corrélations négatives entre l'automne précédant la ponte et la date de celle-ci, mais également entre le printemps précédant la ponte et celle-ci (Héral *et al.*, 1986a). Ceci confirme les travaux de Lubet (1980) montrant l'importance des températures automnales dans le déclenchement de la gamétogénèse et la relative indépendance vis-à-vis des conditions hivernales. En fait, la reprise de l'activité génitale est indépendante de la température du milieu au moment de la réactivation de la gonade : celle-ci se produit grâce à la mise en place d'un programme complexe neuroendocrinien établi à la fin du cycle sexuel précédent, mettant en jeu l'action combinée de la température, de la nutrition et des réserves énergétiques. La température a, par contre, un impact direct sur la vitesse de la gamétogénèse au printemps. La notion de Degré Jour a été développée sur *C. gigas* par Mann (1979) et Héral (1990). Ce dernier obtient la relation $y = 282^{-2,87} \times \text{Temp (septembre à juin)}^{+1,078} \times \text{Temp (mars à juin)}$ avec $R=0,92$, pour le bassin de Marennes-Oléron. Par ailleurs, si la température décroît en dessous de 15°C la gamétogénèse ralentit, mais elle peut se réactiver dès le réchauffement au delà de 15°C (Mann, 1979 ; Tab.1). Selon Lubet (1991), environ 1900 DD sont requis pour atteindre la maturité sexuelle. Toutefois Muranaka et Lannan (1984) précisent que l'effet de l'intensité de la température et de sa durée est prépondérant sur celui de l'accumulation à une exposition

Tableau 1. Tolérance des espèces *Crassostrea* à la température et à la salinité. Les optimum sont donnés entre parenthèses; (modifié d'après Mann *et al.*, 1991)

Adultes croissance et ponte

Species	Temperature (°C)		Salinity (ppt)		Reference
	Growth	Spawning	Growth	Spawning	
virginica	5-34 (28-32)	18-25 (23)	>5 (12-27)	>8	7,8,20,21,22,31,
angulata	20-30	20	21-43	<33	3,4,16
araikensis		7-40 (30-40)			5,11,16
gasar	25-30	5-34	14-20		1,28,29
gigas	3-35 (11-34)	16-30 (20-25)	10-42 (35)	10-30 (20-30)	2,4,15,18,19,24,25
gryphoïdes	19-33	27-31	4-40 (30-40)	13-29	11,13,23
iredali	30-33	<45	>15		4
madrasensis	26(30)	1-41 (8-25)	17-35 (20-35)		16,17,26,27,30
nippona	no data				
rhizophorae			22-40 (26-37)		4,5,12
taurica	3-28	17-18			32

Larves

Species	Temperature (°C)	Salinity (ppt)	Reference
virginica	20-33	8-39 (10-29)	3,9,10
angulata		21-43 (28-35)	3,4,16
araikensis	20-28 (26-28)	10-30 (20)	5
gigas	18-35 (30)	19-35	2,14,15
rhizophorae	<30 (25)	20-40 (28)	12

no data available for gasar, gryphoides, iredali, madrasensis, nippona and taurica

Reference :

1. Ajana, 1980; 2. Allen *et al.*, 1988; 3. Amemiya, 1926; 4. Bardach *et al.*, 1972; 5. Boveda and Rodriguez, 1967; 6. Breese and Malouf, 1977; 7. Butler, 1949; 8. Chanley, 1958;
10. Davis, 1958; 9. Davis and Calabrese, 1964; 11. Desai *et al.*, 1982; 12. Dos Santos and Nascimento, 1985; 13. Durve, 1965; 14. His *et al.*, 1989; 15. Hugues-Games, 1977;
16. Jhingran and Gopalakrishnan, 1974; 17. Joseph and Madhyastha, 1984; 18. King, 1977;
19. Le Gall and Raillard, 1988; 20. Loosanoff, 1958; 21. Loosanoff, 1969; 22. Loosanoff and Davis, 1952; 23. Mane, 1978; 24. Muranaka and Lannan, 1984; 25. Nell and Holliday, 1988;
26. Rao, 1951; 27. Rao and Naylor, 1956; 28. Sandison, 1966; 29. Sandison and Hill, 1966;
30. Stephen, 1980; 31. Wells, 1961; 32. Zenkevitch, 1963.

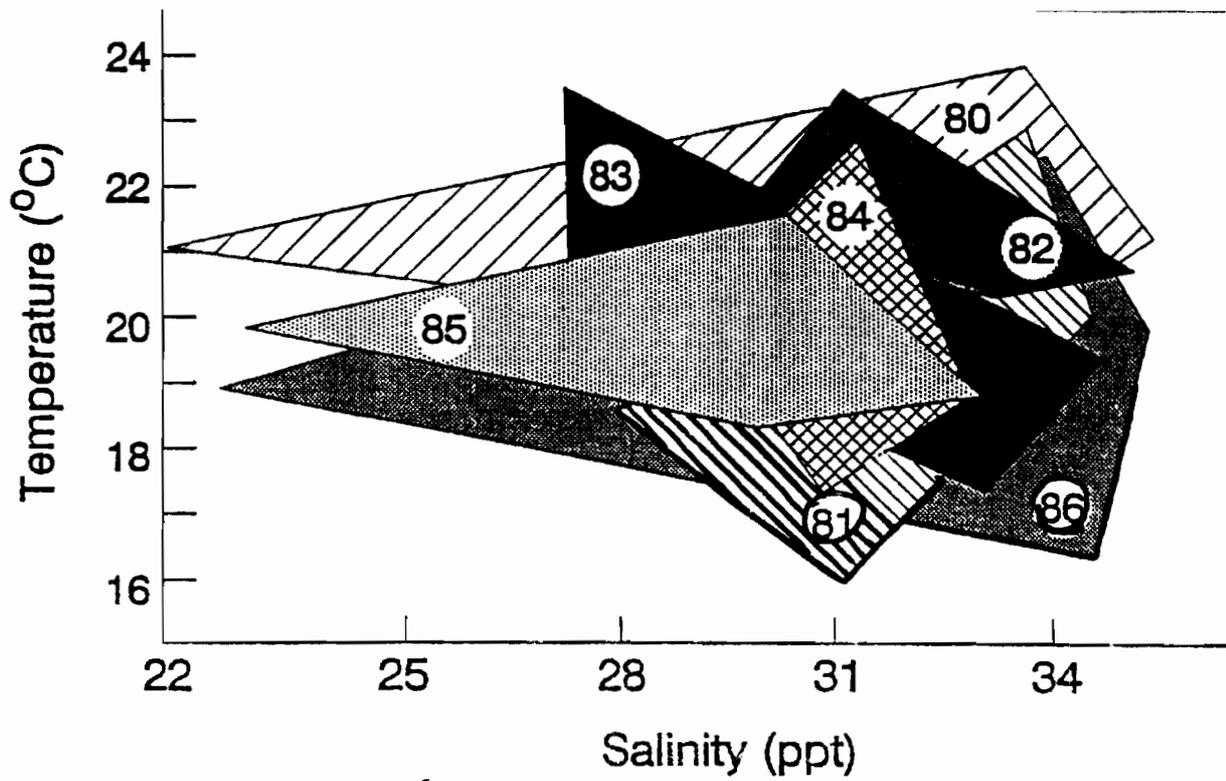
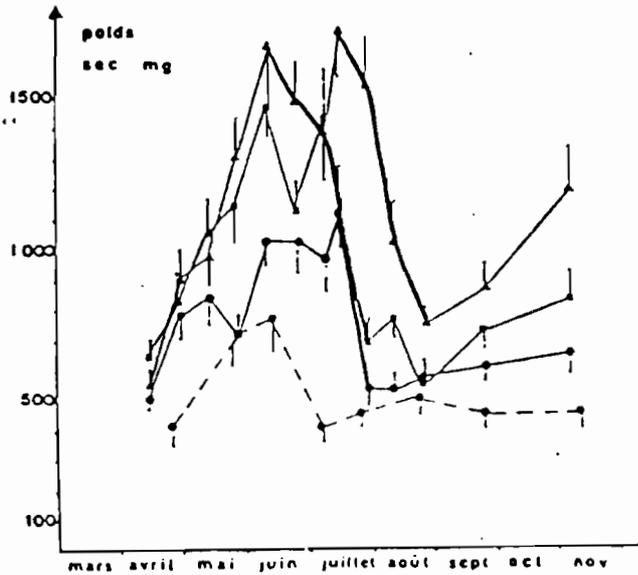


Figure 3. Effet combiné de la température et de la salinité sur le recrutement interannuel de *Crassostrea gigas* dans le bassin de Marennes-Oléron. Recrutement faible en 1981 et 1986 (d'après Heral, 1990).

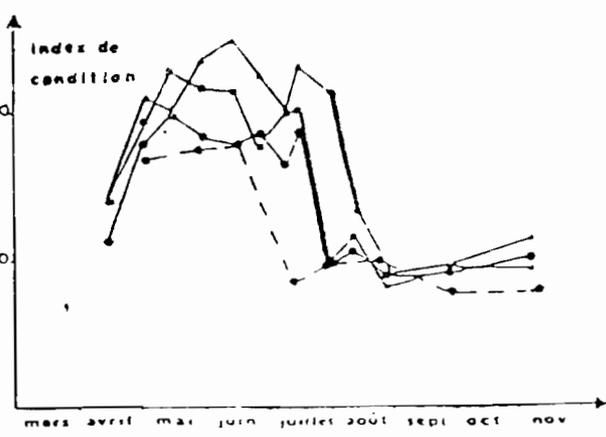
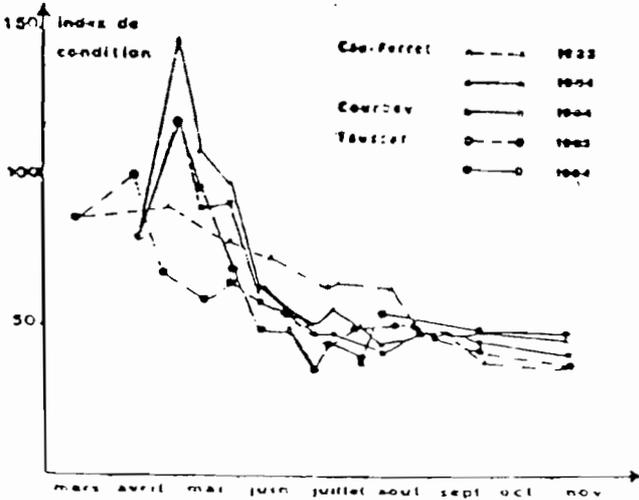
1 an

2 ans

Cap-Ferret 1983
1984
Courbey 1984
Tausiac 1983
1984



Evolution des poids secs



Evolution de l'indice de condition

Figure 4. Comparaison des évolutions des poids secs et des indices de condition d'huîtres d'un an et de deux ans, dans le bassin d'Arcachon (Maurer et Borel, 1986)

thermale en ce qui concerne la maturation. La durée de maturation est donc d'autant plus courte que la température est élevée sans dépasser les 25°C (Loosanoff et Davis, 1950). Les durées de vie larvaire sont thermodépendantes, atteignant 15 jours à 24-25°C et 28 jours à 20-22°C. Dans les conditions les plus favorables, les taux de survie dans le milieu naturel seraient de 10%.

Salinité

L'huître japonaise se reproduit dans une gamme très large de salinité (10-30 ppt) (Mann *et al.*, 1991 ; Tab.1). Ce facteur est donc moins limitant sur nos côtes que le précédent. L'optimum serait de 25 ppt selon Helm et Millican (1977) et de 20 à 30 ppt selon Mann *et al.* (1991). Par contre, Muranaka et Lannan (1984) obtiennent expérimentalement des taux de survie, larvaire et postlarvaire, supérieurs avec des expositions à des salinités de 30 ppt. L'impact des conditions initiales du conditionnement des géniteurs sur les taux de survie et de croissance des larves est, par ailleurs, souligné.

Synergie Température - Salinité

Selon Marteil (1976), plus les salinités sont élevées en cours de maturation, plus les températures requises pour la ponte sont fortes. L'auteur précise que l'évolution des larves est favorisée à des températures supérieures à 22°C même pour des salinités de l'ordre de 34 ppt. A des températures inférieures à 20-21°C, cette évolution reste possible d'autant plus que la salinité est plus basse que 34 ppt. Par exemple, les salinités élevées de 34 ppt en 1976 n'ont pas altéré l'évolution des larves car les températures étaient restées supérieures à 21°C. L'optimum pour la survie larvaire dans le bassin de Marennes-Oléron est estimé à 25 ppt pour une température de 20-21°C (Héral, 1990 ; Fig.4). A la différence du modèle développé sur *C. virginica* par Davis et Calabrese (1964) qui permet une analyse prédictive des survies larvaires (Gouletquer *et al.*, 1994), seuls les travaux de His *et al.* (1989) permettent d'aborder l'effet combiné de la température et salinité sur les taux de survie et de croissance des larves de *C. gigas* (Fig.5).

Nutrition

Dans les conditions environnementales naturelles, le facteur nutrition en terme de disponibilité alimentaire, est particulièrement important afin d'obtenir un déroulement normal de la gamétogénèse. Ce facteur agit sur la fécondité ainsi que sur le recrutement. Toutefois, ce paramètre est principalement dépendant des conditions thermiques enregistrées dans le milieu naturel (Berthomé *et al.*, 1982). L'analyse du défaut de recrutement en 1981 par Deslous-Paoli *et al.* (1982) est remarquable à ce titre : l'année 1979 a montré un captage pléthorique de naissains de *C. gigas* à la différence de 1981. La composition biochimique des mâles, en août 1981, a montré un déficit en protéines de 6,3%, 34,2% en lipides et 61,2% en glucides. Les déficits pour les femelles sont de 12,3 , 21,3 et 69,8% bien que la teneur énergétique relative de la chair des femelles est identique, à la différence des mâles, entre les 2 années (Fig.6). En 1981, un retard important de la gamétogénèse a été observé par rapport à 1979 du fait d'un bloom phytoplanctonique printanier déficitaire. Une absence d'accumulation de glycogène par les huîtres fut notée au printemps 1981 ainsi qu'une action déficitaire de la température en fin de gamétogénèse. La ponte principale fut retardée jusqu'à l'automne où les conditions environnementales, défavorables à la survie larvaire, limita fortement le recrutement. Ceci démontre à nouveau l'importance de la synergie des facteurs et de la nécessaire approche multifactorielle dans l'étude des processus de reproduction de *C. gigas*.

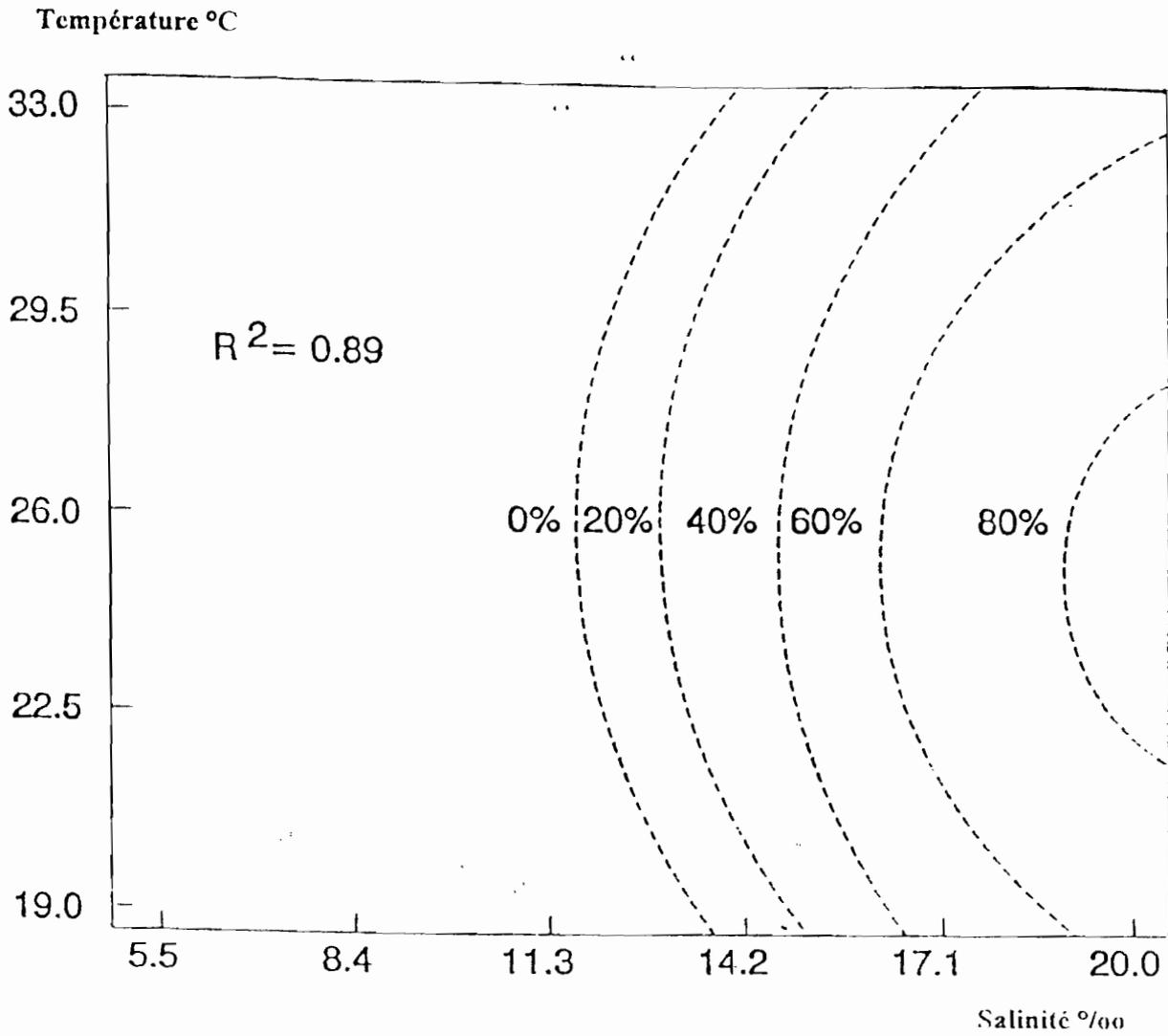


Figure 5. Survie estimée (%) des larves de *C. virginica* après 2 jours de développement en fonction de la température et de la salinité (R.G. Lough, 1975 ; Davis and Calabrese, 1964)

Références

- Ajana A.M., 1980. Fishery of the mangrove oyster *Crassostrea gasar* Adanson (1757) in the Lagos area, Nigeria. *Aquaculture*, **21**(2) : 129-137
- Allen M.J., R.J. Wolotira, T.M. Sample, S.F. Noel & C.R. Iten, 1988. Life history and harvest information for the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). NWAFC Tech. Mem. Ser.
- Amemiya I., 1926. Notes on experiments on the early developmental stages of the Portuguese, American, and English native oysters, with special reference to the effect of the varying salinity. *J. mar. Biol. Assoc. U.K.*, **31**(1) : 161-175.
- Amemiya I., 1928. Ecological studies of Japanese oysters, with special reference to the salinity of their habitat. *J. Coll. Agr. Imp. Univ. Tokyo*, **9**(5) : 333-375.
- Arakawa K.Y., 1990. Natural spat collecting in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Mar. Behav. Physiol.*, **17** : 95-128.
- Auger C., 1976. Etude de deux variétés de *C. gigas*, leur acclimatation en rivière d'Étel. Thèse 3ème cycle, Paris VI, 80p.
- Bardach J.E., J.H. Ryther & W.O. McLarney, 1972. Aquaculture: the farming and husbandry of freshwater and Marine Organisms. John Wiley & Sons, Inc., New York, NY : 868p.
- Berthomé J.P., J.M. Deslous-Paoli, M. Héral, D. Razet & J.Garnier, 1982. Absence de captage de *C. gigas* dans le Bassin de Marennes-Oléron en 1981 : causes et conséquences. CIEM F. 26, 14 p.
- Boveda J.V.P. & R.J. Rodriguez, 1987. Supervivencia de la ostra de mangle *Crassostrea rhizophorae* (Gilding, 1828) a las variaciones de temperatura, salinidad y pH. *Sociedad de Ciencias Naturales la Salle Memoria*, **47**(127-128) : 217-231.
- Breese W.P. & R.E. Malouf, 1977. Hatchery rearing techniques for the oyster *Crassostrea rivularis* Gould. *Aquaculture*, **12** : 123-126.
- Buroker N.E., 1983. Sexuality with respect to shell length and group size in the Japanese oyster *C. gigas*. *Malacologia*, **23**(2) : 271-279.
- Butier P.A., 1949. Gametogenesis of the oyster under conditions of depressed salinity. *Biol. Bull.*, **96**(3) : 263-269
- Chanley P.E., 1958. Survival of some juveniles bivalves in water of low salinity. *Proc. Nat. Shellfish Assoc.*, **48** : 52-65.
- Davis H.C., 1958. Survival and growth of clam and oyster larvae at different salinities. *Biol. Bull.*, **114**(1) : 57-70.
- Davis H.C. and A. Calabrese, 1964. Combined effects of temperature and salinity on development of eggs and growth of larve of *M. mercenaria* and *C. virginica*. US Fish Wildlife Services. *Fishery Bulletin*, **63** : 643-655.
- Desai K.M., B. Patel & H. Dave, 1982. Laboratory rearing of eggs and larvae of edible oysters of the Gulf of Kutch. proceedings of the Symposium on Coastal Aquaculture, Cochin, India, 1980,6 : 704.
- Deslous-Paoli, 1980. Contribution à l'étude de la biologie de l'huître *C. gigas* Thunberg dans le Bassin et les claires de Marennes-Oléron. Thèse 3ème cycle, Université d'Aix Marseille II. 121 p.
- Deslous-Paoli J.M. and M. Héral, 1988. Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* cultured in the Bay of Marennes-Oléron. *Aquat. Liv. resources*, **1**, 239-249.

- Deslous-Paoli J.M., M. Héral, Berthomé J.P., D. Razet et J. Garnier, 1982.** Reproduction naturelle de *C. gigas* dans le bassin de Marennes-Oléron en 1979 et 1981: aspects biochimiques et énergétiques. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* **45(4)** : 319-327.
- Dos Santos A.E. & I.A. Nascimento, 1985.** Influence of gamete density, salinity and temperature on the normal development of the mangrove oyster, *Crassostrea rhizophorae* Guilding, 1828. *Aquaculture*, **47(4)** : 335-352.
- Durve V. S., 1965.** On the seasonal gonadal change and spawning in the adult oyster *Crassostreagryphoides* (Schlotheim). *J. Mar. Biol. Assoc. India*, **7(2)** : 328-344.
- Gabbott P.A., 1975.** Storage cycle in marine molluscs: an hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis. Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp. : 191-211.
- Gouletquer P. and M. Héral, 1991.** Aquaculture of *Crassostrea gigas* in France. The ecology of *C. gigas* in Australia, New Zealand, France and Washington State. Oyster Ecology Workshop, Annapolis, USA : 12-19.
- Gouletquer P., M. Héral and J. Prou, 1994.** Combined effects of temperature-salinity on larval survival of the Eastern oyster *C. virginica* in the Maryland portion of the Chesapeake Bay (USA). *Haliotis*, **23** : 71-86.
- Gras P., M. Comps, A. David et G. Baron, 1971.** Observations préliminaires sur la reproduction des huîtres dans le bassin de Marennes-Oléron en 1971. *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches Maritimes*, **207**, 16 p.
- Haure J., 1994.** Approche de la capacité trophique dans un bassin ostréicole (Baie de Bourgneuf). Diplôme EPHE, 110 p.
- Héral M., 1990.** Traditional oyster culture in France. In Barnabé Edit., Bases biologiques & écologiques de l'aquaculture. Lavoisier, Tec & Doc, V1 : 347-397.
- Héral M., J.M. Deslous-Paoli et J. Prou, 1986a.** Influence du climat sur le recrutement et sur la production d'huîtres cultivées (*C. angulata* et *C. gigas*) dans le Bassin de Marennes-Oléron. *Haliotis*, **15** : 193-207.
- Héral M., J.M. Deslous-Paoli et J. Prou, 1986b.** Dynamique des productions et des biomasses des huîtres creuses cultivées *C. angulata* et *C. gigas* dans le Bassin de Marennes-Oléron depuis un siècle. Cons. Inter. Explor. Mer, CM 1986/F 41 : 23 p.
- Helm M.N. and P.F. Millican, 1977.** Experiments in the hatchery of Pacific oyster larvae *C. gigas*. *Aquaculture*, **11** : 1-12.
- His E., R. Robert and A. Dinet, 1989.** Combined effects of temperature and salinity on fed and starved larvae of the Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* and the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *Mar. Biol* **100** : 455-463.
- Hughes Games W.L., 1977.** Growing the Japanese oyster *Crassostrea gigas* in subtropical seawater fishponds: 1. growth rate, survival and quality index. *Aquaculture*, **11(3)** : 217-230.
- Jhingran V.G. and V. Gopalakrishnan, 1974.** Catalogue of cultivated aquatic organisms. *FAO Fisheries Technical Paper*, **130** : 83 p.
- Joly J.P., F. Ruelle et E. Legagneur, 1995.** Contrôle des performances biologiques de populations diploïdes et triploïdes d'huîtres creuses *C. gigas* en Baie des Veys. Rapport IFREMER 17 p.
- Joseph M.M. and M.N. Madhyastha, 1984.** Annual reproductive cycle and sexuality of the oyster *Crassostrea madrasensis* (Preston). *Aquaculture*, **40(3)** : 223-231.
- King M.G., 1977.** Cultivation of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in a non-tidal hypersaline pond. *Aquaculture*, **11(2)** : 123-136.

- Le Gall J.L. and O. Raillard, 1988.** Influence de la température sur la physiologie de l'huître *Crassostrea gigas*. *Oceanis*, **14(5)** : 603 -608
- Loosanoff V.L., 1958.** Some aspects of behavior of oysters at different temperatures. *Biol. Bull.*, **114(1)** : 57-70.
- Loosanoff V.L., 1969.** Maturation of gonads of oysters *Crassostrea virginica* of different geographical areas subjected to relatively low temperatures. *Veliger*, **11(3)** : 153-163.
- Loosanoff V.L. and H.C. Davis, 1950.** Spawning of oysters at low temperature. *Science*, **3(2889)** : 521.
- Lough R. G., 1975 .** A reevaluation of the combined effects of temperature and salinity on survival and growth of bivalve larvae using response surface techniques. *Fishery Bulletin*, **73(1)** : 86-94.
- Lubet P., 1980.** Influence des facteurs externes sur la reproduction des lamellibranches. *Oceanis* **6(5)** : 469-489.
- Lubet P., 1991.** Bases biologiques de la culture des mollusques. In Barnabé Edit., Bases biologiques & écologiques de l'aquaculture. Lavoisier, Tec & Doc, 166-189.
- Mane U.H., 1978.** Survival and behavior of oysters in water of low salinities at Ratnagiri on the West coast of India. *J. Molluscan Studies*, **44(2)** : 243-249.
- Mann R., 1979.** Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in *C. gigas* and *O. edulis* grown at sustained elevated temperatures. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, **59** : 95-110.
- Mann R., E. Burreson and P.K. Baker, 1991.** The decline of the Virginia oyster fishery in Chesapeake bay: considerations for introduction of a non-endemic species, *C. gigas*. *Jour. Shell. Res.* **10(2)** : 379-388.
- Marteil L., 1976.** La conchyliculture française, 2ème partie. Biologie de l'huître et de la moule. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, **40(2)** : 149-346.
- Maurer D. et M. Borel, 1986.** Croissance, engraissement et cycle sexuel de *C. gigas* dans le Bassin d'Arcachon: comparaison des huîtres âgées de 1 et 2 ans. *Haliotis*, **15** : 125-134.
- Muranaka M.S. and J.E. Lannan, 1984.** Broodstock management of *C. gigas*: environmental influences on broodstock conditioning. *Aquaculture* **39** : 217-228.
- Neil J.A. & J.E. Holliday, 1988.** Effects of salinity on the growth and survival of Sydney Rock oyster *Saccostrea commercialis* and Pacific oyster *Crassostrea gigas* larvae and spat. *Aquaculture*, **68(1)** : 39-44.
- Quayle D.B., 1969.** Pacific oyster culture in British Columbia. *Fisheries Research Board of Canada*, **169** : 193 p.
- Rao K.V., 1951.** Observations on the probable effects of salinity on the spawning, development, and setting of the Indian backwater oyster, *Ostrea madrasensis* Preston. *Proc. Indian Acad. Sci.*, **33** : 231-256.
- Rao K.V. & K.N. Naylor, 1956.** Rate of growth in spat and yearlings of the Indian backwater oyster *Ostrea madrasensis* Preston. *Indian J. Fisheries*, **3(2)** : 231-260.
- Robert R., G. Trut, M. Borel and D. Maurer, 1993.** Growth, fatness and gross biochemical composition of the Japanese oyster *C. gigas* in Stainway cylinders in the Bay of Arcachon, *Aquaculture*, **110** : 249-261.
- Sandison E.E., 1966.** The effect of salinity fluctuations on the life cycle of *Gryphea gasar* ((Adanson) Dautzenberg) in Lagoos Harbor, Nigeria. *J. Animal Ecol.*, **35(2)** : 379-389.
- Sandison E.E. & M.B. Hill, 1966.** The distribution of *Balanus pallidus stutsburi* Darwin. *Gryphea gasar* ((Adanson) Dautzenberg), *Mercierella enigmatica* Fauvel and *Hydroides uncinata* (Philippi) in relation to salinity in lagoos Harbor and adjacent creeks. *J. Animal Ecol.*, **35(1)** : 235-250.

- Stephen D., 1980.** The reproductive biology of the Indian oyster *Crassostrea madrasensis* (Preston): 1 Gametogenic patterns and salinity. *Aquaculture*, **21(2)** : 139-146.
- Walne P.R., 1974.** Culture of Bivalve molluscs: 50 years experience at Conway Fishing New Books, 191 p.
- Wells H.W., 1961.** The fauna of oyster beds with special reference to the salinity factor. *Ecological Monographs*, **31(3)** : 239-266.
- Zenkevitch L., 1963.** Biology of the seas of the U S S.R. John Wiley & Sons, New-York, NY : 955 p.