



Valeur énergétique de la chair de l'huître *Crassostrea gigas* estimée par mesures microcalorimétriques et par dosages biochimiques

Crassostrea gigas
Microcalorimétrie
Biochimie
Coefficient de conversion des lipides
Bassin de Marennes-Oléron
Crassostrea gigas
Microcalorimetry
Biochemistry
Conversion factor of lipids
Bay of Marennes-Oleron

M. Héral, J.M. Deslous-Paoli
Laboratoire de cultures marines, Institut Scientifique et Technique
des Pêches Maritimes, 17390 La Tremblade, France.

Reçu le 18/6/82, révisé le 18/10/82, accepté le 23/11/82.

RÉSUMÉ

La valeur énergétique mesurée par la méthode directe et estimée par les dosages biochimiques du cycle annuel de la chair sans cendre de deux populations d'huîtres *Crassostrea gigas*, met en évidence que l'estimation biochimique est inférieure de 30% à une estimation directe. La valeur énergétique moyenne est de 4,84 cal.mg⁻¹. Ses variations saisonnières de 4,11 à 5,39 cal.mg⁻¹, sont dues principalement aux fluctuations des valeurs en lipides. Le coefficient moyen de conversion pour les lipides est de 8,63 cal.mg⁻¹; il est sensiblement différent de celui de Brody (9,45 cal.mg⁻¹). Ce coefficient varie selon les saisons de 7,85 à 9,38 cal.mg⁻¹. Lors de la réplétion maximale des gonades, les huîtres femelles semblent plus énergétiques que les huîtres mâles, du moins à partir des estimations biochimiques. Par contre les estimations directes ne mettent pas en évidence de différence significative entre les sexes. Les auteurs avancent l'hypothèse que ces résultats divergents sont dus aux différences de composition spécifique en acides gras. L'effort de reproduction augmente avec l'âge, il est responsable d'une perte d'énergie de 18% chez les huîtres âgées de 1 an, et de 63% chez les huîtres de 2 ans. En conséquence, les jeunes huîtres orientent leur métabolisme énergétique vers la croissance et les huîtres âgées de 2 ans utilisent préférentiellement, en période estivale, leur énergie pour la reproduction.

Oceanol. Acta, 1983, 6, 2, 193-199.

ABSTRACT

Energetic value of the tissue of the oyster *Crassostrea gigas* estimated by microcalorimetric measures and by biochemical evaluations

The energetic values measured by the direct method and estimated by biochemical analysis of the annual cycle of ash-free dry weight of two *Crassostrea gigas* populations, show that the analytic results are inferior by 30% to those obtained by direct evaluation. The mean energetic amount is 4.84 cal.mg⁻¹. Its seasonal variations, from 4.11 to 5.39 cal.mg⁻¹, mainly depend on variations in the values of lipids. The mean conversion factor of lipids is 8.63 cal.mg⁻¹, noticeably different from Brody's (9.45 cal.mg⁻¹). This coefficient varies according to seasons from 7.85 to 9.38 cal.mg⁻¹. According to the biochemical evaluations, female oysters appear to be more energetic than male oysters when gonads are full. Direct evaluations, on the other hand, show no significant differences between sexes. These divergent results may be due to differences in the specific composition of fatty acids. The reproduction effort increases with age, and is responsible for a loss of energy of 18% for one year-old oysters, and 63% for two year-old oysters. Consequently, younger oysters will devote their energetic metabolism to growth, and two year-old oysters will preferably use their energy, during the summer period, for reproduction.

Oceanol. Acta, 1983, 6, 2, 193-199.

INTRODUCTION

L'étude des transferts d'énergie dans un écosystème nécessite l'utilisation d'une unité de mesure énergétique unique (calorie ou joule) qui permet, par exemple, de quantifier les dépenses faites dans des processus aussi différents que la respiration ou la synthèse du matériel organique et d'établir un bilan global incluant les différents compartiments du système.

Il est ainsi possible d'évaluer, pour un groupe d'organismes, les besoins énergétiques nécessaires à leur maintien, leur croissance et leur reproduction.

Dans le bassin de Marennes-Oléron (côte atlantique de France) l'étude des stocks d'huîtres creuses *Cassostrea gigas* Thunberg est menée dans cette optique (Héral *et al.*, 1980; Deslous-Paoli *et al.*, 1981).

Le but de notre travail est de mettre en évidence les problèmes que pose la conversion de la production organique des huîtres en équivalent énergétique. La production organique correspond au poids des tissus synthétisés au cours d'un laps de temps pour la croissance et la reproduction.

Il existe actuellement deux méthodes pour réaliser cette estimation, l'une, directe, consiste à brûler une quantité de tissus dans une bombe calorimétrique, l'autre, indirecte, repose sur l'analyse quantitative des constituants biochimiques élémentaires qui sont ensuite convertis en équivalent calorie par l'utilisation des coefficients de Brody (1945).

Il est regrettable, comme le signalent Beukema et de Bruin (1979), que ces deux méthodes ne soient que rarement utilisées simultanément, car les données obtenues par la méthode indirecte sont rarement confirmées par la méthode directe et peuvent, même, dans certains cas, entraîner un biais non négligeable (Machado, 1979).

Nous comparerons donc les résultats obtenus par l'application simultanée des deux méthodes sur deux lots d'huîtres d'âge différent, pendant 9 mois, en distinguant les sexes en période de reproduction. Le calcul d'un coefficient de conversion pour les lipides sera également abordé.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Cette étude porte sur deux groupes d'huîtres d'âge différent, cultivés à 40 cm au-dessus du sol, sur un parc ostréicole intertidal, dans le bassin de Marennes-Oléron, pendant l'année 1979.

Le lot A comprend des huîtres captées en été 1977, et mises dans des casiers ostréicoles en plastique à la densité de 360/m².

Le lot B comprend des huîtres captées en été 1978 sur des ardoises, et espacées les unes des autres de 2 à 3 cm. Ces huîtres seront séparées de leur collecteur à l'âge de 15 mois, et mises dans des casiers comme pour le lot A. Les analyses sont faites, pendant l'année 1979, tous les 2 mois.

A chaque prélèvement, la chair de 50 huîtres est séchée à l'étuve à 60°C pendant 72 heures après congélation (Deslous-Paoli, 1980). La température ne dépasse pas 60°C, pour ne pas induire de perte de matériel volatil, en particulier d'acides gras (Giese, 1967).

Les poids de cendre sont obtenus sur 10 individus, après calcination à 480°C pendant 24 heures (Walne, Mann, 1975).

Les composants de la chair sont analysés individuellement sur 10 mollusques séchés et broyés au mortier. Les protéines sont dosées par la méthode de Lowry *et al.* (1951) et les glucides par la méthode de Dubois *et al.* (1956). Les lipides, extraits et purifiés par la méthode de Bligh et Dyer (1959), sont évalués par pesées. Tous les résultats sont exprimés en pourcentage de matière sèche sans cendre.

Dans la méthode indirecte, la valeur énergétique est calculée par application des coefficients de conversion de Brody (1945) (9,45 cal.mg⁻¹ pour les lipides, 4,1 cal.mg⁻¹ pour les glucides et 5,65 cal.mg⁻¹ pour les protéines) aux valeurs des composants biochimiques. Nous n'appliquerons pas le facteur de correction (-1,4 kcal.g⁻¹) proposé pour les organismes ammonotéliques (Beukema, de Bruin, 1979; Beninger, 1982) car le dosage employé ici pour les protéines n'utilise pas la combustion totale de l'azote.

Dans la méthode directe, la valeur énergétique de la chair est estimée par cinq mesures microcalorimétriques d'un mélange homogène à proportion égale de 5 huîtres ayant servi aux dosages biochimiques (Thayer *et al.*, 1973; Salonen *et al.*, 1976; Rodhouse, 1978). Cette valeur est aussi déterminée en fonction des sexes avant la ponte pour le lot A, le lot B n'étant composé que de mâles à cette époque. Pour chaque mesure, des pastilles compactées, de 10 à 30 mg de chair sèche, sont brûlées dans un microcalorimètre décrit par Phillipson (1964), dont les microbombes sont étalonnées à l'acide benzoïque. De plus, pour le lot A, trois mesures microcalorimétriques sont faites, par échantillons, sur des lipides purifiés selon la méthode de Bligh et Dyer (1959).

Les résultats présentés dans le présent travail, sont les moyennes et écarts-types des valeurs obtenues pour les 5 huîtres ayant servi aux analyses biochimiques, ainsi qu'aux mesures et calculs calorimétriques.

RÉSULTATS

Teneurs en cendre (tableau 1)

Le pourcentage de cendre déterminé après combustion à environ 1 000°C dans la microbombe est, en moyenne, inférieur de 10% à celui obtenu au four à moufle à 480°C.

Si l'on en croit Paine (1966) et Salonen *et al.* (1976), les différences observées entre les teneurs en cendre obtenues à 480°C, et celles mesurées après passage dans la microbombe, sont en partie dues à la décomposition de certains composés minéraux. L'énergie dégagée par la dégradation de ce carbone inorganique induirait une

Tableau 1

Comparaison du pourcentage moyen du poids de cendre dans la chair de *C. gigas*, déterminé, d'une part, au four à moufle à 480°C pendant 48 h, d'autre part, à la bombe calorimétrique à 1000°C. *n* : nombre de mesures, (s) : écart-type.

Comparison of the mean percentage of ash weight in the tissue of *C. gigas*, determined on the one hand with a furnace at 480°C during 48 hours, and on the other hand with a calorimetric bomb at 1000°C. *n*: number of measures, (s): standard deviation.

Date	% poids de cendre au four à moufle <i>n</i> = 5 (s)		% poids de cendre par microcalorimétrie <i>n</i> = 5 (s)	
	Lot A	Lot B	Lot A	Lot B
12. 6.1979	—	11,3	—	7,9
26. 6.1979	9,9 (0,6)	—	11,6 (1,4)	—
7. 8.1979	♂ 10,2 (0,9)	12,2 (0,6)	10,3 (3,0)	11,6 (1,4)
	♀ 9,1 (0,6)	—	10,0 (1,0)	—
11.9.1979	15,9 (1,4)	12,1 (1,3)	15,2 (1,7)	9,8 (2,1)
22.10.1979	15,9 (2,9)	16,4 (1,8)	13,3 (1,4)	13,4 (2,7)
18.12.1979	15,8 (2,8)	15,9 (1,2)	11,3 (3,7)	14,1 (2,2)
19.2.1980	15,9 (2,1)	16,6 (2,4)	14,2 (4,1)	11,3 (2,7)

Tableau 2

Évolution annuelle des moyennes des poids de chair sèche sans cendre, des valeurs énergétiques calculées par la méthode indirecte et mesurées directement, et enfin des valeurs énergétiques totales de *C. gigas*. *n* : nombre de mesures, (s) : écart-type.

Annual cycle of ash-free dry weights, of the energetic values obtained by indirect and direct methods, and of the total energetic values of *C. gigas*. *n*: number of measures, (s): standard deviation.

Date	Lot A (s)				Lot B (s)			
	Poids de chair sans cendre (g) (<i>n</i> = 50)	Valeur énergétique calculée (cal.mg ⁻¹) (<i>n</i> = 5)	Valeur énergétique mesurée (cal.mg ⁻¹) (<i>n</i> = 5)	Valeur énergétique totale (kcal)	Poids de chair sans cendre (g) (<i>n</i> = 50)	Valeur énergétique calculée (cal.mg ⁻¹) (<i>n</i> = 5)	Valeur énergétique mesurée (cal.mg ⁻¹) (<i>n</i> = 5)	Valeur énergétique totale (kcal)
12. 6.1979	—	—	—	—	0,12 (0,06)	5,12	4,50 (0,38)	0,56
26. 6.1979	1,44 (0,30)	4,87	4,91 (0,71)	7,09	—	—	—	—
7. 8.1979	♂ 1,69 (0,42)	4,23 (0,05)	5,39 (0,24)	9,12	0,65 (0,25)	3,96 (0,05)	5,01 (0,09)	3,24
	♀ 1,87 (0,47)	4,92 (0,25)	5,40 (0,08)	10,09	—	—	—	—
11. 9.1979	0,87 (0,35)	4,26 (0,03)	4,11 (0,05)	3,56	0,55 (0,13)	4,39 (0,13)	4,86 (0,11)	2,66
22.10.1979	0,76 (0,39)	4,38 (0,17)	4,75 (0,08)	3,58	0,57 (0,19)	4,18 (0,15)	4,87 (0,15)	2,79
18.12.1979	0,65 (0,28)	4,22 (0,25)	4,60 (0,25)	3,01	0,54 (0,12)	4,24 (0,15)	4,95 (0,23)	2,65
19. 2.1980	0,76 (0,38)	4,32 (0,10)	4,87 (0,21)	3,71	0,47 (0,10)	4,26 (0,16)	4,76 (0,15)	2,22
Moyenne	—	4,38 (0,27)	4,86 (0,51)	—	—	4,24 (0,26)	4,83 (0,25)	—

erreur d'environ 1,5% sur la valeur calorique (Salonen *et al.*, 1976). Nous négligerons cette correction sur nos valeurs, car elle est compensée par les 2 à 3% d'eau résiduelle liée à la chair séchée à 60°C (Beukema, de Bruin, 1979).

Les deux lots d'huîtres présentent une augmentation de leur poids de cendre après la période de ponte. Cette augmentation se maintient jusqu'à la fin du cycle d'observation en février.

Poids de chair sèche sans cendre (tableau 2)

Le poids moyen de chair sèche sans cendre atteint son maximum au début du mois d'août avant la ponte. Cette accumulation semble liée à la formation des gamètes. Les pontes principales ont été constatées dans le bassin du 14 au 17 août (Berthomé, comm. pers.). La perte de matière due à celle-ci est, pour le lot A, de 49%

du poids de chair sèche sans cendre observé avant la ponte, pour les mâles, et, de 54% pour les femelles. Cette perte n'est, par contre, que de 16% pour les huîtres plus jeunes du lot B.

Biochimie (tableau 3)

Les moyennes des valeurs déterminées par les analyses biochimiques ne semblent pas statistiquement différentes, qu'elles aient été obtenues à partir du dosage de 10 ou de 5 huîtres.

L'évolution des constituants biochimiques de la chair est relativement identique chez les deux lots. Il faut cependant noter que le pourcentage des lipides chez les femelles du lot A est très supérieur à celui des mâles des deux lots et aux valeurs rencontrées le reste de l'année. Les protéines présentent un pic printanier suivi d'une déplétion avant la ponte.

La somme des trois principaux constituants biochimiques ne représente qu'entre 64,3 et 84,2% (moyenne 71,2%) du poids de la chair sèche sans cendre.

Valeurs énergétiques (tableau 2)

Calculée à partir des coefficients de conversion de Brody (1945), la valeur énergétique moyenne de la chair sèche sans cendre des huîtres, quel que soit leur âge, est de 4,31 cal.mg⁻¹. Les valeurs caloriques moyennes par âge sont, respectivement pour les lots A et B, de 4,38 cal.mg⁻¹ de chair sèche sans cendre et de 4,24 cal.mg⁻¹. On remarque une nette augmentation de la valeur énergétique de la chair sèche sans cendre des femelles (4,92 cal.mg⁻¹), sans doute liée à leurs fortes teneurs lipidiques estivales, alors que les mâles, à la même époque, ne présentent qu'une valeur énergétique de 4,23 cal.mg⁻¹. Par contre, les fortes valeurs énergétiques printanières semblent liées au pic des protéines.

Tableau 3

Composition biochimique de la chair sèche sans cendre de *C. gigas* exprimée en pourcentage des principaux constituants : comparaison des moyennes obtenues respectivement sur 5 et 10 analyses. (s) : écart-type, n : nombre d'individus, t : test de Student.

Biochemical composition of the ash-free dried soft parts of *C. gigas* expressed in percentage of the main components: comparison of the means obtained respectively with 5 and 10 analyses. (s): standard deviation, n: number of oysters, t: Student's test.

Date	% protéine (s)			% lipide (s)			% glucide (s)			Somme des % (s)
	n = 5	n = 10	t = 2,160 (95%)	n = 5	n = 10	t = 2,160 (95%)	n = 5	n = 10	t = 2,160 (95%)	
Lot A										
26. 6.79 (1)		57,6	—		14,5	—		6,1	—	78,2
♀ (2)	49,2 (2,8)	50,5 (2,5)	0,382	19,2 (2,1)	18,9 (2,7)	0,565	6,4 (3,1)	6,6 (2,4)	0,125	75,4 (2,6)
7. 8.79		49,9 (3,3)	—		11,7 (0,4)	—		7,5 (4,9)	—	69,0 (2,0)
♂ (3)	53,4 (3,4)	51,9 (3,7)	0,803	10,5 (1,1)	10,8 (1,0)	0,557	6,1 (2,8)	7,3 (3,3)	0,740	70,0 (0,6)
20.10.79	54,3 (3,2)	53,9 (3,9)	0,212	11,2 (2,4)	11,0 (1,9)	0,194	6,1 (3,6)	6,3 (3,8)	0,105	71,6 (2,7)
18.12.79	56,2 (3,3)	56,0 (2,8)	0,132	9,3 (1,4)	9,2 (1,0)	0,101	4,2 (3,6)	4,3 (2,8)	0,065	69,6 (4,2)
19. 2.80	50,6 (4,1)	51,2 (3,9)	0,297	12,3 (1,9)	12,7 (2,3)	0,351	7,3 (4,5)	6,6 (4,2)	0,320	70,2 (2,1)
Lot B										
12. 6.79 (1)		70,6	—		10,7	—		2,9	—	84,2
7. 8.79	47,8 (1,5)	48,1 (2,6)	0,255	11,0 (0,3)	11,4 (0,9)	1,018	5,5 (2,4)	5,3 (3,2)	0,130	64,3 (1,4)
11. 9.79	52,8 (1,7)	57,5 (8,0)	1,353	11,0 (1,3)	11,0 (1,5)	0	8,9 (2,2)	6,7 (3,3)	1,437	72,8 (2,3)
20.10.79	56,2 (2,5)	55,6 (2,4)	0,486	9,0 (0,6)	9,6 (1,0)	1,296	3,8 (2,5)	4,4 (2,8)	0,431	69,0 (2,5)
18.12.79	54,8 (2,0)	55,3 (2,6)	0,407	10,5 (1,3)	10,5 (1,7)	0	3,8 (2,6)	3,1 (2,4)	0,561	69,1 (2,5)
19. 2.80	49,9 (3,4)	52,4 (3,6)	1,383	13,4 (1,7)	12,9 (1,3)	0,678	4,0 (4,6)	2,8 (3,4)	0,630	67,4 (2,9)

(1) Dosage fait sur un mélange homogène de 10 huîtres; (2) 7 femelles ont été analysées et 3 ont servi pour la calorimétrie; (3) 3 mâles ont été analysés.

Les valeurs obtenues par la mesure directe sont en moyenne de 4,85 cal.mg⁻¹ de chair sèche sans cendre, soit respectivement pour les lots A et B, de 4,86 et 4,83 cal.mg⁻¹. Ces valeurs sont en moyenne supérieures de 11% à celles calculées à partir des composés biochimiques. Contrairement aux valeurs calculées par la méthode indirecte, nous n'observons pas, pour le lot A, de différence entre les valeurs énergétiques des femelles et celles des mâles, mesurées par la méthode directe.

Les valeurs énergétiques moyennes des huîtres sont définies, pour chaque échantillon, par le poids moyen de chair sèche sans cendre multiplié par la valeur énergétique obtenue par la méthode directe. La différence entre les valeurs énergétiques de la chair des huîtres avant et après la ponte représente la quantité d'énergie perdue lors de l'émission des gamètes. Cette quantité s'élève pour le lot A à 61% de l'énergie totale des mâles avant la ponte, et à 65% de celles des femelles. Cette perte ne s'élève qu'à 18% pour les huîtres du lot B. Après la ponte, on ne constate pas d'augmentation notable de la valeur énergétique globale des mollusques.

La valeur énergétique moyenne mesurée pour les lipides est de 8,63 cal.mg⁻¹. Cette valeur est peu différente de celle utilisée par Beukema et de Bruin (1979) pour *Macoma balthica* (8,62 cal.mg⁻¹) mais reste relativement plus importante que celle préconisée par Beninger (1982) pour *Ruditapes decussatus* et *Ruditapes philippinarum* (7,88 cal.mg⁻¹). Toutefois, celle-ci fluctue au cours de l'année (tab. 4). Ces valeurs restent cependant toujours en-deçà du coefficient de 9,45 cal.mg⁻¹ préconisé par Brody (1945).

Tableau 4

Évolution annuelle des valeurs énergétiques de la fraction lipidique de *C. gigas* pour le lot A. () : écart-type.

Annual cycle of energetic values of lipid fraction of *C. gigas*. () : standard deviation.

Date	Valeur énergétique (cal.mg ⁻¹)	
26. 6.79	8,77	(0,08)
7. 8.79	♂	8,60
	♀	8,55
11. 9.79	9,38	(0,85)
20.10.79	8,34	(0,10)
18.12.79	8,95	(0,05)
19. 2.80	7,85	—
Moyenne	8,63	(0,48)

DISCUSSION

D'une manière générale, la valeur énergétique moyenne mesurée directement par microcalorimétrie est, quel que soit l'âge de *C. gigas*, de 4,85 cal.mg⁻¹. Elle est légèrement inférieure aux valeurs trouvées dans la littérature pour différentes espèces de mollusques (tab. 5). Ceci peut tenir au fait que la moitié de nos dosages ne porte que sur des juvéniles qui ne présentent qu'un effort de reproduction faible, et que la période de reproduction de *Crassostrea gigas* est très courte et n'est représentée ici que par un prélèvement sur des huîtres de 2 ans. D'ailleurs Browne et Russel-Hunter (1978) et Shafee et Lucas (1982) signalent que l'effort de reproduction augmente avec l'âge chez les mollusques,

ce qui tend sans doute à faire augmenter leur valeur énergétique moyenne.

Beukema et de Bruin (1979) ont trouvé que les valeurs énergétiques calculées à partir des analyses biochimiques sont supérieures à celles mesurées directement par microcalorimétrie, c'est-à-dire l'inverse de ce qui a été constaté dans ce travail. On peut penser que cette contradiction est liée aux différences entre les méthodes de dosage biochimique utilisées.

Il ne faut pas perdre de vue que la somme des différents constituants biochimiques pris en compte dans nos analyses ne représente que 71 % de la matière organique sèche sans cendres, soit un déficit d'environ 30 %. Pour leur part, Beukema et de Bruin (1977) prennent en compte en moyenne 94 % de la matière organique sèche sans cendre. Cette différence est en partie expliquée par l'utilisation par ces auteurs de la méthode du microkjeldhal pour le dosage de l'azote et du coefficient de conversion de 6,25 pour la conversion de l'intégralité de l'azote en protéine. Or ce facteur de conversion peut varier de 5,7 à 6,4 selon la nature des protéines. Giese (1967) trouve 20 % de protéines en moins avec la méthode de Lowry qu'avec l'utilisation du facteur de 6,25 appliqué à l'azote total. Ces différences peuvent principalement être dues à la transformation erronée de l'azote non protéinique en protéine par l'application du coefficient multiplicateur. Par ailleurs, l'utilisation de la méthode de Lowry *et al.* (1951), ne dosant pas les protéines de structure, peut entraîner une sous-estimation de la valeur énergétique des tissus, lorsque celle-ci est calculée par la méthode indirecte. Toutefois, ceci doit être tempéré par le fait que ce sont surtout les lipides qui sont responsables des fluctuations de la valeur énergétique d'un mollusque et non les protéines. En effet, l'évolution de la valeur calorique mesurée directement est corrélée significativement à 99 % avec la teneur en lipides des huîtres : % lipides = 6,7 cal. — 20,1

($r = 0,636$). A l'inverse, elle est corrélée négativement à 99 % avec la teneur en glucides : % glucides = — 7,06 cal. + 40,9 ($r = 0,823$); et elle n'est pas corrélée avec les teneurs en protéines.

Ceci nous amène à poser le problème des fluctuations saisonnières de la valeur énergétique d'un mollusque. Ces fluctuations saisonnières se situent à deux niveaux : d'une part, à celui des proportions relatives des différents constituants biochimiques, si l'on considère la méthode indirecte d'estimation; d'autre part, à celui de la composition chimique de chaque constituant biochimique, si l'on considère la méthode directe d'estimation.

Dans le premier cas, il est clair que l'augmentation du pourcentage des lipides dans la composition corporelle entraînera une augmentation de la valeur énergétique du mollusque, ce qui induit une discrimination entre mâles et femelles, ces dernières étant plus riches en lipides au moment de la maturation sexuelle. En effet, Paine (1971) définit la valeur énergétique des femelles matures de *Tegula funebris* à 6,1 kcal.g⁻¹ de chair sèche sans cendre, celle des mâles à 5,4 kcal.g⁻¹ et celle des immatures à 5,2 kcal.g⁻¹. Dame (1976) mesure à 6,133 kcal.g⁻¹ de chair sèche, la valeur énergétique des gonades femelles de *Crassostrea virginica*, et à 5,665 kcal.g⁻¹ celle des gonades mâles. Lucas *et al.* (1978) constatent sur six bivalves, que la valeur énergétique des gonades femelles et des œufs est toujours supérieure à celle du soma et surtout des gonades mâles. De Wilde et Berghuis (1978) estiment à 4,529 cal.mg⁻¹ de matière sèche sans cendre, la valeur énergétique du sperme de *Macoma balthica* et à 5,863 cal.mg⁻¹ celle des ovules.

Dans le second cas, il est connu que la composition qualitative des lipides totaux varie au cours de l'orientation de la sexualité et de la maturation sexuelle (Krishnamoorthy *et al.*, 1979 *a* et *b*), mais aussi en fonction de la disponibilité qualitative et quantitative en

Tableau 5

Valeur énergétique de différents mollusques marins déterminée par des mesures microcalorimétriques.
The energetic value of different sea molluscs determined by calorimetric measures.

Espèces	Valeur énergétique moyenne (cal.mg ⁻¹) de chair sèche sans cendre	Auteurs
<i>Tegula funebris</i> :		
immature	5,20	
mâle	5,40	Paine (1971)
femelle	6,20	
<i>Mercenaria mercenaria</i>	5,235	
<i>Mytilus edulis</i>	5,006	
<i>Modiolus demissus</i>	5,036	Thayer <i>et al.</i> (1973)
	5,118	
	5,102	
<i>Mytilus edulis</i>	5,57 (*)	Dare et Edwards (1975)
<i>Ostrea edulis</i>	5,206	Rodhouse (1978)
<i>Perna viridis</i> :		
Immature	5,33	
Mature	5,342	Shafee (1978)
<i>Macoma balthica</i>	5,47	Beukema et De Bruin (1979)
<i>Anodonta cygnea</i>	5,252	
<i>Unio litoralis</i>	5,159	Machado (1979)
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	5,379	

(*) Déterminé par application des coefficients de Brody (1945) à partir de la composition biochimique.

nourriture (De Moreno *et al.*, 1975; Mori, 1979; Langton, Waldoek, 1981). Ceci explique que la valeur énergétique des lipides varie dans le temps (tab. 4). Selon Beukema et de Bruin (1979), ces variations de la valeur énergétique des lipides seraient directement liées à l'évolution du rapport acides gras à longues chaînes sur acides gras à chaînes courtes. Les premiers ayant une valeur énergétique de $9,10 \text{ cal.mg}^{-1}$ et les seconds de $7,38 \text{ cal.mg}^{-1}$. Au niveau de l'individu global, les valeurs énergétiques mesurées directement par microcalorimétrie sont, dans ce travail, identiques chez les mâles et les femelles du lot A. Au contraire, la méthode indirecte, en partant des analyses biochimiques, aboutit à une différence appréciable en faveur des femelles. On est tenté d'expliquer cet état de fait par la qualité des constituants biochimiques mis en jeu. Malheureusement, les dosages globaux (glucides, protéines et lipides totaux) ne permettent pas de mettre en évidence ce phénomène. Mais Krishnamoorthy *et al.* (1979 a et b) montrent que chez *Crassostrea virginica*, les lipides sont constitués par une plus forte proportion de lipides neutres chez les mâles que chez les femelles, alors que, chez ces dernières, on trouve surtout des phospholipides. De même, les jeunes encore immatures ont une proportion relative de phospholipides et de lipides neutres identique à celle des mâles, la composition des lipides neutres étant différente. Par ailleurs, ces auteurs trouvent plus de triglycérides, monoglycérides et stérols libres chez les jeunes immatures que chez les huîtres plus âgées. Ils quantifient le contenu énergétique des différents constituants lipidiques, et mettent en évidence que les lipides entrant dans la constitution des tissus des mâles sont en moyenne plus énergétiques que ceux présents chez les femelles.

De même, il semble que ce soit la valeur énergétique élevée du matériel reproducteur, due à la forte quantité de lipides contenue dans les gamètes des mollusques (Ansell, Bodoy, 1979; Pollero *et al.*, 1979; Bodoy, 1980), qui explique que le pourcentage d'énergie soit toujours supérieur au pourcentage de matière sèche sans cendre perdue lors de la ponte. Ainsi Dame (1976) a montré que l'énergie perdue par la ponte chez *Crassostrea virginica* peut atteindre 48% de son énergie totale. Ce pourcentage est sensiblement inférieur à ceux que l'on obtient dans ce travail. Cependant comme l'ont constaté Shafee et Lucas (1980-1982) sur *Chlamys varias*, l'effort de reproduction augmente avec l'âge. Ainsi, dans notre étude, il ne concerne que 18% de la valeur énergétique des huîtres du groupe B, alors qu'il

implique jusqu'à 65% de celle des huîtres femelles du groupe A. L'énergie est donc principalement utilisée pour la croissance chez les huîtres de 1 an, alors qu'elle est employée pour la production des gamètes dès la deuxième année (Deslous-Paoli, 1980). Cet effort de reproduction semble aussi plus important pour les femelles que pour les mâles.

CONCLUSION

L'utilisation simultanée des dosages biochimiques affectés des coefficients de conversion de Brody (1945) et la combustion directe par microcalorimétrie, permettent une estimation la plus juste possible des valeurs énergétiques des populations d'huîtres étudiées.

Cette étude parallèle permet de préciser que les dosages biochimiques entraînent une sous-estimation de 30%, principalement due au dosage partiel de protéines par la méthode de Lowry *et al.* (1951) et à l'absence de discernement entre les différents composants d'un même constituant biochimique.

La valeur énergétique des huîtres dépend principalement de l'évolution des teneurs en lipides, mais le coefficient de conversion des lipides varie saisonnièrement autour de la valeur de $8,63 \text{ cal.mg}^{-1}$. Ainsi il paraît difficile d'obtenir une estimation précise de la teneur énergétique des bivalves à partir des analyses biochimiques; par contre les résultats bruts de combustion nécessitent pour leur interprétation un suivi biochimique.

Ainsi la valeur énergétique moyenne des tissus de l'huître *Crassostrea gigas* est de $4,85 \text{ cal.mg}^{-1}$ de chair sèche sans cendre.

Chez les jeunes huîtres de 1 an, l'énergie est principalement utilisée pour la croissance, 18% seulement étant impliqués dans la reproduction, alors que chez les huîtres de 2 ans, 60 à 65% de l'énergie accumulée sert à la formation des gamètes.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier M. H. Massé de la Station Marine d'Endoume pour ses critiques et ses suggestions, ainsi que M^{me} J. Marchand de la Faculté de Nantes qui a accepté de mettre son matériel à notre disposition.

RÉFÉRENCES

- Ansell A.D., Bodoy A.**, 1979. Comparison of events in the seasonal cycle for *Donax trunculus* and *Donax vittatus* in European water, *Proc. 13th Europ. Mar. Biol. Symp.*, edited by E. Naylor et R.G. Hartnoll, Oxford Pergamon Press, 191-198.
- Beninger P.G.**, 1982. Étude biochimique comparée de deux populations de bivalves : *Ruditapes decussatus* (Linné) et *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve), *Thèse 3^e cycle, Univ. Bretagne Occidentale*, 193 p.
- Beukema J.J., De Bruin W.**, 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., De Bruin W.**, 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.
- Bligh E.G., Dyer W.F.**, 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification, *Can. J. Biochem. Physiol.*, **37**, 911-917.
- Bodoy A.**, 1980. Croissance et variation de la composition biochimique du bivalve *Spisula subtruncata* (da Costa) dans le Golfe de Marseille, *Tethys*, **9**, 4, 345-354.
- Brody S.**, 1945. *Bioenergetics and growth*, edited in J.J. Beukema et W. De Bruin, Reinhold, New-York, 1979.
- Browne R.A., Russel-Hunter W.D.**, 1978. Reproductive effort in molluscs, *Oecologia*, **37**, 23-27.
- Dame R.F.**, 1976. Energy flow in an intertidal oyster population, *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, **4**, 243-253.
- Dare P.J., Edwards D.B.**, 1975. Seasonal changes in flesh weight and biochemical composition of mussels (*Mytilus edulis* L.) in the Conwy estuary, North Wales, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **18**, 89-97.
- De Moreno J.E.A., Moreno V.J., Brenner R.R.**, 1975. Lipid metabolism of the yellow clam, *Mesodesma mactroides* : I. Composition of the lipids, *Lipids*, **11**, 4, 334-340.
- Deslous-Paoli J.M.**, 1980. Contribution à l'étude de la biologie de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg dans le bassin et les claires de Marennes-Oléron, *Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille II*, 121 p.
- Deslous-Paoli J.M., Héral M., Zanette Y.**, 1981. Problèmes posés par l'analyse des relations trophiques huîtres-milieu, *Actes Colloq. CNEOX, GABIM*, n° 14, 335-340.
- Dubois M., Gilles K.A., Hamilton J.K., Rebecs P.A., Smith F.**, 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances, *Anal. Chem.*, **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.
- Héral M., Razet D., Maestrini S.Y., Garnier J.**, 1980. Composition de la matière organique particulière dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron. Apport énergétique pour la nutrition de l'huître, *Note CIEM, CM 1980/L* : 44.
- Krishnamoorthy R.V., Lakshmi G.J., Biesiot P., Venkataramiah A.**, 1979 a. Variations in glycogen, total fat, and caloric energies of the American oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin) from natural reefs in Mississippi Sound, *Proc. Indian Acad. Sci.*, **88B-1**, 6, 397-409.
- Krishnamoorthy R.V., Venkataramiah A., Lakshmi G.J., Biesiot P.**, 1979 b. Caloric densities of shellfish meat and meat fats, *J. Agric. Food Chem.*, **27**, 1125-1127.
- Langdon C.J., Waldock M.J.**, 1981. The effect of algal and artificial diets on the growth and fatty acid composition of *Crassostrea gigas* spat, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **61**, 431-448.
- Lowry O.M., Roseborough N.I., Farrand A.L., Randall R.J.**, 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent, *J. Biol. Chem.*, **193**, 263-275.
- Lucas A., Calvo J., Trancart M.**, 1978. L'effort de reproduction dans la stratégie démographique de six bivalves de l'Atlantique, *Haliothis*, **9**, 107-116.
- Machado M.M.Q.**, 1979. Energetic value in bivalve molluscs. I. Interest as food for higher trophic level, *Anals da Faculdade de Ciências de Porto*, **61**, 1-4, 5-20.
- Mori K.**, 1979. Effects of artificial eutrophication on the metabolism of the Japanese oyster *Crassostrea gigas*, *Mar. Biol.*, **53**, 361-369.
- 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.
- Pollero R.J., Re M.E., Brenner R.R.**, 1979. Seasonal changes of lipids of the mollusk *Chlamys tehuella*, *Comp. Biochem. Physiol.*, **64A**, 257-263.
- 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., Sarvala J., Makala J., Viljanen M.I.**, 1976. The relation of energy and organic carbon in aquatic invertebrates, *Limnol. Oceanogr.*, **21**, 5, 724-730.
- Shafee M.S.**, 1978. Variation in biochemical composition of the green mussel *Perna viridis* Linnaeus of Ennore estuary, Madras, *Mahasagar. Bull. Nat. Inst. Oceanogr.*, **2**, 1 et 2, 101-104.
- Shafee M.S., Lucas A.**, 1980. Quantitative studies on the reproduction of black scallop, *Chlamys varia* (L.) from Lanveoc area (Bay of Brest), *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **42**, 171-186.
- Shafee M.S., Lucas A.**, 1982. Variations saisonnières du bilan énergétique chez les individus d'une population de *Chlamys varia* (L.) (Bivalvia, Pectinidae), *Oceanol. Acta*, **5**, 3, 331-338.
- Thayer W.G., Shaaf W.E., Angelovic J.W., La Croix M.W.**, 1973. Caloric measurement of some estuarine organisms, *Fish. Bull.*, **71**, 1, 289-296.
- Walne P.R., Mann R.**, 1975. Growth and biochemical composition in *Ostrea edulis* and *Crassostrea gigas*, *Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp., Aberdeen*, edited by H. Barnes, 587-607.
- Wilde P.A.W. de, Berghuis F.M.**, 1978. Laboratory experiments on the spawning of *Macoma balthica*; its implication for production research, in: *Physiology and behaviour of marine organisms. Proc. 12th Europ. Symp. Mar. Biol., Stirling, Scotland*, edited by Mc Lusky and Berry, 375-384.