

CROISSANCE, ENGRAISSEMENT ET CYCLE SEXUEL DE  
*CRASSOSTREA GIGAS*  
DANS LE BASSIN D'ARCACHON :  
COMPARAISON DES HUITRES AGEES DE 1 ET 2 ANS

par

Danièle MAURER et Michel BOREL  
I.F.R.E.MER - 63, Boulevard Deganne - 33120 ARCACHON

ABSTRACT. Growth, Fattening and sexual maturation of *Crassostrea gigas* in the bay of Arcachon : comparison between one and two years old oysters.

The behaviour of one and two years old *Crassostrea gigas* was studied during the springs and summers of 1983, 1984, in different zones of the Bay of Arcachon. The physiology of two years old oysters is orientated towards reproduction, with consistent maturation in the same population. Spring carbohydrate storage is variable each year and synchronous with growth. Carbohydrates are depleted during the month before spawning, and probably converted into lipid reserves of ovocytes.

However in one year old oysters, spawning does not occur throughout the entire population due to heterogeneity in sexual maturation. The storage of carbohydrates is found to be the same for both ages, although the young oysters use them at an earlier and in a more intensive manner. This energetic expenditure suggests an important increase of metabolic costs during this period. Young oysters would not be well adapted to spring temperature rise, coupled later on with reduced food availability. These results are discussed in relation to summer mortalities occurring mostly among one year old oysters in the Bay of Arcachon.

RESUME. Le comportement d'huîtres *Crassostrea gigas* âgées de 1 et 2 ans a été étudié au cours des printemps et été 1983 et 1984 dans différents sites du bassin d'Arcachon.

Les huîtres âgées de 2 ans ont une physiologie orientée vers la reproduction, la maturation s'effectuant de façon synchrone dans un même lot. L'importance de l'accumulation printanière de réserves glycogénées est variable selon les années et corrélative de la phase de croissance. Les composants glucidiques sont rapidement utilisés au cours du mois précédent la ponte, et transformée en lipides de réserve des ovocytes.

les huîtres âgées de 1 an évoluent à des rythmes différents, certaines ne présentant aucun signe de maturation; le pourcentage de sujets qui fraient varie selon les années. Les réserves glycogénées s'accumulent de façon comparable chez les 2 classes d'âge; leur utilisation plus précoce et plus intense par les jeunes mollusques n'intervient pas nécessairement en liaison avec la gamétogénèse et la croissance, et laisse supposer des besoins métaboliques plus importants à cette période. Les jeunes huîtres s'adapteraient mal aux élévations de températures printanières associées par la suite à une réduction de la disponibilité en nourriture. Les résultats obtenus sont discutés en relation avec les mortalités estivales qui affectent principalement les huîtres de 1 an dans le bassin d'Arcachon.

Key-words : *Crassostrea gigas* , biochemistry, maturation, Bay of Arcachon.

Mots-clefs : *Crassostrea gigas*, biochimie, maturation, bassin d'Arcachon.

## INTRODUCTION.

Le bassin d'Arcachon est un site particulièrement favorable à la croissance et la reproduction de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*. C'est un des premiers centres français de production de naissain et d'huîtres de demi-élevage. Pourtant, depuis l'introduction massive de *Crassostrea gigas* en 1971-72, il existe peu de données sur le comportement des huîtres âgées de 1 an dans le milieu naturel, exception faite des travaux de HIS (1978) dans le bassin d'Arcachon, et de DESLOUS-PAOLI (1980), DESLOUS-PAOLI et HERAL (1984) dans le bassin de Marennes-Oléron. Par ailleurs, des phénomènes de mortalité estivale sont apparus depuis quelques années dans ce premier site, affectant plus fortement en un même lieu, les jeunes huîtres que les huîtres plus âgées. Afin d'appréhender le comportement particulier de cette classe d'âge, une étude comparative de la croissance et du cycle sexuel d'huîtres de 1 an et 2 ans a été entreprise au cours des printemps et étés 1983 et 1984, dans différents secteurs du bassin d'Arcachon.

## MATERIEL ET METHODES.

Deux sites ont été retenus en 1983, dans deux zones opposées du bassin d'Arcachon: le Cap-Ferret (secteur océanique communément appelé les "bas") et Taussat (secteur continental, dénommé les "hauts"); afin de compléter les observations, une zone intermédiaire, le Courbey a été ajoutée en 1984 (fig. 1).

Les catégories suivantes de *Crassostrea gigas*, originaires d'Arcachon ont été mises en élevage :

- sujets âgés de 1 an (naissain), au Cap-Ferret et à Taussat en 1983, puis au Courbey en 1984;
- sujets âgés de 2 ans à Taussat, en 1983, à titre de comparaison, puis au vu des résultats obtenus, dans les trois secteurs en 1984.

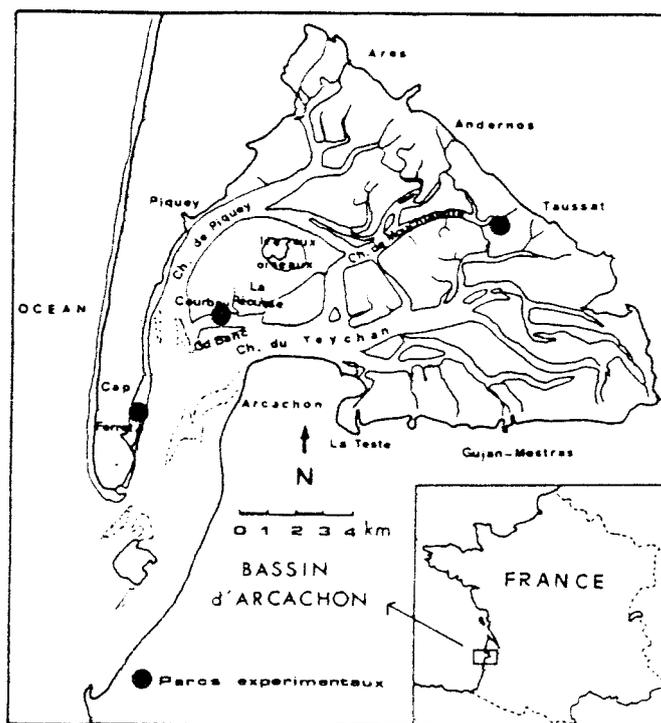


Fig. 1 - Le Bassin d'Arcachon

Les huîtres ont été mises en poches ostréophiles, à raison de 1.000 naissains par poche, et 250 pour les mollusques de 2 ans. Des échantillons de 30 à 50 huîtres ont été prélevés de une à trois fois par mois, avec une fréquence plus importante en période de reproduction. Sur ces huîtres ont été effectuées des mesures biométriques individuelles : poids total vivant et poids sec, et des mesures globales : index de condition.

(I.C. =  $\frac{\text{poids de chair sèche (g)} \times 1.000}{\text{capacité intervalvaire (ml)}}$ ) . Les stades macroscopiques de maturation de la gonade (LE DANTEC, 1968) ont été déterminés : stade 0 de repos sexuel, stades I et II de développement des follicules, stade III de réplétion maximum de la gonade, stades IV et V de pontes partielle et totale.

Les dosages des lipides et des glucides ont été effectués sur la chair sèche finement broyée d'un sous-échantillon de 10 individus (DESLOUS-PAOLI, 1980), respectivement par les méthodes de MARSH et WENSTEIN (1966) et de DUBOIS *et al.* (1956).

## RESULTATS.

### 1. Poids total vivant (fig. 2)

a) Huîtres de 2 ans : après une augmentation importante des valeurs pondérales au printemps et jusqu'à la mi-juin, la croissance des huîtres de 2 ans est très ralentie durant le début de l'été. On assiste à une reprise à partir d'août dans le secteur occidental, et de septembre dans le secteur oriental. Les trois sites s'ordonnent suivant un gradient positif de croissance des hauts vers les bas du bassin (Taussat, Courbey, Cap-Ferret). L'évolution des poids est semblable à Taussat pour les deux années étudiées, avec cependant un poids inférieur en 1983, à la mise en élevage.

b) Huîtres d'un an : en 1983, la croissance pondérale est pratiquement continue et identique dans les deux sites. En 1984, on observe un net ralentissement de la croissance de mi-juin à fin juillet dans les secteurs du Cap-Ferret et du Courbey et jusqu'en août à Taussat. Comme pour les huîtres de 2 ans, un gradient croissant des valeurs pondérales apparaît des hauts vers les bas du bassin.

### 2. Maturation et pontes.

a) Huîtres de 2 ans : les huîtres d'un même lot évoluent de façon synchrone. La maturation est plus rapide à Taussat et au Courbey qu'au Cap Ferret. Le 14 Mai, les huîtres des trois secteurs ont toutes atteint ou dépassé le stade II, et le 27 juin, 100 % de stades III sont observés. Lorsque la ponte principale est précoce, elle est suivie

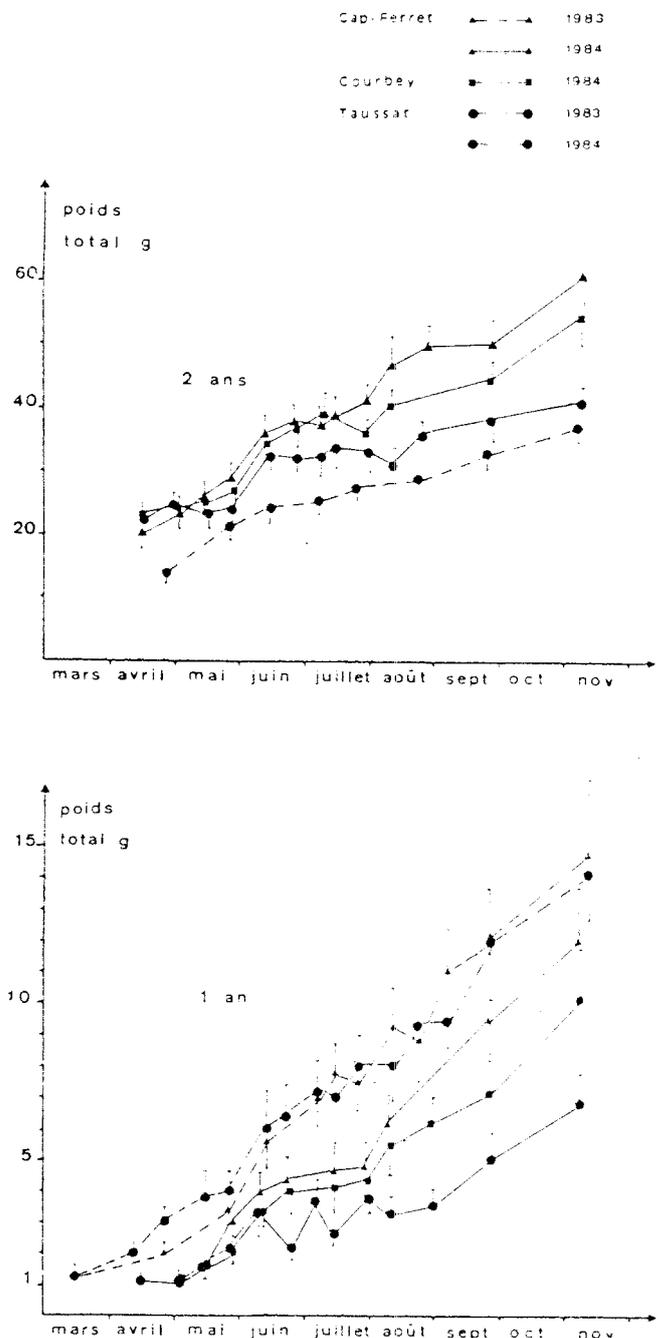


Fig. 2 . Evolution des poids totaux vivants

d'une seconde ponte importante; c'est le cas pour les huîtres du Courbey et de Tausat (frais début juillet en 1983 et fin juillet en 1984) qui apparaissent donc se comporter de façon semblable, bien que se trouvant dans des zones géographiques différentes. Au Cap-Ferret, la ponte est plus tardive (début août en 1984).

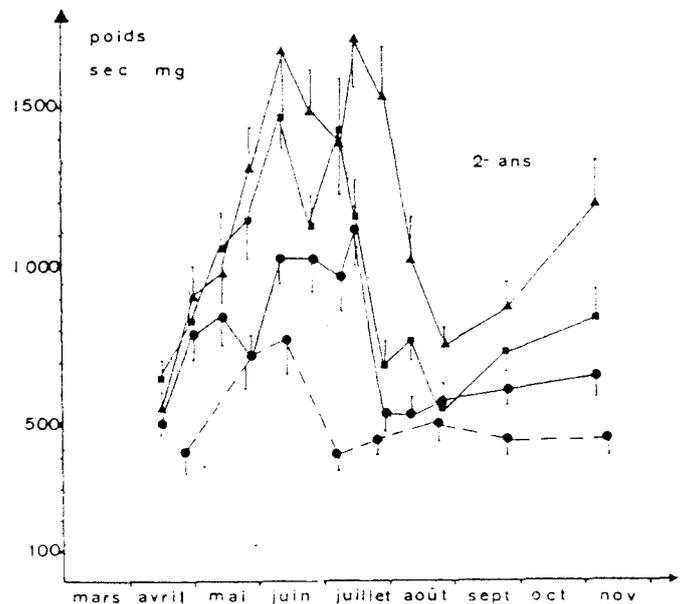
b) Huîtres de 1 an : on observe une évolution asynchrone de la maturation au sein d'un même lot. De même des différences notables s'observent d'une année sur l'autre. En 1983, une majorité de naissains atteint successivement les derniers stades de maturation (réplétion maximale de la gonade). Les pontes se produisent plus précocement à Tausat, mais une quinzaine de jours plus tard que sur les huîtres de 2 ans. La maturation est donc plus lente chez les jeunes huîtres.

En 1984, 25 % des naissains mûrent leur gonade au Courbey et au Cap Ferret, contre seulement 10 % à Tausat. Les pontes ne se produisent pas de façon synchrone à l'intérieur d'un même lot. Une regression des produits sexuels est observée début juin à Tausat et au Courbey et fin juin au Cap-Ferret, décelable par une augmentation notable (de 50 % à 80 %) du pourcentage de naissains d'apparence maigre, avec une gonade totalement translucide (stade 0); aucun sujet n'avait atteint le stade III, ce qui exclut l'éventualité d'une ponte en cette période très précoce de l'année. La non-maturation de la population en 1984 peut être mise en rapport avec la taille plus faible des huîtres. Ainsi, BUKER (1983) observe une forte proportion d'individus de sexe indéterminé dans les classes de tailles les plus petites.

### 3. Poids secs (fig. 3).

a) Huîtres de 2 ans : l'augmentation très importante des poids secs jusqu'à mi-juin correspond à l'élaboration des gamètes. Les pontes, décalées dans le temps selon les sites, entraînent une chute des valeurs. A l'issue de la saison de reproduction, les poids secs se situent à un niveau équivalent à celui du mois d'avril. L'énergie est utilisée pour la formation des gamètes et non pour augmenter la biomasse de chair (HERAL *et al.*, 1983). Les trois sites s'ordonnent suivant un gradient croissant des hauts vers les bas du bassin, aussi bien pour l'effort de reproduction que pour la croissance somatique.

b) Huîtres de 1 an : en 1983, l'augmentation des poids secs est pratiquement continue et plus importante en mai et juin. Les pontes induisent une chute ponctuelle des valeurs qui restent cependant supérieures à celles du



printemps. L'augmentation de chair sèche correspond donc principalement à la croissance et secondairement à l'élaboration des produits sexuels, conformément aux observations de DESLOUS-PAOLI et HERAL (1984).

En 1984, les poids secs se stabilisent dès la mi-mai à Taussat, et à partir de juin dans les deux autres sites. Ils ne recommencent à augmenter qu'à la fin août. Comme pour la croissance du poids total des individus, on retrouve un gradient croissant des hauts vers les bas du bassin, en ce qui concerne les poids secs de la chair.

#### 4. Index de condition (fig. 4).

a) Huîtres de 2 ans : les index de condition varient de 40 à 120. Les plus élevés, correspondant à l'état de réplétion maximum de la gonade, s'observent à la mi-mai à Taussat et à Courbey, et plus tardivement, à la mi-juin, au Cap-Ferret; puis ils se maintiennent jusqu'à la ponte. Comme pour les deux précédents paramètres, on retrouve un gradient croissant des hauts vers les bas du bassin.

Le frai provoque une chute des valeurs qui se situent dans tous les cas au même niveau en septembre.

b) Huîtres de 1 an : les index de condition varient de 35 à 140. Les maximum sont obtenus début mai. A partir de cette période, on observe une décroissance régulière des valeurs, en 1983 comme en 1984, qu'il y ait ou non maturation. Cette diminution n'est pas liée au frai comme pour les huîtres de 2 ans. Elle indique un amaigrissement relatif des individus qui abordent donc la période estivale dans un état d'affaiblissement important.

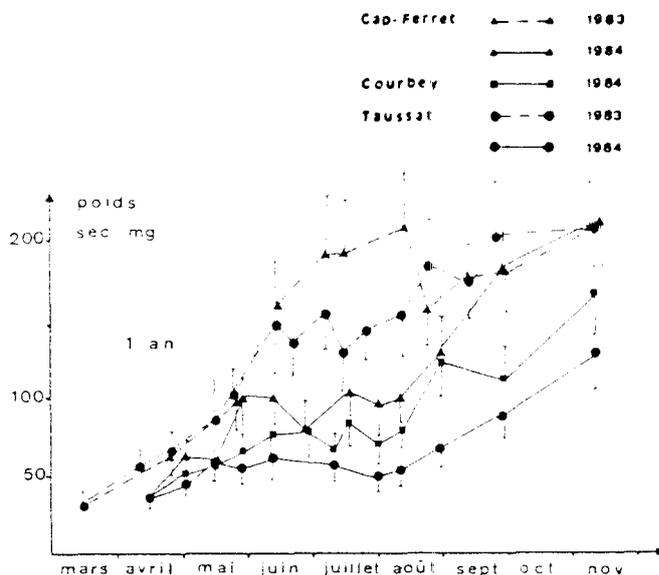


Fig. 3 - Evolution des poids secs

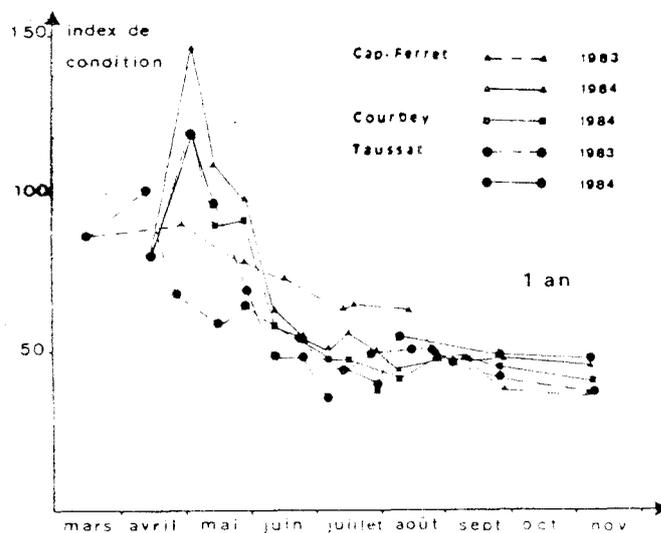
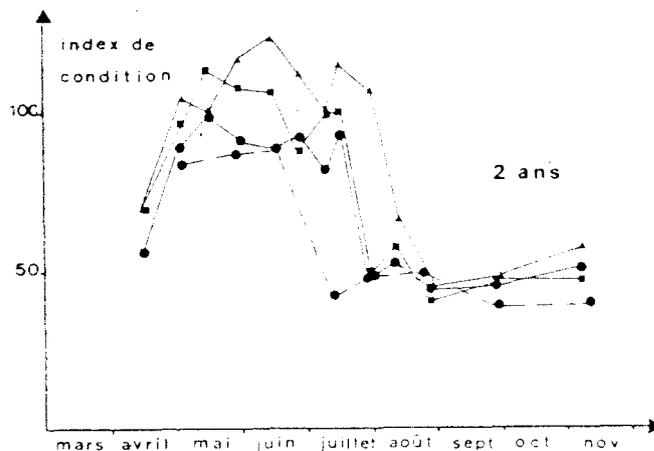


Fig. 4 - Evolution des index de condition.

### 5. Glucides (fig. 5)

Les pourcentages de glucides totaux varient de 0,7 % à 23 % du poids sec. Les taux maximums sont équivalents pour les deux classes d'âge et nettement supérieurs en 1984. Le glycogène suit globalement une évolution similaire à celle des glucides totaux. Il représente généralement de 65 % à 100 % des sucres.

a) Huîtres de 2 ans: les valeurs les plus élevées sont obtenues de mi-mai (Taussat) à fin-mai (Cap-Ferret); ainsi elles continuent à augmenter au Cap-Ferret, alors qu'elles commencent à chuter à Taussat. Puis à partir de juin, les taux de glucides décroissent progressivement, avec une gradation selon les sites et les années, pour atteindre un minimum en juillet à Taussat, en août au Courbey et au Cap-Ferret. En 1983, les valeurs observées sont particulièrement faibles.

b) Huîtres de 1 an : les taux maximums de glucides sont atteints fin avril et la décroissance des valeurs débute dès le mois de mai, soit un mois avant les huîtres de 2 ans. L'évolution des teneurs est synchrone dans les trois sites, les valeurs restant cependant supérieures au Cap-Ferret et intermédiaires au Courbey. Les minimums atteints de juillet à août selon les sites, sont inférieurs à ceux des individus de 2 ans.

### 6. Lipides (fig. 6)

Les teneurs en lipides sont supérieures en 1984 à celles de 1983, chez les deux classes d'âge.

a) Huîtres de 2 ans : les taux varient de 6 à 22 % du poids sec. Ils sont plus élevés chez les femelles. Ils augmentent

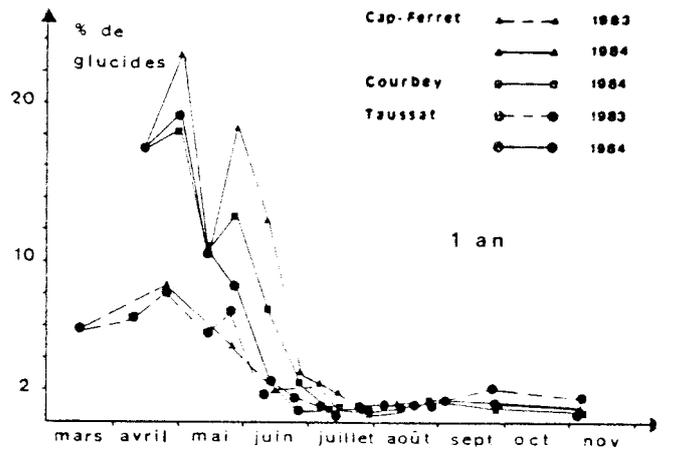
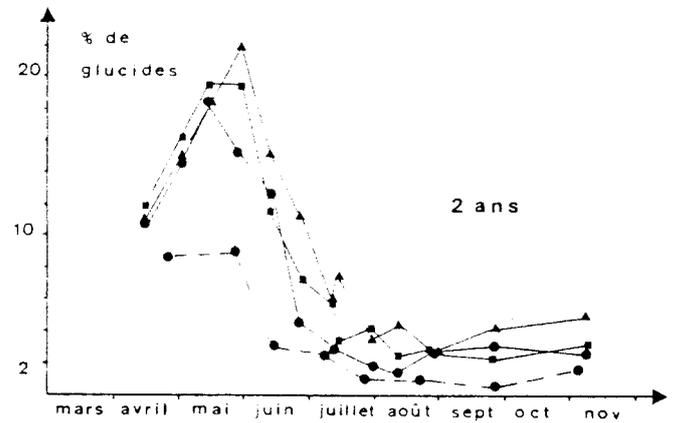
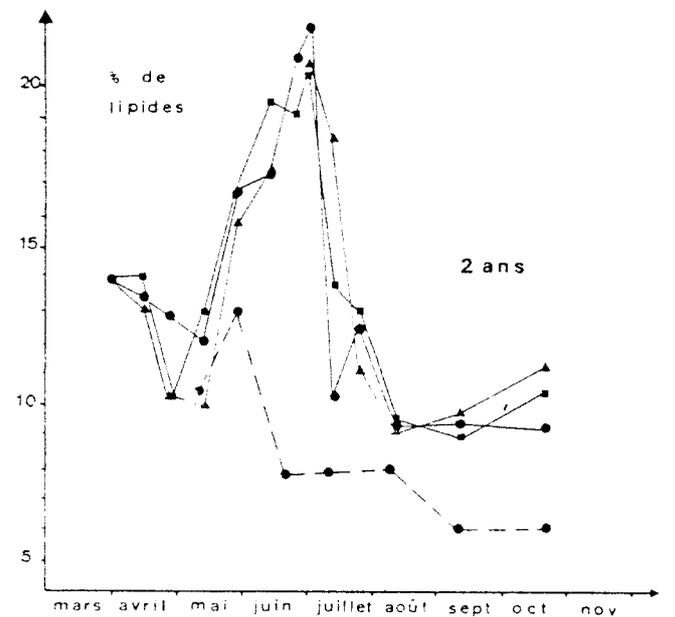


Fig. 5 - Evolution des teneurs en glucides totaux (% du poids sec)



en juin, corrélativement avec une diminution des teneurs en glucides. La ponte se traduit par une chute marquée des valeurs.

b) Huîtres de 1 an : en 1983, l'évolution est similaire à celle des huîtres de 2 ans. En 1984, les valeurs présentent des fluctuations s'inscrivant dans une décroissance générale pendant la période étudiée. Dans les deux cas, et plus particulièrement en 1984, les teneurs en lipides sont très inférieures à celles des huîtres de 2 ans.

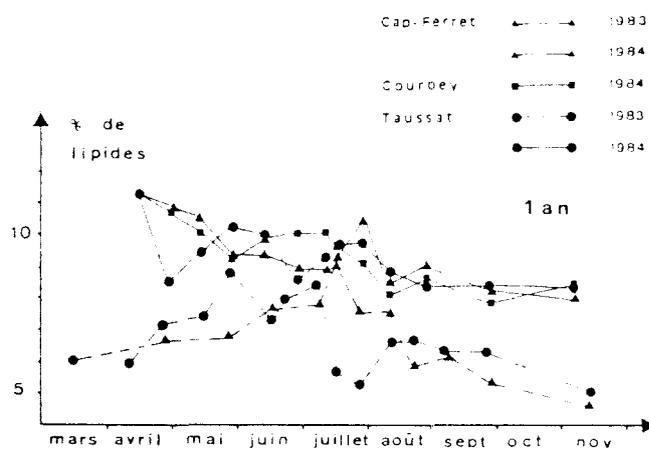


Fig. 6 - Evolution des teneurs en lipide totaux (% du poids sec)

### DISCUSSION.

L'évolution des constituants biochimiques chez les huîtres âgées de 2 ans s'effectue en liaison avec le cycle de reproduction. La phase printanière d'accumulation des réserves glycogénées est synchrone avec la croissance et le début de la gamétogénèse, contrairement à ce qui est observé chez d'autres bivalves comme *Mytilus edulis* (GABBOTT, 1983). Après un maximum en mai, les glucides chutent avec l'avancement de la maturation sexuelle et l'augmentation très forte des teneurs en lipides. A ce moment, la croissance est pratiquement stoppée. Ces observations confirment celles de MASUMOTO *et al.* (1934), HATANAKA (1940), JENG *et al.* (1979), MANN (1979), MORI (1979), DESLOUS-PAOLI (1980) et PERDUE *et al.* (1981); ce cycle d'évolution suggère l'utilisation du glycogène pour l'élaboration des lipides de réserve des ovocytes (GODDARD et MARTIN, 1966; GIESE, 1969; GABBOTT 1975, 1983). Le fait que les taux de lipides obtenus soient liés aux taux de glucides initiaux constitue un élément supplémentaire pour étayer cette hypothèse. GABBOTT (1975) précise sur *Mytilus edulis* que la chute de glycogène est corrélative du stade II (oogénèse et vitellogénèse) de la gamétogénèse. Chez *Crassostrea gigas*, elle est plus tardive et correspond au début du stade III; la même observation est faite sur des huîtres élevées en claires par DESLOUS-PAOLI (1980).

Les différences observées entre les deux années peuvent être reliées à l'importance des blooms phytoplanctoniques printaniers. En effet, de mars à mai, les teneurs en chlorophylle a n'excèdent pas  $3 \text{ mg.m}^{-3}$  en 1983 et sont comprises entre 4 et  $14 \text{ mg.m}^{-3}$  en 1984 (MAURER, données non publiées). Les différences notées entre les trois sites peuvent s'expliquer en partie par les températures plus élevées dans les hauts du bassin qui entraînent une maturation plus rapide et raccourcissent les phases de croissance et d'accumulation de réserves. Il en résulte un gradient croissant des hauts vers les bas du bassin pour les paramètres pondéraux et les index de condition.

Cette action des températures élevées sur l'évolution des constituants biochimiques et de la maturation a été observée expérimentalement par MANN (1979), dans des conditions trophiques limitantes.

Les résultats obtenus chez les huîtres âgées de 1 an n'entrent pas dans le schéma décrit ci-dessus. En effet, les réserves glycogénées décroissent très tôt avec l'index de condition; la maturation, tardive en 1983 et pratiquement inexistante en 1984, ne peut être à l'origine du phénomène. La croissance observée à cette époque s'effectue donc aux dépens des réserves et s'oriente plus vers la production de coquille que de chair, provoquant un amaigrissement relatif des individus. La différence de comportement entre les deux classes d'âge placées dans les mêmes conditions, suggère l'existence de besoins métaboliques proportionnellement supérieurs chez les jeunes huîtres, qui peuvent s'expliquer par les raisons suivantes :

- les besoins énergétiques des sujets de petite taille (jeunes individus) sont proportionnellement supérieurs à ceux des adultes (BAYNE et NEWELL, 1983; GERDES, 1983; DESLOUS-PAOLI, 1985).

- ils augmentent avec l'élévation de température printanière comme c'est le cas chez *Ostrea edulis* (NEWELL *et al.*, 1977) et plus généralement chez les huîtres (SHUMWAY, 1982), sans qu'un mécanisme compensatoire par accroissement du taux de filtration (NEWELL *et al.*, 1977) intervienne pour équilibrer le bilan énergétique (HERAL et DESLOUS-PAOLI, com. pers.).

L'utilisation intense des réserves dès le mois de mai, surtout en 1984, ainsi que la non-maturation du naissain, malgré des teneurs élevées en glycogènes et de bonnes conditions trophiques, semblent accréditer cette hypothèse. A partir de juin l'augmentation plus importante de la température et la diminution observée des niveaux trophiques exacerbent le phénomène jusqu'à épuisement presque total des réserves glucidiques et dans une moindre mesure lipidiques. Les jeunes *C. gigas* tolèrent mal ces périodes d'appauvrissement de la nourriture disponible, accompagnées de températures élevées (MALOUF et BREESE, 1977), contrairement à d'autres bivalves comme *M. californianus* (BAYNE et NEWELL, 1983).

Dans le bassin d'Arcachon, les mortalités estivales affectent principalement les huîtres de 1 an, et dans une moindre mesure, celles âgées de 2 ans.

Elles se produisent dans les deux cas après une chute marquée des réserves glucidiques (teneurs inférieures à 1 % du poids sec). Les huîtres sont soumises l'été à des chocs importants (exondation, variations thermiques), en particulier quand la basse mer intervient au milieu de la journée. Ces périodes de stress sont normalement supportées grâce à l'utilisation des réserves (WIDDOWS et BAYNE, 1971; BAYNE et NEWELL, 1983), les plus efficaces étant les hydrates de carbone (MANN, 1979; MORI, 1979); ces derniers sont, de plus, seuls utilisables pendant la phase d'anaérobiose à laquelle sont exposés les mollusques intertidaux (HOLLAND et HANNANT, 1974; DE ZWAAN, 1983). En l'absence de ces composés biochimiques, le déséquilibre énergétique consécutif peut provoquer la mort des individus; l'état d'affaiblissement dans lequel les jeunes huîtres abordent la période estivale les y prédispose plus particulièrement.

## CONCLUSION.

Dans le bassin d'Arcachon, les huîtres âgées de 2 ans présentent un comportement "classique" caractérisé par une phase printanière d'accumulation de réserve glucidiques, corrélative de la croissance et du début de la gamétogénèse. Ces constituants biochimiques sont rapidement utilisés au cours du mois précédant la ponte, et vraisemblablement transformés en lipides de réserves des produits sexuels. Les jeunes huîtres présentent en revanche, un comportement physiologique particulier : la période d'accumulation des réserves est réduite; celles-ci sont ensuite rapidement utilisées pour assurer la croissance et le métabolisme de base. Dans ces conditions, les jeunes mollusques s'adaptent moins bien aux élévations de températures printanières, associées par la suite à une diminution de la nourriture disponible, que les mollusques plus âgés placés sur les mêmes sites.

Cette différence entre les deux classes d'âge est observée dans tout le bassin d'Arcachon; les conditions locales de chaque site établissent de plus des gradations entre les secteurs, avec les phénomènes globalement plus accentués dans les hauts du bassin.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.

- BAYNE, B.L., et NEWELL, R.C., 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In "The Mollusca", Wilburg K.M., Academic Press London, 4 (1) : 407-515.
- BUROKER, N.E., 1983. Sexuality with respect to shell length and group size in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *Malacologia*, 23 (2) : 271-279.
- 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 de 3ème cycle. Univers. Aix-Marseille II : 121 p.
- DESLOUS-PAOLI, J.M., 1985. Assessment of energetic requirements of reared molluscs and of their main competitors. International Seminar of Shellfish Culture. Development and management. La Rochelle 4-9 mars 1985, France : 29 p.
- DESLOUS-PAOLI, J.M., et HERAL, M., 1984. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole. *Haliotis*, 14 : 79-90.
- DE ZWAAN, A., 1977. Anaerobic energy metabolism in bivalve molluscs. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 15 : 103-187.
- DUBOIS, F., GILLES, K.A., HAMILTON, J.K., RFEBECS, P.A., et SMITH, F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, 28 (3) : 350-356.
- GABBOTT, P.A., 1975. Storage cycle in marine bivalve molluscs : a hypothesis concerning the relation ship between glycogen metabolism and gametogenesis. Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp., Aberdeen Scotland : 191-211.
- GABBOTT, P.M.A., 1983. Developmental and seasonal metabolic activities in marine molluscs. In "The Mollusca", Wilburg K.M., Academic Press. London, 2 : 165-217.
- GERDES, D., 1983. The Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. Part. II, oxygen consumption of larvae and adults. *Aquaculture*, 31 : 221-231.
- GIESE, A.C., 1969. A new approach to the biochemical composition of the molluscs body. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 7 : 175-229.
- GODDART, C.K., et MARTIN, A.W., 1966. Carbohydrate metabolism. In "Physiology of Mollusca", Wilburg et Young, Academic Press, New-York, London, 2 : 275-308.

- HATANAKA, M., 1940. Chemical composition of the oyster, *Ostrea gigas* Th. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 9 (1) : 21-26.
- HERAL, M., DESLOUS-PAOLI, J.M., et SORNIN, J.M., 1983. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches. *Oceanis* 9 (3) : 169-194.
- HIS, E., 1978. Une expérience de production de "naissain naturel un à un", sa croissance dans le bassin d'Arcachon. *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit.*, n° 280 : 12 p.
- HOLLAND, D.L., et HANNANT, P.J., 1974. Biochemical changes during growth of the spat of the oyster. *Ostrea edulis* L. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 54 : 1007-1016.
- JENG, S.S., HSU, S.Y., et WANG, G.S., 1979. Chemical composition of Taiwan's oysters and clams. *Bull. Inst. Zool., Academia Sinica*, 18 (1) : 2-10.
- LE DANTEC, J., 1968. Ecologie et reproduction de l'huître portugaise (*C. angulata*) dans le bassin d'Arcachon et la rive gauche de la Gironde. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* 32 (3) : 237-362.
- MALOUF, R.E., et BREESE, W.P., 1977. Seasonal changes in the effects of temperature and water flow rate on the growth of juvenile Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture*, 12: 1-13.
- MANN, R., 1979. Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis on *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* grown at sustained elevated temperatures. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 59 : 95-110.
- MARSH, J.B., et WEINSTEIN, D.B., 1966. Simple charring method for determination of lipid. *J. Lipid. Res.*, 7 : 574 - 576.
- MASUMOTO, B., MASUMOTO, M. et HIBINO, H., 1934. Biochemical studies of Magaki (*Ostrea gigas* Th), II. The seasonal variation in chemical composition of *Ostrea gigas* Th.. *J. Sci. Hiroshima Univ.*, A4 : 47-56.
- MORI, K., 1979. Effects of artificial eutrophication on the metabolism of the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *Mar. Biol.*, 53 : 361-369.
- NEWELL, R.C., JOHNSON, L.G., et KOFOED, L.H., 1977. Adjustment of the components of energy balance in response to temperature change in *Ostrea edulis*. *Oecologia (Berl.)*, 30 : 97 - 110.
- PERDUE, J.A., BEATTIE, J.H., et CHEW, K.K., 1981. Some relationships between gametogenesis cycle and summer mortality phenomenon in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in Washington state. *J. Shellfish. Res.*, 1 (1) : 9-16.
- SHUMWAY, S.E., 1982. Oxygen consumption in oysters : an overview. *Mar. Biol. Lett.* 3 : 1-23.

\*\*\*\*\*