

Rôle du glucose dissous dans la nutrition des larves de *Mytilus edulis*

Nidhal Melaouah

Institut océanographique, Laboratoire de Physiologie des Êtres marins,
195, rue Saint-Jacques, 75005 Paris, France.

Received October 6, 1988; accepted March 20, 1989.

Role of dissolved glucose in the nutrition of Mytilus edulis larvae.

Melaouah N. *Aquat. Living Resour.*, 1989, 2, 145-152.

Abstract

Many studies have been made in the last few years on the direct absorption and metabolic utilization of dissolved organic substances, particularly amino acids, in bivalve larvae. Regarding glucose, a major component of sugars in the environment, results obtained so far are mostly concerned with absorption mechanisms of invertebrate larvae. In this paper, the trophic role of dissolved glucose in the particulate nutrition of veliger larvae of *Mytilus edulis* is analysed. In the presence of the alga *Phaeodactylum tricorutum*, glucose at concentrations of 5.6 and 56 nmol/dm³ increases the filtration rate by 26% and the ingestion rate by 10%. When glucose concentrations rise to 2.8 µmol/dm³, however, the filtration rate drops by 18% and the ingestion rate by 10%. Moreover, the use of two tracers (algae labelled with ¹⁴C and glucose with ³H), demonstrated that the decrease in cell ingestion, observed for a glucose concentration of 2.8 µmol/dm³, is accompanied by an increase in glucose absorption. At 2.8 µmol/dm³, the energy contribution is estimated to be 11.6% of the total energy cost, corresponding to 34.5% of the respiratory energy. This suggests a metabolic role for dissolved glucose when there is an insufficient number of living algal cells available to the larvae.

Keywords : Glucose, nutrition, larvae, *Mytilus edulis*.

Résumé

De nombreux travaux portant sur l'absorption directe et l'utilisation métabolique des substances organiques dissoutes et en particulier les acides aminés libres chez les larves de bivalves ont été entrepris ces dernières années. En ce qui concerne le glucose, constituant majeur des sucres dans le milieu marin, les résultats obtenus jusqu'à présent ont porté essentiellement sur les mécanismes d'absorption des larves d'invertébrés marins. Dans ce travail on étudie le rôle trophique du glucose dissous dans la nutrition des véligères de *Mytilus edulis*. En présence d'algues *Phaeodactylum tricorutum*, le glucose à des concentrations de 5,6 et 56 nmol/dm³ augmente le taux de filtration de 26% et le taux d'ingestion de 10%. Au contraire, aux fortes concentrations de 2,8 µmol/dm³ on assiste à une réduction du taux de filtration de 18% et du taux d'ingestion de 10%. De plus, l'utilisation de deux traceurs (algues marquées au ¹⁴C et glucose marqué au ³H) a permis de constater que la diminution de l'ingestion de cellules, observée en présence de 2,8 µmol/dm³ est accompagnée d'une augmentation d'absorption de glucose. A 2,8 µmol/dm³, sa contribution énergétique est estimée à 11,6% du coût énergétique total correspondant à 34,5% de l'énergie de la respiration. Cela met en évidence le rôle métabolique du glucose dissous lorsque les larves n'ont pas suffisamment de cellules algales vivantes à leur disposition.

Mots-clés : Glucose, nutrition, larves, *Mytilus edulis*.

INTRODUCTION

L'élevage des moules est d'un intérêt commercial certain. Aussi de nombreux travaux portant sur l'alimentation particulière et la croissance larvaire ont été réalisés. On peut citer notamment (Bayne, 1965; Riisgard *et al.*, 1981; Jespersen et Olsen, 1982; Sprung, 1984).

Chez *Mytilus edulis*, Jespersen et Olsen (1982) ont observé une bonne croissance quand les larves sont nourries avec des algues monocellulaires à une concentration de 100 cell/ μdm^3 . White (1976), évaluant le bilan énergétique basé sur le calcul du taux de filtration chez *Ostrea edulis*, a montré que les larves n'avaient pas suffisamment d'aliments à leur disposition quand les concentrations algales tombaient en dessous de 50 cell/ μdm^3 . Or, dans la nature l'existence de concentrations supérieures à 10 cell/ μdm^3 dans les claires ostréicoles par exemple, est rare (Drikward, 1961).

Ces observations conduisent à penser que les larves utilisent d'autres sources nutritives dans le milieu naturel, pour pallier l'insuffisance de particules algales vivantes. Ces sources peuvent être la matière organique dissoute, les bactéries et les particules détritiques.

Plusieurs auteurs notamment (Rice *et al.*, 1980; Stephens, 1981; Manahan et Crisp, 1982; Manahan et Richardson, 1983; Stephens et Manahan, 1984) ont mis en évidence la capacité des larves de bivalves à absorber les éléments organiques dissous et en particulier l'utilisation des acides aminés par les voies métaboliques. Manahan (1983), a constaté que 47% de glycine absorbée par les larves d'huître, était intégrée aux protéines alors que 38% était utilisée à des fins énergétiques. En ce qui concerne le glucose dissous, considéré parmi les sucres majoritaires dans le milieu marin, sa teneur en carbone varie de 5 $\mu\text{g}/\text{dm}^3$ à quelques centaines de $\mu\text{g}/\text{dm}^3$ (Mopper et Lindroth, 1982; Senior, 1986), peu de travaux y ont été consacrés. Toutefois, Fergusson (1969) en testant un ensemble de composés organiques, a trouvé que le glucose stimule le plus le processus de pompage de l'eau chez *Echinaster*. L'utilisation du glucose marqué au ^{14}C a permis à Fiala-Medioni et Pequignat (1980) de constater qu'au bout de quelques heures une grande partie de glucose absorbé par *Styela plicata* était métabolisée. Plus récemment Colwell et Manahan (sous presse) ont montré chez les larves de *Crassostrea gigas* que le taux d'absorption de glucose est supérieur à celui des autres monosaccharides, mais comparativement aux acides aminés, le taux de transfert du glucose est plus faible.

Pour évaluer le rôle trophique du glucose dissous, on étudie dans ce travail l'effet du glucose présent à des concentrations variables (5,6 nmol/ dm^3 à 2,8 $\mu\text{mol}/\text{dm}^3$ sur les taux de filtration et d'ingestion d'algues monocellulaires *Phaeodactylum tricornutum* chez les larves véligères *Mytilus edulis*. L'utilisation de 2 traceurs (algues marquées au ^{14}C et glucose marqué au ^3H) nous a permis d'observer l'évolution

de l'ingestion d'algues d'une part, et de mesurer le taux d'absorption du glucose par les larves d'autre part, en fonction de la concentration du glucose dans le milieu.

MÉTHODES

Obtention des larves

Des moules adultes récoltées dans la nature à Roscoff (en Bretagne) sont conditionnées au laboratoire à une température de $18 \pm 1^\circ\text{C}$ et constamment nourries de poudre de spiruline (Cyanophycée) pendant 2 à 3 semaines. L'induction de la ponte se fait par la méthode préconisée par Loosanoff et Davis (1963). Elle consiste à produire des chocs thermiques par alternance de circulation d'eau chaude et froide, ce qui provoque une variation de température de 8 à 25°C . La durée des chocs thermiques est de 20 à 25 minutes. Les gamètes émis sont aussitôt prélevés et mis dans de l'eau de mer filtrée sur une membrane Whatman de 0,22 μm de porosité. Les œufs sont recueillis sur un tamis de 40 μm de vide de maille, rincés 3 fois, comptés et transportés à raison de 30 à 40 œufs/ cm^3 dans un milieu d'eau filtrée dans lequel on ajoute quelques gouttes de suspension de spermatozoïdes.

Le développement embryonnaire se fait sans apport de nourriture pendant 48 h. Un changement d'eau d'élevage est effectué au-delà de 48 h. On ajoute à chaque fois 10 cm^3 d'une culture stérile de *Phaeodactylum tricornutum* contenant 10^6 cell/ cm^3 . Les larves âgées de 6 jours sont maintenues à jeûn 1 jour avant l'expérimentation afin qu'elles soient toutes dans les mêmes conditions physiologiques.

Culture d'algues

L'algue monocellulaire utilisée est *Phaeodactylum tricornutum*, le choix de cette algue répond à plusieurs critères :

- sa disponibilité au laboratoire;
- sa dimension, suffisamment faible pour qu'elle soit facilement ingérée par la larve;
- sa résistance et sa multiplication rapide;
- sa valeur nutritive reconnue par certains auteurs (Stickney, 1964; Wilson, 1978).

La méthode de culture utilisée est celle de Walne (1966), elle est discontinuée et se fait par des repiquages successifs, généralement hebdomadaires. Les inoculats sont repiqués dans un erlenmeyer de 500 cm^3 contenant 250 cm^3 de culture stérile. Le milieu de culture est de Guillard et Ryther (1962).

Pour obtenir la gamme de concentrations utilisée, on procède à une dilution de la suspension algale. Les prélèvements se font à partir d'une culture âgée de 8 à 10 jours, correspondant à la fin de la période de développement et au début de la phase de latence.

Une analyse des tailles de cellules se fait par un compteur de particules et un analyseur C1000 (fig. 1).

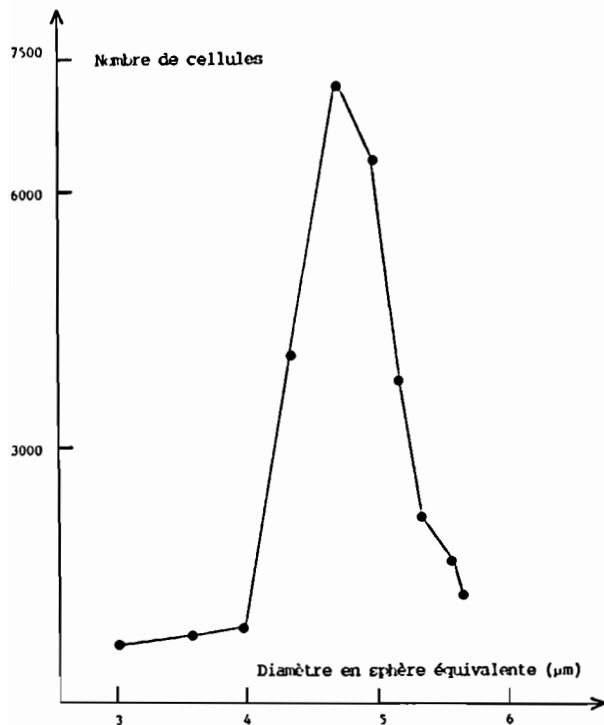


Figure 1. — Spectre moyen de distribution de cellules d'une culture d'algues monocellulaires *Phaeodactylum tricornutum*, âgée de 10 jours et obtenue avec un analyseur C1000.

Mean distribution range of cells of a monocellular algal culture of *Phaeodactylum tricornutum*, 10 days old, obtained with a C1000 analyzer.

Préparation des milieux expérimentaux

On répartit les larves à raison de 20 à 30 par centimètre cube dans 10 cm³ d'eau de mer filtrée sur 0,22 µm de porosité et préalablement traitée aux rayons UV, ce qui permet la destruction de 98 % des composés organiques azotés et phosphorés (Proop et Proop, 1977), en présence des différentes concentrations d'algues testées. Pour chacun de ces milieux, on ajoute des quantités variables de glucose: 5,6; 56 nmol/dm³; 0,28; 0,56 et 2,8 µmol/dm³. Les séries expérimentales sont placées à l'obscurité et déposées sur un agitateur pendant 24 h pour empêcher la multiplication et la sédimentation des cellules.

Les taux de filtration et d'ingestion sont calculés en mesurant la diminution du nombre de cellules entre le début et la fin de l'expérience, 24 h plus tard. Les mesures du nombre de cellules dans le milieu sont réalisées au compteur en utilisant une sonde à orifice de 50 µm de diamètre.

La formule utilisée pour calculer le taux de filtration est celle de Riisgard *et al.* (1980):

$$TF = (V/N \cdot t) \text{Log}(C_0/C_t)$$

C_0 et C_t désignent respectivement les concentrations initiales et finales des cellules présentes dans le milieu.

V : volume expérimental, 10 cm³.

N : nombre de larves, 20 à 30 par cm³.

t : durée d'incubation 24 h.

Le taux de filtration (exprimé en µdm³/larve/h) désigne le volume d'eau débarrassé de particules par la larve et par unité de temps. Connaissant la quantité d'eau filtrée TF et la concentration initiale de cellules par unité de volume on peut calculer le taux d'ingestion:

$$TI = TF \cdot C_0$$

Le taux d'ingestion désigne la quantité de particules qui passe à travers l'œsophage par unité de temps.

Importance de l'incorporation du glucose marqué par rapport à l'ingestion particulaire

Marquage des algues au ¹⁴C

A partir d'une culture mère de *Phaeodactylum tricornutum* en phase de croissance exponentielle, on procède à des dilutions successives de manière à avoir 10 cm³ de milieu contenant 20 cell/µdm³. On ajoute 1 cm³ d'une solution de NaOHCO₃ ayant une activité spécifique de 53 mCi/mmol (¹⁴C). On incube le milieu traité pendant 20 à 24 heures à 18°C sous éclairage continu.

On effectue ensuite une double centrifugation à 5000 tours/min pendant 8 minutes. Après chaque centrifugation, on verse le surnageant et on remet en solution le culot en ajoutant 10 cm³ d'eau filtrée et stérile. On passe le contenu du milieu sur un tamis de 25 µm de vide de maille pour s'assurer qu'il n'y a plus d'agglomérat d'algues.

Incubation des larves en présence des deux traceurs

On répartit les larves à raison de 20 à 30 par centimètre cube dans des volumes contenant des algues marquées au ¹⁴C à la concentration de 20 cell/µdm³. Dans chacun des milieux, on ajoute des quantités de glucose correspondant à 56 nmol/dm³; 0,28 et 2,8 µmol/dm³ en présence d'un traceur qui est le glucose tritié ayant une activité spécifique de 8,3 Ci/mmol.

Mesure de la radioactivité des larves

Après 24 heures d'incubation, les différents milieux sont filtrés sur un tamis de 25 µm de vide de maille afin de séparer les larves des particules d'algues non ingérées. Les larves sont recueillies ensuite sur un filtre Millipore type RAWG 02500 et rincées par 10 cm³ d'eau distillée. Les filtres sont placés dans un tube à scintillation auquel on ajoute 1 cm³ de Soluène 350 Packard pour dissoudre les tissus. Les flacons séjournent toute la nuit dans un bain thermostaté à 50°C. Puis 1 cm³ de peroxyde de toluène à 20% est ajouté dans chacun des milieux, ce qui permet un meilleur comptage de la radioactivité. On ajoute 5 cm³

de liquide scintillant (Aqualuma). Les échantillons sont placés à l'obscurité pendant 16 heures avant le passage au compteur, cette opération est de nature à réduire l'effet d'affaiblissement lumineux ou «quenching» causé par le volume des larves.

RÉSULTATS

Effets du glucose sur les taux de filtration (TF) et d'ingestion (TI)

La figure 2 montre pour les différents milieux testés, que le taux de filtration des algues chez les larves décroît quand la concentration algale augmente. Il diminue de 1/3 quand on passe de 20 à 160 cell/ μdm^3 . La présence du glucose à 5,6 et 56 nmol/ dm^3 favorise le taux de filtration, TF (19,85 et 19,05 μdm^3 /larve/h) alors qu'il n'est que de 15,75 μdm^3 /larve/h dans le témoin, soit une augmentation de 26%. Au contraire, le glucose à 0,56 et 2,8 $\mu\text{mol}/\text{dm}^3$ réduit le TF qui passe de 15,75 dans le témoin à respectivement 14,25 et 12,97 μdm^3 /larve/h, soit une réduction de 18%.

En ce qui concerne le taux d'ingestion (fig. 3), celui-ci s'accroît dans tous les milieux en fonction de la concentration algale. Il atteint son maximum à une concentration de 100 cell/ dm^3 , puis tend à diminuer légèrement. Les maxima des TI sont observés dans les milieux enrichis par 5,6 et 56 nmol/ dm^3 , correspondant à une consommation de 1285 et 1315 cell/h, alors que dans le témoin il n'est que de 1193 cell/h, soit une augmentation de 10%. Par contre, la présence du glucose à 2,8 $\mu\text{mol}/\text{dm}^3$ réduit le TI à 1073 cell/h, soit une diminution de 10%.

L'application du test *t* de Student permet de comparer les moyennes des TF et TI pour chacune des concentrations d'algues entre les milieux testés et le milieu témoin.

Le glucose à 5,6 et 56 nmol/ dm^3 produit un effet positif sur les TF et TI d'algues pour des concentrations inférieures à 50 cell/ μdm^3 . A la concentration de 0,28 $\mu\text{mol}/\text{dm}^3$, le glucose ne présente pas d'effet sur les TF et TI. A 2,8 $\mu\text{mol}/\text{dm}^3$, on assiste à une inversion d'effet du glucose qui réduit les TF et TI.

Mesures de l'incorporation du glucose et d'algues marquées

En présence de quantités croissantes de glucose marqué, les larves réagissent en augmentant le taux d'absorption de glucose. Il passe respectivement de 26 à 285 pg/larve/h pour des concentrations de 56 nmol/ dm^3 et 2,8 $\mu\text{mol}/\text{dm}^3$. On constate que cette augmentation coïncide avec une diminution de nombre de cellules ingérées par la larve (fig. 4).

DISCUSSION ET CONCLUSION

La méthode utilisée pour déterminer les taux de filtration et d'ingestion d'algues monocellulaires chez les larves véligères de moule est une méthode indirecte. Elle consiste à mesurer la diminution du nombre de cellules entre le début et la fin de l'expérience (24 h).

Plusieurs travaux relatifs à la détermination des taux de filtration et d'ingestion chez les bivalves ont été réalisés. Les différences observées dans les résultats sont inhérentes aux conditions expérimentales utilisées.

Pour une concentration de 160 cell/ μdm^3 , les valeurs du TF calculées au cours de nos tests (5,83 et 5,6 μdm^3 /larve/h) sont à rapprocher de celle observée par Bayne (1965): 5,42 μdm^3 /larve/h chez des larves de *Mytilus edulis* nourries avec *Isochrysis galbana* à une concentration de 200 cell/ μdm^3 .

Pour une concentration de 20 cell/ μdm^3 , on trouve un TF dans le milieu témoin de 15,75 μdm^3 /larve/h à une température de 18°C. C'est une valeur supérieure à celle déterminée par Riisgard *et al.* (1980): 11,4 μdm^3 /larve/h à une température de 12°C.

Par ailleurs, le velum chez les bivalves, par sa structure et sa surface de contact avec le milieu, est considéré comme un organe essentiel dans l'incorporation des éléments dissous.

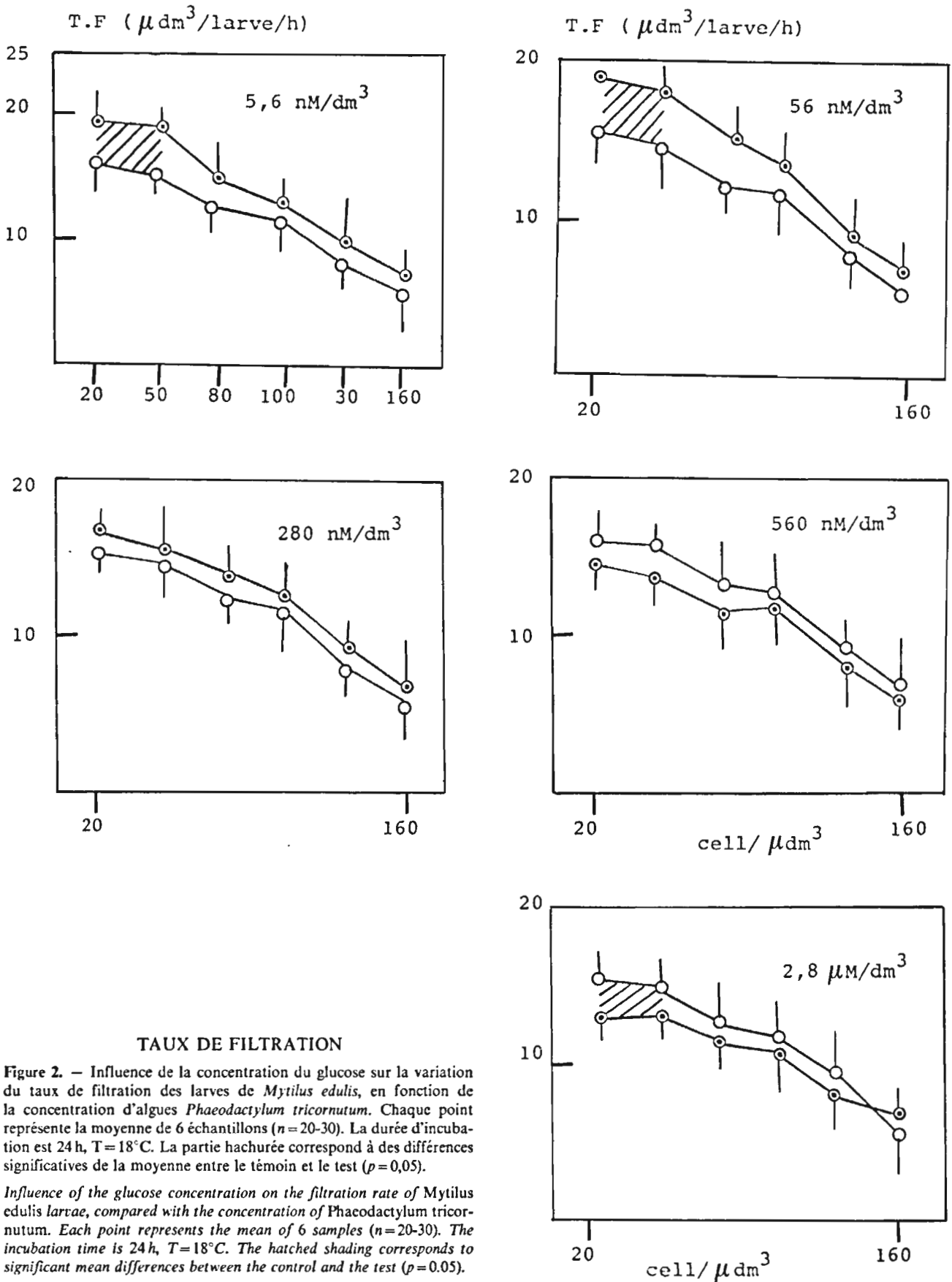
La figure 4 montre que le taux d'absorption du glucose par les larves atteint 285 pg/larve/h pour une concentration de 2,8 $\mu\text{mol}/\text{dm}^3$ à la température de 18°C. Manahan et Richardson (1983) ont trouvé un taux d'absorption de glucose de 12 pg/larve/h pour une concentration de 0,7 $\mu\text{mol}/\text{dm}^3$ à une température de 6°C. Cette différence est liée à l'écart de température (Pavillon, 1979).

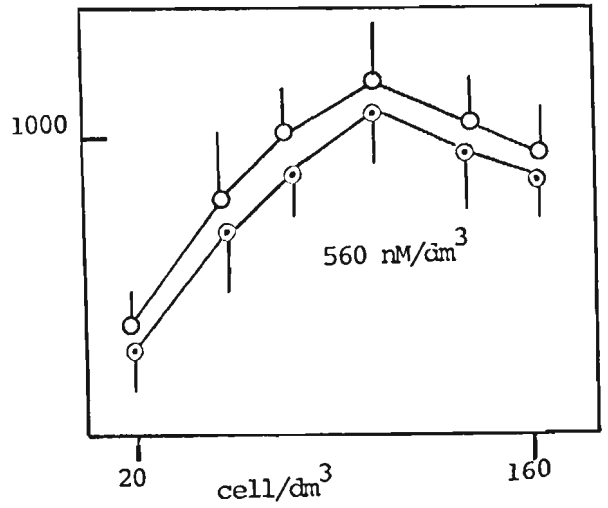
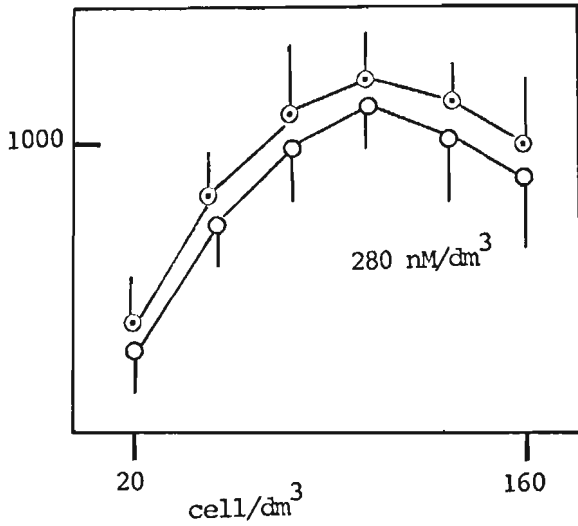
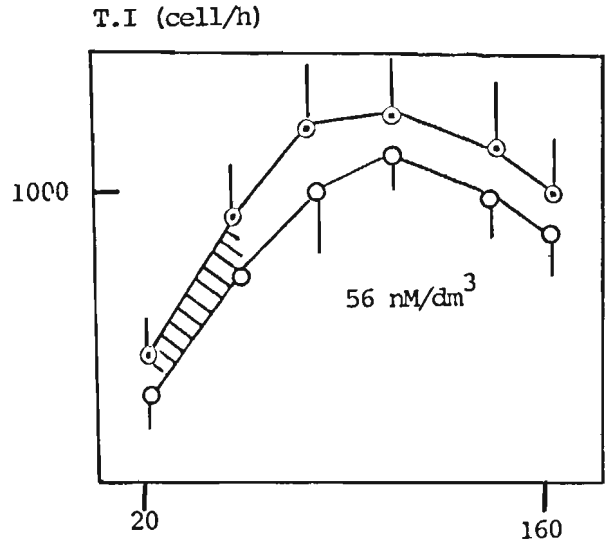
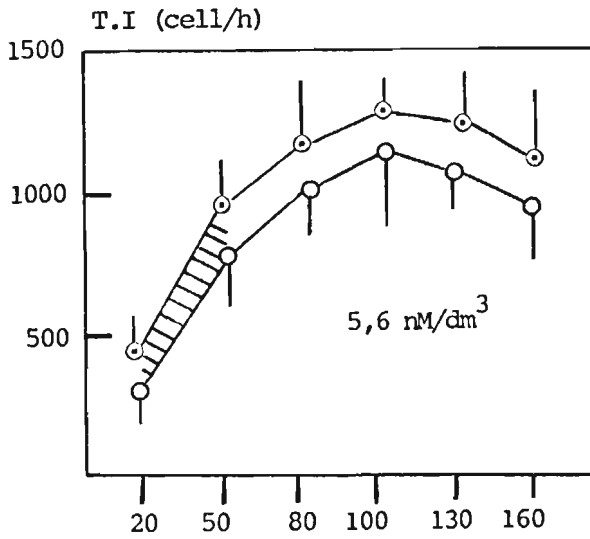
Pour évaluer la contribution du glucose dans le bilan énergétique de la larve de *Mytilus edulis*, on tient compte de données relatives à l'accroissement de la biomasse (Production) et à la respiration.

Sprung (1984) a défini pour une larve de moule d'une taille de 150 μm et nourrie par 20 cell/ μdm^3 , un gain net de poids organique de 19,2 ng/larve/j équivalent à $1,59 \times 10^{-4}$ cal/larve/j (Holland et Spencer, 1973).

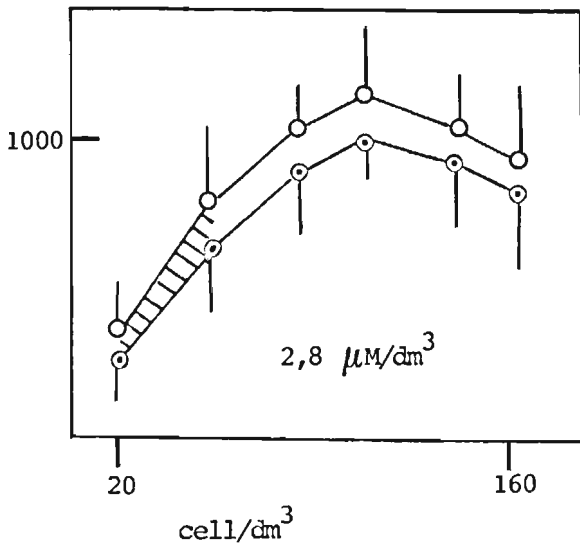
En ce qui concerne la respiration, les larves de moule d'un poids de 170 ng consomment 17 ndm³/larve/j (Riisgard *et al.*, 1981) correspondant à $0,81 \cdot 10^{-4}$ cal/larve/j (4,8 kcal/ dm^3 O₂). Il ressort de ces résultats que les besoins énergétiques totaux d'une larve de moule d'une taille de 150 μm , s'élèvent à $2,4 \times 10^{-4}$ cal/larve/j.

La contribution énergétique du glucose chez les larves de *Mytilus edulis* dépend de sa concentration dans le milieu. Dans la présente étude, on a utilisé une quantité de glucose qui varie de 56 nmol/ dm^3 à 2,8 $\mu\text{mol}/\text{dm}^3$ et pour laquelle on a observé respectivement un taux d'absorption de 26 et 285 pg/larve/h (fig. 4). La valeur calorifique du glucose étant de 738





T.I (cell/h)



TAUX D'INGESTION

Figure 3. — Influence de la concentration du glucose sur la variation du taux d'ingestion des larves de *Mytilus edulis*, en fonction de la concentration d'algues *Phaeodactylum tricoratum*. Chaque point représente la moyenne de 6 échantillons ($n=20-30$). La durée d'incubation est 24h, $T=18^{\circ}\text{C}$. La partie hachurée correspond à des différences significatives de la moyenne entre le témoin et le test ($p=0,05$).

Influence of the glucose concentration on the ingestion rate of *Mytilus edulis* larvae compared with the concentration of *Phaeodactylum tricoratum*. Each point represents the mean of 6 samples ($n=20-30$). The incubation time is 24h, $T=18^{\circ}\text{C}$. The hatched shading corresponds to significant mean differences between the control and the test ($p=0.05$).

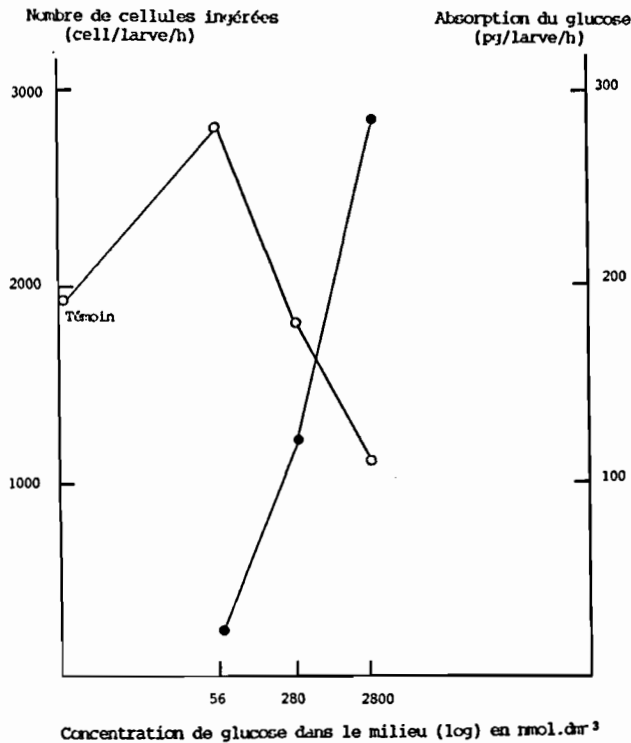


Figure 4. — Variation du taux d'absorption du glucose marqué au ^3H (●—●) et de l'ingestion d'algues *Phaeodactylum tricornerutum* marquées au ^{14}C (○—○), en fonction de la concentration du glucose présent dans le milieu, des larves de *Mytilus edulis*.

Absorption rate of ^3H labelled glucose and the ingestion of labelled ^{14}C *Phaeodactylum tricornerutum* by *Mytilus edulis* compared with the glucose concentration of the medium.

kcal/mol, l'apport énergétique du glucose absorbé serait respectivement 0,025 et $0,28 \times 10^{-4}$ cal/larve/j. Ces valeurs représentent 1% et 11,6% du coût énergétique total correspondant à 3 et 34,5% de l'énergie de la respiration.

L'énergie nécessaire à la croissance représente 64% de l'énergie totale. Cela rejoint l'estimation faite par Holland (1978) qui est de 70% chez les larves d'invertébrés marins.

Le glucose n'agit sur les TF et TI qu'en présence de faibles quantités de cellules algales vivantes. En dépit de sa faible contribution énergétique, le glucose à 5,6 et $56 \mu\text{mol}/\text{dm}^3$ produit une augmentation des TF et TI. On peut donc penser qu'il sert de stimulant sensoriel en agissant sur les bandes ciliées du velum. Par contre, à une concentration de $2,8 \mu\text{mol}/\text{dm}^3$, le glucose entraîne une diminution des TF et TI d'algues. Les tests menés conjointement en présence de 2 traceurs (^{14}C et ^3H) confirment ce résultat. On note une augmentation d'absorption du glucose qui coïncide avec la diminution de cellules ingérées (fig. 4). La contribution du glucose représente 11,6% du coût énergétique total et 34,5% de l'énergie de la respiration. Cela suggère que la diminution du TI est liée au fait qu'une partie des besoins métaboliques des larves est recouverte par l'utilisation du glucose. Ces résultats apportent la preuve du rôle du glucose

dans la nutrition des larves de *Mytilus edulis*. Il reste cependant à démontrer son importance sur la croissance et la survie des larves.

Remerciement

L'auteur adresse particulièrement ses remerciements à Messieurs les Professeurs L. Laubier et P. Nival pour les conseils et les critiques constructives qu'ils ont bien voulu apporter à ce manuscrit. Il est également reconnaissant à Monsieur J. F. Pavillon pour sa précieuse coopération à la réalisation de ce travail.

RÉFÉRENCES

- Bayne B. L., 1965. Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis*. *Ophelia*, 2, 1-47.
- Colwell S. J., D. T. Manahan. (sous presse). A comparison of the transport rates by marine invertebrate larvae of monosaccharides and alanine from sea water.
- Drikward A. C., 1961. The quantity of oysters in relation to environmental conditions in the *Oosters-chelde* in 1959. *Ann. Biol. Copenhagen*, 16, 255-261.
- Fergusson J. C., 1969. Feeding activity in *Echinaster* and its induction with dissolved nutrients. *Biol. Bull.*, 136, 374-384.
- Fiala-Medioni A., E. Pequignat, 1980. Direct absorption of amino acids and glucose by the branchial sac and the digestive tract of benthic filter-feeders (Ascidians). *J. Zool. London*, 192, 403-419.
- Guillard R. R. L., J. H. Ryther, 1962. Studies on marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea*. *Gran. Can. J. Microbiol.*, 8, 229-239.
- Holland D. L., 1978. Lipides reserves and energy metabolism in the larvae of benthic marine invertebrates. In: *Biochemical and Biophysical Perspectives in Marine Biology*, IV, D. C. Malins and J. R. Sargent eds., Academic Press, New York, 85-119.
- Holland D. L., B. E. Spencer, 1973. Biochemical changes in fed and starved oysters *Ostrea edulis* (L.) during larval development, metamorphosis and early spat growth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 53, 287-298.
- Jespersen H., K. Olsen, 1982. Bioenergetics in veliger larvae of *Mytilus edulis* (L.). *Ophelia*, 21, 101-113.
- Loosanoff V. L., H. C. Davis, 1963. Rearing of bivalves mollusks. In: *Advances in Marine Biology*, F. S. Russel ed., Academic Press, London, 136 p.
- Manahan D. T., 1983. The uptake and metabolic of dissolved amino acids by larvae. *Biol. Bull.*, 164, 236-250.
- Manahan D. T., D. J. Crisp, 1982. The role of dissolved organic material in the nutrition of pelagic larvae: Amino acids uptake by bivalve veligers. *Am. Zool.*, 22, 635-646.
- Manahan D. T., K. Richardson, 1983. Competition studies on the uptake of dissolved organic nutrients by bivalve

- larvae (*Mytilus edulis*) and marine bacteria. *Mar. Biol.*, **73**, 241-247.
- Mopper K., P. Lindroth, 1982. Diel and depth variations in dissolved free amino acids and ammonium in the Baltic sea determined by shipboard H.P.L.C analysis. *Limnol. Oceanogr.*, **27**, 336-347.
- Pavillon J. F., 1979. Effet de la température sur l'absorption de la riboflavine et de la glycine marquée au ^{14}C par le pluteus *Arbacia lixula*. Conséquences sur la croissance pendant la phase de développement endotrophe. In: Echinoderms, M. Jangoux ed., A. A. Balkema, Rotterdam, 387-392.
- Proop L. V., L. N. Proop, 1977. Determination of dissolved organic matter in sea water by photochemical oxidation. *Oceanol. Acad. Sci. U.S.S.R.*, **17**, 418-422.
- Rice M. A., K. Wallis, G. C. Stephens, 1980. Influx and net influx of amino acids into larval European flat oysters, *Ostrea edulis* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **48**, 51-59.
- Riisgard H. U., A. Randlov, P. S. Kristensen, 1980. Rates of water processing, oxygen consumption and efficiency of particle retention in veligers and young post-metamorphic *Mytilus edulis* (L.), *Ophelia*, **19**, 37-47.
- Riisgard H. U., A. Randlov, K. Hamburger, 1981. Oxygen consumption and clearance in *Mytilus edulis* (L.), veliger larvae of different size. *Ophelia*, **20**, 179-185.
- Senior W., 1986. Étude de la matière organique dans l'estuaire de l'Elorn, France. Les carbohydrates. Thèse dr. 3^e cycle, Brest.
- Sprung M., 1984. Physiological energetics of mussel larvae *Mytilus edulis* (L.). I. Shell growth and biomass. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **17**, 283-293.
- Stephens G. C., 1981. The role trophic of dissolved organic material. In: Analysis of Marine Ecosystems, A. L. Longhurst ed., Academic Press, London, 271-291.
- Stephens G. C., D. T. Manahan, 1984. Technical advances in the study of nutrition of marine molluscs. *Aquaculture*, **39**, 155-164.
- Stickney A. P., 1964. Salinity, temperature and food requirements of soft shell clam larvae in laboratory culture. *Ecology*, **45**, 283-291.
- Walne P. R., 1966. Experiments in the large scale culture of the larval of *Ostrea edulis*. *Fish. Inv.*, London, ser. II, **25**, 53 p.
- White K. N., 1976. Some observations on the influence of food supply and temperature on the filtering activity of oyster larvae. *M. Sc.*, Univ. of Wales, U.K.
- Wilson J. H., 1978. The food value of *Phaeodactylum tricornutum* B. to the larvae of *Ostrea edulis* L. and *Crassostrea gigas*. *Aquaculture*, **13**, 313-323.