

LES RESERVES ENERGETIQUES DE *MYTILUS EDULIS* : COMPARAISON DES STRATEGIES DEVELOPPEES DANS LA BAIE DE GDANSK (POLOGNE) ET LE BASSIN DE MARENNES-OLERON (FRANCE)

DESLOUS-PAOLI J.M.¹, WOLOWICZ M.² et BOROMTHANARAT S.³

¹ IFREMER, Lab. Environnement Méditerranéen 34200 SETE (FRANCE)

² University of Gdansk, Inst. Oceanogr., Al. J. Pilsudskiego 46, 81-378 GDYNIA (POLOGNE)

³ Prince of Songkla Univ., Nat. Res., Dept. Aqu. Sci., Hat-Yai, 90010 SONGKLA (THAILAND)

RESUME : Les processus physiologiques de deux populations de *Mytilus edulis* de l'Atlantique (Marennes-Oléron, France) et de la mer Baltique (baie de Gdansk, Pologne) ont été comparés. Ces processus sont discutés en fonction de l'état physiologique des populations (gamétogenèse, ponte) et des paramètres abiotiques (température, salinité) et biotiques (seston, chlorophylle) de leur environnement. Deux périodes induisent l'utilisation des réserves énergétiques de la chair. La première est liée à la période de reproduction (de février à mai dans le bassin de Marennes-Oléron, et, en juin-juillet pour la baie de Gdansk), et la deuxième aux mauvaises conditions trophiques hivernales. La réponse physiologique de ces deux populations, pendant ces deux périodes, montre que les stratégies développées sont très différentes. Les moules de Marennes-Oléron présentent un métabolisme essentiellement glucidique, à l'inverse, les moules de la baie de Gdansk développent un métabolisme lipidique.

Mots clés : *Mytilus edulis*, Gdansk (Baltique), Marennes-Oléron (Atlantique), stratégies énergétiques

MYTILUS EDULIS L. ENERGY RESERVES : COMPARED STRATEGIES IN THE BAY OF GDANSK (POLAND) AND IN THE BAY OF MARENNES- OLERON (FRANCE)

ABSTRACT : *Physiological processes of two populations of Mytilus edulis from the Atlantic coast (Marennes-Oléron, France) and from the Baltic coast (Gdansk, Poland) are compared. These parameters are discussed according to the physiological state of the populations (gametogenesis, spawning) and to the environmental abiotic (temperature, salinity) and biotic measurements (seston, chlorophyl). Two periods induce the use of energetic reserves from the flesh. The first one is due to the reproduction period (between February and May in the Bay of Marennes-Oléron and during June-July in the Bay of Gdansk), the second one to the bad winter trophic conditions. The physiological answers of these two populations during the two periods, shows that different strategies take place. The mussels from Marennes-Oléron have a metabolims which is essentially based on carbohydrates, on the contrary, the mussels from the Bay of Gdansk develop a lipidic metabolism.*

Keywords : *Mytilus edulis*, Gdansk (Baltic), Marennes-Oléron (Atlantic), energetic strategies

INTRODUCTION

Sa large aire de répartition géographique, fait de la moule, *Mytilus edulis* (L.), une espèce intéressante, tant d'un point de vue économique que du point de vue des stratégies d'adaptation qu'elle a développées dans des milieux très différents. En effet, on retrouve ces populations sauvages ou en culture, tout autour de l'Europe, depuis la mer Baltique jusqu'aux côtes d'Espagne. Ces stratégies d'adaptation visent principalement à assurer la survie de l'espèce dans les secteurs déjà colonisés, ainsi qu'à élargir ces derniers. La grande variabilité spatiale et temporelle des différents facteurs climatiques et environnementaux que cette espèce tolère, la conduit à des adaptations aussi bien morphologiques, biologiques, physiologiques et génétiques. Ces adaptations peuvent se manifester par une taille des palpes labiaux adaptée à la fonction de tri dans des milieux très ou peu chargés en matériel en suspension (KIORBOE et al., 1980), par des vitesses de croissance différentes selon la température, la disponibilité en nourriture ou la pollution, par des cycles de reproduction à des saisons différentes gérés par la température (LUBET et al., 1981 ; LUBET, 1983) et l'apparition de spécificités génétiques (HUMMEL et al., 1990).

Ainsi l'étude des remaniements des constituants biochimiques, en fonction des besoins physiologiques et des variables environnementales, peut mettre en évidence les mécanismes d'adaptation au milieu. Pour cela, nous comparerons les stratégies d'utilisation et de constitution des réserves énergétiques de moules issues de deux populations, l'une de la baie de Gdansk (Pologne) dans la zone froide boréale, et d'autre du bassin de Marennes-Oléron (France) dans la zone tempérée-lusitanienne.

MATERIELS ET METHODES

Origine des populations étudiées (fig. 1)

Dans la baie de Gdansk, les populations de *M.edulis* sauvages constituent 70 à 80 % de la biomasse de la faune benthique (ZMUDZINSKI, 1967 ; WIKTOR, WENNE, 1982). Elles forment des bancs très denses entre 3 et 15 m de profondeur (CUENA BARRON, WOLOWICZ, 1981).

Dans le bassin de Marennes-Oléron, les populations de *M.edulis* sont exploitées après fixation naturelle sur des pieux de bouchot, plantés dans la zone intertidale.

Les populations de *M.edulis*

Des moules, âgées de 2 à 3 ans (45 à 60 mm de longueur pour le bassin de Marennes-Oléron, et 20 à 30 mm de longueur pour la baie de Gdansk) ont été récoltées mensuellement de septembre 1983 à août 1984 à Marennes-Oléron, et de septembre 1986 à juillet 1987 dans la baie de Gdansk.

La croissance est estimée par mesure de la longueur d'échantillon de 200 à 1100 individus pour Marennes-Oléron (BOROMTHANARAT, 1986) et de 100 à 150 pour la baie de Gdansk. La classification des stades du cycle sexuel repose sur l'échelle macroscopique proposée par CHIPPERFIELD (1953) et BAYNE et THOMPSON (1970). Des échantillons de 50 moules sont sacrifiés après un passage de 24 h en eau de mer filtrée (MORTON, 1970).

La chair est prélevée individuellement, lyophilisée et broyée après pesée. Les protéines sont estimées par la méthode de LOWRY et al. (1951) après extraction à la soude normale. Les lipides, extraits par la méthode de BLIGHT et DYER (1959), sont quantifiés par la méthode de MARSH et WEINSTEIN (1966). Les glucides, extraits au TCA 15 %, et le glycogène obtenu après précipitations à l'éthanol 99 %, sont déterminés par la méthode de DUBOIS et al. (1956). Les cendres sont quantifiées par pesée après calcination à 450° C pendant 24 h. Les résultats seront exprimés en % de chair sèche sans cendre (CSSC).

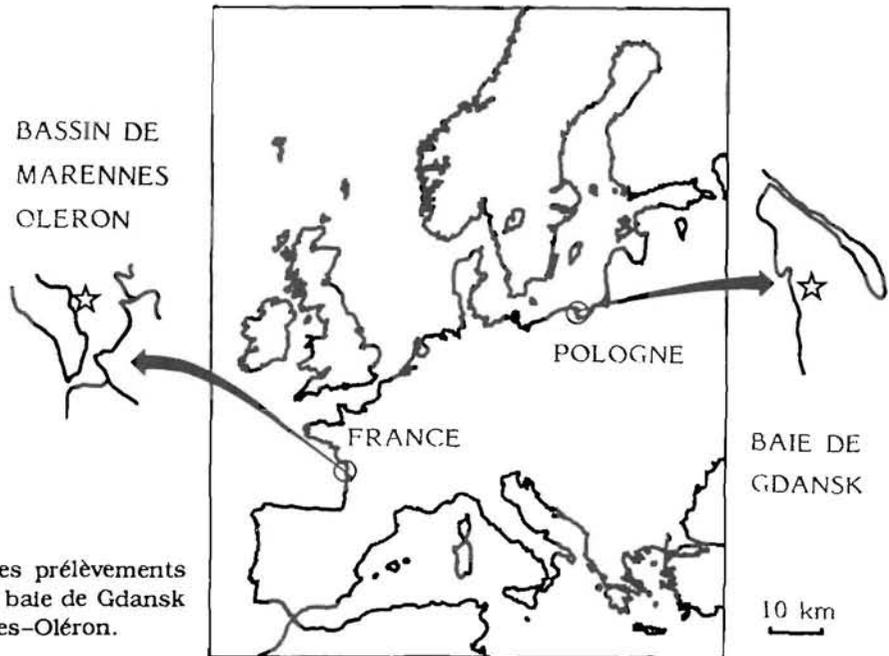


Figure 1 : Situation géographique des prélèvements de moules *Mytilus edulis* en baie de Gdansk et dans le bassin de marennes-Oléron.

Les conditions de milieu

Pendant toute la durée de l'étude, la température et la salinité sont mesurées tous les 14 jours. Le seston est estimé par pesée après filtration sur filtre Whatman GFC après séchage à 60°. La teneur minérale du seston est quantifiée après calcination à 450 C pendant 1 heure. Les chlorophylles, après filtration sur Whatman GFC sont extraites par l'acétone 90 % et mesurées par la méthode spectrophotométrique de STRICKLAND et PARSONS (1972).

RESULTATS

Conditions hydrobiologiques

Paramètres abiotiques (fig. 2) : les différences entre la baie de Gdansk et le bassin de Marennes-Oléron apparaissent principalement en hiver avec des températures de l'eau atteignant 0,4° C au mois de février à Gdansk, et, 7,1° C au mois de décembre à Marennes-Oléron. Par contre les salinités diffèrent notablement toute l'année, avec en moyenne 7,5 ‰ à Gdansk et 31,9 ‰ à Marennes-Oléron. La teneur en oxygène des eaux est comprise entre 80 et 120 % de saturation dans les deux secteurs.

Paramètres biotiques (fig. 3) : les fortes teneurs en seston, enregistrées en hiver et début de printemps à Marennes-Oléron, sont constituées pour 82 à 97 % d'éléments minéraux, et atteignent 184 mg/l, alors qu'à Gdansk la charge sestonique ne dépasse pas 8,1 mg/l mais est constituée pour 40 à 60 % de matières organiques. Exception faite des apports de matières organiques détritiques hivernales à Marennes-Oléron (HERAL et al., 1982), des enrichissements en matières organiques sont observés au printemps dans les deux secteurs. Ces enrichissements sont alors le fait des blooms phytoplanctoniques. D'une manière générale, les teneurs en chlorophylle sont plus élevées dans la baie de Gdansk (4.67 mg/l) que dans le

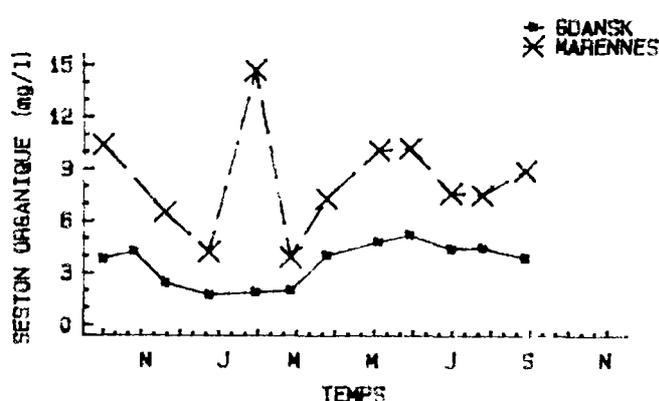
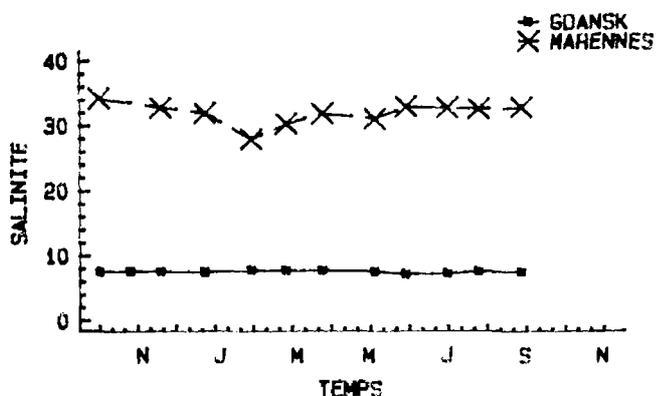
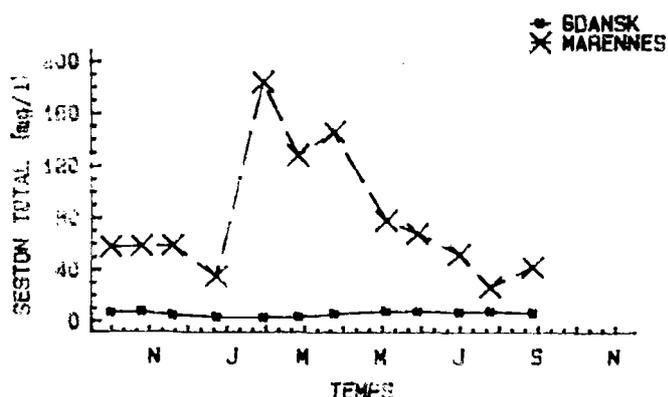
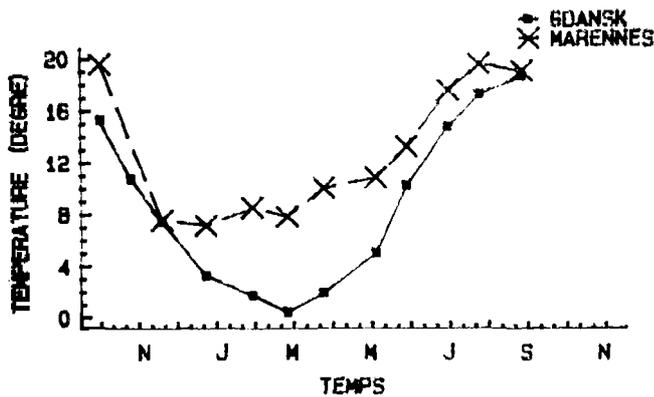


Figure 2 : Evolution des paramètres abiotiques (température et salinité) dans les secteurs de prélèvements de moules en baie de Gdansk et dans le bassin de Marennes-Oléron.

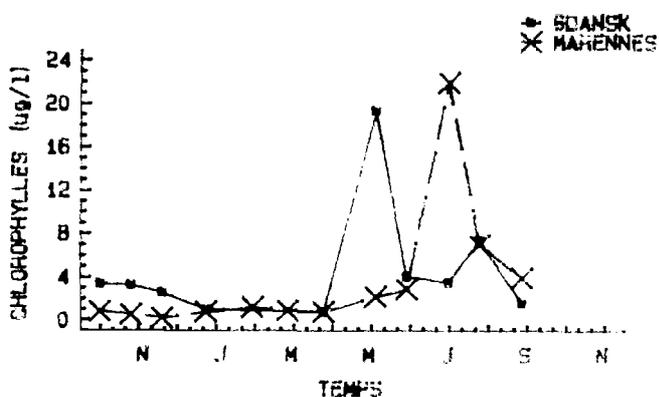


Figure 3 : Evolution des paramètres biotiques (seston total et organique, chlorophylles) dans la baie de Gdansk et le bassin de Marennes-Oléron.

bassin de Marennes-Oléron (3.88 mg/l). Les teneurs en chlorophylles montrent des variations saisonnières très importantes. Les valeurs très faibles ont été observées en hiver puis atteignent rapidement des maxima en avril dans la baie de Gdansk et en juin dans le bassin de Marennes-Oléron.

Compositions de la chair de *M.edulis*

C'est pour les trois constituants de la chair (protéines, lipides et glycogène) pouvant jouer un rôle de réserves énergétiques chez la moule, qu'apparaissent les différences

les plus importantes entre les deux populations étudiées.

Protéines (fig. 4) : malgré les différences de niveaux des teneurs en protéines, les variations saisonnières sont similaires pour les deux populations. Ces teneurs augmentent en automne pour atteindre leurs maxima en février (40 % CSSC) dans la baie de Gdansk et en avril (54 % CSSC) dans le bassin de Marennes-Oléron. Pour les populations de ce dernier, le niveau le plus bas est observé en juin (42 % CSSC) de même que dans la baie de Gdansk (30 % CSSC).

Glycogène et sucres libres non glycosés (fig. 4) : chez les moules du bassin de Marennes-Oléron, on observe une évolution inverse des teneurs en protéines et glycogène. Les valeurs les plus fortes en glycogène sont enregistrées en été et automne (jusqu'à 44 % CSSC en juillet-août) et diminuent jusqu'à 0,5 % CSSC en fin de période de ponte en avril. Les teneurs en glycogène de *M.edulis* de la baie de Gdansk, par contre, ne présentent pas de fortes variations, restant comprises entre 4 et 6 % CSSC en automne et début d'hiver et moins de 1 % CSSC pendant le reste de l'année. Les teneurs en sucres non glycosés oscillent entre 1 et 4 % CSSC pour les populations des deux régions étudiées.

Lipides (fig. 4) : les pourcentages de lipides de la chair des moules du bassin de Marennes-Oléron varient peu autour de 10 % CSSC, et atteignent 14 % CSSC au début de la période de reproduction en février. A l'inverse, pour les moules de la baie de Gdansk, les valeurs observées sont toujours plus élevées et passent de 13 % CSSC en janvier à près de 25 % CSSC avant la ponte au mois de juin.

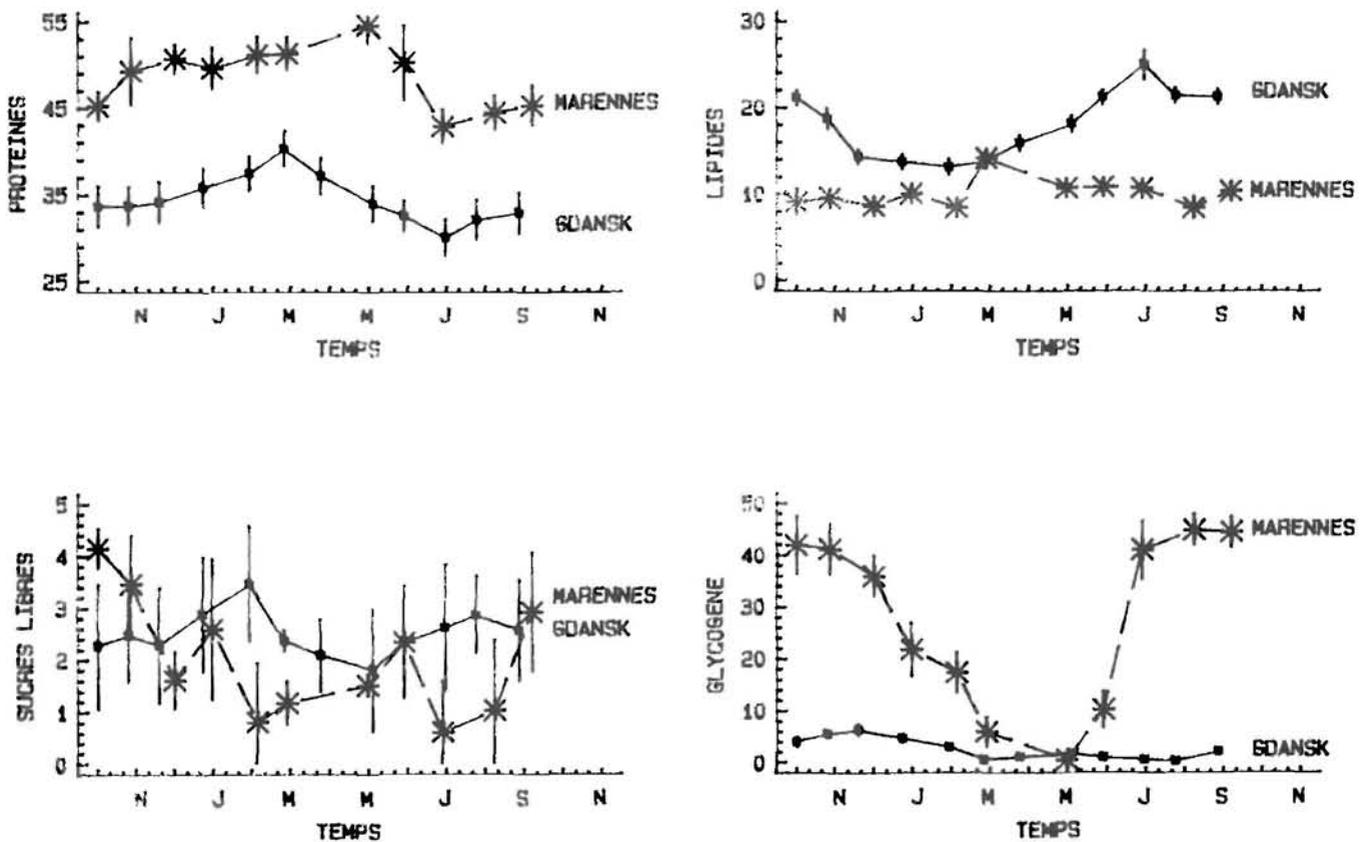


Figure 4 : Evolution de la composition en protéines, lipides, glycogène et sucres libres des moules *Mytilus edulis* de la baie de Gdansk et de bassin de Marennes-Oléron. Valeurs exprimées en pourcentage de chair sèche sans cendre, barres verticales=écart-type.

DISCUSSION

L'évolution saisonnière des principaux constituants biochimiques de la chair des *Mytilus edulis* (DE ZWAAN, ZANDE 1972, GABBOT, BAYNE, 1973, PIETERS et al. 1979, VOOGT, 1983), et leurs remaniements en fonction de l'état physiologique (GABBOT 1975, PIETERS et al. 1980, ZANDEE et al. 1980, DE ZWAAN 1983) est bien connus. Cependant aucune de ces études n'avaient mis en évidence l'existence de deux stratégies, d'accumulation et d'utilisation des réserves énergétiques chez une même espèce soumis à des conditions biotiques et abiotiques aussi différentes que celles que l'on rencontre en mer Baltique et sur la façade Atlantique française.

Si la tendance de l'évolution des teneurs en protéines reste similaire dans les deux secteurs d'étude, le décalage constaté est vraisemblablement dû aux différences de salinités. En effet, le maintien de l'équilibre osmotique est principalement le fait des acides aminés (BISHOP et al. 1983) dont certains sont pris en compte par la méthode de dosage utilisée. L'évolution de la teneur en glycogène des moules du bassin de Marennes-Oléron et celle des lipides des moules de la baie de Gdansk est opposée à celle des protéines. Les valeurs des plus hautes atteintes de décembre à mai, correspondent à la fin de la gamétogenèse et à la période des pontes successives pour les moules de Marennes-Oléron (BOROMTHANARAT et al., 1986). En effet BAYNE et al. (1978) et PIETERS et al. (1980) signalent que les ovules contiennent 2 à 2,5 fois plus de protéines que de lipides, protéines qui sont synthétisées de novo (HOLLAND, 1978).

Pour *Mytilus edulis*, l'évolution saisonnière classiquement décrite pour le stockage et l'utilisation du glycogène (pour une synthèse voir GABBOT, 1983), correspond à ce qui est observé dans le bassin de Marennes-Oléron. Un stockage rapide de glycogène en mai-juin est suivi par une utilisation plus lente sur 6 à 8 mois comme le montre le rapport glycogène/protéines (fig. 5). Ce stockage, à partir de glucose exogène, fourni par les blooms phytoplanctonique printaniers, permet d'assurer à la fois la survie et la maturation des gonades, pendant l'hiver, lorsque la capacité d'utilisation du glucose exogène est réduite (ZABA et DAVIES, 1980). De plus, c'est durant la gamétogenèse, que le glycogène est utilisé pour synthétiser les lipides nécessaires aux réserves énergétiques des ovules.

A l'inverse, les moules de la baie de Gdansk, ne présentent pas de variations notables de la teneur en glycogène de leur chair. Cependant, les variations de la teneur en lipides sont similaire à celles observées pour le glycogène des moules du bassin de Marennes-Oléron comme le montre la fig. 5. Ainsi les lipides sont accumulés au printemps pendant les bonnes conditions trophiques provoquées par les blooms à Bacillariophyceae (PLINSKI, 1979). En effet, il existe une bonne relation entre les pourcentages de lipides dans la chair des moules de la baie de Gdansk et les quantités de seston présent dans les eaux ($\% \text{ LIP} = 9\,496 + 0.348 \text{ TEMP} + 0.894 \text{ ST}$, $n = 12$, $r = 0.8152$). De plus, l'accumulation plus précoce de cette réserve lipidique par les moules de la baie de Gdansk (fig. 5), par rapport à celles de la réserve en glycogène des moules du bassin de Marennes-Oléron est sans doute à relier à l'apparition dès le mois d'avril des blooms phytoplanctoniques alors qu'ils ne sont enregistrés qu'en juin dans le bassin de Marennes-Oléron. Ces réserves sont ainsi immédiatement utilisées pour la gamétogenèse et en partie perdues lors de la ponte au mois de juin (JURGA, WOLOWICZ sous presse). Ainsi au printemps le cycle classique glucose exogène-glycogène-lipides est remplacé ici par un cycle raccourci permettant la constitution immédiate à la fois des réserves lipidiques des ovules et des réserves lipidiques somatiques. Pendant l'automne (septembre-octobre), l'accumulation des lipides est liée aux blooms à Centricae (PLINSKI, 1979). D'octobre à décembre, la rapide diminution des lipides s'accompagne d'une légère augmentation des glycogènes qui serviront, avec les lipides restant à passer la période hivernale. Les plus faibles besoins en énergie des moules de Gdansk par rapport aux moules de Marennes-Oléron, pendant cette période hivernale, sont lié au décalage de la période de gamétogenèse qui ainsi ne se surajoute plus aux besoins métaboliques de survie durant cette période défavorable sur le plan trophique. La faiblesse relative de l'évolution des glycogène (entre 8% en décembre et 1% en mars) est tout à fait similaire à ce qui est rencontré pour l'huître *Crassostrea gigas*

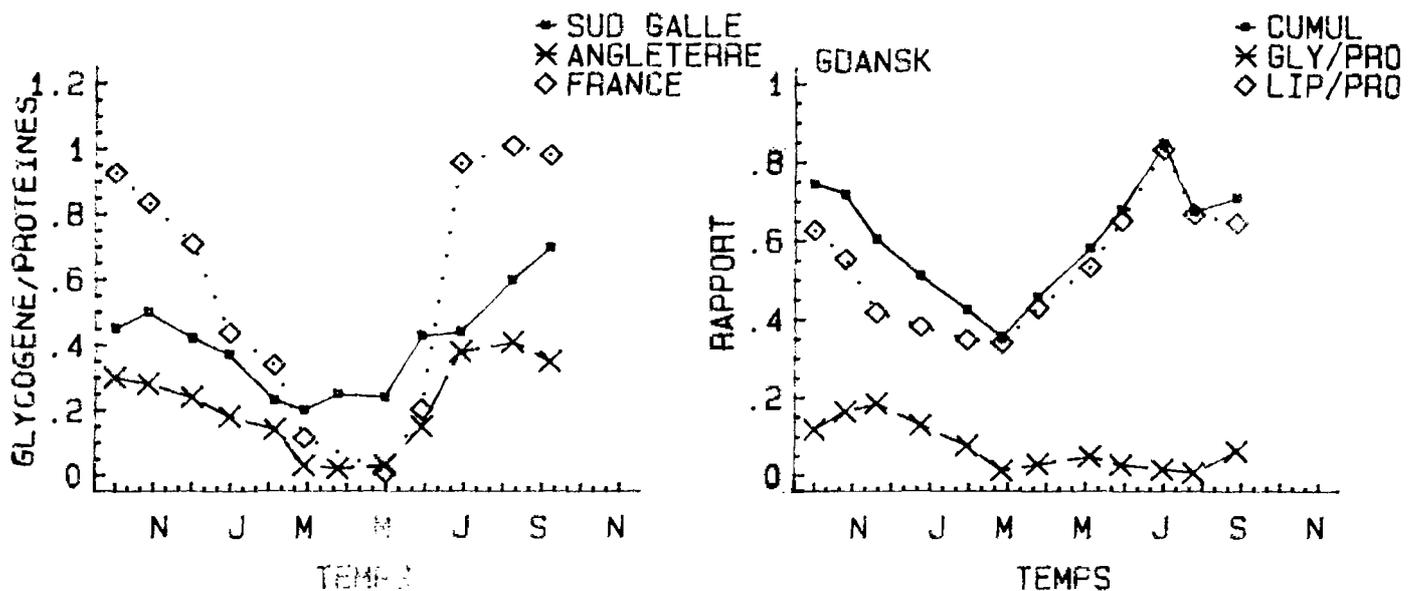


Figure 5 : - Evolution du rapport glycogène/protéines pour les moules de l'estuaire du Conway (Sud Galle)(DARE et EDWARDS, 1975), d'Essex (sud de l'Angleterre)(WILLIAMS, 1969) et du bassin de Marennes-Oléron. B - Evolution des rapports glycogène/protéines (GLY/PRO), lipides/protéines (LIP/PRO) et glycogène +lipides/protéines (CUMUL) pour les moules de la baie de Gdansk.

(DESLOUS-PAOLI, HERAL, 1988) particulièrement cultivée dans de bonnes conditions trophiques en claire (DESLOUS-PAOLI et al., 1981) et qui présente, comme les moules de la baie de Gdansk une reproduction estivale.

L'utilisation des lipides comme réserve énergétique, remplaçant en grande partie celle constituée par le glycogène, a aussi été récemment décrite pour *Cardium glaucum* où ils représentent 80 % de l'énergie accumulée (WOLOWICZ, 1990). De même, WENNE (1985) signale que jusqu'à 32 % du poids de chair sèche sans cendre peut être constitué de lipides pour *Macoma baltica* vivant dans la baie de Gdansk.

En conclusion, si le glycogène semble rester la réserve énergétique mise en place normalement pour supporter les rigueurs trophiques hivernales sous la plupart des climats, le décalage de la ponte du aux différences climatiques et/ou les différences de qualité et de période d'apparition des blooms phytoplanctoniques entraîne le remplacement d'une stratégie glucidique par une lipidique permettant de faire face à la fois aux besoins de croissance et de gamétogenèse pendant la période printanière et suggère une utilisation directe des lipides phytoplanctoniques, dans la constitution des réserves énergétiques des ovules durant la gamétogenèse.

BAYNE, B.L., THOMSON, R.J., 1970. Some physiological consequences of keeping *Mytilus edulis* in the laboratory. Helgol. Wiss. Meeresunters 20, 526-552.

BAYNE, B.L., HOLLAND, D.L., MOORE, M.N., LOWE, D.W. WIDDOWS, J. 1978. Further studies on the effects of stress in the adults on the eggs of *Mytilus edulis*. J.mar. biol. Ass. UK.58, 825-841.

BISHOP, S.M., ELLIS, L.L., BURCHAM, J.H., 1983. Amino acid metabolism in molluscs. In : The Mollusca ed. K.M. Wilbur, A.S.M. Salenddin, Academic Press, London 1, 243-327.

- BLYGHT, E.G., DYER, W.F., 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification ;
Can. J. Biochem. Physiol. 37, 911-917.
- BOROMTHANARAT, S., 1986. Les bouchots à *Mytilus edulis* L. dans l'écosystème estuarien du Bassin de Marennes-Oléron (France) ; aspects biologiques et bioénergétiques. Thèse Doctorat sp. Université Aix-Marseille II, 141.
- BOROMTHANARAT, S., DESLOUS-PAOLI, J.M., HERAL, M., 1986. Reproduction et recrutement de *Mytilus edulis* L. cultivée sur les bouchots du bassin de Marennes-Oléron. Haliotis 16, 317-326.
- CHIPPERFIELD, P.N.J., 1953. Observations on the breeding and settlement of *Mytilus edulis* L. in the british waters. J. mar. biol. Ass. UK. 32, 449-476.
- CUENA BARRON, L., WOLOWICZ M., 1981. A preliminary out line of the *Mytilus edulis* population from Gdansk Bay. Oceanografia 8, 127-140.
- DARE, P.J. EDWARDS, D.B., 1975. Seasonal changes in flesh weight and biochemical composition of mussels (*Mytilus edulis*) in the Coniway estuary, North Wales. J. Exp. Biol. Ecol. 18, 89-97.
- DESLOUS-PAOLI, J.M., ZANETTE, Y., HERAL, M., MASSE, M., GARNIER, J., 1981. (1982). Amélioration de la forme et de la qualité de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg dans les claires de Marennes-Oléron. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 45, 181-194.
- DESLOUS-PAOLI, J.M., HERAL, M., 1988. Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultured in the bay of Marennes-Oléron. Aquat. Living Resours, 1, 239-249.
- DE ZWAAN, A., ZANDEE, D.J., 1972. Body distribution and seasonal changes in the glycogens content of the common sea mussel *Mytilus edulis*. Comp. Biochem. Physiol. 43 A, 53-58.
- DE ZWAAN, A., 1983. Carbohydrate catabolism in bivalves. In : The Mollusca ed. K.M. Wilbur, A.S.M. Saleuddin, Academic Press, London 1, 137-175.
- 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, 350-356.
- GABBOTT, P.A., BAYNE, B.L., 1973. Biochemical effects of temperature and nutritive stress on *Mytilus edulis* L. J. mar. biol. Ass. U.K. 53., 269-286.
- GABBOTT, P.A., 1975. Storage cycles in marine bivalve molluscs : a hypothesis concerning relationship between glycogen metabolism and gemetogenesis. Proc 9 th. Europ. mor. Biol. symp. Ed. M. Barnes. Aberdeen Univ. Press, 191-211.
- GABBOT, P.A., 1983. Developmental and seasonal metabolic activities in marine molluscs. In : The Mollusca ed. K.M. Wilbur, A.S.M. Salenddin, Academic Press, London, 2, 165-217.
- GIESE, A.C., 1969. A new approach to the biochemical composition of the mollusc body. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 7, 175-229.

- HERAL, M., RAZET, D., DESLOUS-PAOLI, J.M., BERTHOME, J.P., GARNIER, J., 1982. Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). Rev. Trav. Inst. Pêches marit. 46, 97-119.
- HOLLAND, D.L., 1978. Lipid reserves and energy metabolism in the larvae of benthic marine invertebrates. In : Malins. D.C., Sargent, J.R., Biochemical and biophysical perspectives in marine biology. Academic Press, London, 85-123.
- HUMMEL, M., BOGAARDS, R.H., DE WOLF, L., WIJNHOLDS J.A., 1990. The interrelation of length, age and heterozygosity in *Mytilus edulis* in the delta area of the Netherlands. In. Phenotypic responses and individuality in aquatic ectotherms. Ed. J.C. Aldrich, Japaga, Ashford, 65-71.
- JURGA, M., WOLOWICZ, M., sous press. Gametogenesis of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia) from the Gulf of Gdansk. Oceanografia 13.
- KIORBOE, T., MOHLENBERG, F., NOHR, O., 1980. Feeding, particle selection and carbon absorption in *Mytilus edulis* in different mixtures of algae and resuspended bottom material. Ophelia 19, 193-205.
- LOWRY, O.H., ROSEBOROUGH, N.J., FARRAND, A.L., RANDALL, R.J., 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. J. Biol. chem. 193, 265-275.
- LUBET, P., GIMAZANE, J.P., PRUNUS, G., 1981. Etudes du cycle de reproduction de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) (Mollusques, lamelibranches) à la limite de son aire de reproduction. Comparaison avec les autres secteurs de cette aire. Haliotis 11, 157-170.
- LUBET, P., 1983. Experimental studies on the action of temperature on the reproductive activity of the mussel (*Mytilus edulis* L., Mollusca, Lamellibranchia). J. moll. Stud. Suppt. 12 A, 100-105.
- MARSH, J.B., WEINSTEIN, D., 1966. Simple charring method for determination of lipides. J. lipid. Res. 7, 574-576.
- MORTON, B., 1970. The tidal rhythm and rhythm of feeding and digestion in *Cardium edule*. J. mar. biol. Ass. U.K. 50, 499-512.
- PARACHE, A. 1988. Influence du réchauffement lié au fonctionnement d'une centrale électrique sur le cycle de reproduction de *Mytilus galloprovincialis* (Martigues-Ponteau, Méditerranée Nord-Occidentale). Haliotis, 18, 283-295.
- PIETERS M., KLUYTMANS, J.M., ZURBURG, W., ZANDEE, D.J., 1979. The influence of seasonal changes on energy metabolism in *Mytilus edulis* L. I. growth rate and biochemical composition in relation of environmental parameters and spawning. In. E. Naylor, R.G. Hartnoll (Ed.) Cyclic phenomena in marine plants and animals. 285-292, Pergamon Press New York.
- PIETERS, M., KLUYTMANS, J.H., ZANDEE, D.J., CADEE, G.C., 1980. Tissue composition and reproduction of *Mytilus edulis* in relation to food availability. Neth J. sea Res. 14, 349-361.
- PLINSKI, M. 1979. Kierunki zmian strukturalnych w fitoplanktonie estuariow Baltyku potudniowego Zeszyty Naukowe U.G. 136.

- STRICKLAND, J.D.H., PARSONS, T.R., 1972. A practical handbook of seawater analysis. Ed. Bull. Fish. Res. Board. Can. 167, 1-311.
- VOOGT, P.A., 1983. Lipids : their distribution and metabolism. In : The Mollusca. ed. K.M. Wilbur, A.S.M. Salenddin, Academic Press, London, 329-370.
- WENNE, R., 1985. Microgeographic differentiation of the reproductive cycle of *Macoma balthica* (L.) in the Gdansk Bay (south Baltic), and the relationship between this cycle and energy reserve changes. Pol. Arch. Hydrobiol. 32, 47-63.
- WIKTOR, K. WENNE, R., 1982. Fauna denna przybrzeżanych wód zatoki Gdanskiej : studia i mat. KBM PAN. Biologia morza 6, 137-171.
- WILLIAMS, C.S., 1969. The effect of *Mytilicola intestinalis* on the biochemical composition of mussels. J. mar. biol. Ass. U.K. 49, 161-173.
- WOLOWICZ, M., 1990. Geograficzne zróznicowanie populacji *Cardium glaucum* Bruguière (Bivalvia). Hipotezy do ty czace pochodzenia gatunku oraz drog migracji. Zeszyty nukiowe U.G.
- ZABA, B.N., DAVIES, J.J., 1980. Glucose metabolism in an in vitro preparation of the mantle tissue from *Mytilus edulis* L. Mar. Biol. Lett. 1., 235-243.
- ZANDEE, D.J., KLUYTMANS, ZURBERG, W., PIETERS, M., 1980. Seasonal variations in biochemical composition of *Mytilus edulis* (L.) with reference to energy metabolism and gametogenesis. Neth J. sea Res. 14, 1-29.
- ZMUDZINSKI, L., 1967. Zoobenthos of Gdansk bay. Prace MIR 14, ser A, 47-80.