

CROISSANCE DES LARVES DE *CRASSOSTREA GIGAS* ET DE *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* EN PRESENCE D'ALGUES UNICELLULAIRES ISOLEES DU TRACTUS DIGESTIF DES VELIGERES DU MILIEU NATUREL

par

Edouard HIS et René ROBERT

I.F.R.E.MER, 33120 Arcachon (France)

ABSTRACT : THE GROWTH OF *CRASSOSTREA GIGAS* AND *MYTILUS GALLOPROVINCIALIS* LARVAE IN RELATION TO UNICELLULAR MARINE ALGAE ISOLATED FROM THE GUT OF FIELD VELIGERS

Nine marine algae were isolated from the gut of field *Crassostrea gigas* veligers (HIS et al., 1985). Batch cultures of *Nannochloris atomus*, *Stichococcus bacillaris*, *Chlamidomonas bullosa* and *Tetraselmis tetrathele* were maintained under controlled conditions. The food value of these species on *Crassostrea gigas* and *Mytilus galloprovincialis* larvae was investigated. Poor growths were observed with the first three species. Only *Tetraselmis tetrathele* allowed the larval development of *Crassostrea gigas* larvae.

RESUME : La récolte des véligères de *Crassostrea gigas* du milieu naturel et la technique des broyats (HIS et al., 1985) ont permis l'obtention en cultures monospécifiques de neuf algues captées par les larves. Quatre d'entre elles ont pu être produites en masse : *Nannochloris atomus*, *Stichococcus bacillaris*, *Chlamidomonas bullosa* et *Tetraselmis tetrathele*. Leur qualité alimentaire a été testée par la méthode des croissances comparées, à l'aide de véligères de *Crassostrea gigas* et de *Mytilus galloprovincialis*. Bien que régulièrement présentes dans les broyats, donc captées par les larves, les trois premières donnent des résultats médiocres. Seule *Tetraselmis tetrathele* possède une bonne qualité nutritionnelle pour les véligères de *Crassostrea gigas*.

Mots clés : Larves, nutrition, *Crassostrea gigas*, *Mytilus galloprovincialis*, algues unicellulaires marines, *Nannochloris atomus*, *Stichococcus bacillaris*, *Chlamidomonas bullosa*, *Tetraselmis tetrathele*.

Key words : Larvae, feeding, *Crassostrea gigas*, *Mytilus galloprovincialis*, unicellular marine, algae, *Nannochloris atomus*, *Stichococcus bacillaris*, *Chlamidomonas bullosa*, *Tetraselmis tetrathele*.

INTRODUCTION

Depuis les premières expériences de COLE (1937), l'utilisation en milieu contrôlé des algues unicellulaires par les larves de bivalves a donné lieu à de nombreuses recherches. Sur une cinquantaine d'espèces testées, une dizaine seulement est couramment utilisée avec succès en éclosérie (CHRETIENNOT-DINET et al., 1986) sans que l'on sache à priori si celles-ci interviennent dans la nutrition des véligères. *in situ*. Ainsi, *Isochrysis galbana*, algue de très bonne qualité, n'est que très exceptionnellement présente dans le milieu naturel (CHRETIENNOT-DINET, communication personnelle). *Chaetoceros calcitrans* forma *pumilum* également excellente, est vraisemblablement une espèce induite de culture (TAKANO, 1968); à l'inverse, *Phaeodactylum tricorutum*, très fréquente en milieu côtier, est considérée comme une espèce de qualité médiocre.

La nutrition des larves de bivalves en milieu naturel est donc mal connue actuellement. Une approche de ce problème a été tentée par l'isolement d'algues contenues dans le tractus digestif des véligères de *Crassostrea gigas* du milieu naturel, selon la méthode des broyats larvaires ensemencés (HIS et al., 1985). Les espèces nanoplanctoniques obtenues correspondent à une partie de la ration ingérée, dont il convient de vérifier les qualités nutritionnelles. La valeur de quatre souches, *Nannochloris atomus*, *Stichococcus bacillaris*, *Chlamydomonas bullosa* et *Tetraselmis tetrahele* a donc été étudiée par la méthode des croissances comparées, à l'aide de véligères de *Crassostrea gigas* et de *Mytilus galloprovincialis*.

MATÉRIEL ET METHODE

1. Isolement et mise en culture des algues

Des véligères sont prélevées dans le milieu naturel. Tamisages différentiels et lavages à l'eau de mer filtrée à 0.2µm et autoclavée, permettent au laboratoire d'isoler les larves de *Crassostrea gigas*. Après broyage au potter de Thomas et filtration sur membrane de 8µm, l'extrait larvaire est inoculé dans des tubes stériles contenant du milieu de Erd-Schreiber et de l'eau de mer filtrée à 0.2µm. Les tubes sont placés en salle de culture sous éclairage permanent à la température de 20±1°C. Dilutions et étalements sur gélose enrichie permettent l'obtention de souches monospécifiques. Leur culture est réalisée selon la méthode des volumes croissants (LAING et HEPPEL, 1983) sur milieu de Erd-Schreiber ou milieu de Conway (WALNE, 1966). Le milieu de Sueoka (1960) modifié (adjonction d'extrait de terre et salinité de 27‰) est utilisé pour *C. bullosa*.

Dans tous les cas, la production en masse dans des ballons de six litres, est réalisée sous éclairage permanent à 20±1°C, avec bullage par air comprimé stérile. La densité des cultures est contrôlée au compteur de particules modèle ZB-ZBI.

2. Les élevages larvaires

Les géniteurs sont conditionnés en circuit fermé, les pontes sont induites par chocs thermiques et action d'une suspension de gamètes en eau de mer. Les élevages, en double exemplaire, sont effectués dans des béciers stériles contenant deux litres d'eau de mer filtrée à 0.2µm, à la température de 24±1°C. Vingt quatre heures après les fécondations chez *C. gigas* et 48 heures chez *M. galloprovincialis*, les larves D obtenues sont réparties à raison de 8 000. l⁻¹; puis l'eau de mer est changée tous les deux jours. Les observations réalisées à chaque changement d'eau portent sur le pourcentage de mortalités (sur 200 larves par élevage); la croissance est étudiée par mensuration de 50 véligères par élevage, à 1.5µm près, sur clichés photographiques. Les moyennes sont calculées avec intervalle de confiance au seuil de sécurité de 95%. Enfin les larves sont alimentées quotidiennement selon des modalités qui seront précisées pour les différentes expériences, à l'aide de cultures en phase exponentielle de croissance.

3. Les différentes rations alimentaires testées

Quatre expériences ont été réalisées : les trois premières à l'aide de véligères de *C. gigas*, la dernière avec celles de *M. galloprovincialis*.

Expérience n° 1 (alimentation monospécifique)

Les larves D âgées de 24 heures reçoivent soit *Nannochloris atomus* soit *Stichococcus bacillaris* à raison de 50, 100, 200, 500 et 1 000 cellules μl^{-1} d'élevage. Les témoins sont alimentés à l'aide de 100 cellules μl^{-1} d'*Isochrysis galbana*. Les observations ont été poursuivies pendant neuf jours.

Expérience n° 2 (alimentation monospécifique et plurispécifique)

Elle comporte cinq types d'élevages différents (larves D de 24 heures), les témoins (100 cellules μl^{-1} de *Chaetoceros calcitrans*), puis *N. atomus* et *C. bullosa* qui ont été testées soit seules (100 cellules μl^{-1}), soit en association avec *C. Calcitrans* (50 cellules μl^{-1} de chaque algue).

Les observations ont été poursuivies pendant dix jours.

Expérience n° 3

Des larves unbonées de *C. gigas* âgées de 11 jours sont nourries selon la ration alimentaire de HELM et MILLICAN (1977) : 3.3 cellules μl^{-1} de *Tetraselmis suecica*, 33 cellules μl^{-1} de *C. calcitrans* et 33 cellules μl^{-1} d'*I. galbana*. Comparativement, l'algue testée *T. tetrathele* est substituée dans ce mélange à *T. suecica*. Les larves sont âgées de 22 jours en fin d'observations.

Expérience n° 4

Des larves de *Mytilus galloprovincialis* ont reçu :

- Expérience 4A : une nourriture monospécifique afin de comparer la valeur d'*I. galbana*, de *C. calcitrans*, de *N. atomus*, de *S. bacillaris* et de *C. bullosa* (100 cellules μl^{-1}).

- Expérience 4B : une nourriture plurispécifique; en présence de 50 cellules μl^{-1} de *C. calcitrans*, les élevages recevaient 50 cellules μl^{-1} d'*I. galbana* témoins) ou 50 cellules μl^{-1} des trois algues testées, *N. atomus*, *S. bacillaris*, *C. bullosa*.

Les expériences ont été poursuivies pendant neuf jours (4A) ou onze jours (4B).

RESULTATS

1. Croissance des algues isolées

Nannochloris atomus (BUTCHER, 1952), est une chlorophycée pour laquelle des concentrations cellulaires très élevées de 10^8 cellules ml^{-1} ont été obtenues en quinze jours. Les cellules ont un diamètre compris entre 1.5 μm et 2.5 μm .

Stichococcus bacillaris (NÄGELI, 1849) est une chlorophycée de 3 à 4 μm . Les mêmes concentrations que précédemment sont atteintes en un mois.

Chlamydomonas bullosa (BUTCHER, 1959) est une chlorophycée de 6 à 20 μm de diamètre; les formes mobiles ont une taille de 6 à 14 μm et les kystes plus volumineux sont supérieurs à 15 μm . La croissance est lente, les concentrations, n'atteignant que $5 \cdot 10^5$ cellules ml^{-1} , sont obtenues en un mois.

Tetraselmis tetrathele (BUTCHER, 1959) est une prasinophycée de 10 à 16 μm de

long sur 3 à 11µm de large; elle est légèrement plus volumineuse que *T. suecica*. Des concentrations de 6.10^6 cellules. μl^{-1} sont obtenues en 15 jours.

2. Croissances larvaires en fonction des algues fournies

Expérience n° 1 :

Mis à part dans les élevages témoins (0%) les mortalités varient de 10% le deuxième jour ($1\ 000$ cellules. μl^{-1}) à 50%; puis le onzième jour, toutes les véligères sont mortes.

Les larves maintenues à jeun ou recevant les algues testées présentent une croissance de 10µm seulement (tabl. 1, fig. 1); pourtant, l'ingestion de la nourriture a été observée au microscope à épifluorescence.

Expérience n° 2 :

Toutes les larves ont été décimées en six jours avec *C. bullosa* tandis que 85% d'entre elles résistent quand *C. calcitrans* lui est ad-jointe. De même, 25% des véli-gères sont mortes en dix jours avec *N. atomus* mais comme dans les élevages témoins, toutes survivent quand la diatomée est présente pour moitié dans le régime alimentaire.

La croissance est médiocre avec *C. bullosa* même en présence de *C. calcitrans* (fig. 2), nettement inférieure à celle que permet la diatomée seule. La hauteur moyenne augmente légèrement en présence de *N. atomus* du premier au qua-trième jour, et en présence de *C. calcitrans* le résultat obtenu est voisin de celui des éleva-ges témoins.

ALIMENTATION TEMPS APRES PECONDATION (en jours)	A JEUN	NANNO				STICHO			
		50	100	200	500	50	100	200	500
J1					59, 53	*	0,46		
J3	68,25 ±0,59	70,51 ±0,53	71,31 ±0,80	70,35 ±0,67	71,75 ±0,60	73,78 ±0,87	74,26 ±0,53	72,93 ±0,60	70,20 ±0,70
J5	71,05 ±0,63	69,24 ±0,66	69,49 ±0,73	69,21 ±0,46	67,62 ±0,48	73,29 ±0,71	72,09 ±0,79	72,42 ±0,59	69,90 ±0,40
J7	*	70,35 ±0,83	70,12 ±0,53	70,57 ±0,60	70,74 ±0,59	74,31 ±0,93	74,51 ±0,72	74,00 ±0,69	73,16 ±0,48

Tableau 1 : hauteurs moyennes exprimées en µm, au seuil de sécurité de 95% des larves D de *C. gigas* sous différents régimes alimentaires. NANNO 50, 100, 200 et 500 : élevages recevant respectivement 50, 100, 200 et 500 cellules. μl^{-1} d'élevage de *N. atomus*. STICHO 50, 100, 200 et 500 : élevages recevant respectivement 50, 100, 200 et 500 cellules. μl^{-1} d'élevage de *S. bacillaris*.
* : arrêt des élevages.

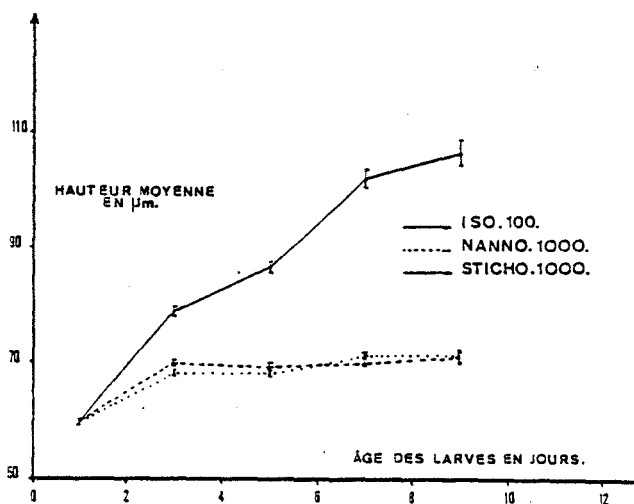


Figure 1 : Croissance de jeunes véligères de *C. gigas* alimentées à l'aide d'*I. galbana* (100 cellules. μl^{-1}), *N. atomus* ($1\ 000$ cellules. μl^{-1}) et *S. bacillaris* ($1\ 000$ cellules. μl^{-1}).

Expérience n° 3 :

Les élevages se déroulent normalement (0% de mortalités). *T.tetrathele* permet d'obtenir une croissance meilleure (13ème jour) ou voisine de celle des élevages témoins (fig. 3).

Expérience n° 4 A :

A l'exception des témoins, tous les élevages sont décimés : 26%, 45% et 57% de mortalités respectivement avec *N.atomus*, *C.bullosa* et *S.bacillaris*. Une légère croissance s'observe la première semaine, mais les stades umbonés ne sont pas atteints; la hauteur moyenne augmente encore légèrement jusqu'au neuvième jour avec *C.bullosa* avant que les mortalités interviennent (fig. 4). Il faut noter que *C.calcitrans* utilisée seule ne donne pas de meilleurs résultats que les algues testées.

Expérience 4 B :

Les mortalités sont inférieures ou égales à 5%; la croissance en présence de *C.calcitrans* (fig. 5) n'est pas négligeable : 45% de celle des témoins, mais seulement 20% des véligères sont umbonées en fin d'observations.

DISCUSSION

L'utilisation des seules *N.atomus*, *C.bullosa* et *S.bacillaris* ne permet d'observer qu'une faible croissance des véligères de *C.gigas* pendant

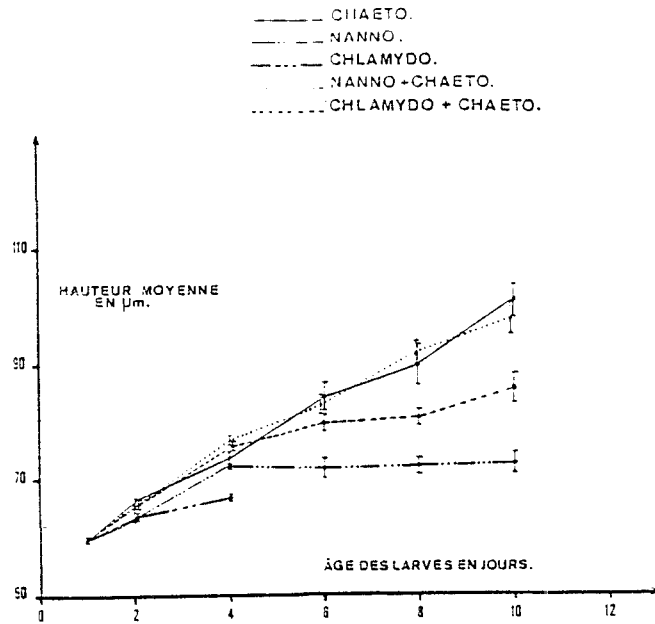


Figure 2 : Croissance de jeunes véligères de *C.gigas* alimentées à l'aide de *C.calcitrans*, *N.atomus* et *C.bullosa*. CHAETO : 100 cellules.µl⁻¹ d'élevage de *C.calcitrans*; NANNO : 100 cellules.µl⁻¹ de *N.atomus*; CHLAMYDO : 100 cellules.µl⁻¹ de *C.bullosa*; NANNO + CHAETO : 50 cellules.µl⁻¹ de *N.atomus* et 50 cellules.µl⁻¹ de *C.calcitrans*; CHLAMYDO + CHAETO : 50 cellules de *C.bullosa* et 50 cellules de *C.calcitrans* par µl d'élevage.

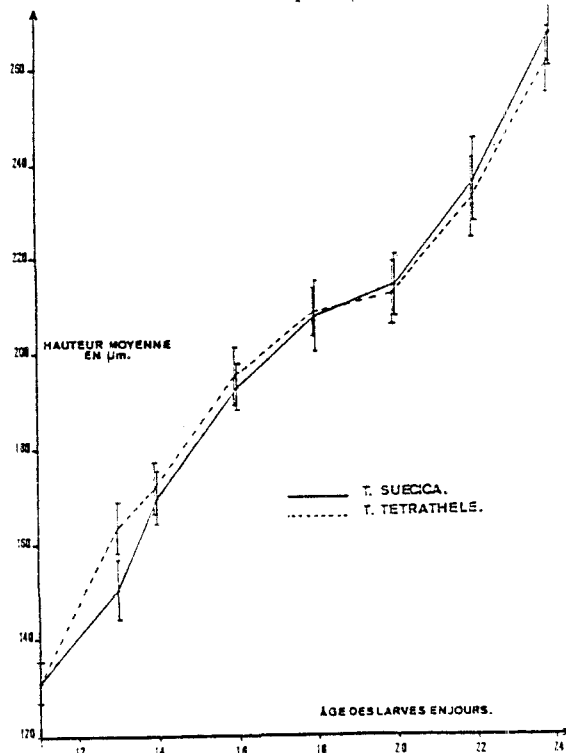


Figure 3 : Croissance de véligères umbonées de *C.gigas* alimentées à l'aide d'*T.galbana* (33 cellules µl⁻¹), de *C.calcitrans* (33 cellules.µl⁻¹) et soit de *T.suecica* ou *T.tetrathele* (3.3 cellules.µl⁻¹).

les trois premiers jours de la vie pélagique; cependant cette même croissance se produit dans les élevages maintenus à jeun; des mortalités sévères interviennent en une semaine. Avec ces mêmes algues une faible croissance est observée pendant sept jours chez *Mytilus galloprovincialis*, puis les mortalités se manifestent.

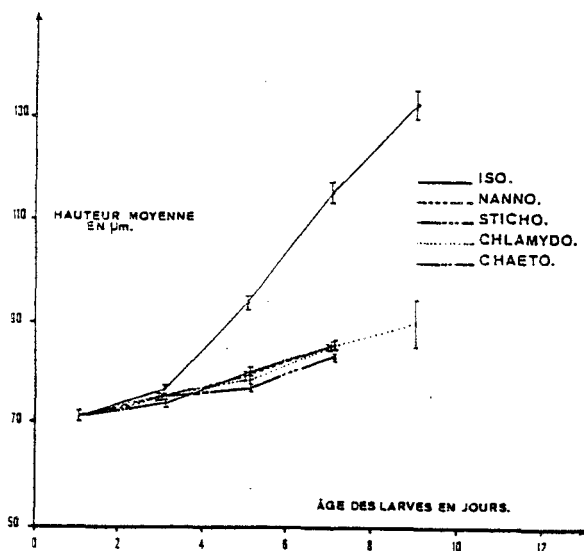


Figure 4 : Croissance de jeunes véligères de *Mytilus galloprovincialis* alimentées à l'aide d'*I. galbana* (ISO), de *N. atomus* (NANNO), de *S. bacillaris* (STICHO), de *C. bullosa* (CHLAMYDO) et de *C. calcitrans* (CHAETO). Alimentation monospécifique sur la base de 100 cellules.µl⁻¹.

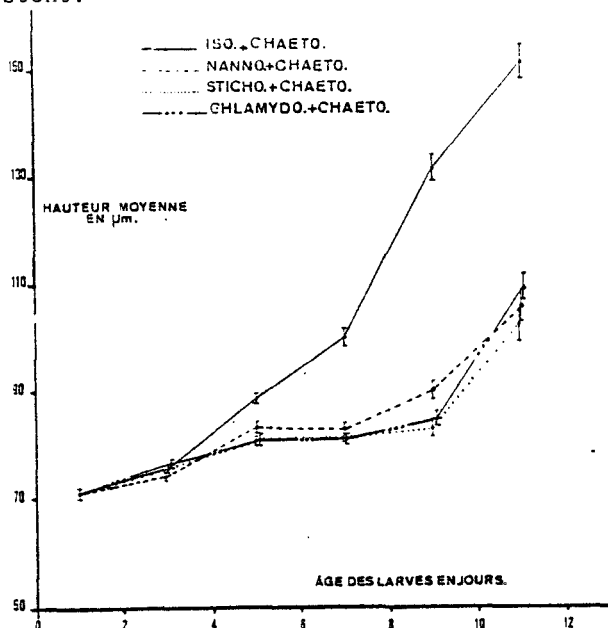


Figure 5 : Croissance de jeunes véligères de *Mytilus galloprovincialis* alimentées à l'aide des mélanges suivants (100 cellules.µl⁻¹) : *I. galbana* + *C. calcitrans* (ISO + CHAETO), *N. atomus* + *C. calcitrans* (NANNO + CHAETO), *C. bacillaris* + *C. calcitrans* (STICHO + CHAETO), *C. bullosa* + *C. calcitrans* (CHLAMYDO + CHAETO).

Pour ces deux bivalves, l'adjonction de la diatomée *C. calcitrans* améliore la croissance larvaire, mais chez *C. gigas* les performances ne sont pas supérieures à celles que donne la seule diatomée chez la moule, pour cette espèce, la croissance est améliorée, sans atteindre les valeurs obtenues avec le mélange *C. calcitrans* et *I. galbana*.

Par contre, *T. tetrathele* peut remplacer *T. suecica* pour l'alimentation des larves umbonées de *C. gigas* : elle présente une bonne valeur alimentaire.

De nombreux travaux ont été consacrés à l'étude de la qualité des algues monocellulaires pour alimenter les véligères de bivalves d'intérêt commercial. Des concentrations relativement élevées de *N. atomus* donnent de bons résultats avec les larves d'*Ostrea edulis* (80 à 100 cellules.µl⁻¹), et avec le naissain (500 cellules.µl⁻¹); par contre cette dernière concentration ne permet pas la croissance des juvéniles de *Merccenaria mercenaria* (WALNE, 1956 et 1970). De même, les croissances obtenues chez les larves âgées de *C. gigas* avec *N. atomus* et *T. suecica* sont du même ordre (MILLICAN et HELM, 1973) et un bon développement est observé chez *M. edulis* quand ces algues sont en phase exponentielle de croissance (BAYNE, 1965).

Nos résultats ne sont pas en accord avec les précédents puisque la croissance chez *M.galloprovincialis* est peu importante avec les cultures situées en phase exponentielle.

Stichococcus bacillaris ne semble jamais avoir été utilisée pour les élevages larvaires; *Stichococcus sp.* donne de très mauvais résultats chez *Crassostrea virginica* et *Mercenaria mercenaria*, l'espèce serait toxique (DAVIS et GUILLARD, 1958). Des croissances larvaires médiocres ont été obtenues au cours de nos essais sans que l'on puisse attribuer une toxicité à cette algue; des mortalités de 60% sont observées chez la moule, mais elles tombent à 5% en présence de *C.calcoitans*. De plus les véligères de *C.gigas* recevant 1 000 cellules. l⁻¹ survivent pendant plusieurs jours.

Il ne semble pas exister de données en ce qui concerne *Chlamydomonas bullosa*. La croissance de véligères de *C.virginica* alimentées à l'aide de *Chlamydomonas sp.* est inférieure à celle des larves maintenues à jeun alors qu'un développement est obtenu chez *M.mercenaria*; cependant 50% seulement des larves semblent utiliser l'algue (DAVIS et GUILLARD, 1958). Un mélange d'algues, où *Chlamydomonas sp.* domine fortement, permet un bon développement larvaire chez *M. edulis* (HIRANO et OSHIMA, 1963). Dans le milieu naturel, ce genre est abondamment brouté, de la larve D à la pédivéligère (MACKIE, 1969) et semble intervenir dans le bon déroulement de la vie pélagique de *C.gigas* (SELIGER et al., 1982).

Par contre *T.tetrathele* permet une bonne croissance chez des larves imbonées de *C.gigas*; ces données rejoignent celles de COLE (1937) et de WALNE (1970).

Malgré la faible valeur alimentaire de *N.atomus* et de *S.bacillaris* il n'en est pas moins vrai que ces algues ont été isolées des véligères, donc prélevées par elles dans le milieu naturel. Plusieurs hypothèses peuvent être envisagées :

- les algues sont captées par les larves mais ne sont pas ingérées,
- ou elles sont bien ingérées, mais non digérées et évacuées avec les fécés,
- ou elles sont ingérées et digérées mais leur qualité alimentaire n'est pas suffisante.

Pourtant ces deux espèces ont permis la croissance et la reproduction de trois copépodes, en alimentation monospécifique : *Euterpina acutifrons*, *Tisbe furcata* et *Amphioscus sp.* (SAUTOUR, 1986, communication personnelle). Des observations complémentaires sont donc nécessaires afin d'étudier le broutage par la technique d'éclaircissement du milieu d'une part et la digestibilité d'autre part en microscopie à épifluorescence (LUCAS et RANGEL, 1981).

Enfin les expériences méritent d'être poursuivies avec *C.bullosa*; outre les données précédemment citées de MACKIE (1969) et de SELIGER et al. (1982), cette algue a été systématiquement présente dans les broyats de larves effectués tous les ans depuis 1983, en période de reproduction de *C.gigas*; à titre d'exemple, en 1985, sur 132 tubes ensemencés, elle était présente dans 80% des cas.

Remerciements : la détermination des algues monocellulaires a été réalisée par le Dr. M.J. CHRETIENNOT-DINET, CREMA L'Houmeau que nous remercions.

- BAYNE, B.L., 1965. Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). *Ophelia*, 2 : 1-47.
- CHRETIENNOT-DINET, M.J., ROBERT, R., et HIS, E., 1986. Utilisation des "algues fourrages" en aquaculture. *Année Biologique*, 25 (2) : 97-119.
- COLE, H.A., 1937. Experiments in the breeding of oysters *Ostrea edulis* in tanks, with special reference to the food of the larvae and spat. Min. Agric. Fish. *Fish. Invest. London*, Ser. II, 15 : 1-24.
- DAVIS, H.C., et GUILLARD, R.R., 1958. Relative value of ten genera of micro-organisms as foods for oysters and clam larvae. *U.S. Fish. Wild. Serv. Fish. Bull.*, 58 : 293-304.
- HELM, M.M., et MILLICAN, P.F., 1977. Experiments in the hatchery of Pacific oyster larvae (*Crassostrea gigas* Thunberg), *Aquaculture*, 11 : 1-12.
- HIRANO, R., et OSHIMA, Y., 1963. On the rearing of larvae of marine animals with special reference to their food organisms. *Bull. J.S.S.F.*, 29 : 282-292.
- HIS, E., et ROBERT, R., 1982. Le danger des traitements par le sulfate de cuivre en zone conchylicole : toxicité vis-à-vis des oeufs et des jeunes larves de *Crassostrea gigas*. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* 45 (2) : 117-125.
- HIS, E., ROBERT, R., et CHRETIENNOT-DINET, M.J., 1985. Nouvelle méthode pour étudier la nutrition de jeunes larves de *C. gigas* en milieu naturel. Premières données expérimentales. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t 300, Série III, n° 8 : 319-321.
- LAING, I., et HEPPER, B.T., 1983. A simple method for the production of marine algae in polyethylene bags. *Fisheries Notice*, 73 : 1-11.
- LUCAS, A., et RANGER, C., 1981. Vitesses d'ingestion et de digestion du phytoplancton observées au microscope à épifluorescence chez les larves de *Mytilus edulis* (L) (Bivalvia, Mollusca). *Haliotis*, 11 : 171-180.
- MACKIE, G., 1959. Quantitative studies of feeding in the oyster *Crassostrea virginica*. *Proc. Nat. Shellfish Assn.* 59 : 6-7.
- MILLICAN, P.F., et HELM, M.M., 1973. Preliminary observations on the culture requirements of the larvae of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* Thunberg. *ICES CM* 1973/K : 33 1-10.
- NAGELI, C., 1849. Gattungen einzelliger algen. *Neue Denkschr. allgem. Schweiz. Ges. Naturwiss.* 10 : 1-139.
- ROBERT, R., HIS, E., et MAURER, D., 1982. L'unité d'écophysiologie et de molysmologie larvaire des bivalves d'intérêt commercial du laboratoire I.S.T.P.M. d'Arcachon. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 45 (3) : 197-209.
- SELIGER, H.H., BOGGS, J.A., RIVKIN, R.B., BIGGLEY, W.H., et ASPDEN, K.R.H., 1982. The transport of oyster larvae in an estuary. *Marine Biology*. 71 : 57-72.
- SUEOKA, N., 1960. Mitotic replication of desoxyribonucleic acid in *Chlamydomonas reinhardi*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 46 : 83-91.
- TAKANO, I., 1968. On the diatom *Chaetoceros calcitrans* (Paulsen) and its dwarf form *pumilus* forma nov. *Bull. Takai Reg. Fish. Res. Lab.*, 55 : 1-7.
- WALNE, P.R., 1956. Experimental rearing of the larvae of *Ostrea edulis* L. in the laboratory. *Fish. Invest.*, London Ser. 2, 20 : 1-23.
- WALNE, P.R., 1966. Large Scale culture of larvae of *Ostrea edulis* L. *Fish. Invest.*, London Ser. 2, 25 (4) : 1-53.

WALNE, P.R., 1970. Studies on the food value of nineteen genera of algae to juvenile bivalves of the genera *Ostrea*, *Crassostrea*, *Mercenaria* and *Mytilus*. *Fish. Invest.*, London, Ser. 2, 26 : 1-62.

