EFECTO DE DIFERENTES DIETAS SOBRE EL BALANCE ENERGETICO EN JUVENILES DE Argopecten purpuratus L

Trabajo presentado en las XII Jomadas de Ciencias del Mar, Santiago, mayo 1992.

MARIA A. DIAZ 1 Y GLORIA MARTINEZ 1*

María A. Díaz ¹ y Gloria Martínez ^{1*}: Effect of different diets on the energy budget of juvenile chilean scallop, Argopecten purpuratus L.

The effect of three different diets on the energy budget of juvenile Argopecten purpuratus, was studied.

Juveniles from the same batch of larvae, maintained at 20° C were fed during ten days on the following mixture of microalgae: 1) Isochrysis aff. galbana (T-ISO) - Nanocloropsis oculata, 2) Chaetoceros calcitrans - N. oculata and 3) Isochrysis aff. galbana (T-ISO) - Chaetoceros calcitrans - Nanocloropsis oculata.

Filtration rate was measured as clearance of particles. Oxygen consumption was determined using a Warburg respirometer. Excretion rate was estimated through ammonia concentration in seawater using the method of Solorzano (1969). Energy content was measured with a calorimeter.

Juvenile scallops fed on the mixture of three microalgae grew more and showed higher assimilation and growth efficiency than the individuals fed on the other two diets. Although the scallops fed on diet number 1 grew less, their energy content per individual scallop, was equivalent to those of animals fed on the other two diets.

We conclude that a diet wich produces a good energy content not necessarily promotes a better growth.

Key words: Argopecten purpuratus, energy budget.

 Departamento de Biología Marina, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Católica del Norte, Casilla 117, Coquimbo, Chile

*) A quien dirigir la correspondencia

INTRODUCCION

El cultivo del ostión del norte Argopecten purpuratus ha alcanzado gran auge en los últimos años en Chile. Esto ha llevado a realizar estudios tendientes a aumentar el conocimiento de la biología básica de este bivalvo y mejorar las condiciones para su cultivo.

Las larvas planctotróficas de este molusco adquieren la energía necesaria para satisfacer sus demandas metabólicas a través de la filtración de microalgas y material particulado desde el medio (MacDonald, 1988), observándose diferencias en las tasas de crecimiento y supervivencia de las larvas y juveniles al ser alimentados con distintas dietas (Helm, 1977; Laing et al., 1987; Whyte et al., 1989). Tales diferencias pueden ser explicadas no sólo por la cantidad sino también por la calidad del alimento, referido esto a variaciones en el tamaño

celular, digestibilidad, presencia o ausencia de metabolitos tóxicos y composición bioquímica (Gabbott, 1983; Wikfors et al., 1984; Pechenik, 1987).

Estudios bioenergéticos en larvas de bivalvos muestran que lípidos y proteínas constituyen las principales reservas energéticas, las que son utilizadas durante el desarrollo larval y en el momento de la metamorfosis (Holland & Spencer, 1973; Holland & Hannant, 1974; Mann & Gallager, 1985), por lo que se esperaría que el contenido de lípidos y proteínas del alimento tuviera una gran influencia sobre la acumulación de reservas energéticas, afectando de este modo el crecimiento de los individuos (Whyte et al., 1987). Helm (1977) encuentra que larvas de Ostrea edulis L. alimentadas con distintas dietas dan por resultado juveniles con diferentes tasas de crecimiento y supervivencia. Laing & Millican (1986) observan también que el crecimiento potencial de juveniles de O. edulis se ve afectado por las reservas de lípidos acumuladas durante el desarrollo larval.

De acuerdo a lo expuesto anteriormente, la alimentación tendría un rol preponderante sobre el crecimiento y la supervivencia de larvas y juveniles (Flaak & Epifanio, 1978; Pillsbury, 1985). La importancia de esto puede evaluarse a través de estimaciones de la eficiencia de crecimiento o por comparaciones entre la proporción de energía asimilada y utilizada tanto en crecimiento como en respiración (Sprung, 1984; Laing et al., 1987; MacDonald, 1988).

El objetivo del presente trabajo fué analizar el efecto de diferentes dietas sobre algunos procesos fisiológicos involucrados en el balance energético de juveniles de Argopecten purpuratus

MATERIALES Y METODOS

Larvas de Argopecten purpuratus fueron obtenidas en laboratorio a partir de reproductores traídos desde Tongoy, siguiendo la metodología de Disalvo et al. (1984).

Las larvas fueron cultivadas en estanques de 200 l, con agua de mar microfiltrada (1 μ), a 20 °C, la que fué cambiada cada dos días. Las larvas fueron alimentadas diariamente con una mezcla de Isochrysis aff. galbana (clone T-ISO), Chaetoceros calcitrans y Nanocloropsis culata en concentración final de 52500 células/ml.

Los juveniles tempranos, obtenidos después de la metamorfosis (tamaño promedio 0.9 mm), fueron distribuídos en tres estanques y sometidos a los siguientes tratamientos alimentarios:

- Isochrysis aff. galbana (clone T-ISO) y Nanocloropsis oculata (I/N).
- 2. Chaetoceros calcitrans y Nanocloropsis oculata (C/N).
- Isochrysis aff. galbana (clone T-ISO), C. calcitrans y N. oculata (I/C/N).

Las tres dietas se usaron a una concentración final de 52500 cel/ml mezclando las células de microalgas en una razón de 1:1.5 para I/N y C/N y en proporción de 1:1:1.5 para la mezcla I/C/N. Cada dieta se entregó en dos porciones al día, una en la mañana y otra en la tarde.

Los estanques se mantuvieron a 20 °C y con aireación permanente.

Para cada grupo de juveniles de A. purpuratus, se determinó la cantidad de energía ingerida y la parte de ella canalizada hacia los distintos procesos fisiológicos involucrados en el balance energético, expresado por el modelo (Bayne & Newell, 1983):

$$P = I - (R + E + H)$$

P= Producción de tejidos

Ī= Alimento ingerido R= Metabolismo o respiración

E= Excreción de productos nitrogenados H=

Pérdida por heces

La producción se determinó por la diferencia entre el contenido energético de los juveniles, obtenido al inicio y después de transcurridos 10 días de experimento. Con este fin un promedio de 300 ejemplares de cada tratamiento se lavaron con formiato de amonio isotónico y transformaron en un pellet que fué secado en una estufa a 70 °C y posteriormente fué sometido a ignición en un microcalorímetro O.S.K. 220.

Los resultados se expresaron en Ioule hora -1 individuo -1.

LA TASA DE INGESTION, se calculó como el producto de la tasa de filtración por la concentración de microalgas usadas para su determinación. Los resultados se expresaron en Célula hora-1 individuo-1. Posteriormente para realizar los cálculos de eficiencias, estos valores se transformaron a unidades energéticas.

LA TASA DE FILTRACION, se determinó colocando un promedio de 50 ejemplares de cada tratamiento en recipientes plásticos en un volumen final de 400 ml. Cada 15 minutos, por espacio de 1 hora, se tomó 1 ml del medio y se fijó con lugol para contar posteriormente el número de células en un hematocitómetro. El cálculo de la tasa de filtración se realizó a través de la ecuación (Griffiths & King, 1979):

Donde: V= volumen de agua; Ci y Ct = concentración de microalgas incial y final respectivamente; T= diferencia de tiempo entre las tomas de muestra. resultados se expresaron en ml hora -1 individuo -1.

La cantidad de energía del alimento se determinó en un microcalorímetro O.S.K. 220 (Ogawa Seiki Co. Ltda.). Con este fin las microalgas fueron concentradas por centrifugación, lavadas con formiato de amonio isotónico, secadas a peso constante y transformadas en un pellet.

METABOLISMO determinó indirectamente a través del consumo de oxígeno, el cual se midió usando un respirómetro Warburg. Con este propósito un promedio de 50 ejemplares de cada tratamiento fueron colocados en frascos del respirómetro, equilibrados por 30 minutos y luego realizadas las mediciones cada 30 minutos por un lapso total de 3 horas. Una vez finalizada la experiencia los ejemplares fueron medidos, lavados con formiato de amonio isotónico, y secados hasta peso constante, a 70 °C, a fin de determinar peso seco. El contenido de materia orgánica se conoció quemando la muestra seca en una mufla a 500 °C por 6 horas

Los valores de consumo de oxígeno se transformaron a unidades energéticas multiplicando dicho consumo, expresado en uL O₂ h⁻¹, por el equivalente energético 0.0202 Joule por uL O₂ (Elliot & Davison, 1975).

LA EXCRECION DE PRODUCTOS NITRO-GENADOS, se midió por la diferencia de contenido de amonio en el agua. Para ello se colocaron un promedio de 50 ejemplares de cada tratamiento en recipientes plásticos con 100 ml de agua de mar microfiltrada por 6 horas. La concentración de amonio al inicio y final del experimento se midió según Solorzano (1969). La pérdida energética debida a la excreción de amonio se expresó utilizando el equivalente energético 0.00737 Joule por ug NH₄ (Logan & Epifanio, 1978).

La talla final de los juveniles, se determinó por mediciones del largo (eje ántero-posterior), en un microscopio invertido con un ocular Zeiss ajustable. Esta medición se efectuó en todos los individuos utilizados.

LAS EFICIENCIAS de: asimilación (EA), crecimiento bruto (K1) y crecimiento neto (K2), fueron calculadas de acuerdo a las siguientes ecuaciones:

$$EA = \frac{R + P}{I} \times 100$$

$$K_1 = \frac{P}{I} \times 100$$

$$K_2 = \frac{P}{R+P} \times 100$$

Donde: R= energía perdida en

respiración, P= energía utilizada en producción, I= energía del alimento ingerido.

El experimento se realizó en dos fechas diferentes: marzo y octubre 1991 en las mismas condiciones.

ANALISIS DE DATOS

Los datos fueron analizados estadisticamente para cada experimento individual, mediante análisis de varianza de una vía y test de Tukey a posteriori, para evaluar la significancia estadística de las diferencias encontradas. Para el análisis de las eficiencias se realizó la transformación arcoseno (Steel & Torrie, 1980).

RESULTADOS

PRODUCCION: En los dos experimentos realizados, el contenido energético final alcanzado por los juveniles alimentados con la dieta mixta Chaetoceros calcitrans y Nanocloropsis oculata (C/N), fué menor que el de los individuos alimentados con las otras dos mezclas (Fig. 1).

TASAS DE FILTRACION Y DE INGESTION: Los tres grupos de juveniles alimentados con diferentes dietas no mostraron diferencias significativas en las tasas de filtración e ingestión de microalgas, aunque con la dieta *I. galbana - N. oculata* (I/N) siempre se obtuvo tasas menores (Tabla 1). Este resultado se repitió en los dos experimentos realizados.

CONSUMO DE OXIGENO: No se observó diferencias significativas en el consumo de oxígeno de juveniles alimentados con las tres distintas dietas en ninguno de los dos experimentos (Tabla 1).

EXCRECION DE AMONIO: En los dos experimentos realizados se encontró mayor excreción de amonio en los individuos alimentados con la mezcla I/N, aunque esa diferencia sólo fué significativa en el experimento realizado en mayo (Tabla 1).

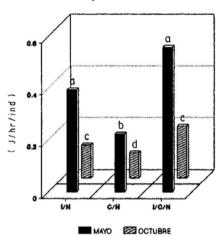


Figura 1. Contenido energético de juveniles de Argopecten purpuratus, alimentados durante 10 días con distintas dietas. En un mismo experimento letras distintas indican diferencias significativas (P < 0.05). I/N: Isodnysis galbana - Nanocloropsis oculata, C/N: Chaetoceros calcitrans -Nanocloropsis oculata. I/C/N: I. galbana - C. calcitrans - N. oculata.

TALLA Y CONTENIDO DE MATERIA ORGANICA FINAL: En ambos experimentos los juveniles alimentados con mezcla I/N alcanzaron tamaño final y contenido de materia orgánica menor que los alcanzados por los individuos de los otros dos grupos. Estos últimos grupos (C/N e I/C/N) no mostraron diferencias significativas entre sí (Fig. 2).

EFICIENCIAS: Los juveniles alimentados con la dieta triple I/C/N, mostraron eficiencias de asimilación y de crecimiento bruto significativamente mayores (P < 0.05) que los juveniles provistos con la mezcla C/N. Los juveniles alimentados con la dieta doble I/N presentaron valores intermedios, no diferentes significativamente de los otros dos grupos (Tabla 2).

No se encontró diferencias significativas en la eficiencia de crecimiento neto entre los tres grupos de juveniles alimentados con las distintas dietas (Tabla 2).

Tabla 1. Tasa de filtración, tasa de ingestión, consumo de oxígeno y excreción de amonio en juveniles de A. punpuratus, alimentados con diferentes dietas. Los valores corresponden a las medias de las mediciones realizadas y en paréntesis se indican las desviaciones estándar.

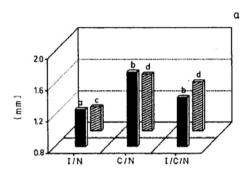
EXP.	DIETA	TASA DE FILTRACION (ml/h/ind.)	TASA DE INCESTION (cel/h/ind.)	CONSUMO DE OXIGENO (J/h/ind.)	EXCRECION DE AMONIO (J/h/ind.)
	I/N	2.166 (0.43)	183883 (23197)	8.14×10 ⁻⁴ (1.13×10 ⁻⁴)	2.90x10 ⁻⁸ a (4.45x10 ⁻¹⁰)
MAYO (n=2)	C/N	4.989 (1.07)	379326 (105735)	2.70x10 ⁻³ (2.20x10 ⁻³)	1.15x10 ⁻⁸ b (6.81×10 ⁻¹⁰)
	I/C/N	3.340 (0.72)	220021 (53106)	1.82×10 ⁻³ (1.82×10 ⁻⁵	1.91×10 ⁻⁸ c (2.07×10 ⁻⁹)
	I/N	1.964 (1.13)	106854 (96526)	4.58×10 ⁻³ (3.50×10 ⁻³)	4.40×10 ⁻¹⁰ (3.57×10 ⁻¹⁰)
OCTUBRE (n=4)	C/N	4.480 (1.01)	251271 (104339)	5.53×10 ⁻³ (5.46×10 ⁻³)	2.36×10 ⁻¹⁰ (2.10×10 ⁻¹¹)
	I/C/N	3.342 (0.72)	155233 (83591)	3.85×10 ⁻³ (3.40×10 ⁻³)	2.05×10 ⁻¹⁰ (1.13×10 ⁻¹⁰)

En un mismo experimento letras distintas indican diferencias significativas (P < 0.05).

Tabla 2. Eficiencia de asimilación, eficiencia de crecimiento bruto y eficiencia de crecimiento neto en juveniles de A. purpuratus, alimentados con diferentes dietas. Los valores corresponden a las medias de las mediciones realizadas y en paréntesis se indican las desviaciones estándar.

EXPERIMENTO	DIETA	EFICIENCIA DE ASIMILACION (%)	EFICIENCIA DE CRECIMIENTO BRUTO (K1) (%)	EFICIENCIA DE CRECIMIENTO NETO (K2) (%)
	I/N	6.70(4.25)ab	6.40(4.57)ab	95.80(7.52)
MAYO (n=2)	C/N	3.80(1.89)a	3.40(2.16)a	95.90(7.52)
	I/C/N	17.50(6.12)b	16.40(5.41)b	95.70(5.05)
	I/N	25.90(2.14)ab	25.90(2.18)ab	99.85(1.65)
OCTUBRE (n=4)	C/N	8.60(2.39)a	8.50(2.47)a	98.70(2.92)
	I/C/N	47.30(6.69)b	47.10(6.64)b	99.65(0.01)

En un mismo experimento letras distintas indican diferencias significativas (P<0.05).



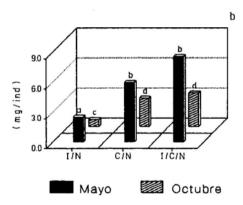


Figura 2. Efecto de diferentes dietas sobre: a) tamaño final y b) contenido de materia orgánica en juveniles de Argopecten purpuratus. En un mismo experimento, letras distintas indican diferencias significativas (P < 0.05). 1/N: Isocirusis galbana - Nanocloropsis oculata, C/N: Chaetoceros calcitrans - Nanocloropsis oculata, 1/C/N: I. galbana - C. calcitrans - N. oculata</p>

DISCUSION

El crecimiento de los organismos depende en gran parte de la manera cómo éstos canalizan hacia sus diferentes procesos fisiológicos, la energía aportada por el alimento. Los juveniles de A. purpuratus alimentados con mezcla de I. galbana (T-ISO) - C. calcitrans - N. oculata (I/C/N), mostraron eficiencias de asimilación y de crecimiento bruto significativamente mayores que aquellos alimentados con C. calcitrans - N. oculata (C/N). Sin embargo, ambas dietas dieron por resultado individuos con contenido de materia orgánica y tamaños similares. Sus eficiencias de crecimiento neto fueron también relativamente semejantes. Esto último podría deberse a menores pérdidas por heces en el caso de la mezcla triple. Romberger & Epifanio (1981) encontraron que dietas que lograron eficiencia de crecimiento neto semejantes en juveniles de Crassostrea virginica Gmelin, mostraron eficiencias de asimilación y de crecimiento bruto diferentes. En el caso de aquellos individuos en que el alimento dió por resultado bajo crecimiento los interpretaron como consecuencia de problemas de digestibilidad de las microalgas.

El análisis de las tasas de filtración e ingestión en este trabajo no mostró una clara relación con la dieta, ya que no se observaron diferencias significativas (P > 0.05), en los juveniles alimentados con las distintas mezclas. Laing & Millican (1986), en juveniles de Ostrea edulis encontraron alta tasa de filtración asociada a una dieta de bajo valor nutricional lo que interpretaron como una manera de compensar esas deficiencias, la diferencia de este resultado con los obtenidos en A.

purpuratus, puede deberse al hecho de ser especies diferentes en estudio o a que las dietas utilizadas, aunque no resulten en iguales crecimientos, no implican necesariamente que sean deficientes nutricionalmente.

En el presente trabajo se mostró que de las tres dietas ensayadas para cultivo de A. purpuratus, con dos de ellas: I/N e I/C/N, se obtuvo las mejores ganancias en contenido energético de los individuos (producción). Sin embargo, con la primera de esas mezclas (I/N), se alcanzó una talla final inferior y de menor contenido de materia orgánica por individuo que con las otras dos dietas. Estos resultados sugieren que, en este caso específico, la adición de C. calcitrans puede estar determinando un mejor crecimiento aunque los individuos resultantes tengan menor contenido energético. Se sabe (Helm & Laing, 1987; Fernández-Reiriz et al., 1989; Napolitano et al., 1990) y ha sido confirmado por los autores de este trabajo (Martínez et al., 1992), que C. calcitrans tiene mayor contenido del ácido graso poliinsaturado eicosapentaenoico (EPA) que I. galbana, el cual influiría en la obtención de un mavor crecimiento, aunque su rol específico sobre éste no está claramente definido. Por el contrario, I. galbana (T-ISO) estaría determinando el logro de un contenido energético más alto aunque no una talla mayor. El análisis bioquímico de I. galbana ha mostrado un alto contenido de lípidos (Brown, 1991; Martínez & Mujica, 1991). Si se considera que estos sustratos al oxidarse liberan gran cantidad de calorías, el alto contenido energético de los juveniles de A. purpuratus alimentados con la dieta I/N, puede deberse principalmente a ellos, sin que esto determine

un mayor crecimiento.

En resumen, la mezcla de las tres microalgas sería aparentemente la que da un mejor balance de constituyentes bioquímicos permitiendo sustentar un aumento tanto en materia orgánica como en contenido energético.

Los resultados obtenidos coinciden

con lo encontrado en trabajos previos en relación a que la calidad del alimento estaría influyendo en el crecimiento de larvas y juveniles de bivalvos (Pillsbury, 1985; Romberger & Epifanio, 1981) y confirman la necesidad de encontrar una dieta adecuada que permita obtener juveniles de buena calidad y de crecimiento más rápido.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fué financiado por F.D.P. CORFO. Se agradece la colaboración de Raúl Vera, Hernán Pérez, L. Antonio Cáceres y Marcos Torres.

LITERATURA CITADA

- Brown, M.R. 1991. The amino-acid and sugar composition of 16 species of microalgae used in mariculture. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 145:79-99.
- Bayne, B.L. & R.C. Newell. 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In: Saleuddin, A.S.M., Wilbur, K.M. (eds.) The Mollusca. Vol. 4 Physiology, Part 1. Academic Press, New York, p. 407-515.
- Disalvo, L.H., Alarcón, E., Martínez, E. & E. Uribe. 1984. Progress in mass culture of Chlamys (Argopecten) purpurata Lamark (1819) with notes on its natural history. Revista Chilena de Historia Natural 57:35-45
- Elliott, J.M. & W. Davison. 1975. Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. Oecología 19:195-201.
- Flaak, A.R. & C.E. Epifanio. 1978. Dietary protein levels and growth of the oyster Crassostrea virginica. Marine Biology 45:157-163.
- Fernández-Reiriz, M.J., Pérez-Camacho, A., Ferreiro, M.J., Blanco, J., Planas, M., Campos, M.J. & U. Labarta. 1989. Biomass production and variation in the biochemical profile (total protein, carbohydrates, RNA, lipids and fatty acids) of seven species of marine microalgae. Aquaculture 83:17-37.
- Gabbott, P.A. 1983. Developmental and seasonal metabolic activities in marine molluscs. In. P. W. Hochachka (ed.), The Mollusca, Vol 2. Academic Press: New York.
- Griffithfs, C.L. & J.A. King. 1979. Some relationships between size, food availability and energy balance in the ribbed mussel Aulacomya ater. Marine Biology 51:141-149.

- Helm, M.M. 1977. Mixed algal feeding of Ostrea edulis larvae with Isochrysis galbana and Tetraselmis suecica. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 57:1019-1029.
- Helm, M.M. & I. Laing. 1987. Preliminary observations on the nutritional value of 'Tahiti isochrysis' to biyalve larvae. Aquaculture 62:281-288.
- 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. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 53:287-298.
- Holland, D.L. & P.J. Hannant. 1974. Biochemical changes during growth of the spat of the oyster, Ostrea edulis L. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 54:1007-1016.
- Laing, I. & P.F. Millican. 1986. Relative growth and growth efficiency of Ostrea edulis L. spat fed various algal diets. Aquaculture 54:245-252.
- Laing, I., Utting, S.D. & R.W.S. Kilada. 1987. Interactive effect of diet and temperature on the growth of juvenile clams. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 13:23-38.
- Logan, D.I. & C.E. Epifanio. 1978. A laboratory energy balance for the larvae and juveniles of the American lobster Homarus americanus. Marine Biology 47:381-389.
- MacDonald, B.A. 1988. Physiological energetics of japanese scallop Patinopecten yessoensis larvae. Journal of Experimental Biology and Ecology 120: 155-170.
- Mann, R. & S.M. Gallager. 1985. Physiological and biochemical energetics of larvae of Teredo navalis L. and Bankia gouldi (Bartsch) (Bivalvia:Teredinidae). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 85:211-228.
- Martínez, G. & A. Mujica. 1991. Estudios nutricionales en larvas de ostión Argopecten purpuratus. Informe Proyecto CORFO.
- Martínez, G., Torres, M., Uribe, E., Díaz, M.A. & H. Pérez. 1992. Biochemical composition of broodstock and early juvenile chilean scallops, Argopecten purpuratus Lamarck, held in two different environments. Journal of Shellfish Research 11(2):307-313.
- Napolitano, G., Ackman, R. & W. Ratnayake. 1990. Fatty acid composition of three cultured algal species (Isochrysis galbana, Chaetoceros gracilis and Chaetoceros calcitrans) used as food for bivalve larvae. Journal of the World Aquaculture Society Vol. 21, N°2.
- Pechenik, J.A. 1987. Environmental influences on larval survival and development. In: A.C. Giese, J.S. Pearse & V.B. Pearse (eds.), Reproduction of Marine invertebrates, Vol. 9. Blackwell Scientific Publications, Palo Alto.
- Pillsbury, K.S. 1985. The relative food value and biochemical composition of five phytoplankton diets for queen conch, Strombus gigas (Linne) larvae. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 90:221-231.
- Romberger, H.P. & C.E. Epifanio. 1981. Comparative effects of diets consisting of one or two algal species upon assimilation efficiencies and growth of juvenile oysters, Crassostrea virginica (Gmelin). (Gmelin). Aquaculture 25:77-87.

- Solorzano, L. 1969. Determination of ammonia in natural seewaters by the phenolhypochlorite method. Limnology Oceanography 14:799-801.
- Sprung, M. 1984. Physiological energetics of mussel larvae (Mytilus edulis). IV. Efficiencies. Marine Ecology-Progress Series 18-179-186.
- Steel, R.G.D. & J.H. Torrie. 1980. Principles and procedures of statistics: A Biomedical Approach. McGraw Hill Inc. New York. 633 pp.
- Whyte, J.N., Bourne N. & C.A. Hodgson. 1987. Assessment of biochemical composition and energy reserves in larvae of the scallop Patinopecten yessoensis. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 13: 113-124.
- Whyte, J.N.C., Bourne, N. & C.A. Hodgson. 1989. Influence of algal diets on biochemical composition and energy reserves in *Patinopecten yessoensis* (Jay) larvae. Aquaculture 78:33-347.
- Wikfors, G.H., Twarog, J.W. & R. Ukeles. 1984. Influence of chemical composition of algal food sources on growth juvenile of oysters, Crassostrea virginica. Biological Bulletin 167:251-263.

Manuscrito recibido en julio de 1992 y aceptado en noviembre de 1992.