

Estimation des flux engendrés par l'activité métabolique des mollusques filtreurs intertidaux en baie de Saint-Brieuc

Energy budget
Fluxes
Cerastoderma edule
Tellina tenuis
Saint-Brieuc Bay

Bilan énergétique
Flux
Cerastoderma edule
Tellina tenuis
Baie de Saint-Brieuc

Michel BLANCHARD et Philippe GROS

Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer, Centre de Brest,
B.P. 70, 29280 Plouzané, France.

RÉSUMÉ

Trois unités de peuplements de la macrofaune benthique sont identifiées sur l'estran de la baie de Saint-Brieuc : un peuplement à *Macoma balthica*, un peuplement à *Tellina tenuis* et un peuplement à *Tellina tenuis-Cerastoderma edule*. Les valeurs des paramètres descripteurs des grandes fonctions physiologiques (filtration, respiration, excrétion) des mollusques filtreurs à forte biomasse, *Cerastoderma edule*, *Tellina tenuis* et la «moule de bouchots» *Mytilus edulis* ont été, soit déterminées au laboratoire, soit extraites de la littérature.

L'ensemble de ces informations permet d'établir le bilan résultant à l'échelle annuelle et, pour la totalité du domaine intertidal, de l'activité métabolique de ces populations, et d'en souligner les interrelations trophiques. Il apparaît ainsi que la population de moules joue un rôle négatif vis-à-vis des populations de coques situées en amont.

Oceanologica Acta, 1993. 16, 5-6, 695-704.

ABSTRACT

Estimation of matter fluxes generated by filter-feeding bivalves in the intertidal area of the Bay of Saint-Brieuc (Western Channel)

Three main intertidal macrofauna communities are identified in Saint-Brieuc Bay: a *Macoma balthica* community, a *Tellina tenuis* community; and a third community with *Cerastoderma* and *Tellina tenuis*. Physiological parameters such as filtration, respiration and excretion are examined, for the filter-feeding molluscs with the highest biomass (the cockle *Cerastoderma edule*, the tellinid *Tellina tenuis*, and the blue mussel *Mytilus edulis*), either through laboratory experiments, or through previous literature. These results are used together to build up an annual energy budget for the complete soft-bottom community, and to observe trophic relations. Results show that the mussel population has a negative influence on the cockle beds that lie just above.

Oceanologica Acta, 1993. 16, 5-6, 695-704.

INTRODUCTION

Le rôle des populations benthiques au sein de leur biotope peut être appréhendé par une étude purement descriptive des densités en place, mais l'intérêt est désormais bien compris de réaliser parallèlement une étude énergétique

qui quantifie, en termes de flux de matière ou d'énergie, la part prise dans l'écosystème par ces populations. Parmi les différentes catégories trophiques, celle des filtreurs est l'une des plus étudiées, du fait que ces espèces prélèvent directement leur nourriture dans la masse d'eau environnante. La connaissance de paramètres

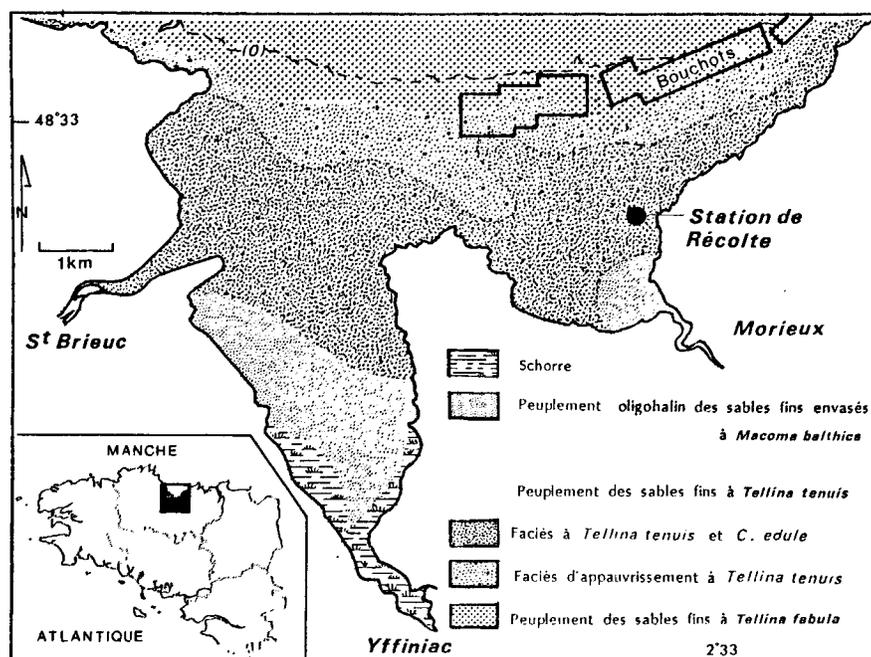


Figure 1

Localisation des peuplements de mollusques intertidaux en baie de Saint-Brieuc (d'après Gros et Hamon, 1988).

Cartography of intertidal communities in Saint-Brieuc Bay (Gros et Hamon, 1988).

physiologiques tels que le taux de filtration ou d'assimilation permet de quantifier les échanges dus à ces populations. De nombreux travaux, en France et à l'étranger, réalisent cette approche, sur une population naturelle (Hibbert, 1977 ; Hugues, 1970 ; Hummel, 1985 ; Shumway et Newell, 1984) ou d'élevage (Kaspar *et al.*, 1985). Une étude détaillée des paramètres du milieu permet ensuite de modéliser les flux au sein de la population (Dame et Patten, 1981).

Dans le golfe normand-breton, de précédents travaux ont mis en évidence l'importance des populations de mollusques filtreurs (Le Hir *et al.*, 1986). En baie de Saint-Brieuc plus précisément, le programme *Euphorbe* (Eutrophisation et Phénomènes d'Origine Benthique) a pour but de quantifier les flux de matière et d'énergie au sein de ces populations. Les premiers résultats sont publiés dans des rapports internes (Gros et Hamon, 1988 ; 1989 ; Annezo et Hamon, 1989), et un premier modèle de circulation des flux en domaine infralittoral a été réalisé (Gros *et al.*, 1990). Des travaux sont actuellement en cours pour acquérir des données de respiration benthique *in situ* et de production bactérienne (Monbet, communication personnelle).

Le bilan énergétique des populations de mollusques subtidaux fait l'objet d'une publication pour trois d'entre elles (Blanchard, 1993). Sur l'estran, la population de *Cerastoderma edule* seule a été analysée (Blanchard, 1992). Ce travail présente le résultat des flux d'énergie pour les principales populations de mollusques intertidaux, et souligne leur rôle dans le contexte écologique du domaine intertidal.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Contexte biosédimentaire

Située sur la côte nord de la Bretagne, la baie de Saint-Brieuc (fig. 1) est largement ouverte au nord sur les eaux

de la Manche. Les échanges sont soumis aux effets du vent et de la marée, d'où une homogénéité horizontale et verticale de la masse d'eau (Gros *et al.*, 1990).

D'une surface totale d'environ 60 km², l'estran est peu étendu sur les rives latérales. La pointe sud de la baie en représente la quasi-totalité. Cet estran est divisé en deux anses de surfaces différentes : à l'est, celle de Morieux qui reçoit les eaux du Gouessant, et à l'ouest, l'anse d'Yffiniac, plus profonde, reçoit les eaux de l'Urne, du Gouët et du Gouédic, et développe à son extrémité sud, un schorre important.

L'étude biosédimentaire du domaine intertidal a été publiée par Gros et Hamon (1988). La quasi totalité de l'estran est recouverte de sable fin (environ 200 µm), au sein duquel est installée une endofaune importante. La répartition des divers peuplements s'échelonne selon un gradient bathymétrique (fig. 1). Le tableau 1 montre la biomasse de quatre espèces de mollusques bivalves récoltés en chacun d'eux.

Mise à part *Macoma balthica*, installée sur le haut estran, trois bivalves dominant sur ce domaine intertidal ; il s'y ajoute, depuis une vingtaine d'années, la moule d'élevage. La telline détient la plus forte densité parmi les espèces de grande taille, et atteint sa densité maximale dans le secteur oriental de la baie, avec 2 500 individus m⁻². Souvent considérée comme dépositivore, cette espèce possède en fait un régime alimentaire mixte selon Trevaillon (1971) qui précise même: «the ability to feed on suspended matter in the water is more useful than deposit-feeding». La coque, également omniprésente, est l'objet d'une pêche traditionnelle d'environ 400 tonnes de poids frais par an. A cette pêche s'ajoute la prédation de l'avifaune, et notamment de l'huître-pie (*Haematopus ostralegus*), dont la population prélève à elle seule environ 800 tonnes de poids frais par an (Annezo et Hamon, 1989). Ce gisement de coques a fait l'objet d'un échantillonnage systématique (Gros et Hamon, 1989). Sur l'ensemble de

l'aire qu'il occupe (15 km²), la biomasse est évaluée à 180 tonnes (septembre 1987) et 139 tonnes de matière organique (avril 1988).

Mytilus edulis, la moule d'élevage traditionnelle, originaire de la côte atlantique, est cultivée sur bouchots, en partie basse de l'estran de l'anse de Morieux. Cet élevage occupe une surface au sol d'environ 300 hectares, et est disposé parallèlement au front de mer sur une longueur de 6 km, sur 3 m de hauteur. En août 1987 et mars 1988, un échantillonnage stratifié permet d'évaluer la biomasse du cheptel (Gros et Hamon, 1989). Cette biomasse s'avère stable entre les deux échantillonnages, avec respectivement 3 598 et 3 391 tonnes de poids frais total, soit une moyenne annuelle de 136,5 tonnes de poids sec sans cendres.

Estimation énergétique

Pour définir la place occupée par les diverses populations de mollusques bivalves observées, dans le bilan général de la baie de Saint-Brieuc, une étude des divers paramètres physiologiques était nécessaire. Elle permet de connaître précisément, ce que chacune prélève dans le milieu (consommation) et ce qu'elle y rejette (égestion, excrétion). Ne pouvant matériellement réaliser l'analyse de toutes les espèces mentionnées ci-dessus, il s'est avéré plus judicieux de faire porter l'effort sur les deux plus importantes au sein de la communauté intertidale, la coque et la telline. Pour prendre en compte l'évolution des paramètres au cours du temps, l'étude énergétique s'est déroulée sur un cycle annuel d'avril 1988 à juin 1989.

Méthode d'analyse in vitro

Les animaux sont recueillis mensuellement à la même station (fig. 1), où les densités calculées étaient maximales pour les deux espèces lors des échantillonnages d'avril 1987: (tellines = 2 500 ind. m⁻², coques = 250 ind. m⁻²). La température de l'eau *in situ*, au cours de cette étude fluctue entre 8° et 18°5, et la salinité varie de 30 à 34,4 ; sur l'estran, elle descend jusqu'à 20. Les spécimens, de taille standard (L = 16 mm, et 25 mg pssc pour la telline, et L = 25 mm et 220 mg pssc pour la coque), sont aussitôt

rapportés au laboratoire pour l'analyse des paramètres physiologiques, et laissés en stabulation durant 24 heures, à la température d'origine. Celle ci sera maintenue constante durant les diverses expérimentations grâce à un cryothermostat.

Le suivi du rapport poids de chair/poids de coquille permet de connaître l'évolution de la maturation et la période de ponte au travers de l'indice de condition (Bayne, 1976), et d'expliquer les variations de certains paramètres, liées à la sexualité. Le métabolisme individuel étant susceptible de grandes variations, les expérimentations sont réalisées sur des spécimens montrant une réelle activité (mobilité des valves ou du pied, ouverture des siphons...). La méthode utilisée est identique pour les deux espèces, et ne prend en compte que la période immergée de la vie des individus.

CONSOMMATION (C)

Durant cinq heures, les animaux sont alimentés dans des récipients de 2 l, remplis d'eau de mer filtrée à 0,2 µm à laquelle on ajoute l'algue unicellulaire *Phaeodactylum tricornutum* à la concentration de 100 x 10⁶ cellules l⁻¹. Le milieu est homogénéisé par un doux bullage d'air. La consommation est supposée constante au cours du temps et un échantillon d'eau est prélevé pour comptage d'algues en suspension, en début et fin d'expérimentation, pour analyse au compteur de particules Coulter-Counter Coultronic TA2 muni d'une ouverture de 100 µm. La consommation est exprimée en nombre de cellules par heure et par gramme de poids sec sans cendres :

$$C = (N_0 - N_t) \cdot V / (W \cdot T)$$

N₀ = nombre de cellules comptées au temps t₀

N_t = nombre de cellules comptées au temps t₀ + T

V = volume d'eau (en litre) dans le récipient

W = poids de chair sans cendres, en grammes

T = durée de l'expérimentation en heures

Le nombre de cellules consommées est rapporté à un équivalent énergétique, par la relation de Bayne (1976): 0,2725 calories pour 10⁶ cellules de *Phaeodactylum*.

ÉGESTION (F)

Elle est mesurée par pipettage des biodépôts que l'on peut assimiler à des fécès à cette concentration (Bayne, 1976).

Tableau 1

Biomasse des principales espèces sur l'estran de la baie de Saint-Brieuc, d'après Gros et Hamon (1988). Pour chaque espèce est indiquée la valeur de la biomasse (PSSC, g. m⁻²), ainsi que la part que représente cette biomasse dans celle du peuplement (%).

Biomass of main intertidal species in Saint-Brieuc Bay (Gros et Hamon, 1988). For each species, biomass estimate (AFDW, g. m⁻²) and percentage of biomass in the whole community are indicated.

Espèce	Peuplement à <i>Macoma balthica</i>		Peuplement à <i>Tellina tenuis</i>	
			faciès type	faciès appauvri
<i>Cerastoderma edule</i>	0,574	16 %	11,277	70 %
<i>Donax vittatus</i>	0	0 %	0,187	1 %
<i>Macoma balthica</i>	1,143	41 %	0,002	< 1 %
<i>Tellina tenuis</i>	0,003	< 1 %	2,203	14 %
TOTAL :	3,5		16,1	
Surface du peuplement	4,59 km²		16,26 km²	10,01 km²

Ceux-ci sont déposés sur filtres Whatman GF/F prépesés, rincés au formiate d'ammonium, puis placés 24 heures à 60°C et 2 heures à 500°C. La quantité de matière organique émise est rapportée à un taux horaire et à un gramme de poids sec. L'équivalent énergétique est estimé par calorimétrie dans une bombe adiabatique, soit 5,67 cal. mg⁻¹ pour la coque, et 1,0 cal. mg⁻¹ pour la telline.

FILTRATION

Le taux de filtration est déduit des valeurs de consommation par l'équation :

$$f = (\log_e C_0 - \log_e C_t) \cdot V / (t - t_0)$$

f = taux de filtration en litre par heure

C₀ = concentration au temps t₀ (cellules par litre)

C_t = concentration au temps t (cellules par litre)

t - t₀ = durée de l'expérimentation (heure)

V = volume expérimental (litres)

EXCRÉTION AMMONIACALE (U)

La mesure de l'excrétion est réalisée par dosage des concentrations de N-NH₄ à t₀ et t (méthode colorimétrique de Solorzano) dans le récipient destiné à la respiration. L'équivalent énergétique est celui de Bayne (1976): 5,94 10⁻³ calories . (µg de N-NH₄)⁻¹.

RESPIRATION (R)

La mesure de la consommation d'oxygène est réalisée pendant une heure, en milieu confiné, dans des enceintes d'un litre (coque), ou de 0,3 l (telline), dans lesquelles plongent des sondes munies d'agitateur (modèle Orbisphère 2112) et reliées à un enregistreur multicanaux. Les animaux sont déposés dans un récipient contenant une quantité minimum de sédiment stérile leur permettant un enfouissement total (la respiration de ce sédiment est déduite de la valeur obtenue). La conversion énergétique est celle de Bayne (1976) : 4,75 calories . (ml O₂)⁻¹.

Simulations

L'évolution temporelle de la structure démographique de la population de *Cerastoderma edule* est décrite à l'aide d'un modèle à temps continu, dans lequel chaque individu est caractérisé par sa taille s ; ce modèle est fondé sur une équation de conservation du flux des individus dans le spectre des tailles au cours de leur croissance (Van Sickle, 1977 a ; b) :

$$\frac{\partial n(s, t)}{\partial t} + \frac{\partial}{\partial s} [\gamma(s, t) \cdot n(s, t)] = -\mu(s) \cdot n(s, t) \quad (1)$$

où n(s, t) est une fonction de densité telle que l'effectif des individus de taille comprise entre s₁ et s₂ vaut, à l'instant t :

$$\int_{s_1}^{s_2} n(u, t) du$$

La démarche qui permet d'établir l'équation (1) a été résumée par Gros (1992). Dans cette équation apparaissent des taux instantanés correspondant à deux des processus qui gouvernent la dynamique de la population :

1) Le taux instantané de croissance individuelle en taille : $\gamma(s, t) = ds(t^*)/dt$. Dans le présent article a été choisi le modèle de Von Bertalanffy incorporant une modulation saisonnière (cf. par exemple Sauriau, 1992) :

$$\gamma(s, t) = [s_\infty - s(t)] \cdot K(t)$$

$$\text{où : } K(t) = K [1 + \sin[\omega(t - \varphi)]]$$

avec t en jours juliens, $\omega = 2\pi/365$, $\varphi = 80$ jours, $K = 9 \cdot 10^{-3}$ jour⁻¹, et s_∞ = 54 mm. Selon ce schéma de croissance, les coques atteignent une taille s de ca. 15 mm en un an, 27 mm en deux ans, 34 mm en trois ans, 40 mm en quatre ans. Les individus de taille s > 40 mm sont quasi-absents du peuplement.

2) Le taux instantané de mortalité naturelle μ(s), qui est ici une fonction décroissante de la taille s (Bachelet, 1990) : les plus fortes mortalités affectent les jeunes stades (μ de l'ordre de 0,05 à 0,02 jour⁻¹ pour s compris

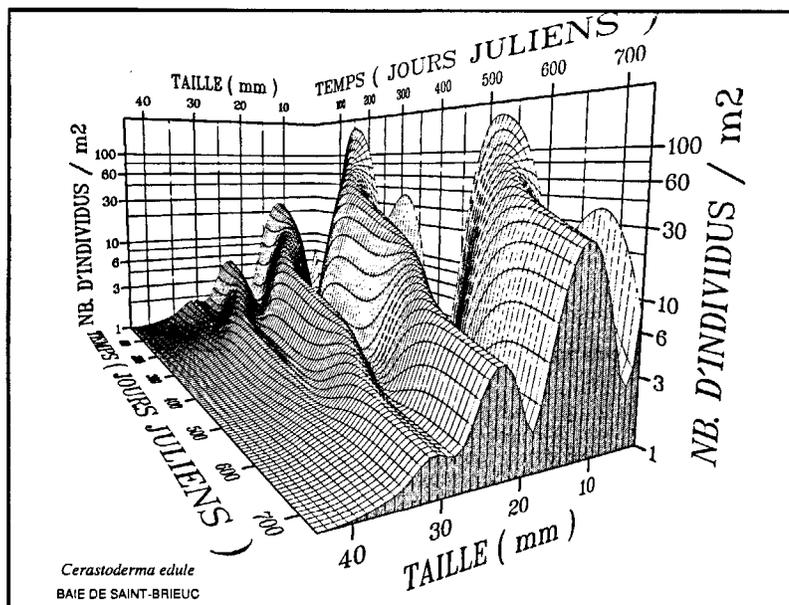


Figure 2

Représentation de l'évolution temporelle de la structure de tailles dans la population de *Cerastoderma edule* en baie de Saint-Brieuc. Le recrutement à la taille S₀ = 2.5 mm s'opère en deux «vagues» par an. Ce résultat représente le comportement asymptotique du modèle (1) [cf. texte].

Result of the continuous-time, size-structured population model, after decay of transients (asymptotic behaviour). Figure shows temporal variation in shell-length frequency distribution of *Cerastoderma edule* in the Bay of Saint-Brieuc. Boundary condition: influx of recruits (size = 2.5 mm), two "peaks" a year (see text).

entre 3 et 5 mm), et se stabilisent ensuite au voisinage de $\mu = 0,007 \text{ jour}^{-1}$. Le taux μ augmente enfin lorsque s atteint 30 à 35 mm.

Pour compléter, l'équation (1) est adjoint aux processus (1) et (2), celui qui décrit le renouvellement des individus de la population ; cela consiste à préciser les conditions aux limites du modèle :

3) recrutement à la taille s_0 : $n(s_0, t)$; la formulation de cette condition aux limites permet de prendre en compte la variation temporelle d'intensité de la ponte, la variation du nombre de larves produites par géniteur en fonction de la taille, et enfin le taux de fixation ; ce dernier est régulé par l'abondance de la population elle-même (une relation de densité-dépendance a été employée afin de prévenir une augmentation indéfinie de la population).

Le modèle permet de déterminer à tout instant la distribution des fréquences de taille dans la population (cf. plus loin, fig. 2) : il offre donc le moyen de calculer continûment la résultante de fonctions physiologiques liées à la longueur individuelle par une relation d'allométrie, et dépendantes de facteurs abiotiques telles que la température, dont les variations saisonnières sont connues.

RÉSULTATS

Physiologie

Le tableau 2 résume les termes du bilan énergétique obtenus sur les deux espèces au cours du cycle annuel.

Tableau 2

Termes du bilan énergétique mensuel de *Cerastoderma edule* et *Tellina tenuis*. Résultats exprimés en calories h^{-1} (g. pssc) $^{-1}$. Le nombre d'individus figure entre parenthèses.

Monthly energy budget values for *Cerastoderma edule* and *Tellina tenuis*. Results expressed in calories h^{-1} (g. afdw) $^{-1}$. Number of specimens in brackets.

Mois	Température	<i>Cerastoderma edule</i>					<i>Tellina tenuis</i>					
		C	F	R	U	P	C	F	R	U	P	
1988												
avril	10°C	(10) 5.23	(6) 4.52	(6) 2.10	(10) 0.16	- 1.55	(4) 3.88	(4) 2.08				
mai	13°C	(6) 3.35	(6) 4.17	(5) 2.90	(6) 0.44	- 4.16	(3) 5.81	(3) 5.81	(4) 4.11	(3) 0.20	- 4.31	
juin	14°C									(1) 0.01		
juillet	17.5°C	(4) 11.36	(4) 12.65	(5) 3.67		- 5.24						
août	17.5°C				(4) 0.28	- 5.24						
septembre	17°C	(7) 10.28	(7) 7.27	(6) 2.64	(7) 0.17	0.20	(7) 22.30	(7) 2.66	(4) 2.45	(7) 0.14	+17.05	
octobre	15.0°C	(9) 22.56	(9) 15.10	(9) 1.91	(9) 0.66	4.89	(8) 29.28	(9) 6.46	(6) 3.83	(7) 0.06	+18.91	
décembre	11.5°C	(3) 2.68	(2) 5.86		(3) 0.40		(1) 3.35	(2) 1.35		(1) 0.29		
1989												
janvier	10.5°C	(4) 3.87	(4) 1.43	(8) 2.33	(4) 0.16	- 0.05	(1) 2.83	(3) 3.19	(3) 5.93			
février	10°C			(15) 2.46					(1) 0.49	(2) 0.27		
mars	10.5°C	(6) 21.09	(6) 6.97	(29) 1.38	(5) 0.37	+ 12.37	(8) 9.96	(9) 7.23	(19) 1.96	(9) 0.35	- 0.42	
avril	11.0°C	(1) 8.92	(1) 6.36		(1) 0.43		(7) 10.52	(7) 3.36	(7) 0.32	(6) 0.21	+ 6.63	
juin	16.0°C	(5) 12.96	(5) 3.25	(15) 2.03	(6) 0.82	6.86						
Moyenne annuelle :		11.21	7.43	2.09	0.39		14.94	4.62	2.43	0.20		

Cerastoderma edule

RESPIRATION

Les valeurs de respiration varient de 0,1 à 1 ml O₂, et la moyenne est de $0,44 \pm 0,22 \text{ ml O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$, soit 2 calories $\text{h}^{-1} \text{ g}^{-1}$. Ces résultats correspondent à ceux de Brock et Kofoed (1987), ainsi que Widdows et Shick (1985), qui obtiennent $1,75 \text{ calories h}^{-1} \text{ g}^{-1}$. La température n'influe pas sur le taux de respiration dans la gamme de température retenue, du fait de l'eurythermie de cette espèce intertidale. Par contre la maturation sexuelle influe directement sur la respiration ainsi que sur l'ensemble des paramètres physiologiques de la coque, ce qui explique les fortes valeurs enregistrées en octobre 1988 et mars 1989, périodes où l'indice de condition est élevé (Blanchard, 1992). Il existe une relation entre le poids de chair et la quantité d'oxygène respiré (tab. 2) :

$$\log \text{VO}_2 = 0,93 \log W - 1,01 ; r = 0,63 \text{ pour } N = 98.$$

En associant les deux paramètres poids et température, l'équation suivante est obtenue : $\log \text{VO}_2 = a_0 + a_1 \log W + a_2 \log T$

$$\begin{aligned} \text{avec } a_0 &= -2,74 \pm 0,65 \\ a_1 &= 0,87 \pm 0,11 \\ a_2 &= 0,67 \pm 0,25 \end{aligned}$$

Ainsi, 44 % de la variance est extraite contre 40 % pour la regression simple, avec $r = 0,58$ et $N = 98$.

CONSOMMATION

Elle varie de 1,5 à 34 calories $\text{h}^{-1} \text{ g}^{-1}$ pour une moyenne de 11,2. Il apparaît peu de relations directes entre consommation et température. Par contre, il existe une relation entre la maturation sexuelle et la consommation,

puisque celle-ci est maximale en octobre 1988 et en mars 1989 (cf. ci-dessus) ; il n'apparaît pas de relation avec le poids de chair.

ÉGESTION

La coque rejette entre 0,2 et 4,4 mg de matière organique $h^{-1} g^{-1}$, avec une moyenne de $1,31 mg h^{-1} g^{-1}$. Une relation existe avec la température: $F = 12,29 T - 52,469$; avec $r = 0,486$ pour $N = 47$. Une relation entre égestion et poids de chair donne $F = 0,00039 W + 0,00056$ avec $r = 0,35$ pour $N = 50$.

ASSIMILATION

L'assimilation calculée par la méthode de Conover (Bayne, 1976) est égale à 76,6 % de la consommation (de 35 à 96 %). Les résultats de Brock et Kofoed (1987) sont de 75 %, ceux de Widdows et Shick (1985) de 64 %.

FILTRATION

Le taux de filtration moyen est de $1,4 l h^{-1} g^{-1}$, avec un maximum, en mars 1989, de $3,86 l$. Ces valeurs sont faibles par rapport à celles de Smaal *et al.* (1986) de $7,9 l h^{-1} g^{-1}$.

EXCRÉTION AZOTÉE

Les valeurs d'excrétion ammoniacale s'échelonnent de 2 à $10 \mu moles h^{-1} g^{-1}$ de $N-NH_4$, avec des minima à 10° , et des maxima à 16° . Elles présentent à $17,5^\circ$ (septembre) des minima ne pouvant s'expliquer que par une variation du métabolisme sexuel. La moyenne des résultats est de $66,5 \mu g N-NH_4 h^{-1} g^{-1}$, (0,39 calories) nettement supérieure à celle donnée par Widdows et Shick (1985) de $16,66 \mu g$.

PRODUCTION

La production calculée par la formule de Crisp (1971): $P = C - (R + U + F)$ est ici équivalente à 19,7 % de la consommation. Ce résultat est voisin de celui de Hughes (1970), donnant une production de 18,7 % pour *Scrobicularia plana*, et supérieur à celui de Hibbert (1977) pour une population de *Mercenaria mercenaria* (10,3 %).

Tellina tenuis

La sensibilité de cette espèce aux conditions de transport et de laboratoire n'a pas toujours permis de réaliser l'ensemble des expérimentations prévues pour la détermination du bilan énergétique. Néanmoins, les résultats obtenus permettent une comparaison avec d'autres travaux, notamment ceux de Trevaillon (1971).

RESPIRATION

Elle varie de $0,1$ à $2 ml O_2 h^{-1} g^{-1}$, soit une moyenne annuelle de $0,51 ml$ ($0,72 mg h^{-1} g^{-1}$), où $2,43$ calories $h^{-1} g^{-1}$. Les résultats de Trevaillon (1971) font état d'une moyenne de $6 mg j^{-1} g^{-1}$ pour une durée d'immersion supposée de $12 h j^{-1}$. Ces résultats sont donc équivalents. Aucune relation directe n'apparaît avec le poids de chair, comme le constate cet auteur. En associant température et

poids, l'effet prépondérant de la température sur la respiration apparaît :

$$\log VO_2 = a_0 + a_1 \log W + a_2 \log T$$

$$\text{avec } a_0 = -9,39 \pm 1,73$$

$$a_1 = 0,45 \pm 0,25$$

$$a_2 = 2,91 \pm 0,74$$

27 % de la variance est alors extrait du modèle avec $r^2 = 0,45$ pour $N = 44$.

FILTRATION

Le taux de filtration moyen obtenu par calcul est de $0,76 l h^{-1} g^{-1}$. Trevaillon (1971) propose $1,3$ à $2,4 l h^{-1} g^{-1}$.

CONSOMMATION

Les valeurs de consommation s'échelonnent de $0,02$ à 70 calories $h^{-1} g^{-1}$ avec une moyenne de $14,9$ calories $h^{-1} g^{-1}$. Cette consommation ne semble pas corrélée avec la température, et peu avec le poids de chair du fait de la taille standard des animaux échantillonnés.

ÉGESTION

La biodéposition est de $0,5$ à $14,9$ mg de matière organique, soit une moyenne de $4,6$ calories $h^{-1} g^{-1}$. Aucune corrélation avec le poids de chair ou la température n'est détectée.

ASSIMILATION

Elle correspond en moyenne à 63,3 % de la consommation, ce qui est légèrement inférieur aux résultats de Trevaillon (1971) : 75 %.

EXCRÉTION AZOTÉE

Les résultats de mesures montrent des valeurs situées entre $0,13$ et $8,4 \mu moles$ de $N-NH_4 h^{-1} g^{-1}$, soit une moyenne de $34,4 \mu g N-NH_4 h^{-1} g^{-1}$, ou $0,2$ calories $h^{-1} g^{-1}$. Aucune relation n'apparaît avec le poids de chair ou la température.

Résultats de simulation

Les simulations ne concernent que la population de coques, pour laquelle existe une base de connaissances suffisante pour le calage du modèle (1) : deux sondages réalisés en septembre 1987 et avril 1988 ont permis d'obtenir des estimations de la biomasse totale (respectivement 4800 et 3700 tonnes de poids frais, avec un CV de 15 à 17 %), ainsi que des distributions empiriques des fréquences de tailles (cf. Gros et Hamon, 1989 ; Gros, 1992).

La figure 2 illustre l'évolution temporelle simulée du profil de la distribution des longueurs dans la population. La densité moyenne par classe de taille est représentée en échelle logarithmique, de sorte que les structures apparentes dans la gamme 25-40 mm demeurent visibles. L'échelle des temps couvre deux années consécutives quelconques, la situation présentée à la figure 2 correspondant au comportement asymptotique du modèle (1) : celui-ci se stabilise à un cycle limite de période d'un an. Cette propriété est illustrée par les figures 3 et 4.

Figure 3

Variations saisonnières de la respiration quotidienne (échelle verticale) en fonction de la densité et de la biomasse de la population de coques. L'ensemble des unités utilisées se réfère à des moyennes rapportées au m², pour une population qui occupe 1 500 ha de l'estran en baie de Saint-Brieuc.

Seasonal variations of daily respiration (vertical scale), as a function of density (number of cockles per square metre) and biomass (AFDW, in g. m⁻²). Results are averaged over the whole distribution area of the population (15.10⁶ m² in the intertidal zone, see Fig. 1), axes are thus labelled with mean values per square metre.

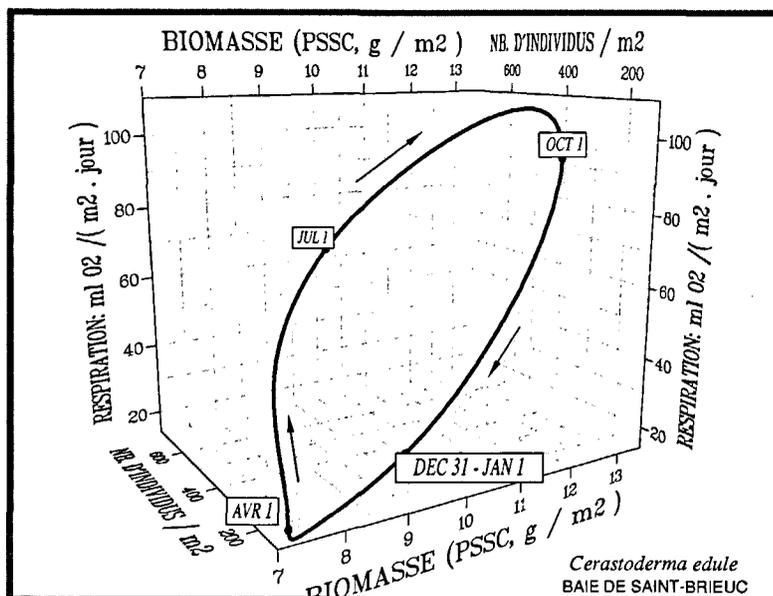
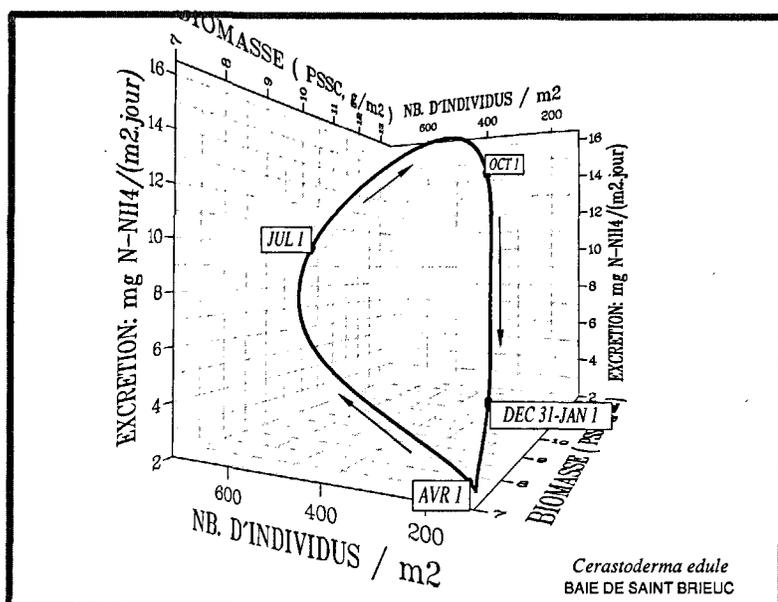


Figure 4

Variations saisonnières de l'excrétion ammoniacale de la population de *C. edule*. Le mode de représentation est identique à celui de la figure 3.

Seasonal variations in daily ammonia excretion of the population of cockles. Results are shown in the same way as in Figure 3.



Ces résultats sont utilisés pour établir des bilans à l'échelle de la population. En ce sens, la figure 3 montre l'évolution de la consommation d'oxygène rapportée au mètre carré. Le cycle saisonnier de la respiration journalière y est représenté en fonction de la densité et de la biomasse (poids sec sans cendres) moyenne de la population. Sa forme est aussi influencée (ce qui n'est pas directement apparent sur le graphique) par les variations dans la distribution des tailles, du fait de la relation d'allométrie, ainsi que par les variations de la température, dont l'amplitude annuelle est établie au voisinage de 11°C. En particulier, le minimum de consommation d'oxygène, atteint en mars, coïncide avec les plus faibles valeurs de la biomasse, mais aussi avec le minimum thermique.

L'intégration sur l'année conduit à estimer la consommation annuelle de la population à ca. 384 tonnes d'oxygène, soit 49 ml (70 mg) m⁻² j⁻¹. Cette moyenne équivaut à moins de 10 % de la demande benthique globale mesurée *in situ* à l'aide d'enceintes

respirométriques (Monbet, communication personnelle), ordre de grandeur conforme aux résultats de l'analyse des flux de matière dans le réseau trophique benthique (cf. article de Chardy *et al.* dans ce même numéro).

La figure 4 montre le résultat obtenu pour l'excrétion ammoniacale. Rapportée à l'ensemble de la population, celle-ci représente une libération annuelle de 42 tonnes de N-NH₄, soit une excrétion moyenne 7,63 mg m⁻² j⁻¹. De la même manière, les résultats de consommation et d'égestion sont respectivement de 1 380 et 300 calories m⁻² j⁻¹.

Analyse énergétique des autres mollusques intertidaux

Aux résultats obtenus en laboratoire, sur la coque et la telline, il est possible d'ajouter les résultats de physiologie, publiés sur d'autres mollusques bivalves présents sur l'estran (*Donax* et *Macoma*), ainsi que ceux publiés pour la moule.

Tableau 3

Résultats des paramètres physiologiques pour trois mollusques bivalves, tirés de la littérature, et exprimés en calories j^{-1} ($g. pssc$) $^{-1}$, à 15°C.

Physiological parameter results for three bivalve molluscs, extracted from the literature, and expressed in calories j^{-1} ($g. dw$) $^{-1}$, at 15°C.

	C	As	F	U	R
<i>Donax vittatus</i> ANSELL (1973), ANSELL et SIVADAS (1973)	75	40,2	34,8	1,2	26,6
<i>Macoma balthica</i> HUMMEL (1985)	80,5	22,5	58	2,5	16
<i>Mytilus edulis</i> BOROMTHANARAT (1986)	178,4	85,4	93	1,48	29,4

Donax vittatus

Ce petit bivalve suspensivore a été étudié par Ansell (1973) et Ansell et Sivadas (1973). Les résultats (tab. 3) sont obtenus à 15°, sauf la consommation (Ansell, 1973) qui est calculée à 12,8° sur des animaux standards de poids sec 0,1 g (pssc) : $C = As + F = 7,5 \text{ cal } j^{-1} \text{ ind}^{-1}$.

Macoma balthica

Hummel (1985) classe ce bivalve dans la catégorie des opportunistes. Il prend sa nourriture dans la colonne d'eau pendant 78 % de l'immersion et sur le fond, le reste du temps. Cette remarque faite en mer de Wadden n'est pas forcément transposable ailleurs puisque l'assimilation dépend de la qualité de la nourriture disponible. Le taux de filtration calculé est de 0,16 à 0,6 litres $h^{-1} g^{-1}$ pour un animal standard de 35 mg (pssc). On notera (tab. 3) qu'à 15°, les résultats sont sensiblement identiques à ceux obtenus sur *Donax*.

Mytilus edulis

Les études de Lubet et Chappuis (1967) ont montré que les deux espèces de mytilidés récoltés en baie de Saint-Brieuc n'ont pas exactement le même taux de filtration ; celui de *Mytilus edulis* étant supérieur à celui de *Mytilus galloprovincialis*. Par souci de simplification, seuls les résultats physiologiques de la première espèce seront pris en compte. De même, une seule valeur moyenne sera considérée pour les animaux fixés sur les pieux (bouchots) bien qu'ils ne soient pas tous soumis à la même durée d'immersion selon qu'ils sont à des hauteurs différentes. Bayne (1976) montre en effet que le taux de filtration de *Mytilus edulis* augmente avec la durée d'immersion. Celle-ci est fixée à 10 heures par jour, soit la même durée que pour les populations naturelles de l'estran. Les données physiologiques de *Mytilus edulis* sont extraites des travaux de Boromthanarat (1986), obtenues en Charente dans des eaux estuariennes chargées de 4 à 27,8 mg l^{-1} de matières en suspension, soit 0,34 à 2,28 mg l^{-1} de matière organique. La filtration varie ainsi

de 1,6 à 18 $l h^{-1} g^{-1}$ ($\bar{x} = 3,76 l$) suivant la charge sestonique. La respiration moyenne à 15°C est de 0,41 ml d' O_2 , soit 1,96 calories $h^{-1} g^{-1}$.

BILAN ÉNERGÉTIQUE DES POPULATIONS ANALYSÉES

Le tableau 4 propose une estimation des flux de chaque population en fonction de la biomasse attribuée précédemment. Ces résultats prennent en compte la faculté que possèdent les bivalves intertidaux à consommer, lorsqu'ils sont exondés, la moitié de l'oxygène consommé durant l'immersion (Widdows et Shick, 1985).

Dans ce tableau, il faut remarquer la prépondérance de deux espèces, la coque et la moule, prépondérance déjà prévisible du fait de leur biomasse. Toutes deux sont des suspensivores exclusifs. La quantité de biodépôts due à ces cinq bivalves correspond à 2,38 10^9 mg de carbone ou 5,96 10^9 mg de M.O., soient 5,96 tonnes de matière organique déposées par jour (2,5 mg M.O. = 11,4 cal. = 1 mg C, Platt et Irwin, 1973). L'excrétion ammoniacale est égale à 0,926 10^9 calories j^{-1} , soit 15,5 tonnes de $N-NH_4 j^{-1}$. La consommation totale est égale à 49,45 10^9 calories j^{-1} , soit environ 11 tonnes de matière organique, ou 4,3 tonnes de carbone j^{-1} .

DISCUSSION ET CONCLUSION

Connaissant la répartition des populations étudiées et l'origine des apports nutritifs, il est possible d'imaginer leurs rôles respectifs dans la circulation des flux intertidaux.

La nourriture disponible en baie de Saint-Brieuc est estimée entre 2 et 10 mg de MES l^{-1} , soit une moyenne de 5 mg l^{-1} de MOS (Gros *et al.*, 1990), et la nourriture déposée correspond à 1 g de carbone $m^{-2} j^{-1}$, soit 11,4 kilocalories $m^{-2} j^{-1}$. Ces valeurs sont celles de

ESPECES	BIOMASSE PSSC tonnes	CONSOMMATION	EGESTION	RESPIRATION	EXCRETION
<i>Cerastoderma edule</i>	160	17.93	11.88	5.68	0.62
<i>Donax vittatus</i>	14.44	1.08	0.57	0.65	0.017
<i>Macoma balthica</i>	5.272	0.42	0.30	0.08	0.013
<i>Tellina tenuis</i>	37.953	5.67	1.75	1.56	0.076
<i>Mytilus edulis</i>	136.5	24.35	12.69	4.54	0.20
Total		49.45	27.19	12.51	0.926

Tableau 4

Bilan énergétique des cinq mollusques majeurs intertidaux en baie de Saint-Brieuc. Résultats exprimés en calories $j^{-1} \times 10^9$.

Energy budget for five main intertidal molluscs in Saint-Brieuc Bay. Results expressed in calories $j^{-1} \times 10^9$.

l'infralittoral. En extrapolant à l'ensemble du peuplement d'estran de 30,86 km², cet apport est équivalent à 352 x 10⁶ Kcalories j⁻¹. Blanchard (1992) estime cette nourriture déposée sur l'estran entre 17 et 140 mg de Corg. j⁻¹ m⁻². Cette matière organique particulière est composée pour l'essentiel de phytoplancton (Arzul *et al.*, 1990).

Les apports nutritifs se décomposent de la façon suivante : 5 mg l⁻¹ en moyenne de MOS l⁻¹ venant du large, avec une concentration supérieure à la côte, 13 700 tonnes par an venant de terre, dont 6 %, soit 822 tonnes de carbone organique. Sur l'estran, la production bactérienne est de 0,1 à 1,5 g C m⁻² et la biomasse de phytoplancton de 0,5 µg de chlorophylle *a.g*⁻¹ de sédiment en moyenne, avec des maxima jusqu'à 3 µg (Gros *et al.*, 1990, Arzul *et al.*, 1990).

Les élevages de moules, situés le plus en aval du peuplement, reçoivent leur nourriture essentiellement de la mer où la concentration à ce niveau est de 5 mg l⁻¹ de MOS, soit 2 mg l⁻¹ de carbone. Le «front» de bouchot de 18 000 m² reçoit un flux de 410 400 kilocalories par mètre cube qui le traverse. Il suffit donc d'un courant de 5,85 mètre par heure pour alimenter le cheptel qui consomme, nous l'avons vu, 24 10⁶ kilocalories j⁻¹ durant les 10 heures d'immersion. Ce courant minimum doit suffire à l'alimentation du cheptel en élevage. Théoriquement, il reste donc ensuite suffisamment de nourriture phytoplanctonique pour alimenter le stock de coques qui s'y trouve. En fait, les densités de coques sont plus élevées en baie d'Yffiniac, qu'en baie de Morieux (Gros et Hamon, 1989). Une analyse détaillée des histogrammes de taille nous montre qu'à niveau bathymétrique égal, les coques prélevées derrière les bouchots ont une longueur de 34 mm maximum, tandis que celles prélevées à l'écart des bouchots ont une longueur supérieure à 40 mm. La présence du cheptel de moule pourrait aussi influencer sur la densité et sur la croissance des coques par la rétention de la nourriture disponible (Kamermans, 1993). De plus, ce cheptel de moules dépose 12,7 10⁶ kilocalories j⁻¹ de biodépôts, qui d'après le tableau 3, pourraient suffire à alimenter les populations de *Macoma* et de tellines. Le comportement de ces animaux opportunistes pouvant varier, en effet, selon la qualité et la quantité de nourriture déposée (Hummel, 1985 ; Trevaillon, 1971), il est possible qu'en baie de Saint-Brieuc ces animaux aient un comportement de déposivores exclusifs. Les valeurs de chlorophylle *a* (0,5 µg g⁻¹), trouvées dans le sédiment de la baie de Saint-Brieuc par Gros *et al.* (1990) sont en moyenne inférieures à celles trouvées par Hummel (1985) en mer de Wadden (2 à 85 µg g⁻¹), ce qui signifie que la nourriture des déposivores doit comprendre, à la fois des algues benthiques, du matériel détritique et bactérien. Le carbone organique particulière apporté par les rivières équivaut à 822 tonnes par an, et sa décomposition contribue au développement de la flore bactérienne dont la biomasse représente de 0,1 à 1,5 g C m⁻² (Gros *et al.*, 1990). C'est aux déposivores du fond de baie que profite

sans doute cet apport terrestre, notamment aux populations de *Macoma balthica*, beaucoup plus développées dans l'anse d'Yffiniac du fait de la faiblesse des courants marins et de la décantation des matières en suspension venant de plusieurs rivières. La nourriture disponible sur cet estran est donc, théoriquement, largement suffisante, tant pour les suspensivores que pour les déposivores.

En 1988, les apports des différentes rivières et ruisseaux arrivant en baie correspondaient à un débit d'environ 329 10⁶ m³ (Monbet, communication personnelle), apportant 8 400 tonnes de nitrates NO₃, ce qui correspond environ à une année moyenne comparée aux dix dernières années. Cet excès d'azote, dû au lessivage des terres agricoles chargées d'engrais, provoque une eutrophisation chronique, depuis une dizaine d'années, qui favorise le développement d'algues macrophytes (ulves), mais également de la microflore benthique (Piriou, 1986). A cet azote minéral s'ajoutent les 17 tonnes journalières d'azote ammoniacal, issues des cinq populations majeures (tab. 4). Swanberg (1991) montre qu'une population de coques favorise largement le développement de la production primaire, du fait de son excrétion ammoniacale, et Kaspar *et al.* (1985) trouvent une quantité de phaeophytine deux fois supérieure, à l'intérieur du parc à moule, par rapport à l'extérieur.

Beukema (1991) souligne que l'eutrophisation en mer de Wadden n'a pas provoqué de changements majeurs, en vingt ans, dans la composition des peuplements benthiques, sauf pour les déposivores. Les populations de mollusques suspensivores (*Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule*, *Mya arenaria*) n'ont pas vu leur densité augmenter puisqu'elles représentent, dans les années 1970-1980, 19 %, et dans les années 1980-1990, 15 % du peuplement. En revanche, les déposivores sont passés, dans la même période, d'une représentation de 28 à 40 % de la densité du peuplement, sans modification de biomasse, ce qui montre que les individus sont de taille inférieure. Manquant de comparaison avec des mesures antérieures, il nous est difficile de quantifier une variation de densité des populations de déposivores en baie de Saint-Brieuc, mais son augmentation est probable du fait que l'eutrophisation y est chronique depuis plus de dix ans. De nouvelles mesures d'ici quelques années valideraient cette hypothèse.

Les effets négatifs observés sur une partie du peuplement de coques (baisse de densité et faible croissance) mériteraient également une étude spécifique sur un plus grand nombre de stations, corrélée avec une analyse fine de la circulation et de la biomasse phytoplanctonique (cf. Kamermans, 1993).

L'apport des résultats physiologiques et de leur simulation sur une population permettra d'établir, au niveau du compartiment benthique, une modélisation des flux appliquée à chacun des groupes trophiques, voire à chacune des espèces majeures mentionnées ici pour en connaître le rôle respectif au sein des échanges trophiques.

RÉFÉRENCES

- Annezo J.-P. et D. Hamon (1989). Prédation par les limicoles de la macrofaune intertidale, en baie de Saint-Brieuc. Rapport IFREMER DERO-EL 89-02 : 1-94.
- Ansell A.D. (1973). Oxygen consumption by the bivalve *Donax vittatus* (da Costa). *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **11**, 311-328.
- Ansell A.D. et P. Sivadas (1973). Some effects of temperature and starvation on the bivalve *Donax vittatus*, in experimental laboratory populations. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **13**, 229-262.
- Arzul G., P. Chardy, P. Gros et Y. Monbet (1990). Apports nutritifs par la matière organique en suspension en baie de St Brieuc (France). *J. Rech. océanogr.*, **15**, 3-4, 110-115.
- Bachelet G. (1990). Recruitment of soft-sediment infaunal invertebrates : the importance of juvenile benthic stages. *La Mer*, **28**, 199-210.
- Bayne B.L. (1976). *Marine mussels. Their ecology and physiology*. IBP Handbook 10, Cambridge University Press, 1-506.
- Beukema J.J. (1991). Changes in composition of bottom fauna of a tidal flat area during a period of eutrophication. *Mar. Biol.*, **111**, 293-301.
- Blanchard M. (1992). Bilan énergétique de la population de coques (*Cerastoderma edule*) en baie de Saint-Brieuc (Manche Ouest). *Haliois*, **21**, 7-17.
- Blanchard M. (1993). Energetics of three bivalve molluscs in the Saint-Brieuc Bay (France). *J. expl mar. Biol. Ecol.* (soumis).
- Boromthanasarat W. (1986). Écologie de *Mytilus edulis* (L) dans le bassin de Marennes-Oléron. Alimentation et bilan d'énergie. Thèse, Université de Nantes, France, 1-93.
- Brock V. et L.H. Kofoed (1987). Species irrigatory efficiency in *Cardium* (*Cerastoderma*) *edule* L. and *C. lamarcki* (Reeve) responding to different environmental temperatures. *Biol. Oceanogr.*, **4**, 3, 211-226.
- Chardy P., P. Gros, H. Mercier et Y. Monbet (1993). Benthic carbon budget for the Bay of Saint-Brieuc (Western Channel). Application of inverse method. *Oceanologica Acta*, **16**, 5-6, 687-694.
- Crisp D.J. (1971). Energy flow measurements. in : *Methods for the study of marine benthos*, N.A. Holme et A.D. Mc Intyre, éditeurs. IBP Handbook 16, 197-279.
- Dame R.F. et B.C. Patten (1981). Analysis of energy flows in an intertidal oyster reef. *Mar. Ecol.-Progr. Ser.*, **5**, 2, 115-124.
- Gros P. (1992). Préviation à moyen terme des fluctuations des ressources halieutiques : modèles tautologiques ou autorégénérants ? *Annls Inst. océanogr.*, Paris, **68**, 1-2, 211-225.
- Gros P. et D. Hamon (1988). Typologie biosédimentaire de la baie de Saint-Brieuc (Manche Ouest), et estimation de la biomasse des catégories macrozoobenthiques. Rapport IFREMER DERO-EL 88-27, 1-153.
- Gros P. et D. Hamon (1989). Estimation de la biomasse des bivalves intertidaux (moules, coques) exploités en baie de Saint-Brieuc (Manche Ouest). Rapport IFREMER DERO-EL 89-25 :1-137.
- Gros P., M. Blanchard, P. Chardy, P. Gentien, D. Hamon et Y. Monbet (1990). Euphorbe project: quantifying energy and matter fluxes through the benthic trophic webs, in an eutrophicated coastal ecosystem. Rapport AFSE oct.1990 Chambéry, 1-18.
- Hawkins A.J.S., E. Navarro et J.P. Iglesias (1990). Comparative allometries of gut-passage time, gut content and metabolic loss in *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule*. *Mar. Biol.*, **105**, 197-204.
- Hibbert C.J. (1977). Energy relations of the bivalve *Mercenaria mercenaria*, on an intertidal mudflat. *Mar. Biol.*, **44**, 77-84.
- Hugues R.N. (1970). An energy budget for a tidal flat population of the bivalve *Scrobicularia plana* (da Costa). *J. Anim. Ecol.*, **39**, 357-381.
- Hummel H. (1985). Food intake of *Macoma balthica* (mollusca) in relation to seasonal changes in its potential food on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, **19**, 1, 52-76; 77-83; 84-92.
- Kamermans P. (1993). Food limitation in cockles (*Cerastoderma edule* L.) : influences of location on tidal flat and of nearby presence of mussel beds. *Neth. J. Sea Res.*, **31**, 7, 71-81.
- Kaspar H.F., P.A. Gillepsie, I.C. Boyer and A.L. Mac Kensie (1985). Effect of mussel aquaculture on the nitrogen cycle and benthic communities in Kenepuru Sound, Malborough Sound, New Zealand. *Mar. Biol.*, **85**, 127-136.
- Le Hir P., P. Bassoullet, E. Erard, M. Blanchard, D. Hamon, A.M. Jegou et IRIEC [Institut de Recherche en Informatique et Économie] (1986). Étude régionale intégrée du golfe normanno-breton. III : Benthos subtidal. Rapport DERO-EL 86.27, 180 pp.
- Lubet P. et P. Chappuis (1967). Étude du débit palléal et de la filtration par méthode directe chez *Mytilus edulis* et *M. galloprovincialis*. *Bull. Soc. Normandie*, **10**, 210-216.
- Pirou J.-Y. (1986). Les marées vertes sur le littoral breton, bilan 1985. Rapport IFREMER DERO-EL 86-29 :1-80.
- Platt T. et B. Irwin (1973). Caloric content of phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **18**, 2, 306-310.
- Sauriau P.-G. (1992). Les mollusques benthiques du bassin de Marennes-Oléron : estimation et cartographie des stocks non cultivés, compétition spatiale et trophique, dynamique de population de *Cerastoderma edule* (L.). Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France, 309 pp.
- Shumway S.E. et R.C. Newell (1984). Energy resource allocation in *Mulinia lateralis* (Say), an opportunistic bivalve from shallow water sediment. *Ophelia*, **23**, 2, 101-118.
- Smaal A.C., J.H.G. Verhagen, J. Coosen et H.A. Haas (1986). Interaction between seston quantity and quality, and benthic suspension feeders in the Oosterschelde, the Netherlands. *Ophelia*, **26**, 385-399.
- Swanberg I.L. (1991). The influence of the filter-feeding bivalve *Cerastoderma edule* L. on microphytobenthos : a laboratory study. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **151**, 93-111.
- Trevaillon A. (1971). Studies on *Tellina tenuis* (da Costa). III : Aspects of general biology and energy flow. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **7**, 95-122.
- Van Sickle J. (1977 a). Mortality rates from size distributions. The application of a conservation law. *Oecologia*, **27**, 311-318.
- Van Sickle J. (1977 b). Analysis of distributed-parameter population model based on physiological age. *J. theor. Biol.*, **64**, 571-586.
- Widdows J. et J.M. Shick (1985). Physiological responses of *Mytilus edulis* and *Cardium edule* to aerial exposure. *Mar. Biol.*, **190-195**, 180 pp.