

Production
Benthos
Abra alba
Golfe de Gascogne
Méthodologie

Production
Benthos
Abra alba
Bay of Biscay
Methodology

Estimation de la production annuelle de populations d'*Abra alba* (mollusque bivalve) du plateau continental Sud-Gascogne

Michel CORNET

Laboratoire de Biologie Marine, Université de Bordeaux I, avenue des Facultés, 33405 Talence Cedex.

Reçu le 21/6/85, révisé le 13/1/86, accepté le 17/1/86.

RÉSUMÉ

Parallèlement à l'examen des fluctuations structurales du peuplement des sables fins gris infralittoraux situés au large d'Arcachon, l'étude de la production d'une population d'*Abra alba*, espèce dominante de cette communauté, a été entreprise. Les méthodes traditionnelles de calcul de la production nécessitent la reconnaissance et le « suivi » des différentes classes d'âge sur un cycle annuel. Dans le cas présent, les histogrammes de fréquences des tailles révèlent l'existence, pendant presque toute l'année, d'un grand nombre de cohortes dont il est hasardeux de suivre l'évolution dans le temps malgré la résolution des courbes polymodales par traitement mathématique. L'utilisation des stries d'arrêt de croissance n'apporte pas de précisions supplémentaires.

Face à cette difficulté, l'emploi de la méthode de la cohorte moyenne (méthode de Hynes) a été envisagée pour l'estimation de la production somatique car elle ne demande pas cette décomposition. En tant qu'exemple d'application chez les mollusques bivalves, les données obtenues pour une autre population d'*Abra alba* vivant au large de l'embouchure de la Gironde ont été reprises car le « suivi » des cohortes est plus facile. La comparaison a ainsi été faite entre une méthode traditionnelle (somme des accroissements pondéraux) et celle de la cohorte moyenne. Elles fournissent des valeurs très proches, respectivement 7,4674 et 7,1479 g/m²/an, ce qui correspond à une productivité moyenne de 1,65.

L'application de cette dernière méthode à la population vivant au large d'Arcachon permet d'estimer à 2,3357 g/m² la production annuelle et à 2,87 la productivité. Ces valeurs sont comparées entre elles puis à celles connues pour d'autres secteurs géographiques et une tentative d'interprétation est faite en fonction des paramètres du milieu et des conditions d'échantillonnage.

Oceanol. Acta, 1986, 9, 3, 323-332.

ABSTRACT

Estimates of annual production of *Abra alba* (mollusca, bivalvia) populations on the southern Bay of Biscay continental shelf

In addition to the study of the structural fluctuations of a littoral fine sand community located off the Arcachon Bay (France), the production of an *Abra alba* population, the dominant species of these bottoms, has been evaluated. Traditional methods for computing production require the sorting and monitoring of different age classes on a yearly cycle. Unfortunately, the length frequency histograms of the population show a great number of cohorts throughout the year and following their temporal evolution is difficult despite the mathematical resolution of the polymodal distributions. Reading of the growth striae gave no additional details.

In view of this difficulty, the use of the average cohort method of Hynes which does not require such an analysis was considered for the calculation of somatic production. A comparison between Allen's curve and the average cohort method can be made with data obtained for another *Abra alba* population living off the Gironde estuary, in which cohorts can be more easily identified. The two methods give very close

results, respectively 7.4674 and 7.1479 g/m²/y for the production, and a mean P/B ratio of 1.65.

Application of the second method to the *Abra alba* population of Arcachon estimates the annual somatic production as 2.3357 g/m² and the productivity as 2.87. These results are compared among themselves and with values obtained in other regions. The influence of environmental factors and sampling methods is discussed.

Oceanol. Acta, 1986, 9, 3, 323-332.

INTRODUCTION

Depuis quelques années, l'étude de la dynamique des principales populations benthiques est développée sur le plateau continental sud-Gascogne (Cornet *et al.*, 1983; Cornet, 1985; Sorbe, 1984). Dans un premier temps, l'examen synécologique d'une fraction de la macrofaune endogée des sables fins gris situés au large du Bassin d'Arcachon a montré l'importance du rôle joué par l'hydrodynamisme sur la structure et l'organisation du peuplement de l'étage infralittoral (Bouchet *et al.* 1983; Cornet, 1986). La seconde phase, objet du présent article, a pour but de rechercher quelles sont les répercussions de ce facteur sur la production et la productivité d'une population de l'espèce dominante de ces fonds, le mollusque bivalve *Abra alba*. En effet, pour tenter de comprendre le mécanisme de fonctionnement d'un écosystème, la connaissance des transferts d'énergie est indispensable. Or, cette dernière implique que les relations trophiques qui unissent les différents compartiments de l'écosystème soient connues et que la production des espèces ou des ensembles d'espèces qui le composent, c'est-à-dire la « quantité de matière organique produite par un stock donné, vivant sur une unité de surface pendant un temps donné » selon la définition de Massé (1968), puisse être mesurée.

Les diverses méthodes analytiques proposées pour estimer la production en milieu marin peuvent être réparties en deux catégories. Développées à partir des recherches de Boysen-Jensen (1919), les unes exigent la reconnaissance des différentes classes d'âge (ou cohortes) de chaque population considérée et leur « suivi » pendant au moins un cycle annuel (*cf. revue in* Massé, 1968; Lapchin, Neveu, 1980*a*). Leur principe consiste à réaliser une succession de mesures instantanées de la biomasse pendant une période plus ou moins longue puis à effectuer un calcul permettant de comptabiliser les deux éléments antagonistes que sont l'apparition de matière organique (croissance, reproduction, immigration) et sa disparition (mortalité, prédation, émigration); selon les auteurs, il peut s'agir soit de la somme des accroissements pondéraux soit de la somme des pertes. A la suite des travaux de Hynes (1961), un autre type de méthode de calcul de la production qui n'impose pas de suivre l'évolution de la structure démographique (méthode de la cohorte moyenne) a été appliqué à diverses populations ou ensembles de populations. Cette technique est donc bien adaptée aux cas où la reproduction est très étalée au cours de l'année, ce qui rend les différentes cohortes difficilement discernables (Sorbe, 1984).

Chez les mollusques bivalves, la production individuelle représente la somme algébrique de productions partielles liées à la croissance tissulaire, à la reproduction, aux diverses sécrétions (coquille, mucus, byssus dans certains cas) et aux tissus éliminés (Lucas, 1982). Dans le cas présent, la valeur calculée correspond à la production somatique. En effet, les pesées ayant été effectuées sur des animaux décalcifiés, il ne persiste que la fraction organique de la coquille. D'autre part, la production gonadique n'a pas fait l'objet d'une évaluation pour plusieurs raisons. La méthode de la perte de poids d'un « animal moyen » (Bachelet, 1982), est difficilement utilisable ici du fait de l'étalement de la période de reproduction et de l'espacement dans le temps des prélèvements, en raison de l'importance de l'erreur relative sur les différences pondérales associée à la petite taille de l'espèce étudiée (la maturité sexuelle est atteinte pour une longueur de 7 à 9 mm selon Nott, 1980), mais aussi parce que la production gonadique est prise en compte avec celle des autres tissus tant que les gamètes ne sont pas émis. Pour être en accord avec la nomenclature actuellement utilisée en bioénergétique, la production somatique sera désignée par P_g (Phillipson, 1981).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'essentiel du matériel utilisé provient des campagnes « Rétrode » (Réseau trophique démersal) et « Sésafa » (Structure et évolution des sables fins à *Abra alba*) effectuées à bord du N/O « Côte d'Aquitaine » de 1981 à 1983. L'échantillonnage concerne des fonds compris entre 5 et 40 mètres, situés au large de La Salie, au sud des passes d'accès au bassin d'Arcachon (fig. 1, zone 1). Il s'agit de prélèvements quantitatifs réalisés avec une benne Smith-McIntyre, tamisés sur 1 mm de vide de maille et conservés au formol dilué dans l'eau de mer à 5%. Pour la comparaison méthodologique, une partie des données déjà utilisées par Bachelet et Cornet (1981) pour l'étude du cycle biologique d'une population d'*Abra alba* vivant sur le plateau sous-marin de Cordouan, au large de l'embouchure de la Gironde (fig. 1, zone 2), a été reprise. Rappelons qu'elles sont issues de prélèvements quantitatifs effectués avec une benne aspiratrice B.S.A. 200, tamisés sur une maille de 2 mm.

Les éléments nécessaires au calcul de la production ont été obtenus à partir des mesures de longueur de tous les individus (précision : 0,1 mm) et du poids sec sans cendres d'une partie de ceux-ci (précision : 0,1 mg) pour l'obtention d'une relation taille-poids (*cf. détail*

des méthodes *in Cornet*, 1986). Outre la production somatique annuelle (P_g) telle qu'elle a été définie plus haut, deux autres paramètres ont été calculés : la biomasse moyenne (\bar{B}) et la productivité ou taux de renouvellement de la biomasse (rapport P_g/\bar{B}).

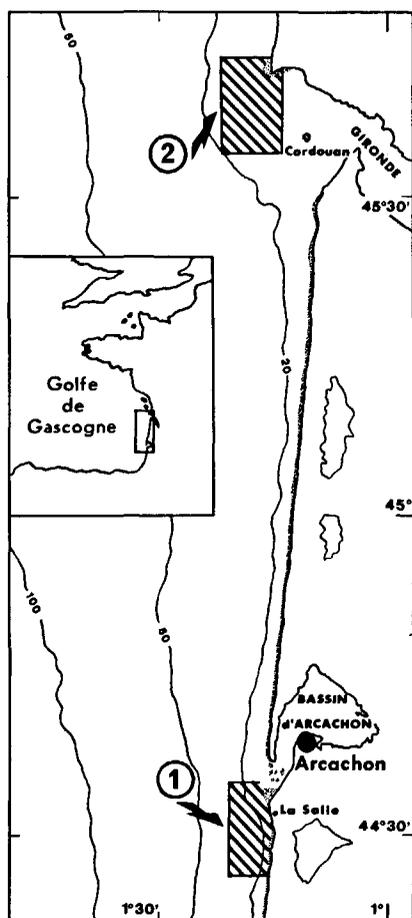


Figure 1
Localisation géographique des deux zones étudiées. 1 : La Salie;
2 : Cordouan.

Geographical location of the two investigated areas. 1: La Salie,
2: Cordouan.

RÉSULTATS

La première étape du calcul de la production est l'établissement d'une relation liant la longueur de la coquille (L en mm) au poids sec sans cendres des animaux décalcifiés (W en mg). C'est une loi d'allométrie de la forme $W = b.L^a$ où a et b sont des constantes. Cette relation peut être linéarisée par transformation logarithmique : $\log W = a.\log L + \log b$, équation qui permet de déterminer une droite d'ajustement, l'axe majeur en l'occurrence (Daget, 1976; Dewarumez, 1979). L'examen de 2971 individus représentant 84 longueurs (ou classes de longueurs) différentes (fig. 2) permet d'établir la relation suivante : $W = 0,00180.L^{3,29011}$ ($r = 0,9876$). Dans cette expression, le coefficient a est supérieur à 3, valeur d'isométrie pour laquelle le poids d'un animal est proportionnel au cube de sa longueur. L'utilisation du test de Student montre que cette différence est hautement significative (probabilité supérieure à 99,9 %). Ceci traduit une croissance allométrique majorante, caractéristique déjà

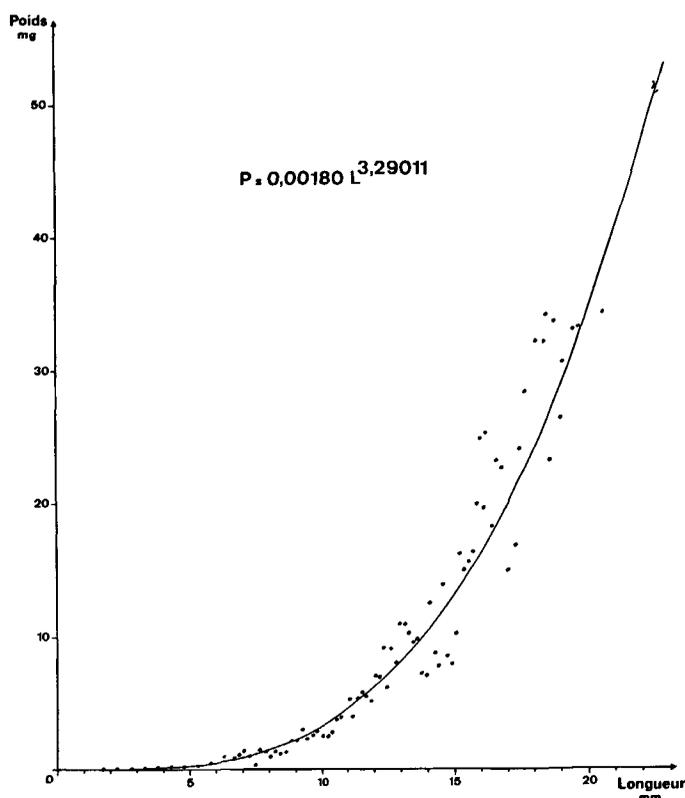


Figure 2
Abra alba. Relation taille (mm)-poids sec sans cendres (mg).
Abra alba. Length (mm)/ash-free dry weight (mg) curve.

signalée pour cette espèce en Mer du Nord (Dewarumez, 1979).

A la suite des mesures de longueur, les individus ont été répartis dans des classes de 0,5 mm d'amplitude, représentées sous la forme d'histogrammes de fréquences sur la figure 3. Le problème à résoudre est de faire apparaître sur ces graphiques, les ensembles d'animaux du même âge ou cohortes. Le plus simple consiste à les déterminer de façon empirique mais ici, on constate que la plupart du temps, la position des divers modes n'est pas évidente. Cette situation peut être due à l'étalement du recrutement sur une période relativement longue, mais aussi à la mauvaise représentativité de l'échantillonnage. Pour réduire cette source d'erreur, on peut regrouper les classes de taille deux par deux, ce qui porte l'amplitude à 1 mm, et recourir à des méthodes mathématiques dont le principe est de faire apparaître des courbes proches de la normalité qui, sous certaines conditions, sont théoriquement assimilables aux classes d'âge recherchées. Parmi les nombreuses possibilités existant pour effectuer cette décomposition, deux méthodes simples ont été appliquées, celle de Harding (1949) modifiée par Cassie (1954) et celle de Bhattacharya (1967). Les résultats obtenus sont très proches mais, bien qu'elle ait tendance à fournir un nombre de cohortes supérieur à la réalité, c'est la dernière qui a été utilisée car elle semble moins subjective que la première. Pour faciliter la lecture des histogrammes, la courbe de Gauss correspondant à chaque cohorte mise en évidence a été construite à partir des paramètres fournis par la décomposition : longueur moyenne, écart-type et proportion de l'effectif total (fig. 4).

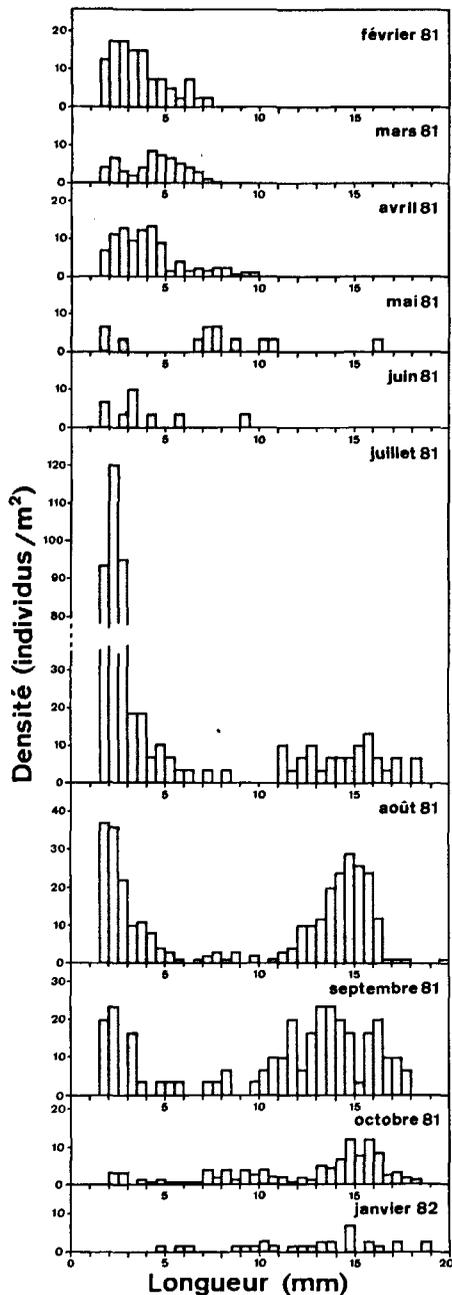


Figure 3
 Histogrammes des fréquences de taille (classes de 0,5 mm) de la population d'*Abra alba* de La Salie de février 1981 à janvier 1982.
 Size frequency histograms (0.5 mm length groups) for the *Abra alba* population of La Salie from February 1981 to January 1982.

Malgré cette représentation, on constate que le « suivi » des classes d'âge reste délicat, voire impossible. L'utilisation des stries d'arrêt de croissance n'apporte pas de précisions supplémentaires. Une façon de calculer la production est donc d'avoir recours à la méthode de la cohorte moyenne. Cette technique, mise au point par Hynes (Hynes, 1961; Hynes, Coleman, 1968) a été testée et complétée par différents auteurs, Coleman et Hamilton notamment (voir revue in Sorbe, 1984). Les comparaisons ont montré qu'elle est plus sensible que les autres méthodes à des facteurs tels que la biomasse initiale, l'intervalle d'échantillonnage ou le choix des classes de longueurs et qu'elle n'est théoriquement applicable que dans les cas où la croissance est linéaire (Lapchin, Neveu, 1980 a) mais elle offre l'avantage de

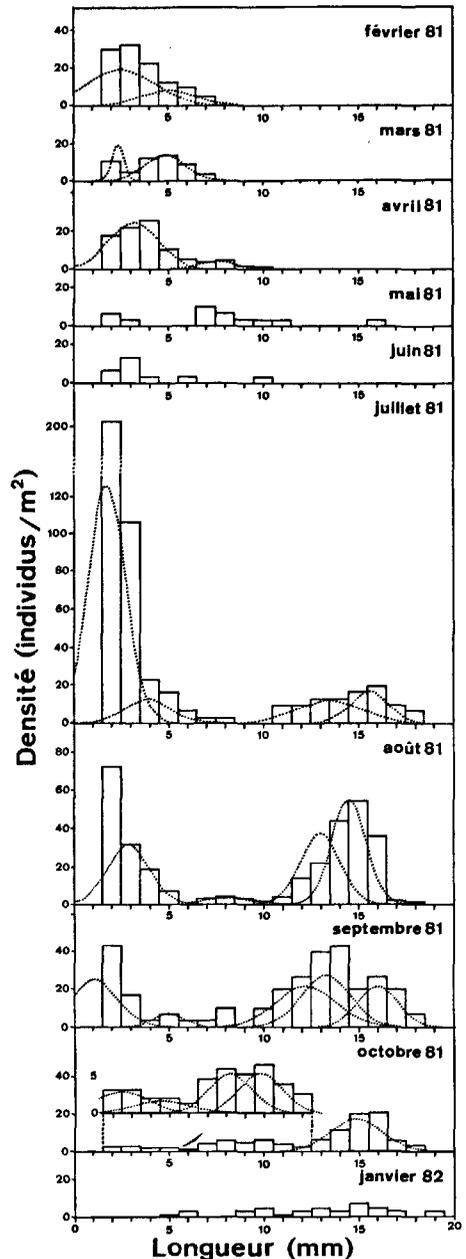


Figure 4
 Histogrammes des fréquences de taille (classes de 1 mm) de la population d'*Abra alba* de La Salie de février 1981 à janvier 1982. Les courbes de Gauss obtenues par décomposition des distributions polymodales à l'aide de la méthode de Bhattacharya sont figurées en pointillés.
 Size frequency histograms (1 mm length groups) for the *Abra alba* population of La Salie from February 1981 to January 1982. Dotted lines: gaussian components of the polymodal distributions obtained with Bhattacharya's method.

ne pas demander la reconnaissance des classes d'âge. Pour ces différentes raisons, son emploi est généralement réservé aux cas où la séparation des cohortes est impossible. La production de différents groupes zoologiques a déjà été calculée avec cette méthode (voir par exemple Lapchin, Neveu, 1980 b; Wildish, Peer, 1981; Carrasco, Arcos, 1984) y compris les mollusques bivalves (Maslin, Patee, 1981) mais apparemment pas l'espèce étudiée ici. Or, un essai comparatif s'est révélé réalisable sur une autre population d'*Abra alba* échantillonnée en 1977-78 dans le secteur de Cordouan, au large de l'embouchure de la Gironde (fig. 1, zone 2).

En effet, les études de croissance (Bachelet, Cornet, 1981) montrent que les classes d'âge sont plus facilement discernables qu'à La Salie. Les données biométriques ont donc été reprises pour construire les histogrammes de fréquences de taille (fig. 5). Trois classes d'âge ont été séparées empiriquement (tab. 1). L'utilisation d'une amplitude de classe de 1 mm et la résolution mathématique des courbes polymodales, comme dans le cas précédent et avec les mêmes techniques, n'apporte pas de précision supplémentaire.

A partir des paramètres fournis par la décomposition, la production somatique a d'abord été calculée par la méthode de l'intégration de la courbe d'Allen (*in* Crisp, 1971), basée sur la somme des accroissements pondéraux (tab. 2), puis par la méthode de la cohorte moyenne (tab. 3). Rappelons le principe de cette dernière. Si l'on dispose de x prélèvements, l'effectif moyen d'une classe de taille j de la cohorte moyenne est :

$$\bar{N}_j = 1/x \sum_{k=1}^{k=x} N_{jk}$$

N_{jk} étant l'effectif de la classe j dans le prélèvement k. La biomasse moyenne sur la période d'étude est :

$$\bar{B} = \sum_{j=1}^{j=i} \bar{N}_j \cdot w_j$$

w_j étant le poids moyen des individus de la classe j et i le nombre de classes de taille. On pose $P_{gi} = i(\bar{N}_j - \bar{N}_{j+1})(w_j, w_{j+1})^{1/2}$. La production somatique de la population est :

$$P_g = 12/CPI \sum_{j=1}^{j=i} P_{gi}$$

Le premier facteur de cette expression, dans lequel CPI représente la longévité des individus d'une cohorte exprimée en mois, est un coefficient de correction introduit par Benke (1979) pour tenir compte du voltinisme de l'espèce considérée. L'estimation de la longévité est souvent un problème délicat. Chez *Abra alba*, elle s'échelonne d'environ 14 mois en baie de Concarneau (Glémarec, Menesguen, 1980) à 4-5 ans sur les côtes d'Écosse (Ansell, 1974). Dans le cas présent, il n'y a jamais plus de deux stries d'arrêt de croissance hivernales auxquelles s'ajoute une strie formée pendant la période de reproduction et la longévité a été estimée à deux ans et demi (Bachelet, Cornet, 1981). Toutefois,

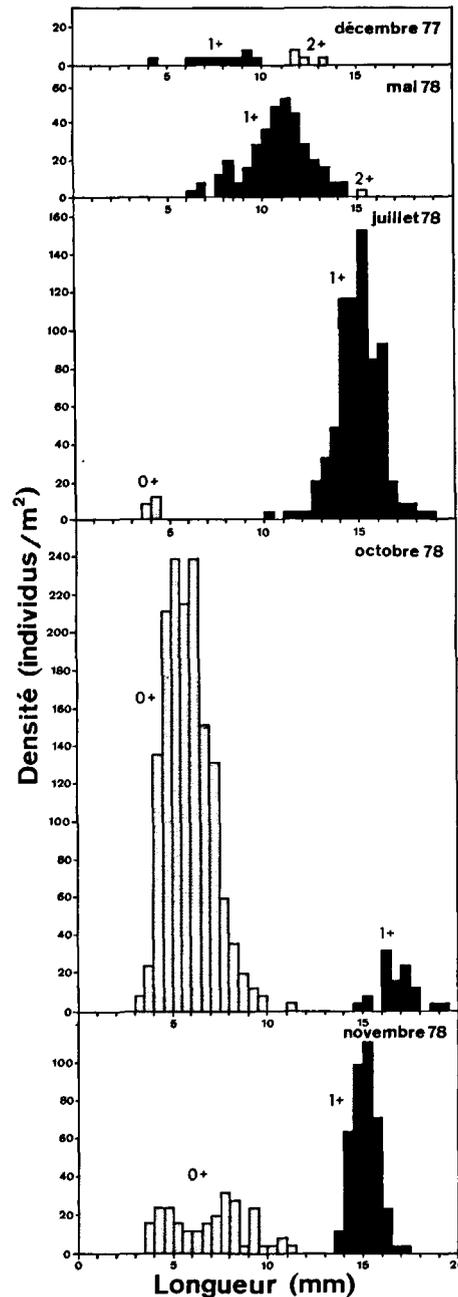


Figure 5
Histogrammes des fréquences de taille (classes de 0,5 mm) de la population d'*Abra alba* de Cordouan de décembre 1977 à novembre 1978.
Size frequency histograms (0.5 mm length groups) for the *Abra alba* population of Cordouan from December 1977 to November 1978.

Tableau 1

Population d'*Abra alba* de Cordouan. Paramètres des classes d'âge obtenus par décomposition empirique des courbes polymodales (fig. 5). μ = longueur moyenne, N = nombre d'individus.
Abra alba population of Cordouan. Age-class parameters obtained by empirical resolution of the polymodal distributions (Fig. 5). μ = mean length, N = number of individuals.

Classes d'âge	December 1977		May 1978		July 1978		October 1978		November 1978	
	μ	N	μ	N	μ	N	μ	N	μ	N
2+	12,0	16	15,25	4						
1+	8,0	40	11,0	356	15,0	720	16,65	103	15,0	392
0+					4,0	20	5,5	1500	7,25	248

Tableau 2

Population d'*Abra alba* de Cordouan. Éléments du calcul de la production somatique annuelle par la méthode des accroissements pondéraux pour les trois classes d'âge obtenues par décomposition empirique des courbes polymodales (voir tab. 1).

Abra alba population of Cordouan. Summary of annual somatic production computed with the Allen's curve method for the three age classes obtained by empirical resolution of the polymodal distributions (see Tab. 1).

Production somatique d'une classe d'âge *i* contenant un effectif moyen \bar{N}_i , dont la variation de poids moyen individuel est Δw_i : $P_{gi} = \bar{N}_i \Delta w_i$.

Production somatique de *n* classes d'âge : $P_g = \sum_{i=1}^n \sum_{t=1}^i P_{git}$.

Classes d'âge	$\bar{N}_i \Delta w$				P_{gi}
	May 1978	July 1978	October 1978	November 1978	
2+	76,70	—	—	—	76,70
1+	617,76	4 589,14	2 246,85	- 1 598,85	5 854,84
0+	—	—	243,20	638,02	881,22
					$P_g = 6 812,76 \text{ mg}$

Durée de la période d'étude : du 23 décembre 1977 au 21 novembre 1978, soit 333 jours.

Estimation de la biomasse moyenne annuelle : $\bar{B} = 4,3259 \text{ g/m}^2$.

Estimation de la production somatique annuelle : $P_g = 7,4674 \text{ g/m}^2$.

Taux de renouvellement de la biomasse : $P_g/\bar{B} = 1,73$.

Tableau 3

Population d'*Abra alba* de Cordouan. Éléments du calcul de la production somatique annuelle par la méthode de la cohorte moyenne.

Abra alba population of Cordouan. Summary of annual somatic production computed with the average cohort method.

Classes de taille	$\bar{N}_j - \bar{N}_{j+1}$	$\bar{N}_j \cdot w_j$	$(w_j \cdot w_{j+1})^{1/2}$	P_{gi}
3-3,5		0,139		
3,5-4	-8,00	1,334	0,110	-29,040
4-4,5	-25,60	7,392	0,171	-144,474
4,5-5	-12,00	14,302	0,252	99,792
5-5,5	-4,00	21,555	0,357	-47,124
5,5-6	5,60	31,013	0,489	90,354
6-6,5	-6,40	38,896	0,652	-137,709
6,5-7	16,00	34,668	0,849	448,272
7-7,5	4,80	38,033	1,083	171,534
7,5-8	9,60	47,969	1,360	430,848
8-8,5	4,00	32,806	1,682	222,024
8,5-9	10,40	16,286	2,053	704,583
9-9,5	-4,80	35,592	2,479	-392,667
9,5-10	3,20	28,424	2,962	312,774
10-10,5	0,00	33,510	3,507	0,000
10,5-11	-2,40	49,885	4,118	-326,139
11-11,5	-1,60	66,202	4,800	-253,440
11,5-12	1,60	66,842	5,556	293,370
12-12,5	4,00	49,284	6,391	843,612
12,5-13	-0,80	62,464	7,311	-193,017
13-13,5	-2,40	92,154	8,318	-658,779
13,5-14	-3,20	136,136	9,418	-994,554
14-14,5	-24,00	423,301	10,616	-8 407,872
14,5-15	-6,40	554,840	11,915	-2 516,448
15-15,5	-11,20	776,774	13,321	-4 923,435
15,5-16	24,00	488,218	14,839	11 752,488
16-16,5	1,60	513,353	16,474	869,814
16,5-17	21,60	153,288	18,229	12 993,618
17-17,5	0,80	151,978	20,111	530,937
17,5-18	3,20	92,752	22,124	2 336,301
18-18,5	3,20	20,326	24,273	2 563,242
18,5-19	-0,80	44,434	26,563	-701,250
19-19,5	0,80	24,226	28,999	765,567
19,5-20	0,80		30,282	799,458
				16 303,056
				mg/m ²
				(pour 333 jours)

soit $\bar{B} = 4,5470 \text{ g/m}^2/\text{an}$ et $\sum_{j=1}^{j=1} P_{gi} = 17,8697 \text{ g/m}^2/\text{an}$

1) longévité = 2,5 ans : $P_g = 12/30 \cdot 17,8697 = 7,1479 \text{ g/m}^2/\text{an}$ ($P_g/\bar{B} = 1,57$)

2) longévité = 3,5 ans : $P_g = 12/42 \cdot 17,8697 = 5,1056 \text{ g/m}^2/\text{an}$ ($P_g/\bar{B} = 1,12$).

en échantillonnant des populations d'*Abra alba* (parmi divers autres invertébrés benthiques) depuis la sédentarisation larvaire, Muus (1973) a mis en évidence des taux de croissance beaucoup plus faibles que ceux établis auparavant. A la suite de ces observations, de nombreux travaux ont montré l'importance du choix de la maille de tamisage sur la détermination de la date de recrutement et donc de la durée de vie. Ainsi, les jeunes recueillis en décembre 1977 pourraient s'être métamorphosés au cours de l'été 1976, ce qui porterait la longévité à 3 ans et demi. Les deux éventualités ont été envisagées dans le calcul de la production (tab. 3). Enfin, la méthode de la cohorte moyenne a été appliquée à la population d'*Abra alba* de La Salie (tab. 4). La longévité paraît plus réduite que dans le cas précédent. En fonction de la taille maximum rencontrée et selon le taux de croissance, elle est estimée à 18 ou 30 mois. Tous les résultats obtenus sont rassemblés dans le tableau 5.

DISCUSSION

Les diverses modalités de traitement des données de Cordouan peuvent servir de base à une comparaison méthodologique. On constate sur le tableau 5 que les deux techniques employées pour le calcul de la production ne conduisent à des résultats identiques que dans le cas où l'on utilise une durée de vie de deux ans et demi pour la méthode de la cohorte moyenne. Les différences sont expliquables. On peut supposer en effet que toute la fraction de la production imputable aux stades juvéniles est négligée du fait de la sélection des tailles opérée par la maille de tamisage adoptée. Le principe même du calcul de la production par la méthode de la cohorte moyenne fait que plus la durée correspondant à cette phase du développement est allongée, plus la sous-estimation est forte. Il est donc nécessaire d'utiliser la longévité de deux ans et demi qui s'accorde avec la coupure dimensionnelle arbitrairement choisie, même si elle ne correspond pas à la longévité potentielle de cette espèce dans ce site.

Tableau 4
Population d'Abra alba de La Salie. Éléments du calcul de la production somatique annuelle par la méthode de la cohorte moyenne.
Abra alba population of La Salie. Summary of annual somatic production computed with the average cohort method.

Classes de taille	$\bar{N}_j - \bar{N}_{j+1}$	$\bar{N}_j \cdot w_j$	$(w_j \cdot w_{j+1})^{1/2}$	P_{gi}
1,5-2		0,195		
2-2,5	-4,06	0,566	0,017	-2,554
2,5-3	6,25	0,776	0,036	8,325
3-3,5	7,54	0,693	0,066	18,413
3,5-4	1,61	0,884	0,110	6,553
4-4,5	1,58	1,004	0,171	9,997
4,5-5	0,42	1,321	0,252	3,916
5-5,5	1,70	1,120	0,357	22,455
5,5-6	0,23	1,380	0,489	4,161
6-6,5	0,57	1,391	0,652	13,751
6,5-7	0,62	1,194	0,849	19,476
7-7,5	-1,18	2,950	1,083	-47,284
7,5-8	0,68	2,641	1,360	34,218
8-8,5	0,04	3,169	1,682	2,489
8,5-9	0,74	2,472	2,053	56,211
9-9,5	0,33	1,711	2,479	30,269
9,5-10	-0,73	4,393	2,962	-80,004
10-10,5	-0,31	6,359	3,507	-40,225
10,5-11	-0,34	8,953	4,118	-51,804
11-11,5	-0,73	14,171	4,800	-129,648
11,5-12	-0,19	17,486	5,556	-39,059
12-12,5	0,20	18,687	6,391	47,293
12,5-13	-1,21	30,764	7,311	-327,313
13-13,5	-0,96	43,419	8,318	-295,455
13,5-14	-1,14	60,460	9,418	-397,251
14-14,5	0,28	64,846	10,616	109,982
14,5-15	-1,38	90,035	11,915	-608,380
15-15,5	1,96	72,893	13,321	966,039
15,5-16	-1,70	107,658	14,839	-933,373
16-16,5	1,73	89,316	16,474	1054,501
16,5-17	3,47	32,190	18,229	2340,421
17-17,5	-0,69	50,026	20,111	-513,434
17,5-18	1,41	22,260	22,124	1154,209
18-18,5	0,16	20,326	24,273	143,696
18,5-19	0,51	8,054	26,563	501,244
19-19,5	0,29	0,000	28,999	311,159
19,5-20	-0,10	3,295	31,587	-116,872
	0,10		32,948	121,908
		788,758 mg/m ²		3 398,030 mg/m ²
		(pour 354 jours)		

soit $\bar{B} = 0,8133 \text{ g/m}^2/\text{an}$ et $\sum_{j=1}^{j=1} P_{gi} = 3,5036 \text{ g/m}^2/\text{an}$

- 1) longévité = 18 mois : $P_g = 12/18 \cdot 3,5036 = 2,3357 \text{ g/m}^2/\text{an}$ ($P_g/\bar{B} = 2,87$)
- 2) longévité = 30 mois : $P_g = 12/30 \cdot 3,5036 = 1,4014 \text{ g/m}^2/\text{an}$ ($P_g/\bar{B} = 1,72$).

Tableau 5
Comparaison des résultats obtenus avec les différentes méthodes de calcul pour les deux populations d'Abra alba. \bar{B} = biomasse moyenne (g/m²), P_g = production somatique annuelle (g/m²/an).
Comparison of the results obtained for the two populations of Abra alba with different methods of computing production. \bar{B} = mean biomass (g/m²), P_g = annual somatic production (g/m²/y).

Localité	Méthode de calcul production	\bar{B}	Longévité	P_g	P_g/\bar{B}
Cordouan	Somme des accroiss. pondéraux	4,3259		7,4674	1,73
	Cohorte moyenne	4,5470	2,5 ans	7,1479	1,57
			3,5 ans	5,1056	1,12
La Salie	Cohorte moyenne	0,8133	18 mois	2,3357	2,87
			30 mois	1,4014	1,72

Pour les comparaisons géographiques, ces observations nous conduisent à retenir les valeurs suivantes : $P_g = 7,308 \text{ g/m}^2/\text{an}$ et $P_g/\bar{B} = 1,65$ (valeurs moyennes) pour la population de Cordouan et, par analogie, $P_g = 2,336 \text{ g/m}^2/\text{an}$ et $P_g/\bar{B} = 2,87$ pour celle de La Salie.

Des écarts relativement élevés apparaissent donc entre les populations d'Abra alba des deux zones étudiées. La biomasse moyenne est estimée à environ $0,8 \text{ g/m}^2$ à La Salie alors qu'elle atteint $4,4 \text{ g/m}^2$ à Cordouan, soit 5 fois plus. De même, la production somatique annuelle qui passe de $2,3$ à $7,3 \text{ g/m}^2$ est 3 fois plus forte à Cordouan. En revanche, la productivité varie en sens inverse puisqu'elle vaut respectivement $2,87$ et $1,65$.

Les deux hypothèses les plus immédiates pour expliquer les valeurs plus fortes de la biomasse et de la production enregistrées à Cordouan sont liées à la proximité de l'estuaire. Il peut s'agir de l'importance des apports trophiques sous forme de matières en suspension dont le flux annuel varie de $0,5$ à $1,5 \cdot 10^6 \text{ t}$ (Jouanneau, 1982) et, éventuellement, d'une moindre variabilité du milieu dont l'une des causes pourrait être la plus grande largeur du plateau continental à cette latitude qu'à celle de La Salie (Castaing, 1981).

Toutefois, de nombreux auteurs ont montré que le rapport P/\bar{B} est plus élevé lorsqu'il y a dominance des classes jeunes dans une population (Waters, 1977; Robertson, 1979; Warwick, 1980; Bachelet, 1982). Comme cela se produit pour la détermination des variations de structure d'un peuplement ou pour l'estimation du taux de croissance des principales espèces (Rees, 1984; Bachelet, 1985), la technique de prélèvement est décisive pour le calcul de la productivité; bien que les jeunes individus (de taille inférieure au millimètre en général), conventionnellement éliminés de ce qu'il est convenu d'appeler le macrobenthos, ne représentent que de faibles biomasses et des effectifs élevés mais le plus souvent fugaces, ils constituent sans doute une composante essentielle du turnover de la matière organique et leur rôle quantitatif dans les transferts énergétiques doit être considérable (Kuipers et al., 1981; Möller, Rosenberg, 1983). Il est donc probable qu'une partie au moins des écarts observés entre les deux sites puissent être attribuée à l'échantil-

lonnage. Du fait de la coupure dimensionnelle effectuée par le tamisage, les classes juvéniles les plus productives ont été éliminées différemment à Cordouan (maille de 2 mm) et à La Salie (maille de 1 mm). Il doit donc en résulter une sous-estimation de la productivité de la population vivant au large de l'embouchure de la Gironde. Si l'on refait les calculs pour la population de La Salie (méthode de la cohorte moyenne) en éliminant les données relatives aux deux premières classes de longueur (1,5-2 et 2-2,5 mm) de façon à se placer *a posteriori* dans les mêmes conditions d'échantillonnage qu'à Cordouan, on obtient les résultats suivants :

$$\bar{B} = 0,8125 \text{ g/m}^2, P_g = 2,2057 \text{ g/m}^2/\text{an} \text{ et } P_g/\bar{B} = 2,71.$$

On voit que, si la biomasse reste pratiquement la même, la production et, par conséquent, la productivité, subissent une diminution de 5,6% de leur valeur d'origine. Cette différence, minime en comparaison avec la représentativité du prélèvement, laisse supposer, d'une part, que ce sont surtout les stades compris entre la sédentarisation (la métamorphose ayant lieu à 0,3-0,4 mm selon Muus, 1973) et la taille de 1 mm qui sont les plus productifs et, d'autre part, que la maille de tamisage n'est pas le facteur principal pour expliquer les différences observées.

La confrontation des valeurs obtenues régionalement aux données disponibles dans la littérature est rendue délicate par le fait que les méthodes employées par les auteurs sont variables : la biomasse et la production peuvent être exprimées en poids humide ou poids sec, libre de cendres ou non ; la productivité dépend du nombre de classes d'âge présentes dans les prélèvements, donc de la technique d'échantillonnage utilisée. Il n'en demeure pas moins que l'importance de la biomasse moyenne et de la production de Cordouan apparaît non seulement en comparaison avec les résultats obtenus à La Salie mais également avec ceux d'au-

tres populations d'*Abra alba* des côtes ouest-européennes (tab. 6). Les estimations de La Salie sont, au contraire, comprises dans la gamme des valeurs habituellement signalées pour cette espèce. C'est également le cas du taux de renouvellement de la biomasse pour les deux localités.

Avec 2,87, la productivité de La Salie se situe à un niveau relativement bas si l'on se réfère aux travaux de Waters (1979) qui estime que le taux de renouvellement de la biomasse doit être compris entre 4 et 6 chez les invertébrés benthiques. Cependant, le voltinisme interviendrait également et, pour Mann (1967 in Robertson, 1979), le rapport P/\bar{B} devrait être de l'ordre de 2 pour les espèces dont le cycle vital est étalé sur deux ans.

Seule la biomasse moyenne très élevée de Cordouan élargit quelque peu la fourchette des données énergétiques signalées pour cette espèce, contribuant ainsi à augmenter leur grande diversité qui se manifeste à la fois dans l'espace et dans le temps. A l'échelle géographique, cette variabilité est la preuve que, à l'instar des taux de croissance (Bachelet, Cornet, 1981), production et productivité ne sont pas liées uniquement à un gradient latitudinal, reflet d'un gradient thermique, mais surtout aux conditions de milieu locales qui, selon Warwick (1980), sont en grande partie responsables de la structure démographique. Leur action peut s'exercer de deux façons différentes. D'une part, les facteurs physiques interviennent sur la plus ou moins bonne réussite du recrutement larvaire par leur influence sur la maturation gonadique (Lubet, 1976; 1981), sur la durée de la phase planctonique (Gray, 1974; Probert, 1984) et sur la sédentarisation des larves (Guérin, 1982). D'autre part, ils déterminent la stratégie adaptative que peut développer une population ; or, la structure démographique varie suivant les types de stratégie : en avantageant les processus de reproduction pour assurer

Tableau 6

Comparaison des données publiées sur les biomasses moyennes (\bar{B} en g/m^2), les productions annuelles (P en $\text{g/m}^2/\text{an}$) et les rapports P/\bar{B} de différentes populations d'*Abra alba* des côtes ouest-européennes. WW = poids humide, DW = poids sec, AFDW = poids sec sans cendres.

Comparison of published data on mean biomass (\bar{B} in g/m^2), annual production (P in $\text{g/m}^2/\text{y}$) and P/\bar{B} ratios for different populations of *Abra alba* of the western european coasts. WW = wet weight, DW = dry weight, AFDW = ash-free dry weight.

Localités	\bar{B}	P	P/\bar{B}	Auteurs
Baie de Kiel, Allemagne (WW + coq.)	19,5	31,1	1,59	Arntz (1971)
Pertuis charentais, France (DW)	1,04	0,81	0,77	Hily (1976)
Baie de Concarneau, France (DW)	0,72	1,45	2,01	Glémarec et Menesguen (1980)
Baie de Concarneau, France, z. I (DW)	0,058	0,205	3,53	Menesguen (1980)
Baie de Concarneau, France, z. II (DW)	0,505	1,674	3,31	Menesguen (1980)
Baie de Concarneau, France, z. III (DW)	0,800	3,177	3,97	Menesguen (1980)
Baie de Concarneau, France, z. IV (DW)	0,047	0,286	6,09	Menesguen (1980)
Bristol Channel, Grande-Bretagne (AFDW)	0,302	0,408	1,35	Warwick et George (1980)
Embouchure Gironde, France, st. B15 (AFDW)	0,022	0,103	4,63	Bachelet (1981)
Embouchure Gironde, France, st. B16 (AFDW)	0,618	1,834	2,97	Bachelet (1981)
Embouchure Gironde, France, st. B35 (AFDW)	0,749	1,583	2,11	Bachelet (1981)
Embouchure Gironde, France, st. B46 (AFDW)	2,486	10,484	4,22	Bachelet (1981)
Embouchure Gironde, France, st. B54 (AFDW)	0,135	0,532	3,92	Bachelet (1981)
Baie de Morlaix, France, 77/78 (DW)	0,154	0,262	1,70	Dauvin (1984)
Baie de Morlaix, France, 78/79 (DW)	0,109	0,311	2,85	Dauvin (1984)
Baie de Morlaix, France, 79/80 (DW)	1,095	2,507	2,29	Dauvin (1984)
Baie de Morlaix, France, 80/81 (DW)	1,966	3,854	1,96	Dauvin (1984)
Baie de Morlaix, France, 81/82 (DW)	0,543	0,939	1,73	Dauvin (1984)
Baie de Kiel, Allemagne (WW)	1,964	3,928	1,35	
	à	à	à	
Embouchure Gironde, France, moyenne (AFDW)	48,571	107,143	3,36	Rainer (1985)
La Salie, France (AFDW)	4,437	7,308	1,65	cette étude
	0,813	2,336	2,87	cette étude

leur maintien en réponse aux contraintes de l'environnement, les stratégies r comportent une proportion plus élevée de cohortes jeunes que les stratégies K. Aussi, une sélection de type opportuniste conduit-elle à une augmentation de la productivité (Barbault, 1981).

Cette variabilité se retrouve également au niveau du territoire occupé par une population ainsi que l'attestent les résultats provenant de stations relativement proches échantillonnées simultanément. C'est le cas des données fournies par Bachelet (1981), toujours pour cette même zone de Cordouan (voir aussi Menesguen, 1980). Elle est la marque de différences de structure démographique à une échelle très réduite, disparités qui peuvent s'expliquer par une dispersion spatiale différentielle des classes de taille (essentiellement sous l'effet d'une compétition intraspécifique ou de la prédation) ou bien par une diversité des conditions de milieu (mosaïque de microbiotopes possédant des caractéristiques physiques et chimiques distinctes).

Enfin, l'inégalité des valeurs obtenues à Cordouan en 1977-78 (cette étude) et en 1980 (Bachelet, 1981) — observation que l'on peut d'ailleurs faire dans tous les travaux qui comportent l'échantillonnage d'un même secteur durant plusieurs années (par exemple Dauvin, 1984, pour cette espèce) — est due à la variabilité dans le temps dont peut faire preuve une même population.

Le caractère général de cette plasticité démographique pose le problème des mécanismes mis en jeu et du degré d'une éventuelle séparation des populations. On peut notamment se demander dans quelle mesure elle possède un support génétique. En effet, on sait que les milieux hétérogènes ont tendance à favoriser la variabilité génétique (qui privilégie elle-même les espèces opportunistes) plutôt que la spéciation (Lamotte, Générmont, 1983). Le polymorphisme démographique qui caractérise les organismes soumis aux conditions d'un environnement changeant pourrait donc s'accompagner d'un certain polymorphisme génétique (polygénotypisme) de la population. Dans le cas présent, on peut supposer *a priori* qu'il n'y a pas d'isolement reproductif entre les deux populations malgré la distance qui sépare les localités. Un « pool » larvaire commun doit exister car cette espèce possède des larves planctoniques qui assurent sa dispersion et l'on se trouve dans un environnement à fort hydrodynamisme. En fait, comme cela a été montré chez certains invertébrés, *Mytilus edulis* notamment, ces deux conditions ne sont pas suffisantes pour entraîner la présence systématique de populations génétiquement homogènes. D'autres éléments tels que la sélection naturelle dans le cas d'un milieu très hétérogène (Gartner-Kepkay *et al.*, 1983) et, éventuellement, le comportement larvaire (ou adulte) interviendraient pour maintenir une plus ou moins grande séparation des populations dans certains groupes zoologiques (Burton, Feldman, 1982).

Une autre conséquence de cette variabilité est de rendre illusoire toute tentative d'attribution de caractères stricts tels que longévité, productivité ou stratégie démographique à une population ou, à plus forte raison, à une espèce. Il s'ensuit que l'utilisation d'une relation sensiblement constante liant plus ou moins directement longévité et productivité n'est théori-

quement envisageable qu'à l'échelle de la cohorte (Levêque *et al.*, 1977; Lamotte, Meyer, 1978; Robertson, 1979; Warwick, 1980). En ce qui concerne les stratégies démographiques, cette variabilité correspond au fait qu'une population peut « glisser le long du continuum r-K ». En fonction des conditions de milieu, il existe une optimisation du partage de l'énergie disponible entre les différents besoins fondamentaux des organismes (Barbault, 1981). Elle se traduit par une variabilité de la structure démographique et, par conséquent, de la productivité.

Malgré ces réserves, on peut admettre que, de façon générale, une faible production et une forte productivité sont les éléments d'une réponse adaptative à la variabilité et à l'imprévisibilité de l'environnement. Cette situation est sans doute celle de la population de La Salie, objet initial de cette étude. De ce point de vue, les valeurs obtenues ici complètent les caractéristiques structurales de ce secteur déjà mises en évidence par l'examen des associations de mollusques bivalves pris comme modèles de la macrofaune endogée (Cornet, 1986). Dans cette étude, les faibles valeurs de la richesse spécifique et de la diversité, la dominance de quelques espèces (*Abra alba* notamment), la log-linéarité des distributions d'abondance spécifique ont été mises en relation avec les contraintes sévères exercées sur les peuplements benthiques de l'étage infralittoral par l'hydrodynamisme. Celui-ci provoque une instabilité sédimentaire se manifestant par des remises en suspension d'éléments fins pendant une grande partie de l'année mais pouvant aussi aller jusqu'à l'érosion périodique des fonds qui entraîne à son tour l'interruption du développement de la communauté avant qu'elle ait pu atteindre la maturité. Dans un tel contexte, seules les espèces capables de se reproduire rapidement pour coloniser l'espace disponible et susceptibles d'exploiter efficacement les ressources alimentaires présentes peuvent devenir dominantes. C'est le cas d'*Abra alba* du fait de sa longévité réduite, de sa période de reproduction très étalée dans le temps et de sa tolérance aux fortes concentrations en particules fines. Cette capacité adaptative élevée qui en fait une espèce pionnière (Glémarec, 1978; Dewarumez, 1979; Glémarec, Menesguen, 1980; Dauvin, 1984) explique probablement sa réussite dans les communautés infralittorales et l'éten- due de sa distribution géographique.

Remerciements

L'auteur adresse ses remerciements à Messieurs J. M. Bouchet, J. C. Sorbe, G. Bachelet et J. P. Lissalde pour leur aide sur le terrain et pour les discussions qui ont permis l'élaboration du manuscrit. Ce travail, qui s'insère dans l'ATP CNRS « Biologie des Populations », a fait l'objet d'une communication lors de la Journée d'Océanographie Côtière organisée à Bordeaux par le CNRS et l'Université de Bordeaux I le 16 novembre 1984.

RÉFÉRENCES

- Ansell A. D., 1974. Seasonal changes in biochemical composition of the bivalve *Abra alba* from the Clyde sea area, *Mar. Biol.*, 25, 1, 13-20.

- Arntz W.F., 1971. Biomass und Produktion des Makrobenthos in den tieferen Teilen der Kieler Bucht im Jahr 1968, *Kiel. Meeresforsch.*, **27**, 36-72.
- Bachelet G., 1981. Étude d'impact des travaux de dragages sur le milieu biologique de l'embouchure de la Gironde (avril-octobre 1980), *Rapport Contrat A.D.E.R.A.-Port Autonome de Bordeaux*, 59 p.
- Bachelet G., 1982. Quelques problèmes liés à l'estimation de la production secondaire. Cas des bivalves *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*, *Oceanol. Acta*, **5**, 4, 421-431.
- Bachelet G., 1985. Influence de la maille de tamisage sur les estimations d'abondance des stades juvéniles du macrobenthos marin, *C. R. Acad. Sci.*, **305**, 19, 791-798.
- Bachelet G., Cornet M., 1981. Données sur le cycle biologique d'*Abra alba* (Mollusque bivalve) dans la zone sud-Gascogne, *Ann. Inst. Océanogr.*, **57**, 2, 111-123.
- Barbault R., 1981. *Écologie des populations et des peuplements*, Masson, Paris, 200 p.
- Benke A.C., 1979. A modification of the Hynes method for estimating secondary production with particular significance for multivoltine populations, *Limnol. Oceanogr.*, **24**, 168-171.
- Bhattacharya C.G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into gaussian components, *Biometrics*, **23**, 1, 115-135.
- Bouchet J.M., Bachelet G., Cornet M., Lissalde J.P., Sorbe J.C., Amoureux L., 1983. Évolution des peuplements des fonds côtiers au large du bassin d'Arcachon, *Actes 17^e Symposium Européen de Biologie Marine, Brest, 27 septembre-1^{er} octobre 1982*, *Oceanol. Acta, vol. spec.*, n° 4, 39-43.
- Boysen-Jensen P., 1919. Valuation of the Limfjord. 1. Studies on the fish-food in the Limfjord 1909-1917, its quantity, variation, and annual production, *Rep. Dan. Biol. Stn.*, **26**, 1-44.
- Burton R.S., Feldman M.W., 1982. Population genetics of coastal and estuarine invertebrates: does larval behavior influence population structure?, in: *Estuarine comparisons*, edited by V.S. Kennedy, Academic Press, New York, 537-551.
- Carrasco F.D., Arcos D.F., 1984. Life history and production of a cold temperate population of a sublittoral amphipod *Ampelisca araucana*, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **14**, 2-3, 245-252.
- Cassie R.M., 1954. Some uses of probability paper in the analysis of size-frequency distributions, *Austr. J. Mar. Freshwat. Res.*, **5**, 3, 513-522.
- Castaing P., 1981. Le transfert à l'océan des suspensions estuariennes. Cas de la Gironde, *Thèse Doct. Sci., Univ. Bordeaux I*, 530 p.
- Cornet M., 1985. Recherches sur l'écologie des mollusques bivalves du plateau continental sud-Gascogne, *Ann. Inst. Océanogr.*, **61**, 1, 59-74.
- Cornet M., 1986. Évolution des paramètres de structure des populations de mollusques bivalves des fonds à *Abra alba* au large du bassin d'Arcachon, *Vie Milieu*, **36**, 1, 15-25.
- Cornet M., Lissalde J.P., Bouchet J.M., Sorbe J.C., Amoureux L., 1983. Données qualitatives sur le benthos et le suprabenthos d'un transect du plateau continental sud-Gascogne, *Cah. Biol. Mar.*, **24**, 1, 69-84.
- Crisp D.J., 1971. Energy flow measurements, in: *Methods for the study of marine benthos*, edited by N.A. Holme and A.D. McIntyre, IBP Handbook n° 16, Blackwell, Oxford, 197-279.
- Daget J., 1976. *Les modèles mathématiques en écologie*, Masson, Paris, 172 p.
- Dauvin J.C., 1984. Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la Baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz, *Thèse Doct. Sci., Univ. Pierre-et-Marie-Curie, Paris VI*, 468 p.
- Dewarumez J.M., 1979. Étude biologique d'*Abra alba*, Wood (mollusque lamellibranche) du littoral de la mer du Nord, *Thèse 3^e Cycle, Univ. Sci. Tech. Lille*, 139 p.
- Gartner-Kepkay K.E., Zouros E., Dickie L.M., Freeman K.R., 1983. Genetic differentiation in the face of gene flow: a study of mussel populations from a single Nova Scotian embayment, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **40**, 443-451.
- Glémarec M., 1978. Problèmes d'écologie dynamique et de succession en baie de Concarneau, *Vie Milieu*, **28**, 1, 1-20.
- Glémarec M., Menesguen A., 1980. Functioning of a muddy sand ecosystem: seasonal fluctuations of different trophic levels of the dominant macrofauna species, in: *Marine benthic dynamics*, edited by K.R. Tenore and B.C. Coull, Belle W. Baruch Libr. Mar. Sci., **11**, 49-67.
- Hily C., 1976. Écologie benthique des pertuis charentais, *Thèse 3^e Cycle, Univ. Bretagne Occidentale*, 236 p.
- Hynes H.B.N., 1961. The invertebrate fauna of a Welsh mountain stream, *Arch. Hydrobiol.*, **57**, 344-388.
- Hynes H.B.N., Coleman M.H., 1968. A simple method for assessing the annual production of stream benthos, *Limnol. Oceanogr.*, **13**, 569-573.
- Jouanneau J.M., 1982. Matières en suspension et oligo-éléments métalliques dans le système estuarien girondin : comportement et flux, *Thèse Doct. Sci., Univ. Bordeaux I*, 150 p.
- Kuipers B.R., de Wilde P.A.W., Creutzberg F., 1981. Energy flow in a tidal flat ecosystem, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **5**, 129-138.
- Lamotte M., Gènermont J., 1983. Variation intraspécifique ou plurispécificité, deux stratégies de réponse à l'hétérogénéité du milieu, in: *Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique*, Colloq. Inter. CNRS n° 330, CNRS Éd., 295-301.
- Lamotte M., Meyer J.A., 1978. Utilisation des taux de renouvellement P/B dans l'analyse du fonctionnement énergétique des écosystèmes, *C. R. Acad. Sci.*, **286**, 19, 1387-1389.
- Lapchin L., Neveu A., 1980a. The production of benthic invertebrates: comparison of different methods. I. Theoretical populations, *Acta Oecol., Oecol. Gen.*, **1**, 3, 307-322.
- Lapchin L., Neveu A., 1980b. The production of benthic invertebrates: comparison of different methods. II. Application to the benthos of the Nivelle river (Pyénées-Atlantiques, France), *Acta Oecol., Oecol. Gen.*, **1**, 4, 359-372.
- Lévêque C., Durand J.R., Ecoutin J.M., 1977. Relation entre le rapport P/B et la longévité des organismes, *Cah. ORSTOM, Hydrobiol.*, **11**, 17-31.
- Lubet P., 1976. Écophysiologie de la reproduction chez les mollusques lamellibranches, *Haliotis*, **7**, 49-55.
- Lubet P., 1981. Action de la température sur le cycle de reproduction des Lamellibranches, *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **106**, 3, 283-292.
- Lucas A., 1982. Remarques sur les rendements de production chez les bivalves marins, *Haliotis*, **12**, 47-60.
- Maslin J.L., Patee E., 1981. The production of the benthos of a small stream: its assessment by the method of Hynes, Coleman and Hamilton, *Arch. Hydrobiol.*, **92**, 3, 321-345.
- Massé H., 1968. Sur la productivité des peuplements marins benthiques, *Cah. Biol. Mar.*, **9**, 4, 363-372.
- Menesguen A., 1980. La macrofaune benthique de la baie de Concarneau : peuplements, dynamique de populations, prédation exercée par les poissons, *Thèse 3^e Cycle, Univ. Bretagne Occidentale*, 127 p.
- Möller P., Rosenberg R., 1983. Recruitment, abundance and production of *Mya arenaria* and *Cardium edule* in marine shallow waters, western Sweden, *Ophelia*, **22**, 1, 33-55.
- Muus K., 1973. Settling, growth and mortality of young bivalves in the Oresund, *Ophelia*, **12**, 1-2, 79-116.
- Nott P.L., 1980. Reproduction in *Abra alba* (Wood) and *Abra tenuis* (Montagu) (Tellinacea: Scrobiculariidae), *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **60**, 2, 465-479.
- Phillipson J., 1981. Bioenergetics option and phylogeny, in: *Physiological ecology. An evolutionary approach to resource use*, edited by C. Townsend and P. Calow, Blackwell, Oxford-London, 20-40.
- Probert P.K., 1984. Disturbance, sediment stability, and trophic structure of soft-bottom communities, *J. Mar. Res.*, **42**, 893-921.
- Rainer S.F., 1985. Population dynamics and production of the bivalve *Abra alba* and implications for fisheries production, *Mar. Biol.*, **85**, 3, 253-262.
- Rees H.L., 1984. A note on mesh selection and sampling efficiency in benthic studies, *Mar. Pollut. Bull.*, **15**, 6, 225-229.
- Robertson A.I., 1979. The relationship between annual production: biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos, *Oecologia (Berl.)*, **38**, 193-202.
- Sorbe J.C., 1984. Contribution à la connaissance des peuplements suprabenthiques néritiques sud-Gascogne, *Thèse Doct. Sci., Univ. Bordeaux I*, 265 p.
- Warwick R.M., 1980. Population dynamics and secondary production of benthos, in *Marine benthic dynamics*, edited by K.R. Tenore and B.C. Coull, Belle W. Baruch Libr. Mar. Sci., **11**, 1-24.
- Warwick R.M., George C.L., 1980. Annual macrofauna production in an *Abra* community, in: *Problems of an industrialized embayment: Swansea Bay*, Pergamon Press, Oxford, 517-538.
- Waters T.F., 1977. Secondary production in Inland Waters, *Adv. Ecol. Res.*, **10**, 91-164.
- Waters T.F., 1979. Influence of benthos life history upon estimation of secondary production, *J. Fish. Res. Board Canada*, **36**, 1425-1430.
- Wildish D.J., Peer D., 1981. Methods for estimating secondary production in marine Amphipoda, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **38**, 1019-1026.