

Quelques problèmes liés à l'estimation de la production secondaire.

Cas des bivalves *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*

Production secondaire
Bivalves
Estuaire
Macoma balthica
Scrobicularia plana

Secondary production
Bivalves
Estuary
Macoma balthica
Scrobicularia plana

G. Bachelet
Institut de Biologie marine, Université de Bordeaux I,
33120 Arcachon, France.

Reçu le 11/1/82, révisé le 29/4/82, accepté le 11/5/82.

RÉSUMÉ

La production annuelle totale (P), somme de la production somatique (P_g) et de la production gonadique (P_r), a été évaluée pour diverses populations des bivalves *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*, espèces caractéristiques des communautés estuariennes intertidales des mers européennes. Les populations étudiées sont localisées dans l'estuaire de la Gironde (3 stations à *M. balthica* et *S. plana*) et le Bassin d'Arcachon (1 station à *S. plana*). La production totale des trois populations de *M. balthica* est comprise entre 0.71 et 3.24 g de poids sec sans cendres/m²/an ($P/\bar{B} = 0,60$ à 1,95). Les quatre populations de *S. plana*, où se sont produits de forts recrutements et dans lesquelles interviennent des stratégies démographiques différentes, ont des productions très variables ($P = 0,62$ à 25,21 g/m²/an; $P/\bar{B} = 0,76$ à 5,69).

Ces résultats ont servi de base à une discussion sur certains problèmes rencontrés dans l'estimation de la production secondaire : 1) méthodes de calcul : les deux méthodes utilisées pour le calcul de la production somatique (courbe d'Allen et méthode de la somme des pertes) conduisent à des résultats concordants; 2) prise en compte de la production gonadique : P_r représente une proportion importante de la production totale (8 à 35 % pour *M. balthica*, 48 % pour *S. plana*) et ne peut donc être ignorée dans les estimations de production; 3) utilisation du rapport P/\bar{B} : pour plusieurs populations d'une espèce donnée, les valeurs de production et du rapport P/\bar{B} peuvent être très variables selon l'habitat, le nombre de classes d'âge et, surtout, l'importance relative de chaque cohorte. L'interprétation des diverses valeurs obtenues (P , P_g , P/\bar{B}) est subordonnée à une bonne connaissance du cycle biologique des espèces et de l'historique des populations, ce qui nécessite une utilisation prudente du rapport P/\bar{B} pour la prédiction des valeurs de P_g et de P .

Oceanol. Acta, 1982, 5, 4, 421-431.

ABSTRACT

Some problems related to secondary production estimates. Example of the bivalves *Macoma balthica* and *Scrobicularia plana*

Total annual production (P), computed as the sum of somatic production (P_g) and gonadal production (P_r), was estimated for different populations of the bivalves *Macoma balthica* and *Scrobicularia plana*, characteristic species of the intertidal estuarine communities in the European seas. The populations studied were located in the Gironde estuary (three stations with *M. balthica* and *S. plana*) and in the Arcachon Bay (one station with *S. plana*). Total production in the three *M. balthica* populations amounted to 0.71-3.24 g ash-free dry weight/m²/year ($P/\bar{B} = 0.60-1.95$). The four *S. plana* populations, characterized by high recruitment and the existence of different demographic patterns had varied production values ($P = 0.62-25.21$ g ADW/m²/year; $P/\bar{B} = 0.76-5.69$).

These results serve as a basis for a discussion on some problems encountered in secondary production estimates : 1) computing methods : the two methods used for computing somatic production (Allen's curve and removal-summation method) give close estimates; 2) incorporation of gonadal production in total production : P_g represents an important percentage of P (from 8 to 35 % for *M. balthica*, 48 % for *S. plana*) and thus cannot be ignored in production estimates; 3) use of P/\bar{B} ratio : for several populations of a given species, annual productions and P/\bar{B} ratios may cover a large range of values according to habitat, number of age classes, and — above all — the relative importance of each cohort. The different values obtained for P , P_g and P/\bar{B} cannot be interpreted without a sound knowledge of life histories, and this implies a prudent use of P/\bar{B} ratios for predicting P_g and P values.

Oceanol. Acta, 1982, 5, 4, 421-431.

INTRODUCTION

L'estimation de la productivité d'une espèce au sein d'un réseau trophique constitue un moyen d'évaluation de l'importance de cette espèce vis-à-vis de la structure et du fonctionnement de l'écosystème auquel elle appartient. Les milieux estuariens et lagunaires, écosystèmes originaux assurant, par leur situation géographique, la continuité entre divers écosystèmes (marin, limnique, terrestre) représentent des zones à productivité biologique élevée (Wolff, 1979) dans lesquelles les peuplements d'invertébrés des vasières intertidales assurent une part importante des transferts énergétiques au niveau de l'interface eau-sédiment. Parmi ces peuplements, les populations des bivalves *Macoma balthica* (Linné, 1758) et *Scrobicularia plana* (da Costa, 1778) constituent des éléments typiques, par leur constance et leur abondance, des communautés estuariennes de la façade atlantique du continent européen. L'estimation de leur productivité dans diverses populations localisées dans l'estuaire de la Gironde et le Bassin d'Arcachon, représente, hormis les travaux de Labourg et Lasserre (1980) sur des populations de *Cerastoderma glaucum* dans des lagunes aménagées proches d'Arcachon, la première approche énergétique réalisée dans ces milieux, au niveau macrobenthique. Outre son intérêt local, cette étude a été entreprise afin d'illustrer certains problèmes liés à l'estimation de la production secondaire dans des populations d'invertébrés benthiques marins.

En premier lieu, il était intéressant de savoir si, pour plusieurs populations d'une espèce donnée, échantillonnées en diverses stations géographiquement peu éloignées, dans lesquelles la vitesse de croissance, la période de reproduction et le nombre de classes d'âge sont connus (Bachelet, 1980; 1981), une fourchette de valeurs homogènes pour la production de matière organique pouvait être obtenue, permettant d'évaluer *a priori* la production P d'une population connaissant sa biomasse moyenne \bar{B} et une valeur approximative du taux de renouvellement de la biomasse (rapport P/\bar{B}). Les méthodes de calcul de la production étant, d'autre part, variables selon les auteurs, les calculs ont été effectués en utilisant deux méthodes parmi les plus couramment employées (courbe d'Allen, somme des per-

tes) et conduisant théoriquement à des valeurs identiques (Crisp, 1971), afin d'obtenir des valeurs moyennes.

Enfin, si diverses valeurs de production ont déjà été répertoriées pour des populations de *M. balthica* (Burke, Mann, 1974; Chambers, Milne, 1975; Warwick, Price, 1975; Worthmann, 1976; Ostrowski, 1976; Wolff, de Wolf, 1977) et de *S. plana* (Hughes, 1970 *b*; Warwick, Price, 1975; Mayère, 1979), elles n'englobent généralement, à l'exception des données de Hughes (1970 *b*) que la production somatique. Or, d'après Bayne (1976), la production de gamètes chez les bivalves représente, selon l'âge, 8 à 94 % de la production totale d'une population. Une meilleure évaluation du rôle énergétique d'une population est donc constituée par la somme des productions somatique et gonadique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Prélèvement et traitement des échantillons

Les populations de *Macoma balthica* ont été échantillonnées en 3 stations situées sur la rive gauche de l'estuaire aval de la Gironde, les sites 1, 2 (Le Verdon) et 3 constituant les limites d'extension, respectivement aval et amont, de l'espèce dans l'estuaire (fig. 1). Les stations 2 et 3 sont localisées au niveau moyen des basses mers, la station 1 est située plus haut sur l'estran, à 500 m environ de la station 2, au fond d'une anse sablo-vaseuse. L'échantillonnage des *S. plana* a été réalisé aux mêmes stations de l'estuaire, ainsi que dans une quatrième station, localisée sur le « crassat » de l'Aiguillon dans le Bassin d'Arcachon (fig. 1), à un niveau hypsométrique voisin de celui de la station 1.

Les caractéristiques granulométriques du sédiment en ces différents sites ont été décrites par ailleurs (Bachelet, 1980; 1981).

L'échantillonnage, réalisé selon un rythme mensuel ou bimestriel, sur une période d'une année (de février 1977 à février 1978 dans l'estuaire de la Gironde, de janvier 1977 à janvier 1978 à Arcachon), a été effectué par des prélèvements de sédiment sur une surface de 0,25 m², tamisés sur une maille de 1 mm. Les individus ramenés au laboratoire ont été mesurés au 1/10 mm près selon

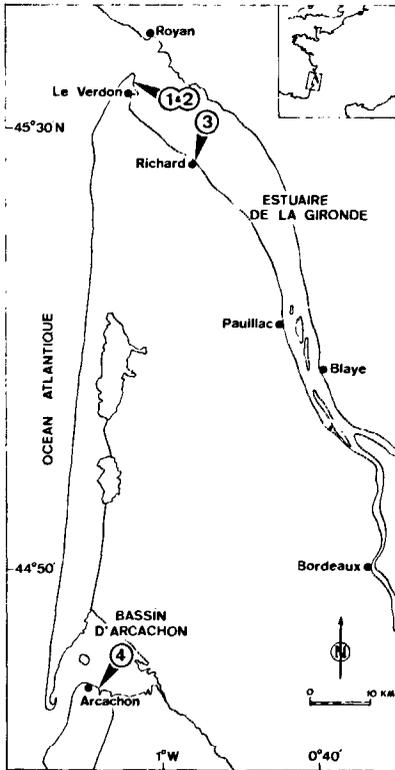


Figure 1
Localisation des quatre stations d'échantillonnage.
Location of the four sampling stations.

l'axe antéro-postérieur de la coquille et pesés par classe millimétrique à chaque date d'échantillonnage. Les biomasses obtenues après décalcification dans des bains renouvelés d'une solution d'acide chlorhydrique à 10 %, et passage à l'étuve à 80 °C jusqu'à poids constants puis calcination à 600 °C pendant 2 heures, correspondent à des poids secs sans cendres.

La séparation des classes d'âge a été effectuée par comptage des stries annuelles d'interruption hivernale de croissance, seule méthode utilisable chez les deux espèces étudiées en raison de l'imbrication des différentes classes d'âge sur l'échelle des tailles (Bachelet, 1980; 1981).

Méthodes de calcul

La production somatique (P_g selon la terminologie de l'I.B.P.; Petruszewicz, 1967) de chaque population a été estimée d'après deux méthodes différentes, selon un raisonnement fondé sur la quantité de matière organique, soit ajoutée à la population durant un intervalle de temps donné, soit éliminée de la population durant le même intervalle.

La première méthode repose sur la somme des accroissements pondéraux résultant de la croissance individuelle. Pour une classe d'âge i , dont les individus aux temps t et $t + \Delta t$ sont en nombre N_t et $N_{t+\Delta t}$ et ont un poids moyen individuel w_t et $w_{t+\Delta t}$, l'intégration algébrique de la courbe d'Allen (effectifs en fonction du poids moyen individuel) donne

$$P_{g_i} = \frac{1}{2} (N_t + N_{t+\Delta t}) (w_{t+\Delta t} - w_t),$$

soit

$$P_{g_i} = \bar{N}_i \cdot \Delta w_i,$$

où \bar{N}_i est le nombre moyen d'individus de la classe d'âge i et Δw_i la variation (positive ou négative) du poids moyen individuel entre deux échantillonnages successifs. Les stocks appartenant à chaque classe d'âge étant considérés comme des populations isolées, la production somatique annuelle d'une population constituée de n classes d'âge est, selon cette méthode,

$$P_{g_1} = \sum_{i=1}^{i=n} \sum_{t=0}^{t=1} \bar{N}_i \cdot \Delta w_i.$$

Dans la méthode de la somme des pertes (Boysen-Jensen, 1919), la production somatique d'une population durant un intervalle Δt est égale à l'accroissement pondéral du stock survivant (ΔB) augmenté de la production du stock des disparus, perdus par mortalité ou émigration (E , élimination) soit

$$P_{g_2} = \Delta B + E,$$

avec

$$\Delta B = B_{t+\Delta t} - B_t = \sum_{i=1}^{i=n} N_{t+\Delta t} \cdot w_{t+\Delta t} - \sum_{i=1}^{i=n} N_t \cdot w_t.$$

L'élimination suit, pour une classe d'âge i , l'équation

$$E_i = \frac{1}{2} (N_t - N_{t+\Delta t}) (w_t + w_{t+\Delta t}) = \Delta N_i \cdot \bar{w}_i,$$

et, pour une population de n classes d'âge,

$$E = \sum_{i=1}^{i=n} \sum_{t=0}^{t=1} \Delta N_i \cdot \bar{w}_i.$$

Bien que la croissance individuelle et donc la production somatique ne soient probablement pas entièrement inhibées durant les phases reproductrices, une valeur approchée de la production gonadique (P_r) peut être estimée à partir de la perte de poids par les populations durant les périodes de reproduction des espèces.

La production totale annuelle d'une population a donc été estimée par

$$P = P_g + P_r$$

et exprimée en grammes (poids sec sans cendres)/m²/an.

RÉSULTATS

Production des populations de *Macoma balthica*

Dans les trois stations prospectées sur les vasières de l'estuaire de la Gironde, le recrutement s'est effectué en faible intensité durant la période d'étude; la densité maximale de jeunes a été notée à la station 3 en août, avec seulement 148 individus/m². Le reste des populations était composé d'un effectif relativement stable dans le temps, où six classes d'âge étaient présentes au début de la période d'échantillonnage (fig. 2). Les effectifs assez importants des classes 1+ à 4+, notamment de la classe 2+ dont la densité a fluctué entre 80 et 200 individus/m² à la station 1, suggèrent que les ins-

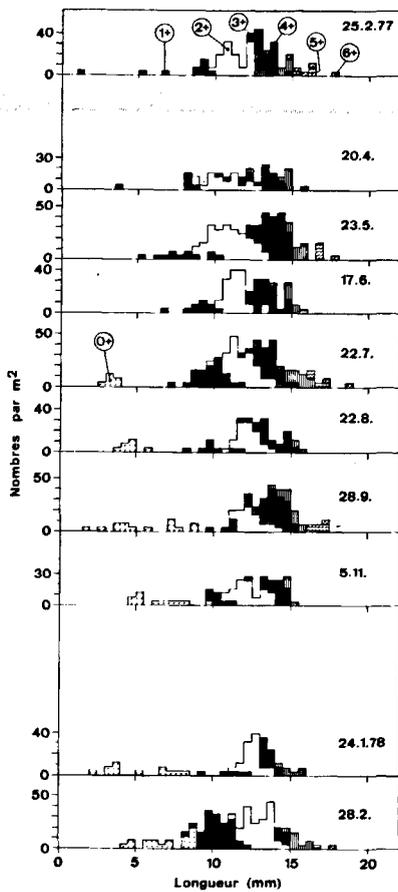


Figure 2

Histogrammes de fréquence des tailles (classes de 0,5 mm de longueur) pour la population de *Macoma balthica* échantillonnée à la station 1 entre février 1977 et février 1978.

Size-frequency histograms (0.5 mm length groups) for the *Macoma balthica* population sampled at station 1 from February 1977 to February 1978.

tallations de naissain sont habituellement plus massives et que l'année 1977 a constitué une mauvaise année sur le plan du recrutement pour *M. balthica*.

Les calculs de production ont été effectués sans tenir compte des classes les plus âgées (6/7+), faiblement représentées dans les échantillons. Les deux méthodes de calcul employées donnent des valeurs de production somatique sensiblement égales pour les populations des stations 1 et 2 (écarts de 0,2 et 7,7 % par rapport aux plus fortes valeurs), différant davantage à la station 3 (écart de 42,2 %) (tableau 1). La combinaison des deux méthodes donne une production somatique moyenne relativement élevée à la station 1 (2,10 g/m²/an), mais avec un faible rapport P_g/\bar{B} (0,39) en raison d'une biomasse moyenne élevée. Les populations des deux autres stations, dont la vitesse de croissance est significativement inférieure à celle de la station 1 (Bachelet, 1980), présentent une production somatique et un rapport P_g/\bar{B} voisins : 0,83 g/m²/an ($P_g/\bar{B} = 1,36$) à la station 2, 0,65 g/m²/an ($P_g/\bar{B} = 1,18$) à la station 3.

La production gonadique a été calculée durant les intervalles de temps correspondant aux périodes de ponte de l'espèce (Bachelet, 1980) où a été notée une diminution du poids moyen individuel, c'est-à-dire entre les prélèvements de juin et d'août et de septembre à novembre

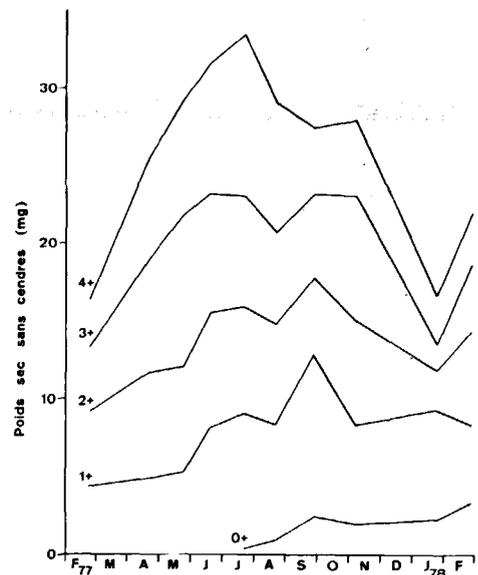


Figure 3

Évolution saisonnière du poids sec sans cendres des classes d'âge 0+ à 4+ de la population de *Macoma balthica* de la station 1.
Seasonal evolution of the ash-free dry weight of the 0+ to 4+ age classes for the *Macoma balthica* population from station 1.

(fig. 3). La perte de biomasse relevée pour certaines classes d'âge entre novembre et janvier ne peut être corrélée avec les phénomènes reproducteurs et doit être attribuée à une consommation hivernale des ressources énergétiques, d'où sa comptabilisation en tant que production somatique négative. Un faible effort de reproduction à la station 3 ($P_r = 0,06$ g/m²/an) influe peu sur la valeur de la production totale de cette population ($P = 0,71$ g/m²/an). Par contre, dans les populations des stations 1 et 2, la production gonadique atteint 1,14 et 0,36 g/m²/an, entraînant un net accroissement de production par rapport à P_g et des rapports P/\bar{B} de 0,60 et 1,95 respectivement.

Production des populations de *Scrobicularia plana*

A l'inverse de l'espèce précédente, le recrutement observé durant la période d'échantillonnage a été important dans les quatre populations étudiées de *S. plana*. Les premières recrues sont apparues au printemps et en été, à des périodes différentes selon les stations : avril (stations 1 et 4), mai (station 3), juillet (station 2). Trois phases successives d'installation des larves ont pu être mises en évidence (Bachelet, 1981), les deux dernières, apparues dans les prélèvements benthiques en juin-juillet puis en septembre, constituant deux cohortes bien distinctes (fig. 4). Les densités maximales de recrues atteignaient 174 (station 3) à 1 780 ind./m² (station 4) à la fin de l'été.

L'évolution comparée des densités des jeunes de l'année et des adultes (individus âgés d'un an et plus) suggère une dynamique des populations fondamentalement différente dans chaque population étudiée (fig. 5).

La station 2 supportait une population à structure simple, composée uniquement d'individus du groupe 0+ qui, après avoir atteint leur maxima numérique à l'automne, disparurent totalement durant leur premier

Tableau 1

Détail des estimations de production annuelle par toutes les classes d'âge de *Macoma balthica* aux 3 stations d'échantillonnage. Les calculs ont été réalisés selon deux méthodes (1, courbe d'Allen et 2, somme des pertes), auxquelles se réfèrent les indices. E = élimination; \bar{P}_g et \bar{P} = moyennes des productions somatique et totale calculées selon les deux méthodes. Unités : productions en g (poids sec sans cendres) /m²/an, rapports P/B en année⁻¹.

Summary of annual production estimates by all age classes of *Macoma balthica* at the 3 sampling stations. Computations performed according to two methods (1, Allen's curve and 2, removal-summation method), to which the indices refer. E = elimination; \bar{P}_g and \bar{P} = means of the somatic and total productions computed according to both methods. Units : production in g (ash-free dry weight) /m²/year, P/B ratios in year⁻¹.

Stations	Biomasse annuelle moyenne \bar{B}	Classes d'âge	Production somatique (P_g)		Production gonadique P_r	Production totale (P)		
			méthode 2	méthode 1		méthode 1		
			E	P_{g1}	$P_1 = P_{g1} + P_r$			
1	5,403	0+	- 0,101	0,136	-	0,136		
		1+	- 1,008	0,111	0,169	0,280		
		2+	- 0,622	0,765	0,403	1,168		
		3+	1,996	0,739	0,279	1,018		
		4+	0,090	0,333	0,164	0,497		
		5+	0,159	0,013	0,124	0,137		
		Total	0,515	2,097	1,140	3,237		
					$\Delta B = 1,587$			
					$P_{g2} = 2,102$			
					$\bar{P}_g = 2,099; \bar{P}_g/\bar{B} = 0,39$	$\bar{P} = 3,239; \bar{P}/\bar{B} = 0,60$		
2	0,611	0+	0,006	0,150	-	0,150		
		1+	- 0,266	0,139	0,145	0,284		
		2+	0,724	0,426	0,152	0,578		
		3+	0,026	0,085	0,062	1,146		
		Total	0,490	0,799	0,359	1,158		
					$\Delta B = 0,376$			
			$P_{g2} = 0,868$					
			$\bar{P}_g = 0,832; \bar{P}_g/\bar{B} = 1,36$	$\bar{P} = 1,192; \bar{P}/\bar{B} = 1,95$				
3	0,556	0+	0,052	0,100	-	0,100		
		1+	0,132	0,076	0,011	0,087		
		2+	0,122	0,064	0,000	0,064		
		3+	0,069	0,070	0,023	0,093		
		4+	0,305	0,105	0,019	0,124		
		5+	0,079	0,064	0,003	0,067		
		Total	0,758	0,479	0,056	0,535		
					$\Delta B = 0,071$			
					$P_{g2} = 0,829$			
					$\bar{P}_g = 0,654; \bar{P}_g/\bar{B} = 1,18$	$\bar{P} = 0,710; \bar{P}/\bar{B} = 1,28$		

hiver. La partie inférieure de la zone intertidale du Verdon, où se situe cette population, est constituée sur une trentaine de centimètres d'épaisseur d'un sable vaseux très fluide et instable qui ne permet pas le maintien d'individus adultes, et où peut seulement subsister une population de juvéniles à effectif modéré, provenant de larves issues de populations d'adultes localisées plus haut sur l'estran.

Les stations 3 (phare de Richard) et 4 (Arcachon) ont présenté une évolution similaire des populations de jeunes et d'adultes, bien que la biomasse moyenne fût plus importante à la station 4. Les stocks d'adultes diminuèrent régulièrement sans être renouvelés par les populations de juvéniles qui, après un effectif maximal en août, chutèrent rapidement jusqu'en novembre. Les populations durant l'hiver 1977-1978 n'étaient plus que vestigiales.

A la station 1, le nombre de jeunes recrues a évolué inversement à la densité des adultes (fig. 4 et 5). D'un effectif stable, supérieur à 700 ind./m² jusqu'en juillet,

la population adulte chuta brusquement à partir du mois d'août pour une cause encore mal élucidée (la longévité maximale de 5 à 6 ans de cette espèce n'étant pas alors atteinte par la majorité de la population qui comprenait une forte classe 2+, l'idée d'une mortalité naturelle peut être écartée; diverses hypothèses peuvent être émises, parmi lesquelles la possibilité d'une mortalité accidentelle par pollution chimique qui, n'intéressant que les adultes, paraît cependant improbable; l'éventualité d'une exploitation par l'homme expliquerait la persistance des jeunes). Alors que le stock d'adultes subissait une réduction de 87 % de ses effectifs entre juillet et février suivant, celui des jeunes, qui atteignit sa densité maximale en août, au moment où les individus plus âgés commencèrent à disparaître, se maintint par la suite avec un effectif de 500 à 1 000 ind./m². Ce phénomène de persistance du groupe O+, concomitant à une réduction des effectifs d'adultes, pourrait s'expliquer par une diminution des interactions adultes-juvéniles, présentes dans les populations naturelles de mangeurs de dépôts (Woodin, 1976).

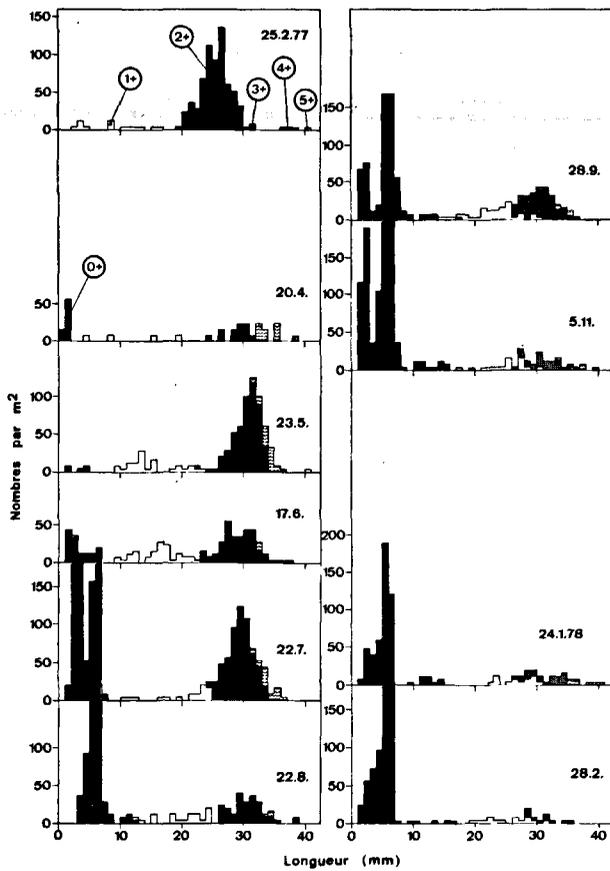


Figure 4
 Histogrammes de fréquence des tailles (classes de 1 mm de longueur) pour la population de *Scrobicularia plana* échantillonnée à la station 1 entre février 1977 et février 1978.
 Size-frequency histograms (1 mm length groups) of the *Scrobicularia plana* population sampled at station 1 from February 1977 to February 1978.

A des types de stratégie démographique aussi distincts ne peut correspondre qu'une extrême variabilité des valeurs de production somatique (tableau 2) qui s'échelonnent de - 0,72 (station 1) à 6,38 g/m²/an (station 4). Pour la station 1, les deux méthodes de calcul donnent des résultats sensiblement voisins, forte élimination et perte de biomasse s'équilibrant dans la première méthode et conduisant à une valeur proche de zéro, la seconde méthode menant à une valeur nettement négative. Cette production négative est attribuable à une chute de la biomasse individuelle ($\Delta w_i < 0$) relevée dans les classes d'âge 2+ et 3+ à partir de juin-juillet, qui amène les individus à un poids inférieur (classe 3+) ou égal (classe 2+) durant l'hiver 1977/1978 à celui qui était leur un an auparavant. Cet amaigrissement, dont les phénomènes reproducteurs ne sont pas seuls responsables et qui va à l'encontre d'une croissance linéaire continue observée pour ces classes d'âge (Bachelet, 1981), n'a pas été observé à Arcachon où, après la ponte, les mêmes classes d'âge ont repris leur développement pondéral (fig. 6). Cette reprise de croissance a permis dans cette localité de compenser sur le plan de la production somatique une élimination élevée, quoique de moitié inférieure à celle de la station 1. Les populations des stations 2 et 3 présentent quant à elles une production somatique faible, respectivement égale à 0,62 et 0,26 g/m²/an, avec, dans le cas de la sta-

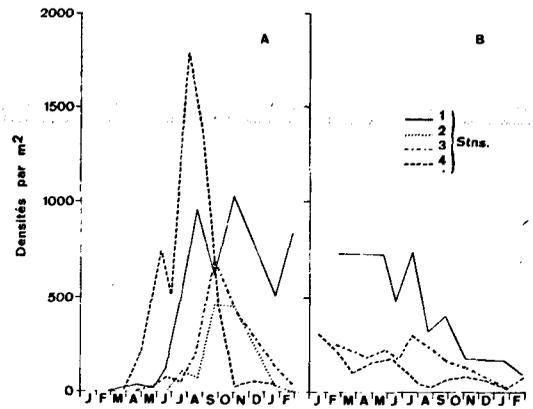


Figure 5
 Variations des densités de *Scrobicularia plana* aux quatre stations d'échantillonnage : A, jeunes (classe 0+); B, adultes (classes 1+ et plus).
 Variations in the densities of *Scrobicularia plana* in the four sampling stations : A, young (0+ class); B, adults (1+ and older classes).

tion 2, dont la population est mono-cohorte, un rapport P_g/\bar{B} de 5,69.

Durant l'année 1977, la reproduction s'est effectuée, chez *S. plana*, en deux phases principales : février/avril et juin/septembre dans l'estuaire de la Gironde, janvier/février puis mai/juin à Arcachon (Bachelet, 1981). A l'exception de la population de la station 2, constituée uniquement d'individus immatures, l'effort de reproduction s'est avéré extrêmement élevé dans les trois autres populations (tableau 2), ainsi qu'en témoignent les pertes de poids importantes des classes adultes durant les périodes de libération des gamètes, en particulier pendant la phase estivale représentant 90 % de la production gonadique (fig. 6). Malgré une production somatique négative, la production totale à la station 1

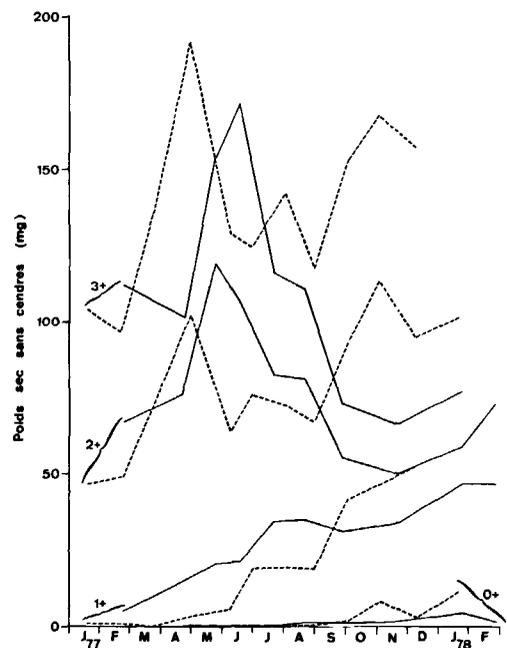


Figure 6
 Évolution saisonnière du poids sec sans cendres des classes d'âge 0+ à 3+ des populations de *Scrobicularia plana* des stations 1 (lignes continues) et 4 (tiretées).
 Seasonal evolution of the ash-free dry weight of the 0+ to 3+ age classes for the *Scrobicularia plana* populations from stations 1 (solid lines) and 4 (dashed lines).

Tableau 2

Détail des estimations de production annuelle par toutes les classes d'âge de *Scrobicularia plana* aux 4 stations d'échantillonnage. Voir légende du tableau 1 pour la signification des lettres et les unités.

Summary of annual production estimates by all age classes of *Scrobicularia plana* at the 4 sampling stations. See legend of Table 1 for letter meanings and units.

Stations	Biomasse annuelle moyenne \bar{B}	Classes d'âge	Production somatique (P_g)		Production gonadique P_r	Production totale (P)	
			méthode 2	méthode 1		méthode 1	
			E	P_{g1}		$P_1 = P_{g1} + P_r$	
1	33,075	0+	- 0,131	1,240	-	1,240	
		1+	0,589	2,922	0,443	3,365	
		2+	35,256	- 5,927	21,580	15,653	
		3+	1,588	0,497	3,908	4,405	
		Total	37,302	- 1,269	25,931	24,663	
			$\Delta B = - 37,476$				
			$P_{g2} = - 0,174$				
			$\bar{P}_g = - 0,721; \bar{P}_g/\bar{B} = - 0,02$			$\bar{P} = 25,210; \bar{P}/\bar{B} = 0,76$	
2	0,109	0+	0,604	0,630	-	0,630	
					$\Delta B = 0,006$		
					$P_{g2} = 0,610$		
			$\bar{P}_g = 0,620; \bar{P}_g/\bar{B} = 5,69$			$\bar{P} = 0,620; \bar{P}/\bar{B} = 5,69$	
3	1,601	0+	0,145	0,164	-	0,164	
		1+	0,537	0,464	0,539	1,003	
		2+	- 0,562	- 0,528	0,759	0,231	
		Total	0,120	0,099	1,299	1,398	
			$\Delta B = 0,302$				
			$P_{g2} = 0,422$				
			$\bar{P}_g = 0,261; \bar{P}_g/\bar{B} = 0,16$			$\bar{P} = 1,559; \bar{P}/\bar{B} = 0,97$	
4	9,649	0+	2,923	3,348	-	3,348	
		1+	2,220	2,428	0,058	2,486	
		2+	- 1,179	0,105	0,909	1,014	
		3+	4,139	0,207	4,650	4,856	
		4+	6,594	2,248	0,284	2,533	
		Total	14,696	8,336	5,901	14,237	
			$\Delta B = - 10,276$				
			$P_{g2} = 4,420$				
			$\bar{P}_g = 6,378; \bar{P}_g/\bar{B} = 0,66$			$\bar{P} = 12,279; \bar{P}/\bar{B} = 1,27$	

s'élève ainsi à 25,21 g/m²/an ($P/\bar{B} = 0,76$). Dans la population 3, la production gonadique est 5 fois plus élevée que la production somatique, la somme des deux valeurs donnant une production totale de 1,56 g/m²/an, soit un rapport P/\bar{B} de 0,97. A la station 4, la production gonadique représente environ seulement la moitié de la production totale (12,28 g/m²/an, avec $P/\bar{B} = 1,27$).

DISCUSSION ET CONCLUSION

Influence des méthodes de calcul sur la production somatique

Les deux méthodes employées pour évaluer la production somatique des diverses populations étudiées (intégration de la courbe d'Allen et méthode de la somme des pertes) constituent des approches différentes du concept de productivité, basées sur la croissance ou sur

la mortalité au sein d'une population. Ces deux méthodes conduisent à des résultats identiques dans un certain nombre de cas (populations de *Macoma balthica* des stations 1 et 2, de *Scrobicularia plana* de la station 2) ou différant seulement par un facteur de multiplication inférieur à 2 (populations de *M. balthica* de la station 3 et de *S. plana* de la station 4). Lapchin et Neveu (1980 a; 1980 b), comparant plusieurs méthodes de calcul de la production en se basant sur des modèles théoriques de population ou sur des populations réelles, trouvent des écarts du même ordre de grandeur pour la production et concluent à une concordance raisonnable des résultats entre courbe d'Allen et méthode de sommation des pertes. Dans la population de *S. plana* de la station 1, l'écart entre les valeurs fournies par les deux méthodes de calcul est plus important (selon un facteur de 7,5) et paraît être lié directement à la forte perte de biomasse de la population durant la période d'étude.

Ce facteur ΔB qui, il est vrai, influe peu sur la production dans le cas de populations stables, a été fréquem-

ment ignoré par des auteurs qui se sont limités à comparer élimination (E) et production (calculée d'après la courbe d'Allen, c'est-à-dire P_{g1}). ΔB étant négligé, E y est assimilé à P_{g2} . Des rapports E/P_{g1} sensiblement voisins de l'unité ont ainsi été calculés pour diverses populations benthiques (Burke, Mann, 1974; Klein *et al.*, 1975; Salzwedel, 1980; Ansell, Lagardère, 1980). Or cette égalité entre E et P_{g1} n'est théoriquement applicable que sur la durée de vie d'une cohorte ou, pour une population, sur un court intervalle de temps pendant lequel toutes les cohortes sont présentes en nombres équivalents (Ansell *et al.*, 1978). En pratique, les populations naturelles étant généralement composées de cohortes à effectifs inégaux et étant parfois instables sur le plan de leur biomasse, le rapport P_{g1}/E peut s'éloigner plus ou moins de l'unité. Une inégalité $P_{g1} > E$ traduit une augmentation de la biomasse d'une population, l'inégalité inverse ($E > P_{g1}$) étant la conséquence d'une perte de biomasse (Ansell *et al.*, 1978). Un cas typique où $E > P_{g1}$ a été parfaitement illustré par Evans (1977) pour une population instable de *Cardium edule* dont l'extinction quasi complète durant les deux années où elle a été suivie s'est traduite par une élimination 10 fois supérieure à la production.

Un phénomène semblable s'est produit dans la population de *S. plana* suivie à la station 1 de l'estuaire de la Gironde, où la biomasse a chuté de 58 g/m² en février 1977 à 9 g/m² en février 1978, cette évolution se traduisant par une forte élimination (37,30 g/m²/an) et une production somatique négative $P_{g1} = -1,27$ g/m²/an. Dans cette population, le calcul de la production somatique par l'une ou l'autre des méthodes utilisées conduit dans les deux cas à une valeur négative dont il est nécessaire de rechercher la signification.

L'examen des structures démographiques présentées pour les populations de la station 1 (fig. 2 et 4) dénonce, pour les classes d'âge 1+ et suivantes, des fluctuations de densité non négligeables entre deux échantillonnages consécutifs. Des augmentations anormales de densité d'un mois sur l'autre sont ainsi relevées pour la population de *M. balthica* en février 1978, et pour celle de *S. plana* en mai 1977 (suite aux faibles densités du mois précédent), d'où des estimations de l'élimination négatives dues à des $\Delta N_i < 0$. Bien qu'il existe une possibilité de migration horizontale chez ces espèces (Swennen, 1969; Swennen, Ching, 1974), une augmentation temporelle des effectifs est plutôt attribuable à un artefact lié à la technique d'échantillonnage. Les calculs de production ont en effet été réalisés à partir de prélèvements uniques de 0,25 m². Or la distribution spatiale de *M. balthica* et *S. plana* obéit, aux densités relevées, à une répartition de type contagieux tendant à se faire au hasard à l'intérieur des agrégats (Hughes, 1970 a; Bachelet, 1979). Bien que les prélèvements aient été effectués dans les taches, repérables à basse mer par les traces de siphons, la sur-dispersion des organismes a pu être à l'origine d'un biais dans l'échantillonnage, notamment pour la population de *S. plana* de la station 1 en avril 1977. L'estimation de la production en suivant rigoureusement les effectifs des diverses cohortes mois par mois est donc davantage

biaisée par la technique d'échantillonnage employée que si elle avait été réalisée à partir d'une fonction moyenne de mortalité lissant les hétérogénéités spatiales. Dans le cas des *S. plana* de la station 1, il y a toutefois décroissance régulière du stock d'adultes dans les échantillons à partir du mois de mai, d'où une probable disparition réelle de ce stock, ainsi qu'il a été mentionné précédemment, non attribuable entièrement à la méthodologie de prélèvement.

Hormis ces problèmes d'échantillonnage, une production négative peut revêtir une signification écologique véritable. Les cas relevés par Wolff et de Wolf (1977) pour *Macoma balthica* et par Warwick *et al.* (1978) pour *Echinocardium cordatum* dans lesquels $P_g < 0$ sont le fait de populations vieillissantes où aucun recrutement récent n'est survenu (Warwick, 1980). Les populations suivies dans cet article montrent des exemples où, même en présence d'un recrutement, la production somatique peut être négative. C'est le cas avec la méthode basée sur les accroissements pondéraux (méthode 1) en présence de $\Delta w_i < 0$, ou avec la méthode de la somme des pertes (méthode 2), lorsque se produit une forte chute de biomasse, supérieure en valeur absolue à l'élimination, provoquée par un amaigrissement continu de tous les individus de la population (*S. plana*, station 1).

Dans l'ensemble, les valeurs de production somatique calculées selon les deux méthodes (P_{g1} et P_{g2}) ne diffèrent pas significativement pour une population donnée. D'autre part, chacune des techniques ne conduit sans doute qu'à une valeur approchée de la valeur réelle. La moyenne des deux valeurs obtenues pour chaque population (\bar{P}_g) représente donc probablement une estimation satisfaisante de la production somatique.

Influence de l'introduction de P_g sur l'estimation de P

L'un des biais introduit dans les estimations de production chez les Mollusques est la non prise en compte de la composante matrice organique de la coquille. Dame (1976) trouve ainsi que 30 % de la biomasse énergétique chez *Crassostrea virginica* est sous cette forme. La décalcification préalable des coquilles permet d'incorporer cette biomasse dans l'estimation de la production, les protéines du test ne représentant toutefois, chez *Scrobicularia plana*, qu'un pourcentage négligeable de la production somatique, 1,3 à 1,5 % d'après Hughes (1970 b).

Dans la plupart des cas, les méthodes traditionnelles de calcul de la production, basées sur des variations de biomasse et d'effectifs, ne permettent par ailleurs que l'évaluation de la production somatique d'une population, la détermination de la production gonadique nécessitant au moins la connaissance de la période de ponte de l'espèce. Or la contribution de l'effort de reproduction dans la production totale peut constituer une part importante de celle-ci. Griffiths (1981) évalue, chez *Chromomytilus meridionalis*, cette proportion à 97 % pour des individus d'une taille de 100 mm. Au niveau des populations, Hibbert (1977) et Rodhouse (1979), pour ne citer que des travaux s'intéressant aux

bivalves, mentionnent des productions gonadiques égales à 46 % de la production totale. Dans les trois populations de *Macoma balthica* étudiées ici, la production gonadique représente 35 % (station 1), 30 % (station 2) et 8 % (station 3) de la production totale, proportions rappelant celles signalées par Salzwedel (1980) dans deux populations de *Tellina fabula* en Mer du Nord (8 et 31 %). Dans la population de *S. plana* de la station 4, P_r est égale à 48 % de P , valeur proche de celles trouvées par Hughes (1970 b) chez la même espèce (24 et 52 %). Les études qui n'incorporent pas l'effort de reproduction dans les bilans de flux énergétique peuvent donc considérablement sous-estimer la capacité productive d'une population et donc le taux de renouvellement de la biomasse.

Comparaison des valeurs de production pour des populations d'une même espèce

Un large éventail de valeurs de production a été relevé pour le macrobenthos marin (voir les revues d'Ansell *et al.*, 1978, et de Robertson, 1979). Pour les espèces concernées dans cet article, les productions calculées

pour les populations intertidales de l'estuaire de la Gironde et du Bassin d'Arcachon s'insèrent dans l'échelle des valeurs trouvées par d'autres auteurs chez les mêmes espèces (tableau 3). La variabilité relativement importante de ces valeurs est le reflet de l'influence de divers paramètres dont les plus déterminants sont *a priori* le taux de croissance et la structure des populations. Les vitesses de croissance sont directement liées à la qualité et à la quantité des ressources nutritives disponibles, elles-mêmes fonction, dans le domaine intertidal et pour une localisation donnée, du niveau par rapport à la marée, et au régime thermique des eaux. Si les apports nutritifs sont difficiles à évaluer, l'influence du paramètre température est plus aisément quantifiable. Or, en dépit d'une corrélation statistiquement significative entre la vitesse de croissance et la latitude chez *Macoma balthica* (Bachelet, 1980), l'ensemble des données du tableau 3 ne permet pas de mettre en évidence un lien net entre la température (supposée fonction de la latitude) et la quantité de matière organique produite par diverses populations de *M. balthica* et de *Scrobicularia plana*. En outre, à taux de croissance égal, cas des quatre populations de

Tableau 3

Comparaison de données publiées sur les productions annuelles (en g poids sec sans cendres/m²/an) et les rapports P/\bar{B} dans différentes populations de *Macoma balthica* et de *Scrobicularia plana*, rangées par ordre de latitude décroissante. P_g = production somatique, P_r = production gonadique, P = production totale (= $P_g + P_r$), \bar{B} = biomasse moyenne annuelle.

Comparison of published data on annual productions (in g ash-free dry weight /m²/year) and P/\bar{B} ratios in different populations of *Macoma balthica* and *Scrobicularia plana*, ranked according to decreasing latitude. P_g = somatic production, P_r = gonadal production, P = total production (= $P_g + P_r$), \bar{B} = mean annual biomass.

Localisation géographique	Nombre de classes d'âge	P_g	P_g/\bar{B}	P_r	P	P/\bar{B}	Auteurs
<i>Scrobicularia plana</i>							
Conway Bay, N. Galles, station haut estran	4	2,97 ^a	0,68 ^b	0,94 ^a	3,91 ^a	0,90 ^b	Hughes (1970 a et b)
Conway Bay, N. Galles, station bas estran	3-5	13,41 ^a	0,29 ^b	14,30 ^a	27,71 ^a	0,61 ^b	Hughes (1970 a et b)
Estuaire de la Lynher, Angleterre	9	0,48	0,22	—	—	—	Warwick et Price (1975)
Estuaire de la Gironde, station 1	4	— 0,72 ^c	— 0,02 ^c	25,93	25,21 ^c	0,76 ^c	cette étude
Estuaire de la Gironde, station 2	1	0,62 ^c	5,69 ^c	0,00	0,62 ^c	5,69 ^c	cette étude
Estuaire de la Gironde, station 3	3	0,26 ^c	0,16 ^c	1,30	1,56 ^c	0,97 ^c	cette étude
Bassin d'Arcachon, station 4	5	6,38 ^c	0,66 ^c	5,90	12,28 ^c	1,27 ^c	cette étude
Étang du Prévost, Méditerranée, station X	2	81,05 ^d	3,68	—	—	—	Mayère (1979)
Étang du Prévost, Méditerranée, station 16	1	6,54 ^d	4,99	—	—	—	Mayère (1979)
Étang du Prévost, Méditerranée, station 7	1	4,64 ^d	2,28	—	—	—	Mayère (1979)
<i>Macoma balthica</i>							
Askö, Suède	5	—	4,35	—	—	—	Ankar (1980)
Estuaire de l'Ythan, Ecosse	6	2,21 ^d	2,07	—	—	—	Chambers et Milne (1975)
Baie de Kiel, Allemagne	?	—	2,01	—	—	—	Worthmann (1976)
Golfe de Gdansk, Pologne	12	3,3	0,37	—	—	—	Ostrowski (1976)
Estuaire de l'Humber, Angleterre, bas estran	5	2,61 ^d	0,75	—	—	—	Jones et Ratcliffe (1979)
Estuaire de l'Humber, Angleterre, haut estran	5	5,03 ^d	2,92	—	—	—	Jones et Ratcliffe (1979)
Estuaire de la Grevelingen, Holl., station A		3,40	1,93	—	—	—	Wolff et de Wolf (1977)
Estuaire de la Grevelingen, Holl., station B		0,95	1,00	—	—	—	Wolff et de Wolf (1977)
Estuaire de la Grevelingen, Holl., station D		0,07	0,30	—	—	—	Wolff et de Wolf (1977)
Estuaire de la Grevelingen, Holl., station C	11	— 0,74	— 0,25	—	—	—	Wolff et de Wolf (1977)
Estuaire de la Grevelingen, Holl., station E		0,15	1,08	—	—	—	Wolff et de Wolf (1977)
Estuaire de la Grevelingen, Holl., station F		0,01	1,00	—	—	—	Wolff et de Wolf (1977)
Estuaire de la Lynher, Angleterre	6	0,31	0,91	—	—	—	Warwick et Price (1975)
Estuaire de la Gironde, station 1	6	2,10 ^c	0,39 ^c	1,14	3,24 ^c	0,60 ^c	cette étude
Estuaire de la Gironde, station 2	4	0,83 ^c	1,36 ^c	0,36	1,19 ^c	1,95 ^c	cette étude
Estuaire de la Gironde, station 3	6	0,65 ^c	1,18 ^c	0,06	0,71 ^c	1,28 ^c	cette étude
Petpeswick Inlet, Nlle Ecosse, Canada	3	0,46 ^d	1,53	—	—	—	Burke et Mann (1974)

a) conversion effectuée de calories en grammes, selon l'équivalence donnée par Hughes (4,475 kcal/g); b) calculés d'après les données de Hughes (1970 b : Appendix 1); c) valeurs moyennes obtenues par combinaison de 2 méthodes de calcul; d) valeurs données en g poids sec (PS) par les auteurs, converties en g poids sec sans cendres (PSSC) d'après la relation établie par Lappalainen et Kangas (1975) pour *M. balthica*: $PSSC = 0,248 \cdot PS^{0,947}$.

a) converted from calories to grams, according to the equivalence given by Hughes (4,475 kcal/g); b) computed from data in Hughes (1970 b : Appendix 1); c) average values obtained by combination of two computation methods; d) values given in g dry weight (DW) by the authors, converted in g ash-free dry weight (ADW), according to the relation asserted by Lappalainen and Kangas (1975) for *M. balthica*: $ADW = 0,248 \cdot DW^{0,947}$.

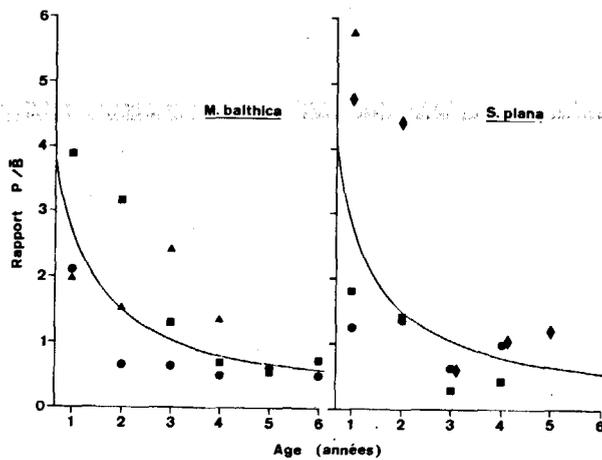


Figure 7

Relation entre le rapport P/\bar{B} (P = production totale annuelle; \bar{B} = biomasse moyenne annuelle) et l'âge (t) pour les populations étudiées de *Macoma balthica* (à gauche) et de *Scrobicularia plana* (à droite), aux stations 1 (points), 2 (triangles), 3 (carrés) et 4 (losanges). Les lignes de régression sont décrites par les équations : $P/\bar{B} = 2,649 t^{-0,845}$ ($r = -0,753$, $P < 0,01$) pour *M. balthica*, et $P/\bar{B} = 2,740 t^{-0,908}$ ($r = -0,620$, $P < 0,05$) pour *S. plana*.

Annual turnover ratio P/\bar{B} (P = annual total production; \bar{B} = annual mean biomass) in relation to age (t) for *Macoma balthica* (left) and *Scrobicularia plana* (right) populations at stations 1 (points), 2 (triangles), 3 (squares) and 4 (lozenges). The regression lines are described by the equations : $P/\bar{B} = 2,649 t^{-0,845}$ ($r = -0,753$, $P < 0,01$) for *M. balthica*, and $P/\bar{B} = 2,740 t^{-0,908}$ ($r = -0,620$, $P < 0,05$) for *S. plana*.

S. plana (Bachelet, 1981) et des *M. balthica* des sites 2 et 3 (Bachelet, 1980), les productions diffèrent parfois considérablement pour une même espèce, de même que les rapports P/\bar{B} .

La variabilité intraspécifique du rapport P/\bar{B} des populations est liée au cycle biologique de l'espèce (nombre de générations annuelles, structure en âge et en taille des populations). Une corrélation négative significative a ainsi été mise en évidence entre les valeurs du rapport P/\bar{B} et la longévité de divers invertébrés aquatiques (Zaika, 1970; Lévêque *et al.*, 1977; Robertson, 1979). De forts rapports P/\bar{B} chez *S. plana* (stn. 2 de l'estuaire de la Gironde, populations méditerranéennes de Mayère, 1979) sont relevés dans des populations monocoortes et sont évidemment atypiques de l'espèce du fait de sa longévité et des rapports P/\bar{B} plus forts dans les jeunes classes d'âge que chez les individus plus vieux (fig. 7). Les différences de valeur entre rapports P/\bar{B} ne sont pas toutefois systématiquement liées au nombre de classes d'âge présentes (tableau 3), mais doivent être interprétées en fonction de l'importance respective de chacune de ces dernières à l'intérieur des populations.

Ainsi, alors que les valeurs des rapports P/\bar{B} sont relativement homogènes ($P/\bar{B} = 0$ à $0,7$; $P/\bar{B} = 0,6$ à $1,3$) pour des populations de *S. plana* composées typiquement de 3 à 5 classes d'âge, leur étendue de variation chez *M. balthica* ($P/\bar{B} = 0,25$ à $4,35$) reflète des différences dans la structure en âge des populations. Par exemple, la population de *M. balthica* étudiée par Burke et Mann (1974) en Nouvelle-Ecosse, possède un P/\bar{B} de 1,53 pour 3 classes d'âge, alors que Chambers et Milne (1975) citent, pour celle d'un estuaire écossais, riche de 6 à 7 classes d'âge, un P/\bar{B} supérieur (2,07). Cette différence provient d'une dominance des groupes 0+ et 1+ en Ecosse, et des classes 1+ et 2+ dans la population du Canada. Un autre exemple est fourni par Wolff et de Wolf (1977) qui citent une population de *M. balthica* à P/\bar{B} élevé (1,93) dans leur station A, où s'est produit un fort recrutement de jeunes, alors que ces auteurs dénombrent 11 classes d'âge. Le rapport P/\bar{B} extrêmement fort pour l'espèce (4,35), relevé par Ankar (1980) en Mer Baltique, est attribuable à une dominance considérable des juvéniles, qui atteignent une densité de 80 000 ind./m² lors de leur installation estivale sur le sédiment.

Ainsi que l'ont souligné divers auteurs (par exemple Warwick, 1980), les différences de valeurs observées entre populations d'une même espèce sont donc en grande partie attribuables à une structure en classes d'âge différente, des populations composées d'individus jeunes ayant, à biomasse égale, des taux de productivité plus élevés que des populations à dominance de classes âgées. On peut remarquer à ce sujet que les courbes de la figure 7 ne sont valables, en toute rigueur, que pour des individus âgés d'au moins une année, les techniques d'échantillonnage des très jeunes stades étant encore imparfaites et conduisant à une sous-estimation de leur taux de renouvellement de la biomasse.

L'ensemble des valeurs du rapport P/\bar{B} relevées dans cette étude se situe dans les intervalles mentionnés par Ansell *et al.* (1978) pour le macrobenthos des eaux boréales et tempérées du Nord, à savoir 0,30 à 4,25. Outre les biais introduits par l'utilisation de différentes méthodes de calcul de la production, l'importante variabilité des rapports P/\bar{B} , même pour une espèce donnée (tableau 3), suggère que les comparaisons de productivité entre diverses espèces doivent être réalisées avec prudence et qu'elles ne peuvent être conduites, dans le cas d'une espèce donnée, que pour des populations à structure d'âge similaire, ce qui implique une connaissance minimale du cycle biologique des espèces.

RÉFÉRENCES

- Ankar S., 1980. Growth and production of *Macoma balthica* (L.) in a northern Baltic soft bottom, *Ophelia*, Suppl. 1, 31-48.
- Ansell A.D., Lagardère F., 1980. Observations on the biology of *Donax trunculus* and *D. vittatus* at Ile d'Oléron (French Atlantic coast), *Mar. Biol.*, 57, 287-300.
- Ansell A.D., Mc Lusky D.S., Stirling A., Trevallion A., 1978. Production and energy flow in the macrobenthos of two sandy beaches in South West India, *Proc. R. Soc. Edinb.*, 76 B, 269-296.
- Bachelet G., 1979. Dynamique de la macrofaune benthique et production des Lamellibranches de l'estuaire de la Gironde, Thèse 3^e cycle, *Océanogr. Biol. Univ. Paris VI*, 163 p.
- Bachelet G., 1980. Growth and recruitment of the tellinid bivalve *Macoma balthica* at the southern limit of its geographical distribution, the Gironde estuary (SW France), *Mar. Biol.*, 59, 105-117.
- Bachelet G., 1981. Application de l'équation de von Bertalanffy à la croissance du bivalve *Scrobicularia plana*, *Cah. Biol. Mar.*, 22, 291-311.
- Bayne B.L., 1976. Aspects of reproduction in bivalve molluscs, in : *Estuarine processes*, edited by M. Wiley, Academic Press, New York, 1, 432-448.
- 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.
- Burke M.V., Mann K.H., 1974. Productivity and production : biomass ratios of bivalve and gastropod populations in an eastern Canadian estuary, *J. Fish. Res. Board Can.*, 31, 167-177.
- Chambers M.R., Milne H., 1975. The production of *Macoma balthica* (L.) in the Ythan estuary, *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, 3, 443-455.
- Crisp D.J., 1971. Energy flow measurements, in : *Methods for the study of marine benthos*, edited by N.A. Holme and A.D. Mc Intyre, IBP Handbook n° 16, Blackwell, Oxford, 197-279.
- Dame R.F., 1976. Energy flow in an intertidal oyster population, *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, 4, 243-253.
- Evans S., 1977. Growth, production, and biomass release of a non-stable population of *Cardium edule* L. (Bivalvia), *Zoon*, 5, 133-141.
- Griffiths R.J., 1981. Production and energy flow in relation to age and shore level in the bivalve *Chromomytilus meridionalis* (Kr.), *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, 13, 477-493.
- Hibbert C.J., 1977. Energy relations of the bivalve *Mercenaria mercenaria* on an intertidal mudflat, *Mar. Biol.*, 44, 77-84.
- Hughes R.N., 1970 a. Population dynamics of the bivalve *Scrobicularia plana* (da Costa) on an intertidal mud flat in North Wales, *J. Anim. Ecol.*, 39, 333-356.
- Hughes R.N., 1970 b. An energy budget for a tidal-flat population of the bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa), *J. Anim. Ecol.*, 39, 357-381.
- Jones N.V., Ratcliffe P.J., 1979. The invertebrates of the intertidal regions of the Humber estuary, in : *The Humber Estuary*, NERC Publ., Ser. C, n° 20, 17-19.
- Klein G., Racher E., Gerlach S.A., 1975. Dynamics and productivity of two populations of the benthic tube-dwelling amphipod *Ampelisca brevicornis* (Costa) in Helgoland Bight, *Ophelia*, 14, 139-159.
- Labourg P.J., Lasserre G., 1980. Dynamique des populations de *Cerastoderma glaucum* dans une lagune aménagée de la région d'Arcachon, *Mar. Biol.*, 60, 145-157.
- Lapchin L., Neveu A., 1980 a. The production of benthic invertebrates : comparison of different methods. I. Theoretical populations, *Acta Oecol., Oecol. Gen.*, 1, 307-322.
- Lapchin L., Neveu A., 1980 b. The production of benthic invertebrates : comparison of different methods. II. Application to the benthos of the Nivelles river (Pyrénées-Atlantiques, France), *Acta Oecol., Oecol. Gen.*, 3, 359-372.
- Lappalainen A., Kangas P., 1975. Littoral benthos of the Northern Baltic Sea II. Interrelationships of wet, dry and ash-free dry weights of macrofauna in the Tvärminne area, *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.*, 60, 297-312.
- Lévêque C., Durand J.R., Ecoutin J.M., 1977. Relations entre le rapport P/B et la longévité des organismes, *Cah. ORSTOM, Hydrobiol.*, 11, 17-31.
- Mayère C., 1979. Dynamique des populations de mollusques dans un écosystème lagunaire : l'étang du Prévost (Hérault), *Mém. Ing. Sci. et Tech. de l'Eau, Univ. Montpellier*, 83 p.
- Ostrowski J., 1976. Biomasse et production du crustacé *Pontoporeia femorata* (Krøyer) et du bivalve *Macoma baltica* (Linne) dans le Golfe de Gdansk, *Pr. Morsk. Inst. Ryback.*, 18 A, 81-94 (en polonais).
- Petrusewicz K., 1967. Suggested list of more important concepts in productivity studies (definitions and symbols), in : *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, vol. 1, edited by K. Petrusewicz, Varsovie et Cracovie, 51-82.
- Robertson A.I., 1979. The relationship between annual production : biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos, *Oecologia (Berl.)*, 38, 193-202.
- Rodhouse P.G., 1979. A note on the energy budget for an oyster population in a temperate estuary, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 37, 205-212.
- Salzwedel H., 1980. Energy budgets for two populations of the bivalve *Tellina fabula* in the German Bight, *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, 18, 257-287.
- Swennen C., 1969. Crawling-tracks of trematode infected *Macoma balthica* (L.) *Neth. J. Sea Res.*, 4, 376-379.
- Swennen C., Ching H.L., 1974. Observations on the trematode *Parvatrema affinis*, causative agent of crawling tracks of *Macoma balthica*, *Neth. J. Sea Res.*, 8, 108-115.
- 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., Price R., 1975. Macrofauna production in an estuarine mud-flat, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 55, 1-18.
- Warwick R.M., George C.L., Davies J.R., 1978. Annual macrofauna production in a *Venus* community, *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, 7, 215-241.
- Wolff W.J., 1979. A benthic food budget for the Grevelingen estuary, The Netherlands, and a consideration of the mechanisms causing high benthic secondary production in estuaries, in : *Ecology of marine benthos*, edited by B.C. Coull, Belle W. Baruch Libr. Mar. Sci., 6, 267-280.
- Wolff W.J., de Wolf L., 1977. Biomass and production of zoobenthos in the Grevelingen estuary, The Netherlands, *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, 5, 1-24.
- Woodin S.A., 1976. Adult-larval interactions in dense infaunal assemblages : patterns of abundance, *J. Mar. Res.*, 34, 25-41.
- Worthmann H., 1976. Die Molluskenfauna verschiedener Flachwassergebiete der Kieler Bucht, Artenzusammensetzung und Produktivität, *Kieler Meeresforsch., Sonderheft* 3, 25-36.
- Zaïka V.E., 1970. Rapports entre la productivité des mollusques aquatiques et la durée de leur vie, *Cah. Biol. Mar.*, 11, 99-108.