

REPRODUCTION ET RECRUTEMENT DE *MYTILUS EDULIS* L. CULTIVEE
SUR LES BOUCHOTS DU BASSIN DE MARENNES-OLERON.

Par

BOROMTHANARAT S.*, DESLOUS-PAOLI J.M.** , HERAL M.**

* *Prince of Songkla Univ. Fac. Nat. Res., Dept. Aqu. Sci.,
HAT-YAI 90010 SONGKLA (THAILANDE).*

** *IFREMER, Lab. Nat. Ecosys. Conch., B.P. 133
17390 LA TREMBLADE (FRANCE).*

ABSTRACT : REPRODUCTION AND RECRUITMENT OF *MYTILUS EDULIS* REARED ON THE CRAWLS IN THE BAY OF MARENNES-OLERON.

Observations on the gonads of 50 mm mussels, made during 1983 and 1984, showed that the onset of gametogenesis occurred during September and that the gonads reached maturity in December. Spawning took place from early February to April at temperatures from 10 to 12°C. The flesh had a high water content at the beginning of the spawning period. The pelagic life of the larvae lasts about 30 days with settlement occurring in June when some 90 to 100 spats settle on 1 cm of rope per day. The intensity of recruitment was 56.10^4 and 722.10^4 larvae on rope corresponding to a square meter during 1983, and between 28.10^4 and 81.10^4 during 1984.

Key-words : *Mytilus edulis*, reproduction, recruitment, crawl.

RESUME : L'observation des tissus du manteau de *Mytilus edulis*, de 50 mm, en 1983 et 1984, montre que le début de la gamétogenèse a lieu au mois de septembre, les gonades étant mûres au mois de décembre. L'émission des gamètes commence au début du mois de février, à une température comprise entre 10 et 12°C, et se poursuit jusqu'au mois d'avril, le début de la ponte étant marqué par une brusque remontée de la teneur en eau des tissus. La vie pélagique des larves semble durer une trentaine de jours, et la période de recrutement la plus importante correspond à la fixation de 90 à 100 larves par jour et par centimètre de corde en fibres de cocp, et se produit au mois de juin. L'intensité du recrutement évolue entre 56.10^4 et 722.10^4 larves par équivalent m² de corde en 1983 et 28.10^4 et 81.10^4 en 1984.

Mots-clés : *Mytilus edulis*, reproduction, recrutement, bouchot.

INTRODUCTION

En raison de son intérêt commercial, la reproduction de *Mytilus edulis* a fait l'objet de nombreuses études et de revues de synthèse, par Seed (1976), Bayne (1976c), Sastry (1979) et Mackie (1984). Sur la côte atlantique française, le cycle de reproduction de *Mytilus edulis* a été étudié en détail dans des populations naturelles (Lubet, 1959 ; Lubet et Le Gall, 1967 ; Mathieu et al., 1982), ainsi qu'en Manche sur des filières d'élevage (Dewarumez, 1982). Or le cycle de reproduction conditionne directement le calendrier des recrutements de jeunes moules ; sa connaissance est donc indispensable au maintien des stocks en élevage, car en France la mytiliculture repose uniquement sur la collecte du

naissain naturel (Lubet, 1959 ; Dardignac-Corbeil, 1975, 1986). En général, les fixations de larves de moules sont variables aussi bien en fréquence qu'en quantité (Dare, 1973 ; Dare et Davies, 1975). Quelquefois elles atteignent des densités très élevées comme en Norvège dans le Fjord d'Oslo où le recrutement atteint 600 000 individus par m^2 pour un mois (Bohle, 1971). Bayne (1976) a souligné l'importance de la nature du substrat pour les fixations. De plus, un recrutement en deux temps a parfois pu être observé avec une première fixation massive de larves dans la couche d'eau superficielle bien éclairée (Verwey, 1952 ; Bayne, 1964), puis une migration importante par flottaison des jeunes individus vers des substrats attractifs et libres (De Blok et Geelen, 1958). Dans le bassin de Marennes-Oléron, les secteurs de collecte du naissain sont principalement situés sous l'influence océanique et en position intertidale. La collecte se fait traditionnellement, soit directement sur les pieux de bouchots où se développent les moules, soit sur des cordes en fibres de coco au lieu dit les Saumonards (fig. 1) avant qu'elles soient transférées vers les différents secteurs de culture.

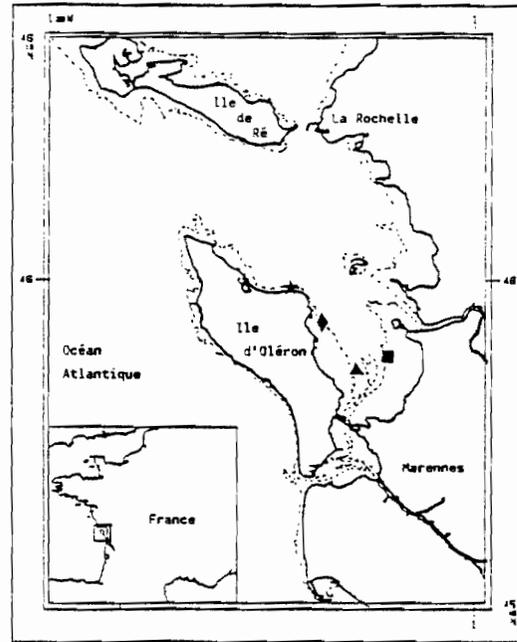


Figure 1 : Le bassin de Marennes-Oléron et les secteurs mytilicoles de Boyardville (◆), de St Froult (■) et des Saumonards (★). (▲) Secteur des Doux : pêche de larves.

MATERIEL ET METHODES :

La moyenne mensuelle de la température est obtenue à partir des mesures faites en surface et au fond en flot lors d'une marée de vives eaux et d'une marée de mortes eaux.

L'observation des phénomènes, se déroulant pendant le cycle de maturation de la gonade a été faite sur 50 individus de taille comprise entre 45 et 60 mm, récoltés mensuellement sur les pieux de bouchots de Boyardville et St Froult (fig. 1).

La classification des stades repose sur les critères macroscopiques décrits par Bayne et Thompson (1970). Sur chaque moule, le sexe est déterminé ainsi que les stades de reproduction : stade I (début de développement), stade II (développement), stade III (gonade mûre, ponte partiellement émise), stade 0 (repos sexuel).

Les pêches de plancton sont effectuées grâce à deux filets, l'un de surface avec un vide de maille de 60 μm , et l'autre à 1 m du fond avec un vide de maille de 120 μm . Les pêches pratiquées à contre courant, à mi marée aux Doux (fig. 1) durent 5 mn à une vitesse de 2

noeuds, permettant la filtration de 15 m^3 d'eau. Les échantillons sont fixés au formol à 4 % et les larves sont classées en stades petite (L 0,15 mm), moyenne (0,15 mm L 0,21 mm) et grosse (L 0,21 mm), dénombrées par 6 lectures sur une cellule à numérations quadrillées en mm^2 .

La fixation des larves a été étudiée aux Saumonards, à un niveau intertidal correspondant à une émergence moyenne annuelle de 5 %. Des cordes en fibres de coco de 13 mm de diamètre ont été positionnées horizontalement à 1 m du sol, pour des périodes d'un mois ou de 15 jours successives. Au laboratoire, 5 à 10 cm de cordes sont dilacérés pendant 3 mn dans de l'hypochlorite de sodium à 20 % (Davies, 1974) et filtrés sur deux tamis de maille 0,2 et 0,1 mm, rincés à l'eau douce pour séparer le "naissain primaire" (Bayne, 1964). Le refus de tamis est coloré au Rose Bengale et conservé dans une solution tamponnée de formol à 4 %. Les comptages et mensurations sont effectués dans une cuve quadrillée en plexiglass avec une maille de 25 mm^2 . Pendant la période optimale de fixation, les naissains sont classés en sept groupes selon les recommandations de Bayne (1964) et Kajihara et Oka (1980) correspondant aux stades I (0,1 à 0,124 mm), stade II (0,125 à 0,249 mm), stade III (0,250 à 0,499), stade IV (0,5 à 0,999 mm), stade V (1 à 1,499 mm), stade VI (1,5 à 2,999 mm), stade VII (3 à 5,999 mm).

RESULTATS

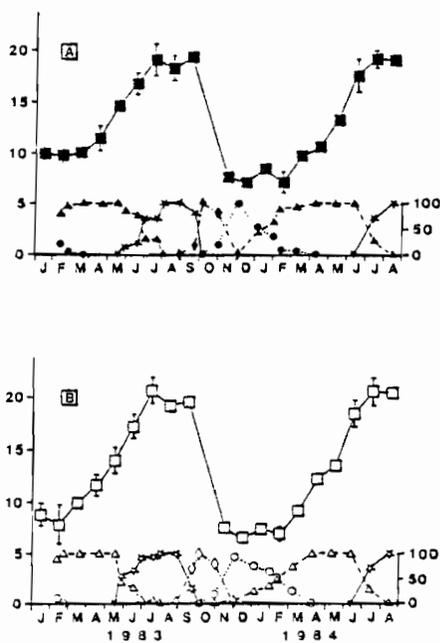


Figure 2 : Evolution saisonnière de la température, et du pourcentage des différents stades du cycle sexuel de *Mytilus edulis* dans le secteur de Boyardville (A) et St Froult (B). (▲) stade III, (★) stade 0 ; (◆) stade I ; (●) stade II.

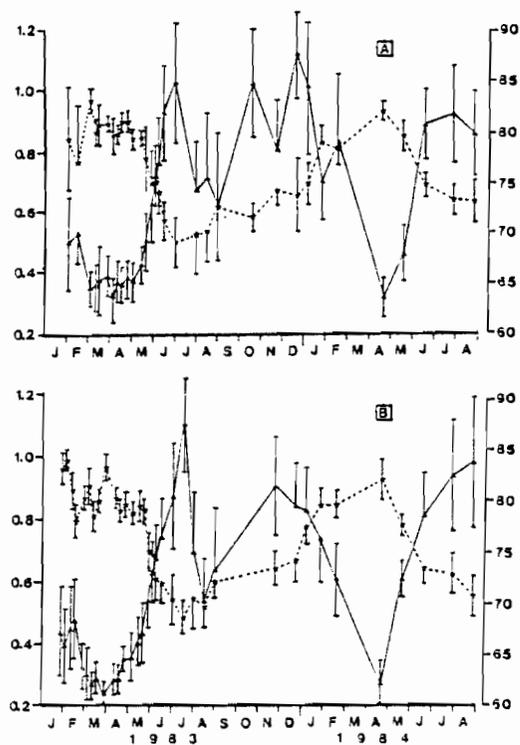


Figure 3 : Evolution saisonnière des poids de chair sèche (▲) et de la teneur en eau (★) d'une moule standard de 50 mm cultivée à Boyardville (A) et à St Froult (B). Barres verticales : écart-type.

Le cycle sexuel est identique dans les deux secteurs étudiés (fig. 2) ainsi que l'évolution des poids de chair sèche (fig. 3). La ponte débutant au mois de février, entraîne une décroissance du poids de chair sèche. Après chaque ponte on constate une diminution du poids de chair sèche ainsi qu'une augmentation de la teneur en eau des tissus (fig. 3). Les pontes étant partielles et non synchrones, il est difficile d'en définir le nombre. Après la période de ponte principale, les gonades commencent à montrer le stade 0 caractéristique de la phase de repos sexuel (début juin). A la fin du mois de juin. Fin juillet, elles sont complètement vides. L'épaississement du manteau au début du mois de septembre (stade I) indique le début de la gamétogenèse, les gamètes étant visibles à partir du mois de novembre (stade II) et mûres au mois de décembre (stade III) (fig. 2).

Le sex-ratio n'est pas significativement différent de 1/1 (test de similitude maximum, Sokal et Rohlf, 1973) (tableau 1) sauf dans le secteur de Boyardville où au mois de juillet un biais peut venir du fait que seulement 15 % des individus sont encore sexables.

Tableau 1 : Evolution du pourcentage de femelles et de mâles dans les populations de *Mytilus edulis* cultivées à Boyardville et St Froult et comparaison par un test de similitude maximum G.

Mois	Nombre total	Boyardville		G	Nombre total	St Froult		G
		% composition femelle	mâle			% composition femelle	mâle	
<u>1983</u>								
Janvier	-	-	-	-	50	48,00	52,00	0,020
Février	100	56,00	44,00	1,212	200	50,50	49,50	0,005
Mars	250	51,20	48,80	0,100	200	53,50	46,50	0,845
Avril	200	51,00	49,00	0,045	150	47,33	52,66	0,327
Mai	200	44,00	52,50	1,328	200	43,00	43,00	0
Juin	150	29,33	32,66	0,172	100	6,00	14,00	2,503
Juillet	100	3,00	12,00	4,496*	100	1,00	2,00	0
Août	50	-	-	-	50	-	-	-
Septembre	50	-	-	-	50	-	-	-
Octobre	50	-	18,00	-	-	-	-	-
Novembre	50	30,00	70,00	7,405*	50	44,00	56,00	0,737
Décembre	50	52,00	48,00	0,020	50	46,00	54,00	0,327
<u>1984</u>								
Janvier	50	52,00	48,00	0,020	50	44,00	56,00	0,737
Février	50	44,00	56,00	0,501	50	44,00	56,00	0,737
total	1 350	37,77	40,74	1,435	1 300	39,23	37,31	0,579

* Différence significative P = 0,05

- Les gamètes ne peuvent pas être observées

Des pêches de larves effectuées durant les mois de mai, juin et juillet 1983 font apparaître une présence massive de larves petites du 11 jusqu'au 29 mai. L'évolution (fig. 4) des larves petites du 11 mai (1) et du 28 mai (2) en larves moyennes et grosses se fait en 33 jours (4,7 semaines).

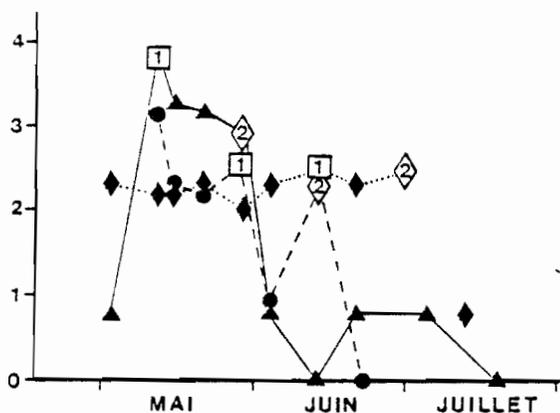


Figure 4 : Evolution du log. de la densité des larves petites (▲), moyennes (●) et grosses (◆) dans 15 m³ d'eau.

- (1) période d'évolution planctonique de l'émission du 11 mai
- (2) période d'évolution planctonique de l'émission du 28 mai.

Les fixations de naissains sur les cordes en fibres de coco s'observent dès le mois d'avril et atteignent leur maximum pendant tout le mois de juin (fig. 5). Pendant cette période, en 1983, l'intensité de fixation est de 94 ± 4 naissains par jour et par centimètre de corde en fibres de coco, alors qu'en 1984 elle est quatre fois moindre. Sur les collecteurs tous les stades d'évolution larvaire ont été recensés à l'exception du premier correspondant aux larves D. Les mieux représentés sont les individus de 0,25 à 0,499 mm (stade III) pour les collecteurs posés pendant 15 jours, et ceux de 0,5 à 0,999 mm (stade IV) pour les collecteurs posés pendant un mois (fig. 5). Quelques larves continuent à se fixer pendant toute l'année.

DISCUSSION

Selon Lubet (1959) le rapport de 1/1 entre mâles et femelles est le plus commun chez les moules. C'est ce que l'on observe globalement tant à Boyardville qu'à St Froult et à chaque saison à St Froult. A Boyardville, en octobre et novembre 1983, le développement des mâles

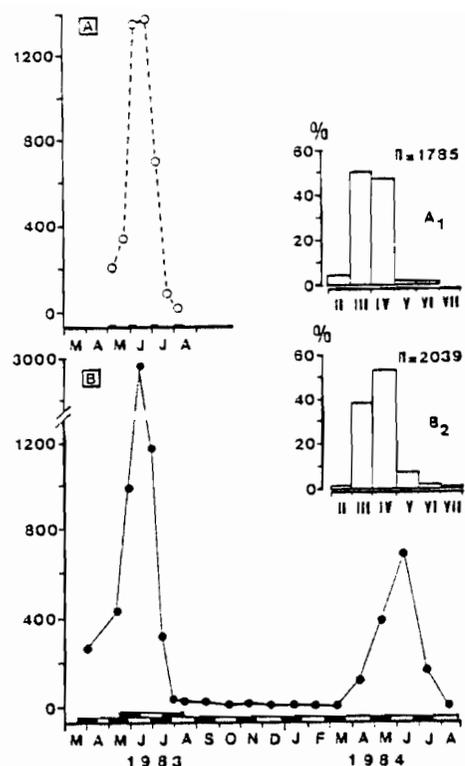


Figure 5 : Densité de fixation des naissains de *Mytilus edulis* sur des cordes après une immersion des collecteurs de 2 semaines (A) et 4 semaines (B). L'échelle en noir et blanc indique les périodes d'échantillonnage. Les insertions montrent la distribution des post-larves âgées de 2 semaines (A₁) et de 4 semaines (B₁)

est plus précoce que celui des femelles. On peut penser à une insuffisance dans la satisfaction des besoins bioénergétiques des moules femelles à cette station pendant cette saison. En effet, divers auteurs tels Kennedy (1983) sur des populations d'huîtres, Sastry (1968) sur *Argopecten irradians* ont montré que la quantité de nourriture disponible est un facteur pouvant influencer le sex-ratio car la croissance des ovocytes nécessite plus d'énergie que celle des spermatozoïdes. Par ailleurs, Awati et Rai (1931) cités par Kennedy (1983) ont trouvé que l'infestation des huîtres *Ostrea cucullata* par des pinnothères qui interfèrent avec la prise de nourriture par l'huître, aboutit à une modification du sex-ratio en faveur des mâles. A Boyardville, en octobre-novembre, la conjonction des deux facteurs peut être observée, il y a moins de nourriture et les pourcentages d'infestation par les pinnothères sont plus élevés qu'à St Froult.

De tous les facteurs pouvant influencer la reproduction, c'est la température du milieu qui a reçu le plus d'attention. Dès que la température diminue, au mois de septembre, on constate la disparition du stade de repos (stade 0) et l'initiation de la gamétogenèse. Cependant cette initiation n'est pas sous l'influence de la température puisque Lubet (1983) met en évidence qu'elle se produit toujours au mois de septembre, quelle que soit la température, en expérience ou dans le milieu naturel. Toutefois, la température conditionne la vitesse avec laquelle se produit la gamétogenèse (Lubet, 1983), ce qui pourrait expliquer que la maturité des gamètes est plus précoce en terme de pourcentage d'individus (stade III) dans le secteur de Boyardville que dans le secteur de St Froult. Cette précocité pourrait aussi être le fait des différences de niveau et de qualité de nourriture que l'on rencontre dans ces deux secteurs (Héral et al., 1982). La période de ponte (stade III) débute en février à des températures comprises entre 7,1 et 9,8°C selon l'année et le secteur. Elle se termine en juin à des températures comprises entre 16,8 et 18,5°C, la ponte principale se produisant entre 10 et 12°C. Ceci est en accord avec les observations de Fusui et al. (1980) en Chine. De même Illianes (1979) montre que l'augmentation de la température entre 12 et 17°C inhibe la maturation sexuelle et la ponte. Ceci pourrait expliquer qu'à Marennes-Oléron les pontes sont de faible importance après la fin du mois de mars et le début d'avril. Selon Allen (1955) la ponte peut se poursuivre aussi longtemps que la limite supérieure de 19°C n'est pas dépassée. Toutefois Allen (1955) et Fusui et al. (1980) signalent qu'en dessous de 10°C, au printemps, l'émission des gamètes a peu de chance de donner lieu à un recrutement.

En raison de la longue phase méroplanctonique des larves de moules, 3 à 4 semaines selon Bayne (1976b), 5 à 6 semaines selon Kautsky (1982), il est difficile, vu l'importance des courants de marée, d'être sûr de l'origine des larves, de même la durée de leur phase pélagique. Un calcul portant sur un pic dans la période de ponte aux alentours du 5 avril 1983 suivi d'un pic dans le recrutement entre le 12 et le 17 juin donnerait une durée de vie larvaire d'environ 9 à 11 semaines ce qui semble élevé bien que des périodes de 3 à 4 mois aient été avancées par Matthews (1910) à partir d'expériences en laboratoire.

Cependant l'apparition massive de larves les 11 et 28 mai 1983 ramène la durée de vie planctonique à 5 semaines, les fortes émissions précédentes donnant vraisemblablement peu de recrutement sur place.

Il existe une littérature abondante relative aux effets combinés de la température et de la salinité sur les larves de moules (Bayne, 1976b ; Sastry, 1979). Des expériences en laboratoire (Hrs-Brenko et Calabrese, 1969) ont défini des conditions optimales de croissance. Toutefois Bayne (1965) a pu montrer qu'il existe des écarts chez des populations différentes d'une même région (Danemark). Ceci semble démontrer une grande plasticité dans les réactions aux conditions environnementales.

A Marennes-Oléron, en 1983, de fortes densités de larves dans le plancton se rencontrent le 11 mai, à une température d'environ 14°C et une salinité de 30 ‰. Une insuffisance dans la nourriture disponible en avril peut expliquer une mortalité larvaire ou une longue durée de vie méroplanctonique, car la poussée phytoplanctonique n'est effective qu'en mai (Héral et al., 1982).

La fixation observée pendant l'immersion des cordes de coco durant 2 ou 4 semaines correspond principalement au captage de stade III. On peut penser que même les stades IV observés se sont fixés au stade III en admettant une croissance équivalente à celle décrite par Bayne (1964) de $0,025 \text{ mm.j}^{-1}$. Une telle croissance permet de passer d'une taille de 0,250 mm (stade III) à 0,6 mm puis 0,950 mm (stade IV) respectivement en 2 et 4 semaines.

Pendant la période de recrutement en mai-juin 1983, il n'a pas été observé de différence marquante du nombre moyen de fixation par jour et par centimètre entre les collecteurs exposés 4 ou seulement 2 semaines avec respectivement 98 et 91 fixations de larves par jour. Ceci permet de dire que pendant l'optimum de la période de recrutement, il se fixe sur les cordes de coco entre 90 et 100 larves par jour et que ce type de collecteur est suffisamment attractif pour prévenir une migration vers d'autres supports. Contrairement à ce qui a pu être observé dans d'autres localités (Seed, 1969, 1976) où la période de recrutement de *Mytilus edulis* est étalée dans le temps, dans le bassin de Marennes-Oléron, celle-ci est groupée et a lieu une fois par an.

Les petits individus de plus d'un millimètre trouvés en petit nombre tout au long de l'année peuvent provenir de migrations. Ce phénomène n'est pas comparable aux deux périodes de recrutement étalées dans le temps décrites par le Gall (1970) sur les côtes normandes respectivement en février-mars et fin mai-début juin. Dans notre étude, le fait que, aussi bien en 1983 qu'en 1984, le maximum de recrutement soit observé en juin, implique que les collecteurs doivent être placés au bon moment (Dare et al., 1983). Toutefois, il ne faut pas perdre de vue que pendant cette courte période, le nombre de larves fixées est largement excédentaire avec un minimum de $279 \text{ } 133 \text{ ind.m}^2$ de corde. Il en résulte que pendant 4 mois (mars à juin) la mise en place de collecteurs fournira un nombre suffisant de naissains pour obtenir une récolte satisfaisante l'année suivante avec une densité de $3 \text{ } 575 \text{ ind.m}^2$ de bouchot une fois les collecteurs transplantés (Boromthanasat, 1986).

Le nombre de naissains par collecteur varie beaucoup d'une localité à une autre, en fonction de la nature du collecteur, et en fonction des conditions environnementales. Le tableau 2 regroupe un certain nombre de données.

Tableau 2 : Intensité de recrutement de *Mytilus edulis* dans différentes conditions par mètre de collecteur.

Auteurs	Nature collecteur	Intensité Ind.m ²
BOHLE (1971)	Fibre synthétique	240 000 - 600 000
DARE et DAVIES (1975)	Synthétique bouclé	150 000 - 320 000
DARE (1976)	Synthétique bouclé	198 944
INCZE et al. (1978)	Corde de manille	20 000 - 700 000
SUTTERLIN et al. (1981)	Polypropylène	20 000 - 75 798
ROMARE et al. (1982)	Bande en fibre de Polypropylène	100 000 - 150 000
Cette étude (1983)	Corde de coco	563 164-7 219 512
Cette étude (1984)	Corde de coco	279 133-1 811 918

Le recrutement observé dans le bassin de Marennes-Oléron est le plus dense de tous ceux décrits dans la littérature malgré les variations annuelles entre 1983 et 1984 comme cela a été observé par Dare et al. (1983). Cette capacité de recrutement constitue d'ailleurs une gêne pour les autres conchyliculteurs du bassin car les huîtres en élevage sont régulièrement recouvertes par un captage naturel de moules.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN F.E., 1955. Identity of breeding temperatures in Southern and Northern Hemisphere species of *Mytilus* (Lamellibranchia). *Pac. Sci.*, 9 : 107-109.
- BAYNE B.L., 1964. Primary and secondary settlement in *Mytilus edulis* L. (Mollusca). *J. Anim. Ecol.*, 33 : 513-523.
- BAYNE B.L., 1965. Growth and the delay of metamorphosis of the larvae of *Mytilus edulis* (L.). *Ophelia*, 2 : 1-47.
- BAYNE B.L., 1976a. Marine mussels : their ecology and physiology. IBP 10 Cambridge University Press, Cambridge, 506 p.
- BAYNE B.L., 1976c. Aspects of reproduction in bivalve molluscs, In : Estuarine processes, M. Wiley (ed.). Academic Press, New-York, Vol. I, p. 432-448.
- BAYNE B.L. et THOMPSON R.J., 1970. Some physiological consequences of keeping *Mytilus edulis* in the laboratory. *Helgol. Wiss. Meeresunters*, 20 : 526-552.
- BOHLE B., 1971. Settlement of mussel larvae (*Mytilus edulis*) on suspended collectors in Norwegian waters, In : *Proc. 4th Europ. Mar. Biol. Symp.*, D.J. CRISP (ed.), Cambridge University Press, London : 63-69.
- BOROMTHANARAT S., 1986. Les bouchots à *Mytilus edulis* Linnaeus dans l'écosystème estuarien du bassin de Marennes-Oléron (France). Aspects biologique et bioénergétique. Thèse Doctorat Sp., Université Aix-Marseille II : 142 p.
- CHIPPERFIELD P.N.J., 1953. Observations on the breeding and settlement of *Mytilus edulis* in British waters. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 32 : 449-476.
- DARDIGNAC-CORBEIL M.J., 1975. La culture des moules sur bouchots. *Science et Pêche*, 244 : 10 p.

- DARDIGNAC-CORBEIL M.J., 1986. La mytiliculture traditionnelle. In Aquaculture, Tech. et Doc., Lavoisier Ed., 1 (2) : 285-344.
- DARE P.J., 1973. Seasonal changes in meat condition of sublittoral mussels (*Mytilus edulis*) in the Conway Fishery, North Wales. ICES, C.M. 1969, *Shellfish Comm.*, Doc. n° 31, 6 p.
- DARE P.J., 1976. Settlement, growth and production of the mussel, *Mytilus edulis* L. in Morecambe bay, England. Fishery Investigation, Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, London, 2 (28) : 1-25.
- DARE P.J. et DAVIES G., 1975. Experimental suspended culture of mussels (*Mytilus edulis*) in Wales using spat transplanted from a distant settlement ground. *Aquaculture*, 6 : 257-274.
- DARE P.J., EDWARDS D.B. et DAVIES G., 1983. Experimental collection and handling of spat mussels (*Mytilus edulis* L.) on ropes for intertidal cultivation. *Fish. Res. Tech. Rep.*, MAFF, *Direct Fish. Res.*, Lowestoft (74) : 23 p.
- DAVIES G., 1974. A method for monitoring the sparfall of mussels (*Mytilus edulis* L.). *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 36 : 27-34.
- DE BLOCK J.W. et GEELEN H.J., 1958. The substraction required for the settling mussels (*Mytilus edulis* L.). *Arch. Neerl. Zool.*, 13 (suppl.) : 446-460.
- DEWARUMEZ J.M., 1982. Etude de la croissance de la moule (*Mytilus edulis*). Rapport de la Station Marine de Wimereux, Université de Lille : 1-43.
- FUSUI Z., YICHAO H., SHUYING L., XIANGSHENG L. et JIANGHU M., 1980. The breeding seasons of mussels (*Mytilus edulis* L.) in Jaozhon Bay, Shandong Province, China. *Oceanol. Limnol. Sin.*, 11 : 341-350.
- HERAL M., RAZET D., DESLOUS-PAOLI J.M., BERTHOME J.P. et GARNIER J., 1982. Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 46 : 97-119.
- HRS-BRENKO M. et CALABRESE A., 1969. The combined effects of salinity and temperature on larvae of the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 4 : 224-226.
- ILLIANES J., 1979. Recherches expérimentales sur la neurosécrétion de la moule, *Mytilus edulis* L.. Thèse Doc. Sp., Univ. Caen.
- INCZE L.S., PORTER B. et LUTZ R.A., 1978. Experimental culture of *Mytilus edulis* L. in a northern estuarine gradient : growth, survival and recruitment. *Proc. World Maricul. Soc.*, 9 : 523-541.
- KAJIAHARA T., O. K. A. M., 1980. Seasonal occurrence of marine mussel plantigrades in Tokyo harbor. *Jap. Soc. Sci. Fish.*, 46 : 145-148.
- KAUTSKY N., 1982. Quantitative studies on the gonad cycle fecundity, reproductive output and recruitment in a Baltic *Mytilus edulis* L. population. *Mar. Biol.*, 68 : 143-160.
- KENNEDY V.S., 1983. Sex ratios in oysters, emphasizing *Crassostrea virginica* from Chesapeake Bay, Maryland. *Veliger*, 25 : 329-338.
- LE GALL P., 1970. Etudes des moulières normandes, renouvellement, croissance. *Vie et Milieu*, Ser. B : Océan 21 : 545-590.
- LUBET P., 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés. *Rev. Trav. Inst. Scient. Tech. Pêches Marit.*, 23 : 387-548.
- LUBET P., 1983. Experimental studies on the action of temperature on the reproductive activity of the mussel (*Mytilus edulis* L., Mollusca, Lamellibranchia). *J. moll. Stud.*, Suppt 12A : 100-105.

- LUBET P. et LE GALL P., 1967. Observations sur le cycle sexuel de *Mytilus edulis* L. à Luc sur Mer. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 10 : 303-307.
- LUBET P., GIMAZANE J.P. et PRUNUS G., 1981. Etude du cycle de reproduction de *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) (Moll. Lamell.) à la limite de son aire de reproduction. Comparaison avec les autres secteurs de cette aire. *Haliothis*, 11 : 157-170.
- MACKIE G.I., 1984. Bivalves, In P.W. Hochachka (ed.). *The Mollusca* vol. 7. Academic Press, New-York : 351-418.
- MATTHEWS A., 1910. Notes on the development of *Mytilus edulis* and *Alcyonicum digitatum* in the Plymouth laboratory. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 9 : 557-560.
- MATHIEU M., BERGERON J.P., et ALAYSE DANET A.M., 1982. L'asparate transcarbamylyase, indice d'activité gamétogénétique chez la moule *Mytilus edulis* L.. *Int. J. Invest. Repro.*, 5 : 337-343.
- ROMARE P., HAKANSSON M. et ROSENBERG R., 1982. Settlement and subsequent dispersion of the blue mussel *Mytilus edulis* L. on the Swedish west coast. Meddeland Havs fiskelaboratoriet, Lysekil 285 : 16 p.
- SASTRY A.N., 1968. Relationships among food, temperature and gonad development of the bay scallop, *Aequipecten irradians* Lamarck. *Physiol. Zool.* 41 : 44-53.
- SASTRY A.N., 1979. *Pelecypoda* (excluding ostreidae). In A.C. Giese and J.S. Perase (ed.). Reproduction of marine invertebrates. Vol. V Molluscs : Pelecypods and lesser classes. Academic Press, New-York : 113-292.
- SEED R., 1969. The ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores. I. Breeding and settlement. *Oecologia*, 3 : 277-316.
- SEED R., 1976. Ecology, In Marine mussels : their ecology and physiology, B.L. Bayne (ed.). IBP 10 Cambridge University Press, Cambridge : 13-65.
- SOKAL R.R. et ROHLF F.J., 1973. Introduction to Biostatistics. W.H. Freeman and Company, San Francisco, 368 p.
- SUTTERLIN A.D., AQGETT D., COUTURIER C., SCAPLEN R. et IDLER D., 1981. Mussel culture in Newfoundland waters. *Mar. Sci. Res. Lab.*, Tech. Report n° 23 : 82 p.
- VERWEY J., 1952. The ecology of the distribution of cockle and mussel in the Dutch Waddensea. Their role in the sedimentation and the source of their food supply with a short review of the feeding behaviour in bivalve molluscs. *Arch. Neerl. Zool.*, 10 : 171-239.