HALIOTIS, 16 (1987): 149 - 158

RELATIONS ENTRE LA NOURRITURE DISPONIBLE ET LA PRODUCTION DE MOLLUSQUES EN MILIEU ESTUARIEN : VARIABILITE TEMPORELLE DE LA COLONNE D'EAU.

par

M. HERAL, J.M. DESLOUS-PAOLI, J. PROU et D. RAZET

IFREMER, Laboratoire Ecosystèmes Conchylicoles (LEC)
B.P. 133, 17390 La Tremblade (France):

RESUME : L'étude des relations trophiques in situ mollusques-milieu nécessite une acquisition de données représentant le mieux possible la variabilité des populations de mollusques et des facteurs du milieu. Pour l'eau, les paramètres principaux à saisir sont la température, la charge sestonique et la biomasse phytoplanctonique. Chacun de ces paramètres nécessite une stratégie d'échantillonnage différente. En milieu estuarien les mesures de températures présentent peu de variabilité et peuvent être suivies ponctuellement avec une périodicité de 15 jours. Par contre, les variations de charges sestoniques sont élevées au cours de la journée, en fonction de l'intensité des courants et de l'état de la mer, induisant une stratégie d'échantillonnage qui prend en compte ces variabilités. En ce qui concerne la biomasse phytoplanctonique, elle présente un cycle annuel marqué mais les variations en point fixe mettent en évidence une variabilité due aux différentes masses d'eau échantillonnées.

<u>Mots clés</u> : Stratégie d'échantillonnage, variabilité temporelle, relations trophiques, écosystème estuarien.

RELATIONSHIPS BETWEEN THE AVAILABLE FOOD AND THE PRODUCTION OF MOLLUSCAN IN AN ESTUARY: VARIABILITY AND SAMPLING STRATEGY.

<u>ABSTRACT</u>: The study of the trophic relations needs to collect data which can best represent the variability of the populations of molluscan and the parameters of the water. For the water, the main parameters which play a role on the production of molluscan in an estuarine area are the temperature, the seston, and the phytoplanctonic biomass. For the temperature it is proposed to sample only twice a month. At the contrary for seston variations which are very large on a tidal cycle and correlated with the currents and the waves, it is necessary to take in count this variability. For the phytoplancton, the annual cycle is well characterized, but the variability at a station is depending on the caracteristic of each water masses. The authors suggest that a sampling strategy in a tidal cycle is necessary to study trophic relations between plankton and benthos.

Key words: Sampling strategies, time variations, trophic relationships, estuarine ecosystem

L'étude des relations trophiques in situ, mollusques-milieu nécessite une acquisition de données représentant le mieux possible l'évolution des populations de mollusques et des facteurs du milieu ainsi que leur variabilité. Si pour les mollusques, les mesures bi-mensuelles voire mensuelles des productions tissulaires intégrent les fluctuations, elles peuvent être cependant imprécises pour la détermination des variations fines tel l'amaigrissement hivernal. De même, chez les mollusques à gonade diffuse, l'estimation de l'effort de reproduction nécessite un pas de mesure plus rapproché. L'étude des paramètres trophiques de la colonne d'eau et de l'interface eau-sédiment est beaucoup plus complexe car elles présentent, particulièrement en milieu côtier une forte hétérogénéité. Un certain

nombre d'auteurs, parallèlement à des observations fines de la croissance tissulaire de différentes espèces de mollusques ont réalisés des mesures de paramètres biotiques et abiotiques caractéristiques de la qualité trophique de l'environnement immédiat des populations étudiées (tableau 1).

<u>Tableau 1</u>: Effets positifs ou négatifs de paramètres trophiques sur la production de mollusques lamellibranches.

AUTEURS [FACTEURS POSITIFS	ESPECES		
Hargrave et Peer, 1973	Ch1 a	Biomasse benthique		
Lelong et Riva, 1976	Phytoplancton Température Salinité	Ruditapes decussatus		
Wildish et al., 1981	Log ATP x courant	Lamellibranches		
Deslous-Paoli et al., 1982	chl a et glucides	Crassostrea gigas		
Kautsky, 1982	Température + Chl a	Mytilus edulis		
Bodoy et Plante-Cuny, 1984	chl a + production primairs	Ruditapes decussatus		
Héral et al., 1984	T, Chla, phéo substances dissoutes	Crassostrea gigas		
Wildish et Kristmanson, 1984	ATP x courant	Mytilus edulis		
Fréchette et Bourget, 1985	chło + pheo POM	Mytilus edulis		
Parache, 1985	glucides particulaires protéines particulaires	Mytilus galloprovincialis adulte Mytilus galloprovincialis juvénile		
Wildish et Kristmanson, 1985	seston x courant	Mytilus edulis		
Parache et Massé, 1986	pheo, protéines particulaires	Mytilus galloprovincialis		
Parache et Massé, 1987	glucides particulaires lipides particulaires	Mytilus galloprovincialis		
AUTEURS	FACTEURS NEGATIFS ESPECES			
Van1, 1980	seston	Chlamys islandica		
Deslous-Paoli et al., 1982	seston <u>Crassostrea gigas</u>			
Héral et al., 1983	seston <u>Crassostrea gigas</u>			
Deslous-Paoli et Héral, 1984	seston	<u>Crassostrea</u> gigas		

La matière organique particulaire et sa composition, fonction des concentrations des sites, est en relation étroite avec la croissance des mollusques comme l'ont montré un certain nombre d'auteurs (tableau 1). Ainsi par exemple, en milieu estuarien, la charge sestonique élevée produit un effet négatif sur la croissance, induisant un amaigrissement marqué pendant les périodes hivernales. S'il n'apparait pas de relations étroites entre la production de chair et la matière organique détritique, par contre la croissance pondérale est liée à la biomasse chlorophyllienne (Héral et al., 1983-1984; Deslous-Paoli et Héral, 1984). A l'opposé en Méditerranée, dans des milieux peu turbides, la matière organique assimilable par les mollusques au sens de Widdows et al. (1971) c'est à dire la somme des protides, lipides et glucides particulaires regroupant la matière organique labile d'origine phytoplanctonique, bactérienne ou détritique mais facilement lysable (Etcheber et al., 1985) est en relation étroite avec la croissance des moules (Parache, 1985; Parache et Massé,

1986-1987). De même Wildish et Kristmanson (1984-1985) mettent en évidence expérimentalement, avec des charges sestoniques faibles une relation entre la croissance de la moule et la teneur en seston vivant mesurée par l'ATP en fonction des courants. Fréchette et Bourget (1985) montrent in situ qu'une population de moule entraîne une déplétion en matière organique fonction du courant. L'ensemble de ces résultats suggère que les populations de bivalves pourraient être dans des conditions de nourriture limitantes en particulier dans des milieux fermés où la circulation résiduelle des masses d'eau est faible. Il apparait en outre que les principaux paramètres à retenir pour expliquer la croissance des mollusques sont la température, la charge sestonique, la matière organique particulaire et la biomasse phytoplanctonique.

Cependant mettre en évidence in situ les liaisons entre les paramètres nutritifs et les populations de mollusques, nécessite d'adopter une stratégie d'échantillonnage de la colonne d'eau adéquate permettant d'apprécier les fluctuations temporelles des constituants de la matière organique particulaire. Or les malacologistes qui étudient simultanément les mollusques et leur milieu environnant développent des stratégies adaptées pour l'étude des mollusques mais appliquent des stratégies souvent très rustiques pour la colonne d'eau : prélèvement ponctuel mensuel.

Mettre en relation la production de mollusques en un point avec la biomasse phytoplanctonique nécessite d'échantillonner les différentes masses d'eau qui vont défiler en ce point. Cette approche eulerienne permet de préciser les microévolutions des facteurs trophiques et s'oppose à un échantillonnage spatial lagrangien. Cette dernière stratégie peut s'appliquer pour l'étude des relations trophiques des mollusques lorsqu'il est nécessaire de comparer des stations différentes, elle sera cependant plus macroévolutive, car la périodicité des études en plusieurs points est plus réduite pour un problème de coût. Dès 1972, Platt montre que la répartition du phytoplancton est hétérogène à toutes les échelles correspondant aux échelles hydrodynamiques. Riaux (1984) précise que la stratégie d'échantillonnage est très importante dans les milieux côtiers instables. Dans une récente discussion, Frontier, Ibanez, Laurec (1987) soulèvent le problème statistique d'une stratégie d'échantillonnage adéquate pour le zooplancton, mais on peut appliquer au phytoplancton leurs conclusions :

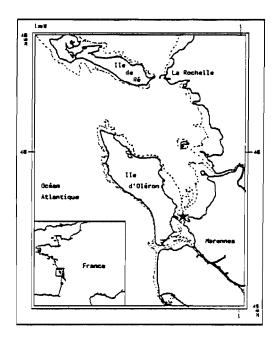
- difficultés dans la définition d'une population précise et délimitée permettant l'application d'un plan d'échantillonnage,
 - difficultés dans la définition des strates
 - limitations de l'échantillonnage par un coût imposé

Cependant dans l'approche eulérienne qui nous intéresse pour un couplage benthos-pelagos le problème est plus de définir un intervalle de temps qui implique une connaissance préalable des hétérogénéités majeures.

METHODES

Pour la baie de Marennes-Oléron, il est présenté dans ce travail une approche eulérienne en une station avec 8 prélèvements en demi cycle de marée diurne avec une périodicité de 1,5 heures en marée de vives eaux et en marée de mortes eaux à raison de deux demi cycle par mois pendant deux ans (fig. 1). Cette stratégie a été retenue car antérieurement Héral et al. (1983) ont démontré que pour un certain nombre de paramètres, la variabilité journalière en un point était supérieure à la variabilité géographique ou à la variabilité saisonnière. L'hydrodynamisme (courant et déplacement résiduel des masses d'eaux) étant très différent selon les caractéristiques de la marée, la périodicité retenue est de 15 jours en alternant un cycle de mortes eaux et un cycle de vives eaux. Par ailleurs ce pas de temps semble correspondre en milieu eutrophe mais turbide, à la durée de maintien des blooms phytoplanctoniques. Les résultats de cette stratégie d'échantillonnage sont comparés avec un suivi lagrangien ponctuel de type RNO (Réseau National d'Observation de la qualité des eaux), réalisé depuis 1977 sur 5 stations avec un pas de temps de 15 jours en mortes eaux et en vives eaux à mi-marée haute (Héral et al., 1984).

<u>Figure 1</u>: Localisation de la station de prélèvement.



Les résultats présentés concernent les principaux paramètres qui controlent dans cet écosystème la croissance de l'huître Crassostrea gigas : température, charge sestonique, biomasse phytoplanctonique exprimée par la concentration en chlorophylle a. Parallèlement les paramètres physiques sont suivis : courant, état de la mer, hauteur de la houle et vitesse du vent. Les méthodes et techniques de dosages utilisées sont identiques à celles décrites dans Héral et al. (1983).

RESULTATS

1°) Température

Généralement, la variabilité quotidienne de la température est faible suite à l'inertie calorique des masses d'eau (fig. 2). L'écart-type des observations varie entre 1 et 3°C signifiant que 95 % des observations sont situées dans une fourchette de 2 à 6°C. Cette variabilité quotidienne est non négligeable et est principalement due à la faible hauteur d'eau et à l'importance de l'estran vaseux qui absorbe de la chaleur à marée basse, la restituant au flot. Une mesure ponctuelle dans la journée à mi-marée haute en début d'après-midi est peu différente de la moyenne diurne calculée sur le demi-cycle de marée.

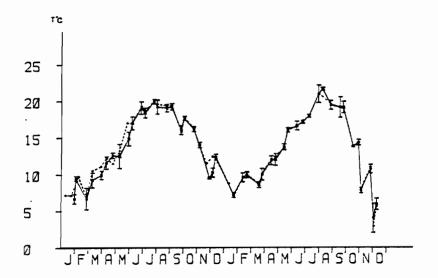


Figure 2 : Evolution de la température en °C. (\star) prélèvement ponctuel, (\bullet) moyenne du cycle de marée avec l'écart-type des observations (I).

2°) Charge sestonique

L'évolution des teneurs en matières en suspension met en évidence des concentrations élevées en hiver dépassant en moyenne 300 mg.1⁻¹ (fig. 3). La variabilité journalière hivernale est grande en particulier en vives eaux avec un écart-type bien souvent égal à la moitié de la moyenne, 95 % des observations sont donc comprises entre 0 et 2 fois la valeur moyenne. En mortes eaux, les charges en suspension sont plus faibles ainsi que leur variabilité. L'échantillonnage ponctuel entraîne, en hiver, une large surestimation en vives eaux et des valeurs différentes de la moyenne le reste de l'année avec des valeurs généralement inférieures, les prélèvements étant effectués à mi-marée haute alors que le maximum de turbidité est souvent observé à basse mer. Pour déterminer les facteurs qui contrôlent la charge sestonique de la colonne d'eau, les teneurs en seston des prélèvements en cycle de marée sont mis en relation avec la vitesse du courant, le coefficient de marée, la vitesse du vent, l'état de la mer, l'amplitude de la houle et la hauteur de la colonne d'eau.

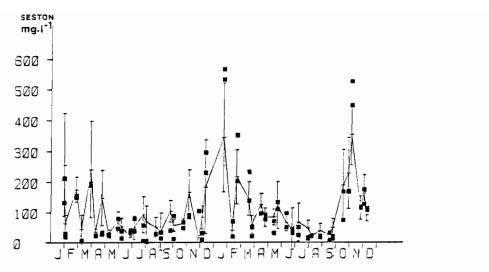


Figure 3 : Evolution de la charge sestonique : prélèvements pontuels (\blacksquare), moyenne du cycle de marée (+) avec l'écart-type des observations (\blacksquare).

La matrice des corrélations interparamètres met en évidence que la charge sestonique est en relation avec la houle, l'état de la mer, la vitesse du vent, la vitesse du courant (tableau 2).

Tableau 2 : Matrice des corrélations pour 308 observations.

COU : courant, X1 : hauteur d'eau du prélèvement, COEFF : coefficient de marée, ETAT : état de la mer, VITV : vitesse du vent, HOUL : amplitude de la houle, SES : charge sestonique. Les coefficients de corrélations soulignés sont significatifs au seuil de 1 %.

		COU	X1	COEFF	ETAT	VIIV	HOUL	SES
	COU X1 COEFF ETAT VITV HOUL	1.0000 0.0494 0.0985 0.0568 0.0375	1.0000 -0.0339 0.0517 0.0709 0.0594	1.0000 0.0652 0.0553 0.0147	1.0000 0.5998 0.4970	1.0000	1.0000	
į	SES	0.3283	0.0947	0.1236	0.3500	0.3721	0.4149	1.0000

Une régression multilinéaire avec comme variable expliquée la charge sestonique donne comme équation (logiciel stat ITCF) :

seston = 10,84 + 38,83 courant + 88,33 houle - 6,61 hauteur d'eau + 4,3 vitesse du vent

Après application du test F, le coefficient de marée n'apporte pas de gain significatif de variance. Le coefficient de corrélation multiple est de 0,57 et seulement 33 % de la variance de la charge sestonique sont expliqués par ces paramètres.

De même dans une analyse en composante principale (logiciel stat ITCF) où l'axe 1 représente 90,5 % des variations et l'axe 2, 4,6 %, il se confirme que la charge sestonique est liée à l'état de la mer, la vitesse du courant et la vitesse du vent alors qu'elle est indépendante de la salinité et donc des apports estuariens et des coefficients de marée (fig. 4).

3 = 4

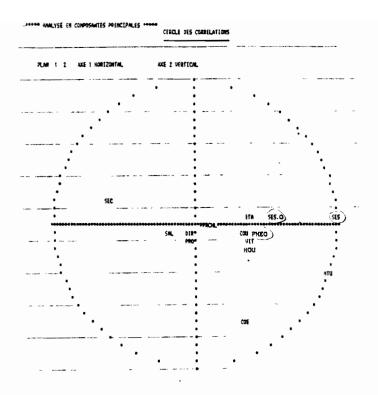


Figure 4 : Analyse en composante principale sur données brutes (matrice de variances covariances). Nombre d'observations : 284, nombre de variables : 16.

SES : seston, NTU : turbidité, SES.O : seston organique, ETA : état de la mer, COU : vitesse du courant, VIT : vitesse du vent, PPR : profondeur du prélèvement, HOU, amplitude de houle, CHL : chlorophylle a, PHEO : phéopigments, COE : coefficient de marée, DIR : direction du vent, PRO : hauteur de la colonne d'eau, SEC : transparence Secchi, SAL : salinité.

Ainsi il est mis en évidence que dans le bassin de Marennes-Oléron la charge sestonique présente une grande variabilité journalière en relation avec les paramètres physiques et météorologiques qui peuvent varier très rapidement dans la journée. Un échantillonnage ponctuel ne peut donc être représentatif de la charge sestonique qui contrôle, à de fortes teneurs, la consommation de nourriture (Deslous-Paoli et al., 1987) et la production de chair (Héral et al., 1983; Deslous-Paoli et Héral, 1984).

3) Biomasse phytoplanctonique

Mesurée par la concentration en chlorophylle a, elle présente un bloom printanier marqué (fig. 5) au mois de mai avec des concentrations maximales moyennes de 12 à 17 μ g.1⁻¹ selon les années. la variabilité des observations en chlorophylle a est grande pendant ces blooms avec des eaux de basse mer à faible concentration phytoplanctonique tandis que les eaux de haute mer présentent une biomasse plus importante. Les prélèvements ponctuels à mi-marée correspondent par hasard à la moyenne des résultats quotidiens, l'échantillonnage des eaux de mi-marée haute possédant une concentration moyenne. Les blooms automnaux (4 à 6 μ g.1⁻¹) sont plus irréguliers et leur échantillonnage ponctuel n'est pas représentatif de la qualité trophique moyenne des eaux, alors que leur importance pour la physiologie des

mollusques est grande du fait de l'accumulation de glycogène permettant à l'animal de survivre sur ses réserves pendant la période hivernale largement déficitaire en phytoplancton. L'échantillonnage ponctuel induit des valeurs largement erronées en hiver surestimant parfois d'un facteur 3 les concentrations moyennes.

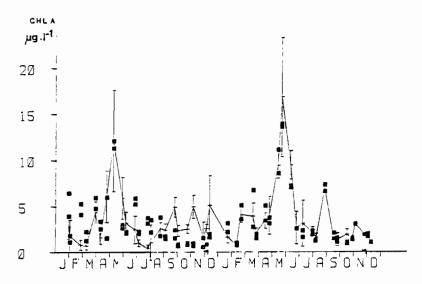


Figure 5 : Evolution des teneurs en chlorophylle a : prélèvements ponctuels (), moyenne du cycle de marée (+) avec l'écart-type des observations (I).

Dans l'analyse en composantes principales, il apparait que les variations des teneurs en chlorophylle a ne sont pas en relation avec les paramètres physiques retenus contrairement aux phéopigments qui sont liés au courant et à l'état de la mer car comme le seston organique et le seston total, ils viennent de l'interface eau-sédiment et sont remis en suspension.

DISCUSSION

L'étude des relations benthos-pelagos nécessite une appréhension correcte de la variabilité temporelle des paramètres trophiques. Dans ce travail, en comparant deux stratégies d'échantillonnages, l'une ponctuelle de type RNO, l'autre en cycle de marée, il apparait que, dans le bassin estuarien de Marennes-Oléron, chacun des paramètres nécessite une stratégie d'échantillonnage différente. Ainsi, les mesures de températures peuvent être effectuées ponctuellement au milieu de la journée.

Par contre les variations de charges sestoniques sont fortes au cours de la journée en relation avec l'intensité des courants et de l'état de la mer nécessitant une approche repétitive en une même station. Pour la biomasse phytoplanctonique, les variations en point fixe mettent en évidence une variabilité due aux différentes masses d'eau échantillonnées de caractériques soit plus océanique, soit plus estuarienne.

Ainsi il sera nécessaire dans cet écosystème de poursuivre une approche répétitive en cycle de marée pour l'étude des relations trophiques. Deux échelles temporelles ne sont pas

prospectées dans l'approche présentée :

- 1°) Etude de la micro variabilité intra-journalière entre les prélèvements effectués toutes les 1 h 30 en cycle de marée.
- 2°) Suivi de la variabilité inter-journalière entre un cycle de marée de vives-eaux et de mortes-eaux.

La solution à la première question peut être résolue par un suivi par fluorimétrie et turbidimétrie en continu relié à une centrale d'acquisition. Par contre la connaissance de la variabilité quotidienne nécessite de multiplier le nombre de sorties et se heurte au coût fixé pour l'échantillonnage.

Parallèlement une recherche des comportements des mollusques face à ces variabilités de la nourriture doit être poursuivie, ainsi Fréchette et Brouget (1987) suggèrent qu'une hétérogénéité intra-journalière à faible échelle du phytoplancton dans un cycle de marée ne modifierait pas le transfert énergétique entre la colonne d'eau et la population de mollusque en particulier lorsque le niveau de nourriture est élevé, le mollusque régulant par la production de pseudofèces, la nourriture ingérée. Par contre la variabilité inter-journalière modifie largement le niveau de nourriture et peut influer sur les performances de croissance des mollusques.

BIBLIOGRAPHIE

- BODOY A. et PLANTE-CUNY M.R., 1984. Relations entre l'évolution saisonnière des populations de palourdes (*Ruditapes decussatus*) et celles des microphytes benthiques et planctoniques (Golfe de Fos, France). *Haliotis*, 14 : 71-78.
- DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M. et ZANETTE Y., 1982. Problèmes posés par l'analyse des relations trophiques huîtres-milieu. *Indices biochimiques des milieux marins*.

 **Actes et colloques du CNEXO, 14 : 335-340.
- DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M., 1984. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea* gigas de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole. *Haliotis*, 14 : 79-90.
- DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M., GOULLETQUER P., BOROMTHANARAT W., RAZET D., GARNIER J., PROU J. et BARILLET L., 1987. Evolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. *Indices biochimiques des milieux marins* nov. 86 L'Houmeau. *Océanis*: sous presse.
- ETCHEBER H., HERAL M. et RELEXANS J.C., 1985. Protocoles d'extraction chimique de la matière organique particulaire : application au domaine estuarien. Indices biochimiques des milieux marins. Océanis 14 (5) : 409-428.
- FRECHETTE M. et BOURGET E., 1985. Food limited growth of Mytilus edulis L. in relation to the benthic boundary layer. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 42: 1166-1170.
- FRECHETTE M. et BOURGET E., 1987. Significance of small-scale spatio-temporal heterogeneity in phytoplankton abundance for energy flow in Mytilus edulis. Mar. Biol., 94: 231-240.
- FRONTIER S., IBANEZ F., et LAUREC A., 1987. Estimation quantitative du zooplancton. PNDR, IFREMER 5: 41-50.

- HARGRAVE B.T. et PEER D.L., 1973. Comparison of benthic biomass with depth and primary production in some Canadian east coast inshore waters. *ICES*. K : 8, 14 p.
- HERAL M., RAZET D., DESLOUS-PAOLI J.M., BERTHOME J.P. et GARNIER J., 1983. Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 46, 2: 97-119.
- HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M. et SORNIN J.M., 1983. Transferts énergétiques entre l'huître Crassostrea gigas et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches. Océanis 9, 3 : 169-194.
- HERAL M., RAZET D., DESLOUS-PAOLI J.M., MANAUD F., TRUQUET I. et GARNIER J., 1984. Hydrobiologie du bassin de Marennes-Oléron, résultats du Réseau National d'Observation de 1977 à 1981. Ann. Soc. Sci. nat. Charente-Maritime, 7 (2): 259-277.
- HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M., RAZET D. et PROU J., 1984. Essai de mise en évidence in situ de paramètres biotiques et abiotiques de l'eau et de l'interface eau-sédiment intervenant dans la production de l'huître Crassostrea gigas. Océanis, 10, 4: 465-475.
- HERAL M., 1987. Evaluation of the carrying capacity of the molluscan shellfish ecosystems in Aquaculture (Developpement et aménagement de la conchyliculture). Séminaire International de La Rochelle, mars 1985. Editeur IFREMER.
- KAUTSKY N., 1982. Growth and size structure in a Baltic Mytilus edulis population. Mar. Biol., 68: 117-133.
- LELONG P. et RIVA A., 1976. Relations entre croissance de bivalves et phytoplancton en lagune et bassin fermé. Haliotis 7: 104-109.
- PARACHE A., 1985. Contribution à l'étude de la croissance de *Mytilus galloprovincialis*.

 Influences des conditions de milieu. Thèse Doct. Sciences, Océanologie, Univ. Aix-Marseille II., 241 p.
- PARACHE A. et MASSE H., 1986. Croissance de *Mytilus galloprovincialis* sur filières en mer ouverte en Méditerranée Nord Occidentale. *Haliotis*, 15 : 163-171.
- PARACHE A. et MASSE H., 1987. Influence des facteurs du milieu sur le cycle biologique de Mytilus galloprovincialis en élevage sur corde, dans l'anse de Carteau (côte Méditerranéenne française). Haliotis, 16 (sous presse ce volume).
- PLATT T., 1972. Local phytoplankton abundance and turbulence. Deep. Sea Res., 19: 183-187.
- RIAUX C., 1984. Microphytes de l'interface "eau-sédiment" dans une Ria de Bretagne Nord : peuplements, biomasse, production, cycle annuel, variabilité à court terme. Thèse doctorat d'état Paris 6ème.
- VAHL 0., 1980. Seasonal variations in seston and in the growth rate of the Iceland scallop, Chlamys islandica from Bulsfjord 70°N. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 48: 195-204.
- WIDDOWS J., FIETH P., et WORRALL C.M., 1979. Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel Mytilus edulis. Mar. 3iol., 50: 195-207.
- WILDISH D.J., KRISTMANSON D.D. et PEER D., 1981. Effect of tidal currents on suspension-feeding benthos in the bay of Fundy. *ICES* C.M. 1981 L : 33, 7 p.
- WILDISH D.J. et KRISTMANSON D.D., 1984. Importance to mussels of the benthic boundary layer. Can J. Fish. Aquat. Sci., 41: 1618-1625.
- WILDISH D.J. et KRISTMANSON D.D., 1985. Control of suspension feeding bivalve production by current speed. Helgoländer Meeresunters, 39: 237-243.