

RAPPORTS ENTRE LA PRODUCTIVITÉ DES MOLLUSQUES AQUATIQUES ET LA DURÉE DE LEUR VIE

par

V.E. Zaïka

Institut de Biologie des Mers du Sud, Académie des Sciences de la R.S. d'Ukraine.

Résumé

Les valeurs de la vitesse spécifique C (production de la population calculée sur l'unité de biomasse pour l'unité de temps), obtenues d'après les données de la littérature pour 21 espèces de Mollusques marins et d'eau douce sont citées. L'auteur démontre que plus la valeur de C pour une population est basse, plus longue est la durée de la vie de l'espèce en question. Chez les Mollusques étudiés, la valeur moyenne journalière de C pour une année est comprise entre 0,0003 et 0,03.

Les travaux sur la productivité des Mollusques, publiés au cours de ces dernières années (Arabina, Grese, Negus, Ossadtchikh) et les résultats antérieurs (Vorobiev, Kouznetsov), donnent une idée des traits principaux du mécanisme producteur dans ce groupe. Les données existantes sur la croissance et les proportions des âges des Mollusques ont permis, en outre, de calculer les indices de production absents encore pour certaines espèces. La matière accumulée permet de comparer la productivité de divers Mollusques selon la vitesse de croissance, la structure d'âge et la durée de la vie.

Méthode

Les calculs de la production sont faits sur du matériel quantitatif publié, concernant les espèces de Mollusques pour lesquelles toutes les données nécessaires ont été recueillies dans la même région.

Pour comparer la productivité de divers animaux sous différents aspects, il est commode d'utiliser, non la production de la population pour une période déterminée (P_t), mais la vitesse spécifique de la production (C), c'est-à-dire la production par unité de temps et par unité de biomasse de la population. Dans le présent travail, on a

utilisé comme indice de productivité, la valeur moyenne par 24 heures, calculée sur une année. Dans le cas où la valeur de la production annuelle, déterminée par tel ou tel procédé, est connue pour le Mollusque en question, elle a été divisée par la biomasse moyenne et par 365, ce qui donne la moyenne C pour une année (indépendamment du nombre de mois qu'a duré la croissance des Mollusques). Dans d'autres cas, C a été calculé par l'algorithme suivant.

1 - Utilisant les données portant sur l'accroissement de poids des animaux, nous avons calculé, pour chaque année de leur vie ($i = \text{âge}$), la valeur de la vitesse spécifique moyenne de l'accroissement en poids (Q_i) par la formule :

$$Q_i = \frac{2,3 \log (w_{t+1}/w_t)}{365} \quad (1)$$

où w_t est le poids du Mollusque à l'âge de t années, w_{t+1} , son poids à $t + 1$ années. Pour ceux qui ne dépassent pas un an, nous calculions Q également pour de courts laps de temps.

2 - Connaissant, pour le moment précis ou la période précise, la structure d'âge de la population, nous calculions la vitesse de production P (production en 24 heures) par la formule :

$$P = \sum Q_i B_i \quad (2)$$

où B_i est la biomasse du groupe d'âge i .

3 - Ensuite, nous pouvions calculer C par le rapport :

$$C = \frac{P}{B} \quad (3)$$

où $B = \sum B_i$.

Dans ces différents cas, on a ainsi uniquement calculé la production par rapport à la croissance des individus. Nous désignons par Q_i la vitesse spécifique de la croissance des Mollusques dans la première année de leur vie.

VITESSES SPÉCIFIQUES DE PRODUCTION DE DIFFÉRENTS MOLLUSQUES

Ci-dessous sont indiquées les valeurs C pour quelques espèces de Mollusques avec une courte caractéristique des données utilisées et des indications sur certaines hypothèses faites pendant les calculs.

Mytilus galloprovincialis Lam. - Mer Noire.

Les calculs sont basés sur des données exprimées en unités de poids brut. Pour le calcul de Q_i , on prend comme poids initial celui des œufs mûrs de diamètre 0,05 à 0,07 mm (Vorobiev, 1938), ce qui donne $1,2 \cdot 10^{-4}$ mg. Les nombres utilisés sur l'accroissement de poids proviennent de Moules du banc de sable d'Odessa (Ivanov, 1967), ceux concernant la structure d'âge ont été pris dans les tra-

vaux d'Ivanov (1965, 1968). La fraction principale en poids de la population est constituée par les animaux de deux ans (40 à 50 p. 100). Nous n'avons aucune donnée sur la biomasse des jeunes. On sait que, dans les eaux danoises, les *M. edulis* de moins d'un an ne sont pas nombreuses (Smidt, 1951). D'après nos calculs, $Q_1 = 0,045$; $C = 0,0025$. On trouve également des données sur l'accroissement de poids des Moules pendant les trois premières années, dans le travail de Slavina (1965). Les valeurs de Q_1 calculées d'après son matériel, sont plus élevées chez les Mollusques de moins d'un an mais plus basses dans les groupes 1 + et 2 + que celles que nous avons calculées d'après Ivanov. Puisque, d'après les données de Slavina, la proportion du groupe 0 + dans la biomasse est négligeable, C doit être inférieur à 0,0025. Les résultats de Dragoli (1966) montrent que les Moules vivent normalement 7 à 9 ans, rarement jusqu'à 12 ans et que, dans la série de biotopes de la Mer Noire, la vitesse de croissance est sensiblement moindre que d'après le matériel d'Ivanov (1967). Ainsi, la valeur obtenue par nous est, semble-t-il, proche de la limite supérieure de C pour les Moules de la Mer Noire.

***Acmaea testudinalis* (Müll.) - Mer de Barentz.**

La biologie de cette espèce dans la région de Mourmansk, a été étudiée par Matveeva (1955). Les poids bruts, en fonction de l'âge, la biomasse et la structure d'âge pour quatre biotopes, sont donnés par l'auteur. Nous avons utilisé les résultats numériques obtenus dans la baie de Jarnichnaia où la croissance est le plus rapide et dans la baie de Dalne-Zelenetskaia, où elle est le plus lent (cap Povorotni). Les résultats obtenus sont les suivants : dans la baie de Jarnichnaia, $B = 36 \text{ g/m}^2$, $C = 0,0011$, $P_{an} 7,2 \text{ g/m}^2$. La vitesse spécifique de la production est un peu plus grande près du cap Povorotni où les Mollusques grandissent moins bien. On peut l'expliquer par le fait que la valeur de Q est ici moins grande dans la première année de la vie, mais qu'elle l'est davantage pour les Mollusques plus âgés de la baie de Jarnichnaia. En même temps, dans le calcul de C, les jeunes ne sont pas pris en considération (leur biomasse, évidemment très faible, n'étant pas indiquée). Les animaux les plus âgés ont de 6 à 7 ans.

***Acmaea digitalis* Eschscholtz - Côte Pacifique des Etats-Unis.**

C'est en Oregon que la biologie de l'espèce a été étudiée (Frank, 1965). Les Mollusques vivent jusqu'à 6 à 8 ans et atteignent la même longueur que les *A. testudinalis* mais ils grandissent plus vite. Pour *A. digitalis*, les données sur le poids sont absentes, mais on a mesuré leurs différentes tailles. Ayant admis que le poids spécifique ne change pas avec l'âge (d'après les données de Slavina 1965, il s'accroît seulement de 13 p. 100 pour une augmentation de poids de 15 à 70 g), nous nous sommes servis, pour le calcul de C, des mesures de longueur, ce qui, dans ce cas, remplace les données du poids brut. En considérant les nombres donnés pour la population de tous âges au mois d'août, on a obtenu $C = 0,0036$.

Mytilaster lineatus (Gmel.) - Mer d'Azov.

La biologie de cette espèce et des deux suivantes a été étudiée par Vorobiev (1949). Les poids ont été traduits en unités de poids brut. Vorobiev a calculé la production de ces Mollusques pour sept mois, en comparant l'accroissement et l'élimination des individus et a estimé les coefficients P/B en attribuant la production de sept mois à la biomasse minimum, celle du printemps. Bien que Grese (1967) ait calculé les valeurs de C, d'après les nombres fournis par Vorobiev, ses résultats ne s'accordent pas, dans tous les cas, avec les calculs de ce dernier. C'est pourquoi, nous les avons refaits d'après le schéma suivant : en utilisant les valeurs de l'accroissement de poids, nous avons déterminé Q_1 . Vorobiev fait état de la structure d'âge pour le printemps et l'automne. Deux valeurs de C ont été calculées conformément et leur moyenne a été prise comme moyenne annuelle. Les valeurs de C obtenues pour trois espèces de Mollusques coïncident pratiquement avec les résultats de Grese. La durée de vie de *M. lineatus* dans la Mer d'Azov est de trois ans. Les résultats des calculs donnent : $Q_1 = 0,25-0,034$; pour le printemps, $C = 0,005$ et pour l'automne, $0,014$ (la différence s'explique par le « rajeunissement » de la population vers l'automne) soit, pour une année, une moyenne $C = 0,0095$. D'après Grese, $C = 0,089$. D'après Vorobiev, la production en sept mois est de 901 g/m^2 . Si l'on prend le rapport de cette valeur à la biomasse moyenne (440 g/m^2) et qu'on divise par le temps (en 24 heures), on obtient $C = 0,010$. Ainsi, dans ce cas, les différentes méthodes de calcul de C donnent des résultats très proches.

Cardium edule L. - Mer d'Azov.

La durée de vie de l'espèce est de 5 ans. La valeur de Q_1 est $0,33$ à $0,40$; celle de C, $0,0018$ au printemps et $0,0064$ à l'automne, soit une moyenne annuelle de $0,0041$. Pour Grese, $C = 0,0046$. Pour Vorobiev, la production en sept mois est de 1.148 g/m^2 , la biomasse moyenne de 512 g/m^2 . Il en découle que $C = 0,010$. Ainsi, la production calculée par Vorobiev donne une valeur de C double de celle calculée par d'autres méthodes.

Abra (= *Syndesmia*) *ovata* (Philippi) - Mer d'Azov.

L'espèce vit de 3 à 4 ans. $Q_1 = 0,032$ à $0,039$ et $C = 0,0018$, pour le printemps et $0,0080$ pour l'automne, soit une moyenne annuelle de $0,0049$. Selon Grese, $C = 0,0058$. Selon Vorobiev, la production en sept mois est de 377 g/m^2 , avec une biomasse moyenne de 235 g/m^2 , ce qui donne $C = 0,0080$.

Rissoa splendida Eichw. - Mer d'Azov.

Pour cette espèce, Grese donne $C = 0,0106$, sans référence à l'origine des données initiales. D'après Maccaveeva (1959), l'espèce

a, dans la Mer Noire, un cycle annuel et les résultats de l'auteur fournissent une valeur de Q_1 égale à 0,032.

Unionidae de la Tamise.

La biologie et la production de trois espèces de ces Unionidae ont été étudiées par Negus (1966). La biomasse et la production sont traduites en unités de poids sec des tissus mous (sans la coquille). Nous tirons de ces données : *Unio pictorum* L. : $C=0,00038$, $Q_1=0,02$ à $0,03$, durée de vie = 13 ans ; *U. tumidus* Retz. : $C=0,00035$, $Q_1=0,02$ à $0,03$, durée de vie = 11 ans ; *Anodonta anatina* L. : $C=0,00054$, $Q_1=0,02$ à $0,03$, durée de vie = 10 ans. Comme poids initial pour les trois espèces, on a pris le poids des glochidies adultes de *A. anatina*, soit 0,066 mg.

Dreissena polymorpha Pall. - Barrage de Kouybichev.

Les données nécessaires au calcul de la production se trouvent dans le travail de Lakhov et Mikheev (1964). La croissance est exprimée en poids brut. Pour le calcul de Q_1 , on a pris comme poids initial celui des postvéligères ($2,5 \cdot 10^{-3}$ mg) calculé d'après leurs dimensions (Kirpitchenko, 1964). Nous avons obtenu $Q_1=0,35$. Lakhov et Mikheev donnent la structure d'âge de la population pour un grand nombre de secteurs différents du bassin. Nous avons calculé C pour 12 de ces secteurs et obtenu des valeurs voisines : $C=0,0011$ à $0,0017$ (moyenne = $0,0014$). Les Mollusques de moins d'un an constituent, quant au poids, une fraction négligeable, ce qui est en rapport avec le nombre des jeunes (Kirpitchenko, 1964). Le matériel a été rassemblé sept ans après la mise en eau du bassin, c'est pourquoi l'âge maximum observé est de 6 ans. La biomasse moyenne de *Dreissena* sur la partie de forêt submergée est de $1,8 \text{ kg/m}^2$, d'où il résulte qu'avec $C=0,0014$, nous obtenons $P_{an}=920 \text{ g/m}^2$.

Sphaerium corneum L. - Lacs de la Biélorussie.

Les calculs numériques d'Arabina (1968) permettent d'obtenir une production de $C=0,0044$. La durée de vie des Mollusques est, semble-t-il, de deux à trois.

Bithynia tentaculata L. - Lacs de Biélorussie.

Selon Arabina, $C=0,0049$, pour cette espèce dont la vie atteint deux ans (Tsikhon-Loukanina, 1965 b).

Anisus vortex (L.) ; *Gyraulus albus* (Mull.) ; *Valvata pulchella* Stud. - Barrage de Ribinsk.

Tsikhon-Loukanina (1965 a, b) cite les courbes de croissance et les données sur la variation de la biomasse de la population et du

poids moyen d'un individu pour la période de mai à septembre. Ces Mollusques vivent au maximum, un an. Les calculs montrent que, pour des exemplaires de 2 à 4 mg, $Q = 0,07$ à $0,11$; pour un poids de 8 à 10 mg, $Q = 0,014$ à $0,037$. Comme l'été le poids moyen ne dépasse presque jamais 10 mg, il faut s'attendre à ce que la vitesse spécifique de la production soit alors grande : pendant la période de mai à septembre, des calculs approximatifs donnent $C = 0,02$ à $0,04$, pour une moyenne annuelle $C = 0,01$ à $0,02$.

***Adacna vitrea* (Ostr.) - Caspienne.**

Après avoir totalisé la croissance de la biomasse disponible et sa décroissance entre avril et octobre, Ossadtchikh et Jablonskaia (1968) évaluent la production de l'espèce, pendant cette période, à 137 kg/hek, avec une biomasse moyenne de 23,6 kg/hek. Considérant que les animaux en question ne grandissent pas pendant le reste du temps, nous trouvons $C = 0,016$. La durée de leur vie est d'un an.

***Lacuna pallidula* Da Costa - Mer de Barentz.**

Le calcul de la production annuelle de cette espèce et de la suivante a été effectué par Kouznetsov (1948 a, b), en comparaison avec l'accroissement et la diminution de la biomasse dans la région de Dalnie-Zelentsi. Kouznetsov a évalué P/B en rapportant la production à la biomasse « initiale ». Nous avons calculé le rapport de la production à la biomasse moyenne. La production de *L. pallidula* en un an atteint 289 g/m², sur les ceintures de *Fucus serratus* de la baie de Dalnie-Zelenetskaia. La biomasse moyenne, pour une année, est de 25 g/m², d'où l'on déduit que $C = 0,03$. A cet endroit, les Mollusques vivent moins d'une année.

***Margarita helicina* (Phipp.) - Mer de Barentz.**

C'est également Kouznetsov (1948 b) qui a calculé la production dans plusieurs secteurs de la région de Dalnie-Zelentsi. Les animaux peuvent atteindre vingt mois. Dans la baie de Dalnie-Zelenetskaia, $C = 0,008$ et, dans la baie de Jarnichnaia, 0,020.

***Spisula elliptica* Brown - Plymouth.**

Les calculs sont faits sur des données exprimées en unités de poids sec total (Ford, 1925). Les Mollusques ne vivent pas plus d'un an et leur structure d'âge varie régulièrement, la population « vieillissant » régulièrement de l'été à l'hiver. La valeur de C diminue corrélativement : 0,080 le 5 juillet, 0,036 le 25, 0,016 le 19 septembre, 0,011 le 4 octobre, 0,005 de décembre à février. La valeur moyenne de C pour une année est d'environ 0,020, la valeur de Q est la même.

Modiolus demissus Dillwyn - Littoral Atlantique des Etats-Unis (Géorgie).

Avec une biomasse moyenne de 4.110 mg/m², l'accroissement annuel est évalué à 445 mg/m² en unités de poids sec des tissus mous. (Kuenzler, 1961). Pourtant, il est possible que l'accroissement soit deux fois plus faible. Aussi, la valeur approximative de C varie de 0,0003 à 0,0006. Bien que la durée de la vie ne soit pas mentionnée, elle ne dépasse guère sept à neuf ans, si l'on en juge par les données sur la vitesse de croissance.

VITESSE SPÉCIFIQUE DE PRODUCTION
ET DURÉE DE LA VIE DES MOLLUSQUES

La pratique du calcul de C pour les Mollusques permet de conclure que la diversité dans la structure d'âge de la population et dans la durée de la vie des individus, exerce une influence plus grande sur les résultats numériques que la diversité des courbes de croissance. On pourra en tirer d'importantes conclusions par l'analyse des modèles mathématiques mais, déjà, on peut déduire d'importants résultats des calculs cités plus haut, bien qu'ils soient très approximatifs.

La vitesse spécifique de la production est calculée d'après des données sur les vitesses spécifiques de la croissance des individus de divers âges et de la structure d'âge de la population. On sait que la vitesse de la croissance se réduit au cours de l'ontogenèse. C'est pourquoi, pour une vitesse donnée de la croissance d'un individu, C, pour la population, est d'autant plus grand que la population est plus « jeune ». Au voisinage de sa limite supérieure, la valeur de C, chez les Mollusques vivant plusieurs années, est la valeur Q_1 .

Normalement, ce sont les groupes d'âge les plus élevés qui représentent la fraction la plus grande du poids de la population, ils ont la croissance la plus lente, ce qui entraîne une valeur de C inférieure à sa valeur maximum possible. Si l'on compare les diverses populations, C sera plus élevé chez les Mollusques qui ont les Q_1 les plus grands ou une structure d'âge dans laquelle les groupes les plus jeunes sont relativement mieux représentés.

Puisque le caractère de structure d'âge dépend, à un certain degré, de la durée de la vie des individus, on peut s'attendre à ce que C soit plus grand chez les groupes de Mollusques à courte vie. En effet, les données que nous avons citées montrent ce fait (Fig. 1). Etant donné le caractère approximatif de nos résultats, nous ne pouvons pas, actuellement, établir de règles quantitatives, mais au point de vue qualitatif, le rapport entre la valeur de C et la durée de la vie paraît évident.

D'après le matériel utilisé, la valeur Q_1 , pour les Mollusques étudiés, se trouve dans les limites 0,01 à 0,05, tandis que C varie de 0,0003 à 0,03. C'est le signe indirect de la dépendance étroite de C précisément, avec cette durée de vie et non pas avec la vitesse de la

croissance. La production, au moment de la reproduction — poids total des œufs pondus et croissance des Mollusques jusqu'à leur chute sur le fond — est une partie relativement faible de la production générale. D'après Negus (1966), la production des glochidies des Unionides représente environ 10 p. 100 de la production totale des

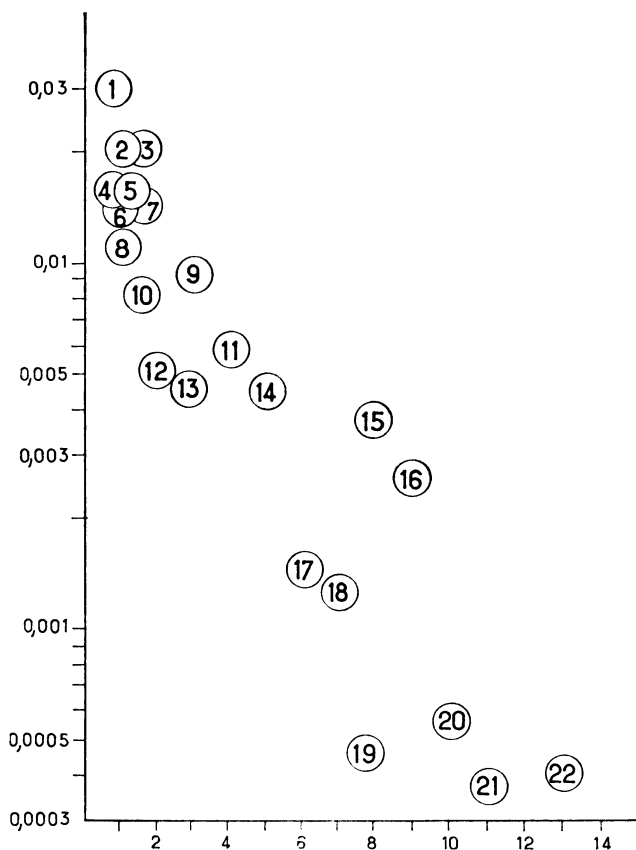


FIG. 1

Rapport entre la vitesse spécifique de la production et la durée de la vie des Mollusques.

En abscisses : durée de la vie en années.

En ordonnées : vitesse spécifique de la production.

1 - *Lacuna pallidula* ; 2 - *Spisula elliptica* ; 3 - *Margarita helicina* (baie de Jarnichnaia) ; 4 à 6 - *Anisus vortex*, *Gyraulius albus*, *Valvata pulchella* ; 7 - *Adacna vitrea* ; 8 - *Rissoa splendida* ; 9 - *Mytilaster lineatus* ; 10 - *Margarita helicina* (baie de Dalne-Zelenetskaia) ; 11 - *Abra ovata* ; 12 - *Bithynia tentaculata* ; 13 - *Sphaerium corneum* ; 14 - *Cardium edule* ; 15 - *Acmaea digitalis* ; 16 - *Mytilus galloprovincialis* ; 17 - *Dreissena polymorpha* ; 18 - *Acmaea testudinalis* ; 19 - *Modiolus demissus* ; 20 - *Anodonta anatina* ; 21 - *Unio tumidus* ; 22 - *Unio pictorum*.

Mollusques (sans tenir compte de la coquille). Dans de tels cas, quand, en calculant la valeur Q_1 , on prend pour poids initial celui des œufs, on calcule, en fait, la production entière, puisque le poids de la postérité est exprimé dans le poids des Mollusques, au moment du frai.

En conclusion, nous devons souligner que la vitesse spécifique de la production de la population prise isolément, ne peut pas servir à la comparaison de la valeur économique des différents Mollusques. La production de la population pour une certaine période, calculée sur une unité de surface, peut être exprimée par l'équation :

$$P_t = \int_0^t C.B.dt$$

Par conséquent, la production est directement liée à la biomasse qui se trouve ou peut être concentrée sur l'unité de surface, indépendamment de la vitesse de croissance des individus. La production peut être insuffisante avec des valeurs de C élevées, si la biomasse est petite. En outre, la taille des individus adultes détermine l'efficacité des méthodes de récolte et le traitement des Mollusques, quand il s'agit de leur utilisation par l'homme. De même, il est évident que la vitesse spécifique de la production est un des indices de productivité les plus utilisables.

Summary

Dependence of productivity of aquatic molluscs on their life duration.

The comparison of productivity for 21 species of aquatic molluscs was made. Average per year diurnal specific rate of production (C) was taken as the index. For investigated molluscs the values C calculated from the available data were in limits 0,0003-0,03. It was found out that the more the maximum life duration of the molluscs belonging to a given species population, the less the value C . Although the calculations for C in a number of species are rough, the position of points in the diagram relating C and life duration allow to hope that in future it will be possible to give quantitative description and detailed explanation for established dependance.

Резюме

Зависимость продуктивности водных моллюсков от продолжительности жизни.

Для 21 вида водных моллюсков произведено сравнение продуктивности, показателем которой служила средняя для года суточная удельная скорость продукции (C). У исследованных моллюсков рассчитанные по имеющимся данным величины C составляют от 0,0003 до 0,03. Обнаружилось, что величина C тем меньше, чем больше максимальная продолжительность жизни моллюсков данной видовой популяции. Хотя расчеты C по ряду видов грубо приближенные, расположение точек на графике, связывающем C и продолжительность жизни, позволяет надеяться, что в дальнейшем удастся дать количественное описание и детальное объяснение установленной зависимости. Последнее сможет существенно облегчить ориентировочные оценки продукции для моллюсков — одной из важнейших групп в бентосе водоемов.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ARABINA, I.P., 1968. — Dynamisme annuel, saisonnier et production du zoobenthos dans les lacs Narotch, Miastro et Batorin. Thèse, Univ. Biélorussie, Minsk (en russe).
- DRAGOLI, A.L., 1966. — Sur la question de la corrélation dans les variations de la Moule de la Mer Noire (*Mytilus galloprovincialis* Lam.). Répartition et biologie des animaux de fond dans les mers du Sud. Réd. V.A. Vodianitski, « Naukova dumka » Kiev, pp. 9-15 (en russe).

- FORD, E., 1925. — On the growth of some lamellibranches in relation to food supply of fishes. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 13, 3, pp. 531-559.
- FRANK, P.W., 1965. — The biodemography of an intertidal snail population. *Ecology*, 46, 6, pp. 831-844.
- GRESE, V.N., 1967. — Allure de la production dans les populations d'organismes hétérotrophes marins. Questions de Bioocéanographie. Réd. V.A. Vodianitski, « Naukova dumka », Kiev, pp. 121-127 (en russe).
- IVANOV, A.I., 1965. — Répartition et réserve de Moules dans la Mer Noire. Biologie, technique de la pêche et du traitement des Moules, VNIRO, Moscou, pp. 27-47 (en russe).
- IVANOV, A.I., 1967. — Croissance des Moules de la Mer Noire (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) sur le banc de sable d'Odessa. *Gidrobiol. Journ.*, 3, 2, pp. 20-25 (en russe).
- IVANOV, A.I., 1968. — Les Moules (*Mytilus galloprovincialis* Lam.) de la Mer Noire et perspectives de leur pêche. Thèse, Univ. Odessa (en russe).
- KIRPITCHENKO, M.Ia., 1964. — Phénologie, dynamique du nombre et biomasse des larves de *Dreissena* dans le barrage de Kouybychev. La biologie de *Dreissena* et la lutte contre son expansion. Réd. B.K. Chtegmane, « Nauka », Moscou-Léninegrad, pp. 19-30 (en russe).
- KOUZNETSOV, V.V., 1948 a. — Biologie et cycle biologique de *Lacuna pallidula* Da Costa dans la Mer de Barentz. En mémoire de l'Académicien S.A. Zernov. Acad. Sc. U.R.S.S., Moscou-Léninegrad, pp. 79-93 (en russe).
- KOUZNETSOV, V.V., 1948 b. — Caractéristique bioécologique des grandes populations d'Invertébrés marins. II. *Bull. Acad. Sc. U.R.S.S.*, série Biol., 5, pp. 538-564 (en russe).
- KUENZLER, E.J., 1961. — Structure and energy flow of a mussel population in a Georgia salt marsh. *Limm. Ocean.*, 6, 2, pp. 191-204.
- LAKHOV, S.M. ET MIKHEEV, V.P., 1964. — Répartition et nombre de *Dreissena* dans le barrage de Kouybychev sept ans après sa construction. Biologie de *Dreissena* et lutte contre son expansion. « Nauka », Moscou-Léninegrad, pp. 3-18 (en russe).
- MACCAVEEVA, E.B., 1959. — Dynamisme du nombre et de la biomasse de *Rissoa splendida* Eichw. dans les régions côtières de Crimée. *Trav. St. biol. Sébastopol*, 11, pp. 101-107 (en russe).
- MATVEEVA, T.A., 1955. — Biologie et cycle biologique de *Acmaea testudinalis* (Müll.) dans la région mourmane orientale. *Trav. St. biol. Mourmansk*, 2, pp. 32-47 (en russe).
- NEGUS, CH.L., 1966. — A quantitative study of growth and production of unionid mussels in the river Thames at Reading. *J. anim. ecol.*, 35, 9, pp. 519-532.
- OSSADTCHIKH, V.F. ET JABLONSKAIA, E.A., 1968. — Sur la production de quelques espèces du benthos nord-caspien. Les méthodes de calcul de la production des animaux aquatiques. Réd. G.G. Winberg, « Wischaia chkola », Minsk, pp. 219-225 (en russe).
- SLAVINA, O.Ia., 1965. — La croissance des Moules dans la baie de Sébastopol. « Benthos ». Réd. V.A. Vodianitski, « Naukova dumka », Kiev, pp. 24-29 (en russe).
- SMIDT, E.L.B., 1951. — Animal production in the danish Waddensea. *Meddel. kommiss. dan marks fiskeri Hawunders*, ser. fiskeri, II, 6.
- TSIKHON-LOUKANINA, E.A., 1955 a. — Alimentation et croissance des Mollusques Gastéropodes d'eau douce. *Trav. Inst. Biol. eaux territ.*, 9, pp. 191-209 (en russe).
- TSIKHON-LOUKANINA, E.A., 1965 b. — Cycles vitaux, modification du nombre et de la biomasse de certains Mollusques Gastéropodes dans la zone littorale du barrage de Ribinsk pendant l'été 1962. *Trav. Inst. Biol. eaux territ.*, 8, pp. 125-129 (en russe).
- VOROBIEV, V.P., 1938. — Les Moules de la Mer Noire. *Trav. Azcherniro*, 11, pp. 3-30 (en russe).
- VOROBIEV, V.P., 1949. — Benthos de la Mer d'Azov. *Trav. Azcherniro*, 13 (en russe).