

# APPLICATION DE L'ÉQUATION DE VON BERTALANFFY A LA CROISSANCE DU BIVALVE *SCROBICULARIA PLANA*.

par

Guy Bachelet

Institut de Biologie marine, Université de Bordeaux I, 33120 Arcachon.

## Résumé

Deux populations intertidales du Bivalve *Scrobicularia plana*, localisées dans l'Estuaire de la Gironde et le Bassin d'Arcachon, ont été suivies de décembre 1976 à février 1978, afin de déterminer une courbe de croissance moyenne pour l'espèce. Une expérience de marquage et un élevage de juvéniles en laboratoire ont été menés durant la même période.

Une double période de reproduction annuelle a été mise en évidence, se produisant de février à avril, puis de juin à septembre dans l'Estuaire ; en janvier et février, puis en mai et juin à Arcachon. Il s'ensuit un recrutement presque ininterrompu d'avril à septembre, période pendant laquelle deux ou trois générations peuvent être bien individualisées. En raison de la période étalée de reproduction, les individus présentent un éventail de taille très large lors du premier hiver (2 à 15 mm).

Le taux de croissance varie saisonnièrement : il est maximal de juin à septembre, coïncidant avec les températures maximales de l'eau, et se ralentit en hiver, où se forment des stries d'interruption de croissance. L'examen de ces stries montre qu'une taille maximale de 40 mm est atteinte lors du cinquième hiver. Des courbes de croissance de von Bertalanffy ont été ajustées aux données fournies par l'évolution annuelle des longueurs moyennes des diverses classes d'âge, les longueurs moyennes des stries annuelles et l'accroissement de taille d'individus marqués. La comparaison de ces courbes montre que les stries de croissance sont un bon critère de détermination de l'âge chez *S. plana* et que l'équation de von Bertalanffy constitue un modèle adéquat pour décrire la croissance de cette espèce.

L'influence de la latitude sur la période de reproduction et le nombre de générations annuelles, ainsi que sur la vitesse de croissance, est brièvement discutée d'après les données bibliographiques. La rareté de ces informations ne permet pas de conclure à une relation latitudinale certaine.

## Introduction

Le Lamellibranche *Scrobicularia plana* (da Costa 1778), dont l'importance bioénergétique dans les peuplements vaseux intertidaux a été démontrée par Hughes (1970 b), est l'une des espèces robustes, à forte « valence écophysiological » (Lasserre, 1977), colonisant les eaux à salinité variable (milieux estuariens, *sensu lato*). Bien que cette espèce soit répandue sur la plupart des côtes européennes, où elle peut être localement très abondante, les seules informations disponibles quant à la croissance de *S. plana* sont celles de Hughes (1970 a et b) et de Green (1957), pour des populations estuariennes du Pays

de Galles. Or la latitude et les microenvironnements dans lesquels évoluent les Mollusques jouent un rôle déterminant dans leur vitesse de croissance, en particulier dans le domaine intertidal (Wilbur et Owen, 1964). Il est donc nécessaire de suivre plusieurs populations géographiquement éloignées afin de déterminer un taux de croissance moyen pour une espèce donnée.

Dans les études quantitatives sur la croissance des animaux marins, le cycle de vie des organismes est d'autre part rarement pris en compte dans son intégralité, surtout lorsque ceux-ci passent par des phases successives différentes, par exemple stade larvaire pélagique, puis stade adulte benthique, cas de la plupart des espèces de Bivalves des côtes européennes (Ockelmann, 1965). Des problèmes d'échantillonnage sont généralement à l'origine de la méconnaissance du cycle complet des Mollusques, car il est extrêmement délicat, d'un point de vue pratique, de suivre simultanément les phases méroplantonique, méio- et mixobenthique puis macrobenthique d'un organisme. Dans cette étude, seules ont été retenues les deux phases terminales du cycle de vie de *Scrobicularia plana*, c'est-à-dire des organismes déjà installés sur le sédiment, dont la taille est supérieure à 1 500  $\mu\text{m}$  environ, en négligeant donc les stades larvaire et post-larvaire immédiatement après la métamorphose benthique.

Dans le cadre d'une étude écologique des peuplements benthiques de l'Estuaire de la Gironde (Bachelet, 1979 a et b ; Bachelet *et al.*, 1980), la croissance des individus appartenant à deux populations de *Scrobicularia plana* a été suivie, parallèlement à l'étude d'une autre population localisée dans le Bassin d'Arcachon. Le présent travail vise : 1) à déterminer les périodes annuelles de reproduction et de recrutement de *S. plana* ; 2) à suivre la croissance d'un individu durant la quasi-totalité de sa vie benthique ; 3) à établir des courbes de croissance pour les populations échantillonnées en utilisant l'équation de von Bertalanffy et à comparer ces courbes avec les données déjà existantes sur la croissance de cette espèce.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Localisation des stations d'échantillonnage

Les deux rives de l'Estuaire de la Gironde, où des sédiments fins se déposent régulièrement depuis l'Holocène, sont constituées de slikkes et de schorres largement développés vers l'aval. Localement, l'évolution morphologique des vasières intertidales peut être rapide (Allen, 1973), une succession de périodes d'érosion et de périodes de sédimentation aboutissant à une forte instabilité de la couche supérieure du substrat où se cantonne la majorité de la faune (en particulier les formes juvéniles), à l'exception des *Nephtys hombergii* et des *Scrobicularia plana* qui, à l'état adulte, s'enfouissent profondément et bénéficient ainsi d'une stabilité relative de l'environnement.

Les *Scrobicularia plana* de l'Estuaire proviennent d'une zone localisée près de l'embouchure du fleuve, dans une baie semi-abritée, à forte sédimentation vaseuse et à faible pente (0,75 à 1,2 p. 100), l'Anse de la Chambrette, située à proximité du complexe portuaire du Verdon (1°3'W, 45°33'N) (Fig. 1). Deux sites d'échantillonnage ont été

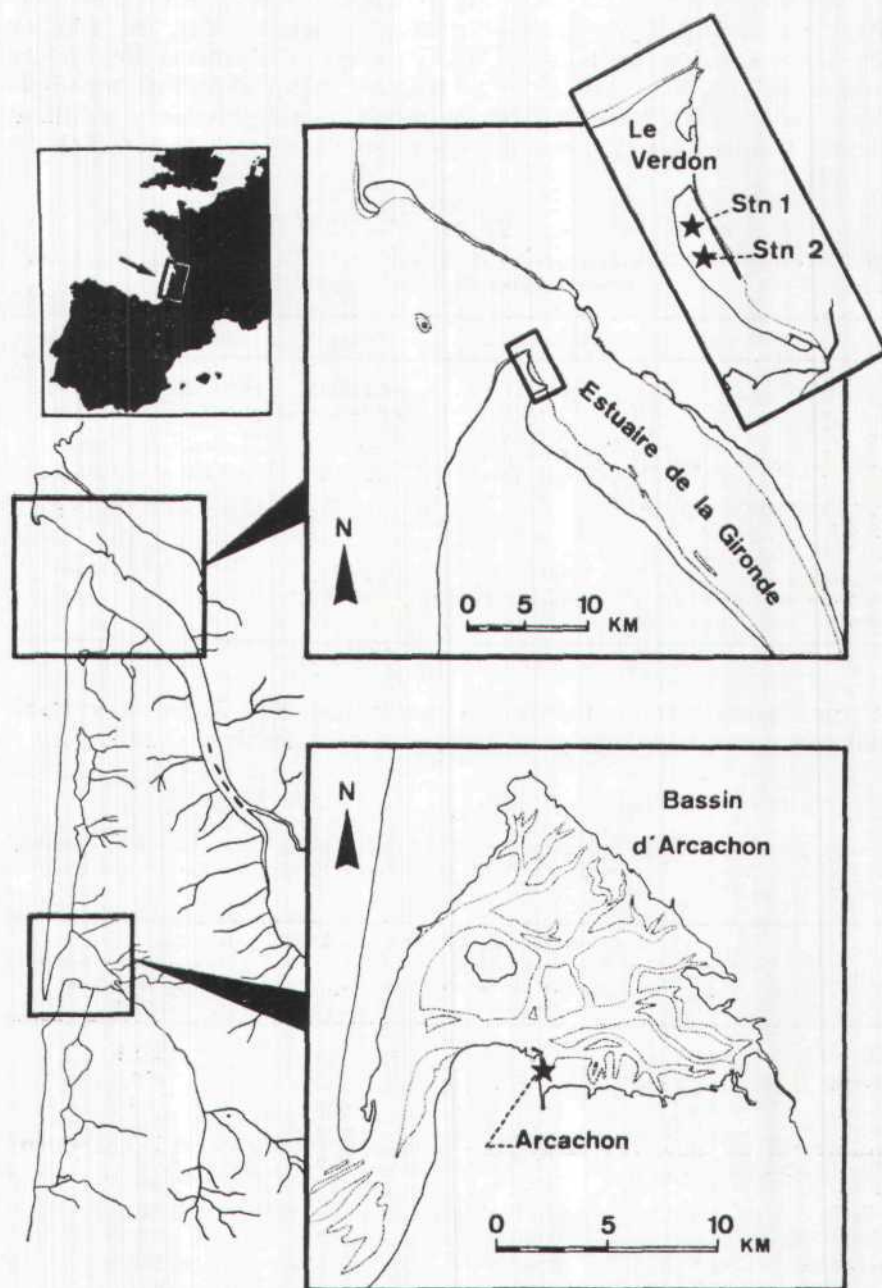


FIG. 1

Emplacement des stations d'échantillonnage.

choisis, l'un (station « Verdon 1 ») étant situé approximativement 2 m au-dessus du niveau moyen des basses mers, l'autre (station « Verdon 2 ») étant au NM-BM. Les principales caractéristiques granulométriques du sédiment en ces stations sont résumées dans le tableau 1.

La population de *S. plana* suivie dans le Bassin d'Arcachon est située au lieu-dit L'Aiguillon (à l'Est d'Arcachon) (Fig. 1). Elle se développe sur les bords de petits « esteys » drainant des rejets urbains et bénéficie ainsi de considérables apports en matière organique (tableau 1). Le sédiment est relativement grossier : médiane comprise entre 280 et 390  $\mu$ m, teneur en vase assez faible (4 à 13 p. 100).

TABLEAU 1

Caractéristiques sédimentologiques des 3 stations d'échantillonnage. Moyennes annuelles ( $\pm$  déviation standard) établies pour l'année 1977.

| Stations  |                  | Verdon 1        | Verdon 2        | Arcachon       |
|---|------------------|-----------------|-----------------|----------------|
| Teneur en vases (pourcentage)   | surface          | 64.7 $\pm$ 30.9 | 76.9 $\pm$ 18.1 | 4.7 $\pm$ 0.4  |
|   | — 15 cm          | 61.7 $\pm$ 20.2 | 70.7 $\pm$ 8.1  | 7.5 $\pm$ 2.0  |
| Médiane des sables  | surface          | 255 $\mu$ m     | 205 $\mu$ m     | 292 $\mu$ m    |
|   | — la cm          | 320 $\mu$ m     | 207 $\mu$ m     | 330 $\mu$ m    |
| Teneur en eau de la couche oxydée (pourcentage)                         |                  | 43.7 $\pm$ 7.5  | 50.7 $\pm$ 8.4  | 35.1 $\pm$ 3.8 |
| Teneur en matière organique dans les premiers centimètres (pourcentage) | 2 hiver          | 3.92            | 2.22            | 3.80           |
|   | reste de l'année | 0.45            | 0.36            | 4.33           |

Les températures mensuelles moyennes des eaux de surface sont indiquées dans le tableau 2 pour les deux localités étudiées.

TABLEAU 2

Températures mensuelles moyennes de l'eau au Verdon et à Arcachon (sources ISTPM) en 1977. « Degrés journaliers » = température mensuelle moyenne  $\times$  nombre de jours).

|           | Le Verdon |                            | Arcachon |                            |
|-----------|-----------|----------------------------|----------|----------------------------|
|           | T°C       | Degrés journaliers cumulés | T°C      | Degrés journaliers cumulés |
| Janvier   | 6.5       | 201.5                      | 6.9      | 213.9                      |
| Février   | 10.0      | 481.5                      | 9.5      | 479.6                      |
| Mars      | 11.4      | 834.9                      | 11.9     | 848.5                      |
| Avril     | 10.4      | 1 146.9                    | 12.8     | 1 232.8                    |
| Mai       | 14.5      | 1 596.4                    | 16.0     | 1 728.8                    |
| Juin      | 18.2      | 2 142.4                    | 18.4     | 2 281.7                    |
| Juillet   | 20.6      | 2 781.0                    | 21.3     | 2 940.8                    |
| Août      | 20.0      | 3 401.0                    | 20.9     | 3 589.0                    |
| Septembre | 18.7      | 3 962.0                    | 19.6     | 4 177.0                    |
| Octobre   | 16.5      | 4 473.5                    | 17.1     | 4 707.1                    |
| Novembre  | 11.4      | 4 815.5                    | 12.7     | 5 089.6                    |
| Décembre  | 7.6       | 5 051.1                    | 8.6      | 5 355.9                    |

### Techniques d'étude de la croissance

Des échantillonnages mensuels ont été réalisés en chaque station durant une année (de décembre 1976 à février 1978 dans l'Estuaire de la Gironde ; de janvier 1977 à janvier 1978 dans le Bassin d'Arcachon). Les animaux ont été récoltés par tamisage, sur une maille de 1 mm, du sédiment prélevé à la bêche sur une surface de 0,25 m<sup>2</sup>. Lors des périodes présumées d'installation des jeunes sur le substrat, des carottages supplémentaires de 12 cm<sup>2</sup> ont été effectués tous les 15 jours et tamisés sur une maille de 500 µm. Les échantillons ont ensuite été fixés au formaldéhyde à 10 p. 100 et colorés au rose bengale à 0,1 p. 100 pour permettre l'extraction complète des jeunes *Scrobicularia* lors des tris.

Les coquilles ont été mesurées au 1/10<sup>e</sup> de mm près selon l'axe antéro-postérieur des animaux, en utilisant un pied à coulisse pour les individus de taille supérieure à 10 mm, au moyen d'une loupe binoculaire munie d'un oculaire micrométrique pour les juvéniles. Les stries visibles sur les coquilles ont été mesurées de la même manière.

Les valeurs de biomasse sont des poids secs sans cendres. Les animaux ayant subi une décalcification préalable dans un bain d'acide chlorhydrique à 10 p. 100, un passage à l'étuve à 80°C jusqu'à obtention d'un poids constant (environ 48 heures) a permis d'obtenir le poids sec décalcifié. Une calcination à 600°C pendant 2 heures a fourni le poids de cendres. La différence entre le poids sec décalcifié et le poids de cendres représente le poids sec libre de cendres, mesuré à 0,1 mg près. Les pesées ont été effectuées par classes de taille de 1 mm.

Outre l'échantillonnage sur le terrain, une expérience de marquage d'adultes et des élevages de jeunes en aquarium ont été réalisés.

62 individus marqués (marques à l'encre de Chine revêtues de vernis à ongle) ont été replacés dans leur milieu naturel à La Hume, localité proche d'Arcachon. Cette expérience, commencée le 5 mai 1977, s'est achevée dix mois plus tard (le 23 février 1978) par la recapture et la mesure de 21 individus seulement. Cette forte perte d'effectif (66,1 p. 100 du stock initial) s'explique probablement par l'absence de protection artificielle vis-à-vis des prédateurs.

Durant l'été 1977, des élevages en laboratoire ont été réalisés avec de très jeunes individus. Les conditions expérimentales étaient les suivantes : animaux regroupés par classes millimétriques, chaque classe de taille étant répartie séparément dans de petits aquariums en Altuglass contenant du sédiment naturel préalablement passé au four ; alimentation en continu des bacs par de l'eau de mer filtrée prise devant le laboratoire ; apport en nourriture par saupoudrage journalier de la pellicule superficielle, riche en microflore, d'une « vasière » artificielle entretenue dans des cristallisoirs ; rythme de marées de 12 heures. L'élevage a été suivi du 7.7.77 au 20.10.77 et a porté sur un lot initial de 109 individus, de taille variant, à la mise en élevage, de 1,12 à 4,28 mm. Tous les quinze jours, la totalité des individus étaient mesurés au 1/100<sup>e</sup> de mm près.



### Traitement statistique des données

L'âge des individus a été déterminé par comptage des stries déposées sur les coquilles. La détermination des classes d'âge par l'analyse des histogrammes de fréquence de tailles s'est avérée impossible en raison du chevauchement des modes lorsque l'âge augmente. Ce procédé a toutefois été utilisé (méthode du papier à probabilité ; Harding, 1949 ; Cassie, 1950) pour séparer les différentes cohortes constituant le groupe d'âge 0+.

Les données obtenues sur les tailles moyennes des individus à des âges successifs ont été ajustées au modèle de croissance de von Bertalanffy (1938) qui s'exprime par la formule suivante :

$$L_t = L_{\infty} (1 - e^{-K(t-t_0)}),$$

dans laquelle  $L_t$  est la longueur d'un individu au temps  $t$ ,  $L_{\infty}$  la taille maximale que l'animal peut théoriquement atteindre,  $K$  une constante de croissance,  $t_0$  le temps théorique correspondant à une taille nulle. Les paramètres  $K$  et  $L_{\infty}$  ont été déterminés en utilisant la droite de Ford-Walford (Ford, 1933 ; Walford, 1946) d'équation :

$$L_{t+1} = (1 - e^{-K}) L_t + L_{\infty} e^{-K},$$

où  $L_t$  est la longueur d'un individu à un âge  $t$  donné et  $L_{t+1}$  la longueur atteinte une année plus tard. La taille  $L_{\infty}$  correspond à l'intersection de la droite de Ford-Walford avec la bissectrice des axes ; la constante  $K$  est égale à  $-\log_e$  pente.  $t_0$  a été déterminé en portant graphiquement  $\log_e (L_{\infty} - L_t/L_{\infty})$  en fonction de  $t$  (Munch-Petersen, 1973).

## RÉSULTATS

### Période de reproduction

A partir des valeurs pondérales mesurées pour chaque classe de taille, les paramètres de l'équation taille — poids,  $\log_{10}$  poids sec sans cendres (mg) =  $a \log_{10}$  longueur (mm) +  $b$ , ont été calculés à chaque date d'échantillonnage (tableau 3). L'évolution saisonnière de ces paramètres n'ayant pas de signification évidente, le coefficient  $b$  a été recalculé en supposant une pente constante égale à 3 (relation isométrique). Les poids mensuels d'un individu « standard » de 30 mm de longueur ont ainsi été déterminés (tableau 3 et Fig. 2).

Chez les *Scrobicularia plana* de l'Estuaire, le poids d'un animal standard décroît légèrement de février à avril, puis plus fortement entre juin et septembre. Ce même phénomène se reproduit dans le Bassin d'Arcachon, avec la même amplitude, mais selon un léger décalage dans le temps : janvier-février, puis mai-juin. Ces pertes de poids sont à mettre en liaison avec la libération des produits génitaux. La ponte survient donc en deux occasions, fin de l'hiver et

début du printemps, puis en été, la seconde expulsion de gamètes étant la plus intense.

TABEAU 3

Constantes de régression de l'équation  $\log_{10}$  poids sec sans cendres (mg) = a.  $\log_{10}$  longueur (mm) + b. b' : paramètre b recalculé en supposant a = 3.

| Date    | a     | b       | b'      | Date    | a     | b       | b'      |
|---------|-------|---------|---------|---------|-------|---------|---------|
| XII/76  | 2.932 | — 2.424 | — 2.525 | I/77    | 2.436 | — 1.553 | — 2.345 |
| II/77   | 2.462 | — 1.637 | — 2.440 | II/77   | 2.597 | — 1.791 | — 2.402 |
| IV/77   | 2.464 | — 1.690 | — 2.487 | III/77  | 2.763 | — 1.963 | — 2.334 |
| V/77    | 2.489 | — 1.622 | — 2.390 | IV/77   | 2.261 | — 1.161 | — 2.270 |
| VI/77   | 2.701 | — 1.931 | — 2.359 | VI/77   | 2.714 | — 2.049 | — 2.507 |
| VII/77  | 2.462 | — 1.702 | — 2.463 | VII/77  | 2.315 | — 1.447 | — 2.468 |
| VIII/77 | 2.391 | — 1.636 | — 2.545 | VIII/77 | 2.413 | — 1.590 | — 2.454 |
| IX/77   | 2.097 | — 1.373 | — 2.683 | VIII/77 | 2.298 | — 1.530 | — 2.440 |
| XI/77   | 1.884 | — 1.114 | — 2.707 | X/77    | 2.346 | — 1.443 | — 2.419 |
| I/78    | 1.460 | — 0.415 | — 2.715 | XI/77   | 2.318 | — 1.407 | — 2.449 |
| II/78   | 2.159 | — 1.361 | — 2.574 | XII/77  | 2.307 | — 1.388 | — 2.431 |
|         |       |         |         | I/78    | 1.915 | — 0.869 | — 2.352 |

Recrutement

La taille de recrutement est définie ici comme la taille minimale à partir de laquelle les individus sont effectivement retenus par le processus d'échantillonnage utilisé. Ce terme s'applique donc à des individus déjà installés sur le substrat et ayant entamé leur croissance postlarvaire.

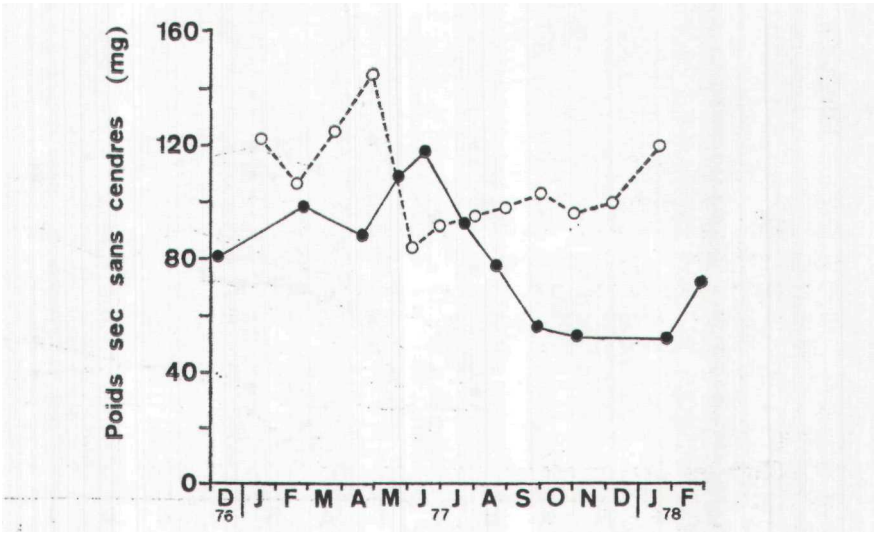


FIG. 2

Evolution du poids (mg de matière sèche sans cendres) d'un individu standard de 30 mm de longueur au Verdon (trait plein) et à Arcachon (tirets). Valeurs calculées d'après les droites de régression  $\log_{10}$  poids = a.log<sub>10</sub> longueur + b, en supposant une pente a constante égale à 3.

L'analyse des histogrammes de taille des individus constituant le groupe d'âge 0+ (animaux nés en 1977) montre que cette classe regroupe en fait plusieurs cohortes. Trois générations annuelles ont pu être individualisées dans l'Estuaire de la Gironde, apparaissant dans les prélèvements effectués le 20 avril (cohorte  $C_1$ ), le 23 mai ( $C_2$ ) et le 14 septembre ( $C_3$ ). Dans le Bassin d'Arcachon, il n'a pas été mis en évidence de génération automnale : deux générations seulement sont apparues, le 30 avril (cohorte  $C'_1$ ) et le 21 juillet ( $C'_2$ ).

#### Croissance durant la première saison

La première génération ( $G_1$ ), regroupant les cohortes apparues au mois d'avril à la station Verdon 1 (cohorte  $C_1$ ) et à Arcachon (cohorte  $C'_1$ ), présente une croissance rapide jusqu'en septembre

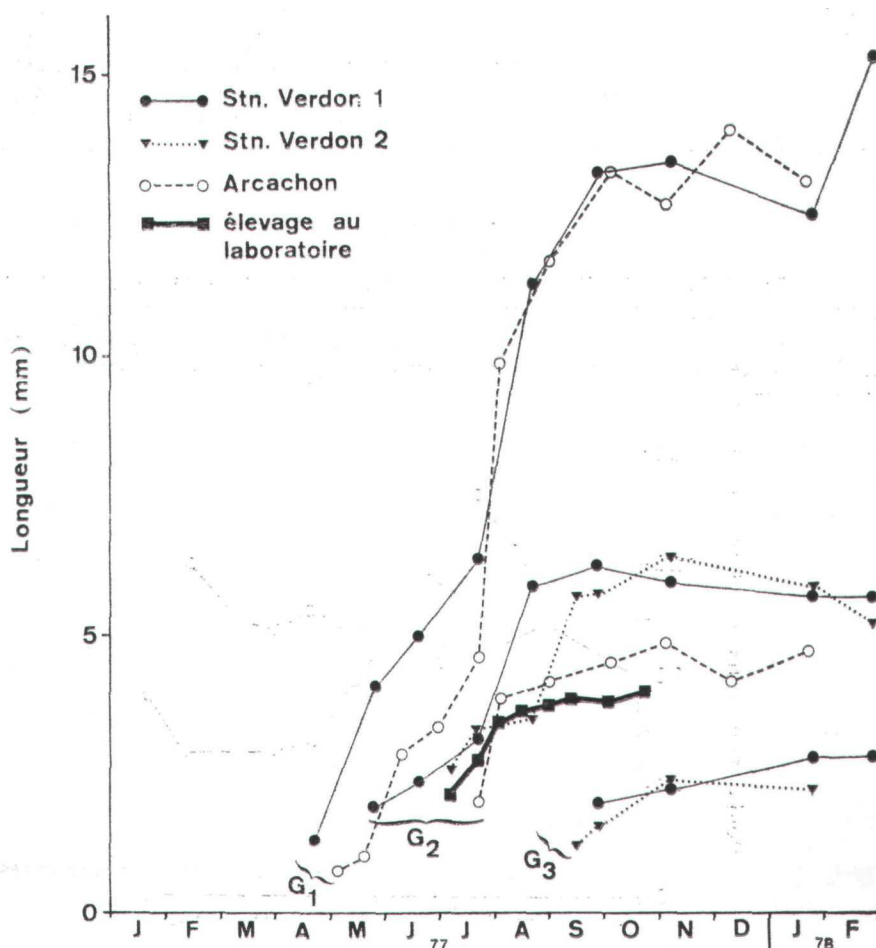


FIG. 3

Croissance en longueur des trois générations ( $G_1$ ,  $G_2$ ,  $G_3$ ) constituant la classe d'âge 0+ (individus nés en 1977) durant leur première saison de croissance et croissance des juvéniles élevés en laboratoire.



(Fig. 3), en particulier au mois d'août où le taux d'accroissement journalier est de  $159 \mu\text{m.jour}^{-1}$  au Verdon et de  $182 \mu\text{m.jour}^{-1}$  à Arcachon. L'accroissement en taille est ensuite pratiquement nul durant l'automne et l'hiver.

Les cohortes  $C_2$  (23 mai, station Verdon 1),  $C'_2$  (21 juillet, Arcachon) et celle apparue le 7 juillet à la station Verdon 2 peuvent être regroupées dans une même génération ( $G_2$ ) au vu de leur taux de croissance (Fig. 3). Celui-ci est relativement lent, puisque la longueur atteinte en septembre est de 5 à 6 mm, contre 12 à 15 mm pour la génération  $G_1$ . L'accroissement majeur en taille a lieu pour cette seconde génération de mi-juillet à fin septembre ( $34 \mu\text{m.jour}^{-1}$  à Arcachon,  $46 \mu\text{m.jour}^{-1}$  au Verdon), date à partir de laquelle la croissance s'annule pendant l'automne et l'hiver suivant.

La dernière génération ( $G_3$ ), présente seulement dans la Gironde, apparaît en septembre dans les deux stations du Verdon. En raison de son apparition tardive, sa croissance est extrêmement limitée et les individus atteignent en moyenne 2 à 3 mm durant l'arrêt de croissance hivernal (Fig. 3).

L'élevage en aquarium de très jeunes *Scrobicularia plana* a permis de vérifier ces résultats (tableau 4). Le 7 juillet a été mise en élevage une cohorte de juvéniles dont la longueur moyenne (distribution de taille unimodale :  $\bar{L} = 2,137 \text{ mm}$ ,  $\sigma = 0,550$ ) était typique de la génération  $G_2$  à cette époque de l'année. La longueur moyenne de cette cohorte s'est accrue régulièrement pendant un mois à un taux de 45 à  $50 \mu\text{m.jour}^{-1}$ . La croissance s'est ensuite ralentie jusqu'à la fin de l'expérience (accroissement moyen du 3 août au 20 octobre :  $7 \mu\text{m.jour}^{-1}$ ).

TABLEAU 4

Croissance en longueur de *Scrobicularia plana* juvéniles élevés en aquarium. N = nombre d'individus ;  $\bar{L}$  = longueur moyenne ;  $\Delta L$  = accroissement en taille (mm) ;  $\Delta L\%$  = accroissement en taille, en pourcentage de l'accroissement total.

| Date     | N   | L min.<br>(mm) | $\bar{L}$<br>(mm) | L max.<br>(mm) | A L<br>(mm) |        |
|----------|-----|----------------|-------------------|----------------|-------------|--------|
| 7 juil.  | 110 | 1.12           | 2.1369            | 4.28           |             |        |
| 21 juil. | 109 | 1.44           | 2.7616            | 5.00           | 0.6247      | 34.14  |
| 3 août   | 109 | 1.70           | 3.4071            | 6.42           | 0.6455      | 35.27  |
| 16 août  | 108 | 2.12           | 3.6594            | 6.67           | 0.2523      | 13.79  |
| 29 août  | 106 | 2.16           | 3.7611            | 8.54           | 0.1017      | 5.56   |
| 13 sept. | 78  | 2.16           | 3.8615            | 8.71           | 0.1004      | 5.48   |
| 4 oct.   | 45  | 2.28           | 3.7476            | 8.92           | - 0.1139    | - 6.22 |
| 20 oct.  | 13  | 2.60           | 3.9669            | 9.67           | 0.2193      | 11.98  |

La courbe de croissance obtenue en élevage suit d'assez près les courbes de croissance de la génération  $G_2$  dans le milieu naturel (Fig. 3), ce qui confirme les résultats obtenus pour cette génération. L'accroissement en longueur durant la période juillet-septembre est toutefois moindre en élevage (environ  $20 \mu\text{m.jour}^{-1}$ ) que dans le milieu naturel ( $30$  à  $50 \mu\text{m.jour}^{-1}$ ), probablement en raison d'une surpopulation des aquariums.

### Croissance durant la durée de vie

Lors des différentes étapes de la croissance des Lamellibranches, des stries sont déposées sur les coquilles, provoquées par le retrait du bord du manteau porteur de l'épithélium sécréteur de la coquille. Ces stries sont généralement marquées sous nos latitudes lors du ralentissement hivernal de la croissance et sont donc considérées comme de bons indicateurs de l'âge des Mollusques. En fait, des stries surnuméraires peuvent être déposées, soit après une perturbation de l'environnement (variations extrêmes de température, extraction accidentelle de l'animal hors du sédiment, rythme des marées, rythme circadien), soit à la suite de phénomènes physiologiques (ponte) (Rhoads et Pannella, 1970). La présence de plusieurs stries annuelles a été ainsi rapportée chez diverses espèces de Bivalves (Lammens, 1967 ; Jones *et al.*, 1978 ; Salzwedel, 1979). Lors d'un précédent travail sur les mêmes échantillons (Bachelet, 1979 a), des courbes de croissance avaient été établies pour *Scrobicularia plana* en tenant compte de toutes les stries visibles sur les coquilles. A la lumière d'expériences de marquage, il est apparu que l'âge des individus avait alors été surestimé d'un facteur proche de 3. L'âge a donc été à nouveau estimé en tenant compte uniquement des stries les mieux marquées, soit 1 strie sur 3 ou 4 en moyenne, ce qui accélère considérablement la vitesse de croissance de cette espèce par rapport aux courbes précédemment établies (Bachelet, 1979 a).

Des méthodes définies par Hancock (1965) pour déterminer les paramètres de la croissance linéaire chez les Mollusques, trois ont été utilisées ici, basées sur : 1) les longueurs moyennes des diverses classes d'âge lors de chaque échantillonnage ; 2) les longueurs moyennes des stries relevées sur l'ensemble des échantillons ; 3) les données fournies par des expériences de marquage.

1) Dans le premier cas (méthode 1c de Hancock), les paramètres de la croissance linéaire ont été déterminés en utilisant le diagramme de Ford-Walford, où sont portées graphiquement les longueurs des classes d'âge nées au temps  $t+1$  en fonction des longueurs des classes d'âge nées au temps  $t$ , cela pour chaque date d'échantillonnage. Les droites de Ford-Walford ainsi obtenues ont pour équations :

$$\text{— à Arcachon : } L_{t+1} = 0.6952 L_t + 15.6687 \quad (r = 0.9602); \quad (1)$$

$$\text{— au Verdon : } L_{t+1} = 0.5570 L_t + 18.6224 \quad (r = 0.9270). \quad (2)$$

A partir de ces droites, les équations de croissance de *Scrobicularia plana* selon le modèle de von Bertalanffy ont été déterminées, en supposant pour le calcul de  $t_0$  que les individus naissent tous le 1<sup>er</sup> juillet et que les stries de croissance se forment le 1<sup>er</sup> janvier. Les équations obtenues sont les suivantes :

$$\text{— à Arcachon : } L_t = 51.4065 (1 - e^{-0.3636 (t + 0.0128)}); \quad (3)$$

$$\text{— au Verdon : } L_t = 42.0370 (1 - e^{-0.5852 (t + 0.1254)}). \quad (3)$$

2) Les données utilisées dans la deuxième méthode sont les longueurs moyennes des stries relevées sur l'ensemble des échantillons (tableau 5).

L'étendue de l'échelle des tailles des deux premières stries d'interruption hivernale de croissance est à mettre en relation avec la période de ponte étalée dans le temps, les générations annuelles successives atteignant des tailles différentes lors du premier ou du deuxième hiver. Dans le cas de la première strie mesurée sur les individus provenant de l'Estuaire de la Gironde, deux modes peuvent être mis en évidence sur les histogrammes de taille des stries : le premier ( $\bar{L} = 4,90$  mm.  $s = 1,25$ )

correspond à la longueur atteinte par les générations  $G_1$  et  $G_3$  confondues, lors du premier hiver ; le second ( $L = 13,95$  mm,  $s = 3,65$ ) correspond à celle atteinte par la génération  $G_2$ .

A partir des longueurs moyennes des stries successives, des droites de Ford-Walford ont été déterminées (méthode du « back-measurement plot » de Hancock, 1965) pour les *S. plana* provenant des deux localités d'échantillonnage :

— à Arcachon :  $L_{t+1} = 0.7270 L_t + 13.4256$  ( $r = 0.9975$ ); (5)

— au Verdon :  $L_{t+1} = 0.5353 L_t + 19.0829$  ( $r = 0.9891$ ). (6)

Les équations de croissance selon le modèle de von Bertalanffy ont été calculées à partir des mêmes hypothèses que précédemment (première

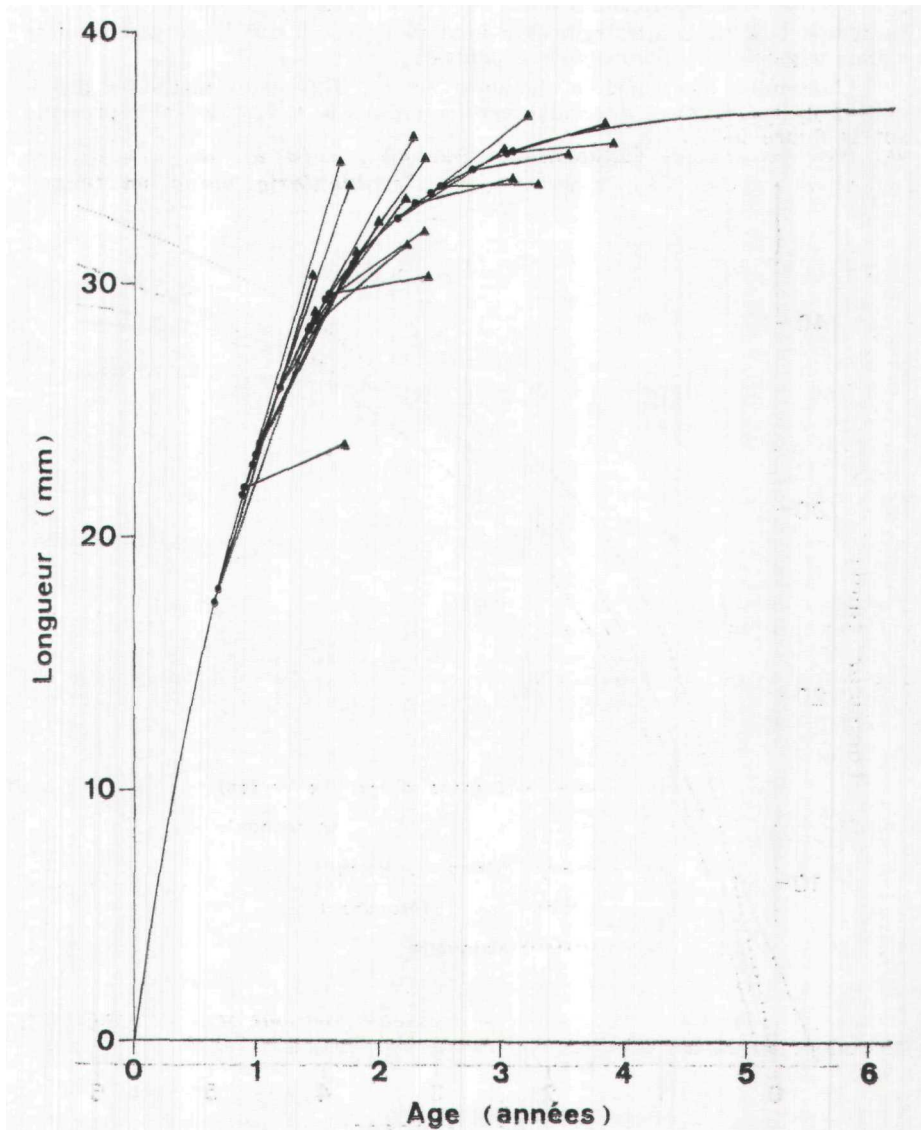


FIG. 4

Courbe de croissance de von Bertalanffy ajustée aux données de l'expérience de marquage.

striée formée à  $t = 4.5$  an; deuxième strie à  $t = 1.5$  an; etc.). Pour la population du Bassin d'Arcachon; l'équation obtenue est :

$$L_t = 48.8204 (1 - e^{-0.3216 (t + 0.3978)}), \quad (7)$$

et pour celle du Verdon :

$$L_t = 41.0650 (1 - e^{-0.6249 (t - 0.0120)}). \quad (8)$$

3) Une expérience de marquage réalisée sur un intervalle de temps de 10 mois (voir paragraphe Matériel et méthodes) a permis d'établir de nouveaux paramètres de la croissance de *Scrobicularia plana*. Ces paramètres ont été calculés selon la méthode décrite par Gulland et Holt (1959). La courbe de von Bertalanffy ajustée à ces données est la suivante :

$$L_t = 37.2260 (1 - e^{-0.9789 t}) \quad (\text{Fig. 4}). \quad (9)$$

Le temps  $t_0$  a été arbitrairement considéré égal à 0 car il ne pouvait être estimé à partir des données de marquage.

L'ensemble des courbes obtenues par les différentes méthodes d'estimation des paramètres de croissance (équations 3, 4, 7, 8, 9) est représenté sur la figure 5.

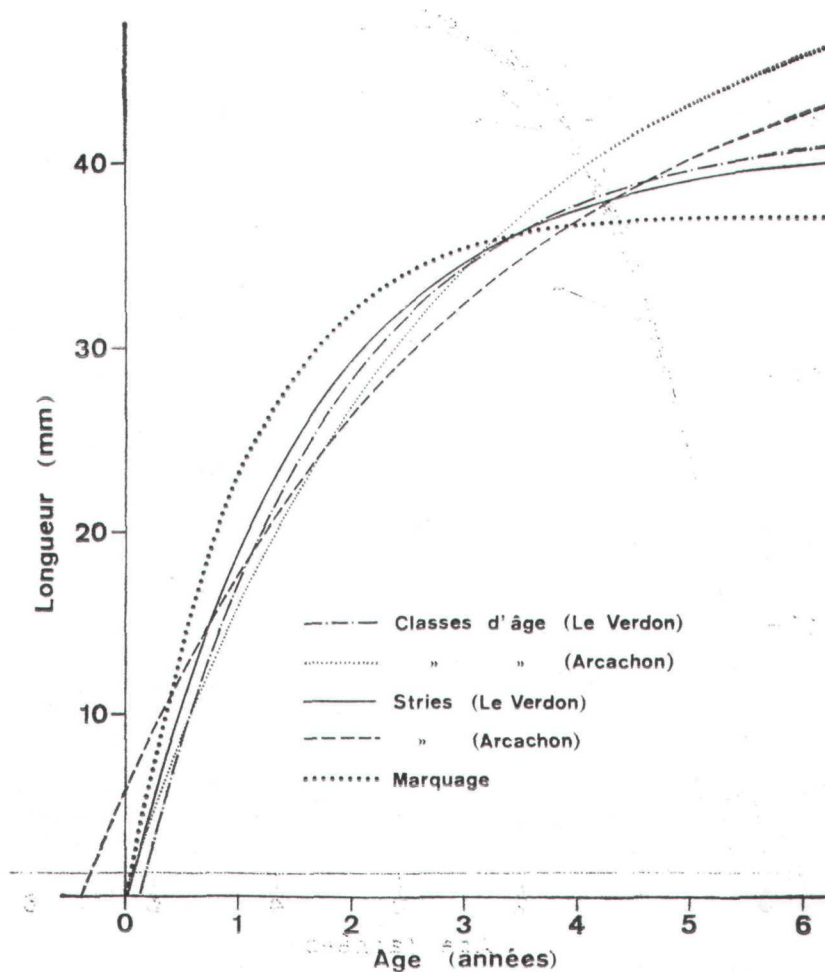


FIG. 5

Comparaison des courbes de croissance de von Bertalanffy obtenues par différentes méthodes.

TABLEAU 5

Longueur moyenne (L, mm) des stries hivernales d'interruption de croissance chez *Scrobicularia plana* dans le Bassin d'Arcachon et dans l'Estuaire de la Gironde, n = nombre de stries mesurées ; s = écart-type par rapport à la moyenne.

| Numéro de strie | Bassin d'Arcachon |        |       | Estuaire de la Gironde |        |       |
|-----------------|-------------------|--------|-------|------------------------|--------|-------|
|                 | n                 | L      | s     | n                      | L      | s     |
| 1               | 173               | 12.593 | 3.495 | 597                    | 12.595 | 3.630 |
| 2               | 243               | 22.193 | 3.767 | 679                    | 26.263 | 3.146 |
| 3               | 178               | 30.073 | 2.523 | 82                     | 32.254 | 1.906 |
| 4               | 47                | 35.657 | 1.386 | 8                      | 35.900 | 1.736 |
| 5               | 14                | 38.857 | 0.612 | 2                      | 39.200 | 0.283 |

### Croissance saisonnière

Outre les variations annuelles du taux de croissance pondérale, dues essentiellement aux phénomènes physiologiques liés au cycle reproducteur (Fig. 2), les Mollusques, en particulier dans le domaine intertidal, présentent généralement des variations saisonnières du taux de croissance linéaire, en liaison avec les conditions thermiques.

L'incorporation du facteur température dans l'équation de croissance de von Bertalanffy a été réalisée par Ursin (1963) qui a élaboré une équation de la forme

$$L_D = L_{00} (1 - e^{-K'(D - D_0)}),$$

où  $K' = K/D_y$ . K et  $L_{00}$  sont les paramètres de l'équation de von Bertalanffy, déterminés en utilisant les longueurs moyennes des diverses classes d'âge à chaque date d'échantillonnage.  $D_y$  est le nombre de « degrés journaliers » (produit de la température mensuelle moyenne par le nombre de jours dans le mois considéré) cumulés sur une année (tableau 2),  $D_0$  le nombre de degrés journaliers cumulés lors de la date de naissance des individus,  $L_D$  la longueur atteinte après D degrés journaliers.

Dans le cas présent,  $D_y$  est égal à 5051 degrés.jours dans l'Estuaire et 5356 à Arcachon. La date de naissance étant supposée intervenir le 1<sup>er</sup> juillet,  $D_0 = 2142$  degrés.jours au Verdon, 2282 à Arcachon. Les équations correspondantes sont les suivantes :

$$\text{— à Arcachon : } L_D = 51.4065 (1 - e^{-0.6789 \cdot 10^{-4} (D - 2281.7)});$$

$$\text{— au Verdon : } L_D = 42.0370 (1 - e^{-1.1586 \cdot 10^{-4} (D - 2142.4)}).$$

Les courbes obtenues sont représentées figures 6 et 7.

### DISCUSSION ET CONCLUSION

L'évolution du poids d'un animal standard, les dates d'apparition des recrues et la vitesse de croissance des différentes générations constituant la classe d'âge 0+, permettent d'interpréter le cycle biologique de *Scrobicularia plana* de la manière suivante

— une génération printanière ( $G_1$ ) apparaît en avril dans les prélèvements. Elle provient d'une ponte hivernale : de février à avril



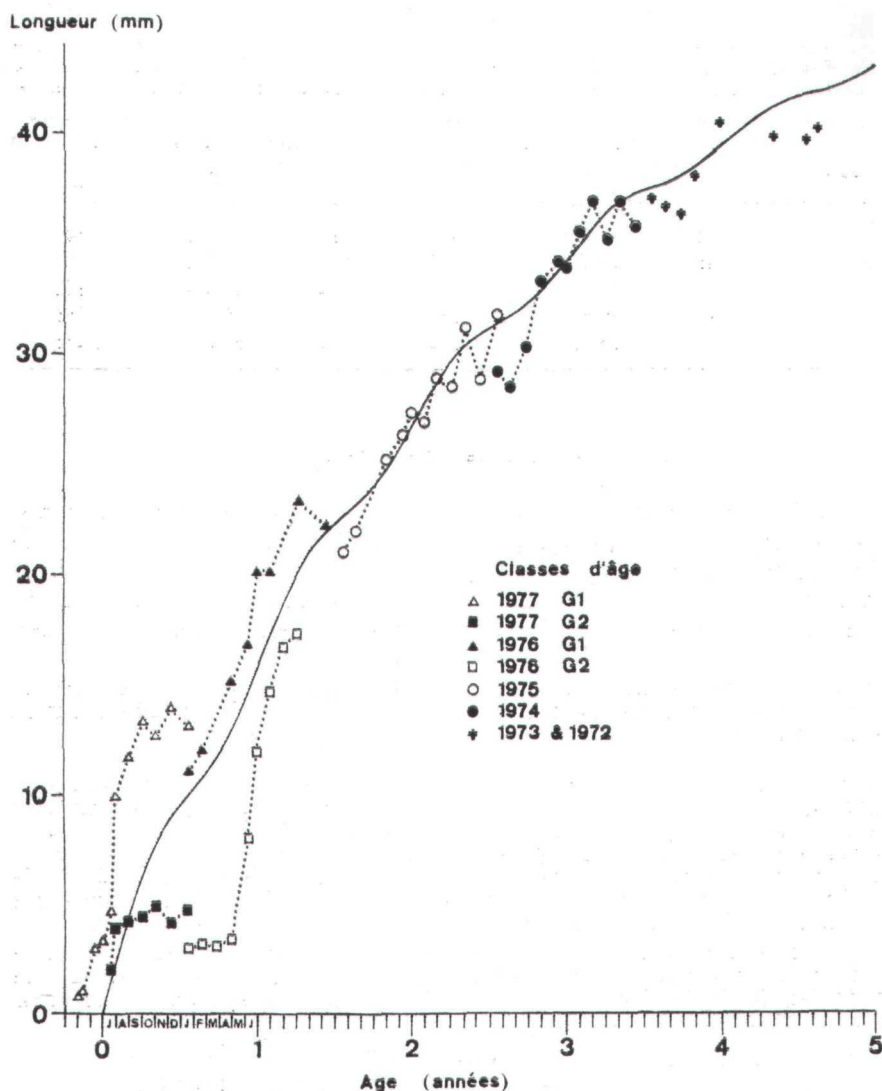


FIG. 6

Courbe de croissance de von Bertalanffy modifiée par incorporation de la température, pour les *Serobicularia plana* d'Arcachon.

dans l'Estuaire, en janvier et février dans le Bassin. La croissance linéaire de cette génération est similaire dans les deux localités prospectées ; en raison de son apparition précoce dans l'année, elle bénéficie de conditions trophiques et thermiques favorables qui lui permettent d'atteindre une taille moyenne de 13 à 14 mm durant le premier hiver.

— la génération estivale ( $G_2$ ) est constituée des recrues apparues entre mai et juillet. La période de ponte dont est issue cette génération est difficile à mettre en évidence en raison de la proximité dans le temps de la première génération ; dans le Bassin d'Arcachon,

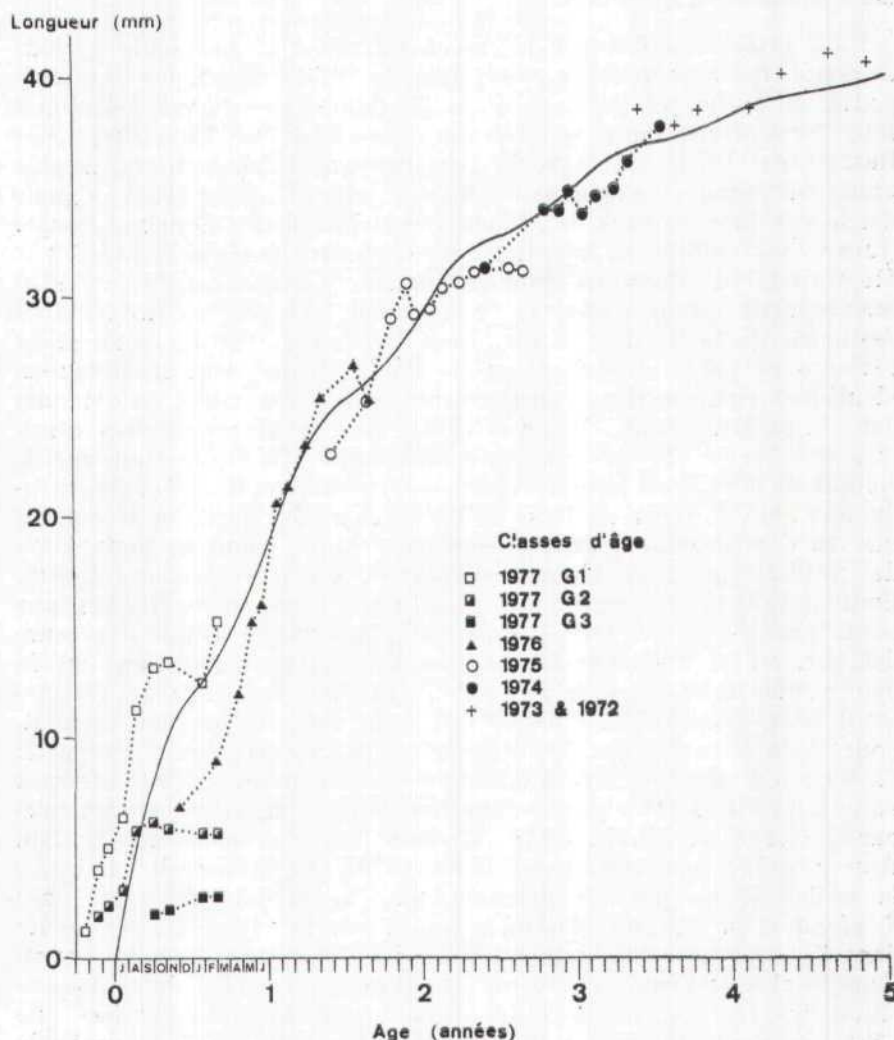


FIG. 7

Courbe de croissance de von Bertalanffy modifiée par incorporation de la température, pour les *Scrobicularia plana* de la station Verdon 1.

la ponte survient en mai-juin. L'accroissement en taille est moyen : une taille de 5 à 6 mm est atteinte lors du premier hiver.

— la génération automnale ( $G_3$ ) n'est présente que dans la Gironde. Elle apparaît dans les échantillons de septembre et est issue d'une ponte étalée de juin à septembre. En raison d'une courte saison de croissance, la taille moyenne atteinte au premier hiver n'est que de 2 à 3 mm.

Les premières recrues dans l'Estuaire, installées en avril, sont en densité très faible, si bien que l'on peut considérer que le recrutement durant l'année 1977 s'est effectué essentiellement en deux éta-

pes : mai et septembre dans l'Estuaire de la Gironde, avril et juillet dans le Bassin d'Arcachon.

La littérature fait généralement référence à une seule période de ponte chez *Scrobicularia plana*. Hughes (1971) mentionne une seule ponte, en juillet et août, au Pays de Galles. Des larves pélagiques sont rencontrées dans le plancton d'Isefjord, au Danemark, par Rasmussen (1973) depuis la fin juin jusqu'au début octobre, la plus grande abondance larvaire ayant lieu en juillet. Lebour (1938) signale des larves dans les eaux de Plymouth sensiblement à la même époque (juin — septembre). Le recrutement est observé en juin et juillet par Stopford (1951) dans un estuaire anglais. Warwick et Price (1975) mentionnent, quant à eux, un recrutement très précoce (avril) dans l'estuaire de la Lynher. Seule, Paes-da-Franca (1956) signale deux périodes de ponte chez *S. plana* au Portugal, qui sont sensiblement identiques (mars-avril et juin-septembre) à celles mises en évidence dans la présente étude. Hughes (1971), comparant ses propres résultats avec ceux obtenus par Paes-da-Franca (1956), mettait sur le compte de la latitude les différences observées dans les dates de reproduction chez *S. plana* au Pays de Galles et au Portugal, en supposant que 10°C représentent la température critique pour la maturation des produits génitaux. Une température des eaux supérieure à cette limite durant toute l'année au Portugal permettrait, selon Hughes, une ponte précoce au printemps, puis une régénération rapide des gonades permettant une seconde ponte en été. La présence d'une ou de deux pontes annuelles et la précocité de la ponte seraient ainsi directement liées, d'après cette hypothèse, à la température des eaux et, donc, à la latitude. Les résultats obtenus ici corroborent en partie l'assertion de Hughes. Il faut toutefois signaler qu'un seul recrutement annuel, tardif, a été observé dans les étangs languedociens (octobre) par Guélorget et Michel (1976) et dans l'estuaire marocain du Bou Regreg (août à novembre) par Elkaïm (1976), ce qui tendrait à infirmer la notion d'une possible relation entre la période de ponte chez *S. plana* et la latitude. Il semble plutôt que la variabilité apparente dans l'époque de reproduction reflète des différences dans les conditions locales de l'environnement, ce qui expliquerait les dates d'apparition des recrues, décalées dans deux localités aussi proches que l'Estuaire de la Gironde et le Bassin d'Arcachon, où il est probable qu'en réalité une vague presque ininterrompue de juvéniles vient s'installer sur le sédiment d'avril à septembre.

Selon qu'ils proviennent d'une ponte précoce ou tardive, les jeunes *S. plana* atteignent leur premier hiver avec des tailles variées. Les courbes représentant la croissance des générations  $G_1$  et  $G_3$  (Fig. 3) constituent ainsi les cas limites pour la croissance de la classe d'âge 0+ lors de la première saison. Les différentes cohortes sont de moins en moins distinctes lors de la deuxième année, pendant laquelle les animaux issus d'une ponte tardive présentent une croissance plus rapide que ceux provenant des premières pontes, les tailles des différentes générations nées la même année tendant alors à s'égaler.

Green (1957) et Hughes (1970 a) ont souligné la difficulté d'estimer correctement l'âge chez *S. plana* en se basant uniquement sur le comptage des stries hivernales d'interruption de croissance, en

raison des stries **surnuméraires** qui peuvent être marquées au cours de l'année. Dans la présente étude, on a supposé que seules devaient être considérées comme des marques annuelles les stries les plus

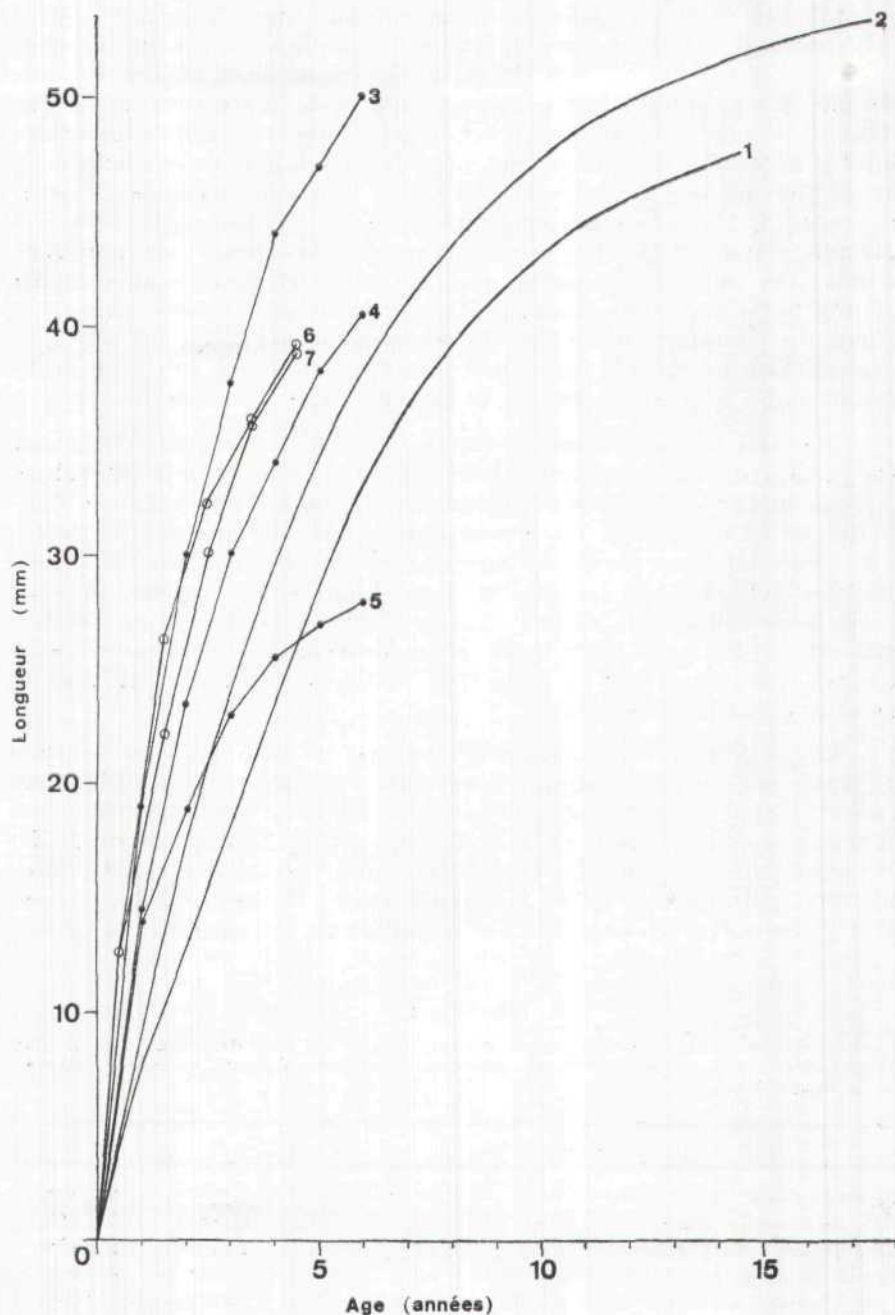


FIG. 8

Courbes de croissance individuelle des *Scrobicularia plana* provenant de l'Estuaire de la Gwendraeth (1), de la Baie de Conway (2), du Guillee (3), du Croisic (4), de Collet Bourgneuf (5), de l'Estuaire de la Gironde (6) et du Bassin d'Arcachon (7).

nettes, procédé qui avait été également retenu par Hughes (1970 a). La validité du critère des stries annuelles pour la détermination de l'âge est confirmée par l'allure très voisine des courbes de croissance obtenues selon trois méthodes différentes (Fig. 5). Bien que le nombre de données utilisées pour la détermination des droites de Ford-Walford soit inférieur dans le cas des équations (5) et (6) à celles utilisées pour les équations (1) et (2), il s'agit, dans le premier cas, de moyennes établies sur plusieurs années de croissance, alors que dans le second cas, n'entrent en compte que les tailles mesurées durant la période de l'échantillonnage. Les équations de croissance (7) et (8) (lecture des stries) sont donc plus représentatives de la croissance de *S. plana* que les équations (3) et (4) (tailles successives des diverses classes d'âge). La courbe de croissance obtenue par marquage d'individus montre cependant une vitesse de croissance plus rapide et une taille maximale inférieure par rapport aux courbes tracées à partir du comptage des stries. Ce phénomène peut être dû soit à la perturbation provoquée par le marquage des animaux, soit à un éventail de taille trop réduit lors de la mise en route de l'expérience.

Les courbes de croissance obtenues par lecture des stries ont été portées sur la figure 8 avec les données relevées dans la littérature pour la même espèce. Les populations de *Scrobicularia plana* de l'Estuaire de la Gironde et du Bassin d'Arcachon ont un taux de croissance similaire (analyse de covariance sur les droites de Ford-Walford :  $F(1,7 \text{ dl}) = 0,54^{ns}$ ). Leurs courbes de croissance sont voisines de celles relevées par Chassé (1972) au Guillec et au Croisic, mais très différentes pour les *S. plana* provenant de l'Estuaire de la Gwendraeth (Green, 1957), de la Baie de Conway (Hughes, 1970 a) et de Bourgneuf (Chassé, 1972).

L'équation de von Bertalanffy permet de comparer les courbes de croissance relevées dans ces diverses localités. Ce modèle s'est avéré adéquat pour décrire la croissance chez de nombreux Bivalves (Theisen, 1968 ; Hughes, 1970 a ; Levêque, 1971 ; Johannessen, 1973 ; Munch-Petersen, 1973 ; Rachor, 1976 ; Conan et Shafee, 1978 ; Shafee, 1979 ; Brousseau, 1979 ; Salzwedel, 1979 ; Bachelet, 1980 ; etc.) et permet en outre de comparer les modalités de la croissance pour des

TABLEAU 6

Coefficients K et  $L_{\infty}$  de l'équation de croissance de von Bertalanffy pour des *Scrobicularia plana* provenant de diverses localités. Valeurs calculées d'après les données des auteurs.

| Localité   | K      | $L_{\infty}$ (mm) |
|--|--------|-------------------|
| Estuaire de la Gwendraeth, Galles S. (Green, 1957)         | 0.1387 | 55.4803           |
| Baie de Conway, Galles N. (Hughes, 1970 a)                 | 0.1936 | 54.7557           |
| Le Guillec, France (Chassé, 1972)                          | 0.3469 | 56.6476           |
| Traict du Croisic, France (Chassé, 1972)                   | 0.3198 | 47.0011           |
| Collet Bourgneuf, France (Chassé, 1972)                    | 0.3802 | 30.5549           |
| Estuaire de la Lynher, Angleterre (Warwick et Price, 1975) | 0.0701 | 88.7592           |
| Bassin d'Arcachon, France (cette étude)                    | 0.3216 | 48.8204           |
| Estuaire de la Gironde, France (cette étude)               | 0.6249 | 41.0650           |



populations éloignées appartenant à la même espèce. Les coefficients K et Loo de l'équation de von Bertalanffy ont été calculés pour des *S. plana* de provenances diverses (tableau 6). La constante K, qui représente une indication sur la vitesse de croissance des individus, permet de regrouper, d'une part les *S. plana* provenant des Iles Britanniques (K voisin de 0.1 — 0.2) et ceux des côtes françaises, d'autre part (K compris entre 0.3 et 0.6), ces derniers ayant donc un taux de croissance plus élevé. On ne doit attacher que peu d'attention au paramètre L $\infty$  qui ne représente qu'une grandeur purement théorique. La longueur maximale relevée chez *S. plana* est de 54 mm (Green, 1957) et 51 mm (Hughes, 1970 a) au Pays de Galles, 41 mm à Arcachon et dans l'Estuaire de la Gironde, 42 mm au Danemark (Rasmussen, 1973). Il est généralement admis qu'à l'intérieur d'une même espèce, les Bivalves des basses latitudes grandissent plus vite et atteignent une taille maximale inférieure à ceux des latitudes plus hautes (Newell, 1964). Les résultats exposés ici confirment en partie l'hypothèse d'une croissance plus rapide des *S. plana* vers le Sud de leur zone de répartition. Il est toutefois délicat de généraliser la notion de dépendance du taux de croissance et de la latitude au vu de ces seules données, l'échelle de latitude considérée étant trop restreinte pour ne pas tenir compte également des effets dûs aux microenvironnements (Bachelet, 1980). Il serait intéressant à ce propos de connaître les taux de croissance de cette espèce aux latitudes extrêmes correspondant à sa zone de répartition géographique, qui s'étend de la Mer de Norvège au Sénégal.

### Summary

Two intertidal populations of the bivalve *Scrobicularia plana* were investigated in the Gironde Estuary and in the Arcachon Basin between December 1976 and February 1978, in order to determine linear growth rates for this species. A tagging experiment and a rearing of young individuals in the laboratory were also conducted during the same period.

Two yearly spawning periods occur: between February and April, then between June and September in the Gironde Estuary; in January and February, then in May and June in the Arcachon Basin. It follows an almost uninterrupted recruitment between April and September, giving two or three well defined annual generations. In consideration of the protracted spawning period, the individuals show a great range in shell lengths during the first winter (2 to 15mm).

The growth rate varies seasonally: it is rapid between June and September, when the sea water temperatures are higher, and almost null during the winter, when growth cessation rings are formed. Inspection of these rings shows that a maximum size of 40mm is gained during the 5th year. Von Bertalanffy growth curves were computed using data given by average lengths of each year class during the studied period, mean lengths of yearly growth rings and increase in size of tagged individuals. Comparison of these curves shows that growth rings can be accurately used for age determination in *Scrobicularia plana* and that the von Bertalanffy equation is an appropriate model for describing growth of this species.

The influence of latitude on reproduction time, on the number of yearly generations and on growth rate, is briefly discussed from literature data. The scarcity of these data does not allow to conclude to a clearcut relationship between these parameters.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALLEN, G.P., 1973. — Etude des processus sédimentaires dans l'estuaire de la Gironde. *Mém. Inst. Géol. Bassin Aquitaine*, 5, pp. 1-314.
- BACHELET, G., 1979 a. — Dynamique de la macrofaune benthique et production des Lamellibranches de l'estuaire de la Gironde. *Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Océanogr. Biol., Univ. Paris VI*, 163 pp.
- BACHELET, G., 1979 b. — Les peuplements macrobenthiques de l'estuaire de la Gironde : évolution annuelle des paramètres démographiques. *J. Rech. Océanogr.*, 4 (1), pp. 3-13.
- 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 (2), pp. 105-117.
- BACHELET, G., BOUHET, J.M., et LISSALDE, J.P., 1981. — Les peuplements benthiques dans l'estuaire de la Gironde : biomasse, productivité et évolution structurale. *Océanis*, 6 (6), pp. 593-620.
- BERTALANFFY, L., von, 1938. — A quantitative theory of organic growth (Inquires on growth laws, ID. *Human Biol.*, 10 (2), pp. 181-213.
- BROUSSEAU, D.J., 1979. — Analysis of growth rate in *Mya arenaria* using the von Bertalanffy equation. *Mar. Biol.*, 51 (3), pp. 221-227.
- CASSIE, R.M., 1950. — The analysis of polymodal frequency distributions by the probability paper method. *N.Z. Sci. Rev.*, 8, pp. 89-91.
- CHASSÉ, c., 1972. — Economie sédimentaire et biologique (production) des estrans meubles des côtes de Bretagne. *Thèse Doct. Etat, Univ. Paris VI*, 293 pp.
- CONAN, G., et SHAFEE, M.s., 1978. — Growth and binnual recruitment of the black scallop *Chlamys varia* (L.) in Lanveoc area, Bay of Brest. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 35 (1), pp. 59-71.
- ELKAIM, B., 1976. — Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. I. Unités indicatrices infralittorales. *Vie Milieu*, 26 (1 B), pp. 107-169.
- FORD, E., 1933. — An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924-1933. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 19, pp. 305-384.
- GREEN, J., 1957. — The growth of *Scrobicularia plana* (Da Costa) in the Gwendraeth Estuary. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 36 (1), pp. 41-47.
- GUÉLORGET, o. et MICHEL, p., 1976. — Recherches écologiques sur une lagune saumâtre méditerranéenne : l'étang du Trévost (Hérault). *Thèse S' cycle, Biol. Anim., Univ. Montpellier*, 95+122 pp.
- GULLAND, J.A., et HOLT, S.J., 1959. — Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. *J. Cons.*, 25 (1), pp. 47-49.
- HANCOCK, D.A., 1965. — Graphical estimation of growth parameters. *J. Cons.*, 29 (3), pp. 340-351.
- HARDING, J.P., 1949. — The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions." *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 28 (1), pp. 141-153.
- 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 (2), pp. 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 (2), pp. 357-381.
- HUGHES, R.N., 1971. — Reproduction of *Scrobicularia plana* Da Costa (Pelecypoda : Semelidae) in North Wales. *Veliger*, 14 (1), pp. 77-81.
- JOHANNESEN, o.H., 1973. — Population structure and individual growth of *Venerupis pullastra* (Montagu) (Lamellibranchia). *Sarsia*, 52, pp. 97-116.
- JONES, D.S., THOMPSON, I., et AMBROSE, W., 1978. — Age and growth rate determinations for the Atlantic surf clam *Spisula solidissima* (Bivalvia : Mactracea), based on internal growth lines in shell cross-sections. *Mar. Biol.*, 47 (1), pp. 63-70.
- IAMMENS, J.J., 1967. — Growth and reproduction in a tidal flat population of *Macoma balthica* (L.). *Neth. J. Sea Res.*, 3 (3), pp. 315-382.
- LASSEHRE, P., 1977. — Aspects de l'adaptation et des interactions compétitives en milieu lagunaire. Recherches écophysiologiques sur la méiofaune et les poissons mugilidés. *Thèse Doct. Sci. Nat., Univ. Bordeaux I*, 400 pp.

- LEBOUR, M.V., 1938. — Notes on the breeding of some lamellibranchs from Plymouth and their larvae. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 23 (11), pp. 119-144.
- LÉVÊQUE, C., 1971. — Equation de von Bertalanffy et croissance des Mollusques benthiques du lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., Hydrobiol.*, 5 (3-4), pp. 263-283.
- MUNCH-PETERSEN, S., 1973. — An investigation of a population of the soft clam (*Mya arenaria* L.) in a Danish estuary. *Medd. fra Danm. Fisk. og Havunders.*, X.S., 7 (S), pp. 47-73.
- NEWELL, G.E., 1964. — Physiological aspects of the ecology of intertidal molluscs. In: *Physiology of Mollusca* (K.M. Wilbur et C.M. Yonge eds), New York, Academic Press, vol. 1, pp. 59-81.
- OCKELMANN, K.W., 1965. — Developmental types in marine bivalves and their distribution along the Atlantic coast of Europe. *Proc. 1st Europ. Malac. Congr.*, pp. 25-35.
- PAES-DA-FRANCA, M.L., 1956. — Variação sazonal das gonadas em *Scrobicularia plana* da Costa. *Arqu. Mus. Bocage*, 27, pp. 107-124.
- RACHOR, E., 1976. — Structure, dynamics and productivity of a population of *Nucula nitidosa* (Bivalvia, Protobranchiata) in the German Bight, *Ber. Disch. Wiss. Kommn. Meeresforsch.*, 24 (4), pp. 296-331.
- RASMUSSEN, E., 1973. — Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). *Ophelia*, 11, pp. 1-507.
- RHOADS, D.C. et PANNELLA, G., 1970. — The use of molluscan shell growth patterns in ecology and paleoecology. *Lethaia*, 3, pp. 143-161.
- SALZWEDEL, H., 1979. — Reproduction, growth, mortality, and variations in abundance and biomass of *Tellina fabula* (Bivalvia) in the German Bight in 1975-76. *Vcrijff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 18 (1), pp. 111-202.
- SHAFEE, M.S., 1979. — Ecological energy requirements of the green mussel, *Perna viridis* Linnaeus from Ennore estuary, Madras. *Oceanol. Acta*, 2 (1), pp. 69-74.
- STOPFORD, S.C., 1951. — An ecological survey of the Cheshire foreshore of the Dee estuary. *J. Anim. Ecol.*, 20, pp. 103-122.
- THEISEN, B.F., 1968. — Growth and mortality of culture mussels in the Danish Wadden Sea. *Medd. fra Danm. Fisk. og Havunders.*, V.S., 6 (3), pp. 47-78.
- URSIN, E., 1963. — On the incorporation of temperature in the von Bertalanffy growth equation. *Medd. fra Danm. Fisk. og Havunders.*, X.S. 4 (1-7), pp. 1-16.
- WALFORD, L.A., 1946. — A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull., Woods Hole*, 90 (2), pp. 141-147.
- WARWICK, N.M. et PRICE, N., 1975. — Macrofauna production in an estuarine mud-flat. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 55 (1), pp. 1-18.
- WILBUR, K.M. et OWEN, G., 1964. — Growth. In: *Physiology of Mollusca* (K.M. Wilbur et C.M. Yonge eds), New York, Academic Press, vol. 1, pp. 211-242.