



HAL
open science

Synthèse sur la biologie des coques *Cerastoderma edule*. 2ème édition.

Laurent Dabouineau, Alain Ponsoero

► To cite this version:

Laurent Dabouineau, Alain Ponsoero. Synthèse sur la biologie des coques *Cerastoderma edule*. 2ème édition.. 2009. hal-00340837v2

HAL Id: hal-00340837

<https://hal.science/hal-00340837v2>

Submitted on 24 Aug 2009

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Synthèse sur la biologie des coques *Cerastoderma edule.*

Laurent Dabouineau* Alain Ponsoero **

* Laboratoire de Biologie et Ecologie, Université U.C.O. Bretagne Nord BP 90431 22200 Guingamp
** Réserve Naturelle Nationale de la baie de Saint-Brieuc - Site de l'étoile 22120 Hillion

1 - Classification

Embranchement : Mollusque	Genre : <i>Cerastoderma</i>
Classe : Bivalve	Espèce : <i>edule</i>
Ordre : <i>Veneroida</i>	Description : Linné (1758)
Famille : <i>Cardiidae</i>	Synonyme (avant 1950) <i>Cardium edule</i>

2 - Anatomie de la coquille

- Les deux valves de la coquille sont identiques, mais inéquilatérales.
- Forme arrondie, globuleuse. Taille : jusqu'à 40 mm
- Coquille avec 22 à 28 côtes radiales bien visibles.
- Ligament externe. Substance « caoutchouteuse » qui tend en permanence à ouvrir la coquille (Fig. 1)
- Deux empreintes de muscles adducteurs (ces muscles servent à refermer la coquille).
- Empreinte de la ligne palléale sans sinus.

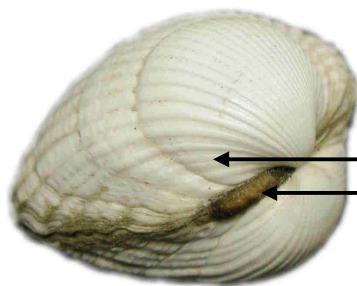
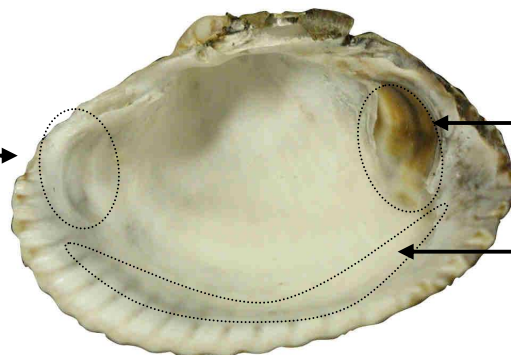


Fig. 1 photo du haut : coque avec ses deux valves, charnière visible.
En bas : vue interne d'une valve droite

Côtes radiales

Ligament

Empreinte du muscle adducteur antérieur



Empreinte du muscle adducteur postérieur

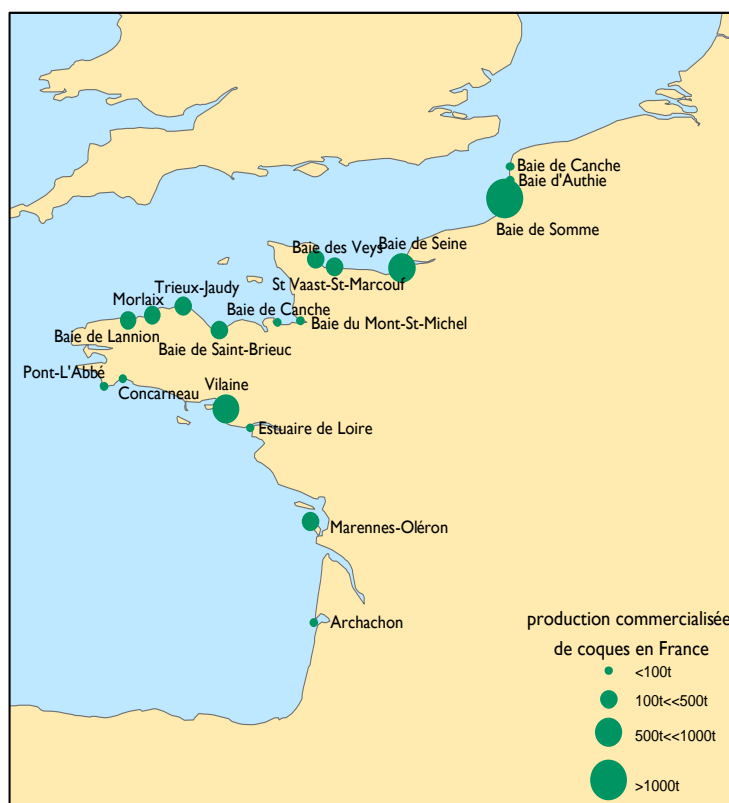
Empreinte de la ligne palléale

3 - Distribution

La coque *Cerastoderma edule* est une des espèces de bivalves la plus fréquemment et la plus largement répandue le long du littoral de la plupart des pays d'Europe. On la trouve plus particulièrement dans les estuaires et les baies sableuses (Tebble, 1966). Sa distribution va de la Norvège au Sénégal. C'est une espèce ubiquiste se répartissant depuis des sables fins jusqu'aux vases sableuses.

Les principaux gisements sont aux Pays-Bas (Waddenze, Zeelande), au Royaume-Uni (Wash, estuaire de la Tamise, baies de Horecambe et Caenarfon), en Espagne (Galice et côte méditerranéenne). En France, l'espèce est présente sur l'ensemble du littoral. Du nord au sud les gisements les plus constants sont : région de Dunkerque, baie de Canche, baie d'Authie et baie de Somme, baie de Seine, baie des Veys, baie du Mont Saint-Michel, baie de Saint-Brieuc et de nombreuses anses de Bretagne Nord. Plus au sud, on les retrouve dans la baie de Vilaine, la Baule et l'estuaire de Loire, les bassins de Marennes-Oléron et d'Arcachon (Quéro et Vayne, 1998).

Fig. 2 : Principaux gisements de coques (*Cerastoderma edule*) en France (d'après Quéro et Vayne, 1998)



La coque vit sur une large proportion de la zone de balancement des marées (zone intertidale). Sur une même zone géographique, à l'échelle d'une baie, la répartition des coques est agrégative (fig. 3) comme pour de nombreuses espèces benthiques endogées (Reys, 1971, Elliott, 1979, Downing, 1979). Les densités peuvent varier de quelques individus par mètre carré jusqu'à plusieurs milliers (le maximum observé en baie de Saint-Brieuc : 2752 individus/m² en 2008). Des densités de 5000 individus/m² ont été observées à Oosterschelde en Belgique en 1985 (Coosen *et al.*, 1994).

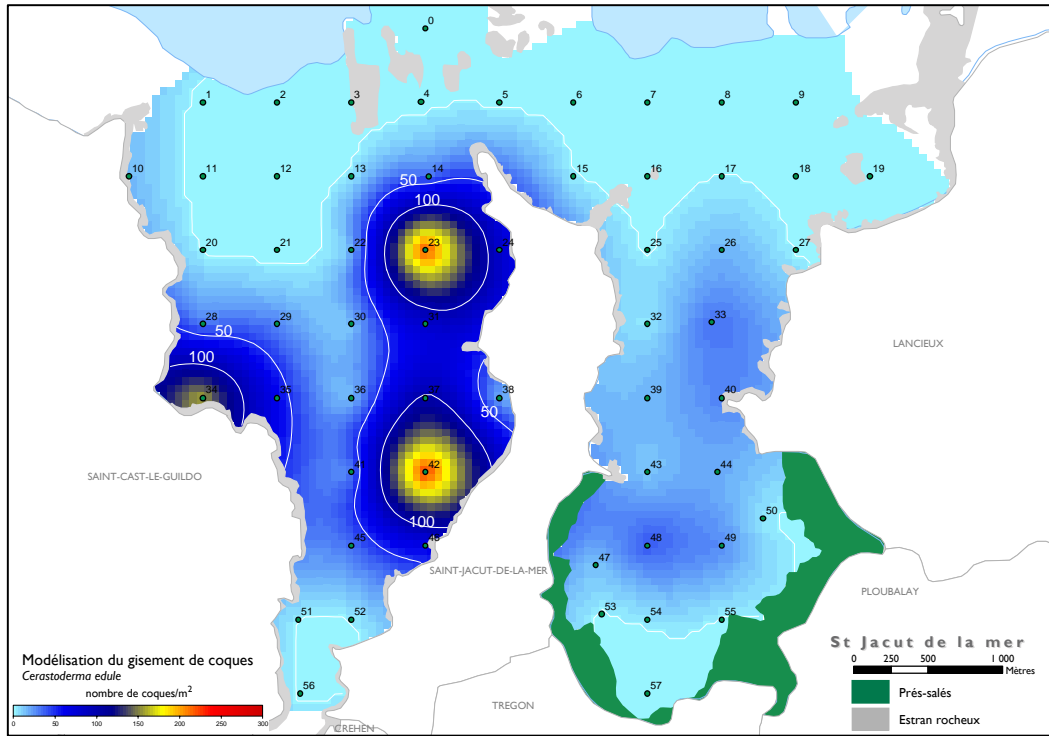


Fig. 3 : Répartition de *Cerastoderma edule* à Saint-Jacut de la mer (Côtes d'Armor) en 2008 (données et carte non publiées : Vivarmor Nature, 2008)

Du point de vue de la répartition spatiale du gisement, les densités maximales sont observées dans la baie de Saint-Brieuc proche du niveau de mi-marée (fig. 4).

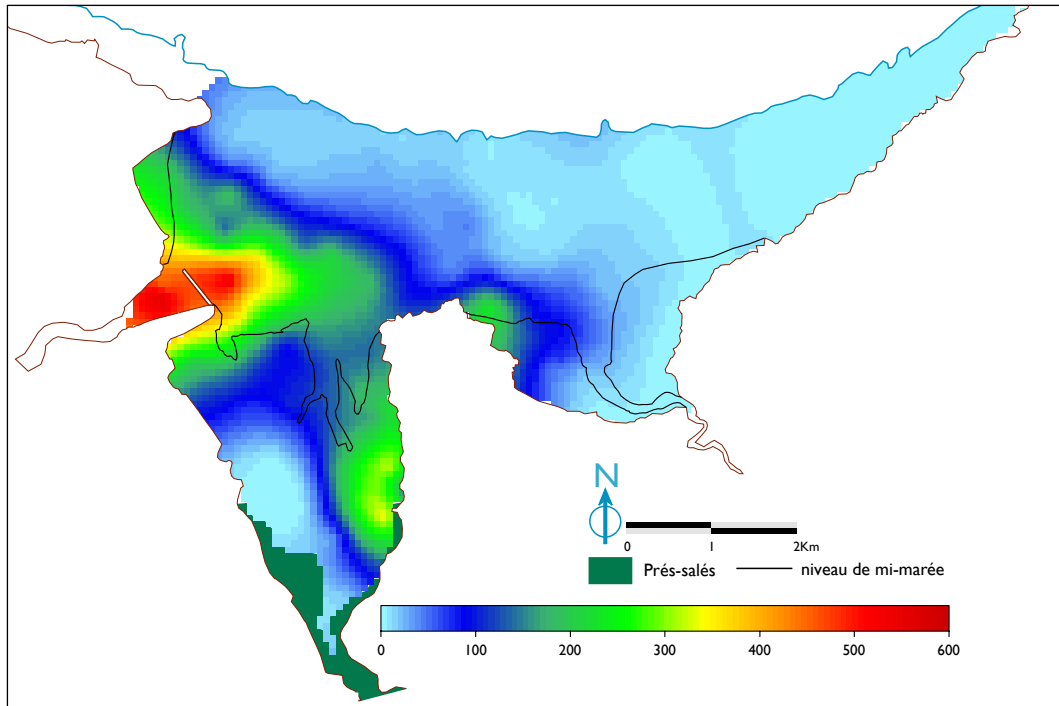


Fig. 4 : Répartition de *Cerastoderma edule* sur l'estran de la Baie de Saint-Brieuc (valeur moyenne 2001-2008)

4 – Mode de vie

Animal fouisseur, la coque maintient sa position dans le sédiment grâce à un pied (fig. 5) qui s'insinue dans le sable et tire la coquille. La coque est ainsi protégée des vagues mais aussi des nombreux prédateurs aquatiques (crabes) et terrestres (oiseaux marins, hommes...).

Mode d'alimentation : « **Suspensivore** actif ».

La coque filtre l'eau de manière active grâce à l'ouverture de deux siphons à la surface du sédiment (fig. 5). Elle filtre l'eau à travers ses branchies puis retient le phytoplancton, zooplancton et les particules de matières organiques. Tous ces éléments sont agglomérés dans un mucus et dirigés vers la bouche grâce à de très nombreux cils formant une sorte de tapis roulant.

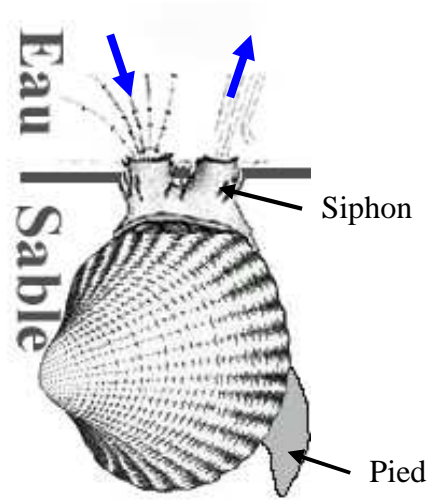


Fig. 5 : Coque en situation dans le sédiment

La digestion a lieu dans un intestin à l'aide d'enzymes et de bactéries. On trouvera facilement dans la coque le style cristallin, sorte de baguette de verre (fig. 6), totalement translucide qui est une réserve d'enzymes digestifs que la coque utilisera progressivement.

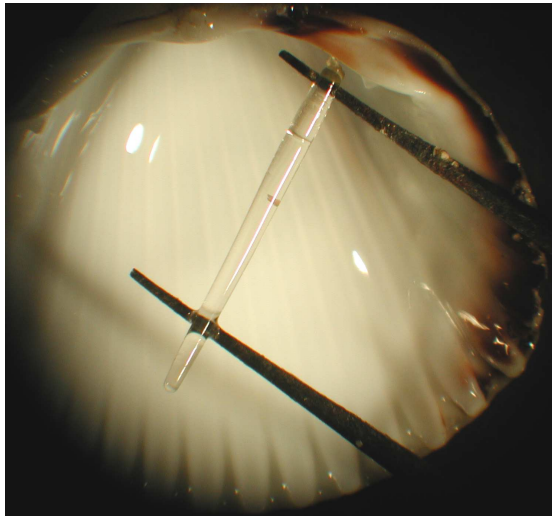


Fig. 6 : style cristallin enzymatique (extrait du tube digestif pour la photo)



Fig.7 : groupe de coques en surface du sédiment (baie de Saint-Brieuc)

Sur l'estran on trouve des coques vivantes à la surface du sédiment (fig. 7). Elles représentent en général une proportion assez faible de la population. Ces coques sont remontées à la surface d'elles-mêmes ou ont été victimes d'un déchaussement, c'est-à-dire d'un déplacement du sédiment dû, par exemple, au changement de parcours d'une filière. Ces coques sont souvent très affaiblies et ont perdu leur capacité à s'enfouir.

On peut comparer cette capacité d'enfouissement expérimentalement (coques déposées sur 5 cm de sédiment recouvert de 5 cm d'eau, et espacées de quelques centimètres). On quantifie les coques enfouies au bout de 2 heures. Les résultats sont présentés fig. 8.

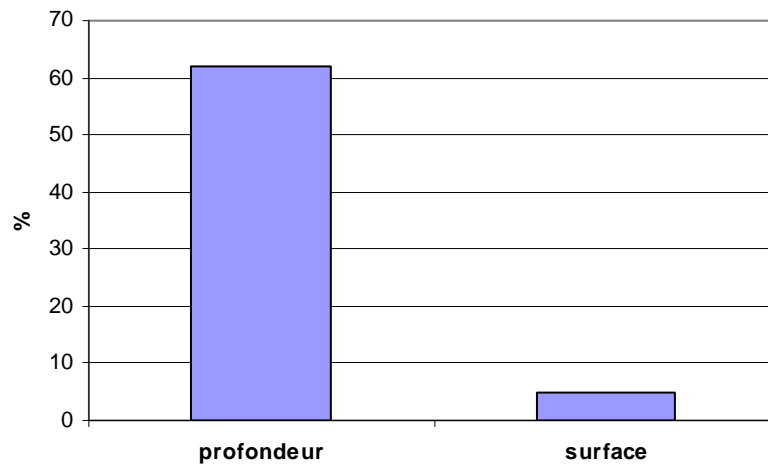


Fig. 8 : Capacité d'enfouissement des coques de profondeur (n=127) et des coques remontantes (surface n=139), en % de coques enfouies après 2 heures. (Données U.C.O. Juin 2003, non publiées)

Afin de confirmer que ces coques sont très affaiblies au point de ne plus pouvoir s'enfouir, on peut mesurer un indice de condition (Ic) donnant une vision générale de leur état de santé. L'Ic est le rapport entre la masse sèche de la chair de l'animal et la masse de sa coquille, ce qui permet d'évaluer si les animaux sont amaigris (fig. 9). Les coques de surface ont 25 % de poids sec en moins que les coques enfouies dans le sédiment. Elles sont donc très amaigris et certainement mourantes.

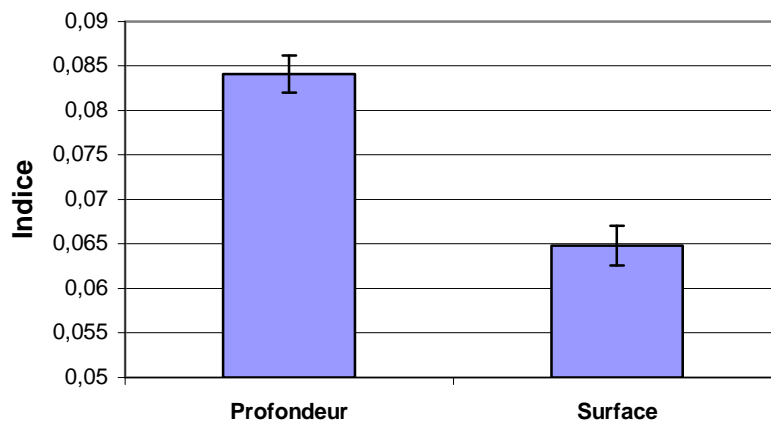


Fig. 9 : Indice de condition (IC = poids sec chair / poids sec coquille) \pm Erreur-type des coques de profondeur (n=60) et de surface (n=61). (test Anova $p < 0,01$) (Données U.C.O. Juin 2003, non publiées)

5 – Reproduction

Les coques vivent en moyenne 2 à 4 ans mais peuvent exceptionnellement atteindre 10 ans. Les phénomènes liés à la reproduction sont induits par des modifications de l'environnement physique, parmi lesquelles les accroissements de température, plutôt qu'à une valeur absolue de celle-ci. Généralement leur maturité sexuelle est atteinte dès leur deuxième année (taille d'environ 13 à 16 mm soit 15 à 18 mois). Certains auteurs ont pu observer une reproduction dès leur première année si leur croissance est très rapide (Seed et Brown, 1977). La maturité sexuelle semble dépendre plus de la taille que de l'âge des individus (Kristensen, 1957 ; Hancock et Franklin, 1972, Sauriau, 1992). Elle peut être atteinte en quelques mois en baie de Somme (Lemoigne *et al.*, 1988) jusqu'à 2 ans en Irlande du nord (Seed et Brown, 1977).

Les coques sont gonochoriques (sexes séparés). Sous les latitudes moyennes, au cours de l'année, on peut identifier plusieurs phases de pontes :

- Les pontes précoces en février-mars, qui concernent plutôt les individus plus âgés (Guillou *et al.*, 1990).
- Les pontes printanières (avril-juin) qui sont généralement les plus massives
- Les pontes estivales qui sont d'autant plus intenses que les pontes printanières ont été faibles
- Les pontes tardives automnales (fin septembre-novembre) qui sont toujours peu intenses.

Sous les latitudes plus nordiques (supérieures à 55°N), la période de reproduction est unique, courte, centrée sur la période thermique et nutritive la plus favorable. Plus au sud, à partir des latitudes de l'Irlande du Nord, la stratégie de reproduction se modifie, la gamétogénèse reste printanière-estivale mais le caractère répétitif des pontes devient plus constant (Seed et Brown, 1978). Pour les latitudes moyennes et jusqu'en Galice, la gamétogénèse est de plus en plus précoce et les pontes sont répétitives.

L'intensité d'une ponte est en général inversement liée à celle de la ponte précédente. Ainsi l'intensité de la ponte d'automne est inversement liée à celle de la ponte estivale comme cela a été montré en baie de Somme (Desprez *et al.*, 1987). La littérature est unanime à reconnaître qu'un hiver rigoureux stimule la reproduction en synchronisant les émissions de gamètes des deux sexes et en assurant une meilleure fertilité (Hancock, 1973).

La production d'ovules est fonction de la taille de l'individu et varie selon Kristensen (1957) de 5600 à 52 000 par femelle de 18 à 38mm. Les gamètes sont émis dans la cavité palléale, et grâce aux courants d'eau créés par les branchies, ils sortiront par le siphon exhalant et se retrouveront dans la colonne d'eau. Les spermatozoïdes féconderont les ovules pour former des œufs de 50 à 60 µm.

Ils se développeront pour former une larve planctonique nommée « trochophore » (fig. 10) puis « véligère ». En 3 jours la larve planctonique va développer une minuscule coquille et va atteindre 270 µm en 3 à 5 semaines (Creek, 1960). En à peine 3 mois, elle fera environ 1mm.

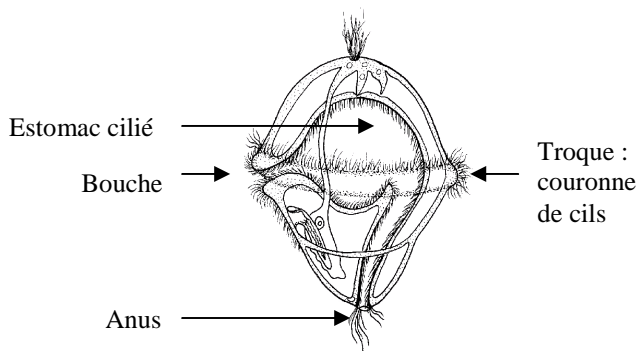


Fig. 10 schéma de la larve trochophore (Biodidac, Université Ottawa)

6 - Recrutement

On appelle recrutement (settlement en anglais), l'installation des larves planctoniques dans le sédiment. Les jeunes larves d'un millimètre et possédant une petite coquille vont se poser sur le sable et avec leur pied chercher à s'enfouir. Cela se produira entre mai et juin pour la plupart des coques des latitudes moyenne et dans une moindre mesure, jusqu'en septembre.

Bouma a montré que les densités de recrutement de coques étaient corrélées avec les zones de dépôts maximum de sédiments durant le cycle tidal, du niveau bathymétrique et de la granulométrie (Bouma *et al.*, 2001).

Le sédiment doit présenter des caractéristiques granulométriques favorables à la fixation de l'eau : entre 50 et 200µm en baie de Sommes (Lemoigne *et al.*, 1988), entre 100 et 125µm en baie de Saint-Brieuc, car la survie des jeunes dépend d'une bonne rétention en eau (taux d'humidité entre 30 et 35% pour les sites de

recrutement en baie de Saint-Brieuc). Les zones de recrutements sont généralement assez restreintes. Par exemple en baie de Saint-Brieuc, elles représentent environ 1000 ha. Les zones de concentration en jeunes coques supérieur à 100 individus/m² ne représentent que 400ha (hors année exceptionnel de fort recrutement) sur les 3000 ha du gisement (Ponsero *et al* 2009).

La température semble être un facteur primordial quant aux possibilités de survie des larves planctoniques (Baggerman, 1953) surtout au moment de leur implantation dans le substrat. Si toutes ces conditions ne sont pas réunies, la jeune coque peut chercher un meilleur site. Pour cela elle va produire du byssus, sorte de filaments protéiques, qui vont permettre d'augmenter sa surface portante et donc d'être remise activement en suspension et transportée par les courants vers d'autres lieux. Ce type de déplacement est nommé « migration bysso-pélagique » (Montaudouin, 1997 ; Huxham et Richards, 2003).

Un recrutement important ou très important est généralement suivi par un recrutement faible l'année suivante. C'est par exemple ce que l'on a observé en 2005 en baie de Saint-Brieuc où le recrutement a été 20% inférieur à la valeur moyenne observée (entre 2001 et 2008), faisant suite à un taux de recrutement de 220% en 2004 (Ponsero *et al.*, 2009).

année	total	0	%
2001	1546	1156	74,81
2002	1355	393	29,00
2003	1619	1279	79,02
2004	5158	3972	77,00
2005	2051	380	18,53
2006	1870	968	51,76
2007	858	115	13,41
2008	6297	6067	96,34
moyenne	2594	1791	55
sd	1990	2109	31

Tableau. 1 : Effectifs totaux (*10⁶) du gisement de coques de la baie de Saint-Brieuc et effectifs (*10⁶) de la cohorte de l'année (0) évalués par modélisation (krigeage).

7 - Croissance

Cerastoderma edule a une croissance très rapide les deux premières années, ensuite elle décline (Fig. 11). La modélisation de la croissance des coques peut être ajustée au modèle de Von Bertalanfy (1938) qui est généralement utilisé pour la comparaison des taux de croissance des mollusques (Ramon, 2003).

Le modèle de croissance en longueur L_t au temps t a pour équation : $L_t = L_\infty(1 - e^{-k(t-t_0)})$ où :

L_∞ : asymptote de la courbe (souvent dénommée « longueur maximal »)

k : coefficient de croissance initial

t_0 : date théorique de naissance (longueur nulle)

Sites	k	L_∞	t_0	ϕ'	source
Danemark (Langerak)	0.248	54	-0.2	2.86	Brock, 1980a
	0.386	40.7	-0.34	2.81	
Allemagne (mer des Wadden)	0.404	40	-	2.81	Ramon, 2003
Angleterre Pays de Galles (Llanrhidian sand)	0.59	31.5	-	2.77	Hancock, 1965,
Irlande (baie de Dundalk)	0.4364	49.1	-0.03995	3.02	Fahy <i>et al.</i> , 2005
France (Baie de Saint-Brieuc)	0.64	34.36	-	2.88	
France (Marenne-Oleron)	0.068	30.87	-2.11	1.82	Sauriau, 1992
Espagne du Nord (rias Altas)	1.609	26.5	0.104	3.05	Catoria <i>et al.</i> , 1984
Espagne du Nord (rias de Arosa)	0.951	41.226	0.083	3.21	Pérez Camacho et Román, 1984
Espagne du Nord (estuaire de Mundaca)	0.026	28.27	8.998	1.32	Iglesias et Navarro, 1990
Espagne du Sud (baie d'Algeciras)	0.18	36	-0.05	2.37	Guevara et Niell, 1989

Tableau. 2 : comparaison des paramètres de la modélisation de la croissance des coques dans divers sites européens (K : coefficient de croissance initial, L_∞ : valeur de l'asymptote, t_0 : longueur à l'origine. Certains auteurs ne modélisent pas cette valeur et la fixe à zéro.

ϕ' : indice de croissance : $\phi' = 2\log_{10}(L_\infty) + \log_{10}(k)$ d'après Pauly et Morgan, 1987).

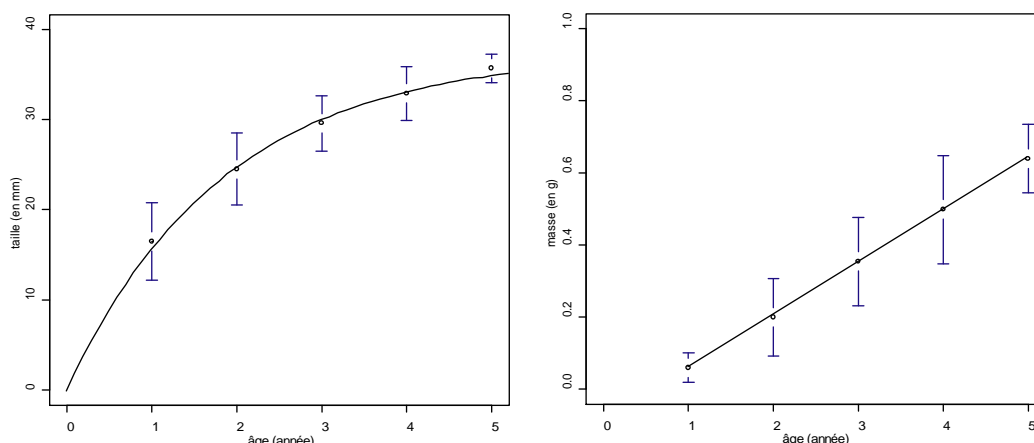


Fig. 11 : Croissance des coques en Baie de Saint-Brieuc ;

A gauche : relation entre taille et âge selon le modèle de Von-Bertalanfy ($L_{\infty} = 34.36$, $k = 0.64$, $t_0=0$) ;

A droite la relation linéaire entre la masse (poids sec) et âge ($Masse=0.13*\text{âge}-0.06$; $R^2=0.9892$).

Un certain nombre de facteurs va affecter la croissance des coques comme par exemple la saison, la localisation géographique (Hancock, 1967 ; Ducrotoy *et al.*, 1991), la température de l'eau (Smaal *et al.*, 1997), la disponibilité en nourriture ou la densité des coques (Jensen, 1993; Montaudouin et Bachelet, 1996).

En Baie d'Arcachon Montaudouin & Bachelet (1996) ont montré que la croissance des coques était en lien avec la position de la coque sur l'estran. En bas de l'estran, elles grossissent plus vite car elles subissent moins le phénomène de la marée et passent donc plus de temps à filtrer et s'alimenter. La croissance est donc aussi dépendante du temps d'immersion. En baie de Saint-Brieuc, nous avons montré que le doublement de la durée d'immersion explique environ 30% de l'augmentation de la croissance pour les cernes du premier hiver, 20% pour les cernes du second hiver et 10% pour les cernes de troisième hiver. Cela peut être mis en évidence à partir de la comparaison des valeurs du paramètre k (coefficient de croissance) du modèle de Von-Bertalanfy estimé dans des stations de niveaux hypsométriques différents (Fig. 12).

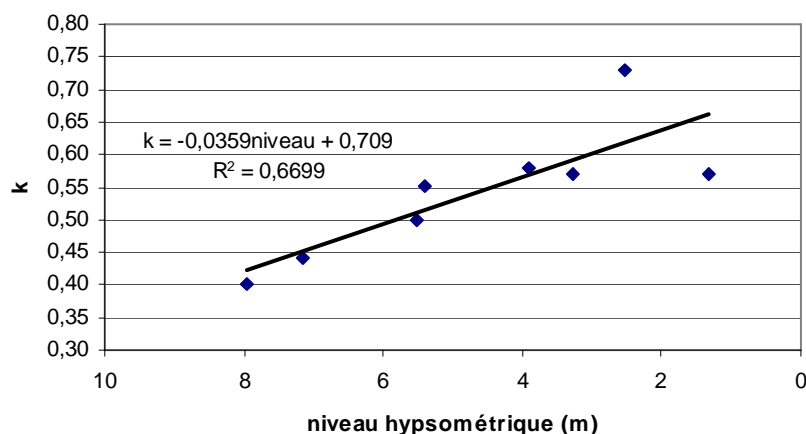


Fig. 12 : Valeur du paramètre k modèle du Von-Bertalanfy en Baie de Saint-Brieuc modélisé en fonction du niveau hypsométrique (m) d'après Ponsoero *et al* 2009.

La croissance est saisonnière, elle débute en mai au pays de Galle, elle est maximale de juin à août et négligeable ensuite (Seed et Brown, 1977; Hancock et Franklin, 1972). Les coques vont en général perdre du poids l'hiver et subir une mortalité importante en lien avec la rigueur de l'hiver.

Dans les régions soumises à des cycles de températures bien marqués, les rythmes saisonniers de croissance s'inscrivent dans les tissus minéralisés. La fluctuation de la vitesse de croissance entraîne, sur ces pièces, une alternance de zones de croissance rapide et des zones de ralentissement ou d'arrêt de croissance. Cette croissance très saisonnière va entraîner au niveau de la coquille des stries d'accroissement (fig. 13) qui peuvent permettre de déterminer l'âge des individus, et même d'étudier la croissance différentielle des populations (Richardson *et al.*, 1980 ; Jones et Baxter, 1987). La lecture des stries reste cependant difficile car des variations de croissance au cours d'une même année entraînent une formation de stries supplémentaires (Ramon, 2003). Ce sera d'autant plus le cas que les températures hivernales restent élevées (latitudes basses).

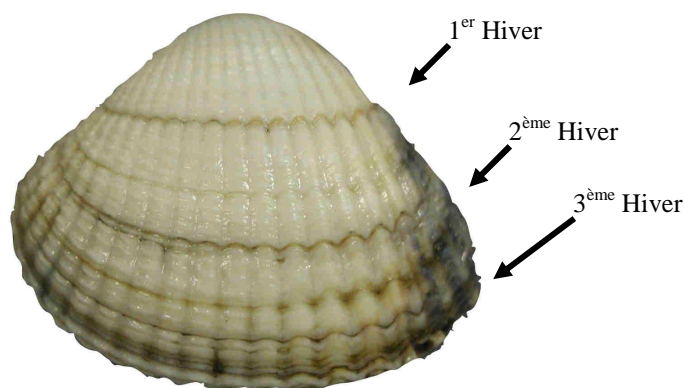


Fig. 13: Stries d'accroissement (coque de 4,2 cm)

La relation qui relie la taille des individus (mesurée en mm) et la masse de matière vivante produite (masse de matière sèche libre de cendre) s'exprime sous la forme : $W=aL^b$

où :

W : masse sèche libre de cendre ($g.m^{-2}$)

L : taille des individus (mm)

a et b : paramètres de l'équation établie pour le site.

Sites	a	b	source
Baie de Somme	$3 \cdot 10^{-6}$	3.0969	Triplet <i>et al.</i> , 1999b
Baie de Saint-Brieuc	$4 \cdot 10^{-6}$	3.3504	Ponsero <i>et al</i> 2009
Saint-Jacut (côtes d'Armor)	$4 \cdot 10^{-6}$	3.3381	Vivarmor Nature, 2008
Pays de Galle	$3.2 \cdot 10^{-6}$	3.083	Sutherland, 1982

Tableau. 3 : comparaison des paramètres de la modélisation de la relation taille-masse dans différents sites

8 – Biomasse et production

La coque peut représenter jusqu'à 60% de la biomasse du benthos (Ramon, 2003) et joue donc un rôle important dans le fonctionnement des écosystèmes intertidaux (Beukema et Dekker, 2006). En baie de Saint-Brieuc elle représente 62% de la biomasse des bivalves (évaluation faite en 2007).

La biomasse produite (exprimé en g. matière sèche par mètre carré ou $g.AFDW.m^{-2}$) est de l'ordre de 10-40g avec une valeur pouvant atteindre jusqu'à 100 $g.AFDW.m^{-2}$. Dans la baie de Marennes-Oléron, la biomasse est évaluée à 32.5 $g.AFDW.m^{-2}$ (Sauriau, 1992). En mer des Wadden, la production varie de 7.6 à 101.6 $g.AFDW.m^{-2}$ (Beukema et Dekker, 2006). En Baie de Saint-Brieuc la biomasse moyenne sur l'ensemble du site, varie en fonction des années entre 6.01 $g.AFDW.m^{-2}$ à 14.52 $g.AFDW.m^{-2}$ (moyenne : 10.349 ± 2.713) avec les maximums variant entre 43 et 388.55 $g.AFDW.m^{-2}$. La production reste donc très variable et dépend de nombreux facteurs.

9 – Structure des populations

Les histogrammes en classes de tailles sont généralement polymodaux (fig. 14) avec un chevauchement des différentes cohortes pour les classes d'âges les plus élevées (Ramon, 2003, Ponsero *et al* 2009). Pour tenter de différencier la probabilité d'appartenance des coques à l'une ou l'autre des cohortes, on peut calculer, à partir des courbes normées des différentes cohortes obtenues grâce à l'analyse des cernes (ou stries) de croissance, la probabilité de chaque coque à appartenir à une cohorte en fonction de sa taille (Ponsero *et al* 2009). Les paramètres des cohortes composant la structure démographique établie chaque année sont optimisés par la méthode des maximums de vraisemblance (Hasselblad, 1966).

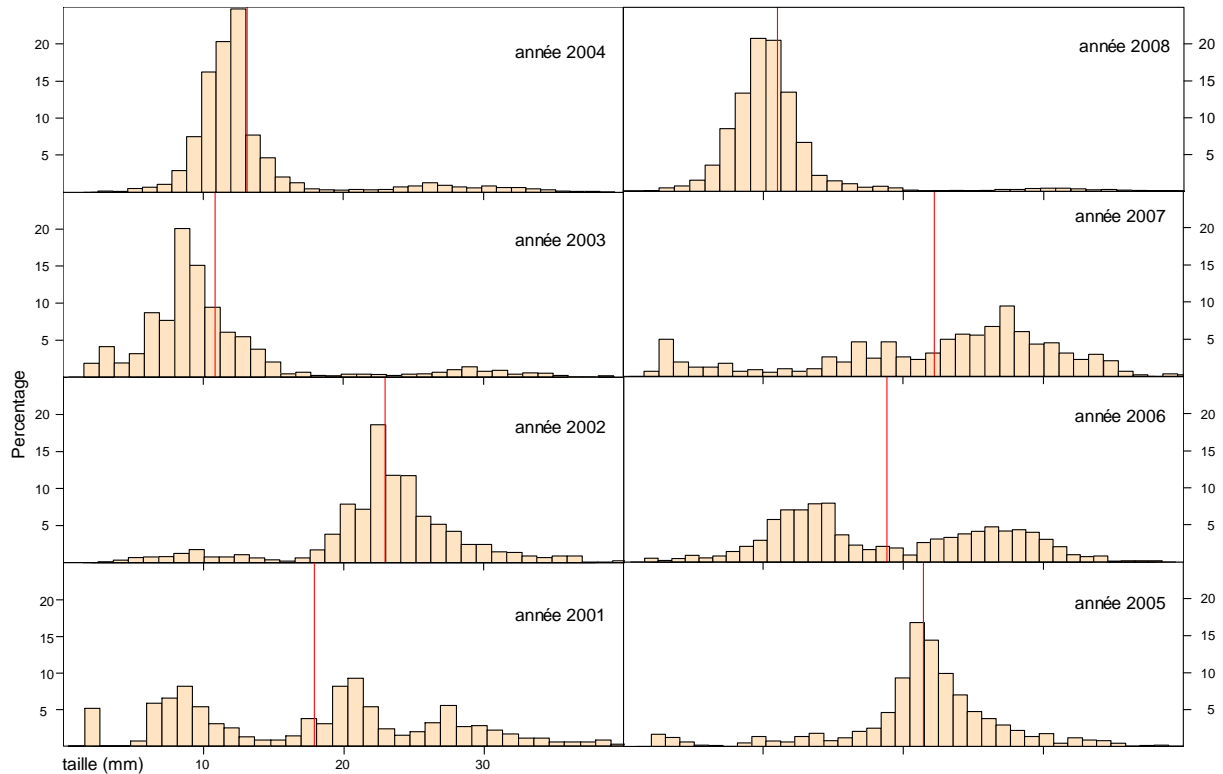


Fig. 14 : histogrammes des classes de tailles des coques observées en baie de Saint-Brieuc de 2001 à 2008, exprimés en pourcentage du total.

On peut par exemple observer un fort recrutement en 2004, 2003 et 2008 ; une population âgée en 2002 et 2005 ; et différentes classes d'âges bien représentées en 2001. Cela révèle une grande variabilité interannuelle de la structure de la population dépendant du recrutement de l'année et des années précédentes.

La particularité principale de la coque est certainement la flexibilité de sa stratégie démographique (Seed et Brown, 1978, Sauriau, 1992). De ce point de vue, l'estimation des paramètres biologiques d'une population ne peut se faire qu'à partir d'un échantillonnage adapté à la dispersion spatiale et à la variabilité temporelle.

10 – Répartition spatiale

On observe une ségrégation spatialisée des générations, comme cela a été mis en évidence dans de nombreux sites pour *Macoma balthica* (Bachelet, 1979, Hiddink et Wolff, 2002) et *C. edule* (Sutherland, 1982). La répartition spatiale varie en fonction de la taille des individus. Les classes de tailles des coques les plus élevées se retrouvent aux niveaux bathymétriques les plus faibles (bas de l'estran). Il existe une corrélation entre la taille moyenne des coques par stations et le niveau bathymétrique des stations.

Généralement, les gisements de coques se caractérisent par une forte hétérogénéité spatiale des densités et des biomasses (Farrow, 1974). A l'inverse de ce qui est observé en Baie de Somme (Desprez *et al.*, 1989) ou en Ecosse (Farrow, 1974), cette structuration spatiale est assez stable en baie de Saint-Brieuc, sur une durée de 8 années de suivis. Les zones de recrutement sont géographiquement assez bien définies et localisées sur des surfaces limitées (sauf lors de phases de recrutement exceptionnel) au niveau de la zone de mi-marée et les cohortes 4+ et 5+ situées en deçà de la zone de mi marée (fig. 15).

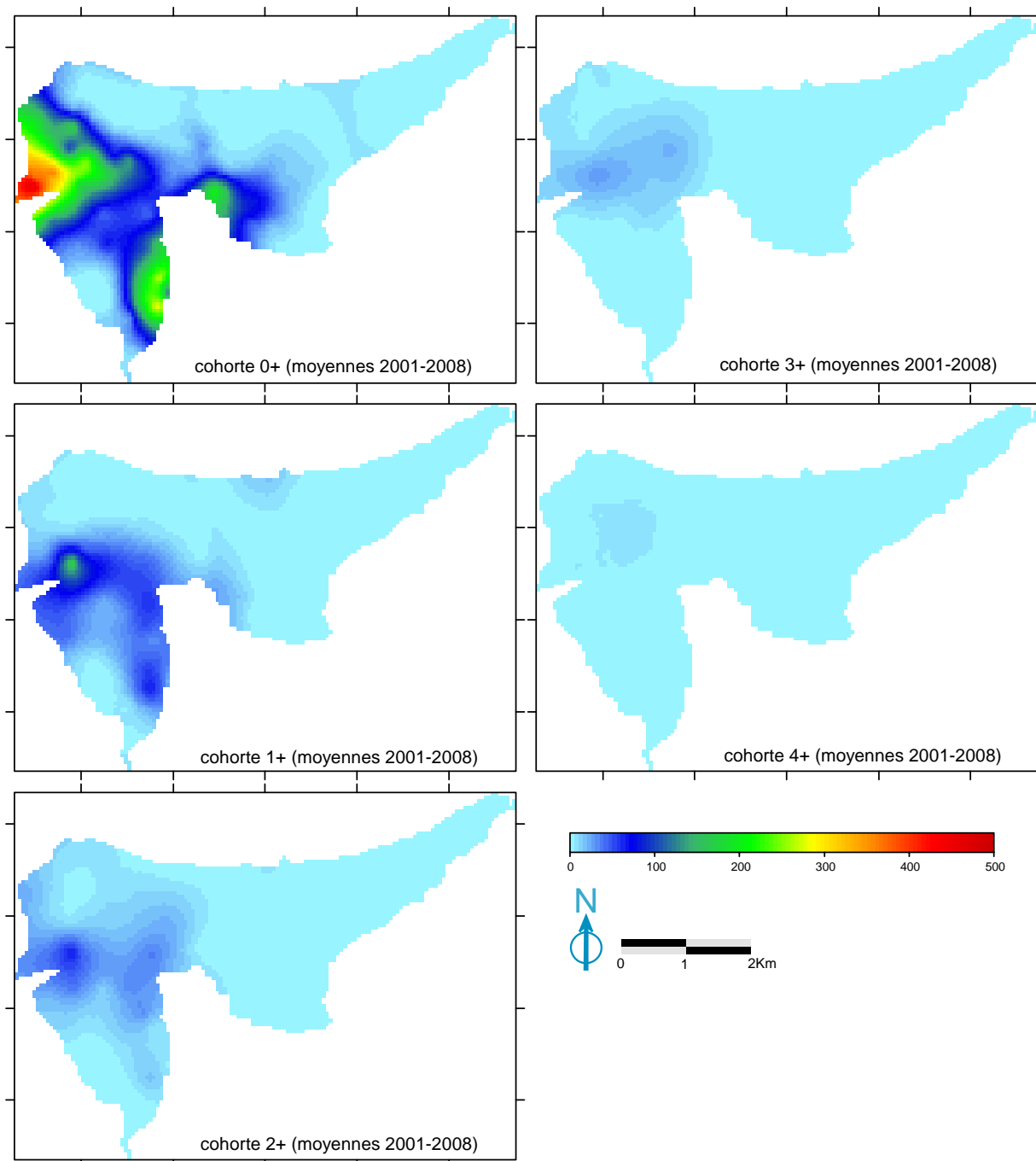


Fig. 15 : Carte de répartition spatiale des différentes cohortes en baie de Saint-Brieuc (valeurs moyennes modélisées de 2001 à 2008 par krigeage).

11 – Dynamique des populations

Les effectifs de coques peuvent varier d'année en année sur certains sites ou rester stables sur d'autres sur de plus longues périodes. Différents facteurs sont invoqués pour agir sur le recrutement, la croissance et la mortalité dans les populations naturelles. Le schéma suivant (fig. 16) extrait de la thèse de Montaudouin, 1995) les présente de manière synthétique.

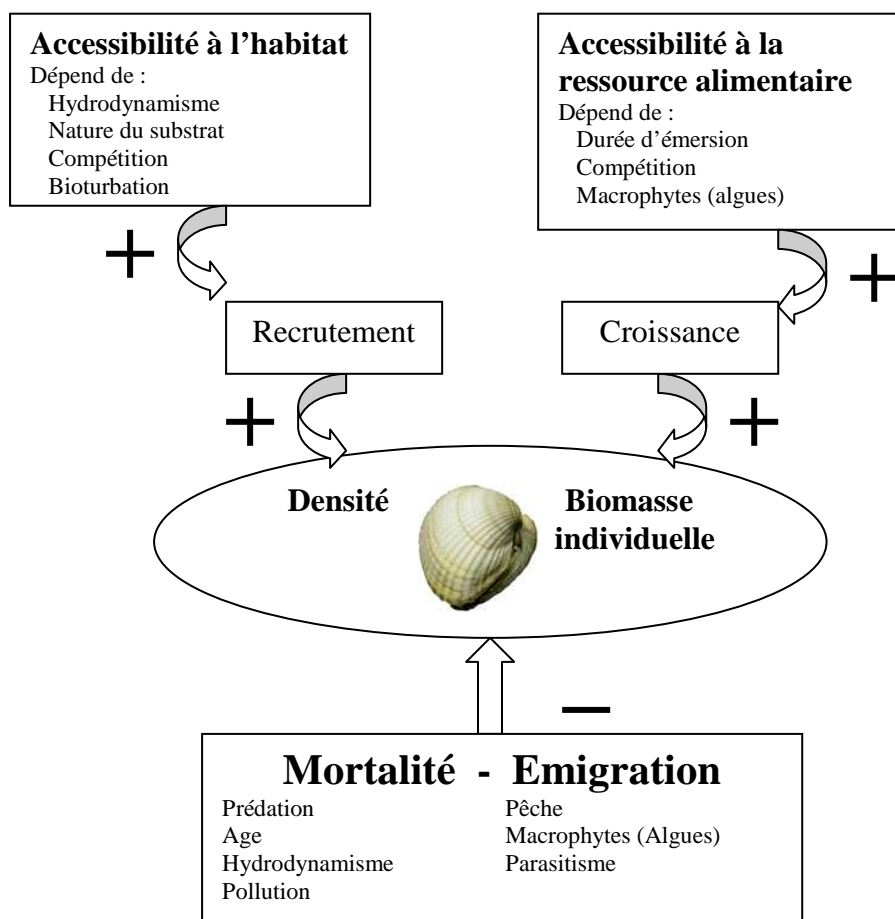


Fig. 16 : Facteurs régulant la dynamique des populations de coques.
 Extrait de Montaudouin (1995)

12 – Mortalité

Le suivi sur plusieurs années de la dynamique de populations de coques en baie de Saint-Brieuc a permis d'estimer que le taux de mortalité moyen interannuel est globalement constant au cours de la vie de la coque, entre 50% et 70% de l'effectif présent l'année précédente (Ponsero *et al* 2009).

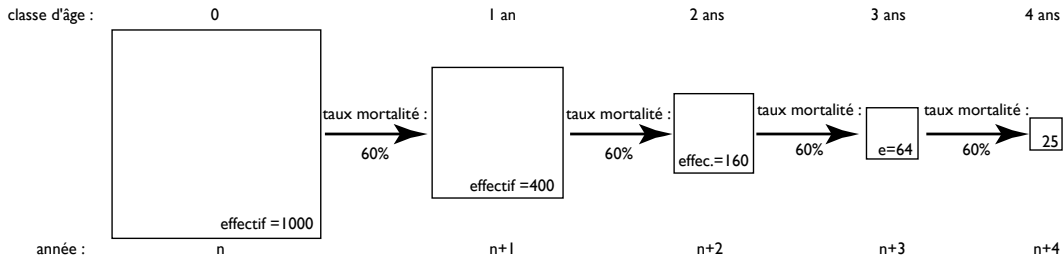


Fig. 17 : Schématisation des effectifs d'une cohorte au cours des années (avec un taux de mortalité interannuel moyen constant de 60%)

Le taux de mortalité calculé ici est dit total puisqu'il englobe toutes les causes de mortalité naturelle ou anthropique. Plusieurs auteurs se sont intéressés à la prédation qui intervient sur les juvéniles. En particulier Reise (1985) montre clairement que la pression de prédation se concentre sur les premiers stades de croissance de la coque et diminue progressivement au cours de la croissance. On peut par exemple citer la prédation par le flet (*Platichthys flesus*) sur le naissain de coques (Wolff *et al.*, 1981), par le crabe vert (*Carcinus maenas*) par Brock (1980) ou Sanchez-Salazar *et al.* (1987a,b). La prédation par les limicoles et en particulier par les huîtres-pies intervient sur les individus d'environ 2cm soit sur des individus âgés d'1 an et demi environ (Triplet, 1996, Triplet *et al.*, 1999a) où entre 15 et 30mm d'après West *et al.* (2007). Il a été observé des restes de coques dans les fèces de limicoles comme les bécasseaux variables *Calidris alpina* (Durell et Kelly, 1990, Le Drean Quenec'hdu et Maheo, 1997, Cabral Cabral *et al.*, 1999), de bécasseaux maubèches *Calidris canutus* (Dekinga et Piersma, 1993), de barges à queue noires *Limosa lapponica* (Goss-Custard *et al.*, 1977, Scheiffarth, 2001), du courlis cendrés *Numenius arquata* (Le Drean Quenec'hdu et Maheo, 1997) ou de l'avocette *Recurvirostra avosetta* (Moreira, 1995).

Les températures extrêmes jouent un rôle important dans la mortalité des différentes classes d'âge. La mortalité hivernale touche plus particulièrement les plus petits individus (Sauriau, 1992). Les populations peuvent être atteintes lorsque la température du sédiment passe au dessous de -7°C . Kristensen (1957) a montré que le seuil de tolérance de l'espèce se situait aux environs de 34°C avec un seuil léthal à 36°C , et que le naissain résistait mieux que les individus adultes aux températures élevées.

L'impact de la pêche à pied de loisir ou des professionnels reste difficile à évaluer mais peut avoir un impact non négligeable (voir chapitre suivant) sur la dynamique de population. L'impact du parasitisme est rarement évoqué dans les études de dynamique des populations de bivalves. Le chapitre 14 souligne l'importance du phénomène sans pour autant en évaluer l'impact. A noter aussi qu'une pollution diffuse ou accidentelle peut fragiliser les individus qui vont être moins résistants et donc plus sensibles à l'attaque des parasites ou des prédateurs, l'impact de ces facteurs en interaction étant supérieur à celui de la simple somme des deux.

13 – Gestion et Exploitation des gisements

Dans tous les sites étudiés en Europe où il y a une forte prédation par pêche, on observe une structure démographique de la population tronquée au delà de la taille marchande quelle que soit la vitesse de croissance des individus de ces populations (Hancock, 1965, Franklin, 1972, Gordo, 1982). Sauriau (1992) indique que la structure démographique d'un gisement soumis à une forte pression de pêche contient moins de 5% d'individus de 30mm de longueur.

En France jusqu'en 2006, l'impact de l'activité de pêche à pieds (professionnel ou amateur) intervient sur les classes de tailles supérieures ou égales à 30mm correspondant à des individus âgés d'environ 3 ans et plus. On peut émettre l'hypothèse que l'augmentation du taux de mortalité de cette classe d'âge peut être

partiellement imputée à l'activité de pêche. A l'automne 2006, la taille légale de capture est passée de 30mm à 27mm (correspondant à des individus âgés d'environ 2.5 ans), ce qui pourrait avoir des conséquences sur la structure démographique du gisement. A terme, cette modification de la taille de capture devrait se ressentir sur la valeur L_{∞} modélisée, comme la mis en évidence Hancock (1967), et ce, quelle que soit la vitesse de croissance des individus de la population. Cette réduction de taille de capture qui paraît a priori négligeable, entraîne un doublement du stock de coques pêchables (Ponsero *et al* 2009).

14 - Parasitisme des coques

Les coques constituent, comme tous les animaux, un milieu de vie pour d'autres organismes qui vont vivre totalement au dépend des premiers. Ce phénomène est appelé parasitisme. L'animal parasite va vivre dans son hôte (ici la coque) et va être plus ou moins néfaste pour lui.

Un certain nombre de parasites sont connus chez la coque. On pourra trouver des protozoaires ciliés vivant dans l'eau intervalvaire, des crustacés dans l'intestin et surtout plusieurs espèces de petits vers plats de l'embranchement des Plathelminthes (classe des trématodes digéniens) dans différents organes. Ces vers plats ont des cycles biologiques très complexes.

A - Les parasites Trématodes digéniens

L'adulte du parasite vit chez un vertébré (oiseau ou poisson que l'on nommera hôte définitif : HD) et va émettre des œufs qui vont se retrouver dans l'eau via les excréments du vertébré. De cet œuf va naître une petite larve qui va immédiatement rechercher un deuxième hôte (Hôte Provisoire 1 : HP1) pour se multiplier. Il s'agit le plus souvent d'un mollusque. La coque pourra être l'un de ces mollusques. Des larves seront produites en très grand nombre par multiplication asexuée puis seront libérées dans l'eau.

Un troisième hôte (Hôte Provisoire 2 : HP2) sera utilisé pour que cette nouvelle larve puisse rejoindre facilement l'hôte définitif. En fait HP2 fait le plus souvent parti du régime alimentaire de l'hôte définitif. De cette manière l'hôte définitif, en consommant HP2 ingurgite le parasite en même temps, et se contamine. La forme larvaire du parasite dans ce cas est différente, car son rôle n'est plus de se multiplier, mais d'attendre. Le parasite va donc passer successivement dans 3 organismes hôtes différents (Fig. 18).

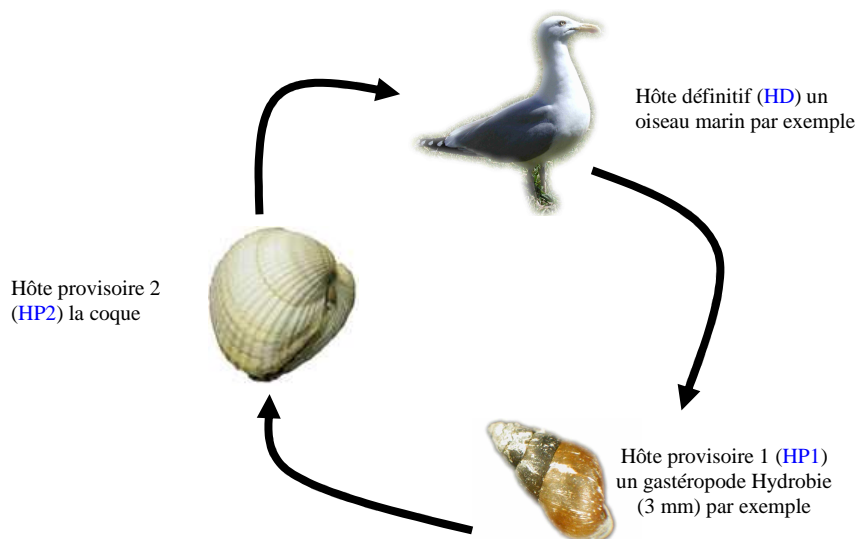


Fig. 18 : Exemple de 3 hôtes successifs qui permettra de boucler le Cycle biologique d'un parasite trématode digénien

Selon une synthèse récente (De Montaudouin *et al.*, 2009), 16 espèces de digéniens utilisent la coque comme hôte intermédiaire sur toute la façade Est-atlantique. Quatre exemples de ces parasites trouvés dans des coques en Baie de Saint-Brieuc sont présentés ici (Fig. 19 à 22).

Gymnophallus choledocus

HP1 : la coque

HP2 : un ver annelé (Annélide Polychète type *Nereis*)

H Déf. : un oiseau marin

Prévalence faible chez la coque

Multiplication intensive (sous forme de larve rédie) dans la coque qui en meurt.
Les cercaires, second type de larves mobiles, quitteront la coque mourante pour rejoindre le ver HP2

Larve sporocyste (0,5mm)
remplie de cercaires

Larve cercaire
(0,1 mm) mobile

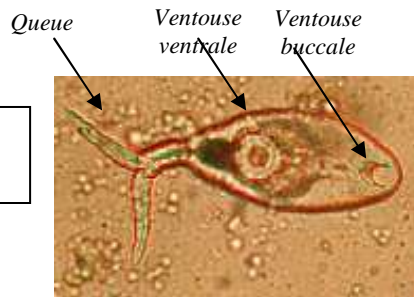


Fig. 19 : *Gymnophallus choledocus* larve sporocyste et cercaire

Labratrema minimus

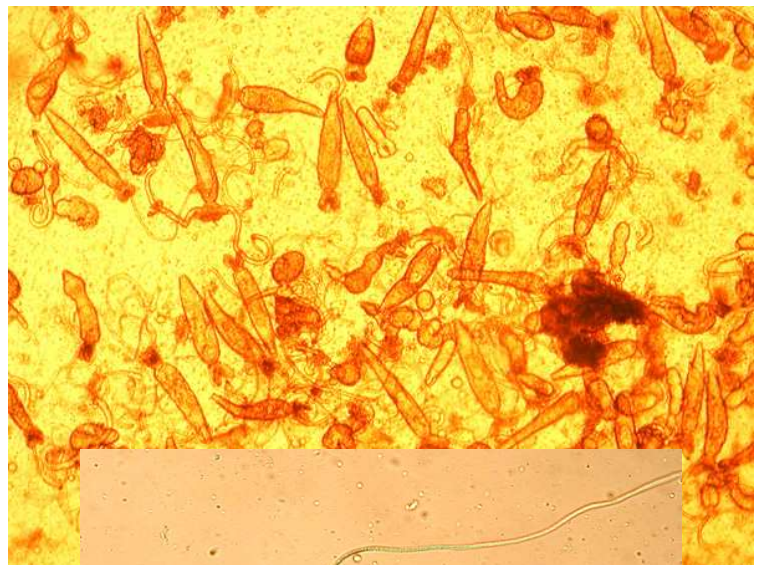
HP1 : la coque

HP2 : un poisson, le gobie (*pomatoschistus sp*)

H Déf. : un poisson, le bar

Prévalence faible chez la coque en général mais pouvant atteindre 50% à Arcachon. En baie de Saint-Brieuc elle varie de 2 à 20% en fonction des sites. (Montaudouin *et al.*, 2009)
Multiplication intensive dans l'hémolymphe (sang), la gonade ou la glande digestive de la coque qui en meurt. Noter sur la photo de droite les concentrations très élevées en parasites pour une coque. Les cercaires quitteront la coque et chercheront activement le gobie (HP2) pour y pénétrer par la base des nageoires ou les branchies (Malek, 2001). Ces larves (plusieurs dizaines) seront stockées dans le foie du poisson. Lorsque qu'un gobie infesté sera consommé par un bar, il sera contaminé et prendra sa forme adulte.

Fig. 20 : *Labratrema minimus* larves de 0,2 mm avec 2 longs tentacules servant à adhérer au mucus du gobie



Himasthla ssp

HP1 : le Gastéropode Hydrobie (*Hydrobia ulvae*)

HP2 : la coque

H Déf. : un oiseau marin (Goéland ou Huitrier pie)

Prévalence élevée de 84 % à 100% à Arcachon (Montaudouin *et al.*, 2000 ; Montaudouin *et al.*, 2009) et de 100% en Baie de Saint-Brieuc (Montaudouin *et al.*, 2009).

Dans le pied de la coque le parasite fabrique un kyste (stade métacercaire) lui permettant d'attendre plusieurs mois si nécessaire que la coque soit mangée par un huitrier-pie. Ces kystes semblent peu néfastes aux coques ; le parasite ayant tout intérêt à ce que la coque vive le plus longtemps possible. Ce qui augmentera la probabilité qu'elle se fasse manger par l'HD.

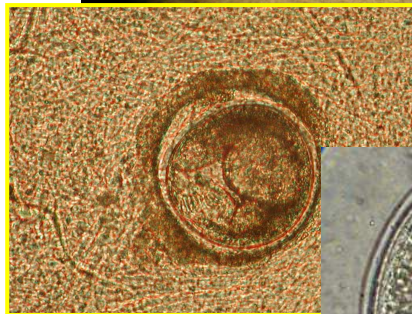
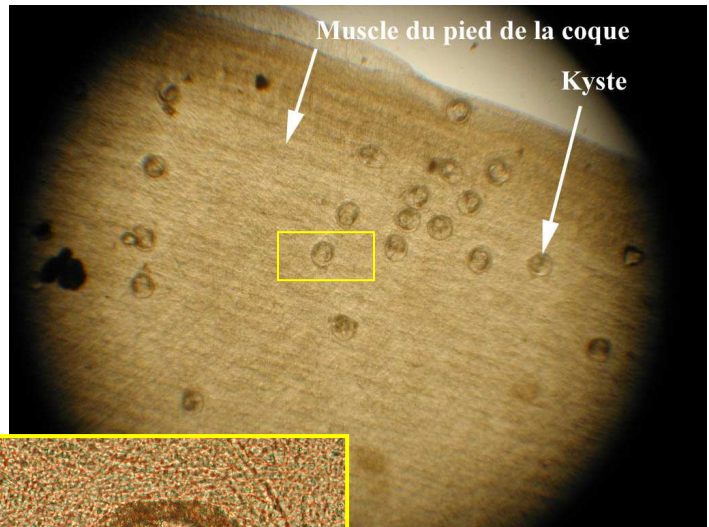


Fig. 21 : Kystes d'*Himasthla* 200 µm. Noter sur la photo du bas une couronne d'épine autour de la tête

Monorchis parvus

HP1 : la coque

HP2 : plusieurs bivalves

H Déf. : un poisson marin

Prévalence faible.

Multiplication intensive sous forme de sporocystes dans la coque. Les cercaires, second type de larves, quitteront la coque pour rejoindre l'HP2

Larve sporocyste (0,5mm) contenant 4 balles germinales



Queue
Ventouse buccale
Ventouse ventrale



Larve cercaire (0,1 mm) mobile, visible ici à l'intérieur de la larve sporocyste

Fig. 22 : *Monorchis parvus* ; larve sporocyste et cercaire

B - Autres Parasite rencontrés

– **Turbellariés** (vers plats, pour la plupart libres (non parasites))

Paravortex cardii

Espèce parasite.

Ce petit ver plat de 2 mm, très mobile grâce à des cils sur tout l'animal, va vivre dans l'intestin de différents bivalves dont la coque. Il est très fréquent mais rarement en très grand nombre, et semble inoffensif.

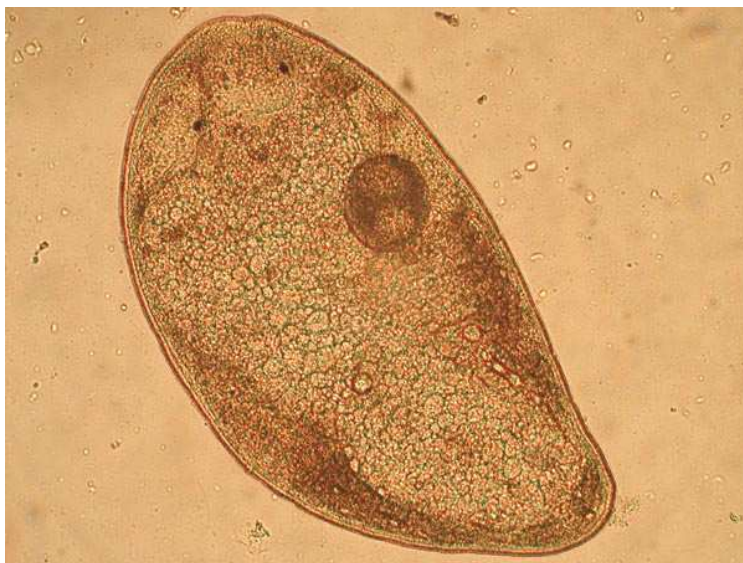


Fig. 23 : *Paravortex cardii* (2 mm)

- Crustacé

On pourra trouver, une fois de plus, dans l'intestin des coques un petit crustacé de 2mm, de forme allongée le *Mytilicola intestinalis*. Comme son nom l'indique, il affectionne particulièrement l'intestin des moules (« cola » : qui aime, « mytili » : moule, « intestinalis » : intestin). On pourra trouver une espèce voisine (*Mytilicola orientalis*) en grande quantité dans les élevages d'huîtres creuses.

Comme il vit dans un milieu riche en aliments (phytoplancton, matières organiques), il n'a qu'à y puiser les aliments dont il a besoin. En élevage ce parasitisme pourra entraîner une baisse de la croissance des animaux parasités.

On le trouvera régulièrement dans l'intestin des coques en faible quantité. Il ne semble pas causer de dommages aux populations de coques.



Fig. 24 : *Mytilicola intestinalis* (3 mm) Crustacé Copépode Mytilicolidé

- Protozoaire Cilié

Les protozoaires ciliés sont des animaux constitués d'une seule cellule donc très petits et invisibles à l'œil nu. Au microscope, on observera facilement ce qui caractérise l'embranchement des ciliés : les cils.

Une espèce, la trichodine, affectionne particulièrement la compagnie des coques. Elle va vivre dans l'eau intervalvaire près des branchies et pourra s'y fixer. On les trouve dans toutes les coques de la Baie de Saint-Brieuc, parfois en nombre très important. Cette espèce est peu connue. Il semblerait qu'elle soit néfaste aux jeunes coques fragilisées, en puisant au niveau des branchies de l'hémolymphe, favorisant des infections microbiennes secondaires (Lauckner, 1983).



Fig. 25 : *Trichodina* sp (50 μ m)
On peut observer de longs cils autour de l'animal

C - Pour conclure

D'autres macroparasites ont été trouvés dans les coques de la Baie de Saint-Brieuc. Citons par exemple : *Meiogymnoplallus minutus*. Cette dernière espèce est localisée au niveau de la charnière dans une vésicule de tissu de l'hôte. On la trouve en grande quantité avec une très forte prévalence. Le premier hôte provisoire est la Scrobiculaire (*Scrobicularia plana*), très présente en Baie. Quant à l'hôte définitif, il s'agit de l'huître pie et de certains anatidés.

Les effets des parasites dépendent en général de leur nombre présent dans l'hôte.

Dans la littérature scientifique, plusieurs cas d'effets néfastes sont signalés. On trouve d'abord des cas de mortalités élevées (Jonsson et André, 1992), mais aussi parfois une destruction des gonades qui entraîne une castration d'une partie des individus, ce qui diminue le stock de reproducteurs (Boyden, 1972).

Lorsque la coque est le premier hôte provisoire, on constate une pullulation de parasites qui entraîne la mort de l'hôte, mais avec une prévalence relativement faible. HP1 sert uniquement à multiplier de manière intensive le parasite afin de fournir un très grand nombre de formes infestantes qui se mettront « en attente » dans le deuxième hôte provisoire.

Lorsque la coque est le second hôte provisoire, elle ne sert qu'à véhiculer et transmettre les parasites vers l'hôte définitif. Dans cette situation la virulence du parasite doit être faible, car elle ne doit pas entraîner sa mort, sinon le parasite meurt avec. On observe alors une pathogénicité faible, mais une prévalence élevée ; ce qui augmentera d'autant les chances que l'hôte définitif s'infecte en consommant HP2.

Nous avons observé en Baie de Saint-Brieuc que les coques présentes à la surface du sédiment (« coques remontantes ») étaient plus parasitées par des kystes d'*Himasthla* (Fig. 26). Ce qui indiquerait d'abord un effet néfaste du parasite sur l'animal affaibli. D'autre part, certains auteurs voient là une stratégie du parasite. En effet, ce n'est pas par hasard que le parasite s'installe dans le pied de la coque. On peut supposer que cela entraîne une diminution de ses capacités à s'enfouir correctement. Elle devient donc plus accessible aux oiseaux (Hôte définitif). Ce phénomène est appelé mécanisme de favorisation (Combes, 1995)

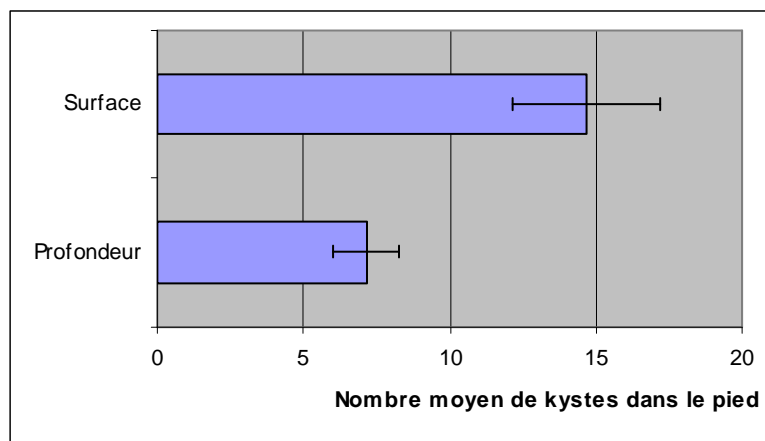


Fig. 26 : Nombre moyen de kystes dans le pied \pm erreur standard (coque de surface n= 35, profondeur n=40 coques d'environ 3 cm, données U.C.O., juin 2003, non publié)

Le parasitisme n'est pas le seul facteur qui permet d'expliquer la remontée des coques en surface. Le manque d'oxygène est le facteur le plus incriminé.

On notera enfin une moindre résistance au stress thermique (canicule par exemple) lorsque les coques sont parasitées par *Himastha spp* (Lauckner, 1983). En effet, elles meurent plus rapidement que des coques non parasitées.

Les parasites représentent donc une cause très sérieuse de mortalité directe (surtout la première année) pour la coque et donc de régulation des populations. Il semble aussi que cela les rend moins résistantes aux perturbations de l'environnement (climatique, pollutions...) ou diminue leur croissance (Lauckner, 1983 ; Jonsson et André, 1992 ; Wegeberg et Jensen, 2003 ; Thielges, 2006). L'impact des pollutions serait donc amplifié par un parasitisme important.

Une seconde question se pose cependant pour nous : l'infestation parasitaire et sa mortalité induite peut-elle être considérée comme conséquence d'un affaiblissement des animaux dû aux dysfonctionnements de l'écosystème (pollutions ou bouleversement des équilibres) ? Des coques fragilisées, au système immunitaire déficient, seront plus facilement « attaquables » par les parasites. Des études approfondies sont nécessaires afin d'y voir plus clair.

Enfin, aucune étude n'a pu montrer que ces parasites pouvaient se transmettre à l'homme et induire des maladies. Même en absence de cuisson, ils sont détruits par l'acidité de l'estomac et les enzymes digestifs.

Crédits photos :

Université U.C.O. Bretagne Nord – Laurent DABOUINEAU
Réserve Naturelle Nationale baie de Saint-Brieuc – Alain PONSERO

Référence de cet article :

Dabouineau, L. & Ponsoero, A., 2009. **Synthèse sur la biologie des coques *Cerastoderma edule***. 2^{ème} édition. Université Catholique de l'Ouest - Réserve Naturelle Nationale Baie de St-Brieuc, 23 pages.

e-mail des auteurs:

laurent.dabouineau@uco.fr

alain.ponsoero@espaces-naturels.fr

Bibliographie

- Bachelet G., 1979. *Dynamique de la macrofaune benthique et production des lamellibranches de l'estuaire de la Gironde*. Univ. Pierre et Marie Curie, Paris VI, 163p+annexes.
- Baggerman B., 1953. Spatfall and transport of *Cardium edule* L. *Archs. néerl.Zool.* 10(3), 315-342.
- Bertalanffy L. von, 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws II). *Hum Biol.* 10, 181-213.
- Beukema J. J. & Dekker R. , 2006. Annual cockle *Cerastoderma edule* production in the Wadden Sea usually fails to sustain both wintering birds and a commercial fishery *Marine ecology. Progress series.* 309, 189-204.
- Bouma H., Duiker J.M.C., De Vries P.P., Herman P.M.J. & Wolff W.J., 2001. Spatial pattern of early recruitment of *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.) in relation to sediment dynamics on a highly dynamic intertidal sandflat *Journal of Sea Research.* 45(2), 79-93.
- Boyden C.R., 1972. Relationship of size to age in the cockles *Cerastoderma edule* and *C. glaucum* from the river Crouch Estuary, Essex. *Journal of Conchology.* 27, 475-489.
- Brock V., 1980a. Evidence for niche differences in sympatric populations of *Cerastoderma edule* and *C. lamarcki*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2, 75-80.
- Brock V., 1980b. Notes on relations between density, setting and growth of two sympatric cockles *Cardium edule* and *C. glaucum*. *Orphelia.* 1, 241-248.
- Cabral J.A., Pardal M.A., Lopes R.J., Murias T. & Marques J.C. , 1999. The impact of macroalgal blooms on the use of the intertidal area and feeding behaviour of waders (Charadrii) in the Montego estuary (west Portugal). *Acta Oecologica.* 20, 417-427.
- Catoria J. L., Martinez D. & De Coo A., 1984, Contribución al estudio del crecimiento del berberecho (*Cerastoderma edule* L.) en las Rías Altas gallegas. *Actas do IV Simposio Ibérico de estudos do benthos marinho*, 2, 295-306.
- Combes C., 1995. *Interactions durables. Ecologie et évolution du parasitisme*. Masson, 524 p.
- Coosen J., Twisk F., Van Der Tol M.W.M., Lambeck R.H.D., Van Stralen M.R. & Meire P.M. , 1994. Variability in stock assessment of cockles (*Cerastoderma edule* L.) in the oosterschelde (in 1980-1990), in relation to environmental factors *Hydrobiologia.* 282/83, 381:395.
- De Montaudouin X., Thieltges D.W., Gam M., Krakau M., Pina S., Bazairi H., Dabouineau L., Russell-Pinto F. & Jensen K.T., 2009. Digenean trematode species in the cockle *Cerastoderma edule*: identification key and distribution along the north-eastern Atlantic shoreline. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom.* 89(3), 543-556.
- Dekinga A. & Piersma T., 1993. Reconstructing diet composition on the basis of faeces in a mollusceating wader, the Knot *Calidris canutus*. *Bird Study.* 40, 144-156.
- Desprez M., Ducrotoy C.R. & Rybarczyk H., 1989. *Fonctionnement biologique des gisements de coques de la baie de Sommes (France) à la suite du recrutement massif de 1987 : recrutement de 1988 et 1989, environnement bio-sédimentaire*. Picardie R. GEMEL, 42p+annexes.
- Desprez M., Ducrotoy J. P. & Elkaim B., 1987. Crise de la production des coques (*Cerastoderma edule*) en baie de Somme. I. Synthèse des connaissances biologiques. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches maritimes.* 49, 215-230.
- Downing J.A., 1979. Aggregation, transformation and the design of benthos sampling programs. *J. Fish. Res. Board Can.* 36, 1454-1463.
- Ducrotoy C.R., Rybarczyk H., Souprayen J., Bachelet G., Beukema J. J., Desprez M., Dörjes J., Essink K., Guillou J., Michaelis H., Sylvand B., Wilson J.G., Elkaim B. & banez F., 1991, A comparison of the population dynamics of the cockle (*Cerastoderma edule*) in North-Western Europe. ECSCA 19. *Proceedings of the Estuarine and Coastal Sciences Association Symposium*. University of Caen, France. Estuaries and Coasts: Spatial and Temporal Intercomparisons, 173-184.
- Durell S.E.A. & Kelly C.P. , 1990. Diets of Dunlin *Calidris alpina* and Grey plover *Pluvialis squatarola* on the Wash as determined by dropping analysis. *Bird Study.* 37, 44-47.

- Elliott J.M., 1979. Some methods of the statistical analysis of samples benthic invertebrates. *Freshwater biol.Assoc.Sci.Publ.* 25, 157p.
- Fahy E., Carroll J. & Murrain S., 2005. *The Dundalk Cockle Cerastoderma Edule Fishery in 2003-2004*. The Marine Institute.
- Farrow G.E., 1974. On the ecology and sedimentation of the Cardium shellsands and transgressive shellblanks of traigh Mhor, Island of Barra, Outer Hebrides. *Trans. Royal Soc. Edinburgh.* 69, 203-230.
- Franklin A., 1972. *The cockles and its fisheries*. Ministry of Agriculture Fisheries and Food F. L., Burnham on Crough, Essex, 34p.
- Gordo L.S., 1982. Aspects of the growth and density of *Cerastoderma edule* in the Alvor Salt Marsh South Portugal. *Arq. Mus. Boc.* 1(19), 435-452.
- Goss-Custard D., Jenyon R.A., Jones R.E., Newberry P.E. & Williams R.I.B., 1977. The ecology of the Wash II. Seasonal variation in the feeding conditions of wading birds (Charadrii). *Journal of Applied Ecology.* 14, 707-719.
- Guevara J. M. & Niell F. X., 1989. Growth rates in a continuously immersed population of *Cerastoderma edule* L. *SCI. MAR.* 53, 483-489.
- Guillou J., Bachelet G., Desprez M., Ducrotoy J.P., Madani I., Rybarczyk H., Sauriau P.G., Sylvand B., Elkaim B. & Glemarec M., 1990. Les modalités de la reproduction de la coque (*Cerastoderma edule*) sur le littoral français de la Manche et de l'Atlantique. *Aquatic Living ressource.* 3, 29-41.
- Hancock D.A., 1965. Growth and mesh selection in the edible cockle (*Cardium edule* L.). *Journal of Applied Ecology.* 4, 137-157.
- Hancock D.A., 1967. Growth and mesh selection in the edible cockle (*Cardium edule* L.). *Journal of Applied Ecology.* 4, 137-157.
- Hancock D.A., 1973. The relationship between stock and recruitment in exploited invertebrates. *Cons. Int.Explor.Mer.* 164, 113-131.
- Hancock D.A. & Franklin A., 1972. Seasonal changes in the condition of the edible cockle *Cardium edule* (L.). *Journal of Applied Ecology.* 9, 567-579.
- Hasselblad V., 1966. Estimation of parameters for a mixture of normal distribution. *Technometrics.* 8(3), 431-444.
- Hiddink J.G. & Wolff W.J., 2002. Changes in distribution and decrease in numbers during migration of the bivalve *Macoma balthica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 233, 117-130.
- Huxham M. & Richards M., 2003. Can postlarval bivalves select sediment type during settlement? A field test with *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* 288, 279-293.
- Iglesias J. I. P. & Navarro E., 1990. Shell growth of the cockle *Cerastoderma edule* in the Mundaca estuary (north Spain). *Journal of Molluscan Studies.* 56, 229-238.
- Jensen K.T., 1993. Density dependant growth in cockles (*Cerastoderma edule*): evidence from interannual comparisons. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom.* 73(2), 333-342.
- Jones A.M. & Baxter J.M., 1987, Monitoring and surveillance of sandy shores using the bivalve *Cerastoderma edule* (L.). in: *Proceedings of the Estuarine and Brackish Water Association*, Developments in estuarine and coastal techniques, (ed. J. McManus & M. Elliot), ESBA 17 Symposium, University of Dundee, Denmark.
- Jonsson R. & André C., 1992. Mass mortality of the bivalve *Cerastoderma edule* on the Swedish west coast caused by infestation with the digenean trematode *Cercaria cerastodermæ* L. *Ophelia.* 36(2), 151-157.
- Kristensen I., 1957. Differences in density and growth in a cockle population in the Dutch Wadden Sea. *Arch. Neerl. Zool.* 12, 351-453.
- Lauckner G., 1983. Diseases of Mollusca: Bivalvia. In: *Kinne O., (Ed.), Diseases of marine animals. Vol II: Introduction, Bivalvia to Scaphopoda.* Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg, 632-761.
- Le Drean Quenec'hdu S. & Maheo R., 1997. Les limicoles séjournant dans les traicts du Croisic (Presqu'île Guérandaise, Loire-Atlantique) : Régime alimentaire et impact sur les populations de mollusques bivalves. *Alauda.* 65, 131-149.

- Lemoigne M., Desprez M. & Ducrotoy J.P., 1988. *Exploitation des ressources en bivalves de la baie de Somme. Aménagement de la pêche à pied et état de la ressource en coques*. IFERMER, 177p.
- Montaudouin X. de, 1995. *Etude expérimentale de l'impact de facteurs biotiques et abiotiques sur le recrutement, la croissance et la survie des coques Cerastoderma edule (Mollusque-Bivalve)*. Thèse Université Bordeaux I.
- Montaudouin X. de, 1997. Potential of bivalves' secondary settlement differs with species : a comparison between cockle (*Cerastoderma edule*) and clam (*Ruditapes philippinarum*) juvenile resuspension. *Marine Biology (Berlin)*. 128, 639-648.
- Montaudouin X. de & Bachelet G., 1996. Experimental evidence of complex interactions between biotic and abiotic factors in the dynamics of an intertidal population of the bivalve *Cerastoderma edule*. *Oceanologica acta*. 19(3/4), 449-464.
- Montaudouin X. de, Kisielewski I., Bachelet G. & Desclaux C., 2000. A census of macroparasites in an intertidal bivalve community, Arcachon Bay, France. *Oceanologica Acta*. 23, 453-468.
- Montaudouin X. de, Thieltges D.W., Gam M., Krakau M., Pina S., Bazairi H., Dabouineau L., Russell-Pinto F. & Jensen K.T., 2009. Digenean trematode species in the cockle *Cerastoderma edule*: identification key and distribution along the north-eastern Atlantic shoreline. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 89(3), 543-556.
- Moreira F., 1995. The winter feeding ecology of Avocets *Recurvirostra avosetta* on intertidal areas. II. Diet and feeding mechanisms. *Ibis*. 137, 99-108.
- Pauly D. & Morgan G.P., 1987, Length-based methods in fisheries research. . *ICLARM Conf. Proc.13* Manila.
- Pérez Camacho A. & Román G., 1984. Crecimiento, reproducción, mortalidad y producción del berberecho *Cerastoderma edule* (L.), en la Ría de Arousa. *Cuad. Area Cienc. Mariñ. Sem. Est. Gal.* 499-507.
- Ponsero A., Dabouineau L. & Allain J., 2009. Modelling of the Cockle (*Cerastoderma edule* L.) fishing grounds in a purpose of sustainable management of traditional harvesting. *Fisheries Science*. 75(4), 839-850.
- Quéro J.C. & Vayne J.J., 1998. *Les fruits de la mer et les plantes marines des pêches françaises*. Delachaux et Niestlé, Ifremer, 256.
- Ramon M., 2003. Population dynamics and secondary production of the cockle *Cerastoderma edule* (L.) in backbarrier tidal flat of the Wadden. *Sea. Sci.Mar.*, 67(4), 429-443.
- Reise K., 1985. *Tidal Flat Ecology: An Experimental Approach to Species Interactions*. Springer-Verlag, Berlin.
- Reys J.P., 1971. Analyses statistiques de la microdistribution des espèces benthiques de la région de Marseille. *Tethys*. 3(2), 381-403.
- Richardson C.A., Crisp D.J., Runham N.W. & Gruffydd L. D., 1980. The use of tidal growth bands in the shell of *Cerastoderma edule* to measure seasonal growth rates under cool temperate and sub-arctic conditions. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 60, 977-989.
- Sanchez-Salazar M.E., Griffiths C.L. & Seed R., 1987a. The effect of size and temperature on the predation of cockles *Cerastoderma edule* (L.) by the shore crab *Carcinus maenas* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 111, 181-193.
- Sanchez-Salazar M.E., Griffiths C.L. & Seed R., 1987b. The interactive roles of predation and tidal elevation in structuring populations edible cockles *Cerastoderma edule* (L.). *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 25, 245-260.
- Sauriau P.G., 1992. *Les mollusques benthiques du bassin de Marennes-Oléron : estimation et cartographie des stocks non cultivés, compétition spatiale et trophique, dynamique de population de Cerastoderma edule (L.)*. Univ. Bretagne Occidentale., Brest., 292p.
- Scheiffarth G., 2001. The diet of bar-tailed godwits *Limosa lapponica* in the Wadden sea: combining visual observations and faeces analyses. *Ardea*. 89, 481-494.
- Seed R. & Brown R.A., 1977. A comparison of the reproductive cycles of *Modiolus modiolus* (L.), *Cerastoderma (=Cardium) edule* (L.), and *Mytilus edulis* L. in Strangford Lough, Northern Ireland. *Oecologia*. 30, 177-188.

- Seed R. & Brown R.A., 1978. Growth as a strategy for survival in two marine bivalves, *Cerastoderma edule* and *Moiolus modiolus*. *J.Anim.Ecol.* 47, 283-292.
- Smaal A.C., Vonck A.P.M.A. & Bakker M., 1997. Seasonal variation in physiological energetics of *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule* of different size classes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom.* 77, 817-838.
- Sutherland W.J., 1982. Spatial variation in the predation of cockles by oystercatchers at Traeth Melynog, Anglesey. I. the cockle population. *Journal of Animal Ecology.* 51, 481-489.
- Tebble N., 1966. *British bivalve seashells*. British Museum (Natural History). London.
- Thieltges D.W., 2006. Parasite induced summer mortality in the cockle *Cerastoderma edule* by the trematode *Gymnophallus choledochus*. *Hydrobiologia.* 559, 455-461.
- Triplet P., 1996. Comment les huîtres-pies *Haematopus ostralegus* consommateurs de coques *Cerastoderma edule* évitent les relations intra spécifiques. *Alauda.* 64, 1-6.
- Triplet P., Bacquet S., Lengigon A., Oget E. & Fagot C., 1999a. Effets de dérangements sur l'Huître-pie (*Haematopus ostralegus*) en baie de Somme. *Gibier Faune Sauvage.* 16(1), 45-64.
- Triplet P., Sueur F., Fagot C., Oget E. & Desprez M., 1999b. Réponses de l'huître-pie *Haematopus ostralegus* à une diminution de sa ressource alimentaire principale en baie de Somme : La coque *Cerastoderma edule*. *Alauda.* 67(2), 145-153.
- Wegeberg A.M. & Jensen K.T., 2003. In situ growth of juvenile cockles, *Cerastoderma edule*, experimentally infected with larval trematodes (*Himasthla interrupta*). *Journal of Sea Research.* 50, 37-43.
- West A. D., Yates M. G., McGrorty S. & Stillman R. A., 2007. Predicting site quality for shorebird communities: A case study on the Wash embayment, UK. *Ecological Modelling.* 202, 527-539.
- Wolff W.J., Mandos J.M. & Sandee A.J.J., 1981. Tidal migration of plaice and flounders as a feeding strategy. *Mar. Sci.* 15, 159-171.