



**HAL**  
open science

**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.)**

Pierre-Guy Sauriau

► **To cite this version:**

Pierre-Guy Sauriau. 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.). Sciences de l'environnement. Université de Bretagne Occidentale (UBO), 1992. Français. NNT : 1992BRES2014 . tel-04274651

**HAL Id: tel-04274651**

**<https://hal.science/tel-04274651>**

Submitted on 8 Nov 2023

**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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

**UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE**

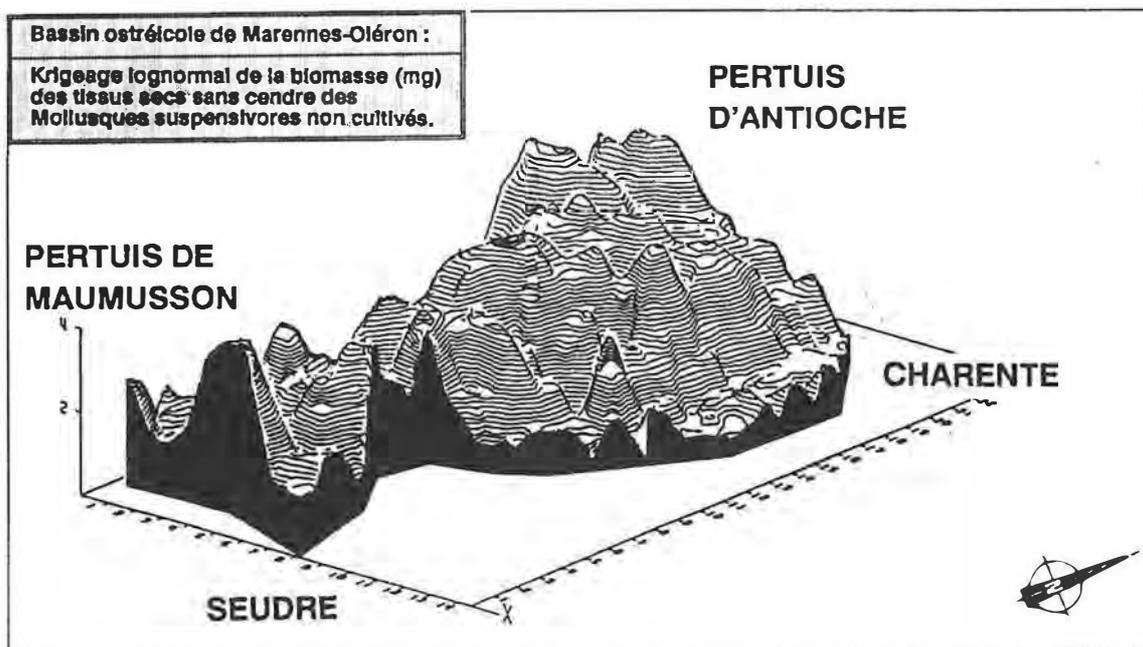
**THESE**

présentée pour l'obtention du grade de

**Docteur de l'Université de Bretagne Occidentale**

*Spécialité : Océanologie biologique*

**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.).**



par

**PIERRE-GUY SAURIAU**

**Laboratoire de Biologie marine, Université de Nantes**

**Soutenue  
le 16. 03. 92  
devant  
le jury  
composé de :**

M. Louis  
M. Guy  
M. Michel  
M. Maurice  
M. Pierre  
Mme Jocelyne

CABIOCH  
BACHELET  
GLEMAREC  
HERAL  
CHARDY  
MARCHAND

Président  
Rapporteur  
Rapporteur  
Directeur de Thèse  
Invité  
Invitée



## AVANT-PROPOS

*Je ne saurai débiter l'exposé de ce mémoire sans remercier vivement tous ceux qui m'ont apporté leur aide et soutien, accordé de leur temps et ont participé à ma double formation de biologiste marin et d'enseignant :*

*Je suis ainsi doublement redevable aux directeurs et membres des équipes d'une part du Laboratoire IFREMER La Tremblade dirigé par M. Héral et, d'autre part, du Laboratoire de Biologie Marine de l'Université de Nantes dirigé par J.-M. Robert, de m'avoir accueilli et soutenu. Qu'ils soient tous assurés de ma profonde reconnaissance.*

*Je suis ainsi redevable envers les membres du Jury qui malgré leurs innombrables occupations et préoccupations ont accepté d'examiner et de juger ce travail :*

*- Monsieur Louis Cabioch, Directeur de Recherches au C.N.R.S. m'a fait l'honneur de présider ce jury. Qu'il trouve ici l'expression de ma profonde gratitude.*

*- Monsieur Michel Glémarec, Professeur à l'université de Bretagne Occidentale Brest, à qui je dois une large part de ma formation d'océanologue biologiste, a assuré la tâche de Rapporteur. Je lui en suis particulièrement reconnaissant.*

*- Monsieur Pierre Chardy, IFREMER Brest, a accepté de juger ce travail. Qu'il soit ici assuré que ses recommandations et critiques m'ont été précieuses.*

*- Monsieur Guy Bachelet, Chargé de recherches au C.N.R.S., a accompli la tâche de rapporteur avec diligence et pointillisme. Je ne saurai trop que lui transmettre de nombreux "mange tak".*

*- Monsieur Maurice Héral, IFREMER La Tremblade, inspirateur du sujet de ce mémoire dont il a assuré la direction, n'a cessé tout au long de ces années de m'assurer de son constant soutien, de ses conseils et idées sur les écosystèmes conchylicoles.*

*- Madame Jocelyne Marchand, Maître de Conférences à l'université de Nantes, n'a cessé au cours de ces années de m'appuyer de ses conseils et de me faire partager son expérience tant des questions d'enseignement que des questions d'écosystèmes estuariens. Je suis heureux ici de lui exprimer ma plus profonde reconnaissance.*

*J'adresse également mes remerciements les plus sincères à tous ceux qui de près ou de loin ont contribué à la genèse, la poursuite, l'achèvement ou l'environnement de ce mémoire,*

*en particulier Bacher C., Baud J.-P., Bodoy A., Desprez M., Ducrotoy J.-P., Prof. Elkaïm B., Gouilletquer Ph., Gruet Y., Guillou J., Hily C., Labourg P.-J., Leroy C., Massé H., Rincé Y., Rybarczyk H., Sornin J.-M., Prof. Tardy J., et Wolowicz M.*

*ainsi que Baudet J., Garnier J., Hamon R. & Th., Haure J., Jousset J., Lardeux F., Le Roux A., Maillard Y., Morgane S., Mouret V., Paulet Y.-M., Prou J., Rambault B., Rincé J.-Ph., Robin J.-P., Robineau B., Razet D., Saïd A., Taillade S., Thouzeau G. et Vincendeau M.-L.*

*Ce travail n'aurait pu être mené à son terme sans le soutien financier d'une bourse D.G.R.S.T. obtenue grâce au Professeur A. Lucas, des contrats G.I.S. Sud Vilaine n° 84 & 85/5080582, des contrats E.C.O.C.E.A.N. La Rochelle n° 89/1002 & 90/1208 ainsi que des positions de vacataire et d'A.T.E.R à l'université de Nantes pour lesquelles les concours des Professeurs T. Guinsburger-Vogel, J.-N. Hallet et J.-M. Robert ont été prépondérants.*



A Catherine, pour son amour.  
A Morgane, pour ses tableaux de maître concoctés sur d'innombrables feuilles à papa.  
A François, pour ses "çà c'est quoi ?" et "le nez coule...".  
A Marine qui m'a battu sur le poteau et qui en entendra parler, inmanquablement.  
A mes parents et mon grand-père, instituteur et grand pêcheur de son état,  
de qui me vient le goût du marin, à marée basse.

*Il n'y a pas de vérité première,  
il n'y a que des erreurs premières.*

*G. Bachelard*



TABLE DES MATIERES SIMPLIFIEE

<b><u>Introduction générale</u></b>	1
<b><u>Chapitre 1 : Estimation et cartographie des stocks malacologiques</u></b>	9
1. Introduction	11
2. Choix d'un plan d'échantillonnage	11
2.1. Analyse conceptuelle	11
2.2. Analyse organique	20
2.3. Boucle de rétroaction résultat-prémodèle	25
3. Résultats et discussion	34
3.1. Estimation des stocks malacologiques	34
3.2. Cartographie des stocks malacologiques	47
4. Conclusion	63
<b><u>Chapitre 2 : Structure et organisation trophique des stocks malacologiques</u></b>	67
1. Introduction	69
2. Méthodologie	69
2.1. Diversité spécifique : indices synthétiques	69
2.2. Diversité spécifique : modèles analytiques	71
2.3. Ordination en espace réduit et groupement	71
2.4. Groupes trophiques	73
3. Résultats et discussion	73
3.1. Structure des peuplements malacologiques	73
3.2. Organisation trophique des Mollusques non cultivés	100
4. Synthèse et conclusion	113
<b><u>Chapitre 3 : Eléments de dynamique des populations de <i>Cerastoderma edule</i></u></b>	117
1. Critères de détermination de <i>Cerastoderma edule</i>	119
1.1. Synonymie et systématique	120
1.2. Détermination des <i>Cerastoderma sp.</i>	123
1.3. Conditions de validité des critères morphologiques	126
1.4. Critères génétiques	129
1.5. Isolement génétique - Hybridation	129
1.6. Origine biogéographique du genre <i>Cerastoderma</i>	131
2. Estimation du stock de la population de Ronce	132
2.1. Stratégie d'échantillonnage	132
2.2. Résultats	139
2.3. Discussion	156
3. Reproduction et recrutement	166
3.1. Introduction	166
3.2. Méthodologie	166
3.3. Résultats	172
3.4. Discussion	183
4. Croissance linéaire et pondérale	197
4.1. Introduction	197
4.2. Méthodologie	198
4.3. Résultats	210
4.4. Discussion	219
5. Mortalité	227
5.1. Méthodologie	227
5.2. Résultats et discussion	227
6. Composition biochimique	232
6.1. Matériels et méthodes	232
6.2. Résultats	233
6.3. Discussion	246
6.4. Synthèse	250
<b><u>Conclusion générale</u></b>	253
<b><u>Bibliographique</u></b>	259
<b><u>Annexes</u></b>	293

TABLE DES MATIERES DETAILLEE

<b>INTRODUCTION GENERALE</b> .....	1
<b>CHAPITRE 1 :</b> .....	9
<b>ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS MALACOLOGIQUES</b> .....	
<b>1. INTRODUCTION</b> .....	11
<b>2. CHOIX D'UN PLAN D'ECHANTILLONNAGE</b> .....	11
<b>2.1. ANALYSE CONCEPTUELLE</b> .....	11
2.1.1. NATURE DES QUESTIONS POSEES .....	12
2.1.2. DE L'ACQUIS DES ETUDES ANTERIEURES.....	12
2.1.2.1. Courantologie générale.....	12
2.1.2.2. Hydrobiologie.....	14
2.1.2.3. Sédimentologie .....	16
2.1.2.4. Peuplements benthiques.....	18
<b>2.2. ANALYSE ORGANIQUE</b> .....	20
2.2.1. CHOIX DES DESCRIPTEURS.....	20
2.2.2. CHOIX DES ENGINS DE PRELEVEMENT .....	20
2.2.3. CHOIX D'UNE STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE .....	21
2.2.3.1. Stratificateurs .....	21
2.2.3.2. Concepts statistiques .....	22
2.2.3.3. Effectif des échantillons intra-strate .....	22
2.2.3.4. Plan d'échantillonnage intra-strate.....	22
2.2.4. CHOIX DES METHODES DE TRAITEMENT .....	23
2.2.4.1. Traitements statistiques.....	23
2.2.4.2. Traitement géostatistique .....	25
<b>2.3. BOUCLE DE RETROACTION RESULTAT-PREMODELE</b> .....	25
2.3.1. SCHEMA ADOPTE .....	25
2.3.2. PLANIFICATION DE L'ETUDE PILOTE .....	26
2.3.3. REALISATION DE L'ETUDE PILOTE .....	27
2.3.4. AJUSTEMENT DU PREMODELE.....	27
2.3.5. OPTIMISATION DU PLAN D'ECHANTILLONNAGE .....	30
2.3.6. CORRECTION D'UN BIAIS SUR LA BIOMASSE FRAICHE.....	32
<b>3. RESULTATS ET DISCUSSION</b> .....	34
<b>3.1. ESTIMATIONS DES STOCKS MALACOLOGIQUES</b> .....	34
3.1.1. ESTIMATIONS SUR DONNEES BRUTES .....	34
3.1.1.1. Niveau de l'estimation globale .....	34
3.1.1.2. Niveau des estimations spécifiques.....	37
3.1.2. ESTIMATIONS SUR DONNEES TRANSFORMEES.....	40
3.1.2.1. Relation moyenne-variance et loi de distribution .....	40
3.1.2.2. Niveau de l'estimation globale .....	45
3.1.2.3. Niveau des estimations spécifiques.....	45
<b>3.2. CARTOGRAPHIE DES STOCKS MALACOLOGIQUES</b> .....	47
3.2.1. PROTOCOLE STRATIFIE.....	47
3.2.1.1. <i>Cerastoderma edule</i> .....	48
3.2.1.2. <i>Mytilus edulis</i> .....	48
3.2.1.3. <i>Crepidula fornicata</i> .....	51
3.2.1.4. <i>Solen marginatus</i> .....	54
3.2.1.5. <i>Macoma balthica</i> .....	54
3.2.1.6. <i>Scrobicularia plana</i> .....	56
3.2.2. PROTOCOLE KRIGEAGE .....	58
3.2.2.1. Etude structurale.....	58
3.2.2.2. Variogramme expérimental et modèle d'ajustement .....	58
3.2.2.3. Krigeage expérimental et tests de validation.....	59
3.2.2.4. Cartographie krigée et variance d'estimation.....	59
3.2.2.5. Estimation globale du stock et de sa variance.....	59
<b>4. CONCLUSION</b> .....	63
<b>CHAPITRE 2 :</b> .....	67

<b>STRUCTURE ET ORGANISATION TROPHIQUE DES STOCK MALACOLOGIQUES</b> .....	
<b>1. INTRODUCTION</b> .....	69
<b>2. METHODOLOGIE</b> .....	69
<b>2.1. DIVERSITE SPECIFIQUE : INDICES SYNTHETIQUES</b> .....	69
<b>2.2. DIVERSITE SPECIFIQUE : MODELES ANALYTIQUES</b> .....	71
<b>2.3. ORDINATION EN ESPACE REDUIT ET GROUPEMENT</b> .....	71
2.3.1. ORDINATION EN ESPACE REDUIT.....	71
2.3.1.1. Variable supplémentaire.....	71
2.3.1.2. Codage présence-absence (0,1).....	72
2.3.2. GROUPEMENT.....	72
<b>2.4. GROUPES TROPHIQUES</b> .....	73
<b>3. RESULTATS ET DISCUSSION</b> .....	73
<b>3.1. STRUCTURES DES PEUPELEMENTS MALACOLOGIQUES</b> .....	73
3.1.1. RICHESSE ET DIVERSITE SPECIFIQUE.....	73
3.1.2. DIAGRAMME RANGS-FREQUENCES.....	77
3.1.2.1. Influence du mode de culture.....	79
3.1.2.2. Influence de l'échelle d'observation.....	82
3.1.3. TYPOLOGIE DES PEUPELEMENTS MALACOLOGIQUES.....	83
3.1.3.1. Ordination en espace réduit.....	83
3.1.3.1.1. Graphes des espèces et des strates.....	83
3.1.3.1.2. Graphe de densité.....	88
3.1.3.1.2.1. Gradient bathymétrique.....	88
3.1.3.1.2.2. Gradient édaphique.....	88
3.1.3.1.2.3. Gradient hydrodynamique.....	88
3.1.3.1.2.4. Gradient richesse spécifique, densité et biomasse.....	91
3.1.3.1.3. Graphe des parcs ostréicoles.....	91
3.1.3.2. Groupement par classification ascendante hiérarchique.....	95
3.1.3.2.1. Regroupement des espèces.....	95
3.1.3.2.2. Regroupement des stations.....	97
3.1.3.2.4. Critique du plan d'échantillonnage.....	99
<b>3.2. ORGANISATION TROPHIQUE DES MOLLUSQUES NON CULTIVES</b> .....	100
<b>4. SYNTHESE ET CONCLUSION</b> .....	113
<b>CHAPITRE 3 :</b> .....	117
<b>ELEMENTS DE DYNAMIQUE DE POLULATIONS DE <i>Cerastoderma edule</i> (L.)</b> .....	
<b>1. CRITERES DE DETERMINATION DE <i>Cerastoderma edule</i></b> .....	119
<b>1.1. SYNONYMIE ET SYSTEMATIQUE</b> .....	120
1.1.1. HISTORIQUE.....	120
1.1.2. CONTROVERSE SYSTEMATIQUE.....	121
<b>1.2. DETERMINATION DES <i>Cerastoderma</i> sp.</b> .....	123
1.2.1. PRESENCE DE DEUX ESPECES.....	123
1.2.2. CRITERES MORPHOLOGIQUES ET ECOLOGIQUES.....	124
<b>1.3. CONDITIONS DE VALIDITE DES CRITERES MORPHOLOGIQUES</b> .....	126
1.3.1. STADE JUVENILE.....	126
1.3.2. PLASTICITE MORPHOLOGIQUE.....	126
1.3.2.1. Morphologie générale.....	126
1.3.2.2. Costulation.....	126
1.3.2.3. Intérêt des corrélations observées.....	127
1.3.3. SYMPATRIE.....	127
1.3.3.1. Répartition latitudinale.....	127
1.3.3.2. Déplacement de caractère.....	128
1.3.3.2.1. Modifications morphologiques.....	128
1.3.3.2.2. Critère enzymatique.....	129
<b>1.4. CRITERES GENETIQUES</b> .....	129
<b>1.5. ISOLEMENT GENETIQUE - HYBRIDATION</b> .....	129

TABLE DES MATIERES DETAILLEE

1.6. ORIGINE BIOGEOGRAPHIQUE DES <i>Cerastoderma sp</i> .....	131
<b>2. ESTIMATION DU STOCK DE LA POPULATION DE RONCE</b> .....	132
<b>2.1. STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE</b> .....	132
2.1.1. CHOIX D'UN PLAN D'ECHANTILLONNAGE .....	132
2.1.2. CONSTRUCTION DES STRATES.....	134
2.1.3. EFFORT D'ECHANTILLONNAGE INTRA-STRATE .....	134
2.1.4. CHOIX DU PLAN D'ECHANTILLONNAGE INTRA-STRATE .....	134
2.1.5. DEFINITION DE L'UNITE D'ECHANTILLONNAGE.....	135
2.1.6. LES PARAMETRES .....	135
2.1.6.1. Relation taille-poids" .....	137
2.1.6.2. Taux d'occupation au sol .....	137
2.1.7. LES ESTIMATEURS DU PLAN ALEATOIRE STRATIFIE.....	137
<b>2.2. RESULTATS</b> .....	139
2.2.1. ESTIMATION DU STOCK DE <i>Cerastoderma edule</i> .....	139
2.2.1.1. Stock global .....	139
2.2.1.2. Stock total des cohortes annuelles.....	139
2.2.1.3. Stock stratifié des cohortes annuelles .....	139
2.2.1.4. Taux d'occupation du sol.....	144
2.2.2. ESTIMATION DU STOCK EXPLOITABLE.....	144
2.2.2.1. Courbe de sélectivité de la gobette .....	144
2.2.2.2. Niveau du stock exploitable .....	147
2.2.2.3. Variabilité de l'intensité de pêche locale.....	147
2.2.2.4. Déplacement de la pêcherie.....	150
2.2.3. RELATION STOCK-RECRUTEMENT.....	152
2.2.3.1. Observations dans le bassin de Marennes-Oléron .....	152
2.2.3.2. Ajustement à un modèle stock-recrutement.....	153
<b>2.3. DISCUSSION</b> .....	156
2.3.1. CHOIX DU PLAN D'ECHANTILLONNAGE.....	156
2.3.2. FLUCTUATIONS DES STOCKS EXPLOITABLES .....	157
2.3.2.1. Facteurs abiotiques .....	158
2.3.2.2. Facteurs biotiques .....	158
2.3.2.3. Facteurs anthropiques.....	159
2.3.3. RELATION STOCK-RECRUTEMENT.....	159
2.3.3.1. Densité dépendance et densité indépendance .....	160
2.3.3.1.1. Phénomènes densité-dépendant.....	160
2.3.3.1.2. Phénomènes densité-indépendant.....	160
2.3.3.2. Compétition intra-spécifique spatiale et trophique.....	161
2.3.3.3. Synthèse.....	162
<b>3. REPRODUCTION ET RECRUTEMENT</b> .....	166
<b>3.1. INTRODUCTION</b> .....	166
<b>3.2. METHODOLOGIE</b> .....	166
3.2.1. ECHANTILLONNAGE DE LA POPULATION .....	166
3.2.2. ECHELLE DE MATURITE DES GONADES .....	166
3.2.3. ACQUISITION DE LA PREMIERE MATURITE SEXUELLE .....	167
3.2.4. SEX-RATIO .....	168
3.2.5. DISTOMATOSE .....	168
3.2.5.1. Présence d'un trématode <i>Bucephalidae</i> .....	168
3.2.5.2. Analyse de variance .....	169
3.2.6. RELATION D'ALLOMETRIE ET INDICE DE CONDITION.....	170
3.2.7. PERIODES DE RECRUTEMENT.....	171
<b>3.3. RESULTATS</b> .....	172
3.3.1. ACQUISITION DE LA PREMIERE MATURITE SEXUELLE .....	172
3.3.2. SEX-RATIO .....	172
3.3.3. DISTOMATOSE .....	172
3.3.4. CYCLE REPRODUCTEUR DES ADULTES .....	177
3.3.4.1. Stade de maturité gonadique .....	177

TABLE DES MATIERES DETAILLEE

3.3.4.2. Animal standard "calculé" .....	180
3.3.5. VARIABILITE DU RECRUTEMENT .....	180
3.3.5.1. Recrutement estival .....	181
3.3.5.2. Recrutement automnal .....	181
3.4. DISCUSSION .....	183
3.4.1. SEX-RATIO .....	183
3.4.2. DISTOMATOSE .....	183
3.4.2.1. Cycle évolutif de <i>Labratrema minimus</i> .....	183
3.4.2.2. Variabilité liée à l'âge de <i>Cerastoderma edule</i> .....	185
3.4.2.3. Variabilité saisonnière .....	186
3.4.2.4. Variabilité inter-annuelle .....	187
3.4.2.5. Variabilité inter-populations .....	187
3.4.2.6. Castration parasitaire .....	188
3.4.3. ACTIVITE REPRODUCTRICE .....	190
3.4.3.1. Fécondité .....	190
3.4.3.2. Variabilité latitudinale et inter-annuelle .....	190
3.4.3.3. Relation ponte-croissance somatique .....	194
3.4.3.4. Relation ponte-recrutement .....	195
<b>4. CROISSANCE LINEAIRE ET PONDERALE .....</b>	<b>197</b>
<b>4.1. INTRODUCTION .....</b>	<b>197</b>
<b>4.2. METHODOLOGIE .....</b>	<b>198</b>
4.2.1. DETERMINATION DE L'AGE .....	198
4.2.1.1. Méthode directe : âge absolu .....	198
4.2.1.1.1. Dates du recrutement .....	198
4.2.1.1.2. Examen de la coquille .....	199
4.2.1.1.3. Annuité des stries de croissance .....	199
4.2.1.2. Méthode indirecte : âge relatif .....	201
4.2.1.3. Couplage des deux méthodes .....	201
4.2.2. MODELES DE CROISSANCE ET ESTIMATION DES PARAMETRES .....	205
4.2.2.1. Choix d'un modèle .....	205
4.2.2.1.1. Modèles de croissance annuelle .....	205
4.2.2.1.2. Modèles de croissance saisonnière .....	206
4.2.2.1.2.1. Croissance saisonnière en longueur .....	207
4.2.2.1.2.2. Croissance saisonnière pondérale .....	207
4.2.2.1.3. Procédure de choix .....	208
4.2.2.2. Choix d'une méthode d'estimation .....	209
4.2.2.2.1. Estimation linéaire des paramètres .....	209
4.2.2.2.2. Estimation non linéaire des paramètres .....	209
4.2.2.2.3. Procédure de choix .....	209
4.2.2.3. Choix d'un critère d'écart .....	209
<b>4.3. RESULTATS .....</b>	<b>210</b>
4.3.1. CROISSANCE LINEAIRE .....	210
4.3.1.1. Evolution de la croissance inter-cohortes .....	210
4.3.1.2. Ajustement aux modèles de croissance .....	214
4.3.1.2.1. Procédure de choix .....	214
4.3.1.2.2. Croissance annuelle (équation 1) .....	215
4.3.1.2.3. Croissance saisonnière (équation 2) .....	216
4.3.2. CROISSANCE PONDERALE .....	217
4.3.2.1. Ajustement aux modèles de croissance .....	217
4.3.2.1.1. Croissance annuelle (équation 3) .....	217
4.3.2.1.2. Croissance saisonnière (équation 4) .....	218
<b>4.4. DISCUSSION .....</b>	<b>219</b>
4.4.1. CROISSANCE MOYENNE INTER-COHORTES .....	219
4.4.2. CROISSANCE INTER-POPULATIONS .....	219
4.4.2.1. Effet du site .....	219
4.4.2.2. Influence de la mortalité par pêche .....	224
4.4.3. INTERET DE L'ANALYSE MATHEMATIQUE DE LA CROISSANCE .....	225

## TABLE DES MATIERES DETAILLEE

<b>5. MORTALITE</b> .....	227
<b>5.1. METHODOLOGIE</b> .....	227
<b>5.2. RESULTATS ET DISCUSSION</b> .....	227
<b>6. COMPOSITION BIOCHIMIQUE</b> .....	232
<b>6.1. MATERIELS ET METHODES</b> .....	232
6.1.1. ECHANTILLONNAGE .....	232
6.1.2. ANALYSES BIOCHIMIQUES .....	233
6.1.3. SUIVI HYDROLOGIQUE .....	233
<b>6.2. RESULTATS</b> .....	233
6.2.1. SUIVI HYDROLOGIQUE .....	233
6.2.2. CONSTITUANTS BIOCHIMIQUES PONDERAUX .....	236
6.2.3. CONSTITUANTS BIOCHIMIQUES RELATIFS .....	241
<b>6.3. DISCUSSION</b> .....	246
<b>6.4. SYNTHESE</b> .....	250
<b>CONCLUSION GENERALE</b> .....	253
<b>BIBLIOGRAPHIE</b> .....	259
<b>ANNEXES</b> .....	293

# **INTRODUCTION GENERALE**



## INTRODUCTION

Principal centre ostréicole français, le bassin de Marennes-Oléron représente un site privilégié pour l'étude du fonctionnement des écosystèmes côtiers sous influence estuarienne dont une large proportion est dévolue aux activités de cultures marines. La thématique des recherches engagées sur ce site repose sur une approche pluridisciplinaire justifiée par le besoin et la nécessité de mieux maîtriser les paramètres intervenant sur la production ostréicole et sa variabilité. Cette approche doit permettre, à termes, de disposer d'outils de modélisation prédictifs capables de fournir une estimation des stocks conchylicoles compatibles avec les capacités trophiques de la baie.

Après avoir exposé dans ses grandes lignes, la manière dont les différents thèmes de recherche sur ce site ont été organisés et mutuellement imbriqués, il sera détaillé comment s'y insère la thématique "compétiteurs des huîtres cultivées du bassin de Marennes-Oléron" et quels en sont les intérêts.

### UNE THEMATIQUE PLURIDISCIPLINAIRE

D'une manière générale, l'analyse historique de la production ostréicole française est riche d'enseignements (Héral *et al.*, 1989) :

- Elle révèle, depuis la fin du 19<sup>ème</sup> siècle, l'existence de plusieurs phases de développement entrecoupées de crises brutales (Héral & Deslous-Paoli, 1985; Héral, 1986 et Héral *et al.*, 1989). En particulier de 1966 à 1973, les deux épizooties successives de l'huître portugaise *Crassostrea angulata* Lamarck provoquèrent sa disparition comme huître d'élevage (Comps & Duthoit, 1976) et l'effondrement de la production ostréicole nationale (Héral, 1986, 1990). Le remplacement de *C. angulata* par l'huître japonaise *Crassostrea gigas* (Thunberg) dès 1968 puis massivement au début des années 1970 (Gruet *et al.*, 1976) a permis le renouveau de cette activité (Deslous-Paoli, 1982; Raimbault, 1984 et Héral, 1986). Grizel & Héral (1991) analysent l'ensemble des hypothèses relatives à la question des causes de l'iridovirose généralisée de *C. angulata* comme notée par Comps & Duthoit (1976) et privilégient plutôt l'hypothèse d'une transmission verticale du virus (à partir d'huître *Crassostrea angulata* importée du Portugal à la même époque) plutôt que sa transmission horizontale (à partir de *Crassostrea gigas* importées et porteuses saines d'*Iridovirus*) comme suggérée par Grizel (1989).

Cependant, le niveau de la production conchylicole française s'inscrit dans une tendance générale progressive (Héral, 1986 et Héral *et al.*, 1989), résultat de l'intensification des activités conchylicoles le long du littoral français et de la maîtrise accrue par la profession ostréicole des techniques de culture (captage, demi-élevage, élevage et affinage) au cours du cycle d'élevage des Mollusques cultivés (Korringa, 1976; Raimbault, 1984 et Héral, 1986, 1990).

- Elle révèle aussi que la genèse de ces crises relève, d'une part, de contraintes d'origines naturelles comme la variabilité de l'hydroclimat, la capacité trophique limitée des zones conchylicoles, l'apparition d'épizooties massives et/ou, d'autre part, de contraintes d'origine anthropique comme les pratiques culturales, la propension à la surcharge des zones de cultures, l'impact d'aménagements concurrentiels à la conchyliculture ou le rejet d'effluents induisant directement ou indirectement une perturbation du cycle biologique des huîtres cultivées comme montré par His *et al.* (1986) et Robert *et al.* (1986) dans le bassin d'Arcachon. Néanmoins, la mise en évidence et l'évaluation de l'impact de ces contraintes sur la production d'huîtres ne peut se faire qu'à l'échelle de l'entité ostréicole (Anonymes, 1986 et Héral *et al.*, 1989) car chaque bassin ostréicole dispose de caractéristiques abiotiques, biotiques et anthropiques propres (His & Robert, 1988 et Parache, 1989).

Une telle analyse adoptée à l'échelle du bassin de Marennes-Oléron fut étayée par deux approches complémentaires, (1) une approche globale, basée sur des données de stocks, productions et rendements ostréicoles et (2) une approche analytique qui contrairement à la précédente a pris en compte la variabilité des processus biologiques, hydrologiques et énergétiques de l'écosystème conchylicole selon différentes échelles spatio-temporelles. De chacune de ces deux approches sont issus des modèles de production ou de croissance dont les résultats ont été comparés (Héral *et al.*, 1988; Bacher, 1989 a; Bacher *et al.*, 1991 et Héral *et al.*, 1989) :

(1) Dans le bassin de Marennes-Oléron l'analyse globale (ou synthétique) d'une série historique de données reconstruites de biomasse et de production d'huîtres *Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas* a permis de mettre en évidence, pour chacune de ces deux espèces, que la baisse de leurs performances de croissance et l'augmentation de leurs taux de mortalité naturelle hors épizootie étaient

## INTRODUCTION

corrélées à l'augmentation de leurs biomasses cultivées. L'étude historique généralisait ainsi, de façon rétroactive, le processus d'altération de la croissance et de la qualité de *Crassostrea gigas* observée au cours des années 1970 (Deslous-Paoli, 1980). L'hypothèse de la surcharge des zones d'élevage de cet écosystème conchylicole est ainsi confirmée (Héral *et al.*, 1986 et Héral, 1987) aux dépens d'autres hypothèses comme l'adaptation écologique ou la dégénérescence génétique de *Crassostrea gigas* ou enfin son hybridation avec *Crassostrea angulata* (Menzel, 1974).

Etaient ainsi validés, à une échelle macroscopique d'un écosystème conchylicole, des processus de densité-dépendance (Héral *et al.*, 1989) liés à la compétition intraspécifique comme observés dans d'autres sites conchylicoles (Cloern, 1982) mais qui peuvent être masqués par la prépondérance de perturbations anthropiques sur l'écosystème ostréicole (exemple d'Arcachon développé par Parache, 1989). Le modèle global proposé par Héral *et al.* (1986) a alors permis de quantifier la notion de capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron à travers une courbe production/biomasse ostréicole : sous l'hypothèse d'une stabilité de l'environnement estuarien, la production ostréicole du bassin de Marennes-Oléron plafonne aux environs de 40 000 tonnes d'huîtres (Héral *et al.*, 1989 et Héral, 1990). L'intérêt d'une régulation des cheptels en élevage apparaissait alors évidente en regard des processus biologiques de densité-dépendance liés à la surcharge des zones de cultures mais les modalités pratiques d'application de cette régulation ne pourront être conçues qu'en regard de critères socio-économiques (Héral *et al.*, 1988, 1991).

(2) Dans la baie de Marennes-Oléron située au nord de l'estuaire de la Gironde, la démarche analytique a été développée depuis le milieu des années 1970 (Héral, 1977 et Héral *et al.*, 1978). D'une superficie proche de 180 Km<sup>2</sup>, dont 60% de zones intertidales, cette baie à fort marnage (5 m) est délimitée dans sa partie nord par l'estuaire de la Charente et le Pertuis d'Antioche et dans sa partie sud par la Seudre et le Pertuis de Maumusson (Fig. 1). Schématiquement, cette baie fonctionne comme un vaste "race-way" avec une circulation résiduelle des masses d'eau orientée Nord-Sud et un temps de résidence de 5 à 10 jours selon les conditions imposées par le cycle lunaire de la marée. Le bassin ostréicole de Marennes-Oléron produit aujourd'hui, sur environ 3300 hectares du domaine public maritime concédés aux ostréiculteurs (Chaussade & Corlay, 1988) et dont seule une partie est réellement exploitée (Bacher *et al.*, 1986), près de la moitié de la production d'huître creuse *Crassostrea gigas* commercialisée en France (Héral & Deslous-Paoli, 1985). La nécessité de s'affranchir d'un mode de gestion empirique de la ressource conchylicole a conduit à déployer l'étude du fonctionnement de l'écosystème ostréicole charentais selon trois principaux thèmes de recherche (Héral, 1977), tous trois complémentaires et orientés par un même principe directeur analytique :

- **Le premier thème** consiste en l'étude du "compartiment huître" et passe par l'estimation *in situ* des stocks ostréicoles et de la dynamique propre de leurs variations temporelles en liaison, d'une part, avec leur cycle d'élevage et, d'autre part, avec les processus afférents de reproduction, captage, croissance (composition énergétique) et mortalité.

L'estimation des stocks d'huîtres cultivées du bassin de Marennes-Oléron après une première phase de test (Latour, 1983) a été réalisée grâce à une méthodologie d'échantillonnage stratifié selon le type de culture et la situation géographique des bancs (Bacher *et al.*, 1986). L'utilisation de photographies aériennes a permis d'améliorer la précision de l'estimation du taux d'exploitation des concessions et par conséquent celle de la biomasse ostréicole cultivée. De ce point de vue, des essais de télédétection (Deslous-Paoli *et al.*, 1987) ou de traitements automatiques des images aériennes ont été réalisés de façon à optimiser le coût temporel de la procédure de sondage (au sens statistique du terme selon Cochran, 1977).

L'analyse des paramètres intervenant dans la régulation de la reproduction, de la vie larvaire et de l'intensité du captage de *Crassostrea gigas* a montré que la température joue un rôle prépondérant (Héral, 1986) sous l'hypothèse de l'absence de perturbation de ces stades de développement induite par des activités anthropiques comme décrites dans le bassin d'Arcachon (His *et al.*, 1986 et Robert *et al.*, 1986). Une corrélation empirique fut proposée pour prédire la date de ponte de *Crassostrea gigas* faisant intervenir la notion de jour-degré (Héral *et al.*, 1986). Cependant, l'absence totale de captage à Marennes-Oléron au cours de l'été 1981 révèle "l'effet de masque" de la variable température sur l'aspect trophique et énergétique (bilan des apports trophiques et de l'utilisation des réserves énergétiques pour la gamétogenèse) comme détaillée par Deslous-Paoli *et al.* (1982) et Deslous-Paoli & Héral (1988).

INTRODUCTION

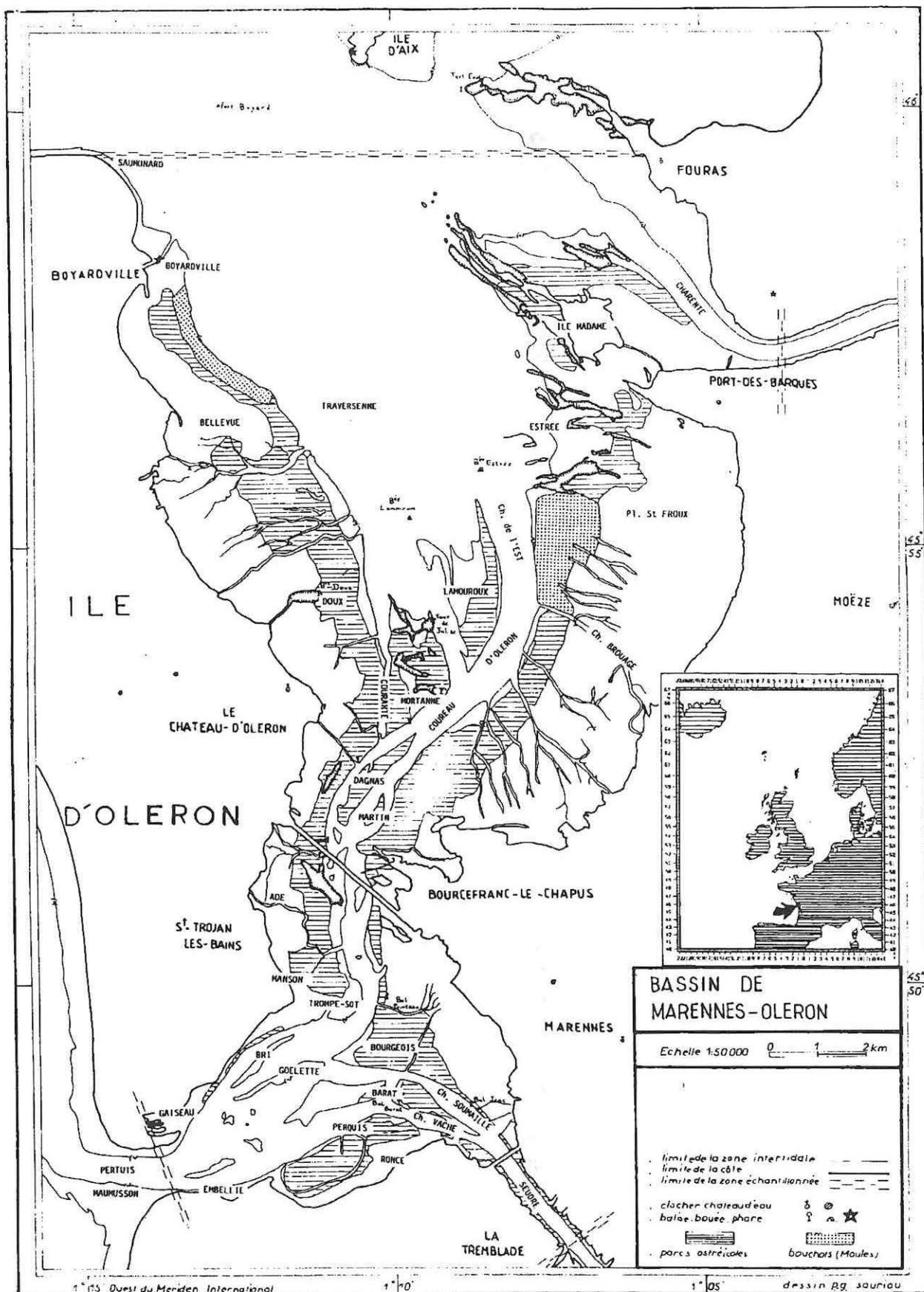


Figure 1 : Situation géographique du bassin de Marennes-Oléron. Position des parcs ostréicoles et des bouchots mytilicoles.

## INTRODUCTION

En parallèle furent analysées, les performances de croissance des huîtres et les variations saisonnières de leur composition énergétique (Deslous-Paoli, 1980, 1982, Deslous-Paoli *et al.*, 1982; Berthomé *et al.*, 1986; Bodoy *et al.*, 1986 et Deslous-Paoli & Héral, 1988).

Ainsi a été mise en évidence l'incidence des conditions hydrologiques propres au bassin de Marennes-Oléron (fortes charges de seston minéral) sur la croissance, sur la qualité de l'huître *Crassostrea gigas* (Deslous-Paoli, 1982; Deslous-Paoli *et al.*, 1982) ou sur les variations spatio-temporelles des taux de mortalité naturelle (Bodoy, 1986). En particulier, les pratiques culturales en claires ostréicoles permettent d'améliorer la qualité marchande des huîtres (Deslous-Paoli, 1980 et Deslous-Paoli *et al.*, 1982) alors que sur les estrans l'augmentation du temps d'émergence se traduit par de moindres performances de croissance (Bodoy *et al.*, in prep.).

- **Le second thème** a consisté en l'étude de l'hydrobiologie du bassin de Marennes-Oléron (Héral *et al.*, 1983, 1984). Outre la détermination des caractéristiques courantologiques (Anonymes, 1973 b, 1979 a) et sédimentologiques du bassin (Anonymes, 1973 et Hily, 1976), qui a permis grâce à la modélisation de discrétiser sur des échelles de temps variables les processus physiques de circulation des masses d'eau (Anonymes, 1979 a, b) et d'estimer par simulation et/ou mesures *in situ* leurs temps de résidence dans ce bassin (Bacher, 1989 a), l'étude analytique du "compartiment hydrologique" a permis d'établir une typologie hydrobiologique des eaux du bassin de Marennes-Oléron (Héral *et al.*, 1978 et Héral *et al.*, 1983, 1984) et d'en déterminer les potentialités nutritives (Héral, 1987).

Les différents flux et formes de nourritures potentielles ont ainsi été estimés depuis les matières organiques particulaires (Héral *et al.*, 1980, 1981), les matières organiques dissoutes (Feuillet *et al.*, 1979, 1988 et Héral, 1987) et les bactéries (Héral & Prou, 1980). Le bassin de Marennes-Oléron se caractérise de fait par de fortes teneurs en seston minéral entraînant une faible pénétration de la lumière avec pour conséquence une faible productivité primaire des eaux autochtones du bassin (Héral *et al.*, 1983, 1984). Or Ravail *et al.*, (1988) ont montré que le maximum de production phytoplanctonique s'effectuait dans l'estuaire externe de la Charente (triangle formé par l'île Madame, Fouras et l'île d'Aix). Du fait de temps de résidence des eaux de 5 à 10 jours (Anonymes, 1973 b) depuis le Nord (Charente et pertuis d'Antioche) jusqu'au Sud du bassin (Pertuis de Maumusson) ce panache trophique allochtone à la zone ostréicole *sensu stricto* est progressivement consommé par les Mollusques (Héral *et al.*, 1984). Ceci mit en évidence l'hypothèse d'une capacité trophique limitée de cet écosystème vis-à-vis des capacités d'assimilation du stock de Mollusques présents (Héral *et al.*, 1988, 1989).

Cependant, la quantification des relations trophiques Mollusques-milieu pose la question de la représentativité des mesures *in situ* du fait de la forte hétérogénéité des milieux estuariens. La recherche d'une partition de la variabilité en fonction d'échelle spatio-temporelle propre à chacun des paramètres mesurés (température, seston, biomasse phytoplanctonique ou matière organique assimilable au sens de Widdows *et al.*, 1979) a permis d'assurer une meilleure précision de leurs estimations à travers le test et l'élaboration de stratégies d'échantillonnage *ad hoc* (Héral *et al.*, 1987, 1988). Cette démarche méthodologique mettant en oeuvre des mesures hydrologiques en continu (Prou *et al.*, 1989 et Razet *et al.*, 1990) couplée à l'étude de la covariabilité de séries chronologiques de paramètres trophiques et de variables physiques de l'environnement a permis une analyse critique rétroactive de l'élaboration des relations empiriques introduites dans des modèles de croissance (Gouletquer & Bacher, 1988; Bacher & Gouletquer, 1989 et Gouletquer, 1989).

- **Le troisième thème** a consisté en l'étude des lois de transferts d'énergie entre le "compartiment eau-interface-sédiment" et le "compartiment huître" et par extension le "compartiment Mollusques". Il a nécessité la détermination *in vivo* des caractéristiques écophysiological des Mollusques à partir, contrairement à l'usage d'algues fourrage, d'une nourriture identique à celle présente *in situ* dans le bassin de Marennes-Oléron de manière à tester un type de nourriture relativement proche des conditions *in situ* (Deslous-Paoli, 1984 et Deslous-Paoli *et al.*, 1987). Cette détermination expérimentale fut aussi couplée à la mise en évidence *in situ* des relations Mollusques-milieu (Deslous-Paoli, 1980; Deslous-Paoli & Héral, 1984; Deslous-Paoli *et al.*, 1987; Héral *et al.*, 1980, 1983, 1984 et Sornin *et al.*, 1983) ainsi que de la covariabilité entre les fluctuations temporelles des paramètres hydrologiques et les caractéristiques écophysiological des Mollusques (Héral *et al.*, 1984, 1987 et Razet *et al.*, 1990).

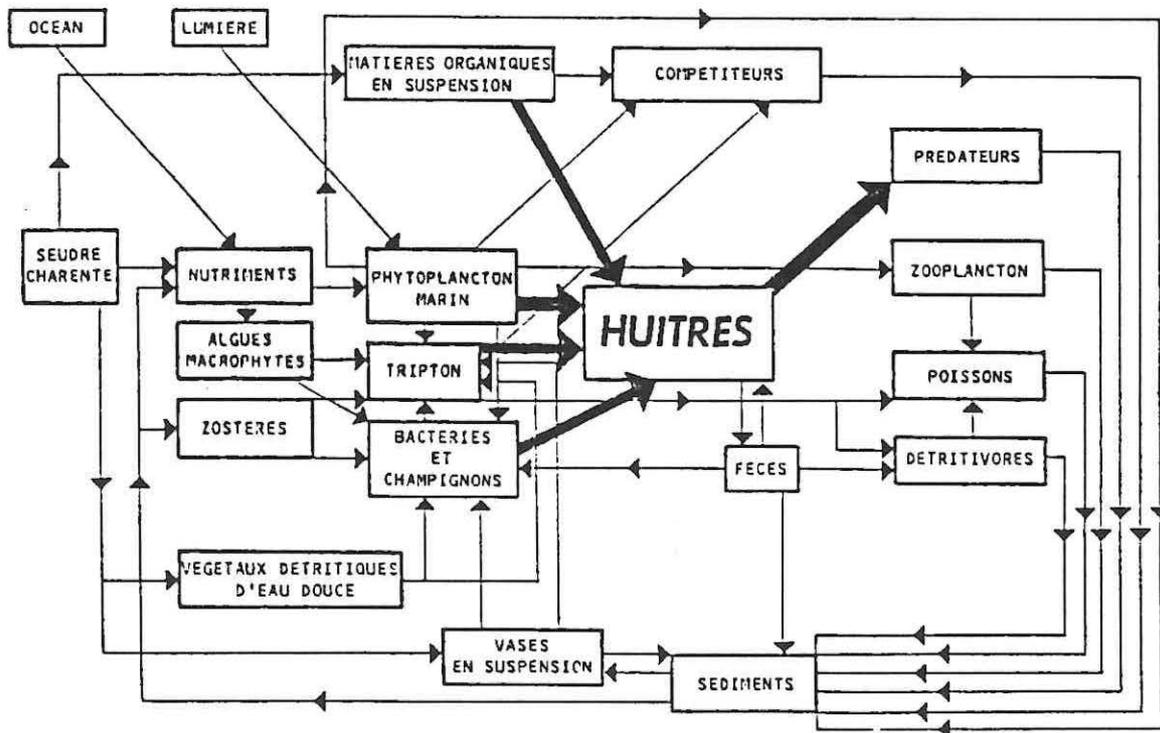
Si primitivement, la conception méthodologique de telles études demeurait empirique, les protocoles adoptés ultérieurement (Le Gall & Raillard, 1988) pour déterminer l'influence respective des

## INTRODUCTION

paramètres de l'environnement sur les capacités physiologiques des Mollusques ont dû respecter, par la suite, les principes des plans d'expérience (Lison, 1968). Outre la nécessité d'adopter des protocoles d'échantillonnage *in situ* pour minimiser la variance d'échantillonnage propre à chaque paramètre hydrobiologique (Héral *et al.*, 1987) ou mettre en évidence la variabilité des réponses physiologiques individuelles à l'évolution des paramètres hydrologiques (Razet *et al.*, 1990) la mise en oeuvre de plans d'expérience permet de tester *in vivo* non seulement l'influence d'un paramètre environnemental sur la physiologie des Mollusques mais aussi le degré de significativité de l'interaction entre ces facteurs. Ce dernier aspect s'avère alors tout à fait primordial dans une optique de modélisation prédictive des processus de croissance couplés à un modèle de transport de nourriture particulaire à l'échelle macroscopique d'un bassin conchylicole (Bacher, 1989 a; Bacher *et al.*, 1991 et Raillard, 1991).

De ce point de vue, les différentes espèces de Mollusques en présence sont considérées comme des consommateurs de nourritures particulières mais aussi comme des assimilateurs de nourritures (Héral *et al.*, 1988). Non seulement, leurs stocks sont utilisés comme variables forçantes d'assimilation du modèle (Bacher, 1989 a; 1991) mais il est de plus nécessaire d'en estimer de façon spécifique, pour les plus abondantes d'entre-elles, leurs fonctions de croissance (somatique et gonadique) et les termes de leurs bilans d'énergie (Héral *et al.*, 1988, 1989).

L'étude du compartiment "compétiteurs des huîtres d'élevage" s'insère alors dans la conception analytique du fonctionnement énergétique d'un tel système ostréicole (Héral, 1987 et Héral *et al.*, 1989), écosystème aujourd'hui centré sur l'espèce *Crassostrea gigas* (Fig. 2).



**Figure 2 : Réseau de relations trophiques centré sur l'huître *Crassostrea gigas* dans un écosystème conchylicole de type Marennes-Oléron. D'après Héral (1977, 1986).**

L'étude du compartiment "compétiteurs des huîtres d'élevage" s'insère aussi dans la démarche de modélisation de tels systèmes car elle est sensée fournir des éléments de base ou variables forçantes (niveau des stocks, caractéristiques physiologiques...) aux modèles afin d'estimer ou de simuler l'impact des compétiteurs sur les performances de croissance des huîtres *Crassostrea gigas* (Bacher, 1989 a; 1991). Cependant, concernant par exemple les questions d'estimations des stocks benthiques, les études portant sur la dynamique de population des compétiteurs trophiques des huîtres

## INTRODUCTION

cultivées dans le bassin de Marennes-Oléron tels que la crépidule *Crepidula fornicata* L. (Deslous-Paoli, 1985) et la moule *Mytilus edulis* L. (Boromthanasat, 1986 et Boromthanasat *et al.*, 1987) ou les études préliminaires de quantifications des stocks benthiques (Deslous-Paoli, 1984 et Massé & Lagardère, 1981) révélaient une forte hétérogénéité de la dispersion spatiale de ces stocks. Se trouvent à nouveau posées les questions de la représentativité des échantillons ainsi obtenus et d'une manière plus générale de l'adéquation de la stratégie d'échantillonnage (Frontier, 1983 a, b) au problème d'estimation de ces stocks.

### LA QUESTION DES COMPETITEURS DE L'HUITRE

La thématique "compétiteurs des huîtres cultivées dans le bassin de Marennes-Oléron" est abordée sous la forme d'un triptyque sachant, du fait de la problématique ostréicole, que le terme de compétiteur est restreint *a priori* à l'ensemble des Mollusques benthiques non cultivés :

- La première partie traite des aspects méthodologiques et des résultats relatifs à l'estimation des stocks des Mollusques benthiques non cultivés de la baie.

- La seconde examine comment les variations géographiques des paramètres de structure et d'organisation trophique de la malacofaune peuvent permettre de comprendre le fonctionnement énergétique de cet écosystème côtier et d'individualiser les facteurs écologiques qui le gouvernent.

- La troisième partie s'attache à combler des lacunes sur la biologie des populations du compétiteur des huîtres le plus abondant sachant par ailleurs que ce type d'études a été réalisé pour *Crepidula fornicata* (Deslous-Paoli, 1985) et pour *Mytilus edulis* (Boromthanasat, 1986).

Plus en détails :

**Le chapitre premier** expose la stratégie d'échantillonnage employée pour l'estimation du stock des "compétiteurs des huîtres cultivées". Du fait de l'hétérogénéité reconnue du domaine benthique de la baie de Marennes-Oléron (Hily, 1976; Massé & Lagardère, 1981), l'estimation du stock des compétiteurs des huîtres, à l'échelle macroscopique du bassin de Marennes-Oléron, doit respecter quatre principes, (1) minimisation de la variance d'échantillonnage, (2) détection et minimisation des biais, (3) individualisation de chacune des composantes spécifiques du stock des compétiteurs et (4) détermination de la répartition géographique de chacune de ces composantes spécifiques. Bien que de nombreux protocoles ou combinaisons de protocoles puissent être utilisés pour ce faire (Cochran, 1977), les critères de choix d'une stratégie d'échantillonnage se sont basés, d'une part, sur l'existence de données acquises antérieurement sur la bionomie benthique du bassin de Marennes-Oléron et, d'autre part, sur la nécessité de prendre en compte une fonction de coût (nombre de prélèvements) liée à un effort d'échantillonnage limité dans le temps (Cochran, 1977 et Scherrer, 1983). Hily (1976) montre en particulier quel est le lien entre la nature des sédiments et le niveau des biomasses benthiques en comparaison avec ce qui est admis pour d'autres secteurs (Chassé *et al.*, 1978).

Il n'en demeure pas moins vrai que "l'image" ainsi obtenue de l'estimation du stock et de sa répartition géographique est déformée à travers le filtre du protocole d'échantillonnage (Menesguen, 1980). Il en est de même des cartographies des diverses composantes spécifiques de ce stock obtenues par un traitement statistique classique des données. De ce point de vue, l'utilisation d'une procédure géostatistique (Matheron, 1965) dont les résultats globaux peuvent être comparés à ceux obtenus par les procédures statistiques classiques permet de présenter une cartographie des biomasses qui tienne compte de leurs structures locales (à différentes échelles spatiales) et permet de quantifier l'incertitude du résultat (Delhomme, 1978).

Passée cette première étape d'estimation des stocks benthiques, la notion de "compétiteurs des huîtres" ainsi que son niveau, en terme d'interaction interspécifique sur les performances de croissance des huîtres, doivent être précisés.

**Le chapitre second** aborde cette question sous l'aspect compétition trophique en se basant sur une partition de la malacofaune benthique en groupes trophiques pour ne retenir, parmi les

## INTRODUCTION

différents Mollusques recensés lors de l'échantillonnage, que ceux ayant une éthologie alimentaire identique ou supposée similaire à celle de l'huître *Crassostrea gigas*. La notion de compétition trophique interspécifique est ainsi analysée en regard de l'organisation trophique de l'ensemble des Mollusques benthiques du bassin de Marennes-Oléron, les outils "structure des peuplements malacologiques" et "éthologie trophique de la malacofaune" étant utilisés comme marqueurs potentiels du fonctionnement énergétique de cet écosystème conchylicole.

Cependant, le niveau de la compétition trophique interspécifique ne peut être estimé qu'en termes de structures spatiales macroscopiques. Il apparaît alors indispensable de tenir compte non seulement de la pluri-spécificité des stocks benthiques en présence, des identités ou similitudes des éthologies trophiques (d'un côté les stocks ostréicoles et mytilicoles d'élevage et de l'autre les stocks benthiques non cultivés) mais aussi de la répartition géographique respective de ces stocks vis-à-vis de la circulation des masses d'eau. L'analyse descriptive réalisée selon cette démarche privilégiant l'interaction répartition spatiale-compétition trophique dégage le principe d'une compétition trophique interspécifique variable (forte ou faible) selon l'échelle spatiale considérée (petite ou grande).

Cette analyse n'en demeure pas moins descriptive. Elle est néanmoins validée dans son principe par l'exploitation des résultats d'un modèle empirique de croissance tissulaire de *Crassostrea gigas* couplé à un modèle de transport de nourriture particulaire (Bacher, 1989 a). En effet, à partir d'une étude de sensibilité de l'influence des compétiteurs trophiques sur les performances de croissance de l'huître *Crassostrea gigas*, Bacher (1989 a; 1991) quantifie cette interaction interspécifique huître-Mollusques, la relativise par rapport à l'interaction spécifique huître-huître et la replace dans le contexte général de circulation des masses d'eau dans le bassin de Marennes-Oléron ainsi que dans le contexte des caractéristiques des apports trophiques particuliers selon la définition de Widdows *et al.* (1979).

**Le troisième chapitre** apporte alors des informations sur la biologie des populations de *Cerastoderma edule* (L.). En effet, les observations antérieures montraient que cette espèce qui colonise préférentiellement les estrans sablo-vaseux des côtes atlantiques d'Europe (Tebble, 1966), est très abondante sur les estrans charentais (Guérin, 1905, Faideau, 1921 et Lambert, 1945). Le chapitre premier a proposé, à travers les résultats de l'échantillonnage des stocks benthiques, une hiérarchie des espèces parmi l'ensemble des "compétiteurs des Mollusques d'élevage" : en terme de biomasse, *Cerastoderma edule* est l'espèce non cultivée la plus abondante dans le bassin de Marennes-Oléron.

Sont ainsi traitées des questions relatives à l'estimation régulière du stock d'une population de *Cerastoderma edule*, à la caractérisation des modalités de la reproduction et du recrutement, à l'estimation des paramètres de croissance et de mortalité couplée à une analyse multi-cohortes de la composition biochimique d'une population de *Cerastoderma edule* située dans le Sud du bassin de Marennes-Oléron (plage de Ronce-les-Bains). Sont aussi données des indications sur la variabilité des performances de croissance de *Cerastoderma edule* pour des populations réparties dans la baie de Marennes-Oléron.

La particularité principale de *Cerastoderma edule* réside dans la flexibilité de sa stratégie démographique (Seed & Brown, 1978), sans doute liée à son caractère eurytope lui permettant de s'adapter aux conditions variables de ses biotopes estuariens. De ce point de vue, l'estimation des paramètres biologiques d'une population de cette espèce ne peut se faire qu'à partir d'une stratégie d'échantillonnage raisonnée et adaptée à la dispersion spatiale de la structure démographique de la population étudiée. Sont ainsi abordées dans ce troisième chapitre des questions relatives à la variabilité spatio-temporelle du recrutement de *Cerastoderma edule*, questions qui relèvent naturellement du déterminisme du recrutement des espèces marines (Lasker, 1989). Mais tout comme le suggère Lasker (1989), l'abondance du recrutement d'une classe d'âge n'est pas directement liée à l'abondance des oeufs pondus ou des larves ayant passé la période critique (Hjort, 1914; 1926). Est ainsi suggérée, pour cette espèce benthique la prépondérance de mécanismes de régulation intraspécifique dépendant de la densité de la population et agissant sur les stades de développement post-larvaires : la compétition intraspécifique s'assimile alors à une compétition inter-stades de développement dont les modalités spatiales et trophiques sont discutées. En particulier, la comparaison des fluctuations chronologiques de la composition biochimique de plusieurs stades de développement permet d'analyser d'un point de vue énergétique le processus de mortalité naturelle. Sont ainsi précisés des périodes et donc des stades de développement critiques, autres que ceux généralement définis pour les stades larvaires, qui s'intègrent à la notion de "maillon faible" décrite par Bakun (1989).

## INTRODUCTION

En outre, les populations de *Cerastoderma edule* font aussi l'objet d'une pêche récréative et commerciale qui n'est pas, pour cette dernière, mécanisée comme en Grande-Bretagne (Franklin, 1972 et Pickett, 1973). Cette exploitation aboutit, par l'intermédiaire de la pression de prédation exercée essentiellement sur les stades adultes, à modifier la structure démographique et l'organisation fonctionnelle des populations de cette espèce. La mise en évidence de mécanismes de régulation interspécifique liés à une interaction spatio-temporelle de nature variable entre la pression d'exploitation anthropique et les processus de recrutement/mortalité permet d'illustrer la variabilité de la stratégie démographique de *Cerastoderma edule* en milieu côtier sous influence estuarienne.

De l'ensemble de la thématique "compétiteurs des huîtres cultivées" telle qu'exposée ici, il ressort à la fois des considérations liées à la pratique de stratégies d'échantillonnage (comme définies par Frontier, 1983) ainsi que des réflexions pouvant participer à la définition analytique des paramètres intervenant dans la conception et l'exploitation des outils de modélisation conçus dans le bassin de Marennes-Oléron, tels ceux présentés par Bacher (1989 a) et modifiés par Raillard (1991) pour passer d'une étape de modèles analytiques empiriques vers une étape de modèles analytiques prédictifs.

# **CHAPITRE 1**

**ESTIMATION**

**ET**

**CARTOGRAPHIE**

**DES**

**STOCKS**

**MALACOLOGIQUES**



## 1. INTRODUCTION

La réalisation d'une cartographie quantitative des stocks de la macrofaune benthique ne peut aujourd'hui se faire, comme pour n'importe quelle autre problématique dans une discipline de l'écologie, sans le recours à une stratégie d'échantillonnage raisonnée et structurée. En effet, le délicat processus de l'inférence statistique, permettant à partir des propriétés qualitatives et/ou quantitatives d'un échantillon de retrouver celle de la "population statistique parente" possède un cadre strict d'application, doit respecter les concepts statistiques fondamentaux et ne peut s'effectuer sans une réflexion approfondie sur la collecte de l'information (Laurec *et al.*, 1983).

De ce fait, Frontier (1983 a) expose quatre principes qui apparaissent comme fondamentaux, (1) problématique de l'étude dite aussi prémodèle, (2) dualité échantillonnage-traitement de données, (3) système et (4) structure spatio-temporelle du système. L'organigramme proposé par Quensière & Bénech (1983) schématise alors les deux premiers de ces principes et illustre le processus décisionnel qui aboutit au choix raisonné d'une stratégie d'échantillonnage (Fig. 3).

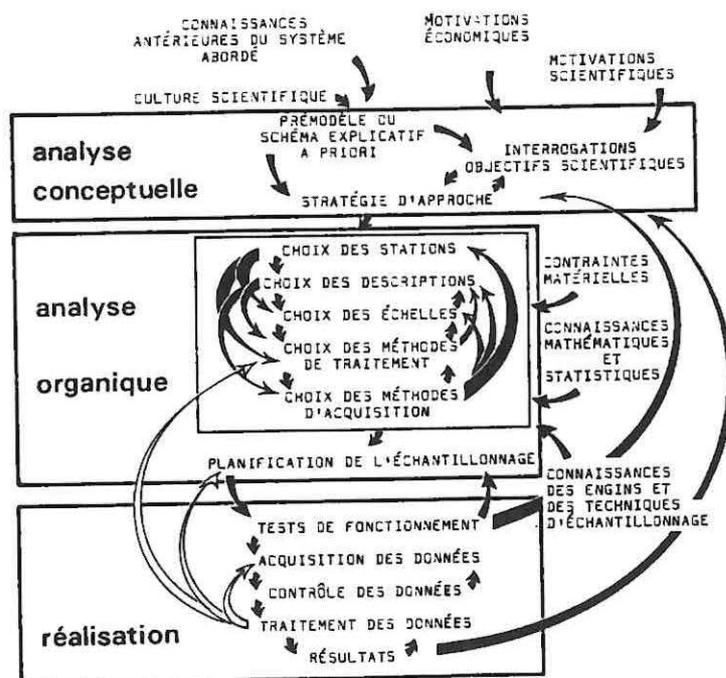


Figure 3 : Organigramme du processus décisionnel. D'après Quensière & Bénech (1983).

La caractéristique essentielle de ce processus de décision est qu'il est non seulement séquentiel mais que s'y greffent, à chaque question posée ou choix retenu, une ou plusieurs boucles de rétroaction qui permettent d'infléchir ou de modifier radicalement une ou plusieurs des phases franchies antérieurement et par là même de reformuler la question posée et/ou de remettre en cause le choix retenu.

L'analyse conceptuelle, l'analyse organique et la réalisation sont les trois étapes de ce processus (Quensière & Bénech, 1983), mais la principale boucle de rétroaction se situe entre la troisième et la première étape du processus de décision.

## 2. CHOIX D'UN PLAN D'ECHANTILLONNAGE

### 2.1. ANALYSE CONCEPTUELLE

L'analyse conceptuelle de l'étude ou prémodèle, selon Frontier (1983 a, b), regroupe l'ensemble des délimitations du système ou sous-système étudié, la définition du niveau de finesse

souhaité et permet au travers des questions posées de rechercher s'il existe des réponses et, si oui, examine le comment de leur formulation et de leur mise en évidence.

### 2.1.1. NATURE DES QUESTIONS POSEES

Depuis l'introduction de *Crassostrea gigas* dans le bassin de Marennes-Oléron, passée une première période de 1970 à 1972 où les résultats de croissance étaient excellents vis-à-vis de ceux obtenus pour *Crassostrea angulata* (His, 1972), il est depuis lors apparu une dégradation progressive des performances de croissance de *C. gigas* corrélativement à une augmentation de ses mortalités chroniques (Héral *et al.*, 1986, 1989). L'hypothèse d'une surcharge du bassin ostréicole en l'huître d'élevage, surcharge incompatible avec une augmentation de la production commerciale autochtone du fait des potentialités nutritives limitées des eaux du bassin, apparaissait comme la plus probable (Héral, 1977) et a été clairement étayée depuis (Héral *et al.*, 1989). En regard d'hypothétiques mesures de régulation des cheptels ostréicoles du bassin de Marennes-Oléron (diminution ou modification de la répartition des stocks), deux espèces de Mollusques *Crepidula fornicata* et *Mytilus edulis* ont donné à la notion de "compétiteurs des huîtres en élevage" une acuité tout à fait particulière et ont fait et font encore l'objet de mesures de régulation actives (éradication ou pêche totale).

Le développement et l'extension de la crépidule *Crepidula fornicata* dans le bassin de Marennes-Oléron, prédits par Trochon (1954), ne sont jugés excessifs que 10 ans après son apparition et fournissent l'occasion d'amples mesures d'éradication des bancs indésirables de cette espèce (Deslous-Paoli, 1984). De même, la moule *Mytilus edulis* cultivée sur bouchots dans le Nord du bassin (Boromthanasat, 1986) se caractérise par un naissain qui se fixe sur toutes les structures ostréicoles obligeant alors à moduler la pratique de l'élevage en surélevé en fonction de la période de captage des moules (Héral, 1986). Les recrutements de moules très variables peuvent aussi aboutir comme en 1981 (Massé & Lagardère, 1981) au développement de nombreux bancs naturels de moules qui seront activement exploités par les pêcheurs à pied.

Les questions, fort simples au demeurant, qui définissent la problématique de cette étude sont de savoir quel est le niveau réel du stock des Mollusques non cultivés ? Ce niveau est-il suffisant pour les considérer comme des compétiteurs "actifs" des huîtres cultivées ? Les premières prospectives tablant sur un stock de 5 000 tonnes en regard d'un stock d'huîtres cultivées de 70 000 tonnes (Héral, 1987) sont-elles vraisemblables ? Trois questions primordiales en découlent :

- (1) Quelles sont les espèces compétitrices en présence ?
- (2) Quel est le niveau respectif de leurs stocks ?
- (3) Quelle est la répartition géographique de chacun de ces stocks spécifiques ?

L'analyse qui en découle et qui doit mener à la conception d'une stratégie d'échantillonnage raisonnée ne peut faire abstraction de l'ensemble des connaissances acquises antérieurement sur le système de la macrofaune benthique du bassin de Marennes-Oléron ainsi que sur les conditions, pour l'essentiel, abiotiques qui en façonnent la répartition géographique.

### 2.1.2. DE L'ACQUIS DES ETUDES ANTERIEURES

Sont ici examinés les éléments connus sur les grands traits de courantologie, hydrobiologie, sédimentologie et de bionomie benthique du bassin de Marennes-Oléron ou des Pertuis Charentais, éléments susceptibles d'orienter les critères de choix d'une stratégie d'échantillonnage.

#### 2.1.2.1. Courantologie générale

La circulation des eaux dans la baie de Marennes-Oléron s'inscrit dans un axe général Nord-Sud (Dechambenoy *et al.*, 1977). L'influence océanique est très marquée par le Pertuis d'Antioche (Nord-Ouest) mais beaucoup plus faible par le pertuis de Maumusson au Sud-Ouest (Klingebiel *et al.*, 1971). L'influence estuarienne est prépondérante du fait de l'intrusion par le Nord-Est des eaux de la Charente (Fig. 4).

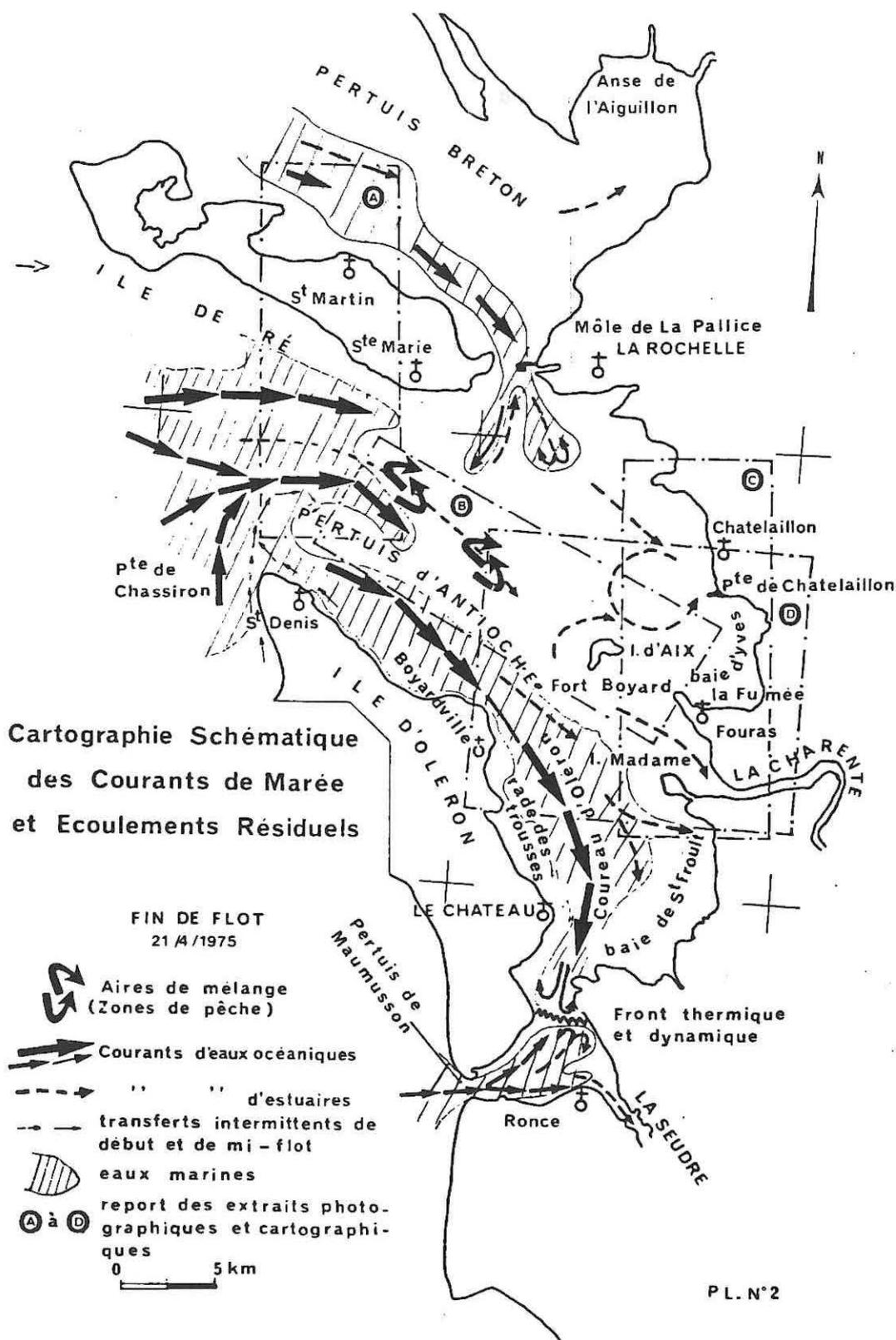


Figure 4 : Schéma des courants de marée et écoulements résiduels dans le bassin de Marennes-Oléron. Les lettres a, b, c et d correspondent à quatre enregistrements thermographiques infrarouge aériens. D'après Dechambenoy *et al.*, (1977).

Le modèle courantologique bidimensionnel à bancs découvrants élaboré par le L.C.H.F. (Anonymes, 1979) fournit des indications sur les temps de résidence des masses d'eau qui varient de 5 à 10 jours selon le cycle lunaire de la marée. Les cartographies des flux résiduels eulériens qui en sont issues précisent la localisation de zones tourbillonnaires et le phénomène d'accélération des courants au fur et à mesure du transit des eaux vers le Sud et leur expulsion par le Pertuis de Maumusson (Fig. 5).

Bacher (1989 a) note cependant que les trajectoires lagrangiennes issues du modèle sont biaisées, ne correspondent pas exactement aux suivis de drogues effectués par ailleurs et ne sont que partiellement valides du fait des hypothèses simplificatrices adoptées dans le modèle (bathymétrie simplifiée, débit de la Charente constant, vent moyen stable).

#### 2.1.2.2. Hydrobiologie

Les études d'hydrobiologie engagées dès 1976 à l'échelle du bassin de Marennes-Oléron ont permis de dégager une partition géographique de la baie en cinq secteurs homogènes (Figs. 6) et d'inclure le suivi ultérieur de ces secteurs dans le Réseau National d'Observation (Héral *et al.*, 1978). Ce sont les secteurs Nord, Sud, Centre, Charente et Seudre (Fig. 6 b).

Du point de vue des salinités, le bassin de Marennes-Oléron ne peut être assimilé à un estuaire mais est plutôt une baie côtière sous influence estuarienne : les variations saisonnières de la salinité au centre du bassin, station de référence, oscillent de 24 à 36 ‰ (Héral *et al.*, 1984). L'influence estuarienne est double, elle est principalement due aux apports de la Charente (5 à 32 ‰) mais aussi au recyclage des eaux de Gironde par le Pertuis d'Antioche (Héral *et al.*, 1984).

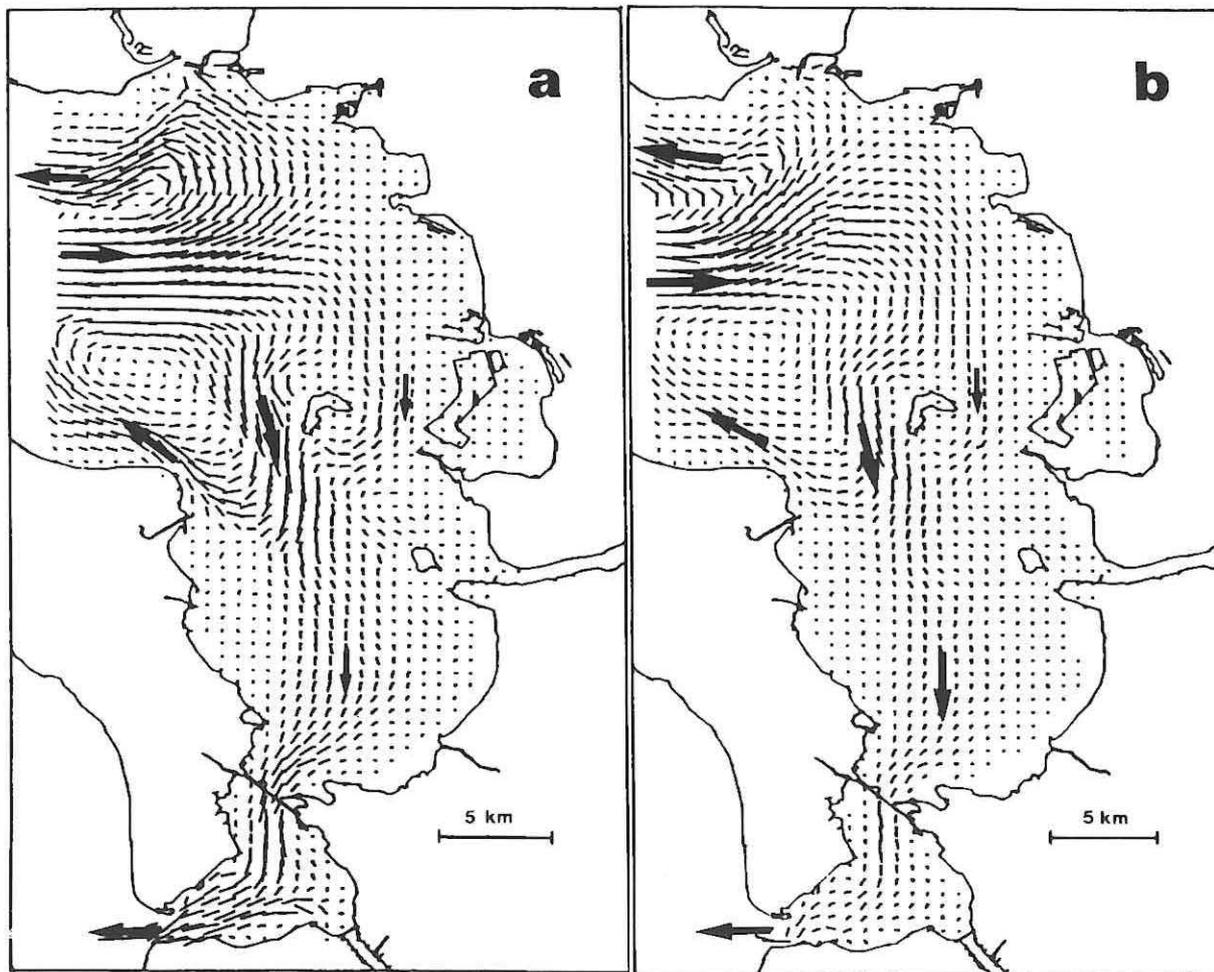


Figure 5 : Cartes des flux résiduels eulériens en vive eau (a) et en morte eau (b) calculés d'après le modèle courantologique L.C.H.F. (Anonymes, 1979). Cartes modifiées d'après Bacher (1989 a).

ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

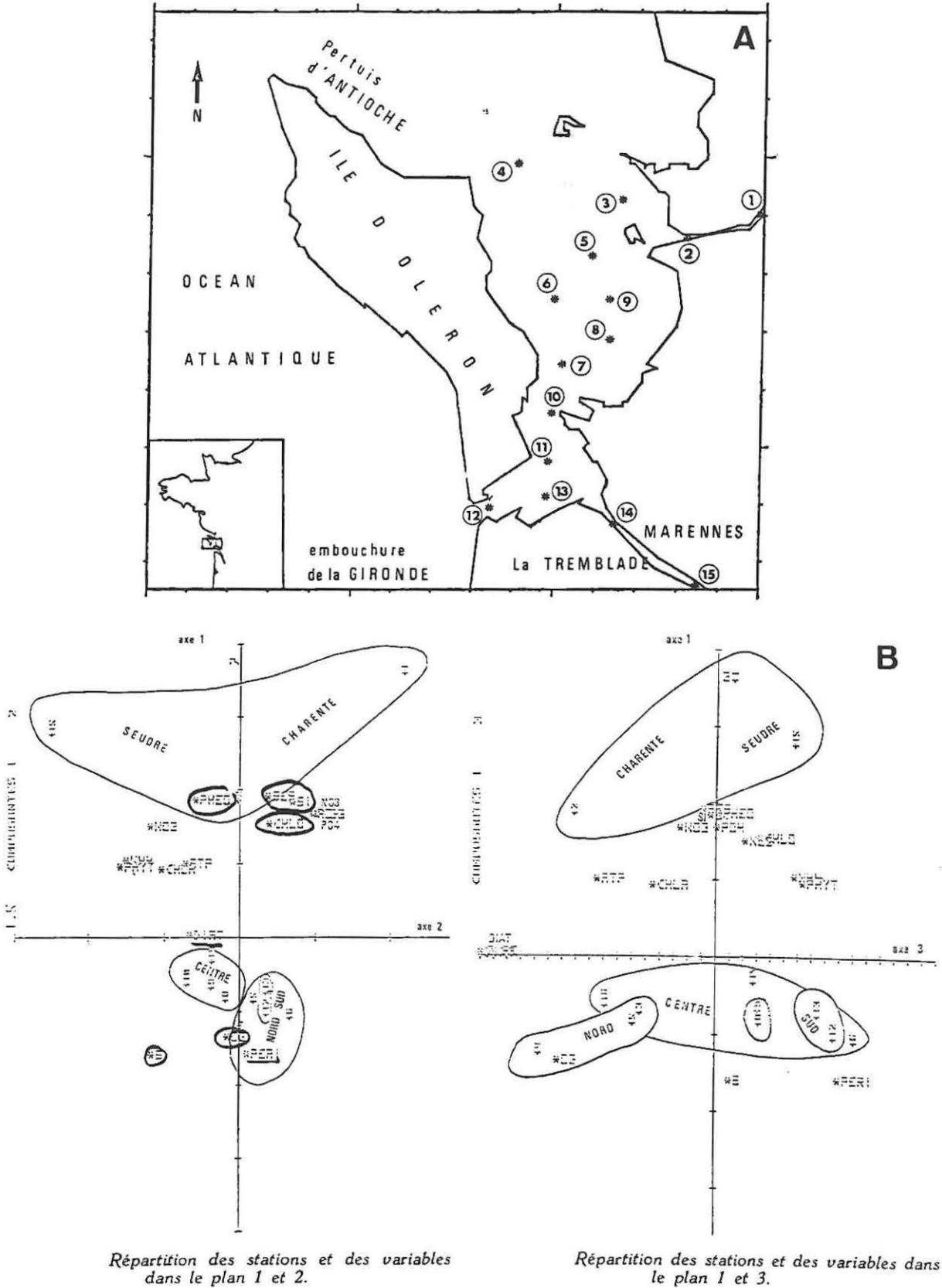


Figure 6 : Carte des stations prospectées (a) et typologie géographique réalisée par analyse en composantes principales de données hydrobiologiques (b). D'après Héral et al. (1978).

De fortes turbidités caractérisent les eaux de cette baie : les crues hivernales de la Charente (débits supérieurs à  $200 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) provoquent par expulsion de son système "crème de vase-bouchon vaseux" l'augmentation des charges sestoniques jusqu'à  $8-11 \text{ g l}^{-1}$  mesurées à son embouchure (Héral *et al.*, 1983, 1984). Corrélativement sont mesurées des valeurs en matières en suspension de  $300$  à  $500 \text{ mg l}^{-1}$  au centre du bassin alors que ces valeurs oscillent normalement de  $50$  à  $100 \text{ mg l}^{-1}$  (Héral *et al.*, 1984 et Gouletquer, 1989). Le niveau de ces turbidités atteste, outre les apports en suspension de la Charente (apports horizontaux), de processus de remise en suspension des sédiments (échanges verticaux) liés d'une part au courant de la marée et au clapot généré par le vent (Gouletquer, 1989; Prou *et al.*, 1989 et Razet *et al.*, 1990) et, d'autre part, à l'interaction de ces deux phénomènes (Raillard, 1991).

Un modèle mathématique des échanges particulaires entre l'eau et le sédiment est alors proposé par Raillard (1991) basé sur des concepts généraux utilisés dans les modèles de propagation particulaire comme ceux de Le Hir *et al.* (1991) en baie de Morlaix.

### 2.1.2.3. Sédimentologie

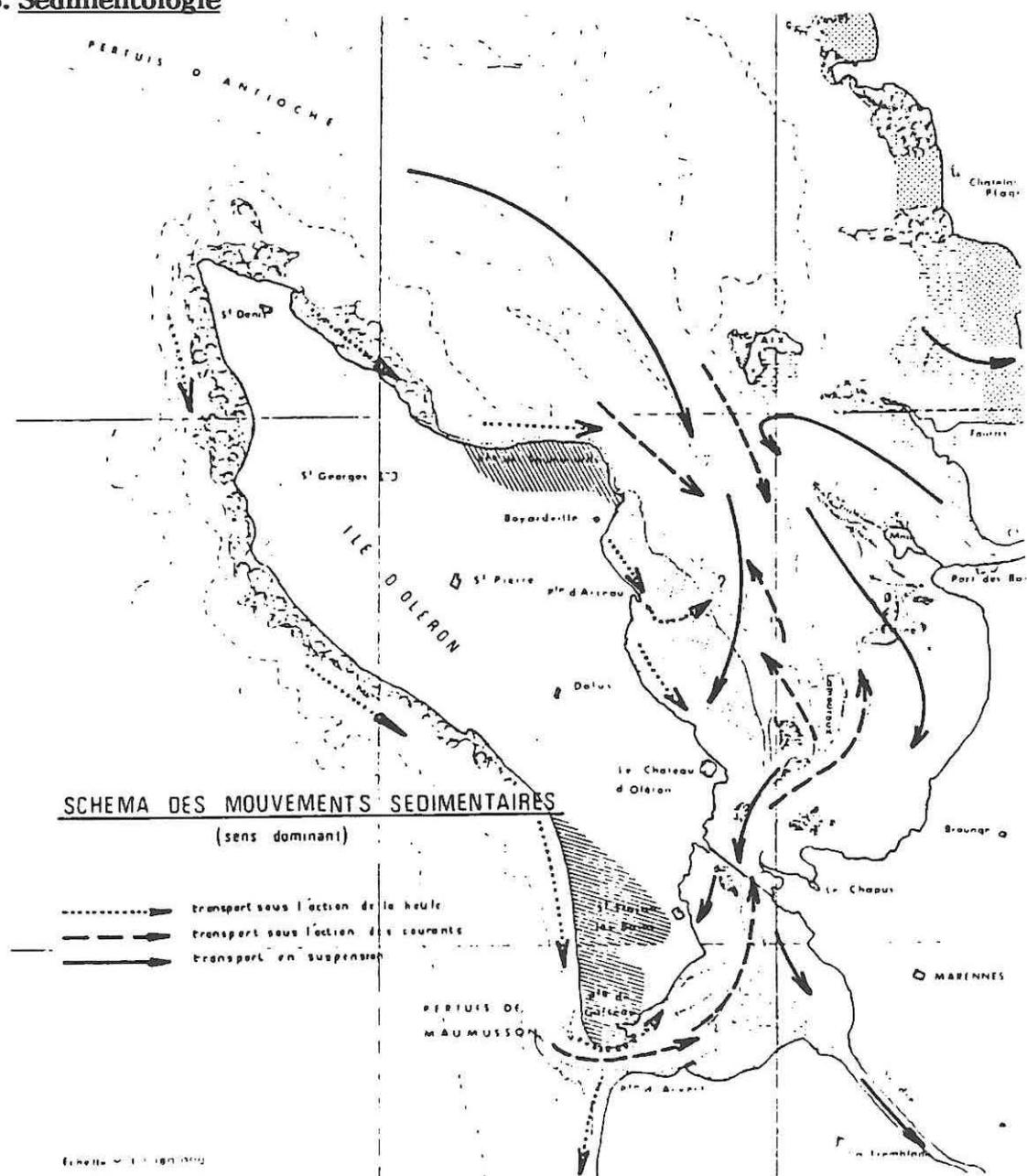


Figure 7 : Schéma des mouvements sédimentaires dans le bassin de Marennes-Oléron. D'après Anonymes (1973 a).

ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

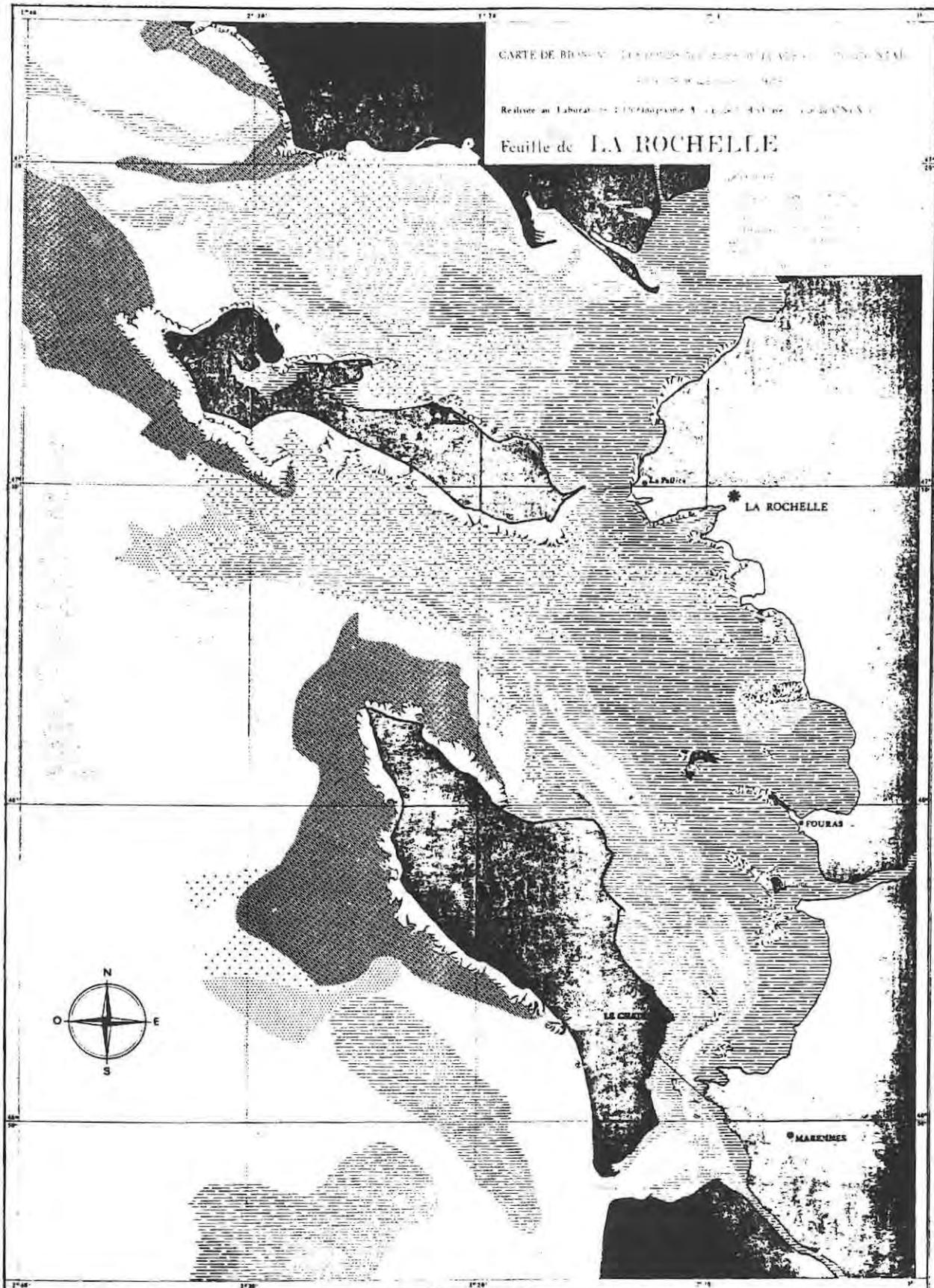


Figure 8 : Carte biosédimentaire des Pertuis charentais et unités de peuplements. D'après Chassé & Glémarec (1976 a, b) in Hily (1976).

Barusseau (1973), Tesson (1973) et Hily (1976) précisent les grands traits géomorphologiques et sédimentaires des pertuis charentais. La caractéristique sédimentaire essentielle du bassin de Marennes-Oléron consiste en une dichotomie sédimentaire (Fig. 7) qui oppose les estrans vaseux orientaux (côte de Fouras-St Froult-Le Chapus) et les estrans occidentaux plus sableux (côte Est de l'île d'Oléron). Seuls subsistent dans les coureux d'Oléron et le pertuis de Maumusson des bancs de sables fins ou sables dunaires (Hily, 1976).

L'étude de la dynamique sédimentaire dans le bassin de Marennes-Oléron montre qu'une typologie peut être établie selon la source (houle, courant de marée et clapot) et l'orientation du transport résiduel des particules sédimentaires : se distinguent ainsi (Fig. 7), la Charente, les estrans de l'Est, les estrans de l'Ouest, les zones Nord et Sud (Anonymes, 1973 a).

#### 2.1.2.4. Peuplements benthiques

L'étude de l'écologie benthique des fonds meubles des Pertuis Charentais, réalisée par Hily (1976), et qui complète celles réalisées au large de l'île d'Oléron par Lagardère (1971, 1972) a permis de dégager l'originalité de cette région du littoral atlantique qui se caractérise par une très forte turbidité des eaux et un fonctionnement similaire à celui d'un "estuaire à coin salé" avec des eaux océaniques froides de fond et des eaux plus dessalées et plus chaudes en surface.

Selon la classification de Chassé & Glémarec (1976 a, b), sept unités de peuplements de la macrofaune endogée sont observées dans les pertuis Charentais (Hily, 1976) et notées le long d'une écocline édaphique (Fig. 8). Elles se caractérisent par leurs espèces leaders (les biomasses sont exprimées en poids de matière organique par unité de surface POS g m<sup>-2</sup>) :

- les vases pures (VV) à *Abra nitida* - *Sternaspis scutata* - *Nucula turgida* (biomasse totale de 16 à 32 g m<sup>-2</sup> dont 38% pour *S. scutata*),
- les vases sableuses (VS) à *Maldane glebifex* - *Clymene modesta* (biomasse totale supérieure à 32 g m<sup>-2</sup> dont plus de 50% de polychètes),
- les sables fins vaseux (FV) à *Magelona alleni* - *Amphiura filiformis* (biomasse de 4 à 16 ou 20 g m<sup>-2</sup>),
- les sables fins côtiers (SFc) à *Magelona papillicornis* (biomasse totale de 1 à 8 g m<sup>-2</sup>),
- les sables fins infralittoraux (SFi) à *Tellina tenuis* (biomasse totale inférieure à 1 g m<sup>-2</sup>),
- les sables hétérogènes envasés (SHV) à *Nucula nucleus* (biomasse totale variable de 1 à 10 parfois 50 g m<sup>-2</sup>),
- les sables dunaires (DU) à *Spisula ovalis* (biomasse totale très variable en liaison avec la dispersion en bancs compacts de l'espèce).

Hily (1976) souligne aussi que la présence constante de fortes charges sestoniques (seston minéral) a une quadruple conséquence :

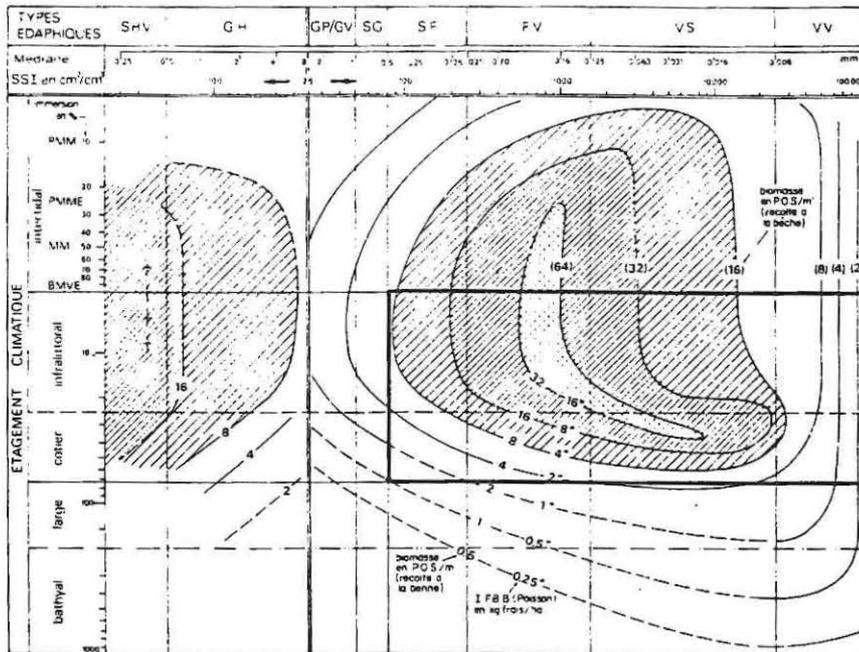
- Une absence remarquable des grandes ceintures algales.
- Une remontée d'espèces vasicoles de l'étage côtier vers l'étage infralittoral (selon les définitions de Glémarec (1969) et Chassé & Glémarec, 1976 a, b).
- Une descente dans l'étage côtier d'une partie des espèces du peuplement des sables fins. Ce sont des espèces intertidales plus eurythermes et euryhalines qui remplacent les espèces plus sténoèces. Hily (1976) fait cette observation en particulier pour le secteur situé entre le Pertuis de Maumusson et le Château d'Oléron situé au centre du bassin de Marennes-Oléron (Fig. 1).
- Une bonne oxygénation des sédiments vaseux, pauvres en matières organiques, permettant d'y mesurer des niveaux de biomasse particulièrement élevés : cela correspond à une explosion démographique des espèces typiquement vasicoles comme *Sternaspis scutata*, *Nucula turgida* et *Abra nitida*. De fait, les types édaphiques de vases sableuses (VS) et vases pures (VV) précédemment définis par Chassé & Glémarec (1976 a, b) recèlent des niveaux de biomasse très supérieurs à ceux habituellement observés sur le plateau continental et le littoral atlantique Nord-Gascogne (Hily, 1976 et Chassé *et al.*, 1978).

Hily (1976) souligne donc l'originalité des Pertuis Charentais dans l'ensemble de ce plateau continental Nord-Gascogne par l'existence d'un glissement général des courbes d'isobiomasse vers les fonds de vases sableuses, glissement couplé à un resserrement de ces courbes pour les sédiments de sables fins (Fig. 9). Les peuplements des vases ont aussi une productivité (rapport production/biomasse) plus élevée que ceux des sables du fait du cycle plus rapide des espèces, ce

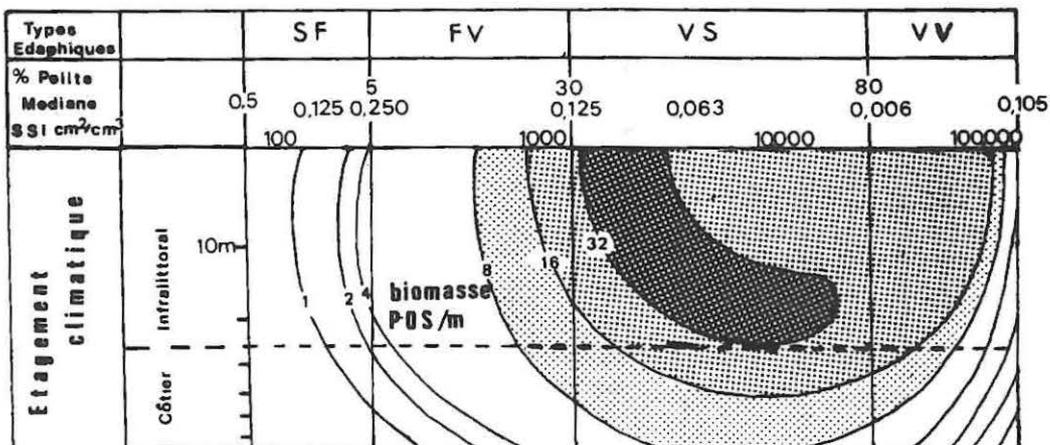
ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

qui est particulièrement noté pour les lamellibranches au contraire des Polychètes (Hily, 1976) mais ce phénomène s'inverse dans les milieux moins riches en nourriture (Chassé, 1972).

Peu de données sont disponibles sur les peuplements benthiques intertidaux du bassin de Marennes-Oléron. Outre les observations de Guérin (1904), Faideau (1921) et Baudoin (1949), Faure (1967, 1969) précise la bionomie benthique des estrans de l'île de Ré, Lagardère (1971, 1972) celle des fonds au large de l'île d'Oléron, Ansell & Lagardère (1980) ont étudié les populations de *Donax trunculus* et *Donax vittatus* de la côte Ouest oléronnaise et Callame (1961) a étudié la plage de Boyardville sur la côte Est oléronnaise (sables fins à *Tellina tenuis*). Faure (1967) indique la dualité des peuplements intertidaux à *Macoma balthica* et *Tellina tenuis* selon la nature plus ou moins envasée des sédiments fins et donne des indications détaillées sur les peuplements intertidaux de la plage de Ronce-les-bains jusqu'à la pointe d'Arvert proche du pertuis de Maumusson. Il indique aussi la remontée d'espèces de vases pures comme *Sternaspis scutata* à des niveaux bathymétriques inhabituels.



NORD GASCOGNE



PERTUIS CHARENTAIS

Figure 9 : Schéma édapho-climatique illustrant la répartition des biomasses de la macrofaune endogée selon une double cline édapho-climatique. D'après Hily (1976) et Chassé et al., (1978).

Hily (1976) précise qu'en milieu exondable le faciès de dessalure à *Corophium volutator* du peuplement de vases pures est représenté à l'embouchure de la Charente ou sur les estrans très dessalés de l'île d'Oléron et que le faciès de dessalure à *Macoma balthica* se retrouve sur les estrans de Fouras à Marennes : les espèces leaders du peuplement de vases pures sont alors remplacées par *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica*. De la même façon que décrite par Amanieu (1969) dans le bassin d'Arcachon, Faure (1969) décrit la présence d'herbiers de *Zostera noltii* qui selon les observations de Hily (1976) apparaissent sur la slikke de la côte d'Oléron et de la côte de Ronce-les-Bains. Les sables à *Arenicola* ou les vases à *Nereis diversicolor* font alors la transition avec les peuplements du shore. Localement, se développe le faciès à *Cerastoderma edule* comme noté par Faure (1969) sur les plages de Ronce-les-Bains ou de l'Embellie (Sud et Sud-Ouest du bassin de Marennes-Oléron).

Les premières tentatives de quantifications des stocks réalisées en milieu intertidal par Massé & Lagardère (1981) montraient l'importance de l'emprise des activités ostréicoles et mytilicoles sur les peuplements benthiques liée, d'une part, à l'extension géographique de leurs cultures (Fig. 1) et, d'autre part, aux modifications sédimentaires qu'elles engendrent (Sornin *et al.*, 1983). Etaient alors notées, non seulement la superposition de plusieurs peuplements en fonction des apports de vases (observation faite aussi par Hily, 1976) mais aussi la présence de populations épigées monospécifiques à *Crepidula fornicata* et *Mytilus edulis* en densités fortes mais très variables. Devant une telle hétérogénéité, amplifiée par la présence de parcs ostréicoles, Massé & Lagardère (1981) qualifient les estrans utilisés par la conchyliculture de "mosaïque sédimentaire" abritant une "mosaïque de peuplements" allant de ceux des sables fins comme décrits par Ansell & Lagardère (1980) à ceux des vases pures, les faciès de dessalure prenant le relais dans les secteurs plus estuariens.

## **2.2. ANALYSE ORGANIQUE**

L'analyse organique regroupe l'ensemble des choix réalisés lors de l'échantillonnage et en examine les contraintes (Frontier, 1983 b).

### **2.2.1. CHOIX DES DESCRIPTEURS**

Plusieurs descripteurs simples sont utilisés comme la diversité spécifique, l'abondance, la biomasse. A ces descripteurs simples sont ajoutés des descripteurs démographiques (structures de taille des espèces) et des descripteurs structuraux relatifs à la distinction des éthologies alimentaires spécifiques (Sauriau *et al.*, 1989).

Concernant les descripteurs de biomasse, la biomasse sans cendre apparaît la plus appropriée (Hartley *et al.*, 1987) dans la mesure où les espèces benthiques du bassin de Marennes-Oléron vivent pour la plupart dans des sédiments sablo-vaseux. La probabilité non nulle qu'elles contiennent lors de leur capture une quantité non négligeable de sédiments introduit un biais dans la mesure de la biomasse de matière organique. Cette dernière sera cependant utilisée pour comparer avec les travaux antérieurs (Hily, 1976).

Enfin, la nécessité de comparer sur une base commune les estimations de stocks d'huîtres en biomasse vivante *in toto* (Bacher *et al.*, 1986) et les estimations de stocks des autres Mollusques benthiques endogés et épigés impose d'utiliser un descripteur de biomasse vivante.

### **2.2.2. CHOIX DES ENGINES DE PRELEVEMENT**

L'engin de prélèvement utilisé, benne Smith & Mac Intyre (1954) lestée par des poids lors d'une utilisation dans les sédiments sableux, est identique à celui utilisé par Hily (1976). Ce choix, opportuniste du fait de la disponibilité de l'engin, s'avère cependant approprié. C'est un engin quantitatif qui prélève sur une surface de 0,1 m<sup>2</sup> et dont la profondeur de pénétration variable selon les types sédimentaires (Hily, 1976 et Dauvin, 1984) avoisine 0,10 à 0,15 m (Massé, 1970) dans les sédiments homogènes et meubles. Hily (1976) précise que cette benne ne travaille pas correctement dans les sédiments hétérogènes contenant des galets qui gênent la fermeture de ses mâchoires. En revanche, elle travaille correctement dans les sédiments homogènes des vases pures aux sables fins envasés : ce sont les principaux types édaphiques présents dans le bassin de Marennes-Oléron (Fig. 8).

La nécessité d'échantillonner dans les parcs ostréicoles ou dans des secteurs intertidaux inaccessibles par bateau (même de faible tirant d'eau) impose d'utiliser pendant l'échantillonnage pédestre un quadrat de même surface que la benne (0,1 m<sup>2</sup>) avec une profondeur de prélèvement identique de 0,10 à 0,15 m.

Tout engin de prélèvement introduit des biais, biais variables selon la nature du sédiment et les espèces capturées (mode de vie, âge, activité physiologique, variations saisonnières de l'enfouissement). La sélectivité de la benne Smith-Mac Intyre n'est en fait pas connue dans l'absolu même si Massé (1970) et Massé *et al.* (1977) l'ont comparée à une suceuse hydraulique manipulée en plongée. L'avantage de la suceuse est qu'elle permet d'obtenir un prélèvement de surface et d'une profondeur constante et évite l'onde de choc : sa sélectivité reste constante par rapport à une benne. Stoner *et al.*, (1983) contestent cet avantage et ne recommandent pas l'emploi d'une suceuse mais basent leurs analyses comparatives suceuse-carottage sur des prélèvements de surface unitaire différente.

Cependant, Massé *et al.*, (1977) précisent que pour les fonds vaseux à sablo-vaseux l'efficacité de la benne Smith-Mc Intyre est *quasi* identique à la suceuse. Ceci est vraisemblablement à relier au fait que la presque totalité de la faune endogée de substrats meubles envasés est recensée dans les 5 ou 10 premiers centimètres du sédiment : Rosenberg (1974) précise que 74% de la biomasse est observée dans les 5 premiers centimètres et Clavier (1984) précise que dans les sédiments de sables fins envasés seulement 3% des individus sont observés au delà de 0,10 m (ce qui représente déjà 70% de la biomasse recensée). En particulier, il est parfois nécessaire de descendre à 0,60 m de profondeur pour capturer certains genres tels *Ensis*, *Lutraria*, *Mya*, *Ruditapes*, *Scrobicularia*, *Solen* ou *Echinocardium* (voir Massé, 1970) : les valeurs de biomasse sont alors systématiquement sous-estimées pour ces espèces : leur capturabilité par la benne n'est pas proche de un.

Autrement dit, bien que la majorité des substrats meubles du bassin de Marennes-Oléron relève des types vases pures, vases sableuses ou sables fins envasés, il ne faut pas perdre de vue que les résultats quantitatifs ici présentés sont uniquement relatifs aux engins de prélèvement utilisés (benne et quadrat). De ce point de vue et comme précisé par Massé *et al.* (1977) le contrôle visuel de la régularité des volumes prélevés par la benne dans un type de sédiment donné est indispensable mais permet simplement de s'assurer que le biais introduit par cet engin ne varie pas de façon inconsidérée. La vulnérabilité (définie par Laurec & Le Guen, 1981) inter-spécifique est déjà variable et il s'agit de s'assurer que la vulnérabilité spécifique inter-prélèvements varie le moins possible.

Finalement, Laurec *et al.*, (1983) notent : "l'inférence entre l'échantillon obtenu et la population cible est pratiquement impossible".

Le second engin de prélèvement est constitué de la taille du vide de maille sur laquelle les échantillons benthiques sont tamisés. La maille utilisée est carrée et de 1 mm de côté. Cette limite sépare par convention la macrofaune (1 à 0,5 mm) de la méiofaune (Wolff, 1987). Les refus de tamis sont conservés dans une solution tamponnée de formol à 4% jusqu'à leur tri spécifique. La conservation des espèces est faite dans de l'alcool à 90%.

### 2.2.3. CHOIX D'UNE STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE

Le choix d'un plan d'échantillonnage pour résoudre une problématique ne peut se faire sans tenir compte des informations pertinentes collectées en amont sur la structure et le fonctionnement du système échantillonné (Pielou, 1975 *in* Frontier, 1983 b). Dans le cas du présent prémodèle, ces informations montrent clairement, en regard de l'hétérogénéité du domaine benthique du bassin de Marennes-Oléron, la nécessité d'effectuer une partition de la variabilité du descripteur biomasse à l'aide de paramètres en corrélation avec les niveaux de biomasse.

#### 2.2.3.1. Stratificateurs

Il s'agit d'utiliser un échantillonnage stratifié en fonction de stratificateurs corrélés à la biomasse du peuplement. Monti (1983) après simulations de divers plans d'échantillonnage pour la cartographie des peuplements oligospécifiques des étangs palavasiens (Pierre Blanche) conclut par la nécessité de disposer de stratificateurs pertinents permettant d'effectuer un "étalonnage écologique des espèces par leur fidélité aux caractères du milieu" (Grandjouan, 1983 *in* Monti, 1983). Cette démarche de stratification a une portée générale puisqu'il s'agit d'effectuer une partition de la variabilité du descripteur en fonction de stratificateur connu *a priori* comme en y étant corrélé. En

pareil cas, Clavier & Richards (1986) utilisent la nature pétrographique du substrat pour estimer une population d'ormeaux (*Haliotis tuberculata* L.) dans la région de Saint-Malo et Bacher *et al.*, (1986) utilisent la position géographique, le type de culture et l'âge des huîtres pour estimer le stock ostréicole du bassin de Marennes-Oléron. Dans l'étang de Thau, Hamon & Tournier (1981, 1986) utilisent eux aussi des strates géographiques et scindent le stock cultivé en catégories selon l'espèce cultivée et ses modes de culture.

Dans le cas du bassin de Marennes-Oléron, l'analyse des informations récoltées en amont du plan d'échantillonnage des peuplements benthiques permet de retenir comme stratificateurs (1) les types édapho-climatiques (types sédimentaires et bathymétriques), (2) la présence-absence de structures conchyliques (moules, huîtres élevées à plats ou en surélevé) et (3) la présence-absence de fortes variations de salinité. La prise en compte de ces trois stratificateurs permet la définition de strates homogènes, mutuellement exclusives et collectivement exhaustives (Scherrer, 1983).

### 2.2.3.2. Concepts statistiques

Un plan d'échantillonnage repose sur des concepts statistiques généraux et élémentaires (Cochran, 1977 et Scherrer, 1983) :

- L'**unité d'échantillonnage** est l'unité de prélèvement en l'occurrence la surface prélevée par la benne. Cependant, de manière à vérifier la régularité du fonctionnement de cet engin, deux prélèvements identiques sont systématiquement réalisés : l'unité d'échantillonnage est donc une surface de 0,2 m<sup>2</sup>. Elle correspond de ce fait à la définition de l'unité primaire ou grappe de l'échantillonnage par degré.
- La **population statistique** est la surface d'une strate *i* qui contient  $N_i$  unités primaires.
- La **population cible** est constituée de l'ensemble des espèces de la macrofaune benthique.
- Les **paramètres** sont des caractéristiques quantitatives appliquées à la diversité spécifique, l'abondance, la biomasse ou la structure démographique spécifique.

### 2.2.3.3. Effectif des échantillons intra-strate

En théorie deux stratégies d'allocation des effectifs au sein des strates se présentent (Cochran, 1977) :

- L'allocation proportionnelle pour laquelle l'effectif  $n_i$  de l'échantillon est proportionnel à l'effectif  $N_i$  de la strate *i* :

$$n_i = n N_i / N$$

$n$  = effectif total de l'échantillon.

$N$  = nombre d'unités d'échantillonnage de l'ensemble des strates.

- L'allocation optimale pour laquelle l'effectif  $n_i$  de l'échantillon est d'autant plus élevé que l'effectif  $N_i$  est grand et que la variance  $s_i^2$  dans la strate *i* est grande.

Dans ce cas, si les échantillons sont tirés de façon aléatoire au sein de la strate *i*, l'effectif optimal de l'échantillon *i* est :

$$n_i = n N_i s_i / \sum_{i=1}^k N_i s_i \quad \text{avec } n = \sum_{i=1}^k n_i$$

$i$  = indice de la strate.

$k$  = nombre total de strates du plan stratifié.

$n_i$  = effectif optimal de l'échantillon intra-strate.

$N_i$  = nombre d'unités d'échantillonnage dans la strate *i*.

$n$  = effectif total de l'échantillon pour l'ensemble des strates.

$s_i^2$  = variance du paramètre dans la strate *i*.

### 2.2.3.4. Plan d'échantillonnage intra-strate

Monti (1983) précise que l'image ou la cartographie des peuplements de la macrofaune benthique dépend étroitement du plan d'échantillonnage appliqué, en particulier la structure géographique du plan d'échantillonnage semble toujours accompagnée de son corollaire graphique

[il en est d'ailleurs de même de l'échantillonnage spatio-temporel des milieux aquatiques comme montré par Ibanez (1973) in Frontier (1983 b)], d'où l'intérêt d'une disposition aléatoire des stations qu'il est possible de coupler à la notion de stratification. Cette seconde remarque de Monti (1983) impose l'idée d'utiliser un échantillonnage aléatoire simple (E.A.S.) dans chaque strate du plan stratifié.

Selon un point de vue théorique, Grosselein & Laurec (1982) précisent que "vis-à-vis de l'échantillonnage aléatoire simple, l'échantillonnage systématique présente un inconvénient majeur : il est difficile d'obtenir une estimation fiable de la variance de l'estimateur final, sans utiliser des méthodes relativement sophistiquées (Matheron, 1965)", i.e. méthodes géostatistiques, "ou faire des hypothèses simplificatrices (Cochran, 1977)".

De plus si la périodicité des stations sur la grille de l'échantillonnage systématique rentre en phase avec la périodicité de la distribution ou du mode de dispersion des espèces échantillonnées alors une importante erreur systématique ou biais entache les estimations (Grosselein & Laurec, 1982 et Scherrer, 1983). Le caractère agrégatif de la distribution des espèces ou sous-dispersion (Elliott & Décamps, 1973) est particulièrement net pour de nombreuses espèces benthiques endogées (Reys, 1971) ou épigées comme *Crepidula fornicata* (Coum, 1979) ou *Chlamys varia* (Hily & Le Foll, 1990). C'est très vraisemblablement une règle générale (Plante & Le Loeuff, 1983) mais qui peut varier dans son intensité ou sa fréquence et être en rapport étroit avec l'éthologie alimentaire des espèces comme le suggère Beukema *et al.* (1982).

En regard de la pratique en écologie benthique consistant à prélever les espèces à l'aide d'une benne ou d'un quadrat, Scherrer (1983) précise que ce type là d'échantillonnage relève de l'échantillonnage par degré ou échantillonnage par grappes lorsqu'il est du premier degré. En regard aussi du présent prémodèle dans lequel le choix d'un plan stratifié permet de prendre en compte l'hétérogénéité du système benthique échantillonné, l'amélioration de la précision des estimations passe aussi par le choix de l'allocation de l'échantillon dans les strates (Grosselein & Laurec, 1982). De ce point de vue, le choix d'une allocation optimale semble *a priori* plus judicieux puisqu'il permet de concentrer l'effort d'échantillonnage dans les strates dont les niveaux de biomasse sont les plus variables, toutes proportions gardées de leur taille. Ce choix demande à être étayé (*vide infra*).

**Au vu de cette première étape du processus décisionnel, le choix d'une stratégie de sondage se porte sur un échantillonnage stratifié, l'échantillon intra-strate étant obtenu par un échantillonnage aléatoire par grappe (dit de premier degré) comme défini par Cochran (1977).**

## **2.2.4. CHOIX DES METHODES DE TRAITEMENT**

### **2.2.4.1. Traitements statistiques**

A part les résultats du plan d'échantillonnage lui même (Cochran, 1977), les traitements statistiques sont classiques (moyenne, variance, coefficient de variation et intervalle de confiance). Cependant, du fait de la construction de l'échantillon suivant une stratégie d'allocation optimale, le principe d'équiprobabilité et d'indépendance des échantillons inter-strates n'est pas respecté ce qui réduit le champ d'application des méthodes d'analyse de variance ou d'analyse multifactorielle (Scherrer, 1983).

Le formulaire des estimateurs de l'échantillonnage stratifié est explicité en détail par Cochran (1977) ou Scherrer (1983) et est exposé en annexe 1. Le calcul des degrés de liberté de l'estimateur final s'effectue selon Satterthwaite (1946) in Cochran (1977) et permet de construire des intervalles de confiance en supposant que la loi de distribution des données suit une loi normale. Lorsque cette condition n'est pas validée, deux cas se présentent :

- Pour un grand échantillon intra-strate ( $n_i > 30$ ) récolté de manière aléatoire, le théorème centrale-limite est applicable : la moyenne arithmétique de l'échantillon est l'une des moyennes possibles qui sont normalement distribuées autour de la vraie moyenne. L'approximation par une loi normale est valide et la vraie moyenne est efficacement estimée par la moyenne arithmétique.

- Pour un petit échantillon intra-strate ( $2 < n_i < 30$ ) il est nécessaire de transformer les données pour se rapprocher du cadre gaussien et de ses propriétés : (1) distribution gaussienne de la variable transformée, (2) indépendance de la moyenne et de la variance, (3) indépendance des données et (4) linéarité et additivité des effets; toutes propriétés sur lesquelles s'appuie l'analyse de variance (Lison, 1968). Sous ces conditions la moyenne arithmétique des données est un estimateur efficace de la

vraie moyenne. L'utilisation d'un échantillonnage aléatoire simple dans chaque strate satisfait la troisième condition.

La détermination des caractéristiques de la loi de dispersion des données peut s'effectuer par l'étude de la relation moyenne-variance et l'utilisation de la loi de Taylor (1961) qui postule que variance ( $s^2$ ) et moyenne ( $y$ ) sont liées par une relation puissance  $s^2 = a y^b$  (la détermination des coefficients  $a$  et  $b$  se fait par régression linéaire ou non linéaire). Ainsi la construction de la courbe moyenne-variance nécessite de disposer de plusieurs échantillons de la même population (Lévêque, 1972; Reys, 1971; Daget, 1979 et Elliott, 1979). Lorsqu'un seul échantillon est disponible (cas de la présente étude), une technique de ré-échantillonnage ou bootstrap doit être appliquée (Efron, 1979). Cependant, Legendre & Legendre (1984 a) précisent que lorsque le jeu de données comprend plusieurs groupes d'objets quantitatifs dimensionnellement homogènes auquel une seule transformation doit être appliquée, la relation de Taylor s'applique sur les estimations des moyennes et variances de chacun des objets pris séparément. Ce qui revient à considérer, à la suite de Frontier (1973), que seul l'ordre de grandeur de la variabilité des données spécifiques intervient dans la relation moyenne-variance. Elle peut ainsi être obtenue à partir de l'ensemble des espèces des échantillons, chacune d'entre elles décrivant une portion de la relation.

La détermination des caractéristiques de la loi de distribution des données peut aussi s'effectuer directement par construction de la distribution de leurs fréquences (loi de Poisson, loi binomiale, loi binomiale négative), les paramètres de la loi de dispersion étant déterminés (méthode du maximum de vraisemblance) et vérifiés par un  $\chi^2$  d'ajustement (en appliquant la règle de Cochran permettant d'avoir au maximum 20% des effectifs inférieurs à 5). D'une manière générale, les lois de distribution d'abondance d'organismes benthiques appartiennent à la famille des lois binomiales négatives (Reys, 1971; Downing, 1979 et Elliott, 1979) : leur dispersion est contagieuse et les agrégats peuvent avoir des tailles variables (Chessel, 1978; Bachelet 1987). De plus, l'utilisation de la benne Smith-Mc Intyre provoque du fait de son mode de fonctionnement une légère augmentation de la variabilité apparente des données (Downing, 1979), cela concerne en particulier les espèces vivant à l'interface eau-sédiment.

D'une manière générale la transformation racine est adaptée à une loi de Poisson et la transformation "log" à une loi log-normale (Downing, 1979 ou Elliott, 1979) voire à la loi binomiale négative. Cependant, l'emploi systématique de la transformation "log" au cas des dispersions contagieuses (variance supérieure à la moyenne) permet de satisfaire les conditions (2) et (4) mais ne permet pas d'obtenir automatiquement le respect de la condition (1) de normalité (Grosslein & Laurec, 1982) et donc de construire des intervalles de confiance pour un risque  $\alpha$  connu.

Les estimateurs exacts de la loi log-normale ont été déterminés par Finney (1941) et Hoyle (1968). Cependant Pennington & Grosslein (1978) et Pennington (1983) recommandent l'utilisation de la loi delta (Aitchison & Brown, 1957) qui prend en compte la proportion de valeurs nulles et suppose que les valeurs non nulles suivent une loi log-normale. Les estimateurs exacts pour cette loi sont donnés par Pennington (1983). En particulier, Aitchison & Brown (1957) et Pennington (1986) analysent l'efficacité des estimateurs directs (moyenne arithmétique et variance sur les données brutes) et montrent que plus la variance des données transformées augmente et plus l'efficacité des estimateurs directs diminue, la perte d'efficacité sur l'estimateur direct de la variance étant beaucoup plus rapide que celle sur la moyenne.

Cela rejoint alors les considérations de Chevalier *et al.*, (1985) et Petitgas (1985) à propos de l'influence réciproque de la stratification et de la transformation de données sur l'efficacité des estimateurs directs. En effet, Chevalier *et al.*, (1985) précisent que deux pratiques peuvent être utilisées pour réduire la variabilité des résultats issus d'estimation d'effectifs : la stratification selon les niveaux de la variable échantillonnée et la prise en compte d'une transformation de données *ad hoc* pour retrouver les conditions liées au cadre normal. Ces deux pratiques sont cependant antinomiques car la stratification par la construction de strates homogènes a pour but de réduire la variabilité des données et par là même d'augmenter l'efficacité des estimateurs directs; ce qui par conséquent amoindrit l'intérêt d'une transformation des données. Les courbes variance-efficacité des estimateurs directs présentées par Pennington (1986) montrent très clairement que dans le cas d'une loi delta et pour une proportion de valeurs nulles de 1/2, l'efficacité de la moyenne des données brutes passe de plus de 90% à moins de 10% lorsque la variance du logarithme des données passe de 1 à 5; autrement dit l'efficacité des estimateurs directs est très sensible à l'ordre de grandeur de la variabilité des données.

Dans le cas présent de l'utilisation d'un plan de sondage stratifié et de stratificateurs corrélés au niveau de la variable "biomasse de tissus secs", il semble légitime de supposer que la stratification

puisse apporter quelques bénéfices vis-à-vis de l'efficacité des estimateurs directs de la moyenne et de la variance de cette variable d'autant plus que la répartition de l'effort d'échantillonnage s'est effectué de manière optimale c'est-à-dire par augmentation de la taille des échantillons des strates les moins homogènes pour cette variable.

Bien que des intervalles de confiance puissent être estimés ou approchés dans le cadre des lois log-normales et lois delta (Land, 1972, 1974 et Pennington & Grosslein, 1978) ces calculs n'ont pas été faits. La comparaison des estimations stratifiées sur les données brutes vis-à-vis des estimations stratifiées sur les données transformées selon les lois log-normale et delta se fera en considérant l'ordre de grandeur des différentes moyennes, variances et coefficients de variation, les estimations stratifiées étant obtenues après application des transformations et calculs des estimateurs sur les données spécifiques intra-strate (Pennington & Brown, 1981; Chevalier *et al.*, 1985).

#### **2.2.4.2. Traitement géostatistique**

La théorie du krigeage (Matheron, 1965), largement appliquée dans le domaine géologique (Journal, 1977) s'est développée également en hydrologie (Delhomme, 1978) ou en climatologie côtière (Gohin & Langlois, 1991) et trouve son utilité en écologie benthique lorsqu'il s'agit d'obtenir une estimation quantitative non-biaisée d'une variable spatialement structurée à laquelle s'ajoutent des irrégularités d'aspect aléatoire. Outre que cette méthode présente l'avantage de fournir des estimateurs non biaisés ainsi que des cartes d'iso-densité ou d'iso-variance, elle permet d'effectuer des simulations aussi bien de cartes de distribution que pour optimiser un réseau d'observations (Delhomme, 1978). Alors que les statistiques classiques supposent l'indépendance entre deux observations spatialement proches lorsqu'elles sont obtenues de manière aléatoire, les techniques géostatistiques prennent en compte la structure spatiale des observations et en analysent la variabilité selon diverses échelles spatiales. Des exemples en sont donnés pour l'estimation des stocks halieutiques du golfe de Gascogne par Petigas & Poulard (1989) ou conchylicoles par Gohin (1985), Armstrong *et al.* (1989) et Gros & Hamon (1989).

L'application des techniques géostatistiques aux données de biomasses des Mollusques non cultivés du bassin de Marennes-Oléron s'est faite essentiellement dans un double but didactique (Sauriau & Bacher, 1991 a, b) : (1) reconnaître la structure spatiale des populations et (2) comparer le niveau de précision obtenu par krigeage à celui obtenu par le plan aléatoire stratifié. Cependant, la nécessité de disposer sur une large couverture spatiale de données non nulles [voir l'exemple traité par Armstrong *et al.*, (1989) pour les bancs de *Spisula ovalis* (Sowerby) du golfe de Gascogne] a imposé le choix d'une post-stratification des populations en groupes trophiques. Ont ainsi été examinés les deux groupes trophiques les plus abondants chez les Mollusques non cultivés du bassin de Marennes-Oléron, c'est-à-dire les suspensivores et les déposivores de surface. Seul le groupe trophique des suspensivores, qui représente plus de 70% du stock total des Mollusques non cultivés, est ici présenté car il est illustratif des contraintes, avantages et intérêts de la méthode.

Les données de biomasse de tissus secs sans cendre sont utilisées lors de cette analyse géostatistique après avoir été transformées en logarithme de base 10 de manière à obtenir une stabilisation des variances : un krigeage log-normal est ainsi utilisé.

### **2.3. BOUCLE DE RETROACTION RESULTAT-PREMODELE**

Le choix d'un plan de sondage avec, d'une part, la construction de strates biosédimentaires et, d'autre part, l'utilisation possible d'une allocation optimale basée sur une estimation de la variance du paramètre biomasse intra-strate impose la réalisation d'une étude pilote ou "échantillonnage pilote" (Plante & Le Loeuff, 1983) précédant le corps principal de l'étude. Le schéma adopté est alors résumé ci-dessous.

#### **2.3.1. SCHEMA ADOPTE**

L'originalité du schéma adopté (Fig. 10) est qu'il comporte une boucle de rétroaction permettant, après réalisation d'une étude pilote et analyse des résultats (moyenne et variance intra-strate), de reformuler partiellement ou entièrement la stratégie de sondage.

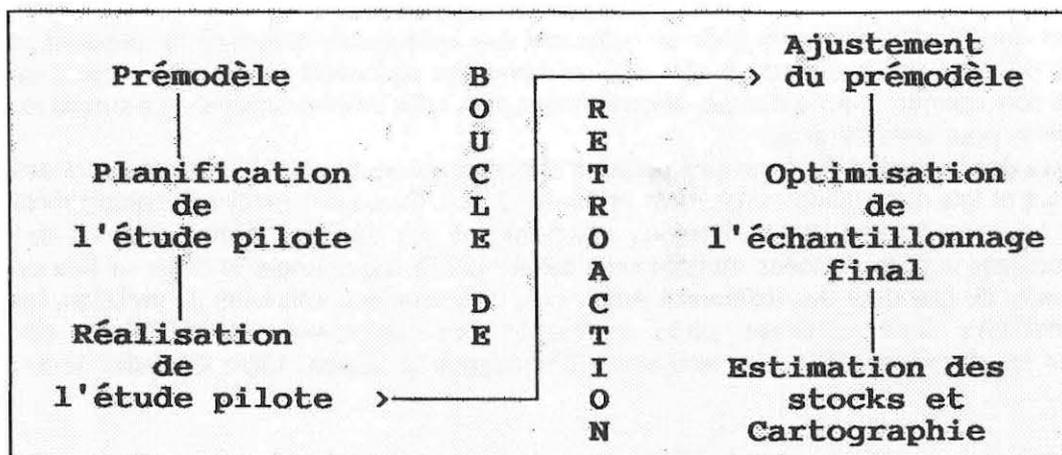


Figure 10 : Schéma du processus décisionnel adopté pour l'estimation des stocks de la macrofaune benthique du bassin de Marennes-Oléron.

L'étude pilote permet de vérifier les cartes biosédimentaires de Hily (1976) et de s'assurer, en particulier, de l'existence des bancs de *Crepidula fornicata* et/ou de *Mytilus edulis* comme indiquée par Massé & Lagardère (1981). Cet ajustement du prémodèle permet à travers l'acquisition de données relatives au nombre de strates, à l'effectif  $N_i$  de chaque strate (en unité de surface de l'unité d'échantillonnage) et à la variance  $s_i^2$  intra-strate d'optimiser le plan d'échantillonnage par partition géographique de la variabilité du paramètre biomasse.

### 2.3.2. PLANIFICATION DE L'ETUDE PILOTE

La constitution d'une carte au 1/50 000 à partir des cartes biosédimentaires de Hily (1976), de photographies aériennes et de cartes cadastrales des concessions ostréicoles (Affaires Maritimes) permet de dénombrer les strates, de les positionner et d'en déterminer leur surface. Le calcul de la surface des strates s'est effectué à l'aide d'un planimètre polaire compensateur manuel (trois mesures similaires après étalonnage sur une figure géométriquement simple de surface comparable).

Tableau 1 : Situation géographique et correspondance entre strates et superstrates du plan de sondage.

Super strate	Lieu géographique	Strate
1	Charente	1 à 7
2	Vasière Est	8 à 16
3	Côte Est île d'Oléron	17 à 32
4	Zone subtidale Nord et Sud	33 à 48
5	Bancs des chenaux centre et Sud	49 à 54
6	Seudre	55 à 59
7	Marennes et Ronce (estrans Sud)	60 à 68

Bien que selon Cochran (1977) les bénéfices de la stratification s'amenuisent rapidement au delà de 5 à 6 strates, la réalisation du présent plan de sondage aboutit à un chiffre bien supérieur comme il est courant de le faire lorsque la couverture spatiale échantillonnée est large : c'est le cas des exemples cités par Grosslein & Laurec (1982); Arbault *et al.* (1984), Pennington (1986) ou encore plus partiellement par Lévêque (1972). La prise en compte des 3 stratificateurs du plan d'échantillonnage aboutit à la construction de 7 superstrates (Fig. 11) qui englobent 68 strates (Fig. 12). Le tableau précédent (Tab. 1) et l'annexe 2 en donnent le détail.

## ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

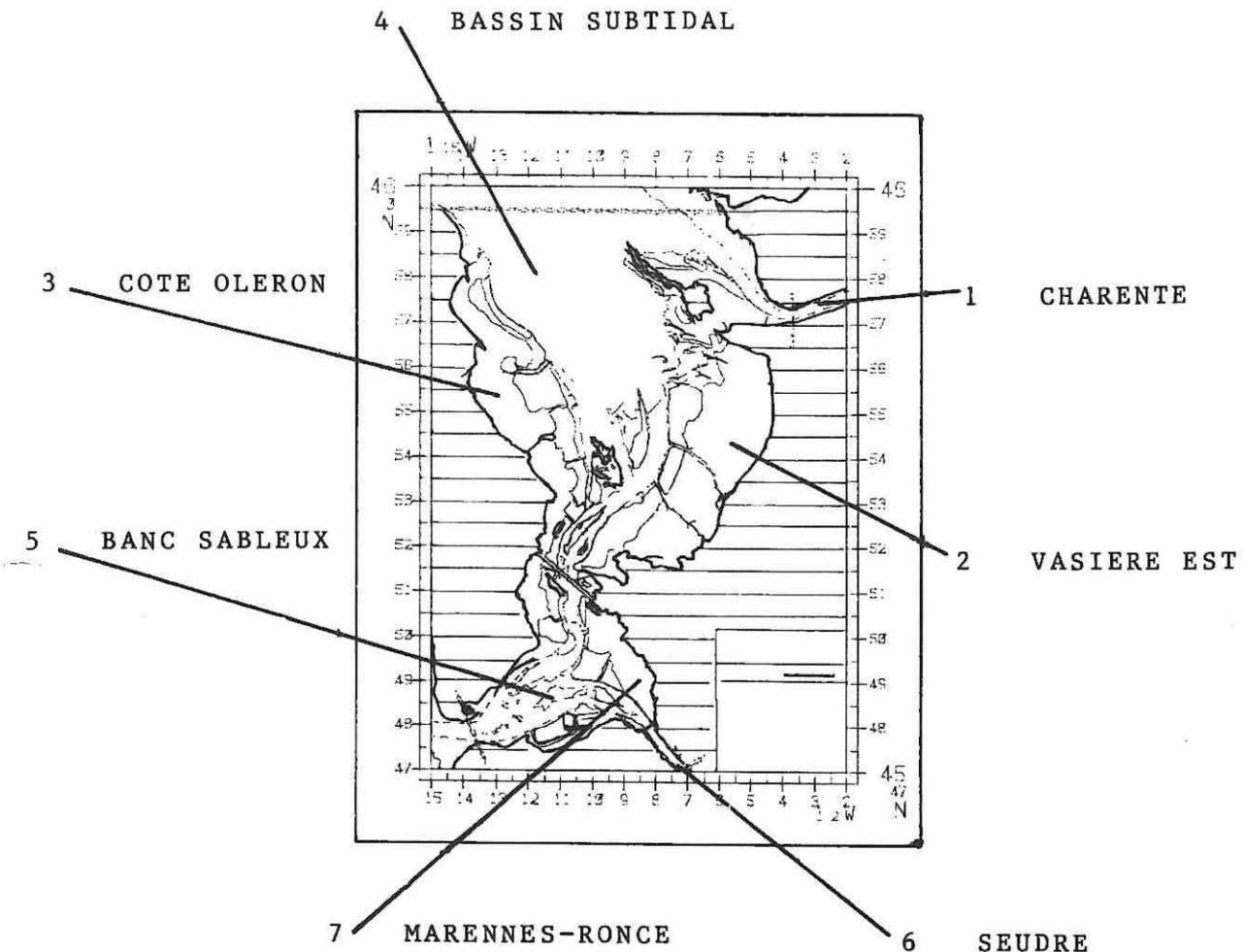


Figure 11 : Position géographique des 7 superstrates.

### 2.3.3. REALISATION DE L'ETUDE PILOTE

L'étude pilote s'est déroulée pendant la période hivernale du 2 décembre 1983 au 22 janvier 1984 soit 10 jours bateau et 10 jours d'échantillonnage pédestre. Le tirage aléatoire des stations consiste à quadriller sur la carte chaque strate, à numéroter ce quadrillage et à effectuer un tirage aléatoire sans remise des numéros-stations.

La position de chaque station est repérée au cercle hydrographique à partir d'amers facilement reconnaissables. A chaque station de l'étude pilote sont effectués 4 prélèvements de 0,1 m<sup>2</sup>, ce nombre est réduit par la suite à 2 dans l'échantillonnage final et il constitue alors l'unité d'échantillonnage (0,2 m<sup>2</sup>). La vérification des cartes biosédimentaires s'est effectuée, outre par la prise d'un échantillon de sédiment dans chaque station, par la réalisation de radiales granulométriques dans certains secteurs intertidaux plus hétérogènes (côte Ouest et Sud d'Oléron, plage de Marennes et Ronce-les-Bains, île Madame...) ou dans la partie Nord subtidale de la baie.

### 2.3.4. AJUSTEMENT DU PREMODELE

Pour l'essentiel, la bionomie benthique du bassin de Marennes-Oléron est telle que décrite par Hily (1976) et basée sur une nette dichotomie sédimentaire avec cependant un envasement plus prononcé des estrans de la côte Est de l'île d'Oléron depuis les années 1975. Hily (1976) faisait d'ailleurs la même remarque à propos des observations antérieures de Callame (1961). D'une manière générale, la plupart des estrans du bassin de Marennes-Oléron abrite "la communauté à *Macoma balthica*-*Corophium volutator*" décrite par Thorson (1957) qui est aussi retrouvée dans les domaines polyhalins des estuaires voisins de la Gironde (Bachelet, 1979) et de la Loire (Robineau, 1986) ou en baie du Mont St-Michel (Guillaumont *et al.*, 1986) comme dans la plupart des zones intertidales sous influence estuarienne d'Europe du Nord Ouest (Wolff, 1973). Les estrans sableux abritent le peuplement à *Tellina* comme décrit par Faure (1969) pour l'île de Ré. Les zones subtidales

situées au Nord ou au centre dans les coureux d'Oléron abritent l'un des peuplements précédemment décrit par Hily (1976) en fonction des caractéristiques édapho-climatiques.

L'intérêt de l'étude pilote est surtout de pouvoir préciser le niveau et la variabilité des densités et biomasses des Mollusques benthiques dont la détermination spécifique s'est appuyée sur les travaux de Glémarec (1964) pour le genre *Abra*, Tebble (1966), Glémarec (1968) pour le genre *Spisula*, Fretter & Graham (1976, 1977, 1978 a, b, 1980) pour les Prosobranches, et leur synonymie sur les travaux de Granier & Pénez (1984). Pour chacune des 7 superstrates et selon la typonymie du bassin de Marennes-Oléron (Figs. 1 et 11) sont indiquées les espèces les plus abondantes, leurs densités et biomasses associées à des intervalles de confiance au risque de 5% calculés sur les données brutes. Les densités (d) sont exprimées en nombre d'individus m<sup>-2</sup> et les biomasses (b) en gramme de tissus secs décalcifiés m<sup>-2</sup> :

- **Superstrate 1** : dans le chenal de l'estuaire de la Charente, *Macoma balthica* est peu présente (d = 15 ± 10; b = 0,2 ± 0,2). Les densités et biomasses sont plus homogènes sur estran avec *Macoma balthica* (d = 600 ± 200; b = 10 ± 2) et *Scrobicularia plana* (d = 80 ± 40; b = 5 ± 6). Les moulières de Charente abritent un peuplement de vases pures avec *Nucula turgida* et *Abra nitida*.

- **Superstrate 2** : sur les estrans vaseux de la côte Est depuis l'île Madame jusqu'au Chapus, le peuplement à *Macoma balthica* domine largement avec localement une forte prépondérance de *Cerastoderma edule* (d = 500 ± 3000; b = 5 ± 20). Dans les zones de dessalure, *Scrobicularia plana* apparaît. Le long de la zone infralittorale exondable, *Crepidula fornicata* s'implante en fortes concentrations en particulier au Nord (Estrée) et au Sud (banc de Charret-Perron) comme noté en 1981 par Massé & Lagardère (1981). Sur Charret, *Crepidula fornicata* représente 90% des densités et 95% des biomasses de la malacofaune (d = 1000 ± 600; b = 100 ± 60). Sont aussi observés *Anomia ephippium*, *Corbula gibba*, *Mysella bidentata* et *Mytilus edulis*. La présence de *Mytilus edulis*, concurremment à *Crepidula fornicata* se fait particulièrement sentir sur les bancs de Martin et Meule (d = 650 ± 2000; b = 76 ± 80) mais de manière très agrégative.

Ces anciens bancs de sables dunaires à *Spisula ovalis* sont envasés et sont donc observés avec *Chamelea striatula*, *Abra alba* et *Corbula gibba*.

- **Superstrate 3** : les estrans de l'Est de la côte d'Oléron sont dominés par les vases sableuses et sables fins envasés. Le faciès à *Cerastoderma edule* du peuplement à *Macoma balthica*-*Corophium volutator* y domine alors largement. Les principaux Mollusques sont *Cerastoderma edule* (d = 150 ± 180; b = 7 ± 12) qui représente 60% des abondances et 90% des biomasses. Sont aussi observés *Abra tenuis*, *Macoma balthica*, *Mytilus edulis*, *Ruditapes decussatus*, *Scrobicularia plana* et localement dans les petits chenaux très envasés intertidaux ou dans les parcs ostréicoles *Abra nitida* et *Nucula turgida*. Au nord, la pointe de Boyardville, sous influence océanique directe, abrite deux peuplements avec des espèces de sables fins *Chamelea striatula*, *Cultellus pellucidus*, *Fabulina fabuloïdes*, *Mactra corallina*, *Pandora albida*, *Pharus legumen*, des espèces de vases sableuses *Psammophila magna*, *Solen marginatus* et des espèces ubiquistes comme *Spisula subtruncata*. Ce milieu semble très diversifié mais aussi très hétérogène (d = 3 000 ± 2 000; b = 12 ± 10).

- **Superstrate 4** : la zone Nord subtidale est dominée par des sédiments sableux à sablo-vaseux. *Corbula gibba*, *Psammophila magna*, *Mysella bidentata*, *Nucula turgida*, *Spisula subtruncata* y sont observés mais *Nucula turgida* représente de 50 à 90% des densités et 10 à 90% des biomasses totales (d = 500 ± 250; b = 18 ± 60). L'espèce *Psammophila magna* contribue à la forte variabilité des biomasses car elle est mal échantillonnée.

Le chenal Nord appelé Coureau d'Oléron est en apparence azoïque car balayé par de violents courants de marée. Les chenaux autour du banc de Lamouroux ainsi que la Courante d'Oléron sont des milieux très hétérogènes (sables hétérogènes envasés). Ils abritent des espèces comme *Crepidula fornicata*, *Venus verrucosa*, *Corbula gibba*, *Dentalium novemcostatum* ou *Abra alba*. *Crepidula fornicata* représente 90% des densités et biomasses (d = 400 ± 900; b = 50 ± 120). Localement une faune de sables dunaires transparait sur le banc de Lamouroux avec *Spisula ovalis*.

Au contraire, les chenaux du Sud autour des bancs de sables fins à sables dunaires (Goélette, Bri, Barat) sont paucispécifiques. Ces chenaux abritent soit des espèces ubiquistes comme *Abra alba*, *Spisula subtruncata* ou vasicoles comme *Nucula turgida* ou *Corbula gibba* (d = 50 ± 40; b = 0,1 ± 0,2), soit des espèces de sables dunaires telles que *Spisula ovalis* (d = 5 ± 10; b = 0,6 ± 2).

ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

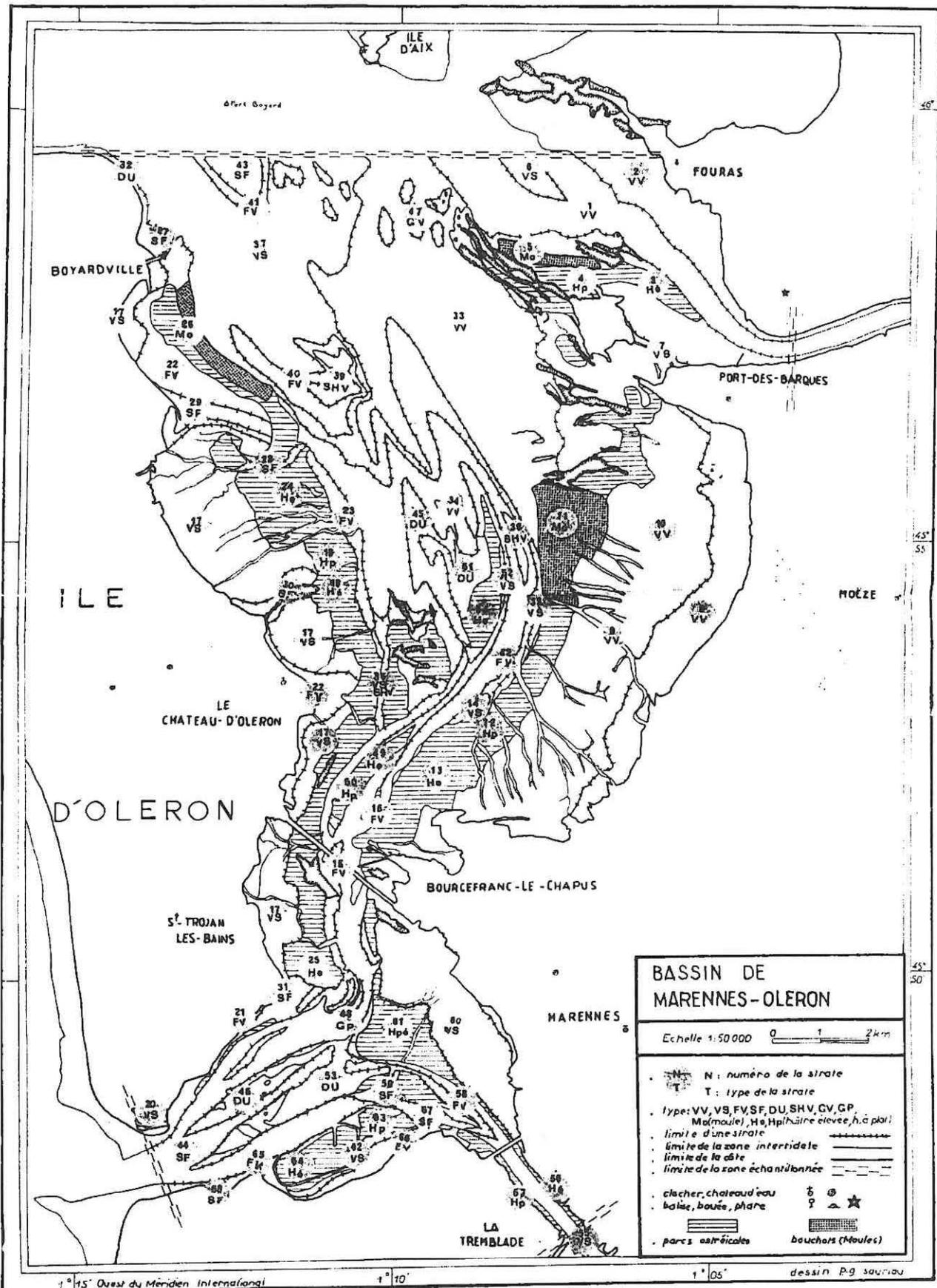


Figure 12 : Localisation des strates du plan de sondage utilisé pour l'étude-pilote du 2.12.83 au 22.01.84.

- **Superstrate 5** : Les bancs sableux du Nord (Lamouroux et Dagnas) et du Sud (Barat, Bri, Goélette) ne découvrent entièrement qu'aux grandes marées. En dehors des parcs ostréicoles, la faune des Mollusques est des plus réduites, *Spisula ovalis* et quelques *Mytilus edulis* ( $d = 2 \pm 1$ ;  $b = 0,1 \pm 0,2$ ). Le banc de Lamouroux, sables fins à sables dunaires, présente un cas particulier dans sa partie Est car un banc de *Crepidula fornicata* s'y est développé en abondance ( $d = 700 \pm 200$ ;  $b = 50 \pm 20$ ). Enfin, la présence de parcs ostréicoles (Barat, Dagnas) modifie la composition des sédiments superficiels : les espèces de sables dunaires comme *Spisula ovalis* ou de sables fins *Tellina tenuis*, *Tellina fabula* y sont supplantées par des espèces plus vasicoles *Nucula turgida*, *Corbula gibba* ou plus ubiquistes *Abra alba*, *Dentalium novemcostatum*, *Mytilus edulis*, *Ruditapes rhomboïdes* ou *Ruditapes pullastra* ( $d = 130 \pm 180$ ;  $b = 2 \pm 2$ ).

- **Superstrate 6** : la rivière Seudre présente un chenal vaseux apparemment "azoïque". Les chenaux sous l'influence de la Seudre sont respectivement plus vaseux (*Abra nitida*, *Corbula gibba* et *Macoma balthica* en faible densité) et plus sableux (*Tellina tenuis*  $d = 10 \pm 10$ ;  $b = 0,2 \pm 0,3$ ).

- **Superstrate 7** : Le peuplement à *Macoma balthica* domine aussi les estrans vaseux ou sablo-vaseux du Sud. Les espèces dominantes sont *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica*, *Abra tenuis* et localement en conditions saumâtres *Scrobicularia plana*. Les densités et biomasses sont de  $d = 260 \pm 400$ ;  $b = 10 \pm 30$  dont 75% pour *Cerastoderma edule*, 10% pour *Scrobicularia plana* et 10% pour *Mytilus edulis*. La malacofaune des parcs ostréicoles est moins diversifiée avec *Abra tenuis* et *Scrobicularia plana* ( $d = 20 \pm 10$ ;  $b = 0,5 \pm 0,2$ ). Les estrans de la côte de Ronce-les-Bains présentent la même caractéristique mais une très abondante population de *Cerastoderma edule* s'y développe ( $d = 760 \pm 1000$ ;  $b = 40 \pm 60$ ). Faure (1969) n'y fait pas référence car son effort d'échantillonnage était plus orienté vers l'Ouest de la plage de Ronce-les-Bains à proximité du pertuis de Maumusson (Embellie, Galon d'Or) avec *Tellina tenuis* et *Cerastoderma edule* en plus faibles densités ( $d = 100 \pm 80$ ;  $b = 10 \pm 40$ ).

### 2.3.5. OPTIMISATION DU PLAN D'ÉCHANTILLONNAGE

Le paramètre retenu pour l'optimisation est la biomasse totale de mollusques présente dans l'unité d'échantillonnage (biomasse en gramme de tissus secs décalcifiés). Une fois obtenue pour chacune des strates une estimation de la moyenne et de la variance de ce paramètre, il est possible de déterminer quelle est l'allocation de l'effort d'échantillonnage au sein de chacune de ces strates. De ce point de vue, le calcul de l'optimisation s'obtient en choisissant de maximiser la précision pour un coût total fixé (nombre total d'échantillons  $n$  fixé) ce qui revient à minimiser le coefficient de variation  $CV_{str}\%$  de l'estimation stratifiée finale (rapport de l'écart-type stratifié à la moyenne stratifiée). *A priori*,  $n$  pourra varier de 200 à 400 échantillons, chiffre compatible avec une dizaine de jours bateau et une dizaine de jours d'échantillonnage pédestre pour compléter dans les secteurs ostréicoles et/ou intertidaux. Un détail de l'optimisation est donné en Annexe 2.

Selon Cochran (1977) et après simplification on obtient  $CV_{str}\%$  :

$$CV_{str}\% = 100 * \sqrt{(\sum N_i^2 s_i^2 / n_i - \sum N_i s_i^2) / \sum (N_i y_i)} \quad \text{formule 1}$$

- Dans le cadre de l'allocation optimale, minimiser le coefficient de variation  $CV_{str}\%$  nécessite de remplacer la valeur de  $n_i$  par sa valeur optimisée. Avec  $n_i = n N_i s_i / \sum N_i s_i$ ,  $CV_{str}\%$  devient :

$$CV_{opt}\% = 100 * \sqrt{(\sum N_i s_i)^2 - n \sum N_i s_i^2} / \sqrt{n * \sum N_i y_i} \quad \text{formule 2}$$

avec  $n$  : effectif total de l'échantillon.

$N_i$  : nombre d'unité d'échantillonnage de la strate  $i$ .

$n_i$  : effectif de l'échantillon de la strate  $i$ .

$y_i$  : estimation de la densité moyenne de la strate  $i$ .

$s_i$  : estimation de l'écart type de la strate  $i$ .

- Il peut aussi être intéressant de comparer le coefficient de variation  $CV_{opt}\%$  obtenu par l'allocation optimale à celui qui serait obtenu par une allocation strictement proportionnelle soit  $CV_{prop}\%$ , ce qui revient au même de supposer que les variances intra-strates sont identiques.

Avec  $n_i = n N_i/N$ ,  $CV_{str}\%$  devient :

$$CV_{prop}\% = 100 \cdot \sqrt{(N-n) \cdot \sum N_i s_i^2 / \sqrt{n \cdot \sum N_i y_i}} \quad \text{formule 3}$$

Ces deux dernières formules représentent une fonction  $CV = f(1/n)$ . Cependant il est nécessaire de prendre en compte dans l'optimisation proportionnelle ou optimale la contrainte " $n_i$  supérieur ou égal à 2" de manière à pouvoir appliquer la formule de la variance d'échantillonnage. L'effectif total de l'échantillon est alors nécessairement supérieur à 136 avec 68 strates prédéfinies, la fonction  $CV = f(1/n)$  est alors tabulée pour l'intervalle  $[136, \infty[$  (Fig. 13).

Cette comparaison permet d'apprécier le gain de précision obtenu par la prise en compte de la variabilité intra-strate (les termes  $s_i$  dans l'allocation optimale). Le gain sur le coefficient de variation est faible puisque la différence est de 2,2% pour un échantillon de 370 stations ( $CV_{prop}=7,4\%$  et  $CV_{opt}=5,2\%$ ). Ceci revient à dire que les variances intra-strates sont globalement similaires ou que du moins les variances intra-strates des strates les plus étendues sont similaires (ce qui s'avère être effectivement le cas puisque ce sont essentiellement les strates contenant des populations denses de *Cerastoderma edule*, *Crepidula fornicata* et/ou *Mytilus edulis* qui s'avèrent être les plus hétérogènes mais aussi les moins étendues géographiquement).

Quoi qu'il en soit du gain de précision par rapport à l'allocation proportionnelle, le choix d'une stratégie d'allocation optimale avec un échantillon total ( $n$ ) voisin de 300 à 400 stations de prélèvement permettrait d'obtenir un coefficient de variation voisin de 7 à 5% soit une précision d'environ 15 à 10%. Il peut être remarqué aussi qu'un échantillon total constitué uniquement de deux stations par strate ( $n=136$ ) fournirait un estimateur stratifié final de biomasse organique sèche assez imprécis : la précision serait d'environ 60% ( $CV_{prop}=CV_{opt}=23\%$ ).

### Relation $CV\% = f(1/n)$

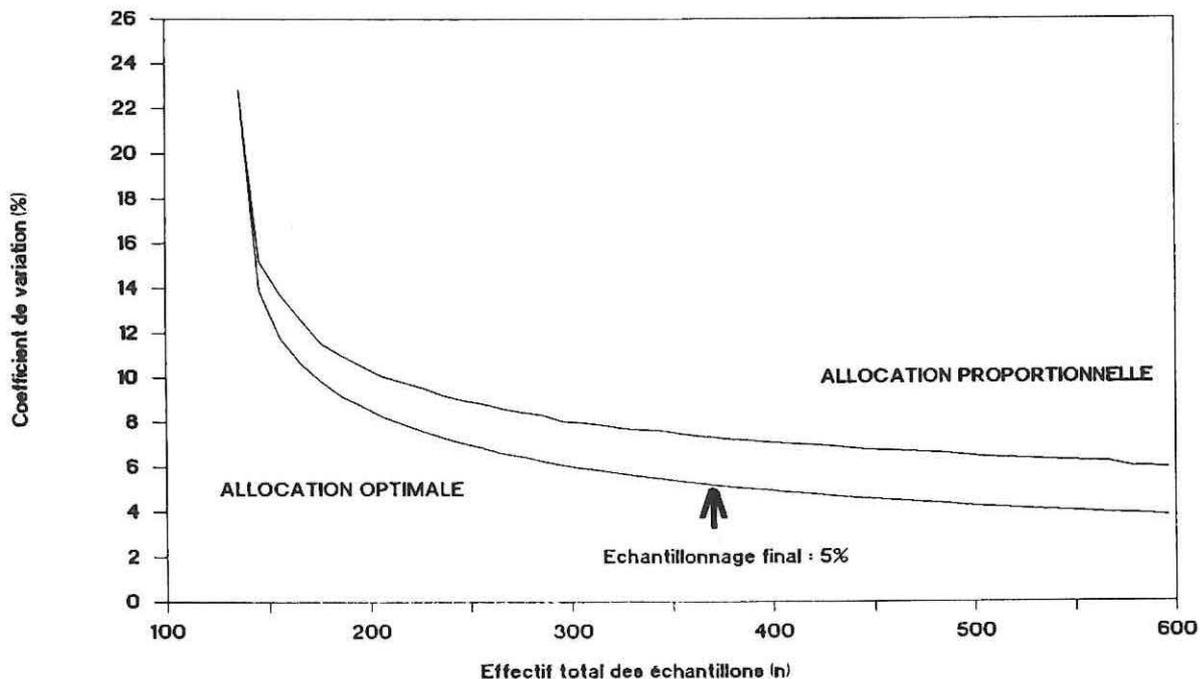


Figure 13 : Relation entre le coefficient de variation (CV%) et le nombre total d'échantillon (n) selon l'allocation proportionnelle et l'allocation optimale sous la contrainte " $n_i$  supérieur ou égal à 2".

Enfin, au vu des résultats de l'étude pilote, le plan adopté est un échantillonnage stratifié après une allocation optimale de l'effort d'échantillonnage intra-strate, cet échantillon intra-strate étant obtenu par un échantillonnage aléatoire par grappe comme défini par Cochran (1977) ou Scherrer (1983).

Le laps de temps nécessaire au dépouillement des échantillons de l'étude pilote et la disponibilité des moyens à la mer ont repoussé la période d'échantillonnage final du 10 mai 1984 au 22 juin 1984 (pour les tous derniers prélèvements intertidaux) dont 10 jours bateau réalisés en mai 1984 en périodes de vives eaux uniquement. Il est alors évident que le respect de la nature des estimateurs statistiques ne peut être réalisé totalement du fait du décalage temporel entre l'étude pilote et l'échantillonnage final :

- La population cible, c'est-à-dire l'ensemble des mollusques benthiques, possède sa propre dynamique d'évolution saisonnière. Lors de l'étude pilote réalisée en début de période hivernale les peuplements benthiques estuariens n'ont pas encore subi les perturbations climatiques hivernales alors que cela sera le cas lors de l'échantillonnage final. Au vu des variations saisonnières relevées chez différentes espèces estuariennes et présentées par exemple par Bachelet (1979, 1987), Le Bris (1988) ou Robineau (1986) il est vraisemblable que la variabilité du paramètre biomasse de tissus secs sera différente entre ces deux périodes mais que le sens de variation dépendra de l'espèce, de sa sensibilité aux perturbations climatiques hivernales et de son cycle saisonnier de reproduction et de croissance. La conséquence directe peut en être une augmentation de la variabilité intra-strate du paramètre de biomasse.

- L'évaluation de la surface réelle  $N_i$  d'une strate  $i$  est basée sur une configuration hivernale. Cette évaluation est biaisée et ce biais est non détectable.

- La réalisation concrète de l'échantillonnage final *in situ* pose la difficulté de la reconnaissance en temps réel de la nature granulométrique de l'échantillon : il s'agit ici de pouvoir distinguer des types sédimentaires proches comme par exemple les types VS et FV définis par Chassé *et al.*, (1978). Chassé (1972) propose une technique rapide de granulométrie hydraulique par comparaison avec des échantillons témoins. L'option choisie a été de sur-échantillonner certaines zones géographiques pour lesquelles la position des stations de prélèvement issue d'un tirage aléatoire intra-strate pouvait prêter à confusion du point de vue de leur appartenance à une strate sédimentaire ou à une autre. Le prélèvement réalisé appartenant forcément à une strate donnée (mais ceci est vérifié *a posteriori* par l'analyse granulométrique), il était préférable pour assurer la collecte d'un nombre  $n_i$  d'échantillons au moins égal à celui imposé par l'optimisation d'opérer de cette manière d'autant plus que le temps bateau était limité. Ceci aboutit donc à la réalisation de 370 stations de prélèvement avec certaines strates légèrement sur-échantillonnées comme indiqué dans l'annexe 2.

Cochran (1977) analyse d'ailleurs l'augmentation de la variance engendrée par une déviation au plan d'optimisation : pour un nombre total d'échantillons fixé, si la répartition inter-strates réelle des échantillons dévie de  $\pm 20$  à 30% de ce qu'elle devrait être par optimisation, l'augmentation de variance attendue varie de +4 à +9%.

L'annexe 2 montre que le sur-échantillonnage ne concerne que 17 strates sur 68 dont 11 strates avec en théorie 2 stations de prélèvement. Une estimation de l'augmentation de variance pour un échantillon total de 370 stations de prélèvements entre l'allocation optimale et allocation réellement effectuée mais en tenant compte de la contrainte " $n_i$  supérieur ou égal à 2" fournit un écart sur le coefficient de variation de +0,79% (6,01 au lieu de 5,22). L'écart est positif (perte de précision) ce qui apparaît logique dans la mesure où le sur-échantillonnage n'est pas dirigé vers les strates les plus hétérogènes et les plus étendues mais est effectué avec le souci de respecter la typologie des stations de prélèvement. Cet écart est cependant faible.

### **2.3.3. CORRECTION D'UN BIAIS SUR LA BIOMASSE FRAICHE**

La nécessité de pouvoir comparer les estimations de stocks des mollusques benthiques à celles effectuées simultanément sur les cheptels ostréicoles (Bacher *et al.*, 1986) impose l'emploi d'une mesure de biomasse fraîche *in toto*. Cette mesure peu précise n'est pas recommandée dans le cas des indices physiologiques (Lucas & Beninger, 1985) mais est facile d'emploi (Bodoy *et al.*, 1986) en particulier pour les mesures faites *in situ* lors de l'échantillonnage des stocks d'huîtres ou de moules.

Cette mesure est cependant inaccessible pour l'ensemble des mollusques benthiques mais l'est pour l'espèce *Cerastoderma edule* dont une population a été échantillonnée dans le but de déterminer les variations saisonnières de sa composition biochimique (voir le chapitre 3).

A l'aide des relations "taille-poids frais total" établies sur une large gamme de taille de *Cerastoderma edule* et en considérant les tailles et biomasses fraîches alcoolisées des individus de cette espèce obtenues lors de l'échantillonnage final, il est possible d'obtenir une estimation du biais introduit par la mesure des biomasses fraîches sur un mollusque formolé et conservé dans l'alcool : il suffit de comparer la mesure de la biomasse fraîche alcoolisée et l'estimation correspondante de la biomasse fraîche totale (Fig. 14). Le calcul du biais, rapport de deux variables aléatoires, s'est effectué selon la méthode de l'estimateur rapport (Cochran, 1977) et l'intervalle de confiance associé est construit après vérification de l'hypothèse de normalité (Fig. 14).

En moyenne, une sous-estimation de  $10 \pm 2\%$  apparaît entre la mesure de biomasse fraîche alcoolisée et la mesure de biomasse fraîche vivante *in toto*. Ce biais identifié sur l'espèce *Cerastoderma edule* est supposé, jusqu'à preuve du contraire, pouvoir être appliqué à l'ensemble de la malacofaune benthique. Il en sera donc tenu compte dans la présentation des résultats de biomasse fraîche qui seront corrigés de ce biais.

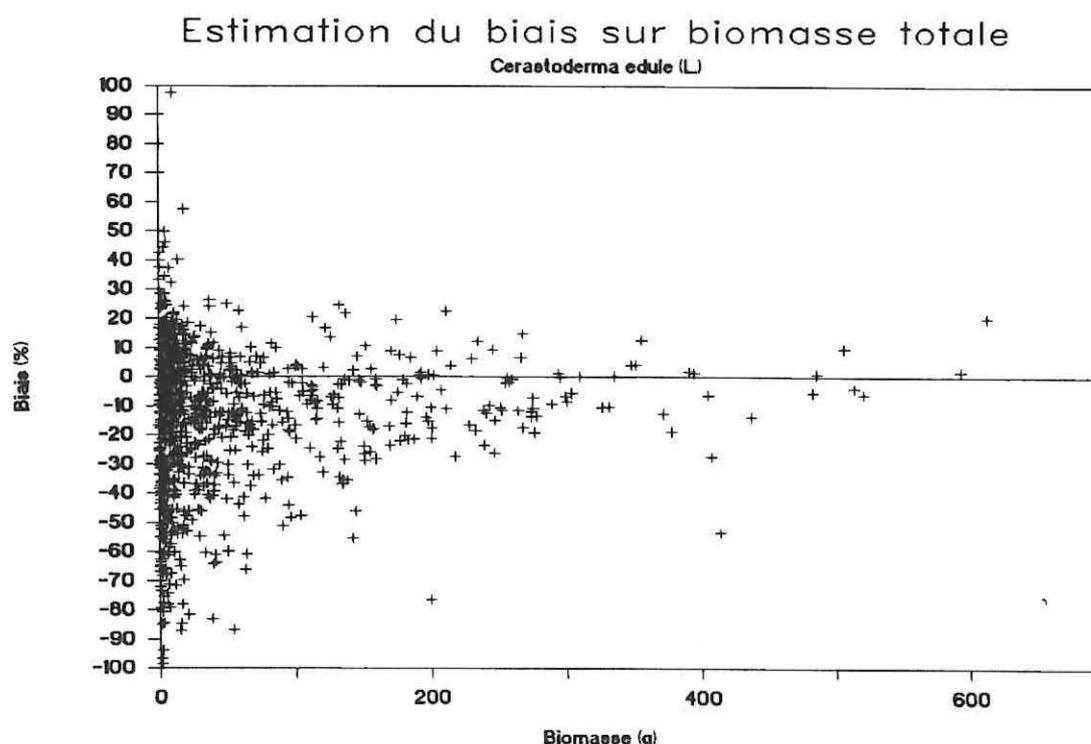


Figure 14 : Estimation du biais sur la mesure de la biomasse fraîche formolée et alcoolisée vis-à-vis de la mesure de la biomasse vivante *in toto* (données obtenues sur *Cerastoderma edule*).

### 3. RESULTATS ET DISCUSSION

#### 3.1. ESTIMATIONS DES STOCKS MALACOLOGIQUES

L'estimation des stocks réalisée du 10 mai au 22 juin 1984 comporte 370 stations de prélèvements réparties sur 68 strates (Fig. 15). En chaque station sont effectués deux prélèvements de 0,1 m<sup>2</sup> et ils constituent par sommation l'unité d'échantillonnage de 0,2 m<sup>2</sup>.

Les résultats de l'estimation des stocks sont de deux ordres selon qu'il a été tenu compte de la loi de distribution des données : dans le premier cas, les estimations sont faites sur les données brutes et l'hypothèse de normalité est supposée être respectée; dans le second cas la loi de distribution des données est approchée et une transformation leur est appliquée. Sont ainsi présentés les résultats pour les quatre principales espèces suspensivores compétitrices des huîtres (*Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Crepidula fornicata* et *Solen marginatus*), pour la principale espèce suspensivore-dépositivore (*Macoma balthica*) et l'espèce dépositivore la plus abondante (*Hydrobia ulvae*).

##### 3.1.1. ESTIMATIONS SUR DONNEES BRUTES

###### 3.1.1.1. Niveau de l'estimation globale

Du fait de l'emploi de deux engins de prélèvements (benne et quadrat) ayant chacun une efficacité différente et introduisant chacun des biais différents, l'analyse des résultats se doit de distinguer le type d'occupation du sol : les zones de culture (parcs ostréicoles et bouchots à moules) et les zones hors culture.

L'abondance globale des Mollusques benthiques non cultivés de substrats meubles oscille entre 129 et 203 milliards d'individus : la quasi totalité (90%) de ces Mollusques se répartit en dehors de la zone d'élevage (huîtres ou moules). Le stock total exprimé en "biomasse totale fraîche" est compris entre 12 700 et 19 200 tonnes pour un total de 15 900 tonnes. Exprimé en "biomasse de tissus secs sans cendre", ce stock total est estimé entre 660 et 1 100 tonnes pour un total de 870 tonnes. De même que pour les abondances, l'ensemble de la zone hors culture (estrans, chenaux et bassin subtidal) représente 75% de cette biomasse totale non cultivée alors que la zone des parcs ostréicoles n'en représente que 25%.

D'un point de vue méthodologique, il faut noter que le coefficient de variation (CV%) des estimations totales avoisine les 10-12% (Tab. 2). Cette valeur est plus élevée que celle prédite par l'optimisation (5-6% pour 370 stations) mais reste cependant dans le même ordre de grandeur. En revanche, les coefficients de variation des estimations intermédiaires (en fonction du type d'occupation du sol) sont beaucoup plus variables : ils dépassent 20 à 48 % pour les parcs à huîtres ou bouchots à moules. Le niveau de ces valeurs dépend du nombre de stations réalisées pour chaque type d'occupation du sol : 6 stations pour les bouchots, 64 pour les parcs à huîtres et 300 pour la zone hors culture (Tab. 2).

Ces données globales, ramenées à une valeur moyenne par unité de surface en km<sup>2</sup>, indiquent une densité moyenne de 921 millions d'individus km<sup>-2</sup> et une biomasse moyenne de 88 tonnes fraîches km<sup>-2</sup> ou de 4,8 tonnes sèches sans cendre km<sup>-2</sup>. Géographiquement et selon la disposition en 7 superstrates adoptées (Tab. 1 et Fig. 11), les valeurs moyennes par unité de surface en km<sup>2</sup> (Fig. 16) montrent qu'en densité, les zones intertidales (2, 3 et 7) et Charente (1) s'opposent à la partie centrale du bassin : bancs sableux (5) et bassin subtidal (4) ; en biomasse les zones intertidales sud de Marennes-Ronce (7) et d'Oléron (3) semblent les plus fertiles.

Ces valeurs moyennes multipliées par la surface de chaque superstrate, indiquent globalement que la vasière de l'Est (2) représente à elle seule plus de 55% de l'abondance totale, les secteurs intertidaux vasière de l'Est (2) et côte d'Oléron (3) réunis groupant 75% de l'abondance totale des Mollusques non cultivés du bassin. En biomasse, la zone intertidale (2, 3 et 7) représente près de 70 % de la biomasse totale et la zone Nord subtidale (4) sous influence océanique directe en représentant 25 %. Finalement se distinguent deux grands groupes, d'une part la zone intertidale dans son ensemble (2, 3, 5 et 7) siège des fortes abondances et biomasses et d'autre part la zone subtidale nord (4) moins fertile et les zones sous influences fluviales directes beaucoup plus pauvres comme l'estuaire de la Charente (1) voire azoïques comme dans l'embouchure de la Seudre (6).

ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

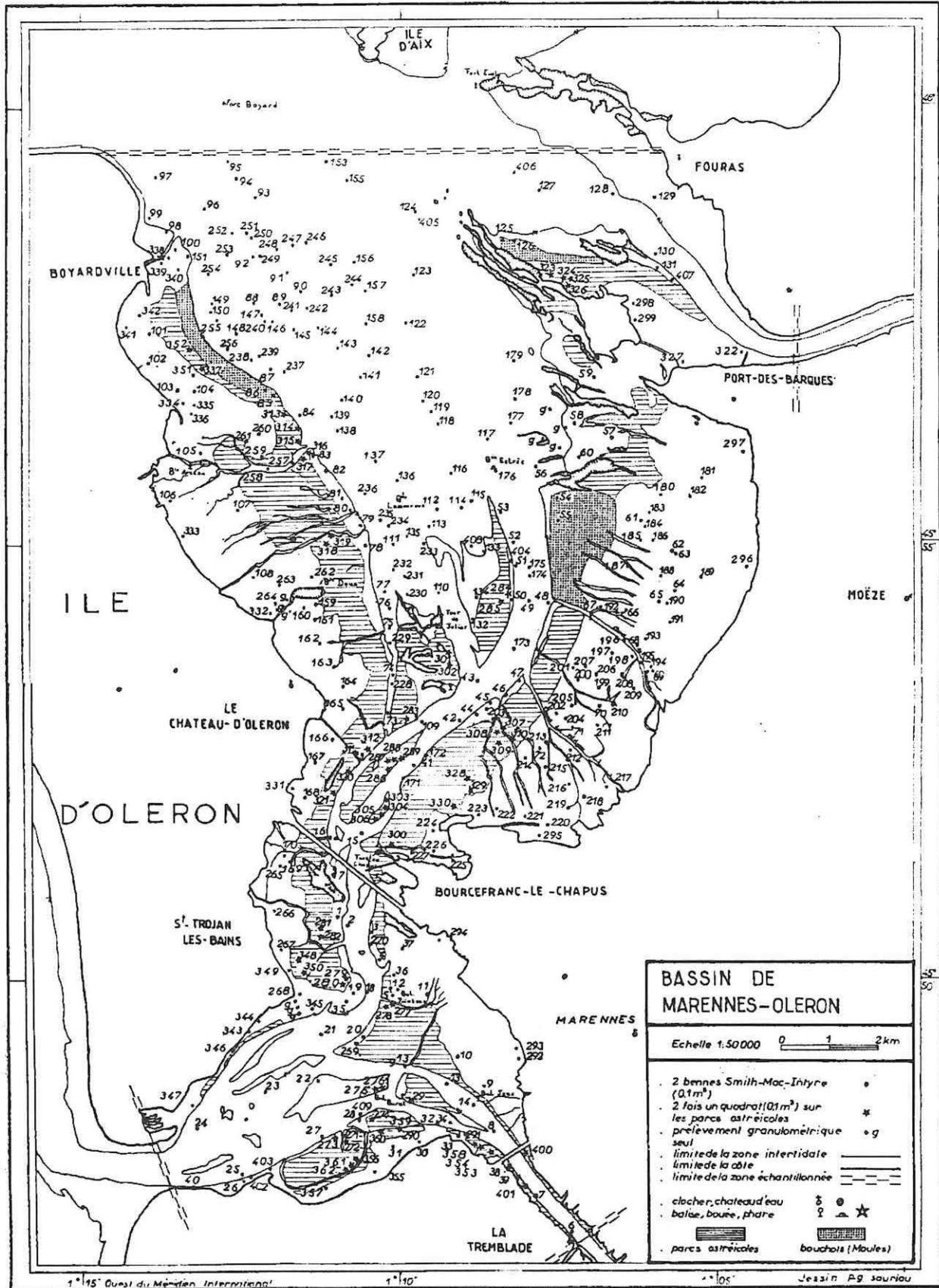


Figure 15 : Localisation géographique des 370 stations du plan d'échantillonnage final du 10.05.1984 au 22.06.1984.

ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

Tableau 2 : Estimations globales avec intervalle de confiance à 95% (approximation normale), coefficient de variation (CV%) et précision (Pr%) selon le type d'occupation du sol.

Type d'occupation du sol	Total et intervalle de confiance			CV%	Pr%
<b>Abondance (milliard)</b>					
Total	129,3	166,2	203,2	11	22
Parc moules	0,4	0,7	0,9	10	42
Parc huîtres	6,3	9,1	12	14	31
Sans parc	119,8	156,4	192,8	12	23
<b>Biomasse totale fraîche (tonne)</b>					
Total	12753	15942	19131	10	21
Parc moules	96	1126	2157	7	92
Parc huîtres	643	2839	5036	34	77
Sans parc	9336	11977	14618	116	22
<b>Biomasse de tissus secs sans cendre (tonne)</b>					
Total	666	875	1083	12	25
Parc moules	0	68	259	22	280
Parc huîtres	0	171	371	48	118
Sans parc	510	636	763	10	20

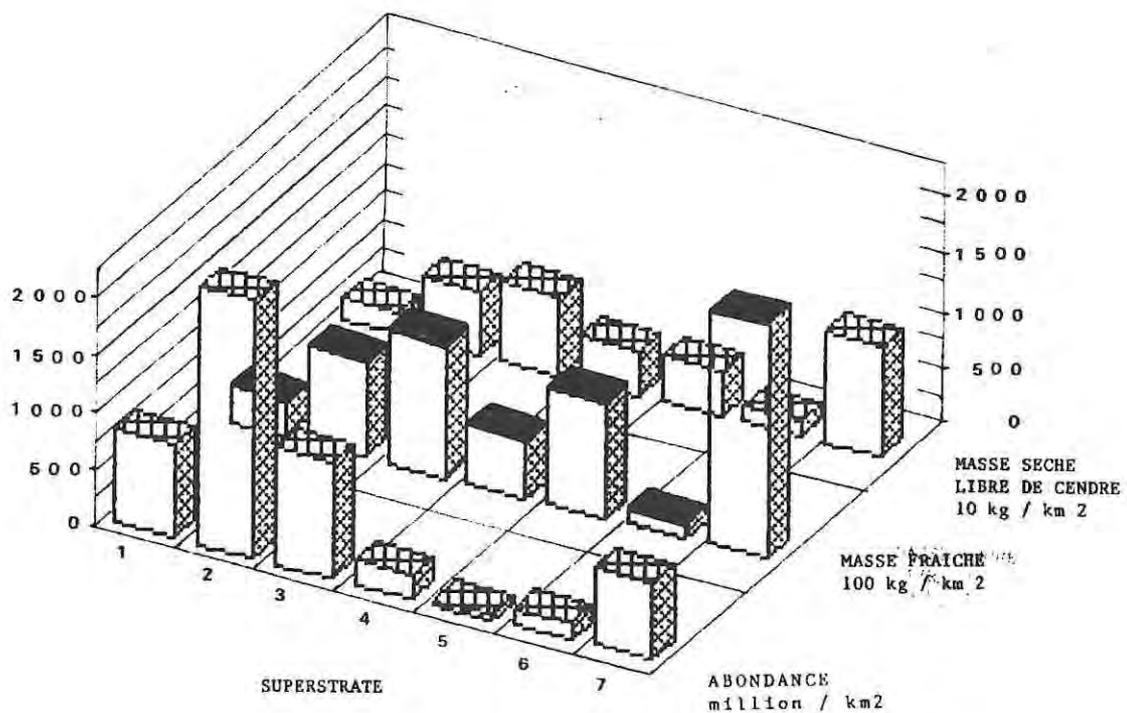


Figure 16 : Répartition des abondances et biomasses moyennes par Km<sup>2</sup> dans les 7 superstrates du plan d'échantillonnage.

### 3.1.1.2. Niveau des estimations spécifiques

A l'échelle du bassin, 60 espèces de Mollusques ont été recensées (Tab. 3). Sont présentées les 15 premières d'entre elles qui sont les plus abondantes ou prépondérantes en fonction de chaque estimateur (Fig. 17).

Ainsi, *Hydrobia ulvae* semble à l'échelle du bassin l'espèce la plus abondante (Fig. 17 A) soit  $129 \pm 37$  milliards d'individus, c'est-à-dire 3 à 4 fois plus que l'ensemble des autres espèces réunies. Viennent ensuite *Abra tenuis* ( $7,4 \pm 3,0$  milliards), *Mysella bidentata* ( $4,9 \pm 2,4$  milliards), *Macoma balthica* ( $4,8 \pm 1,1$  milliards), *Nucula turgida*, *Abra nitida* puis *Scrobicularia plana* et *Cerastoderma edule*.

En biomasse, l'ordination des espèces se modifie mais les rangs spécifiques sont presque indépendants de ces deux modes d'expression soit en "biomasse fraîche totale (tonne)" (Fig. 17 B) ou bien en "biomasse de tissus secs sans cendre (tonne)" (Fig. 17 C).

Les principales espèces sont pour les suspensivores :

*Cerastoderma edule* 5 000  $\pm$  2 400 t. frais et 200  $\pm$  100 t. sec

*Mytilus edulis* 2 900  $\pm$  1 900 t. frais et 200  $\pm$  190 t. sec

*Crepidula fornicata* 2 000  $\pm$  1 000 t. frais et 50  $\pm$  25 t. sec

*Solen marginatus* 900  $\pm$  700 t. frais et 90  $\pm$  65 t. sec

Pour les mixtes suspensivores-dépositives :

*Macoma balthica* 850  $\pm$  620 t. frais et 50  $\pm$  30 t. sec

Pour les dépositives :

*Hydrobia ulvae* 1 030  $\pm$  240 t. frais et 70  $\pm$  15 t. sec

Pour les carnivores :

*Hinia reticulata* 590  $\pm$  200 t. frais et 45  $\pm$  15 t. sec

L'ampleur des intervalles de confiance à 95 % par exemple pour les abondances doit être notée, ce qui induit pour certaines espèces une estimation allant du simple au double parfois quadruple. Il faut rappeler que l'échantillonnage a été conçu de manière à obtenir le maximum de précision non pas spécifiquement mais pour l'estimation de la biomasse totale des Mollusques non cultivés. Dans certains cas spécifiques, bien que le coefficient de variation global soit de l'ordre de 10 à 20%, l'intervalle de confiance varie du simple au double : cela provient de la formulation du degré de liberté où est introduite une pondération par la variance, la superficie et le nombre d'échantillons de chaque strate. Selon le poids donné à chacun de ces trois paramètres, l'estimation du degré de liberté pour une espèce pourra être parfois égal à 1 ou 2.

## ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

Tableau 3 : Liste des Mollusques, code et rang décroissant selon les estimations totales en abondance (AB), en biomasse fraîche totale (BF) et en biomasse sèche sans cendre (BSLC).

Espèce	Code espèce	Rang AB	Rang BF	Rang BSLC
<i>Abra alba</i>	ABRAALB	16	40	39
<i>Abra nitida</i>	ABRANIT	6	31	23
<i>Abra ovata</i>	ABRAOVA	50	56	57
<i>Abra tenuis</i>	ABRATEN	2	27	25
<i>Actaeon tornatilis</i>	ACTATOR	39	57	56
<i>Angulus tenuis</i>	ANGUTEN	17	23	24
<i>Anomia ephippium</i>	ANOMEPH	47	45	45
<i>Buccinum undatum</i>	BUCCUND	46	26	21
<i>Calyptrea chinensis</i>	CALYCHI	48	55	54
<i>Cerastoderma edule</i>	CERAEDU	8	1	2
<i>Chamelea striatula</i>	CHAMSTR	30	24	30
<i>Chlamys varia</i>	CHLAVAR	29	14	12
<i>Corbula gibba</i>	CORBGIB	9	13	14
<i>Crassostrea gigas</i>	CRASGIG	42	11	13
<i>Crepidula fornicata</i>	CREPFOR	14	3	6
<i>Cultellus pellucidus</i>	CULTPEL	51	50	52
<i>Cylichna cylindracea</i>	CYLCCYL	18	35	33
<i>Dentalium inaequicostatum</i>	DENTINA	12	15	19
<i>Dentalium vulgare</i>	DENTVUL	25	33	37
<i>Donax vittatus</i>	DONAVIT	44	47	51
<i>Dosinia lupinus</i>	DOSILUP	45	42	42
<i>Ensis siliqua</i>	ENSISIL	49	20	18
<i>Epitonium clathrus</i>	EPITCLA	40	48	49
<i>Fabulina fabuloides</i>	FABUFAB	26	38	38
<i>Gibbula umbilicalis</i>	GIBBUMB	55	44	43
<i>Haminea navicula</i>	HAMINAV	35	39	36
<i>Hinia incrassata</i>	HINIINC	24	28	29
<i>Hinia reticulata</i>	HINIRET	11	7	7
<i>Hydrobia ulvae</i>	HYDBULV	1	4	4
<i>Littorina littorea</i>	LITTLIT	27	25	31
<i>Lucinoma borealis</i>	LUCIBOR	41	37	40
<i>Lunatia catena</i>	LUNACAT	36	21	22
<i>Macoma balthica</i>	MACOBAL	4	6	5
<i>Mya arenaria</i>	MYA.ARE	59	29	27
<i>Myrtea spinifera</i>	MYRTSPI	53	53	55
<i>Mysella bidentata</i>	MYSEBID	3	32	28
<i>Mytilus edulis</i>	MYTIEDU	10	2	1
<i>Nucula nucleus</i>	NUCUNUC	37	36	35
<i>Nucula turgida</i>	NUCUTUR	5	12	10
<i>Ocenebra erinacea</i>	OCENERI	52	46	48
<i>Odostomia sp.</i>	ODOSSP1	57	60	60
<i>Onoba vitrea</i>	ONOBVIT	21	51	47
<i>Pandora inaequivalvis</i>	PANDINA	32	34	34
<i>Parvicardium exiguum</i>	PARVEXI	58	58	58
<i>Patella vulgata</i>	PATEVUL	56	54	53
<i>Pharus legumen</i>	PHARLEG	38	17	11
<i>Psammocola depressa</i>	PSAMDEP	54	43	44
<i>Psammophila magna</i>	PSAMMAG	60	59	59
<i>Retusa truncatula</i>	RETUTRU	15	41	41
<i>Scaphander lignarius</i>	SCAPLIG	43	52	46
<i>Scrobicularia plana</i>	SCROPLA	7	8	8
<i>Solen marginatus</i>	SOLNMAR	23	5	3
<i>Sphaerocardium paucicostatum</i>	SPHAPAU	31	19	17
<i>Spisula ovalis</i>	SPISOVA	22	30	32
<i>Spisula subtruncata</i>	SPISSUB	13	16	15
<i>Turbonilla elegantissima</i>	TURBELE	20	49	50
<i>Turritella communis</i>	TURRCOM	19	10	16
<i>Venerupis decussata</i>	VENEDec	28	9	9
<i>Venerupis pullastra</i>	VENEPUL	33	22	26
<i>Venus verrucosa</i>	VENUVER	34	18	20

ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

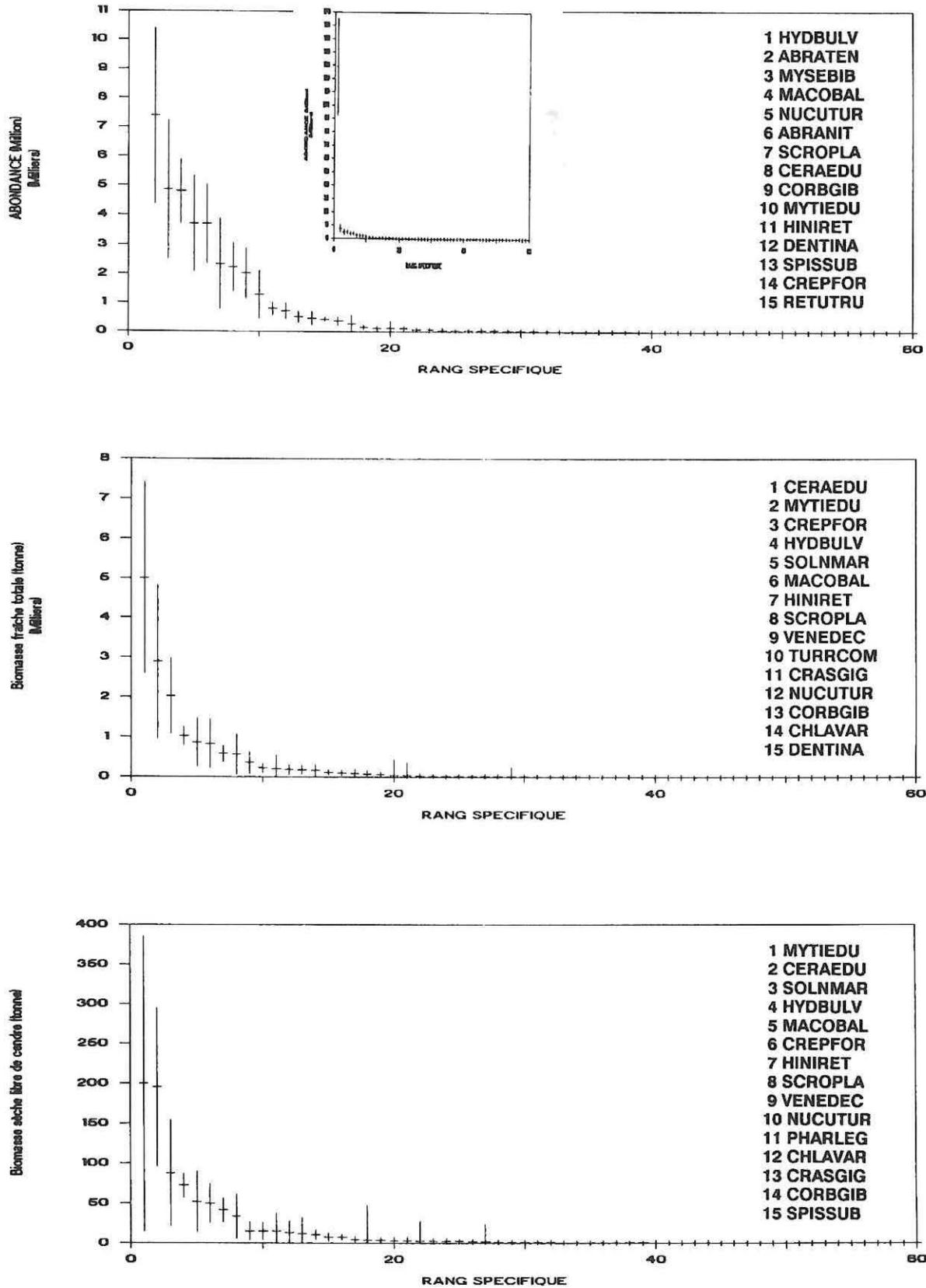


Figure 17 : Niveau du stock total des 60 espèces de mollusques du bassin de Marennes-Oléron (l'intervalle de confiance à 95 % est figuré et calculé sur les données brutes). Les rangs spécifiques sont indiqués dans le tableau 3.

3.1.2. ESTIMATIONS SUR DONNEES TRANSFORMEES

3.1.2.1. Relation moyenne-variance et loi de distribution

L'allure générale des relations moyenne-variance obtenues à partir des couples de valeurs spécifiques montre que le coefficient de la loi de Taylor est proche de 1,5 pour les abondances et proche de 1,8 pour les deux variables de biomasse (Fig. 18). Ceci aboutit à proposer comme exposant de la relation  $y = x^p$  (x donnée brute et y donnée transformée) une valeur de 0,2 pour les abondances et de 0,1 pour les biomasses, ce qui est très proche de la transformation logarithmique pour laquelle  $p=0$ .

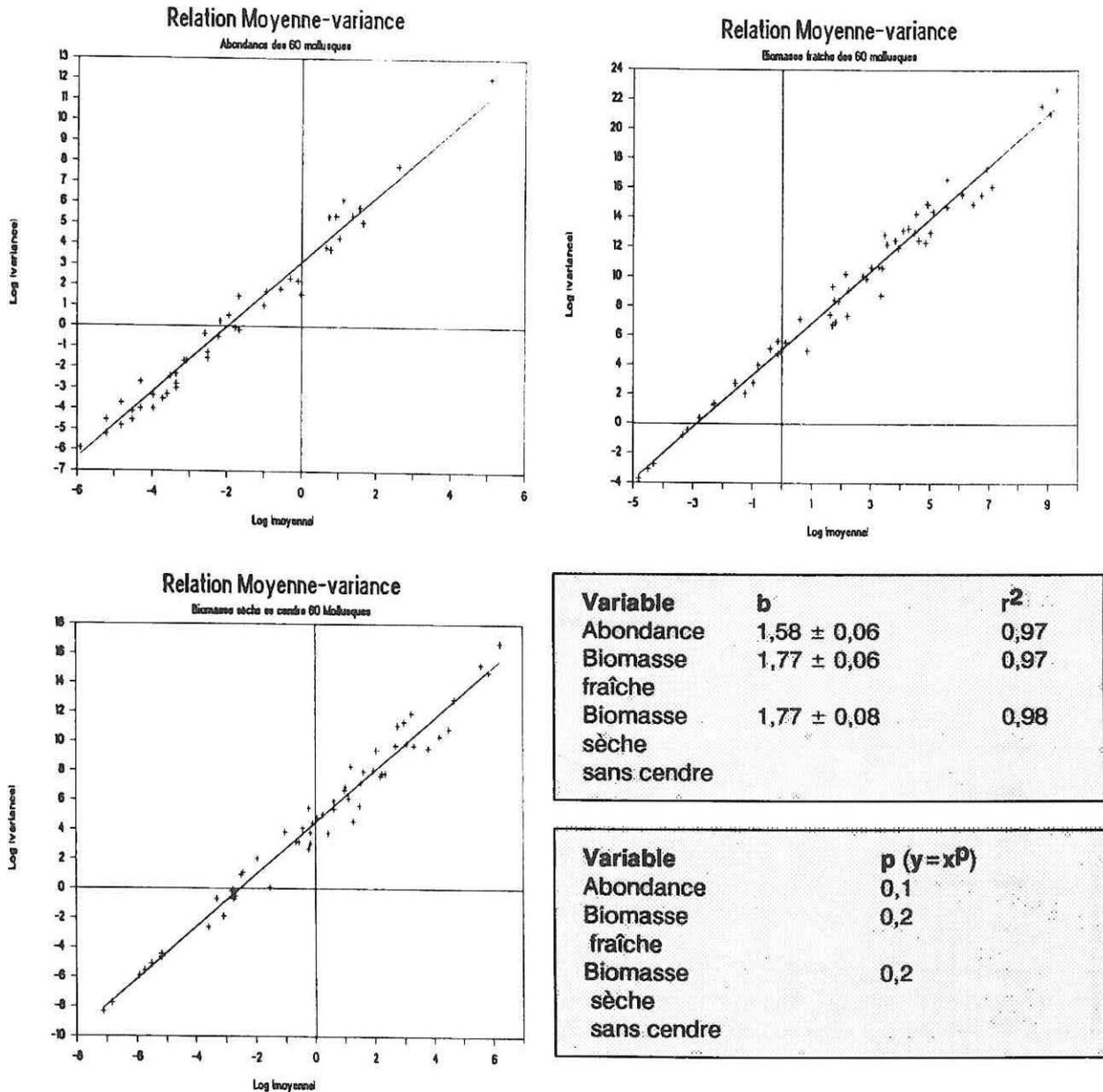


Figure 18 : Relation moyenne-variance pour les variables "abondance", "biomasse totale fraîche" et "biomasse de tissus secs sans cendre" en considérant les 60 espèces de mollusque.

L'utilisation d'une transformation logarithmique [ $\log_e(x+1)$ ] pour les deux variables de biomasse semble d'autant plus justifiée que les relations spécifiques moyenne-variance obtenues par bootstrap pour les biomasses totales fraîches (mg) des six espèces les plus abondantes (Fig. 19 et Tab. 4) montrent que l'exposant de la loi de Taylor prend une valeur non différente de 2 sauf pour *Solen*

*marginatus* et *Hydrobia ulvae*. Pour ces deux espèces une transformation  $y = x^{0,25}$  serait plus adaptée (sur chacune des figures spécifiques apparaissent les effectifs des 60 tirages du bootstrap, soient 10 tirages de 50, 100, 150, 200, 250 et 300 valeurs prises parmi les 370 valeurs possibles).

**Tableau 4 : Transformation de données sur la variable "biomasse totale fraîche" après détermination de la relation moyenne-variance.**

Espèce	Coefficient	r <sup>2</sup>	Transformation
<i>Cerastoderma edule</i>	1,81 ± 0,18	0,87	y = Log x
<i>Mytilus edulis</i>	1,98 ± 0,12	0,95	y = Log x
<i>Crepidula fornicata</i>	2,05 ± 0,10	0,97	y = Log x
<i>Solen marginatus</i>	1,48 ± 0,16	0,86	y = x <sup>0,25</sup>
<i>Macoma balthica</i>	1,74 ± 0,30	0,71	y = Log x
<i>Hydrobia ulvae</i>	1,58 ± 0,16	0,87	y = x <sup>0,25</sup>

L'observation des histogrammes des fréquences (Fig. 20) montre qu'avec les valeurs nulles, la loi de distribution de la variable "biomasse totale fraîche" appartient à la famille des lois binomiales négatives. Cependant, sans les valeurs nulles qui représentent selon les espèces de 60% pour *Macoma balthica* à 96% pour *Solen marginatus* des 370 valeurs et après transformation logarithmique des données, il apparaît de forts écarts à la loi normale : aucun test de  $\chi^2$  d'ajustement à la loi normale n'est validé.

Bien que le nombre d'observations non nulles soit relativement faible, il semble que les distributions de fréquence du logarithme des biomasses totales fraîches (mg) soient plurimodales, autrement dit avec plusieurs niveaux d'agrégation de la biomasse : par exemple pour *Cerastoderma edule* un premier niveau proche de 1 g, un second proche de 10 à 100 g et enfin un troisième niveau supérieur à 1000 g. Cette structuration de la variable biomasse est à rapprocher de la dispersion spatiale des espèces décrite par Reys (1971) ou par Bachelet (1987). Cet auteur analyse la dispersion des abondances de nombreuses espèces intertidales en relation avec leur éthologie alimentaire, les périodes de recrutement, les contraintes hydrodynamiques et montre alors l'existence à petites échelles spatiales d'une structure gigogne agrégative.

En définitive, l'analyse conjointe de la relation moyenne-variance et des lois de distribution spécifiques met en évidence :

- La nécessité de transformer les variables dont les lois de distribution s'apparentent aux lois binomiales négatives.

- La transformation logarithmique adoptée permet au moins de stabiliser les variances mais vraisemblablement pas aussi efficacement que la transformation 0,25 (pour *Solen marginatus* et *Hydrobia ulvae*) comme notée par Reys (1971) entre la transformation  $\log(x+0,5)$  et la transformation racine cubique. Cependant la transformation logarithmique ne valide aucunement la condition de normalité des données puisque celles-ci sont très éloignées d'une loi log-normale et semble peu adaptée pour les données avec beaucoup de valeurs nulles (Ibañez, 1971).

- Le niveau de la variance des données transformées (log) reste élevé, ceci en liaison vraisemblablement avec la structure agrégative emboîtée caractérisée ici à l'échelle spatiale du 0,2 m<sup>2</sup>. Les tracés simulés (non figurés) des deux transformations  $y = \log(x)$  et  $y = x^{0,25}$  montrent d'ailleurs que la stabilisation de la variance est d'autant moins bonne que la dispersion de la variable est grande (cas de *Hydrobia ulvae*). Ibañez (1971) met alors en évidence l'effet de telles hétérogénéités spécifiques lors d'analyse factorielle des données (A.F.C.) en regard de l'application uniforme de diverses transformations à l'ensemble d'un jeu de données plurispécifiques : les analyses sont perturbées par des espèces qui ont une variabilité trop différente des autres.

- En regard de la liaison efficacité des estimateurs directs-niveau de la variance des données transformées, la stratification devrait permettre en abaissant le niveau de cette variance d'augmenter cette efficacité. L'exemple de *Cerastoderma edule* pour lequel sont disponibles sur 3 strates (strates 10, 17 et 22) respectivement 31, 12 et 12 valeurs non nulles montre que (Fig. 21) même si les variances intra-strates sont plus faibles que la variance spécifique inter-strates, leur niveau reste similaire quelle que soit la variable utilisée (abondance, biomasse totale fraîche, biomasse sèche sans cendre). En revanche, le niveau des variances intra-strates pour le paramètre biomasse de tissus secs sans cendre étant le plus faible, cela indiquerait que l'efficacité des estimateurs directs pour ce paramètre serait la plus élevée.

ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

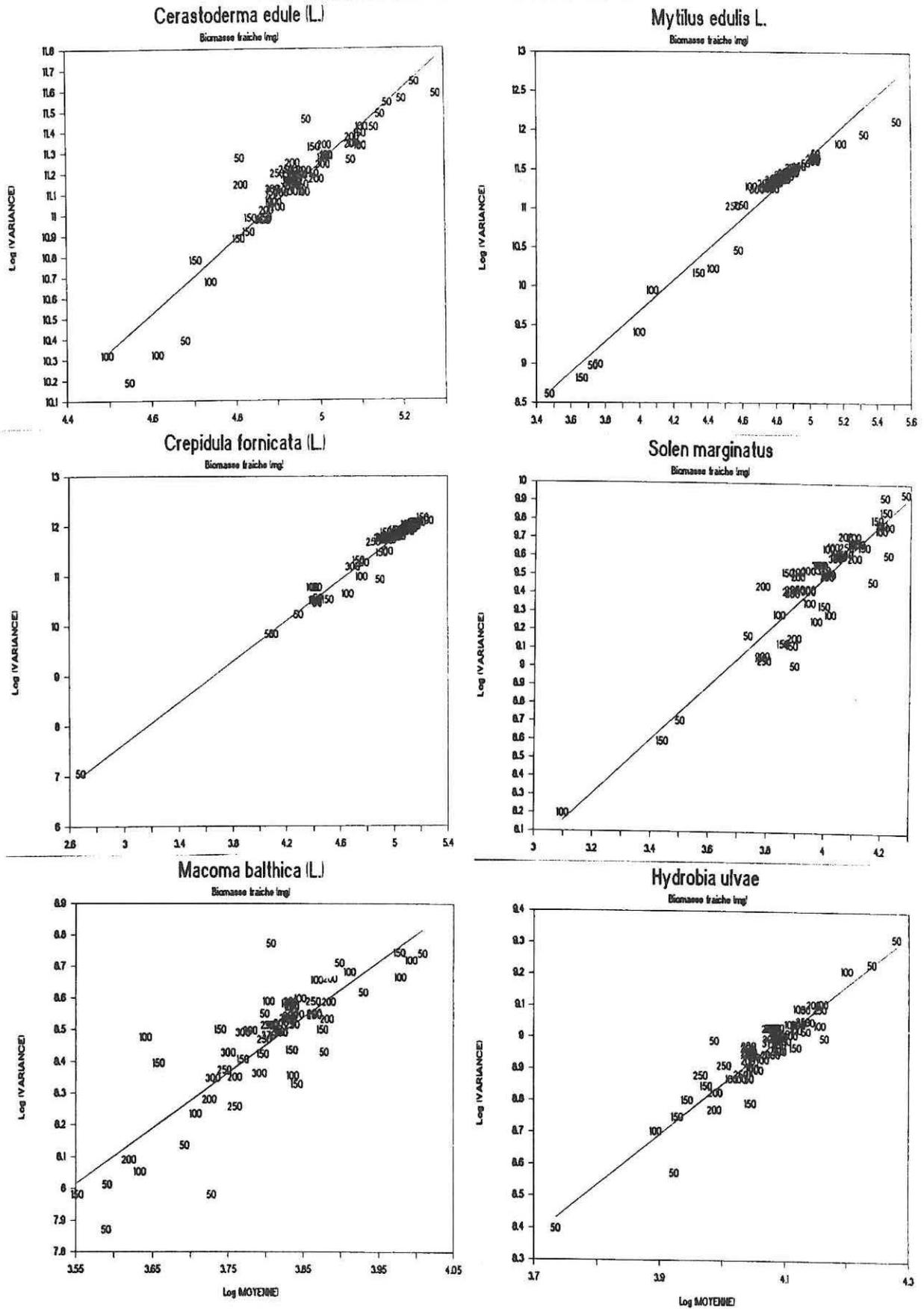


Figure 19 : Relation spécifique moyenne-variance selon le paramètre biomasse fraîche totale (mg) pour *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Crepidula fornicata*, *Solen marginatus*, *Macoma balthica* et *Hydrobia ulvae*. Le tableau 4 indique la transformation de données à appliquer.

## ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

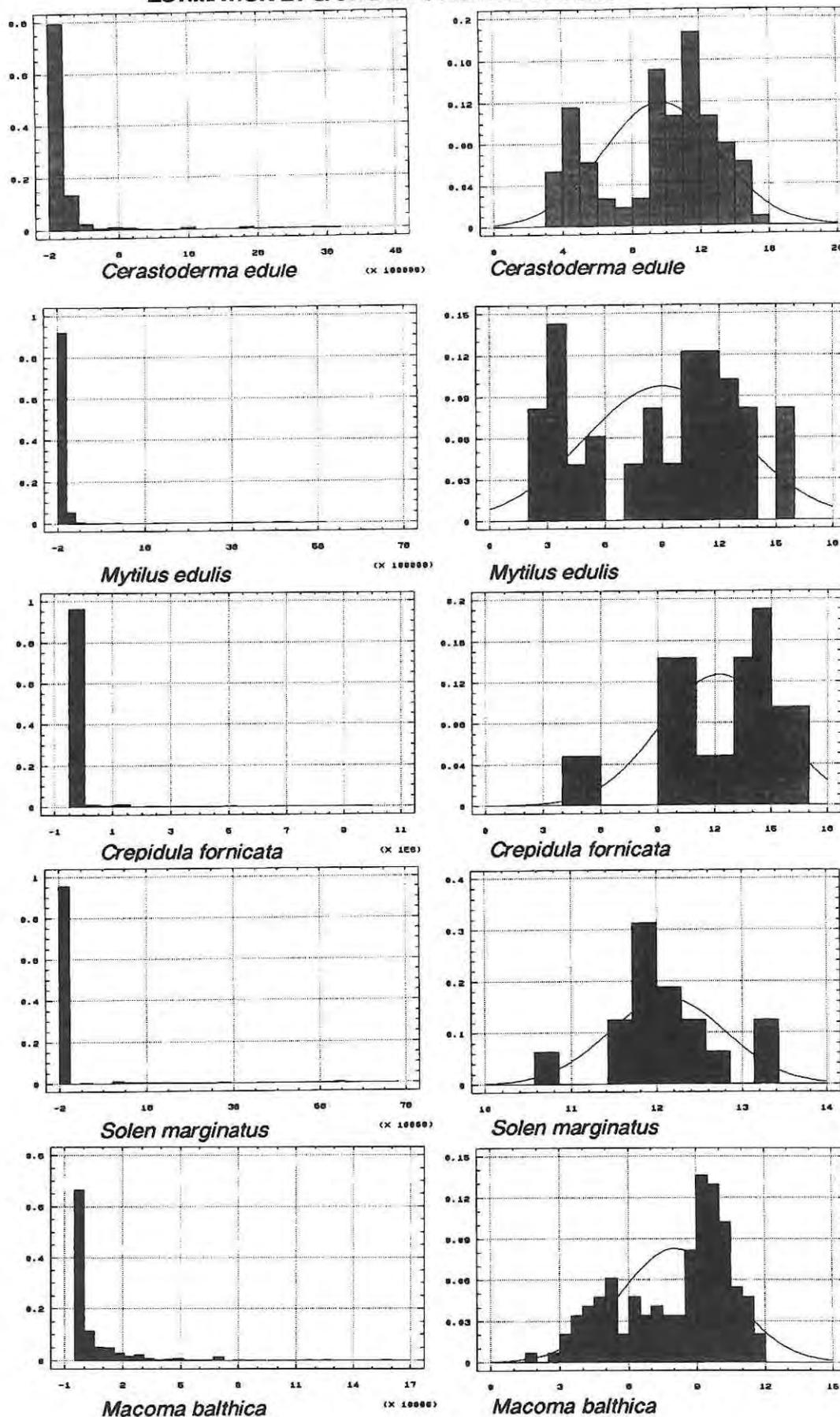


Figure 20 : Distribution de fréquence spécifique des biomasses fraîches totales (mg) avec les valeurs nulles (A) et sans les valeurs nulles après transformation logarithmique (B). Aucun test de  $\chi^2$  d'ajustement n'est significatif.

ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

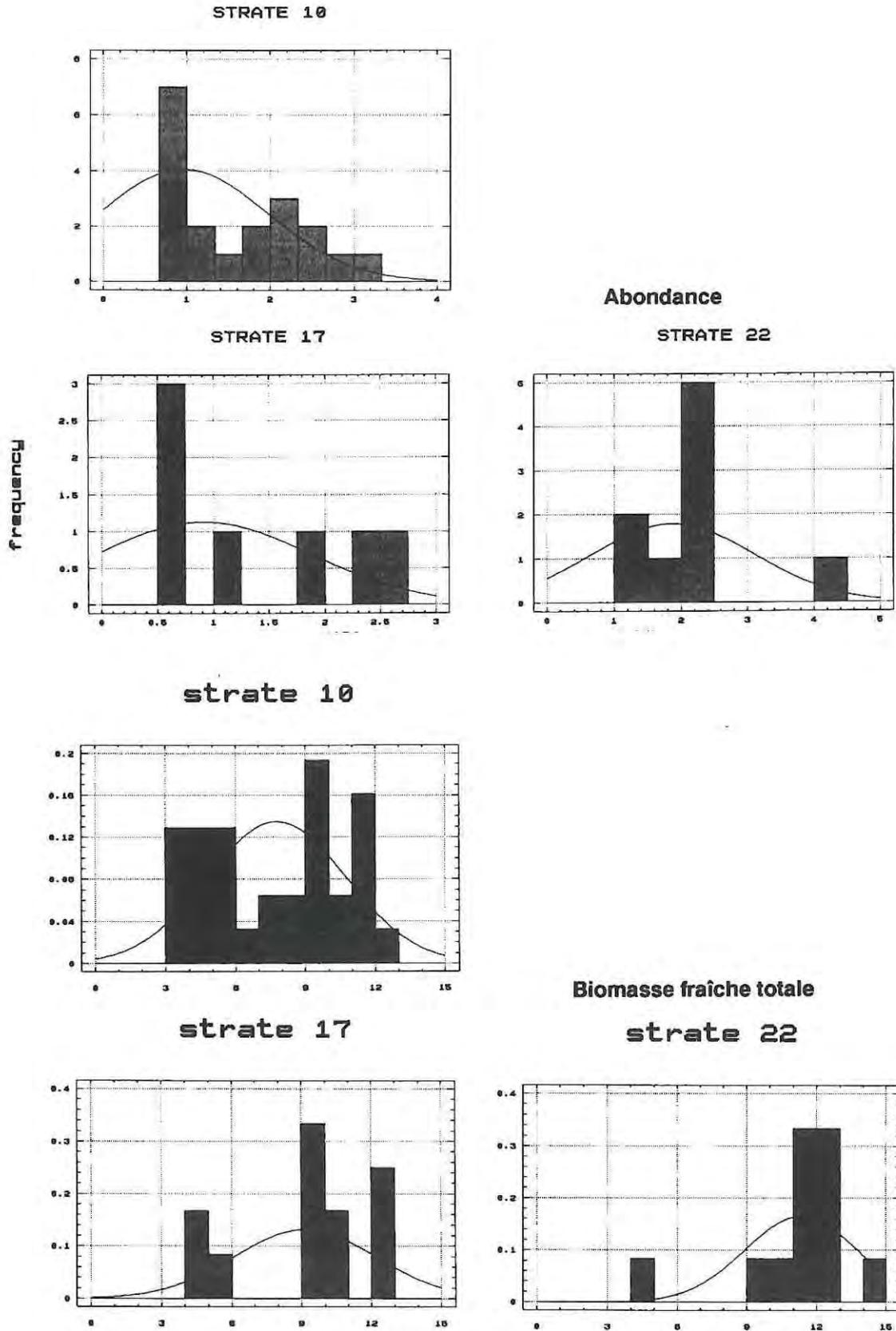


Figure 21 : Exemples de distributions de fréquences de valeurs non-nulles d'abondances et de biomasses fraîches totales (mg) après transformation logarithmique selon 3 strates (10, 17 et 22) pour *Cerastoderma edule*. L'ajustement à une loi normale est figuré, noter les écarts significatifs.

### 3.1.2.2. Niveau de l'estimation globale

L'approximation des distributions de fréquences des données brutes par la loi normale et les transformations de données adaptées aux approximations des lois lognormale et delta sont appliquées sur les données intra-strates. Les résultats totaux sont ensuite obtenus par sommation des résultats par strates (Tab. 5).

En abondance, les estimations globales sur données brutes (approximation normale) sont 2 fois plus faibles que celles obtenues par les deux autres transformations alors que le niveau des variances reste similaire. Pour le paramètre "biomasse totale fraîche", l'approximation lognormale fournit des estimations de 2 à 4 fois plus élevées et aussi moins précises que pour les deux autres transformations. En revanche, pour le paramètre "biomasse de tissus secs sans cendre" les estimations sont similaires, l'approximation par une loi delta fournissant l'estimation la plus précise. La meilleure efficacité des estimateurs directs (approximation normale) obtenue dans ce cas est à relier à un niveau des variances beaucoup plus faible que pour les deux autres paramètres.

**Tableau 5 : Estimation globale (toutes espèces de la malacofaune), écart type (Ec. type) et coefficient de variation (CV%) selon les approximations loi normale, loi lognormale et loi delta.**

Approxim.	Espèces	Total	Ec. Type	CV%
<b>Abondance (milliard)</b>				
Normale	Toutes	166,2	18,0	11,8
Lognormale	Toutes	364,0	16,1	4,4
Delta	Toutes	312,2	14,7	4,7
<b>Biomasse totale fraîche (tonne)</b>				
Normale	Toutes	15942	1599	10,0
Lognormale	Toutes	70287	10238	14,6
Delta	Toutes	31092	3702	11,9
<b>Biomasse sèche sans cendre (tonne)</b>				
Normale	Toutes	875	104	11,9
Lognormale	Toutes	1164	78	6,7
Delta	Toutes	815	43	5,3

### 3.1.2.3. Niveau des estimations spécifiques

Les estimations spécifiques permettent de préciser l'origine des écarts précédemment observés (Tab. 6).

En abondance, ces écarts sont directement imputables à l'espèce *Hydrobia ulvae* qui représente de 80 à 90% de l'abondance globale. Pour les autres espèces, les transformations de données nécessaires aux approximations par les lois lognormale et delta minorent les variances et dans une moindre mesure les estimations totales mais ces dernières restent dans le même ordre de grandeur que l'estimation sur les données brutes : les coefficients de variations sont alors de 2 à 5 fois plus faibles sauf pour *Cerastoderma edule*.

La comparaison des résultats pour le paramètre "biomasse totale fraîche" est plus difficile : la transformation logarithme majore fortement les estimations brutes d'un facteur 2 à 10 selon les espèces alors que pour l'approximation par la loi delta tous les cas de figure se présentent (minoration, majoration et égalité des estimations du fait de la valeur des écarts types). Sauf exception pour *Crepidula fornicata*, les estimations sur les données transformées sont plus précises.

Les résultats selon le paramètre "biomasse de tissus secs sans cendre" sont beaucoup plus homogènes sauf pour l'espèce *Hydrobia ulvae*. Au vu des valeurs des écarts types, les estimations sur données brutes et sur données transformées sont globalement identiques. En particulier, la relativement bonne efficacité des estimateurs directs vis-à-vis des estimateurs de la loi delta comme indiqué par Pennington (1986) est à mettre en liaison avec le faible niveau des variances ici obtenues (qui découlent des faibles variances intra-strates). Ceci est d'autant plus net par rapport au paramètre

ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

"biomasse totale fraîche" qui fournit des variances spécifiques intra-strate 100 à 1500 fois plus fortes et donc des estimateurs directs moins efficaces.

**Tableau 6 : Estimations spécifiques, écart type (Ec. type) et coefficient de variation (CV%) selon les approximations par loi normale, loi lognormale et loi delta.**

<b>Abondance (million)</b>				
Approxim.	Espèce	Total	Ec. Type	CV%
Normale	CERAEDU	2233	401	17,9
Lognormale		2060	213	10,3
Delta		1627	205	12,6
Normale	MYTIEDU	1299	410	31,6
Lognormale		879	54	6,1
Delta		662	42	6,3
Normale	CREPFOR	471	123	26,1
Lognormale		374	37	9,9
Delta		350	37	10,7
Normale	SOLNMAR	67,3	26,2	38,9
Lognormale		57,2	4,3	7,5
Delta		57,2	6,8	11,9
Normale	MACOBAL	4825	523	10,9
Lognormale		5382	287	5,3
Delta		5039	265	5,3
Normale	HYDBULV	128940	17850	13,8
Lognormale		326011	16071	4,9
Delta		281321	14661	5,2

**Tableau 6 (suite) : Estimations spécifiques, écart type (Ec. type) et coefficient de variation (CV%) selon les approximations par la loi normale, la loi lognormale et la loi delta.**

<b>Biomasse totale fraîche (tonne)</b>				
Approxim.	Espèce	Total	Ec. Type	CV%
Normale	CERAEDU	5006	1096	21,9
Lognormale		25184	5196	20,6
Delta		7565	1090	14,4
Normale	MYTIEDU	2887	939	32,5
Lognormale		2903	405	13,9
Delta		1355	92	6,8
Normale	CREPFOR	2025	476	23,5
Lognormale		20774	8751	42,1
Delta		9028	3486	38,6
Normale	SOLNMAR	862	300	34,8
Lognormale		1307	289	22,1
Delta		377	70	18,5

## ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

Normale	MACOBAL	834	144	17,3
Lognormale		3064	397	13,0
Delta		2476	245	10,0
Normale	HYDBULV	1030	119	11,6
Lognormale		6827	441	6,5
Delta		5654	390	6,9

Tableau 6 (suite) : Estimations spécifiques, écart type (Ec. type) et coefficient de variation (CV%) selon les approximations par la loi normale, la loi lognormale et la loi delta.

Biomasse des tissus secs sans cendre (tonne)				
Approxim.	Espèce	Total	Ec. Type	CV%
Normale	CERAEDU	196	45	22,9
Lognormale		338	57	16,8
Delta		187	28	15,2
Normale	MYTIEDU	200	83	41,6
Lognormale		137	19	14,1
Delta		80	11	13,9
Normale	CREPFOR	50	12	24,2
Lognormale		124	44	35,5
Delta		80	24	29,9
Normale	SOLNMAR	88	32	36,7
Lognormale		73	15	20,5
Delta		42	8	19,2
Normale	MACOBAL	52	9	17,2
Lognormale		89	9	9,7
Delta		85	8	8,8
Normale	HYDBULV	72	8	10,5
Lognormale		183	9	4,8
Delta		168	9	5,2

### 3.2. CARTOGRAPHIE DES STOCKS MALACOLOGIQUES

#### 3.2.1. PROTOCOLE STRATIFIE

Les principaux Mollusques du bassin, selon le critère "biomasse de tissus secs sans cendre" sont les suspensivores *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Crepidula fornicata* et *Solen marginatus* puis les suspensivores-dépositives *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*. En effet, le terme "compétiteur trophique" fait référence au groupe d'espèces possédant une éthologie alimentaire similaire à celle de l'huître cultivée *Crassostrea gigas*, c'est à dire les suspensivores. Il est cependant nécessaire d'étendre ce terme à l'ensemble des espèces dont le régime alimentaire est mixte, suspensivores-dépositives. Ces espèces sont principalement *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana* qui du fait de leur abondance dans les milieux intertidaux charentais représentent un potentiel de compétition trophique non-négligeable pour les huîtres.

Les résultats concernant ces 6 espèces (13 autres espèces sont présentées en annexe 3) sont exprimés sous trois formes :

- La répartition géographique des espèces se réfère à des cartes d'abondance et de biomasse de tissus secs sans cendre rapportées à une surface de 1 m<sup>2</sup>.
- La dispersion de ces densités (numériques et pondérales) selon un double gradient édapho-climatique se réfère à un second type de diagramme qui les relie, d'une part aux types édaphiques

définis par Chassé & Glémarec (1976) et, d'autre part, aux niveaux bathymétriques ou hypsométriques. Ces derniers sont définis par la cote marine dont la référence s'établit par rapport au niveau des plus basses mers de vives eaux. Les types édaphiques sont appréhendés par le biais du taux de pélites (particules dont la taille est inférieure à 63  $\mu\text{m}$ ).

- Les structures démographiques sont basées sur la mesure de la plus grande dimension de la coquille (longueur). Ces structures démographiques sont pondérées par la surface réelle des zones géographiques (superstrates de 1 à 7) et exprimées pour 1000 individus. Cette pondération permet de rendre compte de la structure démographique totale d'une espèce dans l'ensemble du bassin de Marennes-Oléron.

### 3.2.1.1. *Cerastoderma edule*

La plupart des estrans du bassin de Marennes-Oléron abrite la communauté à *Macoma balthica* (Thorson, 1957). Dans cette communauté, le faciès à *Cerastoderma edule* domine notamment sur la côte Est d'Oléron, de Boyardville au Château d'Oléron, ainsi que sur les estrans du Sud du bassin, Marennes et Ronces-les-bains (Fig. 22 A, B). Certaines des populations de "Sourdons" sont situées dans des herbiers intertidaux à *Zostera noltii* (Château d'Oléron ou Ronces-les-Bains où la densité des plants de zostère a régressé entre 1985 et 1989).

Les densités et les biomasses moyennes de *Cerastoderma edule* sont de  $65 \pm 240$  ind.  $\text{m}^{-2}$  et de  $6 \pm 26$  g  $\text{m}^{-2}$  (Fig. 22 C, D) pour des maxima de 825 ind.  $\text{m}^{-2}$  et 82 g  $\text{m}^{-2}$ . La position hypsométrique de *C. edule* se situe entre 0 et +4 m cote marine. C'est une espèce ubiquiste se répartissant depuis les sables fins SF (0 à 5% de pélites) jusqu'aux vases sableuses VS (40 à 85% de pélites) (Fig. 22 C, D).

L'analyse des structures démographiques (Fig. 22 E) indique que les populations de *C. edule* situées dans les sédiments sableux sont composées d'au moins 4 groupes d'âge : à Marennes (7) et sur la côte d'Oléron (3) les juvéniles ou G0 de taille inférieure à 5 mm sont déjà présents en mai 1984, les individus âgés d'une année ou G1 font entre 10 et 22 mm, les G2 entre 22-28 mm et les individus âgés de plus de 3 années ou G3<sup>+</sup> ont une taille supérieure à 28 mm. A *contrario*, l'analyse de la structure démographique de la population de la vasière de l'Est (2), appuyée par l'examen des stries d'arrêt de croissance des coquilles montre une moins bonne croissance dans ce type de sédiment vaseux : les G0 de tailles inférieures à 9 mm puis les G1 entre 10-15 mm et les G2 entre 17-24 mm. De plus des niveaux de densités beaucoup plus faibles accompagnent ces baisses de performances de croissance. Enfin, seuls quelques juvéniles de 1 à 3 mm apparaissent dans les deux zones estuariennes de Charente (1) et de Seudre (6).

### 3.2.1.2. *Mytilus edulis*

La moule *Mytilus edulis* est cultivée sur bouchots dans le bassin de Marennes-Oléron : bouchots de St-Froult à l'Est, bouchots de Charente à l'embouchure de la Charente et bouchots de Boyardville sur la Côte Nord-Est d'Oléron (Boromthanasarat, 1986 et Boromthanasarat & Deslous-Paoli, 1988). Cependant, *Mytilus edulis* se caractérise par une très forte variabilité de ses recrutements annuels (Boromthanasarat *et al.*, 1987). Ceux-ci sont parfois, comme au cours du printemps-été 1981, exceptionnellement massifs (Massé & Lagardère, 1981) et donnent lieu à un développement général de nombreuses moulières naturelles. Les mesures de régulation adoptées par les ostréiculteurs sont alors variables selon le stade de développement de l'espèce : éradication du naissain de moule fixé sur les structures ostréicoles par brûlage et pêche active des stades adultes de taille marchande fixés en bancs compacts sur tout substrat coquillier ou rocheux des zones intertidales. Ces bancs compacts apparaissent au printemps 1984 localisés principalement au centre du bassin (Fig. 23 A, B).

Les niveaux de densité et de biomasse de *Mytilus edulis* sont très variables : moyennes  $115 \pm 280$  ind.  $\text{m}^{-2}$  et  $20 \pm 55$  g  $\text{m}^{-2}$ , maxima de 1100 ind.  $\text{m}^{-2}$  et 250 g  $\text{m}^{-2}$  soit 2,8 kg total frais  $\text{m}^{-2}$ . Deux cas particuliers sont à noter :

- Les bouchots de St-Froult à l'Est où des grappes de moules se détachent des bouchots et tombent dans des vases pures à *Abra nitida*, *Nucula turgida*, *Sternaspis scutata*. Ce sont les deux points maximaux situés dans les vases pures (Fig. 23 C, D). Ces moules ne sont pas récupérées par les mytiliculteurs.

- Les moules des gisements naturels qui se développent en grappes sur des supports intertidaux. Ces moules de gisements naturels seront dans leur quasi totalité ramassées par les pêcheurs à pieds. Les deux points maximaux (Fig. 23 C, D) situés dans des sédiments de sables fins SF proviennent du centre du bassin (Banc de Martin et Rocher de la Mortanne).

ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

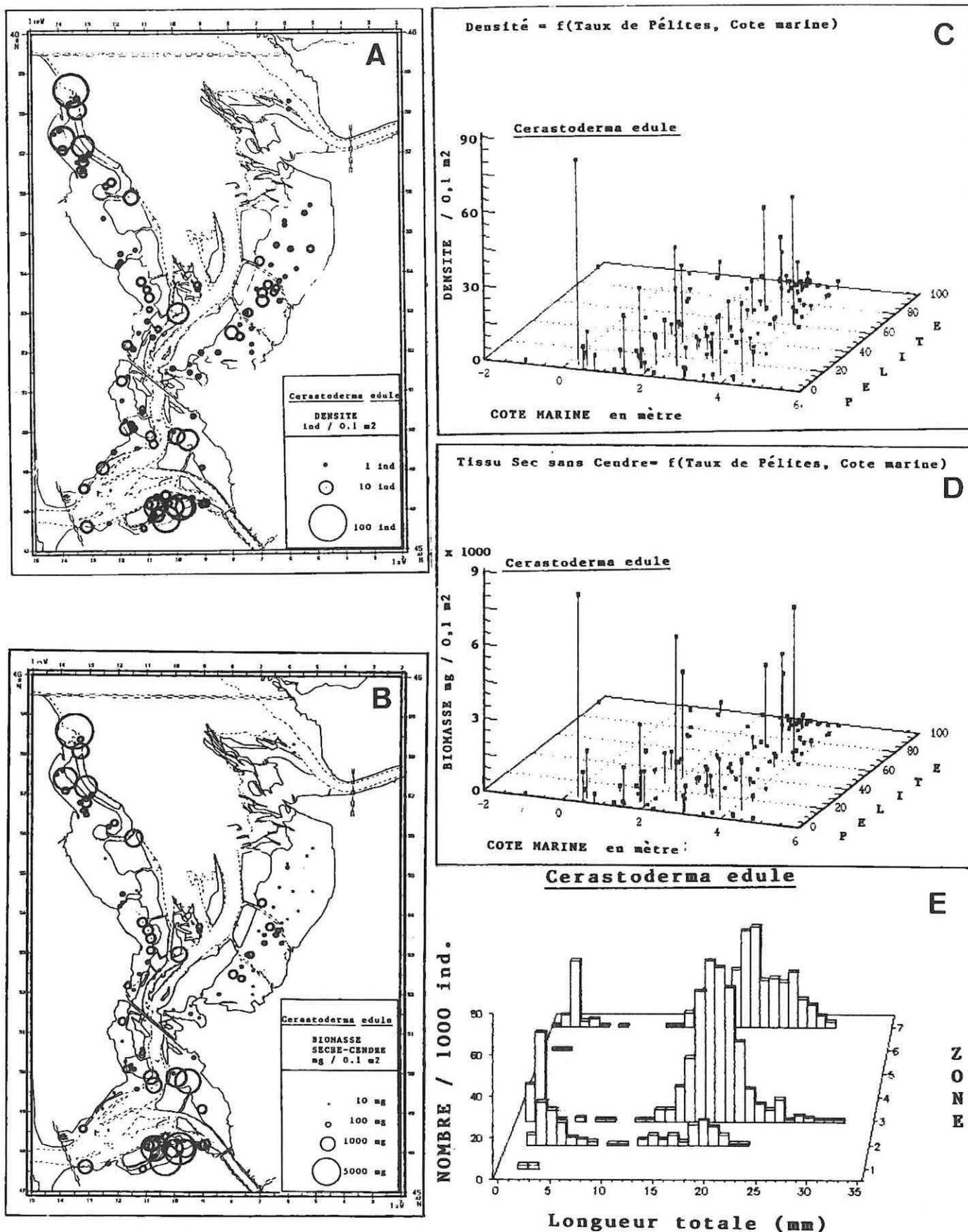


Figure 22 : Répartition géographique des densités (A) et biomasses (B), dispersion édapho-climatique des densités (C) et biomasses (D) et structure démographique (E) de *Cerastoderma edule* dans le bassin de Marennes-Oléron.

ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

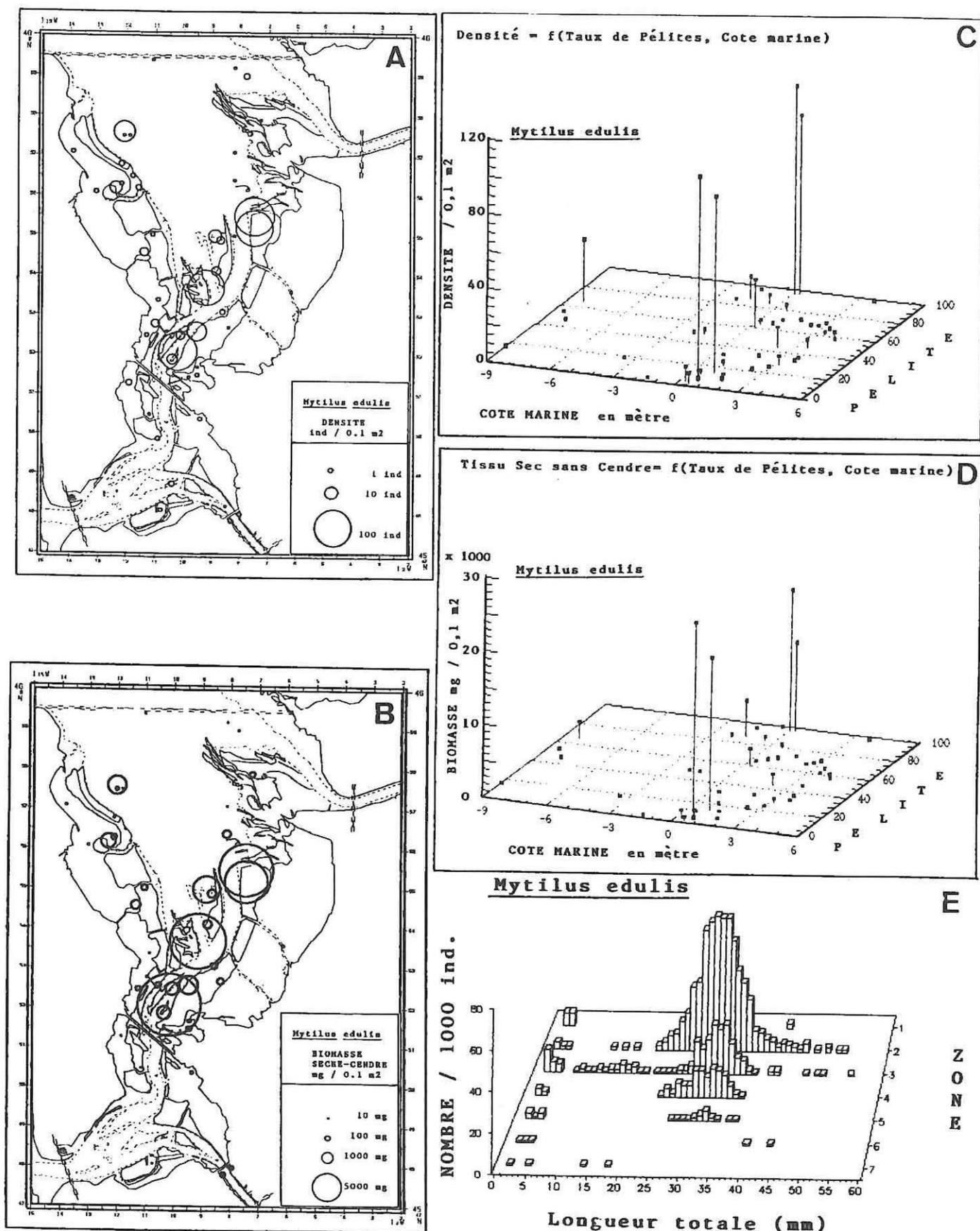


Figure 23 : Répartition géographique des densités (A) et biomasses (B), dispersion édapho-climatique des densités (C) et biomasses (D) et structure démographique (E) de *Mytilus edulis* dans le bassin de Marennes-Oléon.

L'analyse des structures démographiques dégage aussi ces deux particularités.

- Pour les bouchots de St-Froult (2), la structure est *quasi* unimodale. Ces individus de 25-35 mm sont d'après les courbes de croissance des moules de ces bouchots établies par Boromthanasat (1986) des individus âgés de 1 an provenant du recrutement de 1983 (Fig. 23 E).

- Pour les moules des gisements naturels, la structure démographique de la côte d'Oléron (3) est plus nettement plurimodale. Cela reflèterait soit la présence de plusieurs classes d'âge (au moins trois) soit des conditions de croissance densité-dépendante différentes tout le long de ces estrans comme le suggère Boromthanasat (1986) à partir de l'observation de la variabilité de la croissance inter-bouchots. En revanche, les structures démographiques unimodales des zones 4 et 5 (zone Nord subtidale et bancs intertidaux au centre du bassin) sont vraisemblablement composées par le même recrutement de 1983.

- Sur l'ensemble du bassin, il apparaît déjà un début du recrutement de 1984 : ce sont des juvéniles de 1 à 5 mm (Fig. 23 E).

### 3.2.1.3. *Crepidula fornicata*

Dans le bassin de Marennes-Oléron, la notion de "compétiteurs des Mollusques d'élevage" a chronologiquement pris tout son sens depuis la fin des années 1970 du fait du développement excessif du gastéropode *Crepidula fornicata* L. (Deslous-Paoli, 1985). *Crepidula fornicata* Gastéropode Prosobranchie de la famille des *Calyptraeidae* (Fretter & Graham, 1981) est originaire de la côte atlantique Nord-américaine. Cette espèce est apparue en Angleterre vers 1880 à la faveur d'un transfert d'huîtres *Crassostrea virginica* (Mc Millan, 1938). *Crepidula fornicata* a ensuite progressé le long du littoral du continent européen, Manche et Atlantique jusqu'au bassin d'Arcachon (Bachelet *et al.*, 1980) et a envahi la plupart des centres ostréicoles d'Europe (Korringa, 1951; Deslous-Paoli, 1985) ou sites de production conchylicoles comme la rade de Brest (Coum, 1979) ou le golfe normano-breton (Quiniou & Blanchard, 1987).

Outre la compétition trophique avec les huîtres d'élevage, la compétition spatiale avec les huîtres cultivées s'est traduite et se traduit encore dans le bassin de Marennes-Oléron par la présence de nombreux bancs compacts de crépidules situés pour l'essentiel dans le centre du bassin et au voisinage des basses mers de vives eaux (Deslous-Paoli, 1984, 1985). Ces bancs en fixant la vase en suspension, rehaussent les fonds et constituent une véritable entrave à la navigation ostréicole.

Des mesures de régulation, de type éradication, sont alors appliquées depuis les années 1980 pour freiner l'expansion de cette espèce (Deslous-Paoli, 1984) et se sont appuyées sur des estimations de stocks. Dès 1981, une première estimation des stocks de *Crepidula fornicata* a été entreprise (Massé & Lagardère, 1981), en parallèle aux enquêtes de terrain concernant le taux d'infestation des parcs ostréicoles menées par la section régionale du C.I.C. de Marennes-Oléron. Massé & Lagardère (1981) indiquent que la répartition géographique de *Crepidula fornicata* dans le bassin de Marennes-Oléron était limitée à l'infralittoral exondable avec cependant trois secteurs plus infestés : bancs de Charret et Craze, la Courante d'Oléron et le gisement de l'Estrée. Les maxima de densité et de biomasse étaient de l'ordre de 2900 ind. m<sup>-2</sup> et 5 kg sec m<sup>-2</sup>.

Ces premières estimations ont permis la mise en place au printemps 1983 d'une opération de dragage des bancs les plus infestés, opération qui s'est renouvelée depuis (Données Section régionale C.I.C. de Marennes-Oléron, Tab. 7). En particulier, la découverte d'un nouveau gisement sur Lamouroux-Est à partir des estimations de stocks réalisées en 1984 a conduit à une opération de dragage sur ce secteur en fin 1984 (Tab. 7).

**Tableau 7 : Tonnages prélevés de crépidules mortes et vivantes par les opérations de dragage dans le bassin de Marennes-Oléron de 1980 à 1988. Détail non disponible (-).**

Année	:	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988
Tonnage	:	160	0	450	1543	700	1100	400	530	380
Secteur géographique										
Charret	:	160	0	450	990	100	-	-	-	-
Courante	:	0	0	0	553	150	-	-	-	-
Lamouroux Est	:	0	0	0	0	450	-	-	-	-

ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

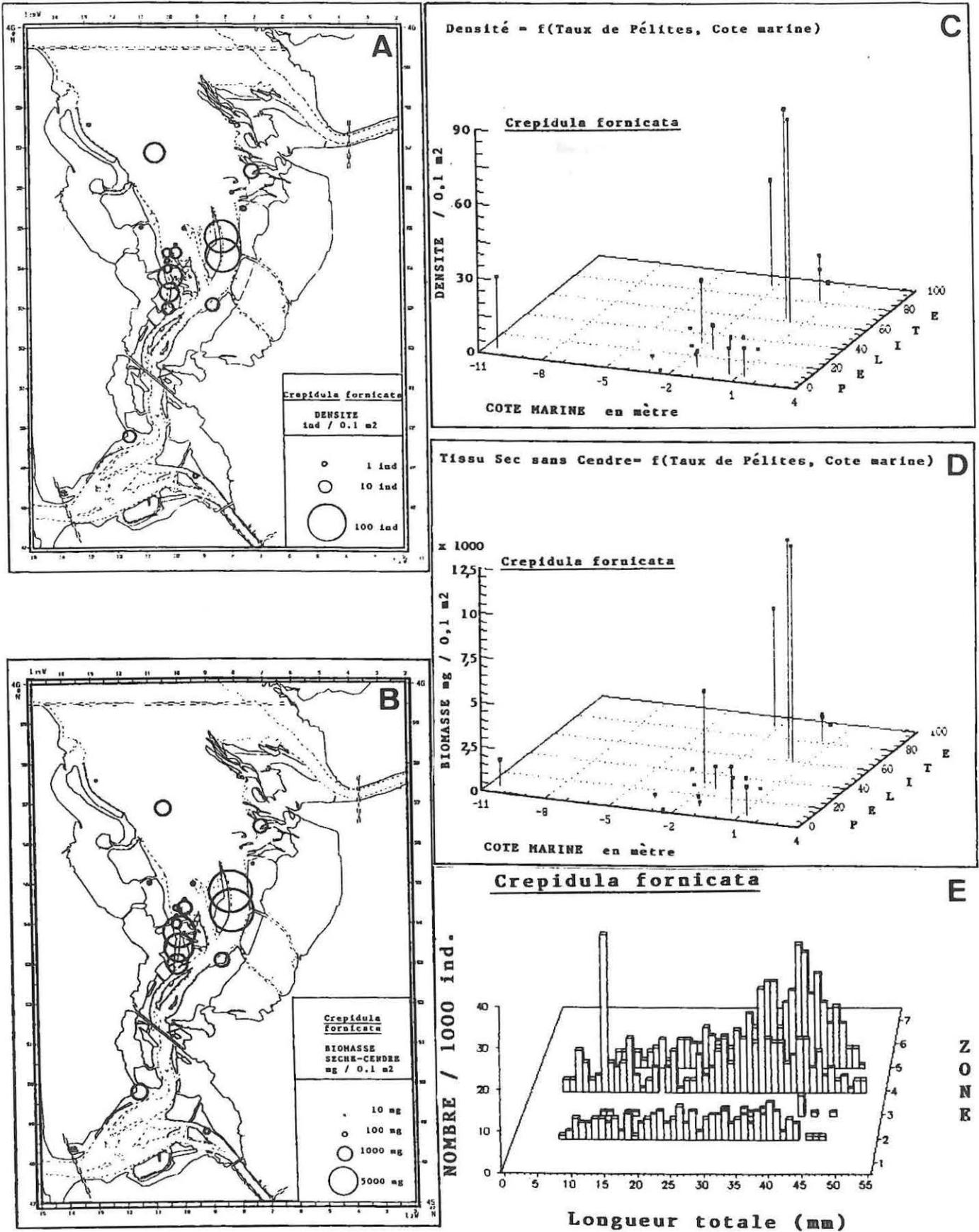


Figure 24 : Répartition géographique des densités (A) et biomasses (B), dispersion édaphoclimatique des densités (C) et biomasses (D) et structure démographique (E) de *Crepidula fornicata* dans le bassin de Marennes-Oléron.

ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

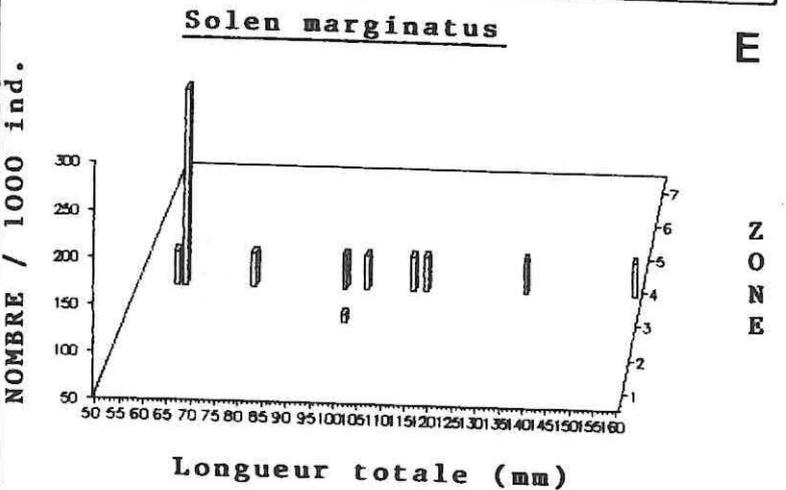
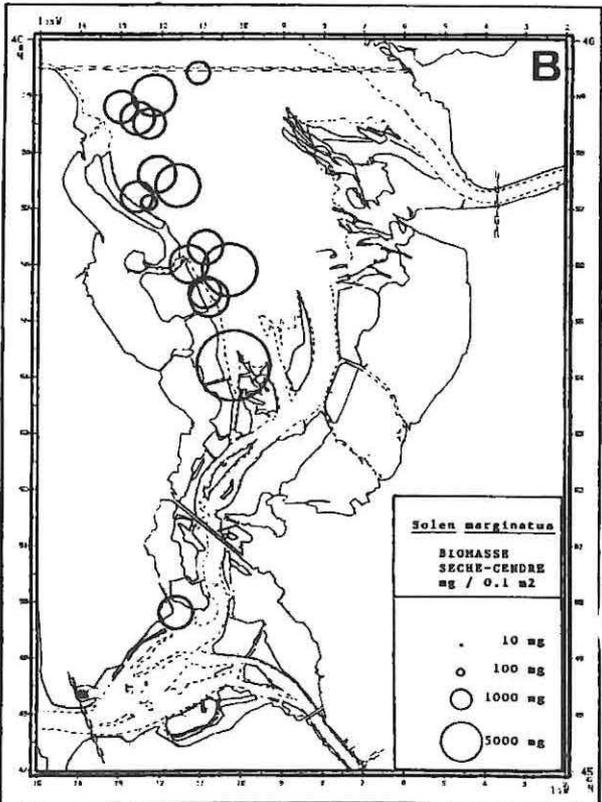
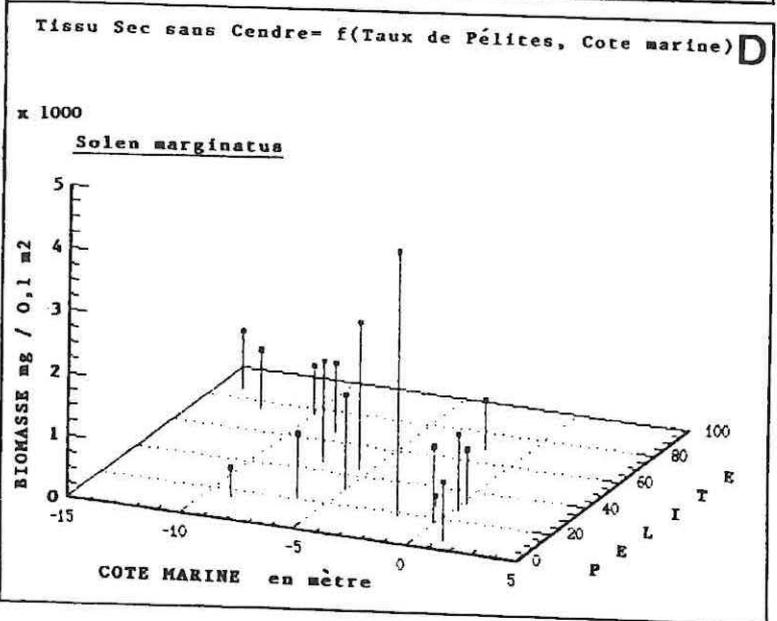
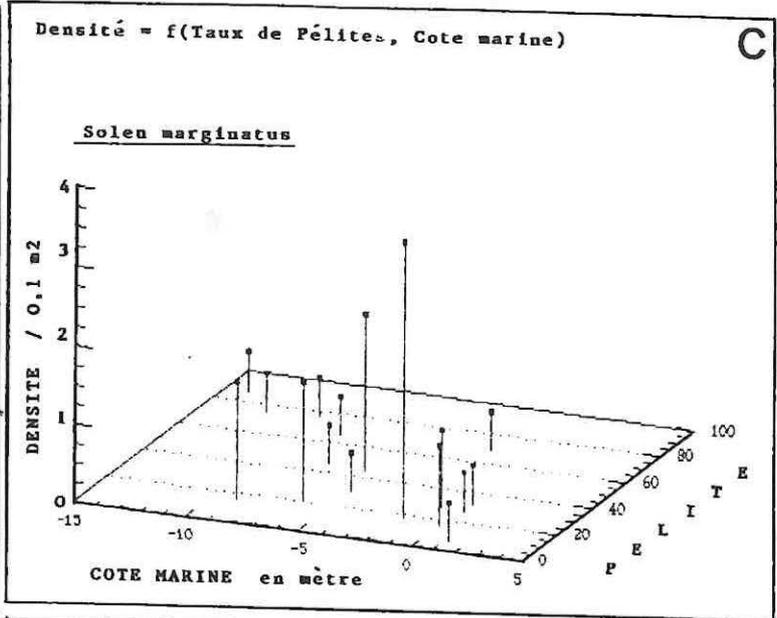
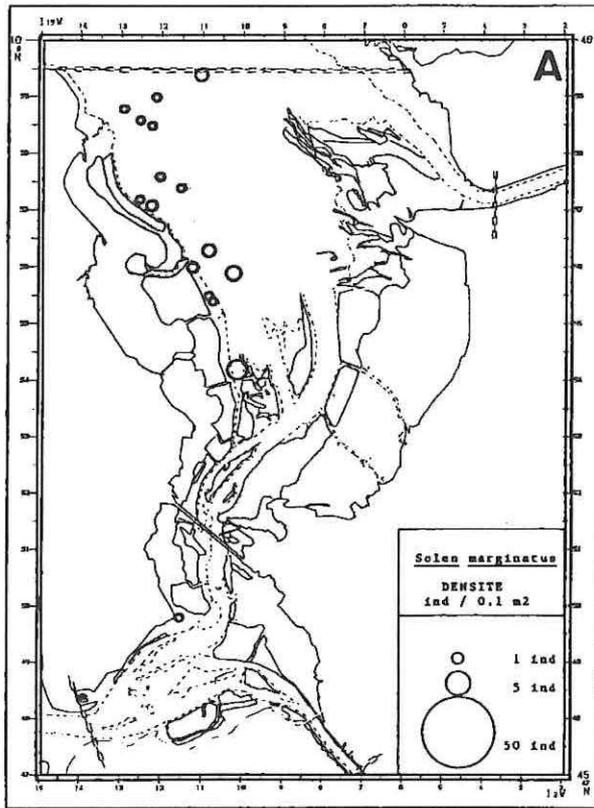


Figure 25 : Répartition géographique des densités (A) et biomasses (B), dispersion édapho-climatique des densités (C) et biomasses (D) et structure démographique (E) de *Solen marginatus* dans le bassin de Marennes-Oléron.

Pour le printemps 1984, les cartes de répartition de *Crepidula fornicata* en densité et biomasse (Fig. 24 A, B) révèlent en effet l'apparition de deux nouveaux secteurs infestés par rapport aux prospections de Massé & Lagardère (1981), Lamouroux-Est (au centre) et le rocher de la Traversenne (au Nord-Ouest) alors que les taux d'infestation des bancs de Charret et Craze (au centre du bassin) ont nettement diminué. Les maxima de densité et de biomasses sont de 840 ind. m<sup>-2</sup> et 122 g m<sup>-2</sup> pour des moyennes de 185 ± 490 ind. m<sup>-2</sup> et 24 ± 70 g m<sup>-2</sup>. Ces valeurs moyennes avec de très forts intervalles de confiance indiquent qu'au sein des bancs compacts de cette espèce la répartition des individus et des chaînes d'individus est agrégative, caractéristique déjà notée par Deslous-Paoli (1985) sur ce même banc de Charret ou par Coum (1979) en rade de Brest.

La variabilité géographique des structures démographiques de *Crepidula fornicata* des échantillons de mai-juin 1984 révèle l'influence des opérations de dragages (Fig. 24 E) :

- Pour la vasière de l'Est (zone 2) qui inclue les bancs infestés de Charret et Craze, la structure de la population est déséquilibrée. Il y a absence d'individus de taille supérieure à 50 mm alors que Deslous-Paoli (1985) observait en 1981 et 1982 sur Charret des individus de 50 à 95 mm âgés de plus de 3 années. Cette caractéristique est sans aucun doute le résultat des opérations de dragages de 1982 et 1983 qui tout en ne détruisant pas la population ont éliminé beaucoup de coquilles mortes, supports pour les juvéniles, et la totalité des individus âgés de plus de 1 an soit les tailles supérieures à 30 mm. Deslous-Paoli (1985) indique que la reproduction commence dès 2 ans pour une taille supérieure à 25-30 mm.

- Pour le secteur Lamouroux Est (zone 5), 30% des individus ont une taille de 10 à 23 mm et 70% une taille de 23 à 51 mm. D'après les courbes de croissance établies par Deslous-Paoli (1985), les premiers seraient âgés de 1 an, les seconds de 2 ans. Ces individus de 2 ans sont issus du recrutement d'octobre 1982 comme décrit par Deslous-Paoli (1985) sur le banc de Charret. Massé & Lagardère (1981) lors des prospections de juillet 1981 n'observaient pas de crépidules sur ce banc, ce qui est vérifié *a posteriori* par l'absence d'individus de plus de 50 mm de longueur curviligne et âgés de plus de 2 ans dans cette structure démographique.

- Pour le secteur de la Courante d'Oléron (zone 4), il y a aussi absence d'individu de plus de 53 mm ce qui attesterait de l'efficacité des opérations de dragage de 1983 sur les cohortes âgées. Cependant, cette structure démographique diffère de celle des bancs de Charret et Craze par une forte prépondérance des individus de 30 à 45 mm. Ce sont des individus issus du recrutement de 1982 qui se sont développés malgré les opérations de dragage de 1983.

#### 3.2.1.4. *Solen marginatus*

Dans le bassin de Marennes-Oléron, *Solen marginatus* est uniquement observé dans le Nord du bassin dans l'étage infralittoral exception faite de l'unique individu observé sur estran dans le sud du bassin (Fig. 25 A, C). Chassé (1972) précise que sur les estrans de la baie de Morlaix, *Solen marginatus* est préférentiellement situé en dessous du niveau de basse mer de morte eau (+2 à +3 m cote marine).

Les densités et les biomasses moyennes sont de 10 ± 16 ind. m<sup>-2</sup> et de 13 ± 19 g m<sup>-2</sup> pour des maxima de 35 ind. m<sup>-2</sup> et 42 g m<sup>-2</sup> dans l'étage infralittoral non exondable (Fig. 25 C, D).

La dispersion de *Solen marginatus* selon le double gradient édapho-climatique (Fig. 25 C, D) laisse supposer une interaction positive entre ces deux facteurs : plus la position bathymétrique diminue et plus la tendance vers des sédiments propres s'affirme. L'analyse des stations prospectées montre aussi que ces sédiments plus propres sont aussi plus hétérogènes (type SHV) ce qui correspond aux descriptions de Hily (1976) pour cette espèce dans les Pertuis charentais.

En regard des courbes de croissance de *Solen marginatus* citées par Chassé (1972), les individus récoltés de taille 60 à 160 mm auraient de 3 à plus de 10 années (Fig. 25 E).

#### 3.2.1.5. *Macoma balthica*

A large répartition géographique dans les eaux tempérées froides des côtes Est-américaines (Nichols & Thompson, 1982), Nord-américaines et européennes, la limite Sud de l'aire de répartition de *Macoma balthica* semble être la Gallice en Espagne du Nord (Hernandez Otero & Jimenez Millan, 1972). Présente sur les vasières des estuaires européens, *Macoma balthica* se répartit sur l'ensemble des estrans du bassin de Marennes-oléron (Fig. 26 A, B) avec une nette préférence pour la vasière de l'Est, de Fouras au port du Chapus-Bourcefranc (87 % de la population totale du bassin y est présente).

ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

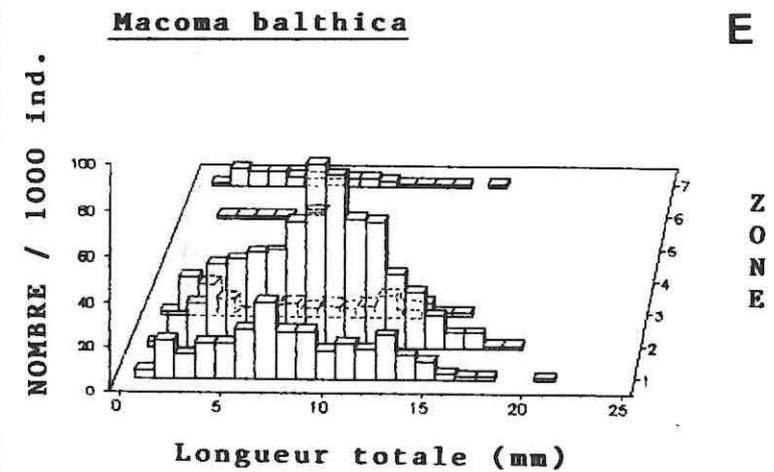
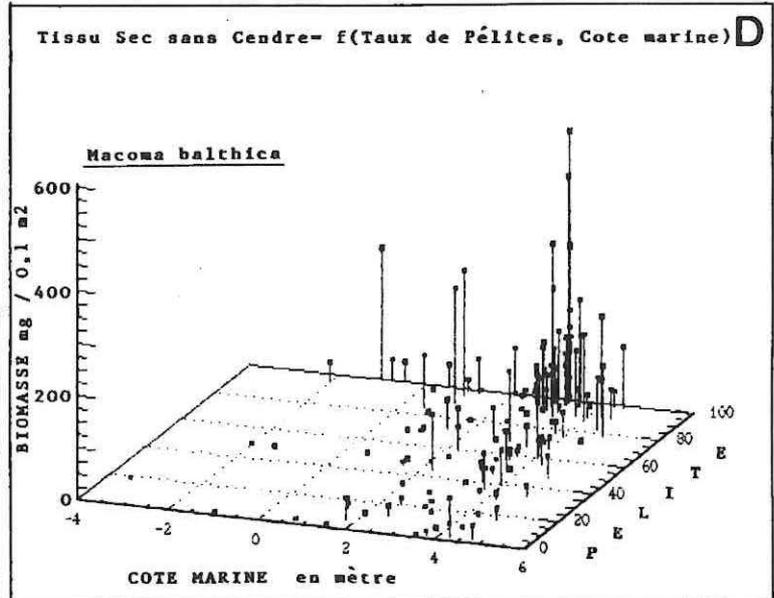
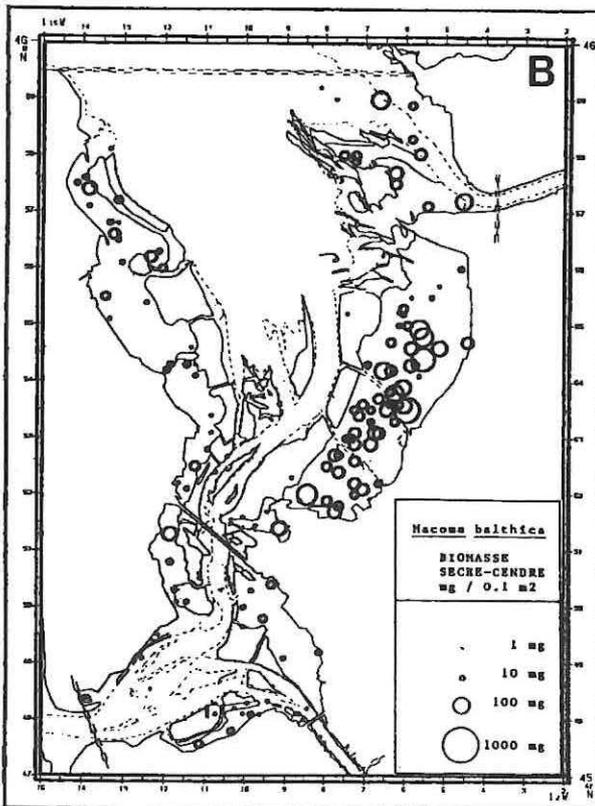
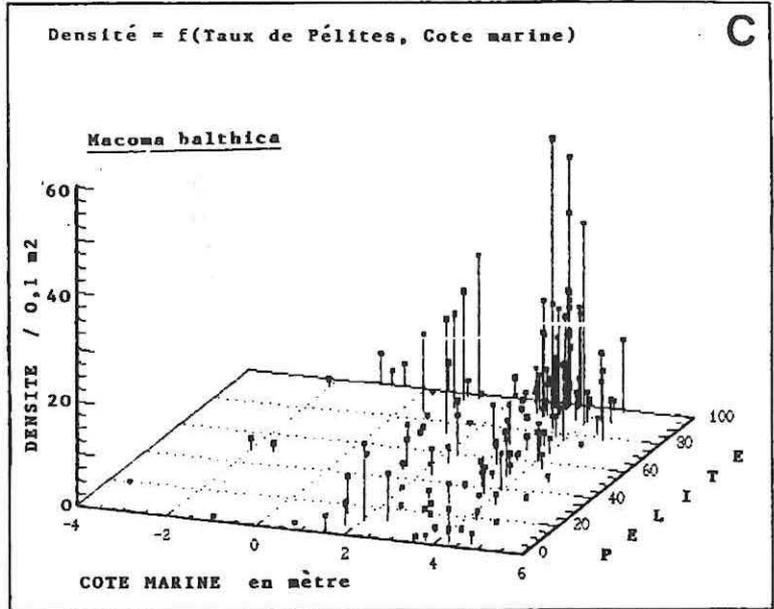
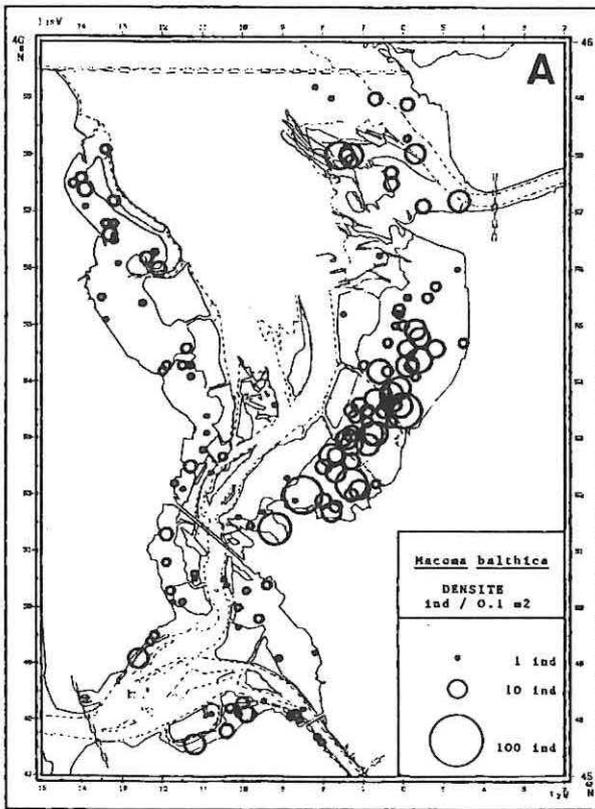
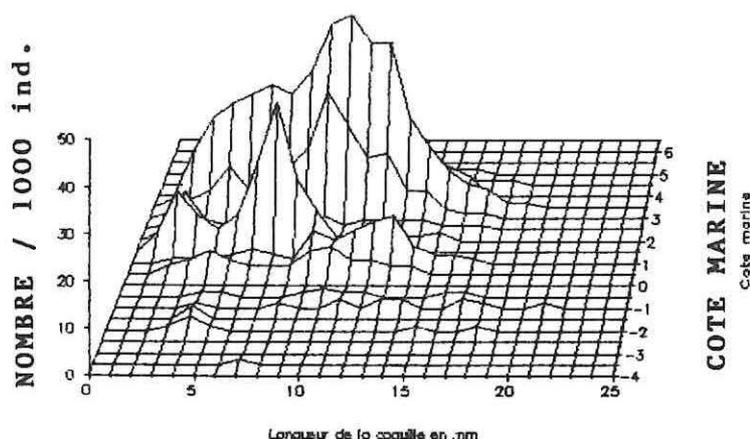


Figure 26 : Répartition géographique des densités (A) et biomasses (B), dispersion édapho-climatique des densités (C) et biomasses (D) et structure démographique (E) de *Macoma balthica* dans le bassin de Marennes-Oléron.

Cette espèce colonise aussi l'estuaire interne de la Charente en position subtidale (Fig. 26 A, C, E). Sur les vasières de l'Est (zone 2), alimentées par les apports détritiques de la Charente, *Macoma balthica*, espèce à régime alimentaire mixte suspensivore-déposivore, y présente entre +2,5 et +3,5 m cote marine des maxima de densités et de biomasses : 600 ind m<sup>-2</sup> et 6 g m<sup>-2</sup> pour des sédiments de vases pures (Fig 26 C, D). Muus (1967) observe une répartition tout à fait analogue dans les estuaires danois.

En s'appuyant sur les études démographiques réalisées dans les estuaires de la Loire (Robineau, 1986) et de la Gironde (Bachelet, 1979), il est possible d'indiquer que plus de 80% de la population de la vasière de l'Est est âgée de moins de 3 années (Fig. 26 E). Une situation tout-à-fait similaire est décrite par Bachelet (1979) au Verdon, dans l'estuaire girondin pour une période printanière. Ses deux études indiquent aussi que sous nos latitudes, la longévité maximale de *Macoma balthica* est d'une dizaine d'années, la taille maximale observée étant de 18,8 mm en Gironde, 23,4 mm en Loire pour 21,2 mm à Marennes-Oléron. Concernant la reproduction de *Macoma balthica* sur les côtes atlantiques françaises, la période de ponte est étalée sur l'été et l'automne en Gironde (Bachelet, 1979) et semble restreinte à l'été dans l'estuaire de la Loire (Robineau, 1986).

Figure 27 : Dispersion de la structure démographique de *Macoma balthica* selon un double gradient bathymétrique et hypsométrique.



De nombreuses études, *i.e.* Newell (1965), Beukema (1973) ou Bachelet (1979) ont mis en évidence une ségrégation spatiale des divers groupes d'âge de *Macoma balthica* selon un gradient bathymétrique-hypsométrique. Cette ségrégation spatiale résulte de divers phénomènes qui agissent en interaction : hydrodynamisme, exigences édaphiques du recrutement (Desprez *et al.*, 1991), exigences écophysologiques différentes selon l'âge, compétition trophique ou spatiale intra-spécifique (Rhoads & Young, 1970) ou inter-spécifique et présence de bactéries comme support trophique (Tunnicliffe & Risk, 1977).

Cette ségrégation spatiale ressort aussi des observations réalisées dans l'ensemble du bassin de Marennes-Oléron (Fig. 27) qui montrent que les divers groupes d'âge n'ont pas une répartition homogène selon ce gradient : les cohortes les plus âgées seraient prépondérantes sur les hauts niveaux intertidaux (+2 m à +4 m).

### 3.2.1.6. *Scrobicularia plana*

*Scrobicularia plana* apparaît dans le bassin de Marennes-Oléron principalement dans des sédiments intertidaux de vases pures ou vases sableuses bien qu'elle puisse être observée en position subtidale en Charente comme notée au Danemark par Rasmussen (1973) ou dans la Wadden Sea par Wolff (1973). Cependant, la présence anormale de *Scrobicularia plana* au Nord du banc de Lamouroux est consécutive à la localisation d'un site de dépôts de dragage de sédiments intertidaux en provenance du chenal d'accès du port du château d'Oléron (côte Est d'Oléron).

Les densités et les biomasses moyennes de *Scrobicularia plana* sont de  $62 \pm 300$  ind. m<sup>-2</sup> et de  $0,7 \pm 2,5$  g m<sup>-2</sup> pour des maxima de 960 ind. m<sup>-2</sup> et 7 g m<sup>-2</sup> dans les vases pures intertidales sous influence de dessalures (Fig. 28 A, B). En particulier, la présence d'une zone de pêche active de *Scrobicularia plana* dans l'embouchure de la Seudre peut être citée.

L'interprétation des structures démographiques en regard des données acquises en Gironde (Bachelet, 1979) ou en Loire (Robineau, 1986) permet de préciser que les individus de plus de 35 mm de longueur sont au moins âgés de 4 à 5 ans.

ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

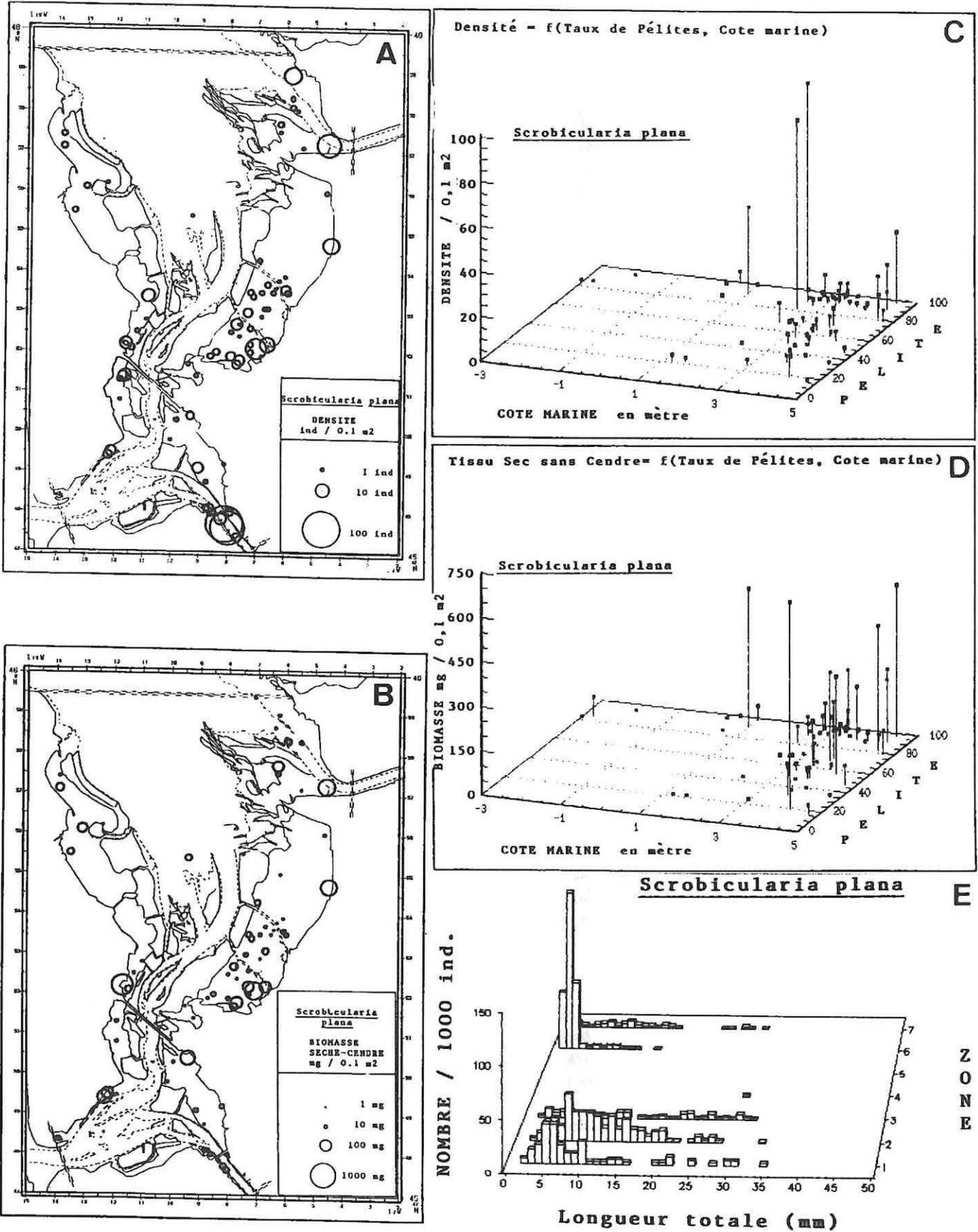


Figure 28 : Répartition géographique des densités (A) et biomasses (B), dispersion édaphoclimatique des densités (C) et biomasses (D) et structure démographique (E) de *Scrobicularia plana* dans le bassin de Marennes-Oléron.

Un début de recrutement (individus de 1 à 3 mm) apparaît en Seudre (zone 6) alors que les individus de 5 à 10 mm observés en abondance en Charente (zone 1) ou sur la vasière de l'Est (zone 2) sont issus du ou des recrutements de l'année 1983.

En effet, Bachelet (1981) précise qu'en Gironde *Scrobicularia plana* possède deux périodes de reproduction (février-avril et juin-septembre) alors que Robineau (1986) indique qu'en Loire la reproduction de *Scrobicularia plana* serait uniquement centrée sur l'été. Une analyse à plus large échelle géographique montre que les populations nordiques vraisemblablement à partir de l'estuaire de la Loire (Robineau, 1986) possèdent une stratégie de reproduction univoltine alors que les populations plus méridionales sont bivoltines voire trivoltines (Essink et al., 1991).

### 3.2.2. PROTOCOLE KRIGEAGE

Quatre critères caractérisent la répartition géographique du stock des Mollusques suspensivores dans le bassin de Marennes-Oléron (Fig. 29) :

(1) une relativement large couverture spatiale du bassin, (2) une forte pluri-spécificité, (3) une forte hétérogénéité spatiale et (4) une répartition géographique interspécifique *quasi* disjointe.

Malgré l'absence d'un échantillonnage systématique, la stratification initiale liée à une allocation des prélèvements permet d'obtenir une couverture spatiale relativement homogène du bassin de Marennes-Oléron exception faite notamment de l'embouchure de la Charente. Cependant, sur les 370 stations prospectées, 87 stations ne présentent pas de suspensivores. La pluri-spécificité de ce stock est attestée par la présence de 26 espèces dont 4 essentielles, c'est à dire *Cerastoderma edule*, *Crepidula fornicata*, *Mytilus edulis* et *Solen marginatus* dont les dispersions spatiales ont été illustrées ci-dessus (Figs. 22 à 28). Une très forte variabilité spatiale des biomasses apparaît essentiellement au centre du bassin de Marennes-Oléron avec les bancs compacts de *Crepidula fornicata* et des abondances très localisées de *Mytilus edulis*.

La variable "biomasse des suspensivores", préalablement transformée en  $\text{Log}_{10}$  (biomasse+1), est alors considérée comme la réalisation unique d'une fonction aléatoire (F. A.).

Cinq étapes caractérisent l'analyse du krigeage (Delhomme, 1978) :

#### 3.2.2.1. Etude structurale

Il s'agit de déterminer l'ordre  $k$  de la F.A. qui valide l'hypothèse intrinsèque (seuls les accroissements d'ordre  $k$  de cette fonction doivent valider l'hypothèse de stationnarité d'ordre 2). Les tests effectués permettent de considérer la variable  $\text{Log}_{10}$  (biomasse+1) comme une fonction aléatoire intrinsèque généralisée d'ordre 0 (F.A.I. 0) dont la fonction de covariance généralisée comporte un terme linéaire et une pépité égale à 1,89. L'échelle d'observation de cette structure (taille des voisinages) est de 1 à 2 Km.

#### 3.2.2.2. Variogramme expérimental et modèle d'ajustement

Etant donné le grand nombre de prélèvements et le rayon des voisinages défini précédemment, un pas de 0,8 Km est retenu pour estimer le variogramme expérimental (Fig. 30). Une certaine tolérance est cependant considérée du fait de l'irrégularité du plan de sondage.

Le variogramme isotrope (toutes directions confondues) présente une régularité proche d'un processus stationnaire (Fig. 30 A). Ce variogramme est ajusté par deux modèles sphériques emboîtés, le premier ayant une portée de 1,8 Km et le second une portée de 5,2 Km (la portée représente la distance à partir de laquelle il y a plus de corrélation entre deux prélèvements). L'effet de pépité a été estimé à 1,5 soit 52% de la variance des observations. Le palier de 2,89 est voisin de la variance des observations. La nature composite de la variable biomasse de tissus secs sans cendre (pluri-spécificité du stock des suspensivores) pourrait expliquer la présence de ces deux structures emboîtées.

**Tableau 8 : Moyennes des valeurs et variances de krigeage obtenues aux noeuds du réseau maillé (500 m x 500 m) selon les modèles étudiés pour le groupe des suspensivores.**

Modèle testé (suspensivore)	Moyenne ponctuelle	Variance ponctuelle
F.A.I. 0	2,141	2,337
Variogramme isotrope	2,144	2,279
Variogramme anisotrope	2,135	2,040

Les problèmes d'anisotropie peuvent aussi y concourir dans la mesure où chaque structure emboîtée privilégierait un axe géographique. La construction de variogrammes anisotropes (Fig. 30 B, C, D) permet de prendre en compte ces problèmes d'anisotropie dans la structure spatiale. Il existe en effet deux directions privilégiées (Fig. 30 B) : un axe Est-Ouest (portée de 2 Km) et un axe Nord-Sud (portée de 5 Km). L'emboîtement de deux structures s'ajuste correctement à ce variogramme 0°-90° si la différence de portée est représentée par une anisotropie géométrique (l'axe Nord-Sud à 90° est contracté d'un facteur 2). L'interprétation de ces portées peut se faire en regard de la configuration géographique des estrans orientés Est-Ouest (au delà d'une distance de 2 Km dans cette direction deux points ne sont plus corrélés) et de la zone Nord subtidale du bassin orientée Nord-Sud (Fig. 29).

L'anisotropie permet de diminuer la valeur de la pépite qui est égale à 1 et ne représente plus que 35% de la variance des observations. Le krigeage ponctuel est alors plus précis d'environ 10% (Tab. 8).

### **3.2.2.3. Krigeage expérimental et tests de validation**

Le krigeage expérimental permet de valider le modèle retenu en tenant compte de voisinages glissants de 8 points. Deux tests valident l'hypothèse d'absence de biais systématique : l'écart moyen entre les valeurs krigées et observées doit être proche de zéro et le rapport moyen des variances krigées et observées doit être proche de 1. Dans le cas du variogramme isotrope l'écart moyen est de 0,02 et le rapport des variances est de 1,007.

### **3.2.2.4. Cartographie krigée et variance d'estimation**

Le maillage régulier est défini par une distance de 500 m. Les cartes de krigeage ponctuel obtenues (valeurs krigées et variances de krigeage) selon les divers modèles testés (modèle structural, variogramme isotrope et variogramme anisotrope 0°-90°) sont très similaires et les différences observées sont sans conséquence sur la localisation des zones maximales de biomasse de tissus secs sans cendre.

La cartographie de krigeage ponctuel basée sur le variogramme isotrope fait apparaître pour ce critère de biomasse de tissus secs sans cendre (Fig. 31) :

- Un aspect général très lissé des isoplèthes de biomasse vis-à-vis des valeurs observées (Fig. 29). Gros & Hamon (1989) notent aussi cette caractéristique de l'interpolateur du krigeage lors de l'estimation de gisements de *Cerastoderma edule* en baie de St-Brieuc.
- Un fort gradient Est-Ouest de biomasse disposé perpendiculairement aux estrans de vases pures de la côte Est depuis Le Chapus jusqu'à Fouras.
- Plusieurs noyaux de biomasse associés à des gradients locaux très accentués. Chacun de ces noyaux de biomasse correspond à l'une des 4 principales espèces suspensivores précédemment citées (Fig. 22 à 28).
- Des minima de biomasse associés, soit à la présence de chenaux (Charente au Nord-Est, Seudre au Sud-Est, chenal du centre et pertuis du Sud-Ouest), soit à des sédiments de vases pures (côte Est d'Oléron et Nord du bassin).

Le report sur cette carte des valeurs les plus fortes de la variance d'estimation (valeurs > 2) fait principalement ressortir le panache de la Charente au Nord-Est (faibles nombres de points d'observation) et quelques zones isolées dans le Sud du bassin liées aux effets de bordure.

### **3.2.2.5. Estimation globale du stock et de sa variance**

Dans le cas simple d'une F.A.I. 0 dont la structure peut être décrite par un variogramme sphérique isotrope, la variance d'extension est calculée à partir d'abaques dans lesquels les paramètres du variogramme isotrope (portée, palier et pépite) et du maillage de la grille (500 m) sont utilisés (Journal, 1977).

L'estimation du stock total par la prise en compte d'une correction de biais standard liée à l'utilisation d'une transformation logarithmique de base 10 ( $y = e^{(x+s^2/2)} \cdot \log 10$ ) fournit un chiffre de 12,7 tonnes à comparer aux 635 tonnes obtenues à partir des données brutes. Ce très fort écart laisse supposer l'influence de la non conformité de la distribution des données à une loi lognormale : Journal (1977) précise que le krigeage log-normal paraît peu satisfaisant parce que sensible aux écarts à la log-normalité et propose des techniques pour y remédier. De plus dans la mesure où une anisotropie est détectée, la validité d'une estimation basée sur le variogramme isotrope peut être mise en doute.

ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

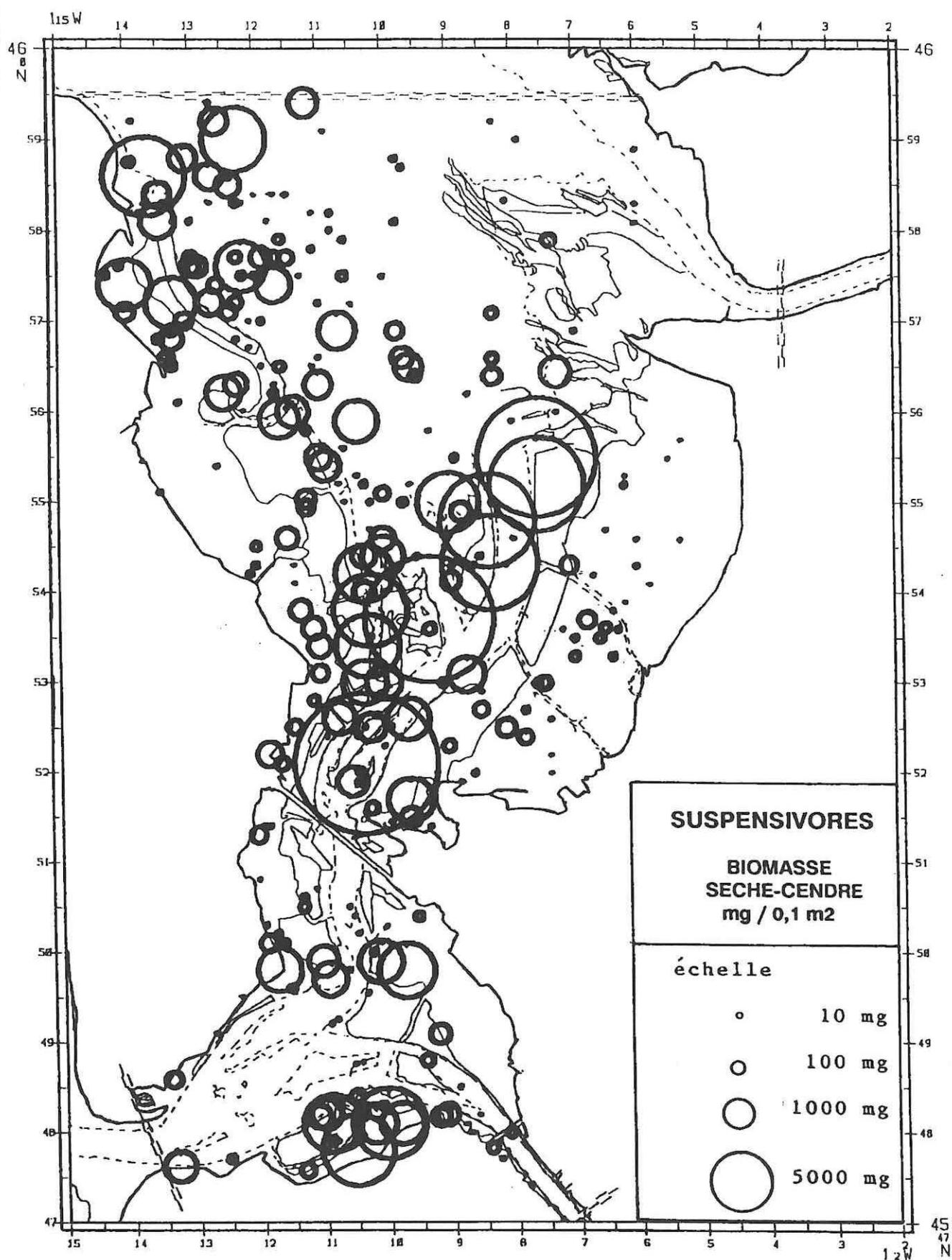
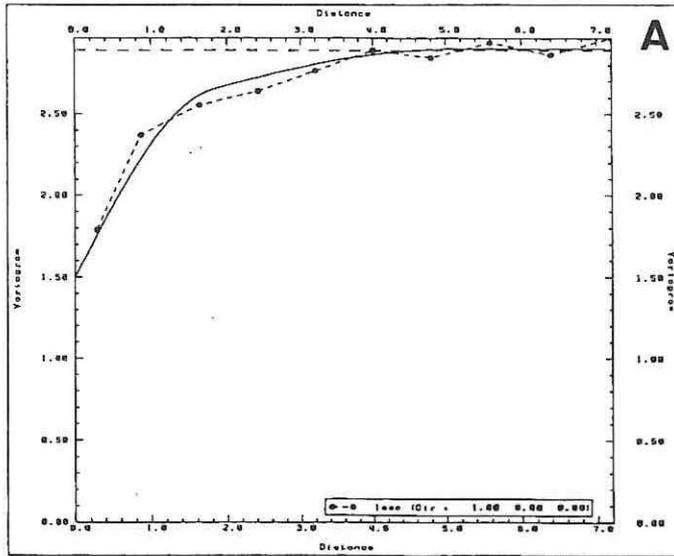


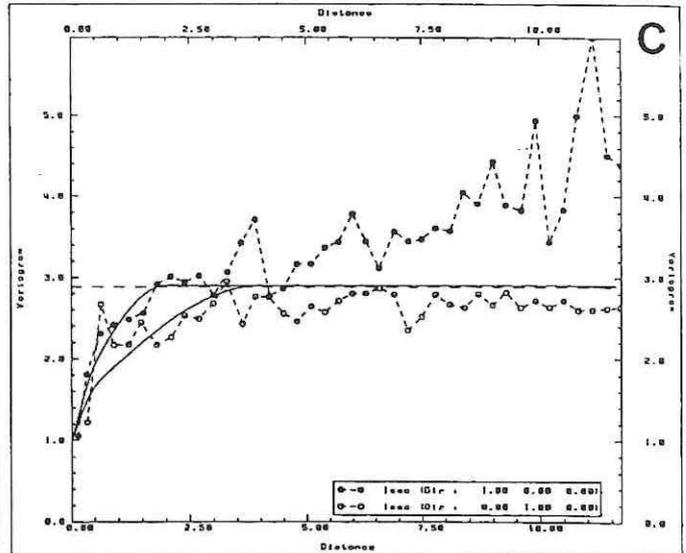
Figure 29 : Répartition géographique des données brutes de biomasse (tissu sec sans cendre) des mollusques suspensivores. Ligne continue (trait de côte), ligne pointillée (zéro des cartes marines) et ligne double tiret (limites de la zone échantillonnée).

ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS



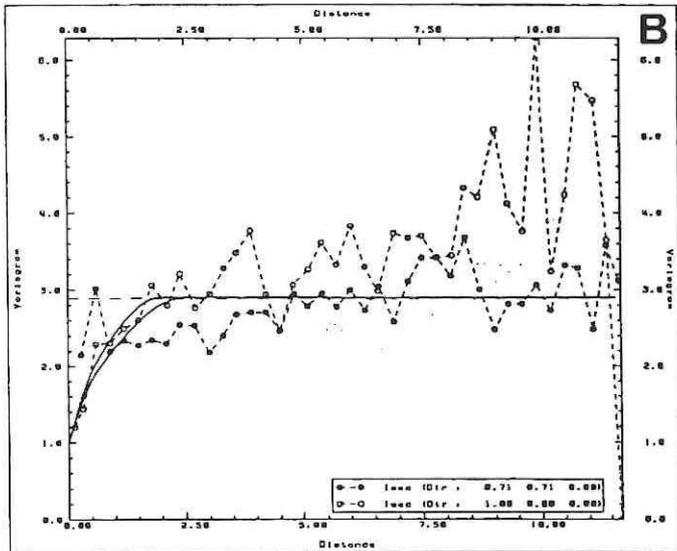
var. sus - log(psec+1) - isotrope

- VARIABLE :lsec MEAN : 2.250 VARIANCE : 2.898  
 NUGGET: 1.50 NB. STRUCTURE (S):2  
 STRUCTURE SILL RANGE LAMBDA ANISOTROPY X Y Z  
 spheric. 0.9000 1.000 1.000 1.000 1.000 1.000  
 spheric. 0.5000 5.200 1.000 1.000 1.000



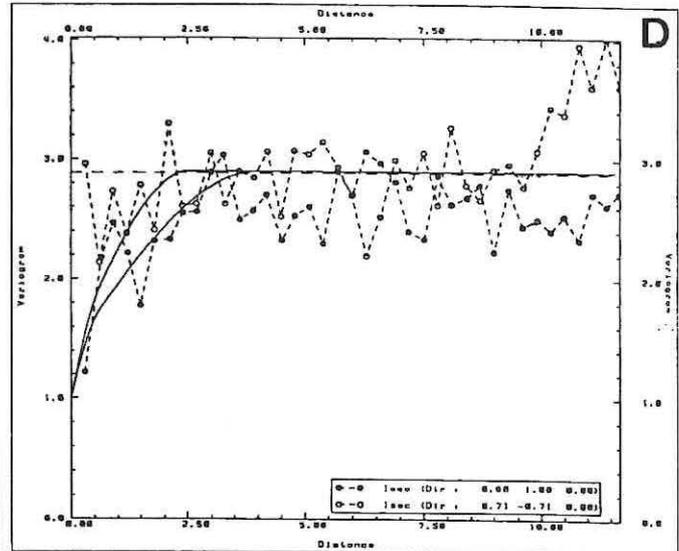
var. sus - log(psec+1) - dir. 0, 90+

- VARIABLE :lsec MEAN : 2.274 VARIANCE : 2.884  
 NUGGET: 1.00 NB. STRUCTURE (S):2  
 STRUCTURE SILL RANGE LAMBDA ANISOTROPY X Y Z  
 spheric. 0.4000 0.6000 1.000 1.000 1.000  
 spheric. 1.500 2.000 1.000 0.500 1.000



var. sus - log(psec+1) - dir. 0, 45+

- VARIABLE :lsec MEAN : 2.274 VARIANCE : 2.884  
 NUGGET: 1.00 NB. STRUCTURE (S):2  
 STRUCTURE SILL RANGE LAMBDA ANISOTROPY X Y Z  
 spheric. 0.4000 0.6000 1.000 1.000 1.000  
 spheric. 1.500 2.000 1.000 0.500 1.000  
 ROTATION MATRIX :  
 1.0000 0.0000 0.0000  
 0.0000 1.0000 0.0000  
 0.0000 0.0000 1.0000



var. sus - log(psec+1) - dir. 90, -45+

- VARIABLE :lsec MEAN : 2.274 VARIANCE : 2.884  
 NUGGET: 1.00 NB. STRUCTURE (S):2  
 STRUCTURE SILL RANGE LAMBDA ANISOTROPY X Y Z  
 spheric. 0.4000 0.6000 1.000 1.000 1.000  
 spheric. 1.500 2.000 1.000 0.500 1.000  
 ROTATION MATRIX :  
 1.0000 0.0000 0.0000  
 0.0000 1.0000 0.0000  
 0.0000 0.0000 1.0000

Figure 30 : Variogramme isotrope (A) et variogrammes anisotropes selon trois couples de directions privilégiées, 0°-45° (B), 0°-90° (C) et 135°-90° (D). Chaque variogramme est ajusté par la superposition de deux modèles sphériques. La variable est le Log<sub>10</sub>(biomasse+1) des Mollusques suspensivores.

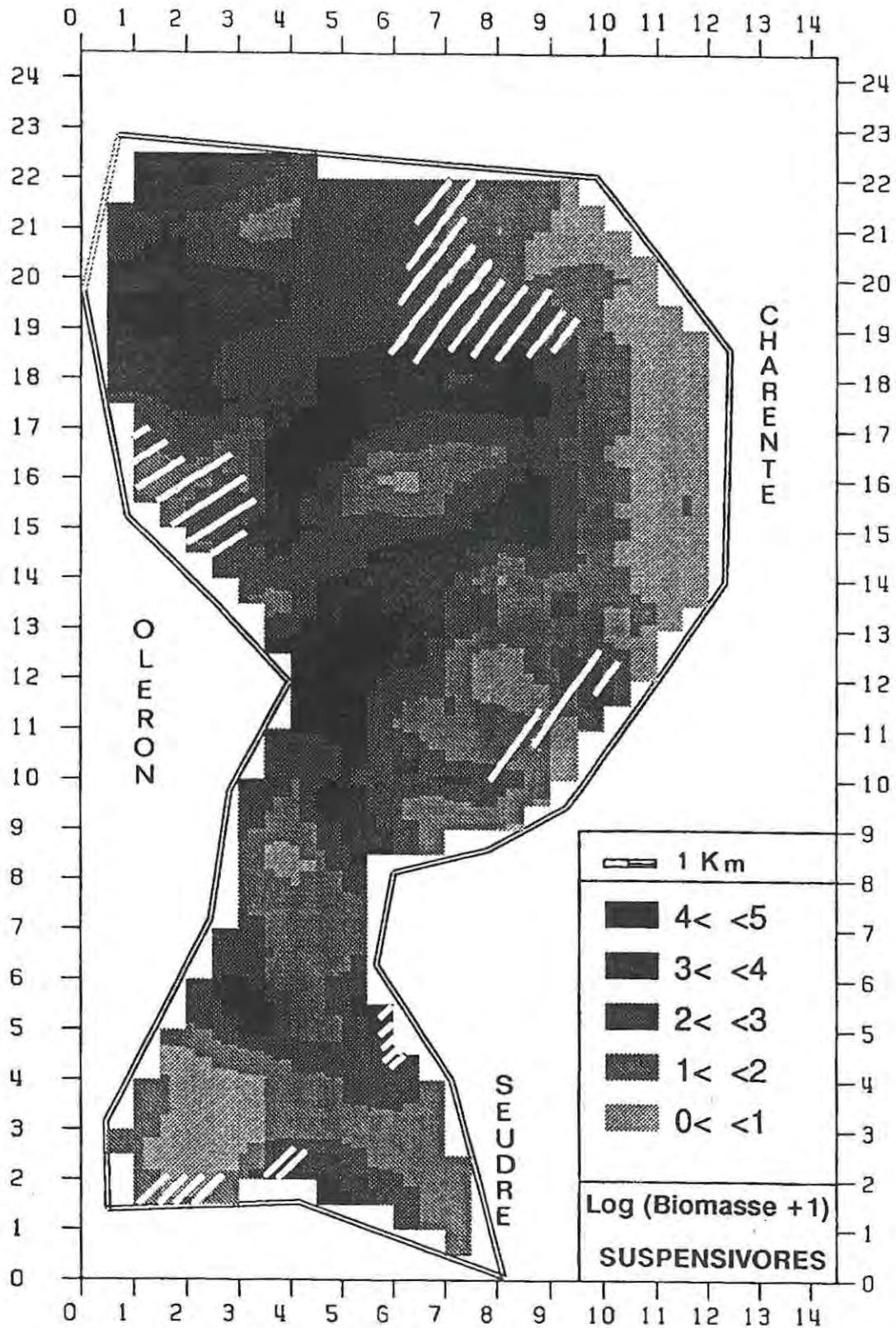


Figure 31 : Cartographie de la valeur krigée et de la variance d'estimation à partir du variogramme isotrope. La variable retenue est le  $\text{Log}_{10}(\text{biomasse}+1)$  des mollusques suspensivores. Les zones à fortes variances d'estimation sont hachurées.

La comparaison des coefficients de variation (écart type/moyenne) entre ces deux estimations montre que le krigeage lognormal n'apporte pas un gain de précision très net vis-à-vis du plan stratifié (Sauriau & Bacher, 1991 b).

Cependant, Petitgas & Poulard (1989) indiquent que cette comparaison met en jeu des variances qui n'ont pas la même origine. La variance d'échantillonnage représente la dispersion statistique des valeurs alors que la variance d'extension prend en compte la répartition géométrique des valeurs.

#### 4. CONCLUSION

Bien que l'échantillonnage stratifié *sensu stricto* soit largement utilisé en dynamique des populations exploitées [Grosslein & Laurec (1982) en donnent des exemples] son emploi en écologie marine benthique reste peu courant (Andrew & Mapstone, 1987; Diop & Glémarec, 1990). Plante & Le Loeuff (1983) citent quelques travaux qui tout en empruntant une démarche de stratification n'exploitent pas, au sens statistique, les capacités réelles de ce type d'échantillonnage pour l'estimation des stocks avec recherche d'un certain niveau de précision (voir par exemple Lévêque, 1972). En revanche Janson & Kautsky (1977) ou Cuff & Coleman (1979) l'ont utilisé dans ce sens et soulèvent comme Laurec *et al.* (1983) les problèmes de précision des estimations. Divers facteurs concourent à l'augmentation de la variabilité des estimations ainsi qu'à l'introduction de biais dans les estimations :

- Les phénomènes de micro-répartition ou d'agrégation des espèces comme montrés par Reys (1971), Rosenberg (1974), Downing (1977) ou Bachelet (1987). En particulier, Bachelet (1987) montre chez diverses espèces la présence de plusieurs niveaux d'agrégation à l'échelle du m<sup>2</sup> alors que Hily & Le Foll (1990) montrent chez *Chlamys varia* comment la structure agrégative varie de manière emboîtée selon des échelles spatiales de 10 à 20 fois plus grandes au m<sup>2</sup>. Le fait d'obtenir pour *Hydrobia ulvae* des estimations très variables pourrait être dû à son comportement de déplacement (Little & Nix, 1976).

- L'inadéquation entre la définition spatiale (et/ou temporelle) du plan de sondage vis-à-vis de la structure spatiale (et/ou temporelle) de la variable étudiée (Menesguen, 1980; Frontier 1983 b; Monti, 1983; Livingston, 1987). Une analyse fouillée est faite par Ibañez (1973) à propos de l'interaction espace-temps lors de l'échantillonnage en planctonologie ou par Livingston (1987) à propos de l'interaction pas d'échantillonnage-fluctuations temporelles de la diversité spécifique et des abondances spécifiques des peuplements estuariens.

- L'influence d'hypothèses simplificatrices sur les lois de distribution des estimateurs (Journel, 1977; Chevalier *et al.*, 1985).

Dans la mesure où les effectifs intra-strates sont grands le théorème central-limite s'applique et légitime le recours à la théorie normale classique pour construire des intervalles de confiance. C'est l'option prise par exemple par Clavier & Richard (1986) lors de l'estimation d'un stock d'ormeaux (*Haliotis tuberculata*).

Dans le cas d'effectifs petits, l'étude de la relation moyenne-variance permet de déterminer une transformation de données pour stabiliser les variances et éventuellement pour se rapprocher du cadre gaussien. Dans le cas présent, l'utilisation d'une transformation logarithmique [ $\log(x+1)$ ] à l'ensemble des données s'avère peu judicieuse vraisemblablement du fait du peu de robustesse de la correction théorique de biais apportée lors du retour aux données brutes en regard des écarts observés à la loi lognormale : en effet la proportion des valeurs nulles peut dépasser 60 voire 90% selon les espèces et l'hétérogénéité des données non-nulles varie spécifiquement (avec l'exemple particulier d'*Hydrobia ulvae*). Ainsi, l'approximation de la loi de distribution des données par une loi delta (Aitchison & Brown, 1957), qui réalise une partition des données en valeurs nulles et en valeurs non nulles supposées pour ces dernières suivre une loi lognormale, associée à ces estimateurs théoriques selon les formulations de Finney (1941) et Hoyle (1968) permet dans le cas de la variable "biomasse de tissus secs sans cendre" de s'assurer de la relativement bonne efficacité des estimateurs directs obtenus lors de l'échantillonnage stratifié.

En revanche, pour les paramètres "abondance" et "biomasse totale fraîche" des écarts sont constatés entre les deux méthodes d'estimation, écarts d'autant plus forts que l'ordre de grandeur de la variance de ces paramètres est élevé (cas par exemple de *Hydrobia ulvae* pour les abondances). Déterminer la sensibilité, d'une part, de l'efficacité des estimateurs directs et, d'autre part, de la robustesse de la transformation inverse aux écarts à la loi lognormale relativement à la structure emboîtée agrégative des espèces nécessiterait des simulations.

La démarche développée ici pour l'estimation des stocks des Mollusques benthiques non cultivés de substrats meubles du bassin de Marennes-Oléron a privilégié le principe de "boucle de rétroaction" exposé par Quensière & Bénech (1983). Son utilisation sous la forme de la réalisation d'une étude pilote précédant le corps principal de l'échantillonnage semble absolument nécessaire pour résoudre les questions relatives à la précision des estimations ou du moins pour tenter de réaliser une planification de l'échantillonnage permettant d'approcher les conditions qui maximisent à niveau égal d'effort d'échantillonnage la précision des estimations.

De ce point de vue, l'approche géostatistique, comme indiquée par Deroo (1978), permet grâce à l'étude des structures spatiales et de leur variabilité de mettre à jour certaines déficiences du plan de sondage retenu. Les implications des résultats du krigeage sur la planification de l'échantillonnage stratifié sont ainsi de deux ordres :

- La réduction de l'effet de pépite (variabilité à très petite échelle spatiale) passe comme le suggèrent Gros & Hamon (1989) par la mise en place d'une ou plusieurs grilles de stations distantes les unes des autres d'une valeur inférieure à l'échelle d'observation adoptée (ici le kilomètre). Ceci doit permettre, comme dans le centre du bassin de Marennes-Oléron où la variabilité structurale est géographiquement très marquée, de mieux estimer les microstructures spatiales et d'augmenter le niveau de précision des estimations du krigeage.

- De même, il est apparu au cours du traitement de krigeage des blocages dus à une relative incompatibilité entre la densité des stations et les contraintes imposées par la définition des voisinages glissants. Le résultat principal en est une forte variance d'estimation dans certains secteurs les moins prospectés. A cet égard Delhomme (1978) expose une procédure "d'optimisation du renforcement d'un réseau de mesures" très intéressante à exploiter et non subjective dans la mesure où le plan d'échantillonnage est renforcé là où précisément la variance d'estimation est la plus forte. Une conclusion similaire est donnée par Gohin & Langlois (1991) à propos de mesures thermiques obtenues dans le golfe de Gascogne et soumises à l'analyse géostatistique.

D'une façon complémentaire et symétrique, les connaissances sur lesquelles se base l'échantillonnage stratifié peuvent et doivent avoir des implications sur la pratique du krigeage. En effet, la construction du plan stratifié s'appuie sur la reconnaissance *a priori* de discontinuités structurales affectant la répartition des biomasses benthiques (exprimées en masse de tissus secs). Ces discontinuités sont corrélées à la bathymétrie, la granulométrie (Hily, 1976) ou la présence de cultures conchylicoles. De fait, ce sont les 3 stratificateurs employés dans la définition des strates du plan d'échantillonnage stratifié. Cette connaissance *a priori* des phénomènes qui façonnent la structure spatiale des biomasses de tissus secs peut être utilisée dans le krigeage :

- Par la mise en place de failles. Ces failles figurant de préférence les chenaux du bassin de Marennes-Oléron rendraient compte de l'absence de corrélation géostatistique entre deux observations séparées par une telle discontinuité spatiale.

- Par la régionalisation du variogramme. Petigas & Poulard (1989) effectuent ce type de traitement sur des estimations du recrutement de merlu *Merluccius merluccius* obtenues à partir d'un échantillonnage stratifié comportant 20 strates. L'exploitation des cartes krigées et des variances d'extension permet par comparaison avec le schéma de stratification de mettre à jour l'inadéquation de ce schéma initial car les limites des strates sont labiles relativement à la dispersion géographique du poisson. De plus, l'analyse géostatistique met en évidence une très forte autocorrélation des données intra-strate. Cependant Petigas & Poulard (1989) indiquent que la stratification en tant que telle reste pertinente car elle permet de réaliser une première partition spatiale de la variance. Il résulte alors de cette analyse comparative, la prise en compte de regroupements de strates en trois régions principales qui présentent chacune une structure spatiale homogène et distincte qui est étudiée par un variogramme individuel.

En définitive, la question posée en préambule de cette étude à propos du niveau des stocks de Mollusques benthiques trouve alors une première réponse quantitative en supposant les estimations basées sur les données brutes robustes (ce qui n'est vraisemblablement pas le cas pour les estimations des paramètres "abondance" et "biomasse totale fraîche" mais ce qui permet de comparer ces estimations à celles réalisées sur les stocks ostréicoles selon des hypothèses similaires). Les Mollusques non cultivés du bassin de Marennes-Oléron représentaient  $15\,900 \pm 3\,200$  tonnes de biomasse fraîche totale au printemps 1984, ce qui est l'équivalent en biomasse vivante *in toto* d'environ

## ESTIMATION ET CARTOGRAPHIE DES STOCKS

20 à 23% du stock ostréicole en élevage estimé à 69 000 tonnes en été 1984 avec une précision de 25% acquise sur les données non transformées (Bacher *et al.*, 1986).

Cette estimation du stock des Mollusques non cultivés est trois fois supérieure aux prévisions antérieures (Héral, 1987). Ceci laisserait supposer que les stocks des Mollusques benthiques non cultivés et en particulier des suspensivores ( $12\,400 \pm 3\,000$  tonnes) et suspensivores-dépositives ( $870 \pm 290$  tonnes) qui sont les compétiteurs trophiques directs des huîtres *Crassostrea gigas* ne peuvent pas être négligés dans la problématique générale d'une définition des niveaux optimaux de biomasse et production conchylicole compatible avec les capacités trophiques naturelles de l'écosystème charentais (Héral *et al.*, 1989).

Cependant cette réponse, par trop globale, doit être nuancée. Trois éléments permettent de le faire :

- Les pratiques culturales dans l'écosystème conchylicole charentais se traduisent par des fluctuations inter-annuelles des stocks conchylicoles très marquées et bien supérieures au niveau même du stock des compétiteurs trophiques des huîtres *Crassostrea gigas* (voir l'évolution temporelle des stocks et productions d'huîtres présentée par Héral *et al.*, 1989). Ainsi les estimations de stocks ostréicoles effectuées de 1984 à 1987 (Anonymes, 1988) montrent qu'à la suite des forts recrutements de 1982 et 1985 le stock d'huîtres en stabulation dans le bassin de Marennes-Oléron est passé progressivement de 69 000 tonnes en 1984 à 94 000 en 1987 (Anonymes, 1988). De plus, comme exposé précédemment, les stocks des Mollusques suspensivores *Crepidula fornicata*, *Mytilus edulis* et *Cerastoderma edule* font l'objet de mesures très actives de régulation (éradication et pêche à pied). Dans le contexte d'une compétition trophique interspécifique, l'hypothèse d'une interaction négative stock non cultivé-cheptel d'élevage est elle pertinente ? Autrement dit quel est l'impact réel de la compétition trophique interspécifique et de la compétition intraspécifique vis-à-vis des performances de croissance du cheptel conchylicole ?

- La définition du concept de compétition trophique ne peut se faire sans l'analyse précise de l'éthologie alimentaire des espèces en présence et des caractéristiques écophysiological liées à la nutrition (taux de filtration, tri particulaire, spectre dimensionnel de rétention des particules, niveau de production de pseudofèces...).

- De même, le niveau de la compétition trophique interspécifique ne peut se définir sans la prise en compte de la répartition géographique *in situ* des différents stocks en présence (compétiteurs et huîtres) relativement aux trajets des flux nutritifs.

**Le chapitre second expose une analyse de ces trois éléments, analyse qui permettra de nuancer la réponse quantitative ci-dessus énoncée.**



## **CHAPITRE 2**

**STRUCTURE**

**ET**

**ORGANISATION**

**TROPHIQUE**

**DES STOCKS**

**MALACOLOGIQUES**



## 1. INTRODUCTION

L'étude des peuplements malacologiques relève de la synécologie descriptive : analyse des rapports mutuels entre les individus des espèces et des rapports entretenus avec leur milieu environnant. Le terme "peuplement" est alors employé pour caractériser un groupement d'espèces ayant des exigences écologiques ou écophysiologicals proches et occupant une surface spatio-temporelle déterminée par des facteurs abiotiques. Ceci permet de définir des unités de peuplement (e.g. Glémarec, 1969) au sein desquelles le terme faciès est employé dans le sens de Thorson (1963). Hily (1976) en précise le contenu : "subdivision d'un peuplement, caractérisée par l'exubérance d'un ou d'un petit nombre d'espèces sous l'effet de la prépondérance de certains facteurs écologiques, sans que la composition qualitative du peuplement soit profondément affectée".

Dans le cas présent, où seuls les Mollusques ont été déterminés spécifiquement pour l'ensemble des échantillons, il est nécessaire de supposer que "l'outil" malacofaune benthique reste suffisamment pertinent pour permettre d'analyser la structure et l'organisation trophique des peuplements benthiques ainsi que leurs variations spatiales en réponse aux gradients des facteurs environnementaux qui caractérisent les écosystèmes côtiers. Bien que cette analyse s'effectue habituellement sur l'ensemble du cortège faunistique de la macrofaune, e.g. voir pour les estuaires voisins de Gironde, Loire et rade de Lorient les analyses de Bachelet (1979 a, b); Robineau (1986) et Le Bris (1988), les paléomalacologistes s'appuient sur cette hypothèse pour reconstituer les paléoenvironnements marins, lagunaires et lacustres (Bohn-Havas, 1986; Brock *et al.*, 1987; Cadée, 1988 ou Sauriau & Gruet, 1988). Leurs sont aussi nécessaires d'autres hypothèses comme la non-modification au cours du temps des thanatocoénoses (Cadée, 1988; 1989). De même, Amanieu *et al.* (1981) montrent dans le cas des lagunes méditerranéennes que l'utilisation de groupes systématiques isolés est moins discriminante que l'utilisation de l'ensemble de la macrofaune benthique mais que le groupe des Mollusques est un meilleur descripteur écologique que le groupe des Polychètes ou des Crustacés. C'est aussi l'hypothèse retenue par Cornet (1985) pour caractériser la structure et l'organisation trophique des peuplements du plateau continental Sud-Gascogne.

En revanche, cette hypothèse est peu robuste lorsqu'il s'agit de décrire l'évolution spatio-temporelle de peuplements soumis à des perturbations de type catastrophique liées à des opérations de dragages (Kaplan *et al.*, 1975; Salen-Picard, 1981; Hily, 1984), des épisodes anoxiques (Santos & Simon, 1980 a, b), des pollutions pétrolières (Dauvin, 1984; Glémarec, 1986) ou des surcharges en matières organiques (Pearson, 1971; Pearson & Rosenberg, 1978; Hily, 1984), puisque ces descriptions s'appuient pour l'essentiel sur de nombreuses familles d'annélides, polychètes le plus souvent, qui servent d'indicateurs biologiques pour décrire les stades de la succession écologique.

**Dans ce second chapitre est présentée la description de la structure et de l'organisation trophique des peuplements benthiques du bassin de Marennes-Oléron en période printanière, le terme de peuplement étant ici utilisé sous une assertion restrictive malacologique.**

L'accent est alors mis sur les variations spatiales de la structure et de l'organisation trophique des peuplements malacologiques de la baie en regard, d'une part, du gradient océan-continent que Guelorget & Perthuisot (1983) et Perthuisot & Guelorget (1983, 1987) synthétisent sous le terme de gradient de confinement et, d'autre part, de l'influence des activités ostréicoles et mytilicoles sur la composition des peuplements sous-jacents, influence qui, comme montré par Mattsson & Lindén (1983), Tenore & González (1975), Tenore *et al.* (1985) ou Kaspar *et al.* (1985) pour les cultures de moules, peut profondément modifier les peuplements benthiques et/ou épibenthiques sous-jacents.

## 2. METHODOLOGIE

### 2.1. DIVERSITE SPECIFIQUE : INDICES SYNTHETIQUES

Une entité biologique peut être caractérisée par une mesure synthétique de sa diversité en espèces. En accord avec Legendre & Legendre (1984), il est nécessaire de préciser les trois conditions suivantes lors de l'emploi de ces indices, (1) la limite spatiale de l'échantillon soit 0,2 m<sup>2</sup>, (2) sa limite temporelle soit le printemps (mois de mai-juin) et (3) le taxocène étudié c'est-à-dire les Mollusques endogés et épigés de substrats meubles.

Quatre indices sont retenus et peuvent être utilisés le cas échéant aussi bien pour les densités que pour les biomasses :

**- La richesse spécifique S :**

Le nombre d'espèces (n) d'un échantillon est une mesure de diversité simple. Cependant la richesse spécifique S dépend étroitement de la taille de l'échantillon. Margalef (1951) propose alors un indice de diversité spécifique  $D = (n - 1) / \log_e N$  avec N l'abondance totale dans l'échantillon. La richesse spécifique dépend aussi de l'aire couverte par l'échantillon. Gentil & Dauvin (1988) analysent cette notion pour les peuplements en Manche et préconisent l'emploi d'une courbe lissée cumulative aire-espèces en excluant les espèces rares (de fréquence inférieure à 10%).

**- L'entropie de Shannon-Weaver H :**

L'emploi de cet indice comme mesure de diversité est communément admis (Frontier, 1990).

Par définition  $H = \sum p_i \log_a p_i$  pour  $i \in [1, n]$

avec n = Nombre d'espèces de l'échantillon.

$p_i$  = Fréquence relative de l'entité i dans l'échantillon.

a = Base du logarithme (a=2).

Cet indice est indépendant de la taille de l'échantillon. Il varie de 0 lorsque toutes les entités appartiennent à la même espèce jusqu'à une valeur maximale  $\log_a n$  qui dépend du nombre d'espèces, lorsque toutes les entités appartiennent à des espèces différentes.

**- La régularité R :**

L'indice de régularité R appelé aussi équitabilité, second terme que Legendre & Legendre (1984) ou Frontier (1990) recommandent de proscrire, permet de s'affranchir du nombre d'espèces. Il est défini par le rapport entre la diversité mesurée et la diversité maximale. Dans le cas de l'indice de Shannon, la régularité peut s'écrire :

$R = H / H_{\max}$  ou encore  $R = H / \log_2 n$ .

avec H (indice de Shannon) et  $H_{\max}$  (sa valeur maximale).

Cet indice varie de 0 à 1. Alors que H mesure le degré de structure de l'échantillon, la régularité mesure la qualité de cette structure.

**- La concentration C :**

L'indice de concentration de Simpson (1949) est basé sur la probabilité que deux entités d'un échantillon appartiennent à la même espèce. Sous la forme  $D = 1 / C$  recommandée par Hill (1973), c'est une mesure de diversité : plus la concentration sera forte (les entités sont conspécifiques) plus D sera faible et *vice versa*.

Par définition  $D = 1 / \sum (N_i/N)^2$  pour  $i \in [1, n]$

avec N abondance totale et n nombre d'espèces de l'échantillon.

La représentation des variations géographiques de ces indices à l'échelle du bassin de Marennes-Oléron nécessite l'emploi d'une technique d'interpolation. Bien qu'une technique de krigeage linéaire soit applicable (interpolateur exact et analyse de la structure spatiale) une simple technique d'interpolation linéaire est utilisée et permet dans un premier temps d'obtenir une représentation graphique des données. La zone échantillonnée est découpée en rectangles de 15' de latitude sur 30' de longitude. Pour chacun de ces rectangles, les différents indices sont estimés si nécessaire sur plusieurs observations. Le calcul des valeurs manquantes s'effectue en considérant des voisinages isotropes de 8 points dont la pondération individuelle est inversement proportionnelle au carré de leur distance. L'interpolation conserve les valeurs réellement observées. Les données doivent être considérées à l'échelle spatiale de l'unité d'échantillonnage utilisée soit 0,2 m<sup>2</sup> et ne sont pas extrapolées à l'échelle du m<sup>2</sup> bien que dans cette gamme de surfaces la liaison aire-espèces soit vraisemblablement linéaire comme montré par Gentil & Dauvin (1988).

## 2.2. DIVERSITE SPECIFIQUE : MODELES ANALYTIQUES

L'étude des histogrammes de distribution de fréquence des espèces ou des diagrammes de distribution d'abondances peut procurer des éléments d'interprétation relatifs aux interactions entre les espèces d'un peuplement. Les formes de ces histogrammes et diagrammes ont alors été comparées à des modèles. Parmi ceux-ci Legendre & Legendre (1984) distinguent les modèles strictement algébriques, sans contenu écologique évident et les modèles possédant un contenu écologique sous-jacent. Les modèles de Motomura, Preston ou Mac Arthur (voir à ce propos Daget, 1979) sont des exemples du premier type alors que le modèle de Zipf-Mandelbrot, basé sur la théorie de l'information, appartient au second type (Legendre & Legendre, 1984). Ces différents modèles reposent sur la construction d'un diagramme rangs-fréquences dans lequel les abondances ou biomasses des espèces sont classées par ordre décroissant. La différence entre ces divers modèles rangs-fréquences tient à la transformation de variable appliquée aux rangs et aux fréquences : linéaire, logarithmique ou probit.

Dans le cas d'une transformation Log.-Log. Frontier (1976) montre que les déformations successives des figures du diagramme Log. rangs-Log. fréquences sont le reflet des différentes étapes d'une succession écologique : trois stades sont ainsi définis, stade 1 : début de succession, stade 2 : maturité du système et stade 3 : fin de succession (Frontier, 1976). L'utilisation des diagrammes rangs-fréquences permet de décrire de façon plus détaillée la diversité des peuplements que ne le font les simples indices de diversité mais permet aussi de disposer d'un descripteur moins sensible à la présence des espèces rares (Frontier, 1990).

Les diagrammes rangs-fréquences présentés sous une forme log.-log. sont issus des résultats quantitatifs de l'échantillonnage stratifié au niveau de la superstrate : aucun résultat n'est présenté au niveau de la station. En revanche sont présentés des diagrammes rangs-fréquences selon le type d'occupation du sol pour illustrer l'influence sur la structure des peuplements malacologiques de la présence de cultures d'huîtres et de moules.

## 2.3. ORDINATION EN ESPACE REDUIT ET GROUPEMENT

Lebart *et al.* (1979) ou Legendre & Legendre (1984) recommandent, comme procédure de routine, d'associer à l'ordination en espace réduit une méthode de groupement pour profiter des avantages des deux méthodes. Les résultats de ces deux méthodes permettent d'établir une typologie des peuplements malacologiques du bassin de Marennes-Oléron par analogie avec la description des unités de peuplements déjà définies par Hily (1976) pour les peuplements subtidiaux des pertuis charentais. De ce point de vue, les partitions obtenues par la classification seront plus intéressantes à considérer que l'arbre hiérarchique lui-même.

### 2.3.1. ORDINATION EN ESPACE REDUIT

Parmi l'ensemble des méthodes d'ordination en espace réduit, l'analyse factorielle des correspondances est ici utilisée (Chardy *et al.* 1976). Elle permet de décrire des tableaux de contingence (Benzécri & Benzécri, 1984) et peut aussi être appliquée à des tableaux d'échantillons (i) croisés aux espèces (j) : au couple (i,j) correspond alors un nombre positif  $k_{i,j}$  qui peut être un effectif, une biomasse, un pourcentage ou un codage en présence-absence. Du fait de la présence de nombreux doubles zéro dans ce type de tableau, l'analyse en composantes principales utilisant un coefficient de corrélation a été écartée (Lebart *et al.*, 1979). Dans le cas présent, le tableau des données croise l'ensemble des 60 espèces de Mollusques aux 67 strates sur les 68 strates géographiques du plan d'échantillonnage (la strate géographique n° 28 du Creux Jean-Charles est azoïque).

#### 2.3.1.1. Variable supplémentaire

En préliminaire à la construction du tableau de données croisant les espèces aux strates géographiques, il est possible de tenir compte des informations connexes collectées lors du plan d'échantillonnage, ces informations caractérisant certaines des qualités des strates. L'intérêt de cette démarche réside dans l'utilisation de ces informations en tant qu'une aide à l'interprétation des axes principaux mis en évidence par l'analyse factorielle : elles sont alors introduites comme variables supplémentaires dans l'analyse factorielle.

Cependant, ces informations sont d'une nature hétérogène, soit qualitative comme le type édaphique, soit quantitative comme la bathymétrie, la richesse spécifique, la densité moyenne ou la biomasse moyenne de la strate. Il est alors nécessaire d'adopter un codage particulier de ces variables supplémentaires ce qui influence le codage des variables actives de manière à respecter l'homogénéité du tableau de données (Benzécri & Benzécri, 1984). De fait, le codage des données représente l'étape la plus critique de toute analyse (Legendre & Legendre, 1984).

A cet effet un codage en présence-absence peut être utilisé pour les variables actives ce qui est compatible avec un codage disjonctif des variables supplémentaires.

### 2.3.1.2. Codage présence-absence (0,1)

Une façon simple de comparer entre-eux les cortèges faunistiques des strates est de considérer les espèces uniquement par leur présence ou leur absence et de ne pas tenir compte de leurs niveaux de densité ou biomasse qui fluctuent au cours des saisons. Ce codage est utilisé de manière à donner à chaque espèce un rôle équivalent. En effet, les résultats de l'échantillonnage aléatoire stratifié (Sauriau, 1987) montrent qu'un petit nombre d'espèces appartenant au peuplement à *Macoma balthica* domine en abondance, biomasse et répartition géographique les autres espèces du bassin de Marennes-Oléron. Ceci a comme corollaire que la plupart des espèces échantillonnées sont rares.

En parallèle à ce choix et afin de respecter le principe d'homogénéité du tableau de données, le codage des variables supplémentaires doit s'effectuer uniquement sous une forme qualitative. Ceci revient à effectuer un codage disjonctif complet du tableau de données (Benzécri & Benzécri, 1984).

Le détail du codage disjonctif complet est le suivant sachant que le découpage en classe doit respecter le principe d'équiprobabilité (Escofier & Pagès, 1990) :

- Toutes les espèces sont codées en présence (1) ou absence (0).
- Les sédiments sont classés selon leur nature en 8 modalités exclusives d'après la classification de Chassé & Glémarec (1976) : VV vase pure, VS vase sableuse, FV sable fin envasé, SF sable fin, SFB sable fin biogène, SF-DU sable fin à sable dunaire, SHV sable hétérogène envasé et GH gravier hétérogène. Un sédiment VV est codé 1,0,0,0,0,0,0.
- La richesse spécifique de chaque strate est utilisée comme un indice de diversité. Elle est codée en 6 modalités équiprobables selon le nombre d'espèces : SP3 une à trois espèces, SP4 quatre espèces, SP7 de cinq à sept espèces, SP10 de huit à dix espèces, SP13 de onze à treize espèces et SP23 plus de quatorze espèces et jusqu'à 23 espèces. Une strate avec 1 espèce est codée 1,0,0,0,0,0.
- Les densités et biomasses par unité de surface sont codées en 4 modalités équiprobables, les bornes des modalités étant définies par la valeur minimale, le percentile 25%, la médiane, le percentile 75% et la valeur maximale. Ces bornes sont respectivement pour les densités et pour les biomasses de matière organique : 0, 92, 180, 720 et 7000 individus  $m^{-2}$  soit DMIN, DME-, DME+ et DMAX pour une valeur moyenne de 630 individus  $m^{-2}$  puis 0, 1, 3, 7, 5 et 156 g  $m^{-2}$  pour une biomasse sèche sans cendre moyenne de 11 g  $m^{-2}$  soit BMIN, BME-, BME+ et BMAX.
- La cote marine moyenne de chaque strate est codée en 11 modalités équiprobables de -6 mètres cote marine à +4 mètres cote marine soit de -6M à +4M. Les deux modalités extrêmes (-6m et +4m) regroupent les strates dont la cote marine dépassent ces deux modalités. Une strate dont la bathymétrie moyenne est de -1,5 m est codée 0,0,0,0,0,1,0,0,0,0,0.

### 2.3.2. GROUPEMENT

Les techniques de classification sont destinées à produire des groupements d'objets ou de descripteurs. Bien que la panoplie des méthodes soit extrêmement étoffée (voir une revue par Legendre & Legendre, 1984), ces techniques procèdent d'une même démarche en trois étapes (Lebart *et al.*, 1979) : choix d'un type de codage, choix d'un coefficient de distance (voir Blanc *et al.*, 1976 dans le cas d'un codage en présence-absence) et choix d'un algorithme de classification.

Dans la mesure où les résultats des méthodes d'analyse factorielle dégagent des associations spécifiques et des regroupements de secteurs géographiques ayant des profils faunistiques similaires, il est possible d'utiliser une méthode de classification compatible avec ces résultats (Fénelon, 1981). Une classification ascendante hiérarchique basée sur l'algorithme des voisins réciproques est alors réalisée avec comme tableau d'entrée le tableau des facteurs de l'analyse factorielle des correspondances, comme critère de distance la distance euclidienne et comme critère d'agrégation celui du moment centré d'ordre 2 (minimisation des variances intra-classe).

La bibliothèque de programmes A.D.D.A.D. (Fénelon, 1981) permet de conserver dans la classification ascendante hiérarchique les options prises dans l'analyse factorielle des correspondances : les variables supplémentaires de l'analyse factorielle (espèces et strates) sont introduites dans la classification en tant que telles et placées sur l'arbre hiérarchique postérieurement à sa construction.

## 2.4. GROUPES TROPHIQUES

La distinction des éthologies alimentaires des Mollusques repose sur diverses typologies trophiques en particulier celles établies ou modifiées par Blegvad (1914), Pearson (1971), Wolff (1973), Newell (1979) ou Bachelet (1981). Cependant Wildish (1984) indique que ce type de classement ne peut être définitivement fixé : il serait nécessaire d'y adjoindre certaines caractéristiques spécifiques ce qui aurait pour conséquence de subdiviser certains des groupes trophiques comme ce peut être le cas des suspensivores ou déposivores. De même, le possible emboîtement de différents niveaux dans la structure trophique du peuplement n'est pas pris en compte (e.g. niveau 1 : le prédateur s'alimente sur un suspensivore; niveau 2 : ce prédateur est lui même la proie d'un prédateur) bien que cela puisse être un cas de figure courant (Commuto *et al.*, 1985).

Cinq groupes trophiques sont alors individualisés : les suspensivores (S), les suspensivores-déposivores (S-D) dont le régime alimentaire est mixte, les déposivores de surface (D), les carnivores (C) *sensu lato* (prédateurs ou nécrophages) et les herbivores (B).

## 3. RESULTATS ET DISCUSSION

### 3.1. STRUCTURES DES PEUPELEMENTS MALACOLOGIQUES

#### 3.1.1. RICHESSE ET DIVERSITE SPECIFIQUE

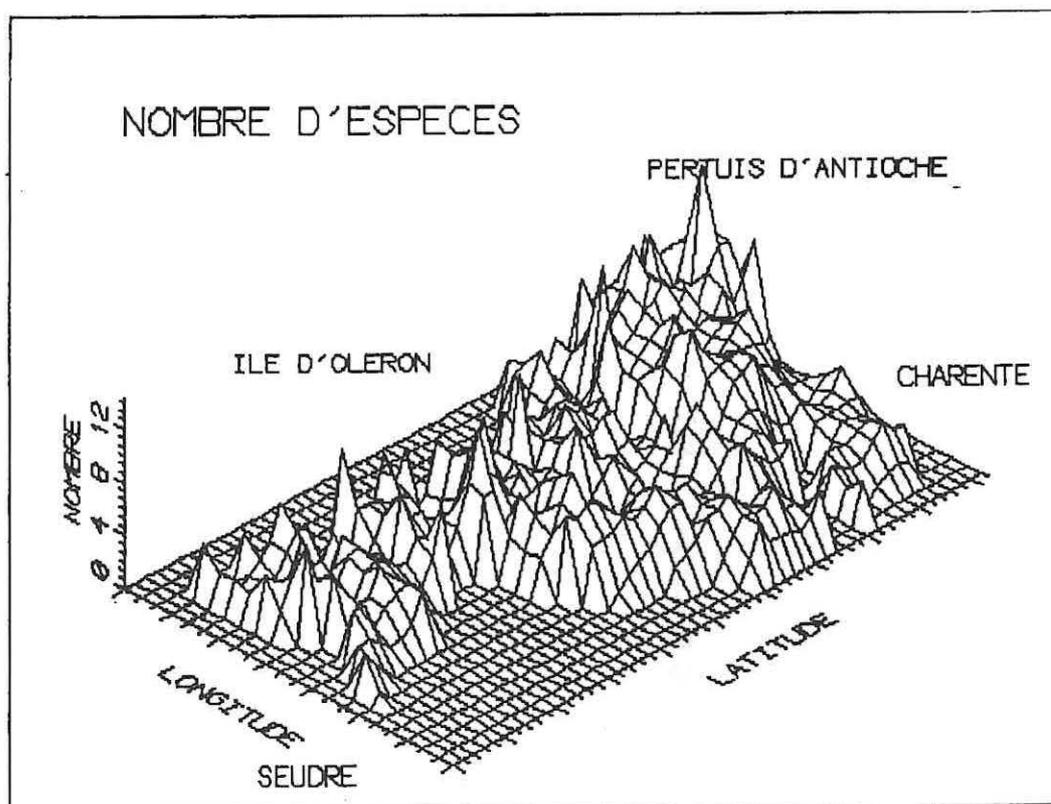


Figure 32 : Variation géographique du nombre d'espèces par unité de surface de 0,2 m<sup>2</sup>.

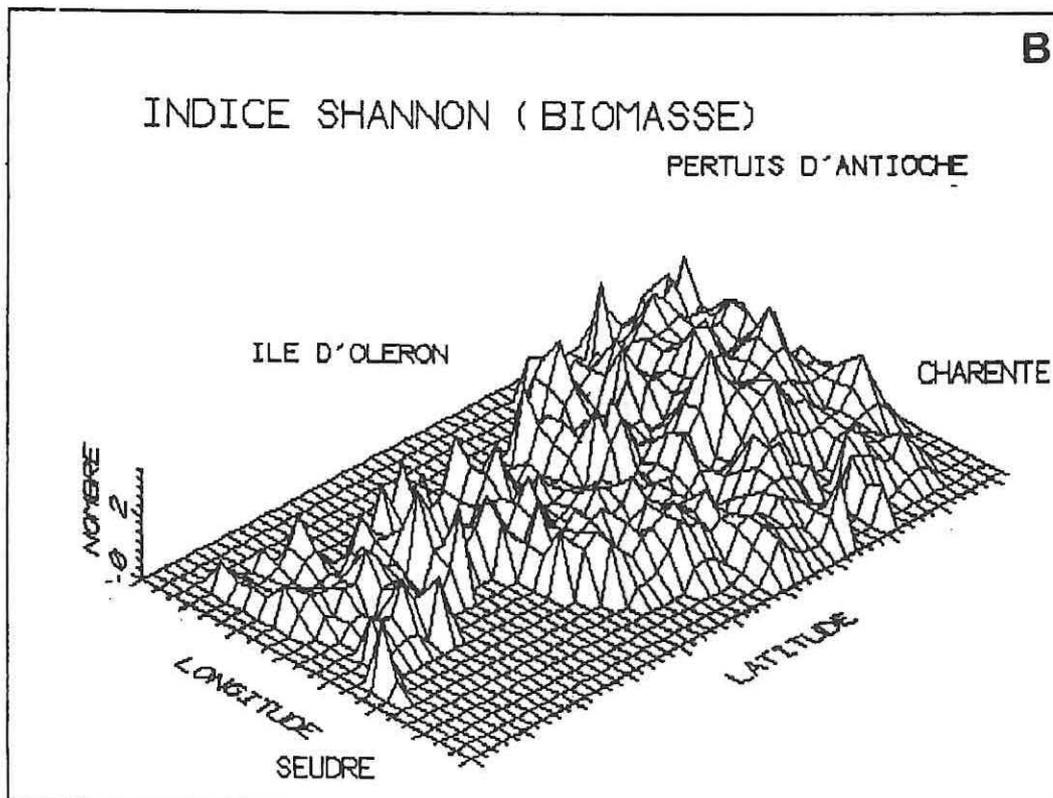
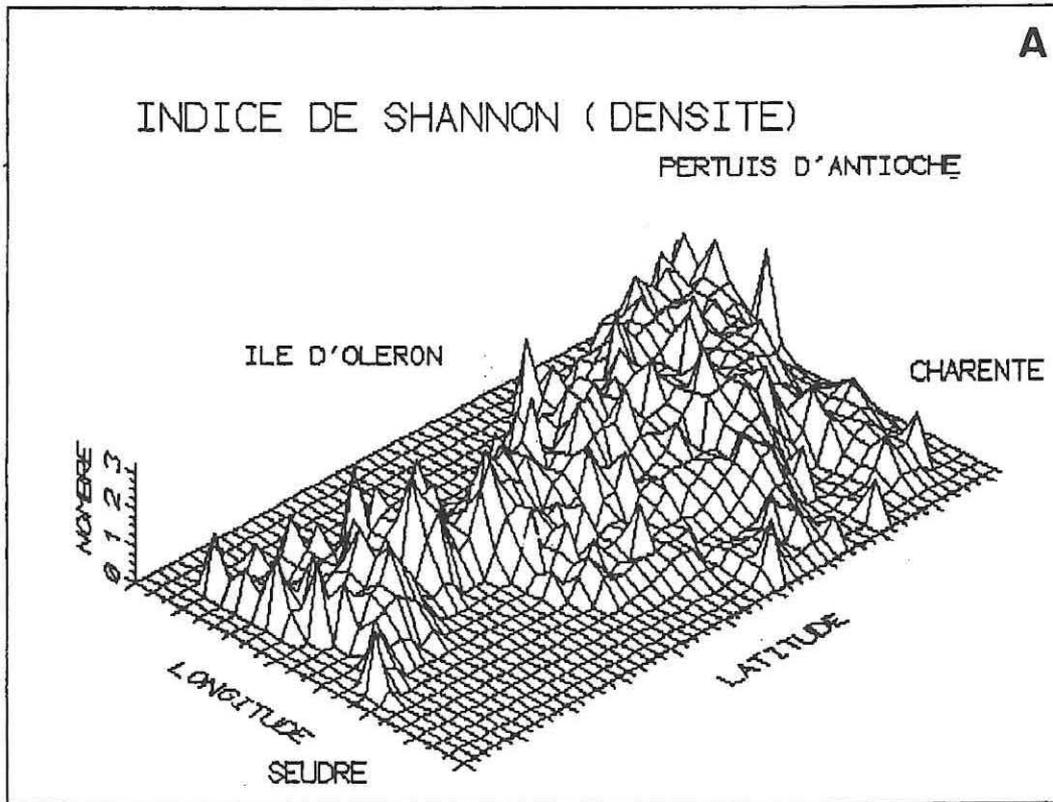


Figure 33 : Variation géographique de l'indice de Shannon en densité (A) et en biomasse sèche libre de cendre (B) par unité de surface de 0,2 m<sup>2</sup>.

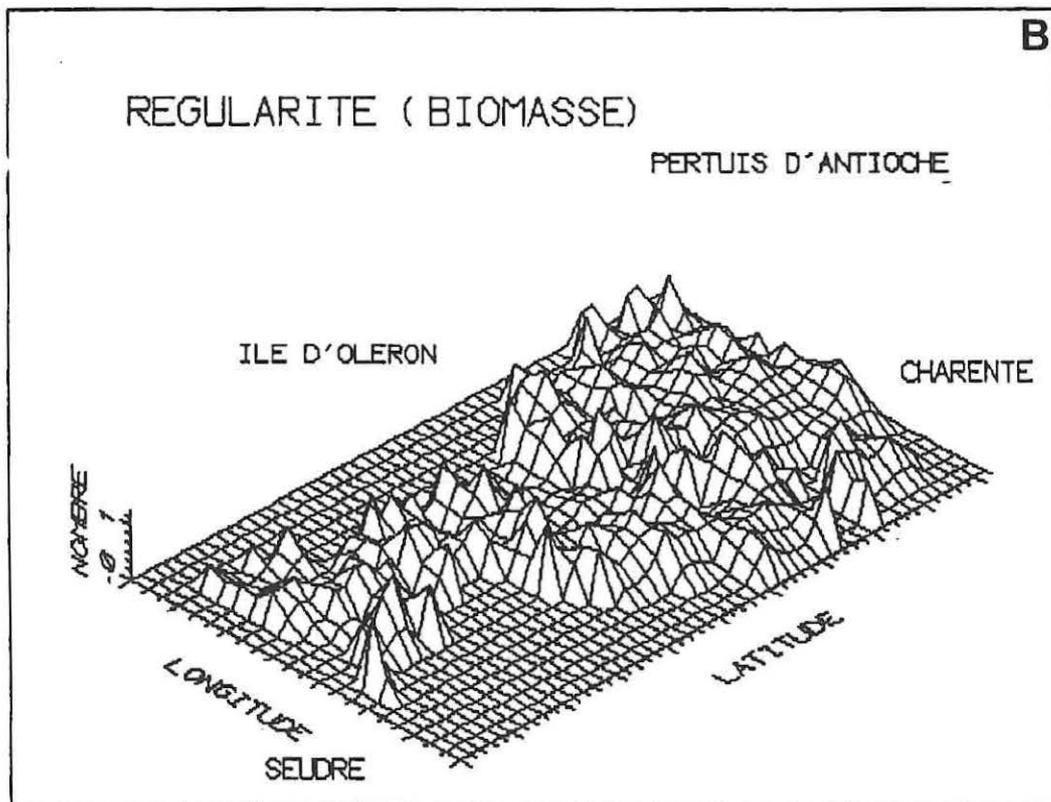
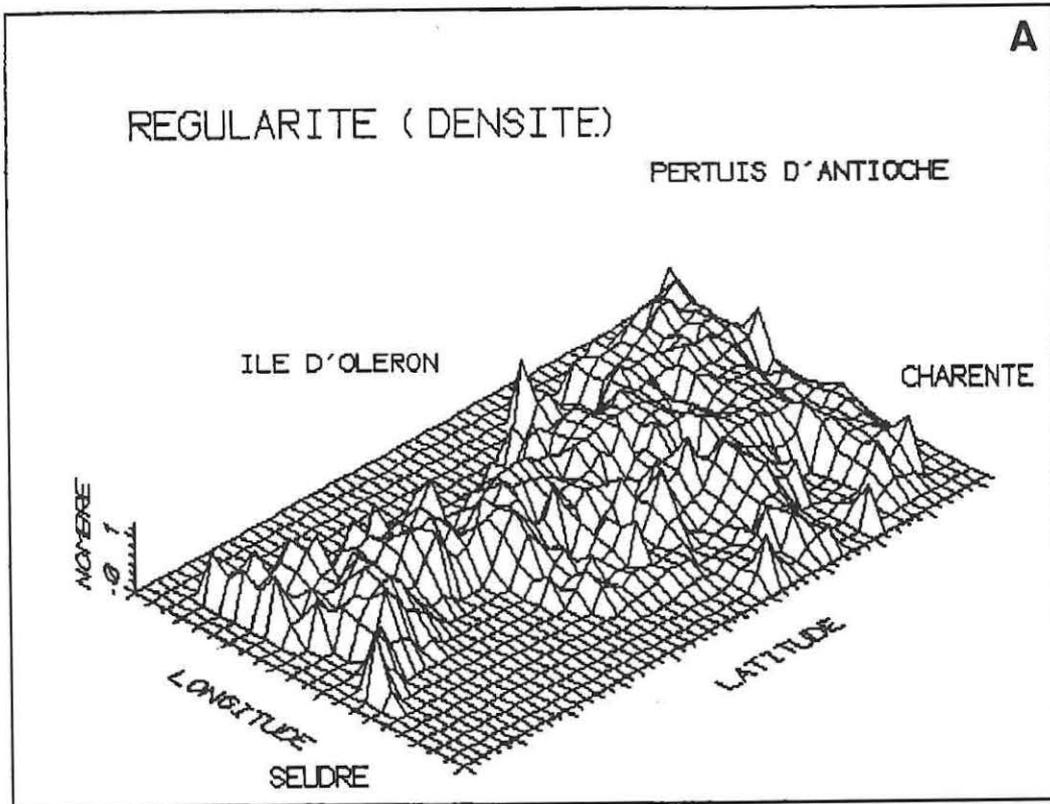


Figure 34 : Variation géographique de la régularité en densité (A) et en biomasse sèche libre de cendre (B) par unité de surface de 0,2 m<sup>2</sup>.

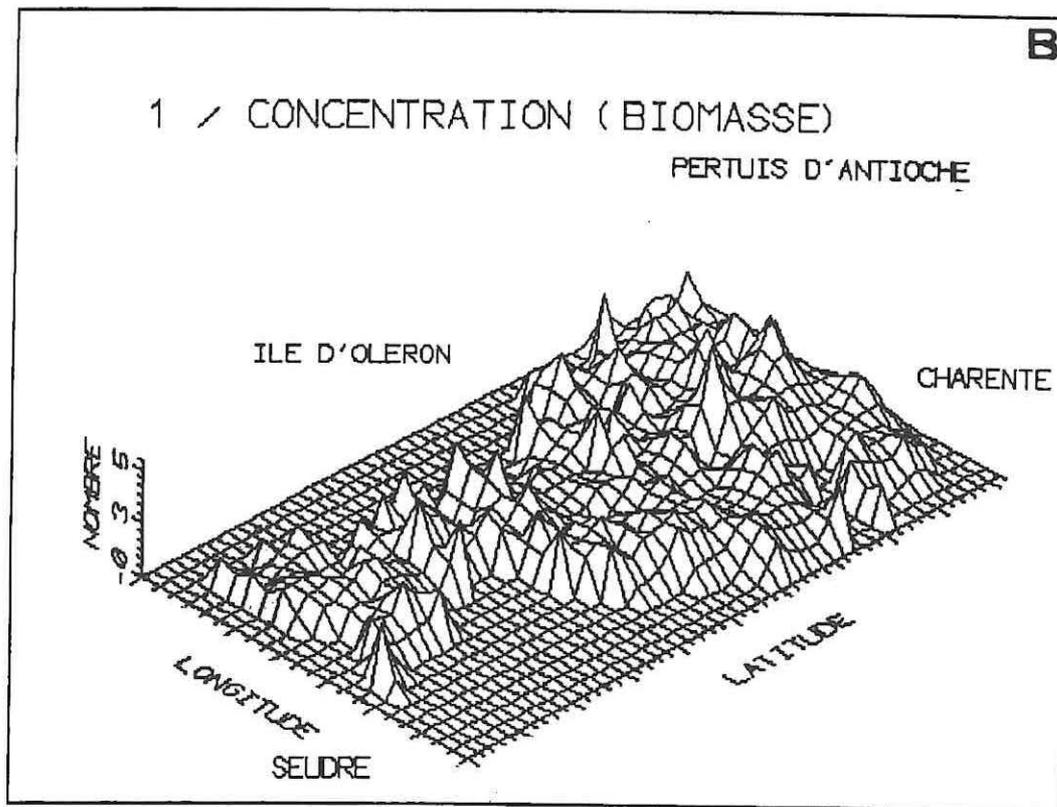
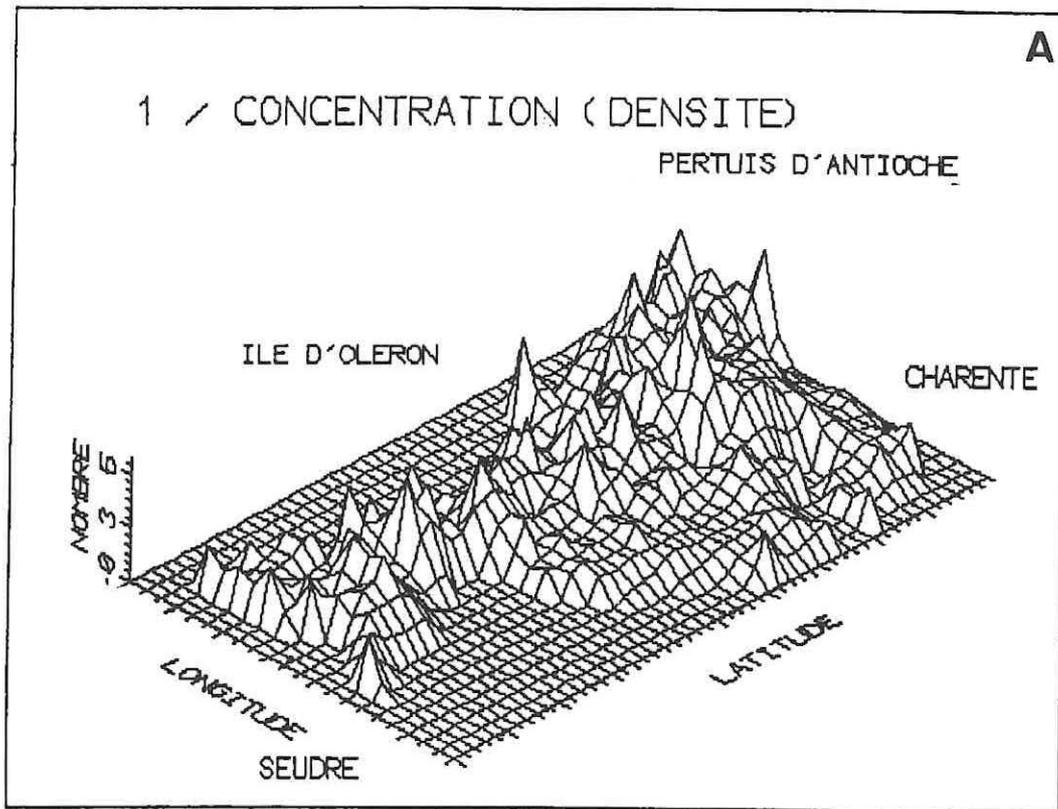


Figure 35 : Variation géographique de l'inverse de la concentration en densité (A) et en biomasse sèche libre de cendre (B) par unité de surface de 0,2 m<sup>2</sup>.

Selon le critère richesse spécifique (S), la partie Nord-Ouest du bassin (Fig. 32) sous influence océanique est la plus riche en espèces mais ce nombre d'espèces est assez variable (3-14). Un premier gradient spécifique décroissant Ouest-Est oppose cette aire océanique plurispécifique à, d'une part, la zone paucispécifique d'influence de la Charente (2 à 5 espèces) et, d'autre part, la vasière de l'Est relativement homogène (3 à 6 espèces). Un second gradient spécifique décroissant Nord-Sud apparaît et est plus marqué que le précédent car, bien que la richesse spécifique diminue progressivement, des valeurs nulles s'observent à l'aplomb des chenaux du centre du bassin, de la Seudre et à proximité du pertuis de Maumusson situé à l'extrême Sud-Ouest (Fig. 32). La richesse spécifique des estrans de la côte d'Oléron est de l'ordre de 2 à 9 espèces. Elle suit le second gradient décroissant Nord-Sud et semble plus élevée que de celle des estrans vaseux de l'Est qui reste assez homogène (2 à 5 espèces). La partie Sud du bassin de Marennes-Oléron est moyennement diversifiée (4 à 9 espèces) excepté pour les chenaux qui rejoignent le pertuis de Maumusson.

Ces deux gradients se retrouvent pour l'indice de diversité de Shannon (Fig. 33 a, b) qui reste inférieur à une valeur de 2,7-2,8. Ces gradients sont beaucoup plus marqués en densité qu'en biomasse du fait de l'influence des fortes abondances du gastéropode *Hydrobia ulvae* qui par exemple sur la vasière de l'Est est de 100 à 1000 fois plus abondant que les autres Mollusques.

Les variations géographiques de la régularité R (Fig. 34 a, b) et de l'indice D, inverse de l'indice de concentration, (Fig. 35 a, b) reflètent aussi ces deux gradients. Autant la partie Nord-Ouest du bassin, zone océanique plurispécifique, présente une répartition spécifique en densité et biomasse équilibrée et peu concentrée, autant les peuplements malacologiques des zones estuariennes de Charente et de la vasière intertidale de l'Est sont déstructurés, peu équilibrés, plus conspécifiques et dominés essentiellement par les espèces *Hydrobia ulvae* et *Abra tenuis*. En biomasse, cette opposition est moins nette ce qui indique une répartition pondérale plus équilibrée entre les espèces de petites tailles très abondantes et les espèces de grandes tailles moins abondantes.

L'ajustement des espèces aux contraintes de ces biotopes n'est donc pas géré de manière identique selon l'abondance ou la biomasse des individus. Il apparaît aussi dans la partie Sud du bassin une nette dichotomie entre les peuplements malacologiques intertidaux structurés et équilibrés et les peuplements malacologiques des chenaux très peu structurés; chenaux qui sont parfois azoïques comme en Seudre et dans le pertuis de Maumusson. (Figs. 34 & 35).

En définitive, de l'ensemble de ces indices ressort une première typologie géographique de la baie basée sur la diversité spécifique et la structure des peuplements malacologiques. Sept secteurs s'individualisent nettement : (1) La Charente et son estuaire externe, (2) la vasière intertidale de l'Est, (3) la côte d'Oléron avec localement de fortes variations géographiques des indices de diversité, (4) le secteur subtidal Nord plurispécifique (en particulier toute la zone Nord sous influence océanique) qui est très différent du secteur subtidal Sud par endroit azoïque, (5) l'ensemble des bancs intertidaux du centre et Sud, (6) l'estuaire de la Seudre par endroit azoïque et (7) les estrans du Sud (Marennes et secteur de Ronce-les-bains à l'Embellie).

Cette typologie a été adoptée, dans un premier temps, pour présenter globalement les résultats du plan d'échantillonnage stratifié selon un découpage en 7 superstrates (voir le chapitre 1). Elle demanderait vraisemblablement à être reformulée.

### 3.1.2. DIAGRAMME RANGS-FREQUENCES

La comparaison des déformations progressives des diagrammes rangs-fréquences des 7 zones géographiques précédemment définies met en relief (Fig. 36) la présence d'un *continuum* entre des systèmes juvéniles typiques de stade 1 (la zone géographique Marennes avec un diagramme de biomasse convexe) et des systèmes plus structurés et plus diversifiés de stade 2 (zone subtidale avec un diagramme de biomasse concave). Plus en détail :

- Le diagramme de la zone subtidale indique un stade 2 avec des diagrammes concaves de densité et biomasse montrant qu'une dizaine d'espèces sont dominantes : le peuplement malacologique à forte diversité spécifique est bien structuré et équilibré. Ce diagramme regroupe en fait les secteurs subtidaux Nord et Sud mais du fait de l'influence prépondérante du premier secteur dans les résultats quantitatifs qui servent ici, la structure vraisemblablement différente du secteur Sud n'interfère pas. Les espèces uniquement présentes dans le secteur sud sont alors rejetées parmi les espèces rares dans la queue de distribution du diagramme rangs-fréquences.

## STRUCTURE ET ORGANISATION TROPHIQUE

- Bien que d'une richesse spécifique équivalente de 42 Mollusques (Tab. 9) la côte d'Oléron présente des diagrammes plus rectilignes que dans le cas précédent. Ils sont en fait moins équilibrés et reflètent la dominance d'*Hydrobia ulvae* et d'*Abra tenuis* ainsi que la prépondérance de *Cerastoderma edule* et *Mytilus edulis*. Ce diagramme laisserait supposer un stade intermédiaire entre les stades 1 et 2 définis par Frontier (1976).

- En densité, le diagramme de la vasière de l'Est suggère la présence d'un stade 1 avec des peuplements intertidaux moins diversifiés et de plus en plus dominés numériquement par la seule espèce *Hydrobia ulvae*. En revanche, la structure en biomasse est beaucoup plus équilibrée (diagramme concave : stade 2) avec 6 espèces prépondérantes *Mytilus edulis*, *Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Crassostrea gigas* de gisements naturels et *Cerastoderma edule*.

### RANG SPECIFIQUE : Echelle Log.

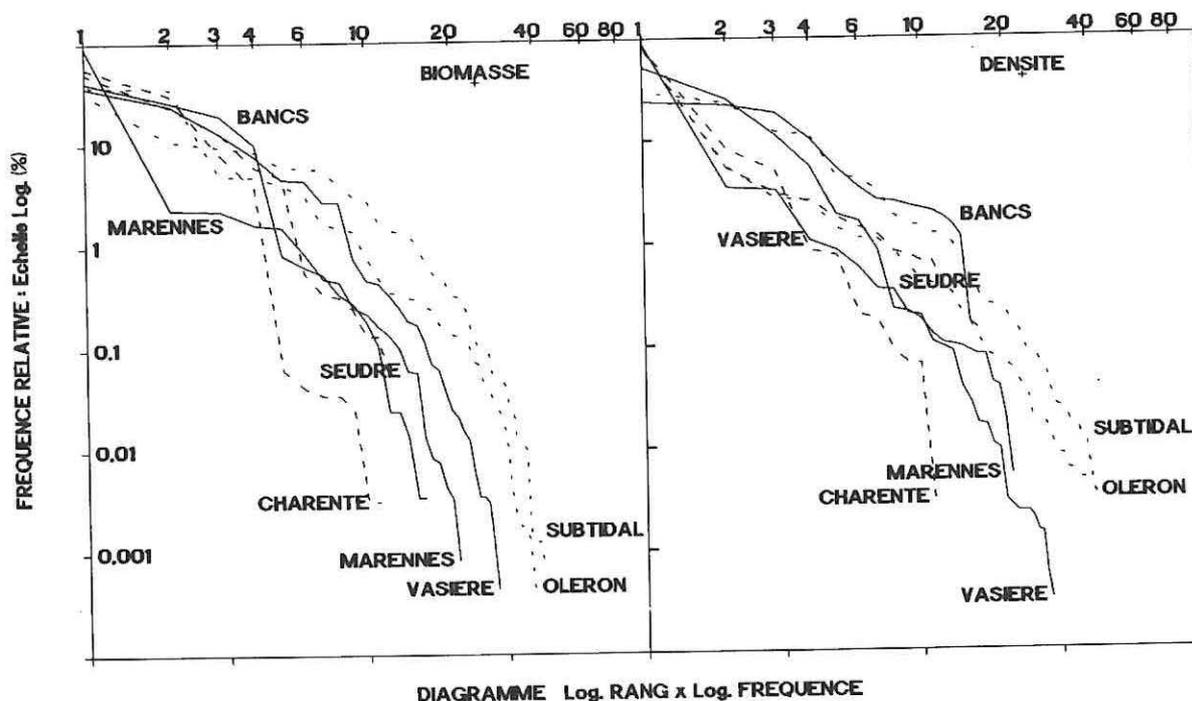


Figure 36 : Diagramme rangs-fréquences en densité et biomasse sèche sans cendre selon les 7 zones du plan stratifié : Charente, Vasière de l'Est, côte d'Oléron, zone subtidale Nord+Sud, Bancs intertidaux centre et Sud, Seudre et estrans Sud de Marennes-Ronce.

- La zone de Charente s'apparente à un stade 1 : système estuarien juvénile paucispécifique (11 espèces) dominé en abondance par *Hydrobia ulvae* et en biomasse par *Macoma balthica*. Le diagramme de la zone Seudre rappelle celui de la zone Charente mais, bien que *Scrobicularia plana* y domine largement, le reste du peuplement est bien équilibré tant en densité qu'en biomasse. La structure démographique de *Scrobicularia plana* (Fig. 28) montre que les prélèvements réalisés en Seudre contenaient de nombreuses recrues de cette espèce. Cet apport de juvéniles a un effet destructurant sur le peuplement estuarien qui rentre dans un cycle saisonnier de "rajeunissement-vieillessement" comme montré en Gironde par Bachelet (1979).

- La zone Bancs intertidaux est particulière. Y sont prépondérantes *Crepidula fornicata*, *Hinia reticulata* et *Mytilus edulis*. Il est possible de déceler certains palliers dans ce diagramme concave, ce qui indiquerait un mélange de plusieurs peuplements (Frontier, 1977). De fait, *Crepidula fornicata* et *Mytilus edulis* sont des espèces épibenthiques qui permettent, par le piègeage de sédiments vaseux, l'installation d'espèces vasicoles qui se surimposent aux peuplements de sables fins sous-jacents.

- La zone de Marennes (estrans du Sud) représente un stade 1 typique pour le diagramme de biomasse : elle s'individualise totalement des autres secteurs géographiques par l'allure rectiligne puis concave du diagramme rangs-fréquences. *Cerastoderma edule* est en effet en biomasse 50 fois plus prépondérante que les espèces suivantes *Scrobicularia plana* et *Hydrobia ulvae*, les espèces peu abondantes ayant une répartition plus équilibrée. Cependant, numériquement *Hydrobia ulvae* et *Abra*

STRUCTURE ET ORGANISATION TROPHIQUE

*tenuis* dominant mais le diagramme de densité est presque totalement rectiligne suggérant peut-être un "effet de cumul de structures différentes" comme indiqué par Frontier (1976). La zone de Marennes est diversifiée (Tab. 9) mais recèle en effet une forte variabilité de conditions édaphiques depuis des vases sableuses jusqu'aux sables fins, ceci sur une aire géographique relativement petite.

Tableau 9 : Nombre d'espèces (S), indice de Shannon (H) et régularité (R) des 7 zones géographiques selon la densité (D.) et la biomasse sèche sans cendre (B.).

		Total		Intertidal		Subtidal		Parc		Bouchot	
		D.	B.	D.	B.	D.	B.	D.	B.	D.	B.
Charente (1)	S	11	11	8	8	8	8	6	6	3	3
	H	0,9	1,5	0,6	1,3	1,5	0,5	1,7	1,2	0,5	0,7
	R	0,3	0,4	0,2	0,4	0,5	0,2	0,7	0,5	0,3	0,5
Vasière de l'Est (2)	S	29	29	25	25	4	4	19	19	9	9
	H	0,8	2,6	0,6	2,6	0,2	0,8	1,7	1,4	1,1	0,1
	R	0,2	0,5	0,1	0,6	0,1	0,4	0,4	0,3	0,3	0,1
Oléron (3)	S	42	42	36	36	-	-	29	29	7	7
	H	1,3	2,5	0,8	2,5	-	-	3,3	1,7	1,8	0,7
	R	0,2	0,5	0,2	0,5	-	-	0,7	0,3	0,6	0,2
Subtidal Nord+Sud (4)	S	42	42	-	-	42	42	-	-	-	-
	H	3,1	3,5	-	-	3,1	3,5	-	-	-	-
	R	0,6	0,7	-	-	0,6	0,7	-	-	-	-
Bancs du Sud (5)	S	16	16	11	11	-	-	13	13	-	-
	H	3,1	2,1	2,5	1,8	-	-	2,4	2,4	-	-
	R	0,8	0,5	0,7	0,5	-	-	0,7	0,6	-	-
Seudre (6)	S	12	12	11	11	-	-	4	4	-	-
	H	1,3	2,0	2,9	1,5	-	-	0,3	1,1	-	-
	R	0,4	0,6	0,8	0,4	-	-	0,1	0,5	-	-
Marennes (7)	S	22	22	15	15	-	-	15	15	-	-
	H	2,0	0,8	1,3	0,7	-	-	1,5	1,3	-	-
	R	0,4	0,2	0,3	0,2	-	-	0,4	0,3	-	-

### 3.1.2.1. Influence du mode de culture

Bien que des indications puissent être obtenues à partir des indices de diversité (richesse spécifique, indice de Shannon et régularité), les diagrammes rangs-fréquences permettent de mieux synthétiser l'influence du type d'occupation du sol sur la structure des peuplements benthiques sous-jacents en regard de la présence de cultures conchylicoles (parcs à huîtres et bouchots à moules).

D'une manière générale, les cultures d'huîtres n'ont pas la même influence sur les peuplements sous-jacents que les cultures de moules même si le sens de variation des différents indices de diversité est synchrone (Tab. 9) :

- Dans les deux cas, la diversité spécifique diminue par rapport aux peuplements intertidaux voisins mais la richesse spécifique chute de 20 à 25% dans les parcs ostréicoles et de 60 à 80% dans les bouchots.

- Dans les deux cas, la présence de cultures a pour effet d'augmenter les indices de Shannon et de régularité calculés sur les densités et de les diminuer notablement selon les biomasses : la répartition des abondances est plus équilibrée entre un petit nombre d'espèces alors que l'une d'entre-elles domine pondéralement mais moins que ne le fait l'espèce la plus abondante du peuplement intertidal voisin. Ceci est très net pour les bouchots des zones de Charente, Vasière de l'Est et côte d'Oléron où des espèces vasicoles comme *Abra nitida* et *Nucula turgida* dominent et remplacent totalement les espèces du peuplement intertidal à *Macoma balthica* (*Macoma balthica*, *Abra tenuis* ou *Hydrobia ulvae*). Ceci a pour conséquence sur les diagrammes rangs-fréquences d'observer une simplification de la structure des peuplements malacologiques des bouchots avec, soit une absence de structure nette (moins de 5 espèces), soit un retour vers un stade 1 juvénile vis-à-vis des peuplements intertidaux de la même zone géographique (Fig. 37 A, B, C et D).

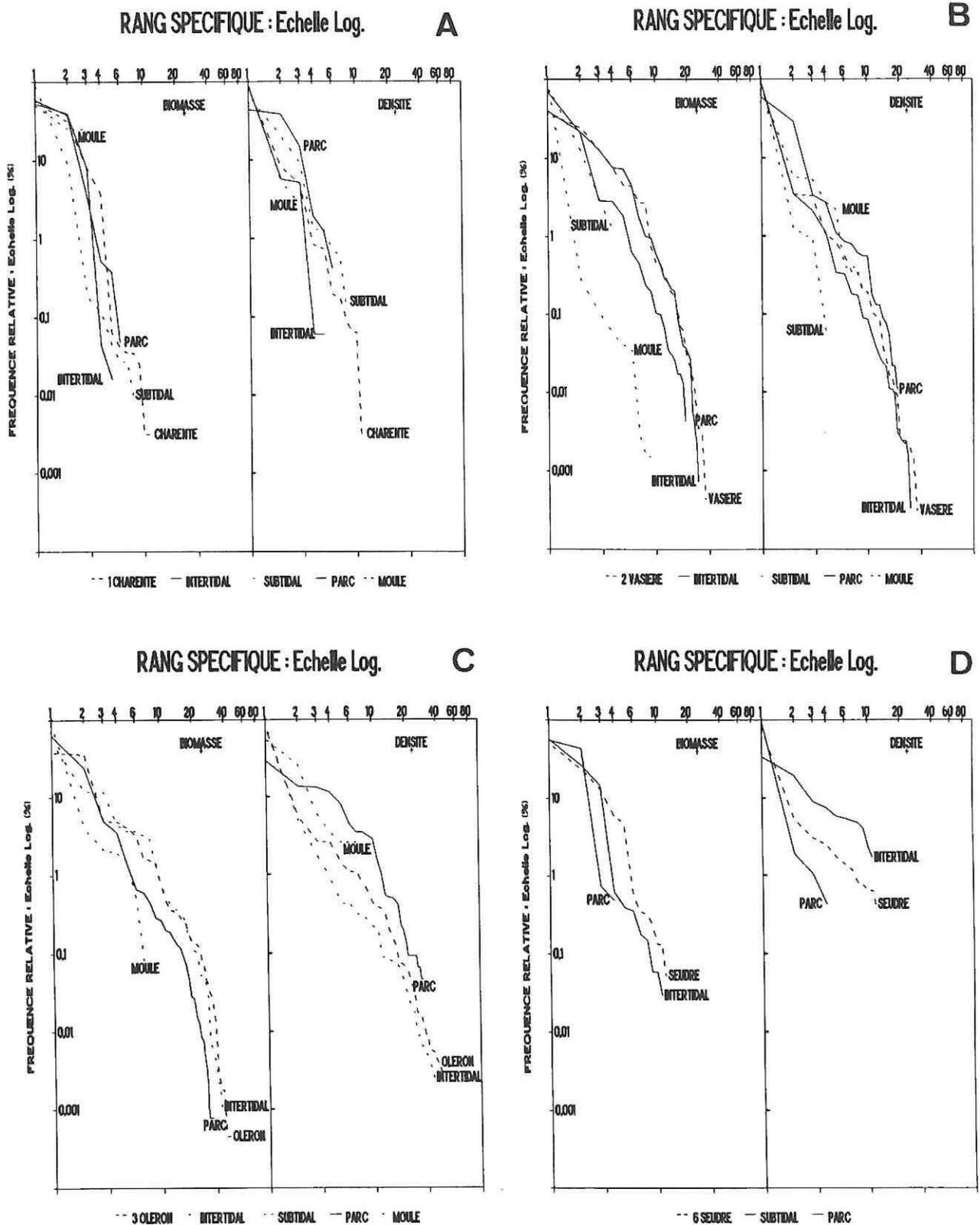


Figure 37 : Diagrammes rangs-fréquences en densité et biomasse sèche libre de cendre selon les zones Charente (A), Vasière de l'Est (B), côte d'Oléron (C) et Seudre (D) illustrant l'influence des cultures ostréicoles et mytilicoles.

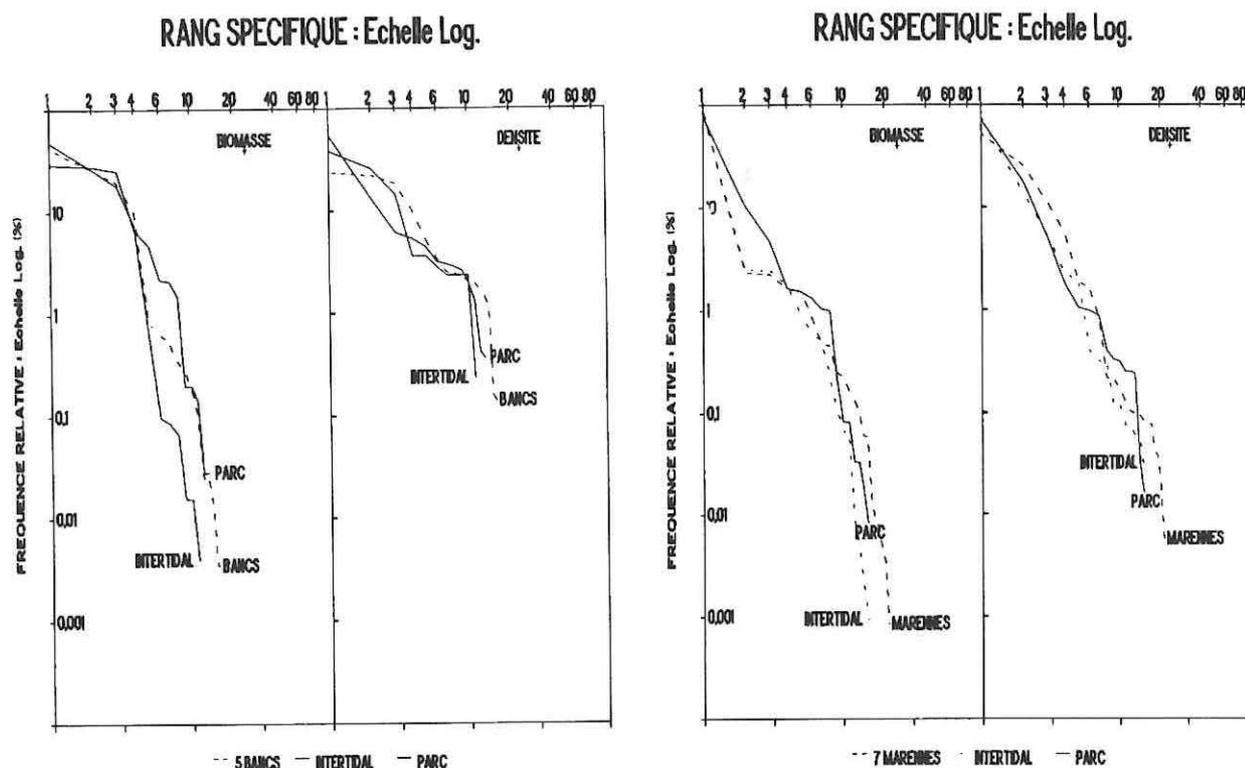


Figure 38 : Diagrammes rangs-fréquences en densité et biomasse sèche sans cendre selon les zones Bancs et Marennes illustrant l'influence des cultures ostréicoles et mytilicoles.

- L'influence des parcs ostréicoles ne se traduit pas comme pour les bouchots par un remplacement complet du peuplement sous-jacent, une forte sélection des espèces et une structure inter-spécifique homogène en densité. Il apparaît au contraire une superposition de peuplements et une sélection moins accrue des espèces, la présence d'huîtres se traduisant par des apports de matières organiques liés à la biodéposition (Sornin *et al.*, 1983, 1986) suffisant pour favoriser le développement d'espèces vasicoles mais insuffisant pour éliminer l'ensemble du cortège faunistique du peuplement sous-jacent. Les diagrammes rangs-fréquences apparaissent de ce fait plus structurés, avec une distribution inter-spécifique des individus plus homogène (Fig. 37 A, B et C). Seule une exception notable apparaît pour la Seudre (Fig. 37 D) où il n'y a que très peu d'espèces.

- Cette superposition de peuplements apparaît caractéristique pour la zone géographique des bancs intertidaux du Sud (Fig. 38 A) avec à la fois la persistance d'espèces de sables fins ou sables dunaires (*Angulus tenuis*, *Chamelea striatula*, *Lunatia catena* ou *Spisula ovalis*), la présence d'espèces ubiquistes (*Abra alba*, *Spisula subtruncata*) et la surimposition d'espèces vasicoles (*Nucula turgida*, *Mysella bidentata*) avec la dominance numérique de *Corbula gibba*. Le diagramme rangs-fréquences des biomasses est nettement concave avec des paliers alors que celui des densités a une allure assez rectiligne.

- Le secteur ostréicole de la zone géographique de Marennes (Fig. 38 B) présente un diagramme de biomasse faiblement structuré (*Cerastoderma edule* domine aussi le peuplement malacologique dans les parcs ostréicoles) et un diagramme en densité presque rectiligne. En fait, ce diagramme regroupe des espèces du peuplement à *Macoma balthica* (*Abra tenuis*, *Cerastoderma edule*, *Hydrobia ulvae*), des espèces du peuplement de vase pure (*Abra nitida*, *Nucula turgida*, *Mysella bidentata*) alors que les espèces du peuplement de sables fins comme *Angulus tenuis* et *Fabulina fabuloides* ont été éliminées au contraire de *Pandora inaequalvis* et *Pharus legumen* qui persistent.

Cette superposition de peuplements dans un unique diagramme rangs-fréquences reflète une certaine hétérogénéité spatiale de l'ensemble de la zone Marennes mais avec une proportion des divers peuplements sensiblement équivalente. L'effet de "cumul de structures différentes" comme indiqué par Frontier (1990) est alors plus net ici que pour la côte d'Oléron où une majorité des estrans cultivés est dominée par le faciès à *Cerastoderma edule* du peuplement intertidal à *Macoma balthica*.

### 3.1.2.2. Influence de l'échelle d'observation

Il apparaît essentiel, dans l'interprétation des diagrammes rangs-fréquences, de faire référence à une échelle d'espace (Frontier, 1977) : le stade auquel apparaît être situé le peuplement dépend de l'échelle d'observation adoptée lors de l'échantillonnage.

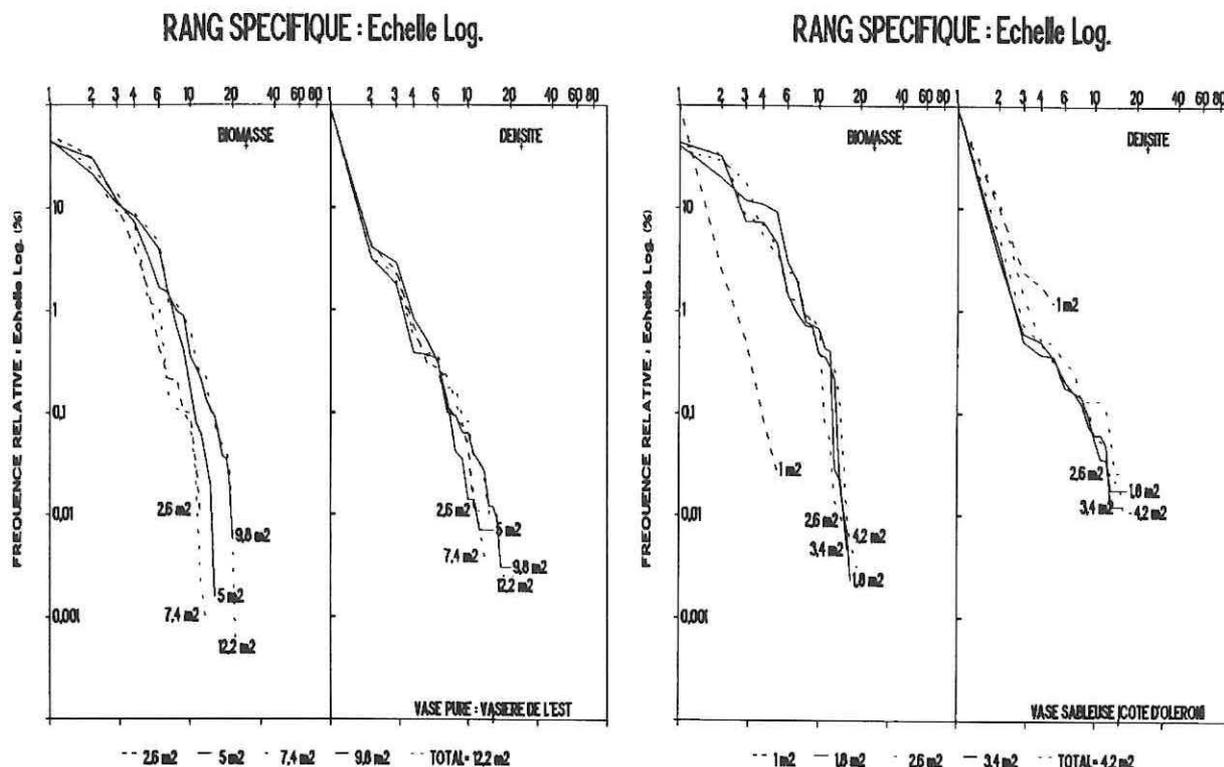


Figure 39 : Diagrammes rangs-fréquences en densité et biomasse sèche sans cendre pour deux strates, l'une de la Vasière de l'est (strate vase pure) et l'autre de la côte d'Oléron (strate vase sableuse) illustrant l'influence de l'échelle d'observation.

La mise en évidence de cette interaction a été faite en construisant une série de diagrammes rangs-fréquences issue d'une même strate géographique et à partir de plusieurs sous-échantillons de taille croissante (Fig. 39). Deux exemples sont utilisés, la strate "vase pure" de la vasière de l'Est avec 61 échantillons et la strate "vase sableuse" de la côte d'Oléron avec 21 échantillons. Les tirages aléatoires sans remise des sous-échantillons s'effectuent de manière à prendre en compte une série de surfaces croissantes pour que le dernier diagramme représente la totalité des échantillons de la strate. Une illustration d'un tirage aléatoire est donnée pour chacune de ces deux strates (Fig. 39 A, B) :

- Pour la côte d'Oléron, une surface d'un mètre carré (ce qui correspond à la sommation de 5 unités d'échantillonnage de 0,2 m<sup>2</sup>) semble insuffisante pour estimer la structure du peuplement. En revanche, le faisceau des quatre autres diagrammes reste à l'intérieur de ce que Frontier (1990) appelle un "canal" reflétant une structure identique du peuplement malacologique auquel se superpose une variabilité aléatoire. Amanieu *et al.* (1981) proposent alors un test statistique (distance de Hellinger) de manière à tester la significativité des écarts entre deux diagrammes rangs-fréquences. Pour cette strate, la répartition numérique des individus en espèces est peu homogène (*Hydrobia ulvae* domine largement le peuplement intertidal de vase sableuse où se retrouvent *Abra tenuis*, *Macoma balthica*, *Cerastoderma edule* et *Scrobicularia plana*) alors qu'en biomasse la structure s'apparente à un stade plus mature avec une répartition plus homogène des biomasses entre *Cerastoderma edule*, *Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica* et *Venerupis decussata*).

- Pour la vasière de l'Est, il ressort une identité de structure quelle que soit l'échelle d'observation adoptée mais cette échelle reste toujours supérieure au mètre carré. Le peuplement intertidal de vase pure est toujours dominé numériquement par *Hydrobia ulvae* avec *Macoma balthica*,

*Abra tenuis* et *Scrobicularia plana* alors qu'en biomasse une certaine homogénéité se rétablit entre *Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica*, *Cerastoderma edule* et *Scrobicularia plana*.

Ces résultats suggèrent finalement qu'il est nécessaire de considérer avec précautions les diagrammes rangs-fréquences obtenus sur une sommation d'un nombre d'échantillons trop restreint, sommation correspondant à une aire de l'ordre du mètre carré : c'est le cas des diagrammes obtenus en Seudre pour les parcs ostréicoles (Fig. 37 D) et de ceux obtenus pour les bouchots (Fig. 37 A, B et C). Les remarques qualitatives faites à propos de l'influence des cultures mytilicoles sur les peuplements benthiques restent vraisemblablement valables mais les diagrammes rangs-fréquences exposés ne permettent pas d'estimer sans biais réhibitoire la structure de ces peuplements.

### 3.1.3. TYPOLOGIE DES PEUPELEMENTS MALACOLOGIQUES

#### 3.1.3.1. Ordination en espace réduit

##### 3.1.3.1.1. Graphes des espèces et des strates

Une première analyse des correspondances effectuée sur le tableau complet (60 espèces croisées aux 67 strates) montre l'influence perturbatrice de quelques espèces ayant une répartition géographique très restreinte et de quelques strates ayant un profil faunistique tout à fait original par rapport à l'ensemble des autres strates. Plusieurs essais successifs d'analyses factorielles montrent l'influence perturbatrice de 5 espèces, soit peu fréquentes (*Dosinia lupinus*, *Lunatia catena*, *Retusa truncatella* et *Gibbula umbilicalis*), soit mal échantillonnée (*Mya arenaria*) et de trois strates (43, 46 et 53) de sables fins à sables dunaires situées aux extrémités Nord-Ouest et Sud-Ouest du bassin. Lors de ces essais successifs, ces 5 espèces et 3 strates qui ont une contribution relative aux 3 premiers axes proche de 0,2 jouent tour à tour un rôle perturbateur sur la structure du nuage de points.

A cet égard, l'occultation de l'influence active de ces 3 strates ayant un profil faunistique singulier et de ces 5 Mollusques ayant une répartition géographique restreinte se fait en les plaçant en variables supplémentaires : l'analyse factorielle des correspondances est donc refaite sur un tableau restreint croisant 55 espèces aux 64 strates.

Les résultats de cette analyse factorielle des correspondances révèlent une structure nettement tétraédrique dans l'espace des trois premiers axes (Figs. 40 et 41). Il y a vraisemblablement une liaison quadratique entre les axes 1 et 2 (effet Guttman) traduisant simplement le fait que l'ensemble des observations est davantage concentré sur la diagonale d'un tableau à double entrée reprenant l'ordre des stations et des espèces donné par l'analyse factorielle.

L'inertie expliquée par ces trois axes est respectivement de 13,11%, 7,33% et 5,75%.

L'analyse détaillée des contributions absolues à l'axe 1 montre qu'un groupe d'espèces euryhalines intertidales (*Abra tenuis*, *Cerastoderma edule*, *Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana* et *Venerupis decussata*) s'oppose à un groupe hétérogène d'espèces ayant des affinités beaucoup plus marines et situées en position subtidale (*Abra alba*, *Anomia ephippium*, *Calyptrea chinensis*, *Chlamys varia*, *Corbula gibba*, *Cylichna cylindracea*, *Dentalium vulgare*, *Nucula nucleus*, *Solen marginatus*, *Spisula ovalis*, *Spisula subtruncata* et *Turritella communis*).

Ainsi l'axe 1 met en opposition trois ensembles distincts (Fig. 40) :

- Du côté négatif de l'axe 1, les espèces intertidales euryhalines appartenant au peuplement à *Macoma balthica*. Au sein de ce peuplement les deux espèces *Cerastoderma edule* et *Scrobicularia plana* sont cependant bien individualisées de part et d'autre de *Macoma balthica*. Elles caractérisent chacune un faciès différent de ce peuplement : *Scrobicularia plana* un faciès de dessalure et *Cerastoderma edule* un faciès de sédiments plus sableux. Ce peuplement se trouve réparti sur la totalité des estrans du bassin de Marennes-Oléron ainsi qu'en Charente et en Seudre,
- Situé en position barycentrique sur l'axe 1 se situe le peuplement de vases pures à *Abra nitida*-*Sternaspis scutata* avec *Abra nitida*, *Nucula turgida*, *Mysella bidentata* et *Corbula gibba*.
- Du côté positif de l'axe 1, les espèces de divers peuplements subtidaux marins dont la discrimination dans le plan 2/3 est plus aisée.



# DONNEES PRESENCE / ABSENCE

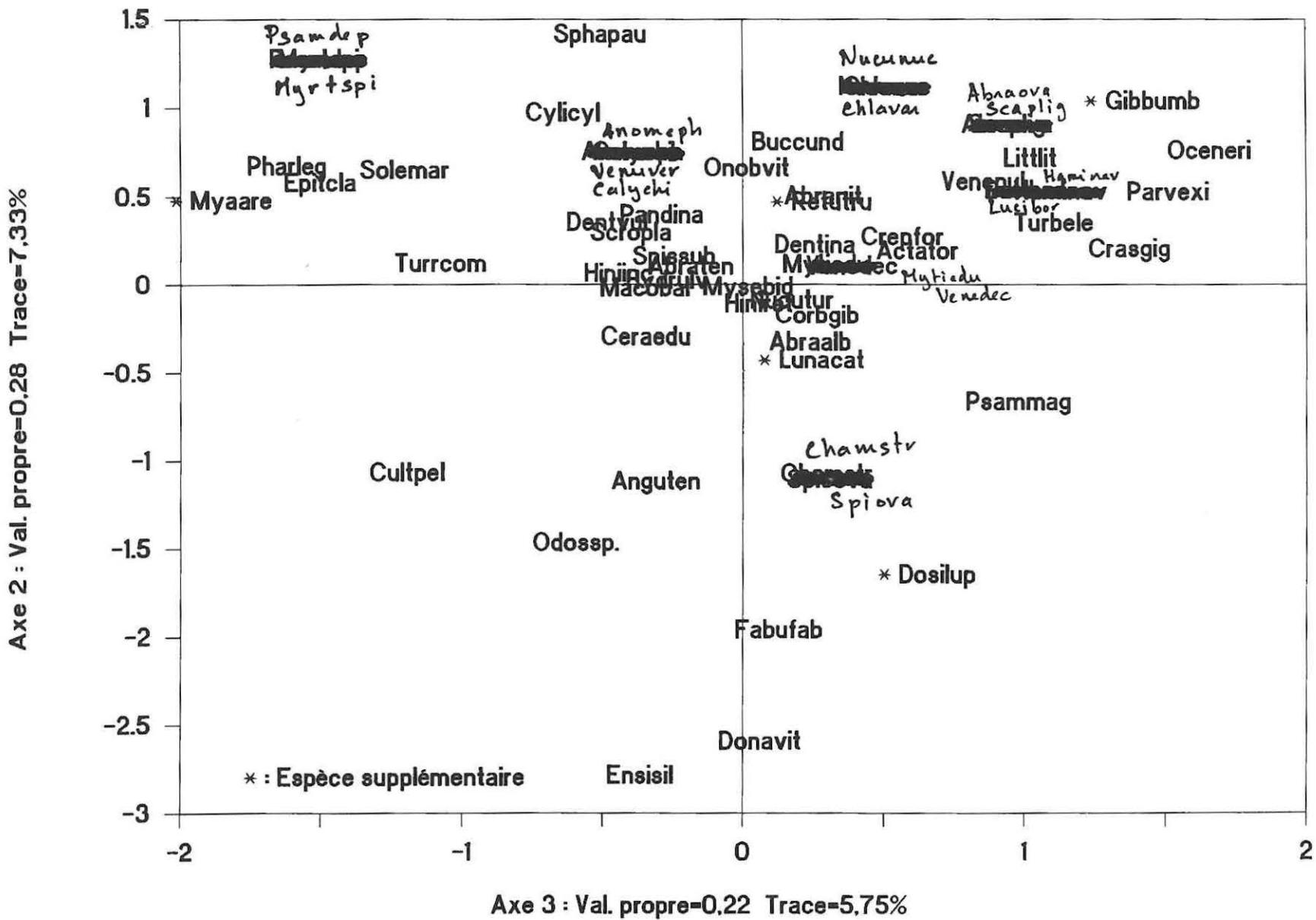


Figure 41 : Plan 3/2 des espèces sur un tableau de présence-absence restreint à 55 Mollusques et 64 strates du plan d'échantillonnage (5 espèces et 3 strates sont en variables supplémentaires).

## STRUCTURE ET ORGANISATION TROPHIQUE

Selon les axes 2 et 3, l'examen des contributions absolues permet de faire une nette distinction entre trois groupes parmi l'ensemble faunistique subtidal (Fig. 41). Une nette opposition apparaît entre :

- Des espèces de sédiments hétérogènes : graviers hétérogènes (*Anomia ehippium*, *Venus verrucosa*) et de sables hétérogènes envasés (*Nucula nucleus*, *Venus verrucosa*, *Buccinum undatum*, *Calyptra chinensis*, *Chlamys varia*, *Dentalium vulgare* et *Solen marginatus*) auxquelles pourrait être rattachée *Gibbula umbilicalis*,

- Des espèces de sables fins (*Angulus tenuis*, *Chamelea striatula*, *Cultellus pellucidus*, *Ensis siliqua*, *Fabulina fabuloides* et *Pharus legumen*) auxquelles peuvent être rattachées *Dosinia lupinus*, *Lunatia catena* et *Donax vittatus* ainsi que des espèces du peuplement de sables dunaires comme l'atteste la présence de juvéniles de *Spisula ovalis*.

- Des espèces de sables fins envasés (*Dentalium inaequicostatum*) et vases sableuses (*Cylichna cylindracea*, *Myrtea spinifera*, *Onoba vitrea*, *Sphaerocardium paucicostatum*, *Turritella communis*, *Psammocola depressa*). De plus deux espèces comme *Abra alba* et *Spisula subtruncata* que Hily (1976) classe comme ubiquistes s'individualisent relativement bien dans une position moyenne entre les cortèges faunistiques des peuplements cités ci-dessus.

Enfin, les deux espèces épibenthiques *Crepidula fornicata* et *Mytilus edulis* sont situées dans des positions barycentriques vis-à-vis des peuplements auxquelles elles sont incorporées :

- *Crepidula fornicata*, observée en bordure des chenaux, est présente aussi bien dans le peuplement de vases pures que dans le peuplement des sables hétérogènes envasés,

- *Mytilus edulis* est présente aussi bien dans le peuplement de vases pures (aux pieds des bouchots) que dans le peuplement intertidal euryhalin à *Macoma balthica*.

L'observation de la structure mise en évidence par le graphe des strates dans les plans 1/2 et 3/2 (Figs. 42 et 43) met en relief que le profil faunistique des strates géographiques de l'ensemble du bassin de Marennes-Oléron s'inscrit dans un gradient océan-continent depuis les peuplements marins subtidaux jusqu'aux peuplements intertidaux estuariens. Concernant les premiers, quelques strates géographiques ont une composition malacologique originale :

- Peuplements des sables fins et sables dunaires: ils sont situés aux extrémités Nord-Ouest (plage Saumonard : 32, plage Boyardville : 27 et secteur Ford-Boyard : 43) et Sud-Ouest du bassin (chenaux proches du pertuis de Maumusson : 46 et bancs du Sud : 53) ainsi qu'au centre du bassin (Lamouroux : 45) et sont le siège d'un hydrodynamisme intense,

- Peuplement des sables hétérogènes envasés situés près des noyaux rocheux du Nord-Ouest (Traversenne : 39) et des chenaux de centre de la baie (Est Lamouroux : 42).

Dans une position proche du barycentre de l'analyse, se situent les strates géographiques dont les espèces appartiennent aux peuplements de vases pures à vases sableuses : vasière Nord subtidale (33), Seudre (55, 58), les secteurs avec des moulières sur bouchots comme en Charente (5), à St-Froult (11) et à Bellevue sur la côte d'Oléron (26), ou les parcs ostréicoles (19, 25 et 61).

Les strates de la côte d'Oléron (17 à 32) s'égrènent sur l'ensemble du plan 1/2 attestant de la variété de peuplements de ce secteur depuis les peuplements intertidaux à *Macoma balthica* jusqu'aux peuplements de sables fins infralittoraux à *Angulus tenuis*. Ce phénomène se produit aussi pour les estrans du Sud de Marennes-Ronces (strates 61 à 68) mais est beaucoup moins accentué puisque les strates 61 à 68 se dispersent seulement dans le cadran gauche du plan 1/2.

DONNEES PRESENCE / ABSENCE

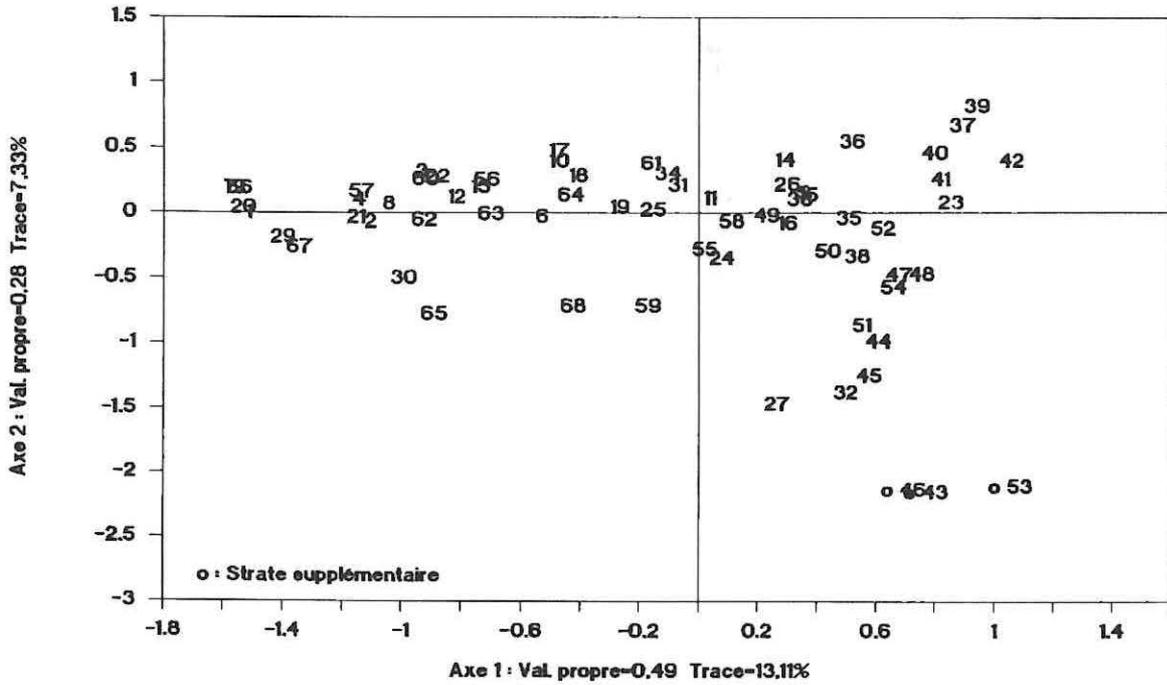


Figure 42 : Plan 1/2 des strates sur un tableau de présence-absence restreint à 55 Mollusques et 64 strates du plan d'échantillonnage (5 espèces et 3 strates sont en variables supplémentaires).

DONNEES PRESENCE / ABSENCE

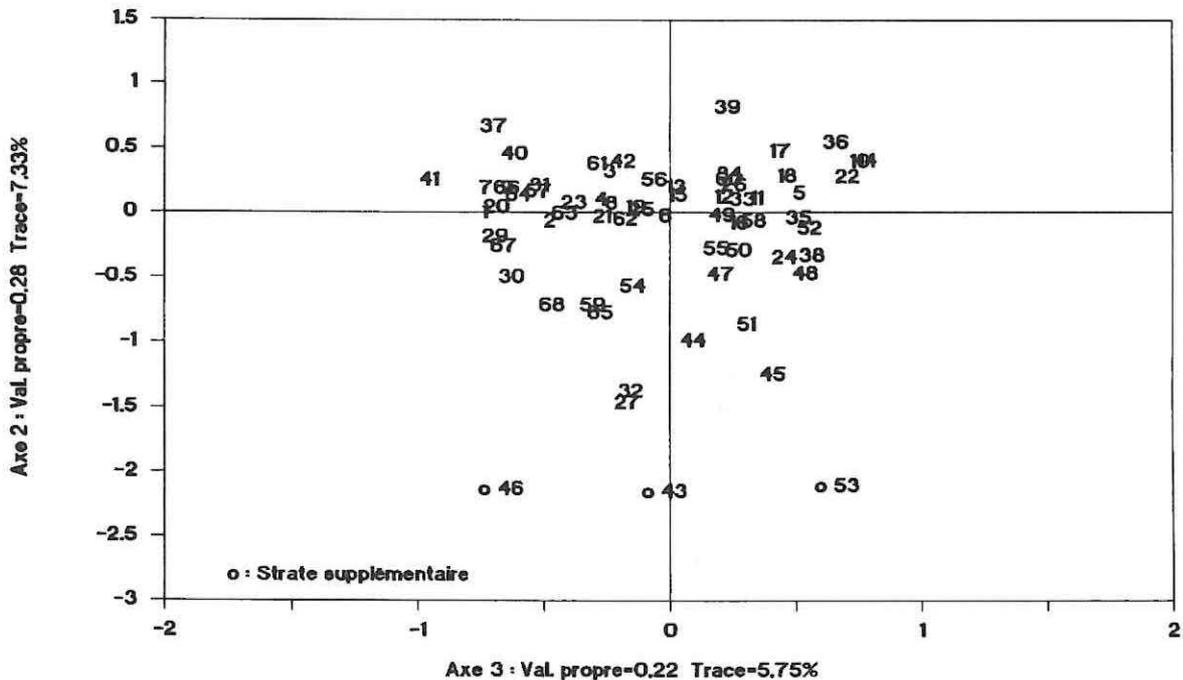


Figure 43 : Plan 3/2 des strates sur un tableau de présence-absence restreint à 55 Mollusques et 64 strates du plan d'échantillonnage (5 espèces et 3 strates sont en variables supplémentaires).

### 3.1.3.1.2. Graphe de densité

Afin d'éclairer et de valider l'interprétation des axes de cette analyse, est pris en compte un lot de 4 critères quantitatifs et qualitatifs caractérisant les strates (*vide supra* : types édaphiques, richesse spécifique, densités et biomasses moyennes et cote marine). A cet effet, l'A.F.C. sur le tableau de présence-absence restreint aux 55 espèces croisées aux 64 strates est refaite y en adjoignant 33 variables supplémentaires qui représentent les diverses modalités du codage disjonctif complet de ces 4 critères. Pour alléger les représentations graphiques, des graphes de densité sont utilisés (Figs. 44 à 47) : les espèces et les strates sont représentées sous la forme d'un nuage de points qui ne sert que de canevas à l'illustration de la position des variables supplémentaires.

#### 3.1.3.1.2.1. Gradient bathymétrique

Selon le premier axe (Fig. 44) les diverses modalités de la variable "cote marine" s'égrènent régulièrement depuis "+4 mètres" jusqu'à "-6 mètres" exception faite de la modalité "0 mètre" qui occupe une position barycentrique plus proche des modalités subtidales. Les fortes similitudes de profils faunistiques entre les strates géographiques proches du zéro des cartes marines et les strates subtidales proches des peuplements subtidaux de vases pures à *Abra nitida* et *Sternaspis scutata* ne font que confirmer les observations de Hily (1976). La remontée des espèces vasicoles vers l'infralittoral exondable est facilitée par les turbidités élevées des eaux du bassin de Marennes-Oléron (voir les analyses de Héral *et al.*, 1983, 1984).

Le facteur écologique qui apparaît le plus lié à ce gradient bathymétrique semble être, outre le facteur immersion, la tolérance des espèces aux variations de salinités. Ces variations de salinité peuvent être aussi bien provoquées par l'intrusion d'eaux fluviales (Charente et Seudre) que par les dessalures pluviales sur les estrans de la vasière de l'Est ou de la côte d'Oléron. En effet, les espèces qui contribuent le plus à l'axe 1 sont celles du peuplement intertidal euryhalin à *Macoma balthica* (*Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Cerastoderma edule* et *Scrobicularia plana*) opposées à *Dentalium vulgare* et dans une moindre mesure à *Solen marginatus* et *Venus verrucosa* du peuplement de sables hétérogènes envasés.

#### 3.1.3.1.2.2. Gradient édaphique

L'évidence d'une structure liée au facteur édaphique apparaît clairement dans l'espace des trois premiers axes factoriels (Figs. 44 et 45) : les 8 modalités de la variable granulométrique adoptent une forme typiquement tétraédrique :

- l'épine dorsale de cette structure met en évidence "la série de décantation pélitique" définie par Chassé & Glémarec (1976). Les sédiments de vases pures VV glissent progressivement vers les sédiments de vases sableuses VS et de sables fins envasés FV (axe 1, Fig. 44),
- en continuité, les sables fins SF et les sables dunaires SF-DU forment deux autres sommets du tétraèdre (axe 2, Fig.44),
- le dernier sommet est occupé par les graviers hétérogènes GH associés aux sédiments hétérogènes envasés SHV (axe 1, Fig. 44 et axe 3, Fig. 45), ce qui constitue "la série relique" selon Chassé & Glémarec (1976).
- les sédiments de sables fins biogènes SFB apparaissent intermédiaires entre les sédiments de sables fins et les sédiments grossiers.

De fait, la série de décantation pélitique est en position barycentrique vis-à-vis des peuplements intertidaux et des peuplements subtidaux qui présentent une même similitude des conditions de classement des sédiments. En définitive, l'axe 1 oppose les sédiments bien classés aux sédiments beaucoup plus hétérogènes alors que l'axe 2 oppose les sédiments à fortes et moyennes teneurs pélitiques à ceux ne contenant qu'une faible à très faible fraction pélitique.

#### 3.1.3.1.2.3. Gradient hydrodynamique

Couplé au gradient édaphique précédent, un gradient croissant d'hydrodynamisme apparaît dans le plan (1,2) le long de la diagonale opposant les sédiments de vases pures aux sédiments de sables fins à sables dunaires : les chenaux supportant de forts courants de marée sont en opposition avec les secteurs intertidaux et subtidaux sièges d'une forte décantation pélitique qui augmente au fur et à mesure que le degré d'hydrodynamisme diminue (Figs. 42 + 43 et 44 + 45).

DONNEES PRESENCE / ABSENCE

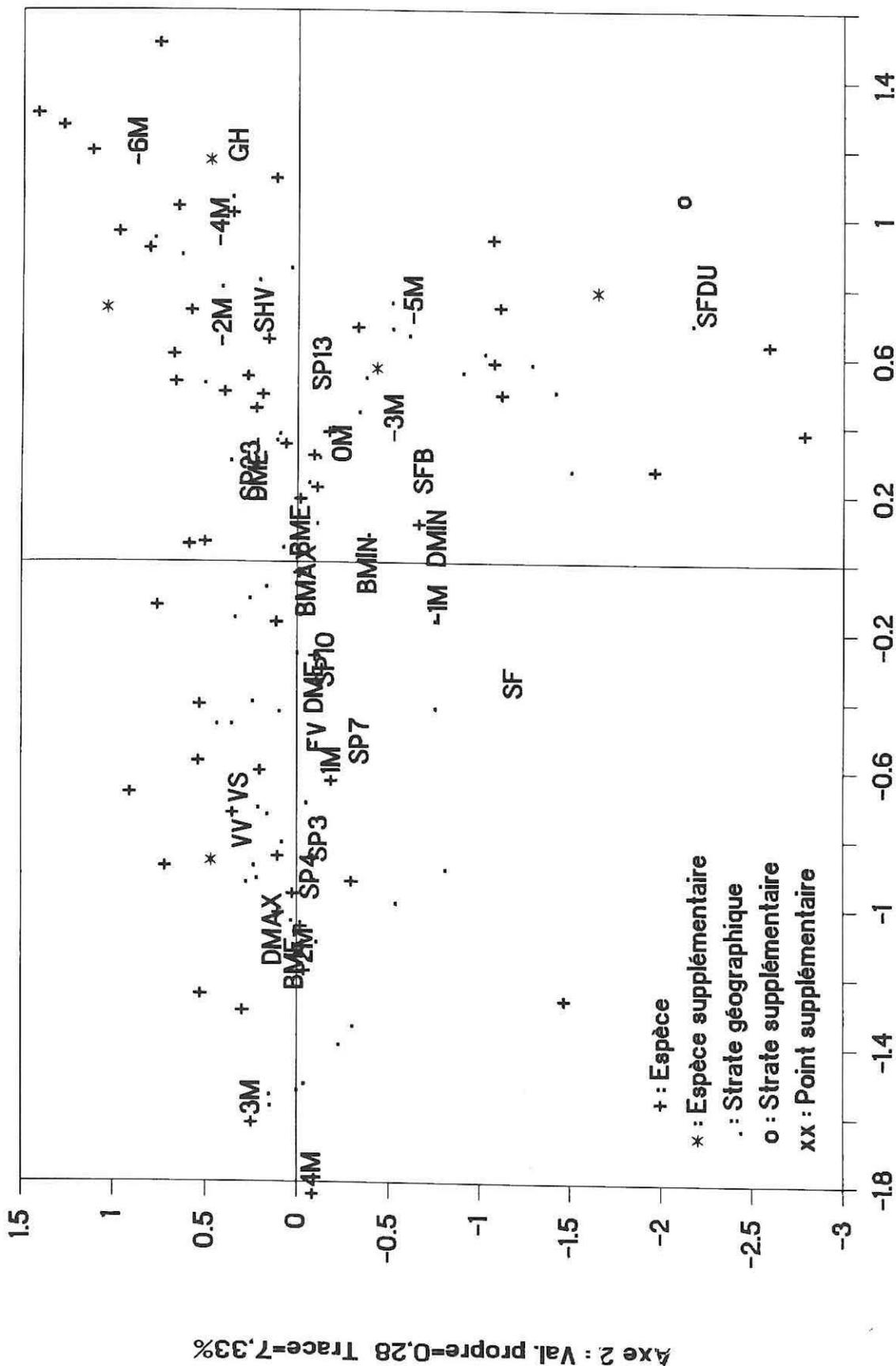


Figure 44 : Plan 1/2 des variables supplémentaires sur un graphique de densité issu de l'A.F.C. d'un tableau de présence-absence restreint à 55 Mollusques et 64 strates du plan d'échantillonnage (5 espèces et 3 strates sont en variables supplémentaires).

DONNEES PRESENCE / ABSENCE

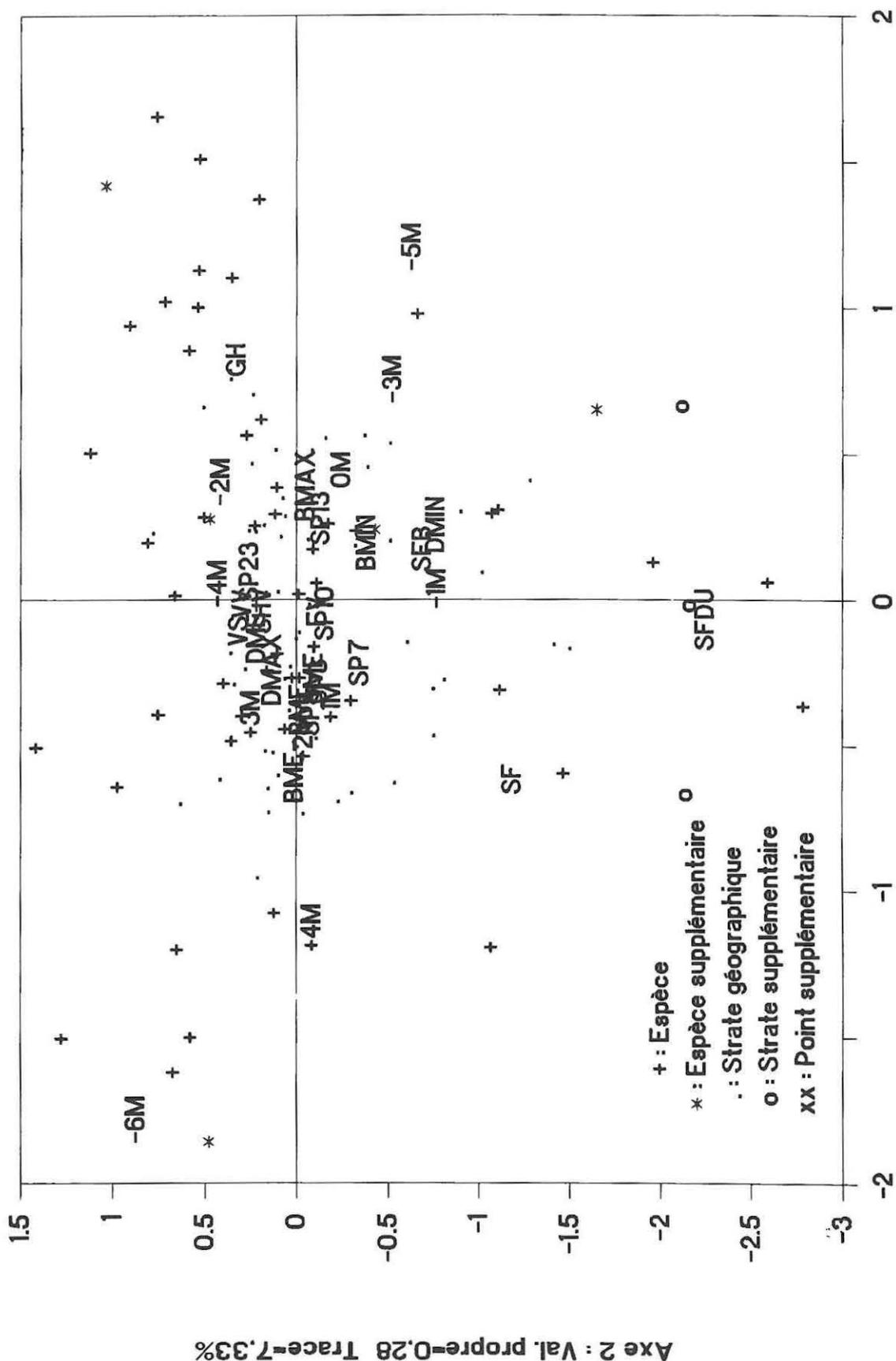


Figure 45 : Plan 3/2 des variables supplémentaires sur un graphe de densité issu de l'A.F.C. d'un tableau de présence-absence restreint à 55 Mollusques et 64 strates du plan d'échantillonnage (5 espèces et 3 strates sont en variables supplémentaires).

#### 3.1.3.1.2.4. Gradient richesse spécifique, densité et biomasse

La prise en compte de ces trois critères quantitatifs peut sembler contradictoire avec le traitement d'un tableau codé en présence-absence où chaque espèce possède la même pondération. Cependant l'analyse de la dispersion dans les plans factoriels des diverses modalités de ces critères montre une réelle cohérence avec des résultats précédemment obtenus avec les indices de diversité et les diagrammes rangs-fréquences malgré le faible pouvoir discriminant du critère biomasse dont les modalités restent trop proches de l'origine des axes factoriels (Figs. 44 et 45).

Il ressort que :

- Les maxima de densité (D<sub>MAX</sub>) supérieurs à 720 ind. m<sup>-2</sup>, associés à des biomasses inférieures à 1 g m<sup>-2</sup> (B<sub>ME-</sub>) caractérisent les peuplements intertidaux estuariens : ils sont paucispécifiques (1 à 7 espèces).

- Les minima de densité (D<sub>MIN</sub>) et de biomasse (B<sub>MIN</sub>) sont préférentiellement situés dans les peuplements infralittoraux des chenaux ou des bancs de sables fins et dunaires.

- Les niveaux de biomasse supérieurs à la moyenne (B<sub>ME+</sub> et B<sub>MAX</sub>) sont relativement proches de l'infralittoral exondable (modalité cote marine 0M) mais la modalité biomasse maximale (B<sub>MAX</sub>) est observée au barycentre du nuage de points. Il est possible d'interpréter cette position comme la résultante du rôle pondéral joué par les cinq principales espèces du bassin de Marennes-Oléron : *Hydrobia ulvae*, *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Crepidula fornicata* et *Solen marginatus* dispersées régulièrement le long de l'axe 1 (Fig. 40). Les deux premières espèces sont typiquement intertidales, la dernière est typiquement subtidale alors que *Mytilus edulis* et *Crepidula fornicata* ont une répartition bathymétrique intermédiaire. L'infralittoral exondable est aussi une zone plurispécifique, de 11 à 13 espèces (SP13).

- Le maximum de richesse spécifique, de 14 à 23 espèces (SP23), associé à des densités et biomasses relativement moyennes (D<sub>ME-</sub> et B<sub>ME+</sub>) est situé à proximité des strates subtidales du Nord du bassin pour des sédiments envasés et des strates proches de l'infralittoral exondable.

#### 3.1.3.1.3. Graphe des parcs ostréicoles

Une des questions posées par la présence de parcs ostréicoles sur les estrans du bassin de Marennes-Oléron est de savoir dans quelle mesure elle modifie les peuplements malacologiques sous-jacents. Des éléments de réponses ont déjà été fournis à ce sujet par Massé & Lagardère (1981) pour des parcs situés sur la côte d'Oléron ou sur le banc de Dagnas. L'analyse globale du graphe factoriel des parcs ostréicoles met en relief les deux points suivants (Figs. 46 et 47) :

- En comparaison de la dispersion de l'ensemble des strates du bassin de Marennes-Oléron dans l'espace des trois premiers axes factoriels, il apparaît que l'ensemble des parcs ostréicoles se distribue au coeur du nuage des "points strates". Du fait même de l'analyse des correspondances, où une variable s'écarte d'autant plus du profil moyen et donc du barycentre de l'analyse, que son profil d'observation est original, ceci montre que la diversité faunistique d'un parc est beaucoup plus réduite que celle d'une strate sans parc qui relèverait du même peuplement malacologique. Cette constatation est tout à fait cohérente avec l'analyse réalisée sur les diagrammes rangs-fréquences : les flux de matières organiques liées à la biodéposition favorisent l'implantation d'espèces vasicoles mais globalement le cortège malacologique s'appauvrit par sélection des espèces du peuplement initial les plus tolérantes.

- La dispersion des parcs ostréicoles dans le nuage des "points strates" s'effectue essentiellement selon l'axe 1 de l'analyse factorielle. Cette dispersion traduit l'opposition entre des ensembles de parcs bien distincts mais avec des intermédiaires qui correspondent à des parcs abritant une mosaïque d'espèces tolérantes appartenant à plusieurs peuplements. Ainsi s'individualisent :

- + Les parcs typiquement estuariens (peuplement à *Macoma balthica*) avec les strates de Charente (3 et 4), de la vasière de l'Est (11, 13), de Seudre (56 et 57) et de Ronce (63 et 64) mais avec en Seudre la prépondérance du faciès à *Scrobicularia plana* et à Ronce la prépondérance de celui à *Cerastoderma edule*.

- + Les parcs de la côte d'Oléron (18, 19 et 25) autres que ceux situés au Nord du secteur des Doux (24). Sur ces parcs sont généralement présentes en abondance des moules et les espèces vasicoles du peuplement subtidal de vases pures à *Abra nitida* (*Abra nitida*, *Corbula gibba*, *Nucula turgida* et *Mysella bidentata*) sans pour autant que soient éliminées les espèces du faciès à *Cerastoderma edule* (*Abra tenuis*, *Cerastoderma edule*, *Hydrobia ulvae* et *Venerupis decussata*).



DONNEES PRESENCE / ABSENCE

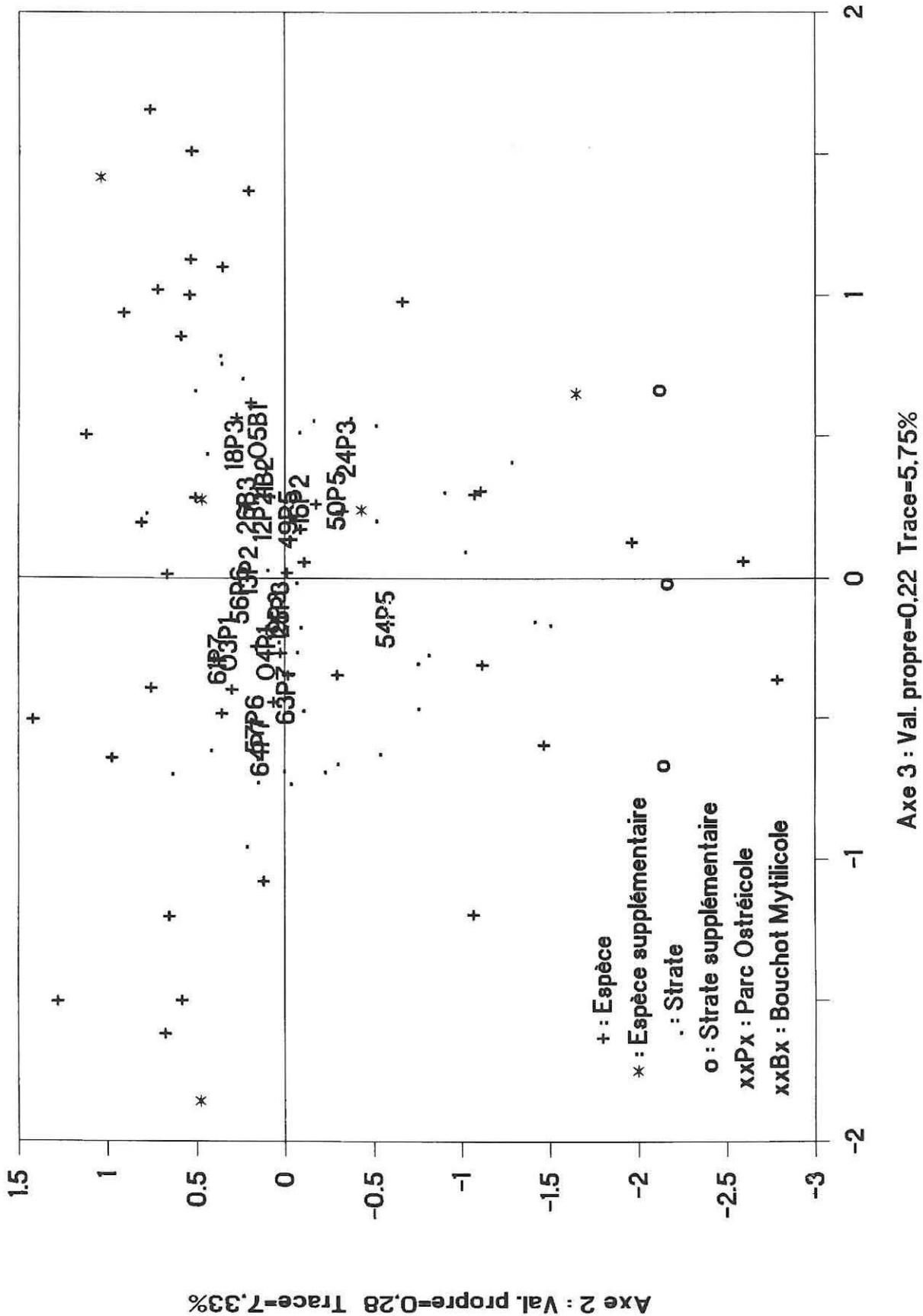


Figure 47 : Plan 3/2 des strates "parcs ostréicoles" et "bouchots" sur un graphe de densité issu de l'A.F.C. d'un tableau de présence-absence restreint à 55 Mollusques et 64 strates du plan d'échantillonnage (5 espèces et 3 strates sont en variables supplémentaires).

## STRUCTURE ET ORGANISATION TROPHIQUE

+ Cette influence est manifeste pour les parcs en surélevé du banc de Bourgeois (61) où domine très largement *Abra nitida* sur le peuplement intertidal sous-jacent.

+ L'ensemble des parcs situés initialement sur des sédiments de sables fins ou sables fins envasés comme le banc Martin (16) et les bancs de Dagnas et Barat (49 et 50) où la présence de tables ostréicoles favorise l'implantation de moules et d'espèces endogées vasicoles (*Corbula gibba*, *Nucula turgida*, *Mysella bidentata*), d'espèces ubiquistes (*Abra alba* et *Spisula subtruncata*) sans pour autant éliminer des espèces comme *Chamelea striatula*, *Lunatia catena* et *Spisula ovalis*.

+ Les parcs de sables fins envasés situés sur la côte d'Oléron entre Boyardville et les Doux (strate 24) sont très particuliers. Pour ces derniers sont observées 23 espèces appartenant à trois peuplements différents, vases intertidales euryhalines à *Macoma balthica*, vases pures à *Abra nitida* et sables dunaires à *Spisula ovalis*. Cette mosaïque spécifique reflète de fait une hétérogénéité spatiale des stations échantillonnées dans cette strate avec en particulier deux stations (n° 337 et 352) situées directement sous l'influence des flux de matières en suspension issues des bouchots de Boyardville.

+ Concernant les parcs à huîtres du banc de sables dunaires de Lamouroux (54), au centre du bassin, la présence de tables ostréicoles favorise vraisemblablement la survie d'espèces vasicoles comme *Corbula gibba*, *Nucula turgida* et *Mysella bidentata* mais sans pour autant éliminer les espèces de sables fins comme *Angulus tenuis*, *Lunatia catena* ou *Spisula ovalis*. La nuance ici adoptée tient compte du fait que d'une part les tables ostréicoles ne restent pas à demeure toute l'année sur ce secteur (Héral, 1986) et, d'autre part, que le banc de Lamouroux est directement situé sous l'influence des flux de larves issues des peuplements subtidiaux de vases pures du Nord du bassin.

- L'analyse factorielle des correspondances du tableau codé en présence-absence permet aussi de mettre en évidence que l'influence qualitative des parcs ostréicoles sur les peuplements sous-jacents est différente selon le type de culture réalisée c'est-à-dire soit une culture à plat où les huîtres sont directement sur le sédiment soit une culture en surélévation pour laquelle des tables ostréicoles sont utilisées. Pour l'ensemble des secteurs géographiques où la distinction a été faite (Tab. 10), la position relative dans le plan factoriel d'une strate de parcs en surélevé est toujours moins excentrée que la position relative d'une strate de parcs à plat. Autrement dit, la présence d'une culture d'huîtres en surélevé favorise beaucoup plus la survie et le développement d'une faune malacologique vasicole issue du peuplement subtidal de vases pures à *Abra nitida-Sternaspis scutata* (Tab. 10 et Fig. 46) que ne le fait la présence d'une culture d'huîtres à plat.

**Tableau 10 : Numéros des strates avec cultures ostréicoles en surélevé ou à plat dans les différents secteurs géographiques. Présence de *Mytilus edulis* (m)**

Type de culture ostréicole	Surélevé	Plat
Vasière de l'Est	13 (m)	12
Côte d'Oléron	19 (m) et 25 (m)	18 (m)
Banc Dagnas et Barat	49 (m)	50 (m)
Estrans de Marennes-Ronces	64 (m)	63

En revanche, un tel effet n'apparaît pas dans les deux secteurs franchement estuariens (Charente et Seudre) où seul le peuplement à *Macoma balthica* est présent. Cet effet est aussi faiblement marqué pour les parcs de la vasière de l'Est (Fig. 46). De plus l'analyse détaillée des profils malacologiques des parcs en surélevé et à plat montre que la discrimination réalisée est vraisemblablement aussi due pour partie à la présence de *Mytilus edulis* préférentiellement dans les parcs cultivés en surélevé (Tab. 10), sachant que *Mytilus edulis* est aussi très proche du barycentre de l'analyse factorielle. De là, statuer de l'impact fonctionnel relatif entre la présence de *Mytilus edulis* et la présence de tables ostréicoles sur les processus de facilitation des espèces vasicoles et la déstructuration du peuplement initial demanderait un autre type d'analyse. En revanche, la position des 3 strates de bouchots à *Mytilus edulis* sur les axes factoriels (strates 05B1 en Charente, 11B2 sur la vasière de l'Est et 26B3 sur Oléron) montre que la composition malacologique des peuplements sous-jacents est très proche de celle du peuplement de vases pures à *Abra nitida-Sternaspis scutata*.

En complément et dans une optique d'échantillonnage (e.g. performances de croissance, suivi hydrologique) et dans la mesure où une forte similitude du profil malacologique entre strates géographiques suggère une forte similitude des conditions environnementales subies et intégrées par les espèces, il semble possible d'analyser la structure des proximités entre les parcs ostréicoles, telle

qu'elle est dégagée par l'analyse des correspondances, selon un gradient qui oppose des conditions environnementales typiquement estuariennes à des conditions environnementales plus océaniques. De ce point de vue quatre ensembles cohérents se distinguent (Fig. 46 et 47) :

+ le premier ensemble, typiquement estuarien, est formé par les parcs de Charente (03P1 et 04P1), de Seudre (56P6 et 57P6), de la vasière de l'Est (12P2 et 13P2) ainsi que des parcs de la côte de Ronce (63P7),

+ Le second ensemble est intermédiaire et marque le passage vers des conditions plus océaniques. Sont ainsi regroupés, des parcs de la côte de Ronce proches du Pertuis de Maumusson (64P7), des parcs proches de Bourgeois (61P7) et des parcs de la côte d'Oléron situés au sud des Doux (18P3, 19P3 et 25P3),

+ le dernier ensemble, à tendance plus océanique, est formé des parcs de la côte d'Oléron au Nord des Doux (24P3), des bancs de Dagnas et de Barat (49P5 et 50P5), du banc de Martin (16P2) et du banc de Lamouroux (54P5) dont le profil faunistique est le plus original vis-à-vis de l'ensemble des autres parcs ostréicoles. C'est d'ailleurs un secteur où la culture en surélévation est très réglementée et restreinte dans l'année.

### 3.1.3.2. Groupement par classification ascendante hiérarchique

#### 3.1.3.2.1. Regroupement des espèces

Le cortège malacologique analysé (Fig. 48) se scinde comme attendu en deux ensembles distincts, le premier intertidal qui relève du peuplement à *Macoma balthica* et le second subtidal qui relève globalement de l'ensemble des peuplements décrits pour les pertuis charentais par Hily (1976). Cependant, une analyse comparative plus précise avec les résultats de Hily (1976) pour les pertuis, de Glémarec (1964 b) pour le golfe du Morbihan ou de Wolff (1973) nécessiterait d'une part la prise en compte de l'ensemble des espèces recrutées sur maille de 1 mm et, d'autre part, une analyse de la variabilité intra-strates, c'est-à-dire la variabilité inter-stations. Cela permettrait vraisemblablement d'expliquer pour certaines espèces (Fig. 48) les non-concordances de similitudes observées et la typologie spécifique des peuplements telle que présentée par Hily (1976). De plus, les résultats présentés sur un dendrogramme de similitude sont inféodés en particulier aux choix faits de l'indice de distance (indice de similarité) comme montré par Blanc *et al.* (1976). Différents essais réalisés en respectant les recommandations de Blanc *et al.* (1976) concernant les indices utilisant la présence-absence montrent en effet que même si globalement l'ordonnement des espèces est similaire, il peut apparaître dans le détail des discordances entre les regroupements d'espèces.

Quelques remarques peuvent être faites pour des espèces comme *Abra ovata*, *Crepidula fornicata*, *Mytilus edulis*, *Psammophila magna* (*Lutraria magna*) ou *Lunatia catena* :

- *Abra ovata* n'a été recensée qu'en une seule occasion sur la côte d'Oléron (station 105 au Nord-Est, Fig. 15) dans un secteur intertidal proche d'un herbier de *Zostera noltii* mais à proximité immédiate du chenal d'Arceau qui reçoit les eaux d'écoulement des salines du Nord-Est de l'île d'Oléron. Comme indiqué par Glémarec (1964 a), ce pourrait être la variété *Abra ovata subrostrata* qui est observée dans les marais salants du golfe du Morbihan puisque partout ailleurs dans les herbiers intertidaux de *Zostera noltii* du bassin de Marennes-Oléron est observée *Abra tenuis* associée à *Macoma balthica*, *Hydrobia ulvae*, *Cerastoderma edule* ou *Scrobicularia plana*.

- *Mytilus edulis* et *Crepidula fornicata* bien qu'essentiellement intertidales sont observées conjointement avec des espèces du peuplement à *Abra nitida*-*Nucula turgida* alors que *Crassostrea gigas* reste dans le cortège typiquement intertidal. Cela rejoint les observations déjà faites précédemment sur l'influence de ces espèces sur la pérennité de conditions d'envasement.

- L'observation de *Psammophila magna* en zone intertidale doit être reliée au processus décrit par Hily (1976) de remontée des espèces facilitée par la turbidité des eaux. En effet cette espèce n'est observée qu'une seule fois (station 337 sur la côte d'Oléron) dans un parc ostréicole en surélévation placé sous l'influence directe des bouchots à moules de Boyarville (Fig. 15).

- L'espèce *Lunatia catena*, prédateur, est observée uniquement dans des parcs ostréicoles (Banc Martin, Dagnas et Barat) qui présentent la particularité d'abriter une superposition de peuplements. *Lunatia catena* est alors mélangée aux espèces de peuplements de vases sableuses ou sables fins envasés.

STRUCTURE ET ORGANISATION TROPHIQUE

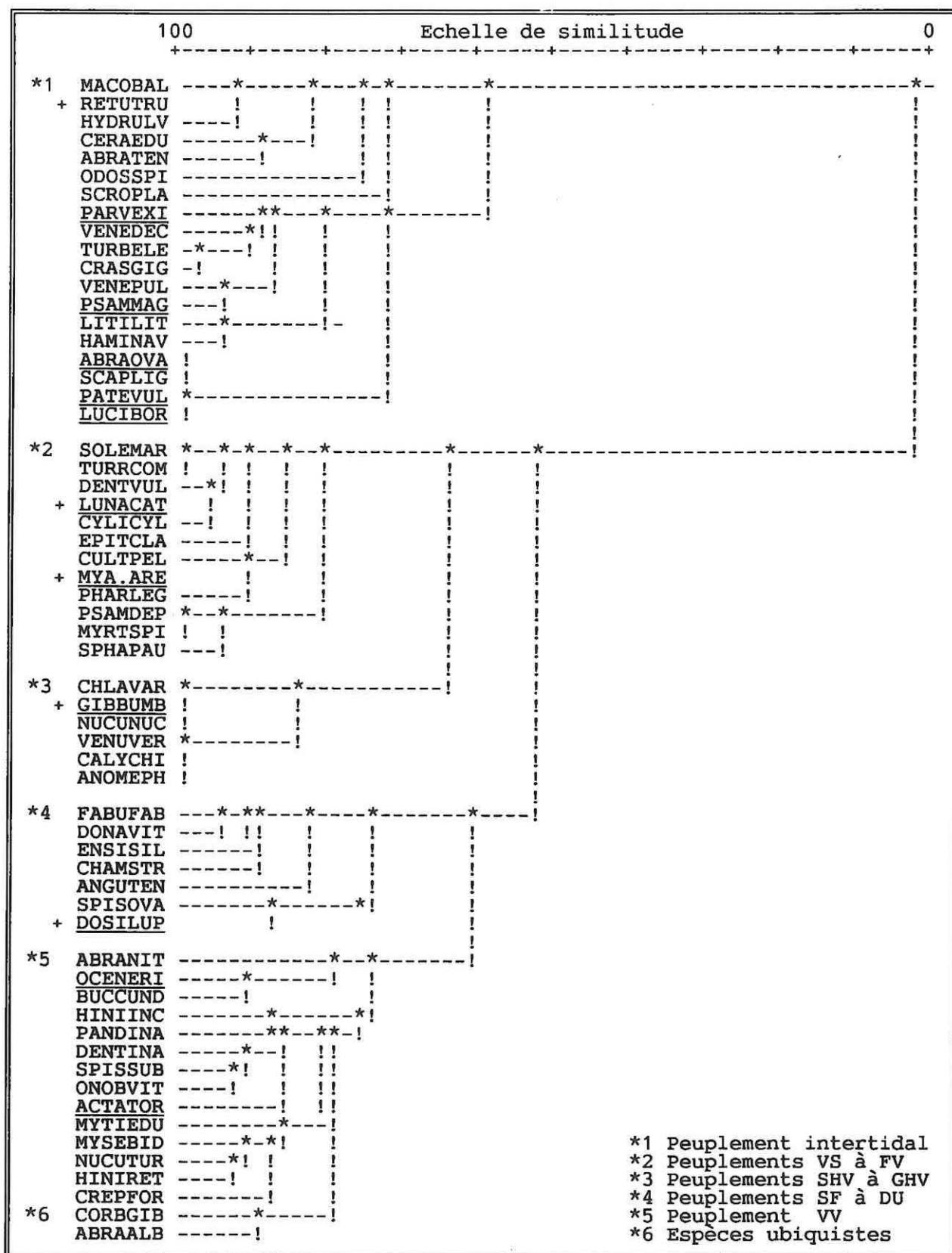


Figure 48 : Groupement des espèces obtenues par une classification ascendante hiérarchique (dendrogramme des similitudes basé sur les résultats de l'analyse factorielle des correspondances d'un tableau codé en présence/absence). Espèces supplémentaires notées + (RTRU, LCAT, MARE, GUMB, DLUP), espèces rares soulignées.

Tableau 11 : Espèces rares (code), densité (0,2 m<sup>2</sup>) et position des stations dans la baie (voir la figure 15 pour leur localisation géographique).

Code	Densité	Station	Site
Parvexi	1	164, 165	côte d'Oléron
Psammag	1	337	côte d'Oléron + bouchots
Abraova	1	105	côte d'Oléron
Patevul	1	311	parc Courante d'Oléron
Lucibor	3	283	parc courante d'Oléron
Lunacat	2	303 à 306	parc banc Martin
"	1	29	parc banc Barat
"	2	285 à 287	parc Dagnas
Mya. are	1	153	nord subtidal
Gibbumb	5	73	courante d'Oléron
Dosilup	1	134	Lamouroux
Oceneri	1	171, 224	vasière de l'Est
Actator	1	244	nord subtidal

De même, le très faible taux d'échantillonnage de certaines espèces (Tab. 11) peut perturber leur ordonnance et les placer au sein d'un peuplement qui, en comparaison de conditions d'observations différentes (Glémarec, 1969; Hily, 1976, Dauvin, 1984; Le Bris, 1988) ne serait pas le leur mais en réalité refléter comme pour le cas de *Lunatia catena* la particularité des peuplements benthiques du bassin de Marennes-Oléron modifiés indirectement par les activités conchyloles.

### 3.1.3.2.2. Regroupement des stations

L'ensemble du dendrogramme des similitudes inter-strates s'inscrit dans un double gradient depuis les secteurs océaniques subtidaux vers les secteurs sous influences estuariennes avec pour chacun d'eux un glissement vers des sédiments mieux classés du fait de l'influence de l'hydrodynamisme. De plus, autant il est possible d'individualiser des regroupements de strates dans chacun de ces deux pôles bien distincts ainsi que les pôles immédiatement voisins, autant les regroupements intermédiaires sont plus difficiles d'interprétation (Fig. 49 et 12) :

- A : Secteurs océaniques subtidaux ou infralittoraux de sédiments hétérogènes envasés (36, 39, 40, 42,) ou de vases sableuses (37) à sables fins envasés (23).
- B : Secteurs océaniques subtidaux ou infralittoraux de sables fins à sables dunaires comme le Nord-Est d'Oléron (27, 32), le secteur de Lamouroux (45) ou le Pertuis de Maumusson (44).
- C : Secteurs géographiques de certains des bancs intertidaux de sables fins ou dunaires soumis à un fort hydrodynamisme; bancs de Lamouroux (51 et 54), Barat (53), Martin (16).
- D : Secteurs intermédiaires à fort hydrodynamisme (35, 38, 48 et 58) ou avec de fortes biomasses de moules (11, 5) ou de crépidules (52) marquant la transition avec le domaine intertidal.
- E : Ensemble des zones intertidales de l'île d'Oléron (17, 22 avec les parcs 18) associée à l'ensemble de la zone intertidale de l'Est (10 et 14).
- F : Secteurs intertidaux du Sud de l'île d'Oléron (21 et 31) et de Ronces (62) sous l'influence des zones ostréicoles.
- G : Secteurs ostréicoles VS à FV regroupant des parcs d'Oléron (19), les parcs du Sud (61, 63 et 64) et de l'Est (8 et 13) ainsi que des secteurs ostréicoles de Charente (3, 4 et 6).
- H : Secteurs intertidaux de sables fins à sables fins envasés du Sud (46, 68, 67), d'Oléron (29 et 30) ou de Barat dans la zone d'influence de la Seudre (59).
- I : Secteurs estuariens de Charente (01, 02 et 07), de Seudre (56 et 57) ou du haut médiolittoral de la vasière de l'Est (9), de Marennes-Ronces (66) ou du Sud d'Oléron (20).

Les résultats de la C.A.H. à un niveau élevé de similitude peuvent aussi servir à des regroupements de strates géographiquement proches, ceci dans le but de simplifier et de critiquer a posteriori le plan de sondage. Les informations issues de l'A.F.C. et des variations des indices de diversité peuvent aussi servir à cette restructuration.

STRUCTURE ET ORGANISATION TROPHIQUE

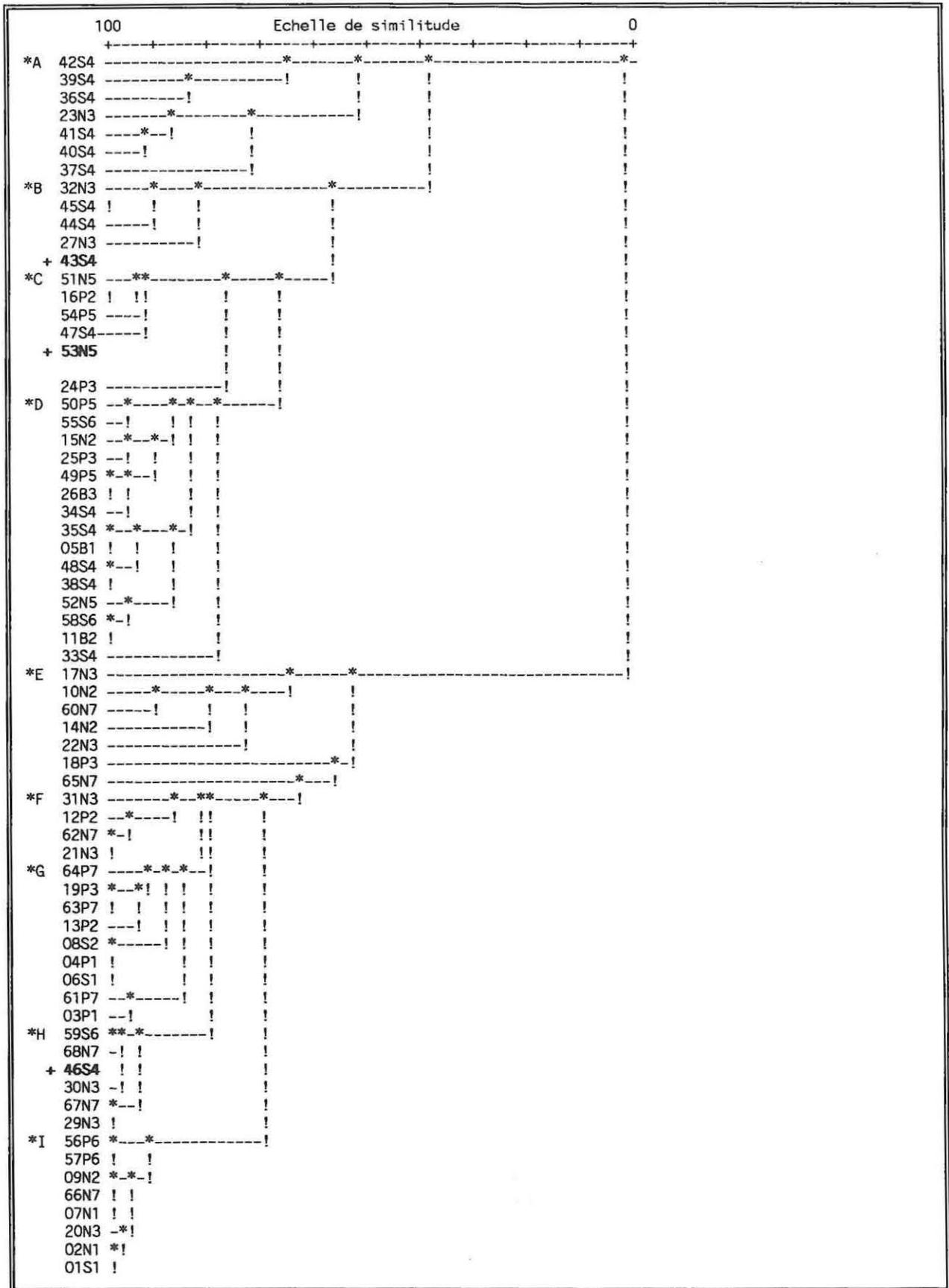


Figure 49 : Groupement des strates obtenues par une classification ascendante hiérarchique (dendrogramme des similitudes basé sur les résultats de l'analyse factorielle des correspondances d'un tableau codé en présence/absence). Strates supplémentaires notées + (43, 46 et 53).

### 3.1.3.2.4. Critique du plan d'échantillonnage

Dans son principe, la structuration des données selon les trois stratificateurs de bathymétrie, types édaphiques et types d'occupation du sol se retrouve bien évidemment dans l'A.F.C. et la C.A.H. mais la tendance nette dégagée par les différences entre les types de cultures (moules ou huîtres) et même pour les huîtres entre la culture à plat et en surélevé ne permet pas d'éliminer ce dernier stratificateur.

En revanche, des modifications peuvent être apportées selon deux échelles spatiales, l'une sur le découpage des superstrates et l'autre sur l'assemblage deux à deux de strates ayant des profils malacologiques tout à fait similaires :

- Une certaine hétérogénéité spatiale se dégage parmi le domaine subtidal entre d'une part, la partie Nord du bassin essentiellement dominée par des secteurs de vases pures à vases sableuses jusqu'aux sables hétérogènes envasés à fortes biomasses et, d'autre part, la partie centrale et Sud subtidale, domaine soumis à un hydrodynamisme beaucoup plus intense et où s'observent préférentiellement des sables fins ou sables dunaires et qui présentent des niveaux de biomasse faibles à très faibles. Ceci amène à proposer d'individualiser dans l'ensemble subtidal, la zone Nord plus océanique de la zone centre et Sud à fort hydrodynamisme.

- En revanche, une certaine homogénéité ou similitude se dégage de l'ensemble des estrans du Sud du bassin c'est-à-dire les estrans de Marennes, de Ronces et sur l'île d'Oléron les estrans de St-Trojan à Gatseau. Ceci peut être fonctionnellement rapproché d'une certaine individualité de ce secteur Sud vis-à-vis du Nord et centre de la baie, secteur Sud sous influence conjointe de la Seudre et des apports océaniques par le Pertuis de Maumusson, apports trophiques régis par l'influence de la Gironde (Fig. 7).

- De la même façon, l'ensemble des bancs intertidaux situés au centre du bassin (Lamouroux, Dagnas, Martin) et au Sud du bassin (Barat, Bri et Goélette) peuvent être regroupés.

Ainsi ce découpage, bien sûr toujours arbitraire, permet de définir 8 superstrates :

- 1 : Charente,
- 2 : Vasière de l'Est,
- 3 : Côte d'Oléron,
- 4 : Zone Nord subtidale,
- 5 : Ensemble des bancs intertidaux des chenaux centre et Sud,
- 6 : Seudre,
- 7 : Estrans Sud de Marennes/Ronces/St-Trojean/Gatseau  
et
- 8 : Zone centre et Sud subtidale.

Dans le détail des strates, il est possible à partir de l'A.F.C. et de la C.A.H. d'effectuer des regroupements sans forcément attribuer à la contrainte spatiale de contiguïté une prédominance sur la similitude des profils malacologiques. En effet, Monestiez (1978) propose l'utilisation d'une méthode de classification automatique sous contraintes spatiales : les objets similaires appartenant à un champ spatial ne sont agglomérés que sous la condition qu'ils soient spatialement contigus. Néanmoins, les résultats de la C.A.H. classique analysés en regard de la carte des strates (Fig. 12) permettent à partir des niveaux des plus élevés de similitudes inter-strates d'effectuer les regroupements suivants :

- Strates de Charente : 1 + 2 et 7
- Strates du Nord : 36 + 39, 40 + 41, 27 + 32 + 43
- Strates d'Oléron : 29 + 30
- Strates bouchots : 5 + 11 + 26 malgré quelques dissemblances
- Strates des bancs intertidaux : 16 + 54, 44 + 45, 51 + 53
- Strates de fonds de chenaux : 38 + 48
- Strates de Seudre : 55 + 58 et 56 + 57
- Strates des estrans Sud : 67 + 68

La prise en compte de ces regroupements de strates permet de construire un nouveau plan d'échantillonnage plus simple de 52 strates au lieu de 68 en vue d'une nouvelle estimation des stocks dans le bassin de Marennes-Oléron. Ce nouveau découpage nécessite aussi de reprendre la procédure d'optimisation et d'estimer à partir de nouveaux couples surface-variance intra-strate quelle serait la nouvelle allocation optimale de l'effort d'échantillonnage pour un seuil de précision fixé.

### 3.2. ORGANISATION TROPHIQUE DES MOLLUSQUES NON CULTIVES

Basée sur les résultats quantitatifs de l'échantillonnage aléatoire stratifié, l'étude de l'organisation trophique de la malacofaune du bassin de Marennes-Oléron permet de compléter l'analyse précédente réalisée à partir des indices de diversité, diagrammes rangs-fréquences, analyse factorielle et méthode de classification. De l'article suivant (Sauriau *et al.*, 1989) il ressort que :

- Les grands traits de la répartition géographique des groupes trophiques dans le bassin de Marennes-Oléron concordent avec ce qui est généralement admis de la prépondérance des suspensivores dans les sédiments sableux et de l'abondance des mangeurs de dépôts dans les sédiments vaseux (Sanders, 1958; Pearson, 1971 ou Wolff, 1973).

- L'organisation trophique de la malacofaune dans la baie de Marennes-Oléron semble cependant assez homogène en terme de similitude des profils d'éthologies trophiques (pourcentages relatifs des suspensivores, dépositivores *sensu lato*, mixtes et carnivores) entre les divers secteurs géographiques exception faite des secteurs typiquement estuariens de Charente et de Seudre où elle se simplifie et des secteurs à fort hydrodynamisme comme les fonds de chenaux du centre de la baie et ceux proches du Pertuis de Maumusson. L'organisation trophique de la malacofaune est aussi modifiée par la présence de cultures, avec un effet beaucoup plus néfaste des cultures de moules de bouchots que des cultures d'huîtres sur estrans. Dans ce dernier cas, la plurispécificité du mode alimentaire dépositivore est favorisée.

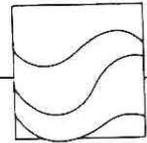
- La relative homogénéité de l'organisation trophique ici relevée à partir du critère de richesse spécifique peut être fonctionnellement mise en rapport avec les fortes turbidités mesurées dans l'ensemble de la baie (Héral *et al.*, 1983; 1984). Des niveaux de seston minéral de 50 à 400 mg l<sup>-1</sup> sont en effet observés, ce qui représente en hiver 95% et au printemps 75% du seston total (Héral *et al.*, 1983). Outre l'action du clapot et de la houle sur les remises en suspension des sédiments vaseux, les apports de matières en suspension ont pour principale origine le bouchon vaseux de la Charente, apports qui suivent ensuite le trajet Nord-Sud général des masses d'eau dans la baie (Figs. 5 et 7).

- L'analyse de l'organisation trophique de la malacofaune selon le descripteur biomasse permet d'aborder la notion de compétition trophique Mollusques non cultivés-huîtres d'élevage. Cette approche descriptive prend en compte trois aspects, en premier, le niveau des différents stocks de suspensivores en présence, en second, la position relative de ces stocks en regard du trajet résiduel des masses d'eau et donc des flux nutritifs dans la baie et, en dernier, les caractéristiques écophysologiques des espèces (taux de filtration, spectre dimensionnel de rétention). Il découle de ces trois aspects que la compétition trophique huîtres-Mollusques non cultivés ne peut en aucun cas expliquer les processus d'altération des rendements de production et les baisses de performances de croissance qui affectent le cheptel ostréicole de ce bassin. En revanche, les effets de la compétition trophique revêtent un caractère local avec :

- \* Une compétition moule-huître à proximité des bouchots du fait de capacités de filtration supérieures pour la moule pendant la période printanière ainsi qu'une efficacité de rétention différente (Deslous-Paoli *et al.*, 1987). De plus *Mytilus edulis* se caractérise par l'apparition cyclique de forts recrutements printaniers se fixant sur les structures ostréicoles (Massé & Lagardère, 1981; Boromthanasarat, 1986) nécessitant de la part des ostréiculteurs une destruction sélective de cette espèce.

- \* Une compétition crépidule-huître au centre du bassin de Marennes-Oléron où *Crepidula fornicata* espèce forme des bancs très denses en position infralittorale exondable (Deslous-Paoli, 1985).

L'exemple de la baie de Bourgneuf vient alors valider les conclusions de cette approche descriptive. En effet, de forts gisements naturels de *Mytilus edulis* peuvent se développer dans la baie de Bourgneuf et ont atteint comme en 1986 un tonnage équivalent au cheptel ostréicole (Baud & Haure, 1988). Corrélativement, les performances de croissance des huîtres du secteur Sud situé directement en aval des gisements de moules vis-à-vis du trajet résiduel des masses d'eau ne se sont améliorées que lorsque le stock mytilicole a décliné (pêche professionnelle et prédation par échinodermes). Du fait même du rapport de biomasse entre les stocks malacologiques non cultivés et le stock ostréicole cultivé, supérieur à 1 en 1986 pour la baie de Bourgneuf et inférieur à 0,15 en 1984 pour le bassin de Marennes-Oléron, il est pertinent de parler d'un effet global de la compétition trophique Mollusques non cultivés-huîtres dans le cas de la baie de Bourgneuf mais pas dans le cas du bassin de Marennes-Oléron.



# Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivée du bassin ostréicole de Marennes-Oléron

Mollusque benthique  
Organisation trophique  
Compétition trophique  
Suspensivore  
Échantillonnage stratifié  
Soft-bottom mollusc  
Trophic system  
Trophic competition  
Suspension-feeder  
Stratified sampling

Pierre-Guy SAURIAU <sup>a</sup>, Véronique MOURET <sup>b</sup>, Jean-Philippe RINCÉ <sup>b</sup>

<sup>a</sup> Laboratoire Écosystème Conchylicole, Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), Mus de Loup, B.P. 133, 17390 La Tremblade, France.

<sup>b</sup> Laboratoire de Biologie Marine, Université de Nantes, 2 rue de la Houssinière, 44072 Nantes Cedex 03.

Reçu le 20/4/88, révisé le 13/10/88, accepté le 26/10/88.

## RÉSUMÉ

L'estimation des stocks des mollusques benthiques non-cultivés constitue l'un des maillons de l'étude globale engagée dans le bassin ostréicole de Marennes-Oléron. La technique de sondage employée relève du type échantillonnage aléatoire stratifié. Les résultats sont exprimés selon trois descripteurs : la richesse spécifique, l'abondance et la biomasse. Au printemps 1984, la biomasse des mollusques non cultivés représente environ 20% des stocks d'huîtres *Crassostrea gigas* Thunberg, en élevage. Selon le descripteur richesse spécifique, l'organisation trophique de la malacofaune non-cultivée apparaît homogène dans l'ensemble du bassin, à l'exception des estuaires de Charente et de Seudre où elle se simplifie : la dominance des espèces suspensivores-dépositives s'accroît. Sur tous les estrans vaseux, les dépositives *Hydrobia ulvae* et *Abra tenuis* dominant en densité, ainsi que les suspensivores-dépositives *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*. A contrario, les suspensivores dominant en biomasse dans les zones subtidales et les estrans sableux. Ces suspensivores, *Cerastoderma edule*, *Crepidula fornicata*, *Mytilus edulis* et *Solen marginatus*, représentent en biomasse 75% du stock total des mollusques non cultivés. La concordance étroite entre, d'une part, cette organisation trophique et ses variations spatiales et, d'autre part, la typologie hydrologique de ce bassin, indique que la turbidité des eaux semble être le facteur principal qui contrôle les flux d'énergie dans cet écosystème. La présence de cultures ostréicoles modifie localement cette organisation trophique, en favorisant soit les dépositives soit les suspensivores-dépositives. Le niveau de compétition trophique huître-suspensivores non cultivés dépend, d'une part, des capacités physiologiques des espèces (taux de filtration et efficacité de rétention des particules) et, d'autre part, de la localisation spatiale des stocks non cultivés et des stocks ostréicoles vis-à-vis du trajet des flux nutritifs. De ce fait, il est montré qu'à l'échelle de ce bassin ostréicole, les effets de la compétition trophique huître-suspensivores naturels sont négligeables, alors que localement ces effets peuvent être établis, notamment dans le centre du bassin de Marennes-Oléron.

*Oceanologica Acta*, 1989, 12, 2, 193-204.

## ABSTRACT

Trophic system of wild soft-bottom molluscs in the Marennes-Oléron oyster-farming bay

Stock assessment of wild soft-bottom molluscs formed part of a study carried out in the Marennes-Oléron oyster-farming bay. The sampling design was based on a stratified random sampling. The results are presented using three descriptors: species richness, abundance, and biomass. In spring 1984, wild molluscs corresponded to nearly 20% of oyster-rearing stocks. Knowledge of the feeding behaviour and geographical distribution of the various trophic groups within the bay enables to estimate trophic competition with the cultivated species (*Crassostrea gigas* and *Mytilus edulis*).

Five trophic groups were specified: suspension-feeders, deposit-feeders, suspension/deposit-feeders, carnivores and herbivores. Their organization in terms of species number seemed to be homogeneous throughout the bay, with the exception of the Charente and Seudre estuaries. In these areas, the trophic system was conspicuously reduced: the dominance of mixed groups composed of suspension/deposit-feeders increased. Geographically, suspension-feeders were more numerous in the sublittoral areas and also in the sandy tidal flats.

The biomass of these suspension-feeders (e.g. *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Crepidula fornicata* and *Solen marginatus*) corresponded to 75% of the wild mollusc stock. In contrast, the deposit-feeding *Hydrobia ulvae* and *Abra tenuis* were more numerous on all mud flats, as were the suspension/deposit-feeding *Macoma balthica* and *Scrobicularia plana*. The close concordance between this trophic system and its local geographical variations, on the one hand, and the hydrological typology of the bay on the other, indicated that water turbidity appears to be the main factor structuring this ecosystem, with sediment type exercising a secondary influence. The presence of oyster-farming cultures will also affect the molluscan trophic system by encouraging those deposit-feeders or suspension/deposit-feeders. In the case of suspension-feeding molluscs, it was necessary to integrate physiological capacities, i.e. filtration rate and particle retention efficiency. It thus appears that trophic competition with oysters has to be defined in terms of geographic distribution of oyster stock and wild suspension-feeding stock in relation to direction of tidal currents and, consequently, quantities of food supply. Our results suggest that trophic competition between wild suspension-feeders and *Crassostrea gigas* is negligible on a large geographic scale because of the extent of intensive oyster culture in all parts of the bay. In contrast, significant effects of this trophic competition are noticed on a small geographic scale, particularly in the centre of the Marennes-Oléron bay.

*Oceanologica Acta*, 1989, 12, 2, 193-204.

## INTRODUCTION

Dans le cadre de l'étude de l'écosystème du bassin de Marennes-Oléron (fig. 1), une première estimation des stocks des mollusques benthiques non cultivés a été effectuée au printemps 1984. Prolongeant les travaux de bionomie benthique quantitative réalisés dans les pertuis charentais par Hily (1976), elle étend à l'ensemble de la malacofaune benthique les premières estimations des stocks des populations naturelles de *Mytilus edulis* et *Crepidula fornicata* effectuées dans ce bassin ostréicole (Massé, Lagardère, 1981). Elle vient aussi compléter les estimations annuelles des stocks d'huîtres en élevage (*Crassostrea gigas*), selon une méthodologie décrite par Bacher *et al.* (1986). Les stocks des mollusques benthiques non cultivés atteignent 14 400  $\pm$  3 000 tonnes en biomasse fraîche (Sauriau, 1987). Ceci représente, pour l'année 1984, quatre fois les stocks de moules *Mytilus edulis* cultivées sur les bouchots du nord du bassin et de Charente (Boromthanarat, 1986) et environ 20% des stocks d'huîtres japonaises cultivées sur les estrans de la baie (fig. 2). Cette première estimation réelle, supérieure aux prévisions antérieures (Héral, 1987), renforce l'idée que le rôle des mollusques compétiteurs trophiques des huîtres, dans ce bassin ostréicole, n'est peut-être pas négligeable.

Cependant, de manière à mieux définir la notion de « compétiteurs trophiques des huîtres *C. gigas* en élevage », ce résultat global doit être affiné en termes d'organisation trophique et de structure spatiale. Dans une première étape, ceci peut se faire en distinguant

les différents régimes alimentaires des mollusques non cultivés. Il apparaît ensuite nécessaire de préciser, à l'échelle de ce bassin ostréicole, la répartition géogra-

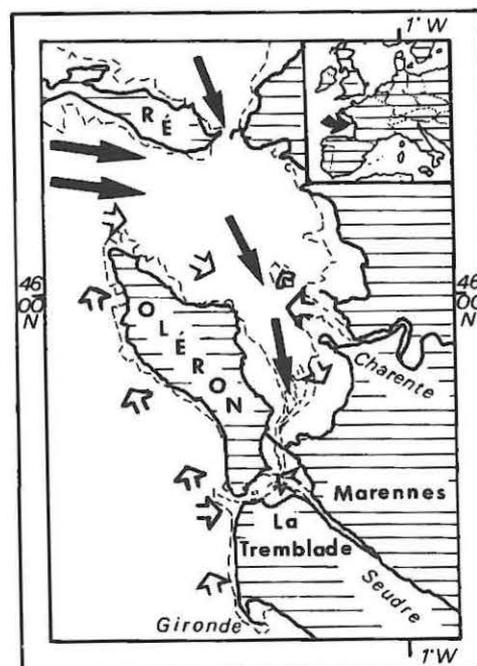


Figure 1

Situation du bassin de Marennes-Oléron. Principaux apports d'eaux océaniques (flèches pleines) et fluviales (flèches vides), simplifiés d'après Dechambenoit *et al.* (1977).

Outline map of the Marennes-Oléron bay showing penetration of seawater (solid arrows) and fresh-water (open arrows) into the bay (derived from Dechambenoit *et al.*, 1977).

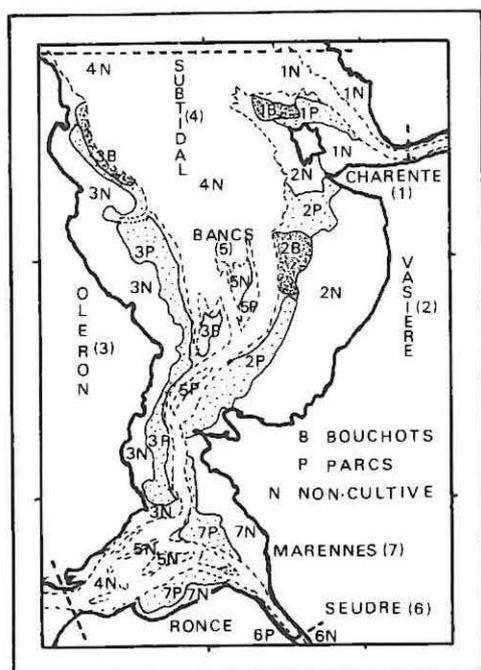


Figure 2  
Extension géographique des zones (superstrates) définies par le plan d'échantillonnage, notées 1 à 7 (d'après Sauriau, 1987) et des cultures : parcs à huîtres (P) et bouchots à moules (B).

Extent of sampling geographic area noted 1 to 7 according to Sauriau (1987) and localization of intensive oyster cultures (P) and intensive mussel cultures "bouchots" (B).

phique, d'une part, des mollusques suspensivores non cultivés et, d'autre part, des mollusques en élevage, par rapport aux trajets des masses d'eaux.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

La stratégie d'échantillonnage retenue lors de cette étude relève, selon Cochran (1977), d'un échantillonnage aléatoire stratifié après allocation optimale de l'effort d'échantillonnage au sein des strates : la zone prospectée, d'une superficie de 180,44 km<sup>2</sup> est subdivisée en strates dans lesquelles sont réparties de manière optimale 370 stations (Sauriau, 1987). Chaque station comporte deux prélèvements de 0,1 m<sup>2</sup> effectués, soit avec une benne Smith Mc-Intyre, soit à l'aide d'un cadre de 0,1 m<sup>2</sup> dans le cas des parcs ostréicoles. Au cours de ce plan d'échantillonnage, l'ensemble des strates a été regroupé en sept zones, appelées superstrates (fig. 2). La détermination des mollusques s'est appuyée sur les travaux de Glémarec (1964) pour le genre *Abra*; Tebble (1966); Glémarec (1968) pour le genre *Spisula*; Fretter et Graham (1976; 1977; 1978 a; b; 1980) pour les prosobranches et les synonymies usuelles sur les travaux de Granier et Penez (1984).

La distinction des régimes alimentaires des mollusques benthiques repose sur diverses nomenclatures établies ou modifiées par Blegvad (1914), Pearson (1971), Wolff (1973), Newell (1979), Bachelet (1981). Même si la typologie trophique retenue ne peut être définitivement fixée (Wildish, 1984), les mollusques benthiques de substrats meubles peuvent se répartir en cinq groupes trophiques : les suspensivores (S), les suspensivores-dépositivores de surface (S-D), les dépositivores de

surface (D), les carnivores (C) *sensu lato*, prédateurs ou nécrophages et les herbivores (H).

Le terme d'organisation trophique plutôt que structure trophique est employé, en accord avec les définitions données par Bachelet (1981).

L'étude granulométrique des sédiments s'est effectuée selon un protocole utilisé par Chassé et Glémarec (1976) et Hily (1976) : les échantillons sédimentaires non décalcifiés sont séchés, pesés puis tamisés sous l'eau sur une maille de 63 µm; le résidu sec est ensuite pesé et tamisé sur une série de tamis Afnor. La classification des sédiments respecte la définition des types biosédimentaires décrits par Chassé et Glémarec (1976). L'indication des courants marins et fluviaux (fig. 1) provient des travaux de Dechambenoy *et al.* (1977), et les vitesses de courants des travaux du L.C.H.F. (1973).

La description synthétique des tableaux de données est réalisée par l'analyse factorielle des correspondances (A.F.C.) dont Lebart *et al.* (1979) rappellent les principes d'interprétation.

## RÉSULTATS

### Sédiments et courants de marées (fig. 3)

Les sédiments de vases franches (taux de pélites  $\geq 85\%$ ) prédominent sur toute la zone intertidale de l'est, depuis la Charente jusqu'à la Seudre, alors que les

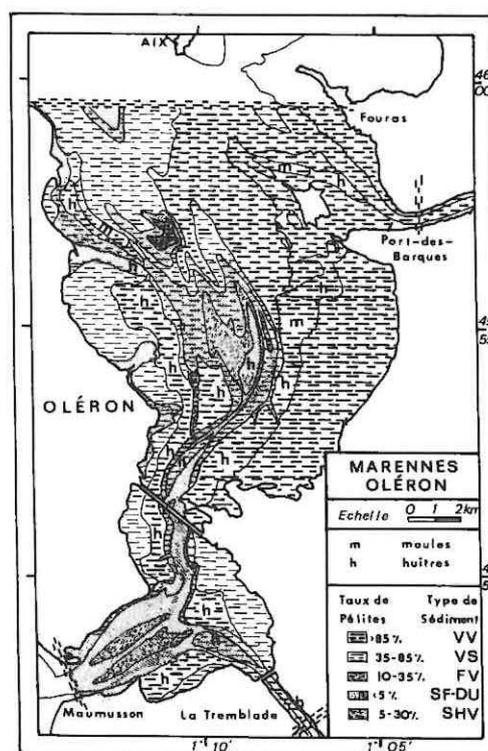


Figure 3

Taux de pélites (éléments < 63 µm) dans les sédiments selon la classification de types biosédimentaires de Chassé et Glémarec (1976). Abréviations : VV = vase pure; VS = vase sableuse; FV = sable fin envasé; SF = sable fin; DU = sable dunaire. SHV = sable hétérogène envasé.

Distribution of sediments according to mud content (particles < 63 µm). Sediment types are deduced from the sediments classification of Chassé and Glémarec (1976). Abbreviations: VV = mud; VS = sandy mud; FV = fine muddy sand; SF = fine sand; DU = unstable sand; SHV = heterogeneous muddy sand.

Tableau 1

Liste des 60 espèces, synonymie usuelle et groupes trophiques (voir le texte pour les abréviations). Références : 1, Purchon (1968); 2, Pohlo (1969); 3, Pearson (1971); 4, Wolff (1973); 5, Fretter et Graham (1976; 1977; 1978 a; b; 1980); 6, Thompson-Brown (1976); 7, Glémarec (1979); 8, Newell (1979).

List of 60 species, synonymous species and trophic types. Abbreviations: (S) = suspension-feeders; (D) = surface deposit-feeders; (S-D) = suspension/deposit-feeders; (C) = carnivores; and (H) = herbivores.

Espèce et synonymie usuelle	Groupe trophique	Source
<i>Anomia ephippium</i> L.	S	1
<i>Calyptrea chinensis</i> (L.)	S	5 8
<i>Cerastoderma edule</i> (L.) <i>Cardium edule</i>	S	1 4 8
<i>Chamelea striatula</i> (L.) <i>Venus striatula</i>	S	3 4 7
<i>Chlamys varia</i> (L.)	S	8
<i>Corbula gibba</i> (Olivi)	S	3
<i>Crassostrea gigas</i> Thunberg	S	8
<i>Crepidula fornicata</i> (L.)	S	1 5 8
<i>Cultellus pellucidus</i> (Pennant)	S	3
<i>Donax vittatus</i> (Da Costa)	S	2 4 8
<i>Ensis siliqua</i> L.	S	1
<i>Mya arenaria</i> L.	S	1 4 8
<i>Mysella bidentata</i> (Montagu)	S	4
<i>Mytilus edulis</i> L.	S	4 8
<i>Pandora inaequivalvis</i> L.	S	-
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmellin)	S	8
<i>Pharus legumen</i> (L.)	S	8
<i>Psammophila magna</i> (Da Costa)	S	1 8
<i>Lutraria magna</i>		
<i>Solen marginatus</i> (Pennant)	S	1 8
<i>Spisula ovalis</i> (Sowerby)	S	8
<i>Spisula subtruncata</i> (Da Costa)	S	4 8
<i>Sphaerocardium paucicostatum</i> (Sowerby)	S	8
<i>Cardium paucicostatum</i>		
<i>Venerupis decussata</i> (L.) <i>Tapes decussatus</i>	S	4
<i>Venerupis pullastra</i> (Montagu)	S	3 4
<i>Tapes pullastra</i>		
<i>Venus verrucosa</i> L.	S	-
<i>Turritella communis</i> Risso	S	1 5 8
<i>Angulus tenuis</i> (Da Costa) <i>Tellina tenuis</i>	S-D	4 8
<i>Fabulina fabula</i> (Gmellin) <i>Tellina fabula</i>	S-D	2 4
<i>Macoma balthica</i> (L.)	S-D	2 4 8
<i>Myrtea spinifera</i> (Montagu)	S-D	3
<i>Scrobicularia plana</i> (Da Costa)	S-D	2 4 8
<i>Abra alba</i> (Wood)	D	2 7 8
<i>Abra nitida</i> (Müller)	D	1 2 8
<i>Abra ovata</i> (Philippi)	D	1 2 8
<i>Abra tenuis</i> (Montagu)	D	1 2 8
<i>Dentalium inaequicostatum</i> Dautz	D	1 8
<i>Dentalium vulgare</i> Da Costa	D	1 8
<i>Dosinia lupinus</i> (Poli)	D	7
<i>Hydrobia ulvae</i> (Pennant)	D	4 5 8
<i>Lucinoma borealis</i> (L.)	D	7
<i>Nucula turgida</i> Leckenby et Marshall	D	1 8
<i>Nucula nucleus</i> L.	D	1 8
<i>Onoba vitrea</i> (Montagu)	D	5
<i>Psammocola depressa</i> (Pennant)	D	8
<i>Gari depressa</i>		
<i>Actaeon tornatilis</i> (L.)	C	6
<i>Buccinum undatum</i> L.	C	1 4 8
<i>Cylichna cylindracea</i> (Pennant)	C	6
<i>Epitonium clathrus</i> (L.)	C	4 8
<i>Clathrus clathrus</i>		
<i>Hinia incrassata</i> (Ström)	C	1 8
<i>Nassa incrassata</i>		
<i>Hinia reticulata</i> (L.) <i>Nassa reticulata</i>	C	1 8
<i>Lunatia catena</i> (Da Costa)	C	1 5 8
<i>Natica catena</i>		
<i>Ocenebra erinacea</i> (L.)	C	1 8
<i>Odostomia</i> sp.	C	1
<i>Retusa truncatula</i> (Bruguière)	C	4 6
<i>Scaphander lignarius</i> (L.)	C	1 6
<i>Turbonilla elegantissima</i> (Montagu)	C	1
<i>Gibbula umbilicalis</i> (L.)	H	1 5 8
<i>Haminea navicula</i> (Da Costa)	H	6
<i>Littorina littorea</i> (L.)	H	3 5 8
<i>Patella vulgata</i> L.	H	1 5 8

sables fins vaseux ( $10\% \leq$  taux de pélites  $\leq 35\%$ ) ou les sables fins (taux de pélites  $\leq 5\%$ ) dominent sur la côte d'Oléron. La zone nord subtidale est occupée par

des sédiments vaseux à sablo-vaseux. Les sédiments des chenaux et des bancs intertidaux du centre du bassin sont composés de sables fins ou dunaires, de même que toute la partie Sud-Ouest près du pertuis de Maumusson (fig. 2). Hily (1976) et Massé et Lagardère (1981) décrivent une situation similaire, mais actuellement, la partie supérieure du médiolittoral de la côte d'Oléron (cote marine de +3 à +5 m) est localement plus enva-sée. Ces observations complètent l'étude topographique de 1985 pour les fonds de -20 à +3 m, étude qui indique des fluctuations du niveau des fonds inférieures à  $\pm 0,20$  m depuis 1970; ce qui n'est pas significatif d'une évolution (Anonymes, 1985).

Cette typologie sédimentaire (fig. 3) dépend pour une large part de la circulation des masses d'eaux : intrusion par le nord-ouest des eaux océaniques, par le nord-est des eaux fluviales très turbides de la Charente (Héral et al., 1984) et existence de forts courants de marée au centre et sud-ouest du bassin (L.C.H.F., 1973).

### Groupes trophiques

La répartition par groupes trophiques des soixante espèces de mollusques benthiques récoltées est basée sur divers travaux, cités dans le tableau 1. Les suspensivores (S) sont les plus nombreux (26 espèces) avec principalement *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Solen marginatus* et *Crepidula fornicata*. Les dépositivores de surface (D) sont au nombre de 13, dont les genres *Abra* et *Nucula*. Cinq espèces, dont *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*, sont suspensivores-dépositivores de surface (S-D), 12 sont carnivores (C) et 4 herbivores (H).

### Organisation trophique

A l'échelle du bassin, les résultats de l'échantillonnage aléatoire stratifié permettent de déterminer les proportions relatives de chacun des cinq groupes trophiques selon les estimateurs nombre d'espèces, abondance et biomasse (tab. 2). Les suspensivores (S) représentent moins de 10% de l'abondance et environ 75% de la biomasse non cultivée, soit de l'ordre de 15% des stocks ostréicoles en élevage en 1984. *A contrario*, les dépositivores de surface (D) représentent près de 90% de l'abondance et 15% de la biomasse totale des mollusques benthiques non cultivés. Les niveaux de biomasse et d'abondance des suspensivores-dépositivores (S-D) sont inférieurs à 10%, ceux des carnivores (C) fluctuent de 1 à 10%, les herbivores (H) étant très peu représentés (moins de 1%).

La présence de cultures (moule ou huître) va de pair avec une augmentation des abondances et biomasses des suspensivores (S) au détriment de celles des dépositivores de surface (D) : le cas des bouchots à moules s'explique par le fait que la faune récoltée à la base des bouchots est pour l'essentiel constituée de grappes de moules qui s'en détachent. Enfin, en nombre d'espèces, il faut remarquer la stabilité de l'organisation trophique quel que soit le type d'occupation du sol : 41-46% de suspensivores, 7-9% de suspensivores-dépositivores, 21-29% de dépositivores, 15-21% de carnivores et 0-7% d'herbivores.

Tableau 2

Répartition des groupes trophiques en pourcentage du nombre d'espèces, des abondances et des biomasses totales selon le type d'occupation du sol (N est le nombre d'espèces).

*Proportion of each trophic group according to descriptors (species number, abundance and biomass "AFDW") and type of ground ("bouchots" = mussel, oyster, oyster-free flats and total of the bay). N = total number of species.*

Estimateur	Type d'occupation du sol	Groupes trophiques					N
		S	S-D	D	C	H	
Nombre d'espèces %	bouchots moules	45	9	27	18	0	11
	parcs huîtres	41	9	29	15	6	34
	non-cultivé	46	7	21	21	5	57
	total bassin	45	7	22	20	7	60
Abondance %	bouchots moules	71	0	27	2	0	-
	parcs huîtres	18	5	73	4	0	-
	non-cultivé	6	3	90	1	0	-
	total bassin	7	3	89	1	0	-
Biomasse de tissu sec libre de cendre %	bouchots moules	98	0	1	2	0	-
	parcs huîtres	90	1	2	7	0	-
	non-cultivé	65	9	20	6	0	-
	total bassin	73	6	15	6	0	-

Tableau 3

Richesse spécifique de chaque groupe trophique selon la zone géographique et le type d'occupation du sol.

*Species number of each trophic group in relation to geographic areas and type of ground. N = total number of species.*

Zone	Type d'occupation du sol	Groupes trophiques					N
		S	S-D	D	C	H	
Charente	bouchots moules	1	0	2	0	0	3
	parcs huîtres	1	1	3	1	0	6
	non-cultivés	4	2	2	0	0	8
Vasière de l'est	bouchots moules	4	1	2	2	0	9
	parcs huîtres non-cultivé	6	1	7	4	1	19
Oléron	bouchots moules	3	0	3	1	0	7
	parcs huîtres non-cultivé	13	3	9	3	1	29
	non-cultivé	16	4	7	7	2	36
Subtidal Bacs centre et sud	non-cultivé	21	4	9	6	2	42
	parcs huîtres non-cultivé	6	1	3	3	0	13
Seudre	non-cultivé	4	1	4	2	0	11
	parcs huîtres non-cultivé	2	2	0	0	0	4
Marennes Ronces (sud)	non-cultivé	6	2	2	1	0	11
	parcs huîtres non-cultivé	5	2	6	2	0	15
	non-cultivé	4	4	3	2	2	15

Tableau 4

Biomasse sèche libre de cendre (en tonne) de chaque groupe trophique selon la zone géographique et le type d'occupation du sol.

*Ash-free dry weight "AFDW" (metric ton) of each trophic group in relation to geographic areas and type of ground.*

Zone	Type d'occupation du sol	Groupes trophiques				
		S	S-D	D	C	H
Charente	bouchots moules	0,002	0	0,002	0	0
	parcs huîtres	0,790	0,580	0,078	0,011	0
	non-cultivé	0,039	3,337	1,242	0	0
Vasière de l'est	bouchots moules	4,211	0,001	0,223	0,024	0
	parcs huîtres non-cultivé	3,093	0,024	0,746	0,61	0,044
Oléron	bouchots moules	3,466	3,88	4,087	0,778	0,484
	parcs huîtres non-cultivé	0,038	0	0,103	0,846	0
	non-cultivé	4,801	0,327	0,87	2,07	0,004
Subtidal Bacs centre et sud	non-cultivé	4,295	2,028	2,571	0,913	0,283
	parcs huîtres non-cultivé	5,273	1,001	2,981	3,213	0,178
Seudre	non-cultivé	0,819	0,072	0,063	1,133	0
	parcs huîtres non-cultivé	2,873	0,022	0,169	2,259	0
Marennes Ronces (sud)	non-cultivé	0,167	0,207	0	0	0
	parcs huîtres non-cultivé	0,418	0,641	0,032	1,069	0
	non-cultivé	2,363	0,144	0,574	0,907	0
	parcs huîtres non-cultivé	4,594	1,555	1,323	0,495	0,431

Cependant, cette constance peut occulter les particularités de certains secteurs géographiques (tab. 3 et 4). L'analyse factorielle des correspondances permet d'interpréter globalement cette structure, selon la richesse

spécifique (fig. 4) et le logarithme des biomasses (fig. 5). L'analyse selon les densités n'est pas présentée car elle n'apporte pas d'informations originales par rapport à celles obtenues avec le descripteur biomasse.

Dans chacune des analyses d'inertie, le groupe des herbivores (H), dont les 2/3 des valeurs sont nulles, sera placé en variable supplémentaire.

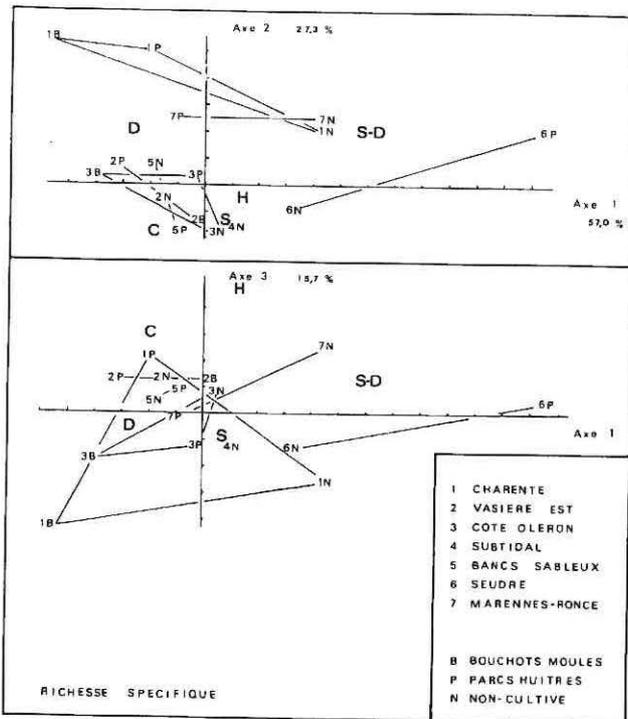


Figure 4  
Selon la richesse spécifique : projection bidimensionnelle des variables (groupes trophiques) croisées aux observations (zones géographiques et types d'occupation du sol) dans les plans factoriels 1-2 (a) et 1-3 (b).

Correspondence analysis according to species number: 2D plots of the variables (trophic groups) and observations (geographic areas and types of ground) in the 1-2 factorial plane (a) and 1-3 factorial plane (b).

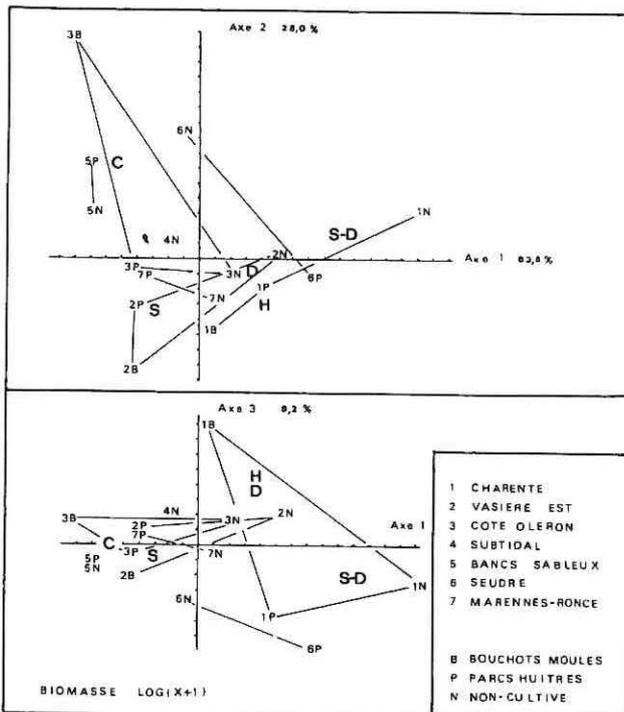


Figure 5  
Selon la biomasse : projection bidimensionnelle des variables (groupes trophiques) croisées aux observations (zones géographiques et types d'occupation du sol) dans les plans factoriels 1-2 (a) et 1-3 (b).  
Correspondence analysis according to biomass "AFDW": 2D plots of the variables (trophic groups) and observations (geographic areas and types of ground) in the 1-2 factorial plane (a) and 1-3 factorial plane (b).

Selon le descripteur richesse spécifique (fig. 4), le premier axe factoriel, qui extrait 57% de la variabilité du nuage de points, traduit l'importance du mode alimentaire déposévore *sensu lato*. Le groupe des mixtes suspensivores-déposévores (S-D) qui caractérise quasi exclusivement cet axe ( $Cr=0,85$ , tab. 5), s'oppose au groupe des déposévores stricts (D). Selon le deuxième axe factoriel (27,3% de la variance), les suspensivores (S) s'opposent aux déposévores (D). Ainsi dans le plan factoriel (1-2), le regroupement des zones Vasière (2), Oléron (3), Subtidal (4) et Bancs sableux (5) autour du barycentre du nuage de points découle de leur organisation trophique quasi identique. Opposées à ce noyau plurispécifique sous influence plus océanique, se situent les zones paucispécifiques estuariennes : la Charente (1) où les déposévores (D) dominent et la Seudre (6), où l'influence des suspensivores-déposévores (S-D) s'accroît. La zone de Marennes-Oléron (7) semble intermédiaire (plurispécificité et influence des déposévores).

D'autre part, l'influence du type d'occupation du sol apparaît dans chaque zone géographique par un étirement selon le plan factoriel (1-2), des zones avec cultures (moule et huître) vis-à-vis des zones sans culture. Ceci indique l'existence d'un plus grand nombre d'espèces déposévores (D) ou suspensivores-déposévores (S-D) dans les zones de cultures. Par exemple, en Charente (1), les types bouchots (1B) et parcs d'huîtres (1P) contribuent à l'axe 2, ce qui traduit une influence accrue du mode alimentaire déposévore (D). Concernant la côte d'Oléron (3), la proximité des types bouchots (3B) et parcs d'huîtres (3P) ainsi que leurs positions respectives par rapport à l'axe 2, s'expliquent par leur richesse spécifique plus élevée en déposévores (D) vis-à-vis du type Oléron non-cultivé (3N), où la proportion de suspensivores (S) est plus forte.

Selon le descripteur biomasse (fig. 5), la disposition du nuage de points selon une structure arquée (effet Guttman) indique l'existence d'un facteur écologique suffisamment contraignant pour expliquer une large part de la variabilité du nuage de points (axe 1 : 63,8%; axe 2 : 28%). Laurec (1979) indique à ce propos que la nature du sédiment en milieu benthique marin et la salinité en milieu estuarien constituent de tels facteurs. Dans le cas présent, il est possible de relier l'axe 1 à un gradient décroissant de salinité associé à un gradient croissant de turbidité des eaux. L'interprétation de l'axe 2 associe des gradients croissants de salinité et d'hydrodynamisme. Selon ces gradients, l'organisation trophique de la malacofaune benthique se caractérise par une prépondérance des suspensivores-déposévores (S-D) dans les zones à salinité variable et à forte turbidité, celle des suspensivores (S) dans les zones à salinité stable et moins turbides, et celle des carnivores (C) là où l'hydrodynamisme semble plus élevé.

**Distribution spatiale des groupes trophiques : richesse spécifique, densité et biomasse (fig. 6, 7 et 8).**

Ces cartes représentent la richesse spécifique, la densité et la biomasse par unité d'échantillonnage de 0,1 m<sup>2</sup> en chacune des 370 stations prospectées. Ces représentations cartographiques doivent être alors relativisées à

Tableau 5

Contribution absolue (Ca) et contribution relative (Cr) de chacun des groupes trophiques (S), (S-D), (D) et (C) comme variables actives aux 3 axes factoriels. Terminologie d'après Lebart *et al.* (1979).

Absolute contribution = Ca and relative contribution (square cosine) = Cr of trophic groups to the three factorial axis. S = suspension-feeders, S-D = suspension deposit-feeders, D = deposit-feeders and C = carnivores.

Groupe trophique	Axe 1		Axe 2		Axe 3	
	Ca	Cr	Ca	Cr	Ca	Cr
Nb. espèce						
S	3,2	0,14	27,4	0,56	26,2	0,31
S-D	61,3	0,85	17,8	0,12	8,5	0,03
D	27,8	0,58	41,3	0,41	2,5	0,02
C	7,7	0,25	13,4	0,20	62,8	0,55
Biomasse						
S	13,2	0,46	34,4	0,52	6,0	0,31
S-D	57,4	0,93	4,1	0,03	21,2	0,03
D	8,5	0,48	0,1	0,01	72,7	0,02
C	20,8	0,44	61,3	0,56	0,1	0,55

la position des stations (*cf.* Sauriau, 1987). L'absence ponctuelle de valeur peut signifier soit le défaut du groupe trophique, soit l'omission de station à cet endroit.

La distribution des suspensivores (fig. 6 A) met en évidence un gradient décroissant entre les secteurs subtidiaux du Nord et les estrans de Charente et de la vasière de l'Est. Ainsi à l'Ouest, une zone à richesse spécifique élevée mais fortement variable (1 à 7 espèces), et à l'Est

une zone plus homogène mais paucispécifique (1 à 2 espèces). Cette opposition s'accroît en densité (fig. 7 A) et en biomasse (fig. 8 A), trois secteurs se distinguant : la zone Nord-Ouest intertidale ou subtidale, sous l'influence des eaux océaniques; la partie infralittorale centrale (maximum de biomasse : 34 g/0,1 m<sup>2</sup> de tissu sec libre de cendre) et les estrans du sud de Marennes-Ronche. Il y aurait alors une quasi absence de suspensivores en Charente.

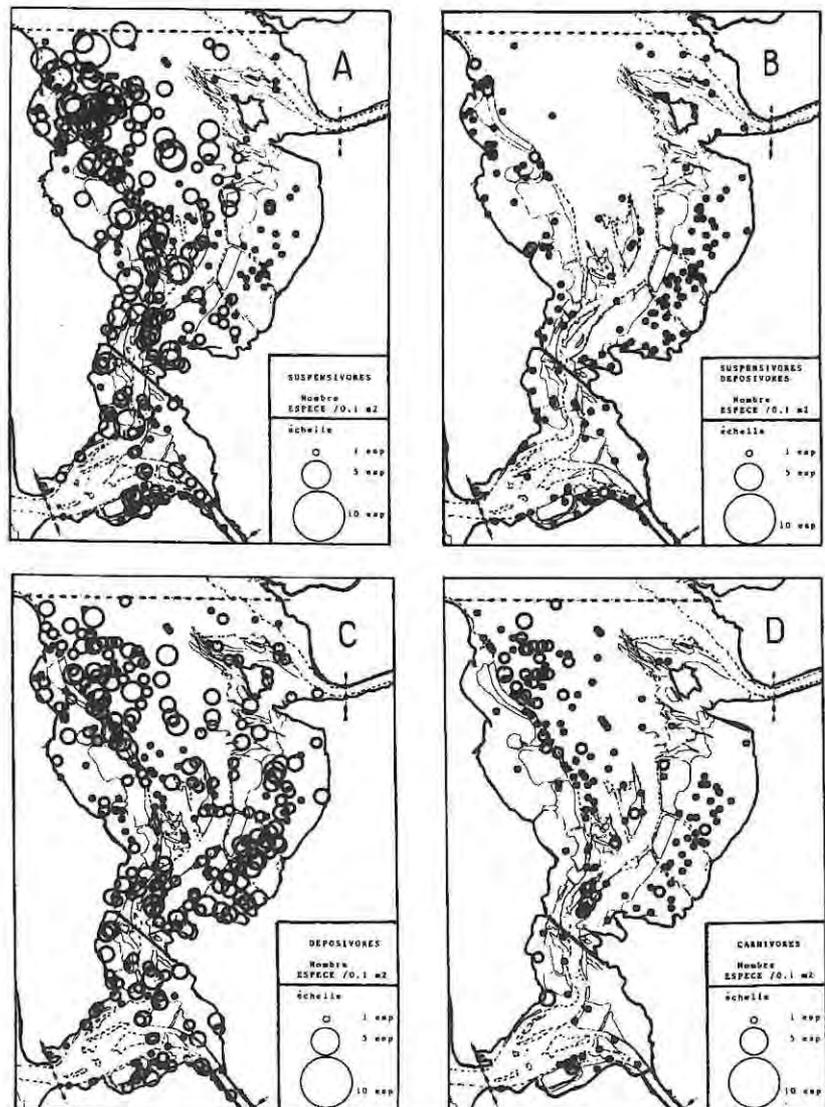


Figure 6

Distribution spatiale des groupes trophiques selon le descripteur nombre d'espèces, pour 0,1 m<sup>2</sup>.

Horizontal distribution of trophic groups according to species number. Sampling area = 0,1 m<sup>2</sup>.

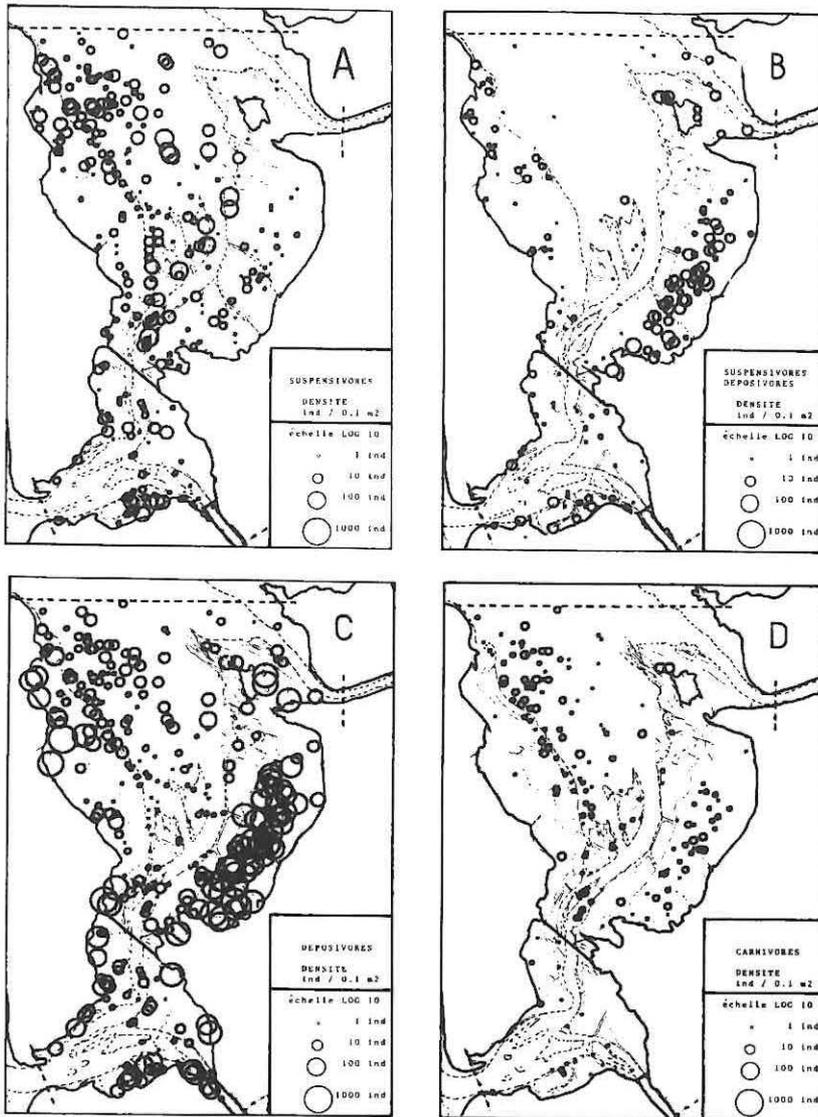


Figure 7  
Distribution spatiale des groupes trophiques selon le descripteur densité, pour  $0,1 \text{ m}^2$ .  
Horizontal distribution of trophic groups according to density. Sampling area =  $0,1 \text{ m}^2$ .

Les espèces suspensivores-dépositives sont essentiellement des *Tellinidae* : *Macoma balthica*, *Fabulina fabula*, *Angulus tenuis* et *Scrobicularia plana*. Leur agencement, que ce soit en nombre d'espèces (0 à 2 espèces), en densité ou en biomasse, s'avère être assez homogène sur l'ensemble des estrans (fig. 6 B, 7 B et 8 B). Ces espèces sont, à de rares exceptions locales près, absentes de la zone subtidale. Cependant *Macoma balthica* présente sur la vasière intertidale de l'Est des maxima de densité ( $55 \text{ individus}/0,1 \text{ m}^2$ ) et de biomasse ( $0,7 \text{ g}/0,1 \text{ m}^2$ ).

De même, l'agencement spatial des dépositives de surface est assez homogène. 1 à 4 espèces (fig. 6 C). En revanche les maxima de densité et de biomasse se localisent sur l'ensemble des estrans avec une préférence pour la vasière intertidale de l'Est, vases pures fluides en surface, où ils dépassent 2900 individus et  $1,2 \text{ g}/0,1 \text{ m}^2$  (fig. 7 C et 8 C). Ces valeurs sont dues pour l'essentiel à *Hydrobia ulvae* et *Abra tenuis*. En zone subtidale Nord, la disposition des dépositives est plus hétérogène, avec des espèces telles que *Nucula turgida* et *Abra nitida*.

La répartition des carnivores (fig. 6 D, 7 D et 8 D) reflète une certaine dichotomie spécifique : d'une part les prédateurs des vasières intertidales appartenant aux genres *Retusa*, *Odostomia*, *Turbonilla*; de l'autre les

prédateurs subtidaux ou infralittoraux des genres *Buccinum*, *Epitonium*, *Ocenebra*, *Hinia* et *Lunatia*. La richesse spécifique varie de 0 à  $2/0,1 \text{ m}^2$ , les niveaux de biomasse étant maximaux pour les prédateurs infralittoraux :  $1,0 \text{ g}/0,1 \text{ m}^2$ .

Enfin les cartes de distribution des herbivores ne sont pas présentées ici, car ces espèces sont très peu abondantes. Ce sont les genres *Littorina*, *Gibbula* et *Patella*, surtout inféodés aux herbiers de *Zostera nana* (côte d'Oléron et estrans de Marennes-Ronce), ou bien situés à proximité de structures liées à une activité anthropique (digues, tables ostréicoles).

## DISCUSSION

La description de l'organisation trophique de la malacofaune benthique de cet écosystème repose sur des résultats quantitatifs, basés sur trois types de descripteurs : le nombre d'espèces ou richesse spécifique, les densités et les biomasses. Chacun d'eux apporte des informations de natures différentes et pourtant complémentaires. Il faut à ce propos remarquer que, selon Wildish (1984), la richesse spécifique fournit une « image » de l'organisation trophique d'un peuplement benthique plus stable que celle donnée par les densités ou biomasses, c'est-à-dire non soumise à des fluctuations saisonnières marquées.

Selon le descripteur richesse spécifique, l'analyse factorielle des correspondances montre une grande homogénéité de cette organisation dans l'ensemble de la baie, exception faite des zones estuariennes de Charente et Seudre. Une typologie géographique quasi similaire se dégage des études hydrologiques de Héral *et al.* (1978; 1983 b; 1984). Les eaux de Charente et de Seudre se distinguent par leurs très fortes turbidités, alors que les caractéristiques hydrologiques de l'ensemble du bassin sont assez semblables. Les eaux internes à la baie résultent du mélange des apports fluviaux de la Charente et des eaux océaniques du Nord-Ouest (cf. fig. 1), avec comme principale singularité de fortes teneurs en seston minéral de 50 à 400 mg l<sup>-1</sup> (Héral *et al.*, 1983 b; 1984). Héral *et al.* (1983 a) indiquent que 25% du seston total est organique au printemps, alors que ce pourcentage n'atteint que 5% en hiver. Cette turbidité élevée constitue, sans aucun doute, le facteur écologique le plus contraignant, parmi l'ensemble des facteurs contrôlant les flux énergétiques dans cet écosystème charentais.

Son action sur l'organisation trophique de la malacofaune se traduit par une décroissance du gradient de richesse spécifique des suspensivores (en interaction avec le facteur salinité) et par une répartition spatiale homogène du mode alimentaire dépositivore (*sensu lato*).

Ceci rejoint les conclusions de Bachelet (1981) concernant l'organisation trophique d'un peuplement benthique situé face à l'embouchure de l'estuaire de la Gironde.

Localement dans chacune des zones de Charente, Vasière et Oléron, la présence de moules sur bouchots provoque une baisse de la richesse spécifique (tab. 3). Bien que ce résultat ne concerne que la malacofaune, il est en accord avec les observations notant l'influence de l'accumulation des biodépôts de *Mytilus edulis* cultivées en filières sur la faune endogée. Tenore et Gonzalez (1975) et Tenore *et al.* (1985) notent une baisse de la diversité spécifique de ces milieux. De même, Mattson et Lindén (1983) et Kaspar *et al.* (1985) indiquent que sous ces filières de moules, les peuplements d'origine sont remplacés par des peuplements où dominent les polychètes *Capitellidae*. En revanche, la présence d'huîtres provoque une augmentation du flux organique sous forme de biodépôts (Sornin *et al.*, 1983), et semble favoriser la plurispécificité du mode alimentaire dépositivore (tab. 3, fig. 4). Whitlatch (1981) indique à ce propos que la richesse spécifique des dépositivores est directement corrélée à la teneur en carbone organique du sédiment.

Plusieurs facteurs concourent à ces effets opposés des cultures d'huîtres et de moules sur la malacofaune

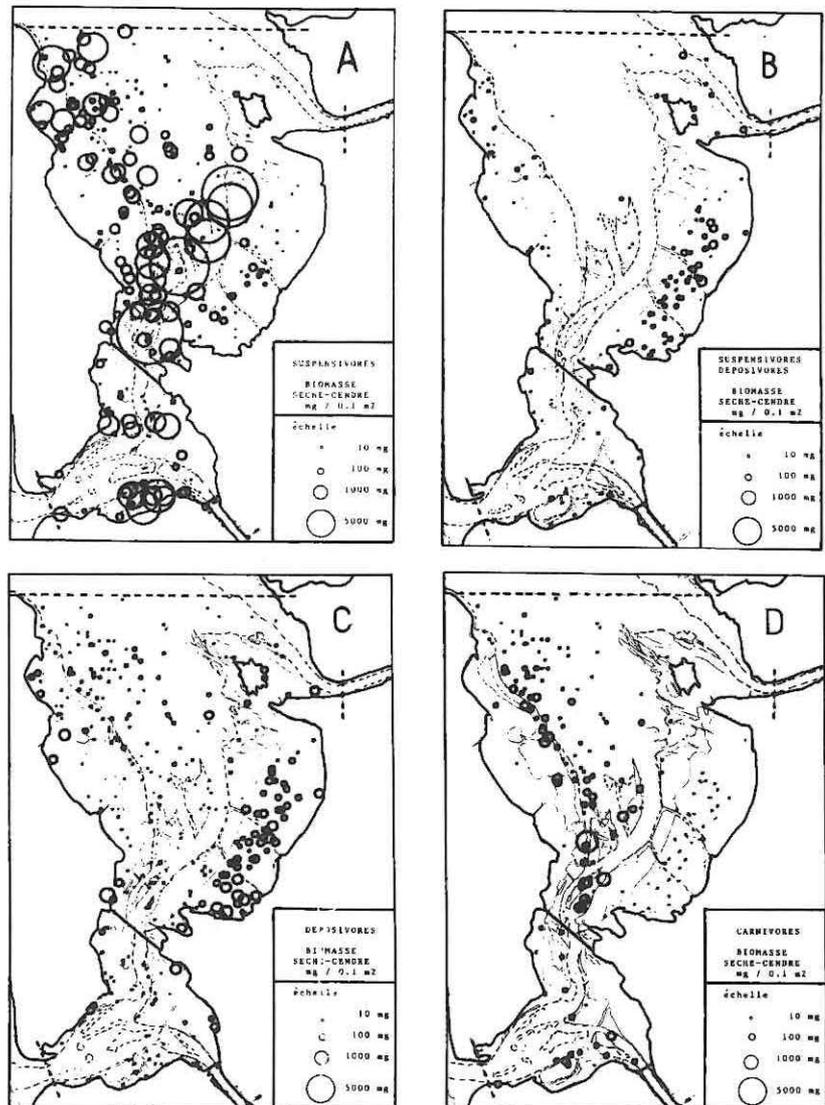


Figure 8  
Distribution spatiale des groupes trophiques selon le descripteur biomasse de tissu sec libre de cendre, pour 0,1 m<sup>2</sup>.

Horizontal distribution of trophic groups according to ash-free dry weight "AFDW". Sampling area = 0.1 m<sup>2</sup>.

endogée sous-jacente. D'une part, les quantités rejetées et la composition organique et minérale des biodépôts de *Crassostrea gigas* et *Mytilus edulis* ne sont pas identiques (Héral *et al.*, 1983a et Deslous-Paoli *et al.*, 1987b) et d'autre part, au niveau des cultures ostréicoles, la matière organique accumulée subit l'action cumulée de l'émersion et des courants de marée. Or la conjugaison de ces facteurs provoque une variation saisonnière très marquée de la biodéposition (Sornin *et al.*, 1983, 1986), une remise en suspension partielle des biodépôts à chaque cycle de marée ainsi qu'une minéralisation rapide de la matière organique biodéposée (Feuillet-Girard *et al.*, sous presse); ce qui empêche le développement, sous les structures ostréicoles, d'une faune endogée caractéristique de milieux hypertrophiques.

La répartition des cinq groupes trophiques selon le critère densité, permet de noter l'influence de la nature du substrat. La prédominance des mangeurs de dépôts dans un sédiment vaseux et des suspensivores dans un sédiment sableux sont deux principes constants des peuplements benthiques subtidiaux et intertidaux (*e.g.* Sanders, 1958; Pearson, 1971; Wolff, 1973; Beukema, 1976; Levinton, 1979; Bachelet, 1981; Dankers et Beukema, 1981; Whitlatch, 1981). De même, les maxima de densité (fig. 7 B) et de biomasse (fig. 8 B) des suspensivores-déposivores (S-D) sur l'ensemble des estrans vaseux du bassin de Marennes-Oléron (60% de la superficie de la baie) constituent aussi une caractéristique des milieux intertidaux vaseux estuariens. McLusky et Elliott (1981) indiquent à ce propos: « . . . we propose that it is this flexibility of feeding strategies which is the hallmark of a successful estuarine mollusc ». De fait, des espèces comme *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana* sont anatomiquement capables de se nourrir à marée haute d'éléments en suspension et à marée basse d'éléments déposés sur le sédiment, tel le microphytobenthos dont Cadée et Hegeman (1974) et Varela et Penas (1985) ont montré que la production primaire sur les zones intertidales pouvait dépasser (échelle de 2 à 10) celle du phytoplancton des zones subtidales.

Selon le descripteur biomasse, le mode alimentaire déposivore domine dans les milieux intertidaux de vases pures ou de vases sableuses situés au-dessus du niveau de la mi-marée. *A contrario*, les suspensivores se concentrent dans des milieux soit plus océaniques et subtidiaux (nord-ouest du bassin pour *Solen marginatus*), soit soumis à un fort renouvellement des masses d'eau et situés en dessous du niveau de la mi-marée (centre et sud du bassin pour *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis* et *Crepidula fornicata*). Cependant, lorsque les courants de marée sont trop accentués, ils limitent la présence des mollusques benthiques (pertuis de Mau-musson où les vitesses de courants dépassent  $1 \text{ m s}^{-1}$ ). Cette distribution spatiale des mollusques suspensivores correspond avec ce qui est généralement admis (*e.g.*, Pearson, 1971; Wolff, 1973; Beukema, 1976; Maurer *et al.*, 1979; Dankers et Beukema, 1981; Wildish, 1984). En particulier, à l'échelle d'une baie, Warwick et Uncles (1980) et Wildish et Peer (1983) insistent sur l'influence des courants de marée qui contrôlent la répartition et la production des espèces

benthiques. C'est aussi le cas du bassin de Marennes-Oléron. En effet, les eaux de la zone ostréicole *sensu stricto* se caractérisent par une faible productivité primaire (Héral *et al.*, 1983b; 1984). Or d'après Ravail *et al.* (1987), l'estuaire externe de la Charente représente la zone maximale de production phytoplanctonique (fertilité maximale des eaux du triangle formé par l'île d'Aix, Fouras, Port des Barques; fig. 3). Sous l'influence des courants de marée, ce panache phytoplanctonique, allochtone à la zone ostréicole, pénètre dans la baie par le nord et est ensuite progressivement consommé par les mollusques suspensivores (Héral *et al.*, 1984) durant les cinq à neuf jours du transit des eaux jusqu'au sud du bassin (L.C.H.F., 1973). Cloern (1982) a aussi démontré, dans le cas de la baie de San Francisco, que l'activité de filtration des suspensivores benthiques constitue le premier mécanisme de régulation de la biomasse phytoplanctonique.

Ainsi, ces faits imposent d'eux-mêmes de définir la compétition trophique en termes de localisation respective des stocks cultivés et non-cultivés par rapport aux trajets des flux nutritifs. Le cas du centre du bassin est significatif à cet égard: les biomasses de *Crepidula fornicata*, *Mytilus edulis* et *Cerastoderma edule* y sont les plus élevées (fig. 8 A) et du fait de leur position bathymétrique inférieure, ces mollusques bénéficient d'un apport nutritif supérieur aux huîtres d'élevage. En particulier, *Crepidula fornicata* forme des bancs très denses situés à proximité des parcs ostréicoles. Le cas de *Mytilus edulis* semble différent et se caractérise par l'apparition cyclique de forts recrutements printaniers qui se fixent sur les structures ostréicoles. La compétition trophique moule-huître semble d'autant plus marquée que le taux de filtration horaire de *Mytilus edulis* peut être deux fois plus élevé que celui de *Crassostrea gigas* (Deslous-Paoli *et al.*, 1987). De même, la comparaison de l'efficacité de rétention du filtre branchial en fonction de la taille des particules (tableau 6) indique une moins bonne efficacité de rétention de *Crassostrea gigas* par rapport à ces principaux compétiteurs *Crepidula fornicata*, *Cerastoderma edule* et *Mytilus edulis* (Deslous-Paoli et Héral, données non publiées). Concernant la matière particulaire en suspension dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron, Héral (1987) indique que la fraction comprise entre 1 et 3  $\mu\text{m}$ , essentiellement minérale, peut représenter selon la saison plus de 50% du nombre total des particules en suspension.

L'ensemble de ces observations montre le caractère local, des effets de la compétition trophique entre le cheptel d'élevage et les populations naturelles. La comparaison avec le bassin ostréicole de la baie de Bourgneuf (Vendée) permet d'envisager les effets globaux de cette compétition. En effet, les stocks des gisements naturels de moules *Mytilus edulis* y ont été estimés à  $40.000 \pm 15.500 \text{ t}$  en 1986, soit exactement l'équivalent du cheptel de *Crassostrea gigas* en élevage (Baud et Haure, 1988). Ces gisements subtidiaux de moules non-cultivées se situent dans la partie médiane de la baie, zone par laquelle transitent les masses d'eaux marines avant de desservir les secteurs Sud d'élevage. De plus la courantologie de ces secteurs Sud indique que le renouvellement des masses d'eaux en période de mortes-

Tableau 6

Taux de filtration et efficacité de rétention de *Crepidula fornicata*, *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis* et *Crassostrea gigas* mesurés dans les conditions naturelles du bassin de Marennes-Oléron, d'après Deslous-Paoli *et al.* (1987 a) et Deslous-Paoli et Héral (données non-publiées).

Filtration rate (litre hour<sup>-1</sup> dry weight<sup>-1</sup>) and particle retention efficiency (50 and 100% level) of *Crepidula fornicata*, *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis* and *Crassostrea gigas*, estimated under field conditions at Marennes-Oléron bay according to Deslous-Paoli *et al.* (1987 a) and Deslous-Paoli and Héral (unpublished data).

		<i>Crepidula fornicata</i>	<i>Cerastoderma edule</i>	<i>Mytilus edulis</i>	<i>Crassostrea gigas</i>
Taux de filtration l h <sup>-1</sup> gcs <sup>-1</sup>	moyenne annuelle	1,43 ± 0,41	3,50 ± 1,05	3,44 ± 1,52	4,03 ± 2,19
	maxima	-	8,70 ± 1,93	13,33 ± 5,30	5,33 ± 0,35
	saisonnier	-	printemps	printemps	été
Efficacité de rétention µm (10 <sup>-6</sup> m)	50 %	0,92 ± 0,37	1,40 ± 0,27	1,43 ± 0,27	3,56 ± 1,39
	100 %	4,17 ± 1,88	4,55 ± 1,43	5,48 ± 1,79	7,81 ± 0,84

eaux y est très limité (Baud et Haure, 1988). Or depuis 1986, les gisements naturels mytilicoles ont décliné (pêche et prédation par les échinodermes *Asteridae*). Corrélativement, les performances de croissance des huîtres de tout le secteur sud de la baie se sont améliorées sans que le niveau global des stocks d'huîtres creuses ne varie significativement (Baud, comm. pers.). En d'autres termes, la comparaison avec la baie de Bourgneuf indique que les effets globaux (à l'échelle d'une baie) de la compétition trophique huître-suspensivores naturels dépendent, d'une part, de la totalité des stocks mis en présence en regard de la capacité trophique du milieu et, d'autre part, du rapport entre les stocks des gisements naturels et les stocks des cheptels d'élevage. Ce rapport de biomasse supérieur à 1 en 1986 pour la baie de Bourgneuf ne dépasse pas 0,15 en 1984 pour le bassin de Marennes-Oléron. Dans ce dernier cas Héral *et al.* (1986) ont alors démontré que les signes évidents d'altération des rendements de production et les baisses de performance de croissance qui affectent les huîtres sont dus à une surcharge du bassin charentais en mollusques suspensivores d'élevage par rapport à la capacité trophique de cet écosystème.

## CONCLUSION

La problématique générale concernant le bassin de Marennes-Oléron, développée par Héral (1987), consiste en l'élaboration d'un modèle de gestion de la ressource conchylicole, compatible avec les possibilités trophiques de cet écosystème. L'étude du compartiment « compétiteurs trophiques des huîtres en élevage », forme l'un des maillons de cette approche analytique. A l'échelle de cet écosystème estuarien, l'organisation trophique de la malacofaune benthique semble être régie par le facteur turbidité des eaux. Dans les zones typiquement d'estuaire (Charente et Seudre), cette organisation se simplifie et sur les platins intertidaux vaseux, les espèces ayant un comportement alimentaire plus « opportuniste » prédominent. Concernant les mollusques suspensivores *sensu stricto*, leurs stocks atteignent 15% du niveau des stocks ostréicoles cultivés. Ce sont par ordre d'importance : *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Crepidula fornicata* et *Solen marginatus*. Cependant, il s'avère nécessaire de préciser le terme compétition trophique en regard des capacités écophysologiques de ces espèces. Deux corollaires découlent de cette optique. En premier lieu, les effets de la compétition trophique huître-suspensivores naturels ne sont réels que dans certains secteurs de la baie (le centre du

bassin en particulier). Ils dépendent étroitement de la localisation spatiale respective des deux composantes de cette compétition par rapport au trajet des masses d'eaux et donc par rapport aux flux nutritifs. En second lieu, à l'échelle globale de ce bassin charentais, l'influence des mollusques suspensivores compétiteurs trophiques des huîtres semble négligeable, en regard du niveau de leurs stocks respectifs.

## Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier MM. M. Héral et J.-M. Deslous-Paoli pour leurs conseils, M. Y. Cadiou pour son aide informatique, ainsi que M. le professeur M. Glémarec et M<sup>me</sup> J. Marchand pour leurs lectures critiques de ce manuscrit. Les analyses factorielles ont été réalisées grâce au logiciel STAT-ITCF de l'Institut Technique des Céréales et des Fourrages. Ce travail a bénéficié d'une allocation de recherche DGRST (M.R.E.S.) dans le cadre du contrat GIS Sud-Vilaine n° 84/7651.

## RÉFÉRENCES

- Anonymes (1985). Bassin de Marennes-Oléron. Étude hydrographique. Rapport D.D.E. de Charente-maritime, cellule de Rochefort, 15 cartes, 20 pp.
- Bachelet G. (1981). Données préliminaires sur l'organisation trophique d'un peuplement benthique marin. *Vie Milieu*, 31, 3-4, 205-213.
- Bacher C., J.-P. Baud, A. Bodoy, J.-M. Deslous-Paoli, J.-P. Dreno, M. Héral, D. Maurer et J. Prou (1986). A methodology for the stock assessments of cultivated oysters along the French Atlantic coasts. C.I.E.M./C.M., 1986/K, 36 pp.
- Baud J.-P. et J. Haure (1988). Estimation des stocks de moules de gisements naturels dans la baie de Bourgneuf en 1986. Rapport interne IFREMER DRV, 88-012-RA/Bouin, 29 pp.
- Beukema J. J. (1976). Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 10, 2, 236-261.
- Blegvad H. (1914). Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. *Rept Dan. Biol. stn.*, 2, 41-78.
- Boromthananarat S. (1986). Les bouchots à *Mytilus edulis* Linnaeus dans l'écosystème estuarien du bassin de Marennes-Oléron (France) : aspects biologiques et bioénergétiques. Thèse Doctorat 3<sup>e</sup> cycle, Sci. Nat., Université Aix Marseille II, 142 pp.
- Cadée G. C. et J. Hegeman (1974). Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 8, 2-3, 260-291.
- Chassé C. et M. Glémarec (1976). Principes généraux de la classification des fonds pour la cartographie biosédimentaire. *J. Rech. océanogr.*, 1, 3, 1-18.
- Cloern J. E. (1982). Does the benthos control phytoplankton biomass in south San Francisco bay? *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, 9, 191-202.
- Cochran W. G. (1977). *Sampling techniques*. 3rd edition. John Wiley and Sons ed., New York, 422 pp.
- Dankers N. et J. J. Beukema (1981). Distributional patterns of macrozoobenthic species in relation to some environmental factors. In: *Invertebrates of the Wadden Sea*, N. Dankers, H. Kühl and W. J. Wolff, editors, A. A. Balkema, Rotterdam, 69-103.

- Dechambenoy C., L. Pontier, F. Sirou et J. Vouvé (1977). Apport de la thermographie infrarouge aéroportée à la connaissance de la dynamique superficielle des estuaires (système Charente, Seudre, anse de l'Aiguillon). *C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, **284**, 1269-1272.
- Deslous-Paoli J.-M., M. Héral, P. Gouletquer, W. Boromthanasarat, D. Razet, J. Garnier, J. Prou et L. Barillet (1987a). Évolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. *Oceanis*, **13**, 4-5, 575-579.
- Deslous-Paoli J.-M., J.-M. Sornin et M. Héral (1987b). Variations saisonnières *in situ* de la production et de la composition des biodépôts de trois mollusques estuariens (*Mytilus edulis*, *Crassostrea gigas*, *Crepidula fornicata*). *Haliotis*, **16**, 233-245.
- Feuillet-Girard M., M. Héral, J.-M. Sornin, J.-M. Deslous-Paoli et J.-M. Robert (sous presse). Éléments azotés de la colonne d'eau et de l'interface eau-sédiment du bassin de Marennes-Oléron : influence des cultures d'huîtres. *Aquat. Liv. Resources*.
- Fretter V. et A. Graham (1976). The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark, Part 1: *Pleurotomariacea*, *Fissurellacea* and *Patellacea*. *J. molluscan Stud.*, suppl. **1**, 1-37.
- Fretter V. et A. Graham (1977). The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark. Part 2: *Trochacea*. *J. molluscan Stud.*, suppl. **3**, 39-100.
- Fretter V. et A. Graham (1978a). The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark. Part 3: *Neritacea*, *Viviparacea*, *Valvatacea*, terrestrial and freshwater *Littorinacea* and *Rissoacea*. *J. molluscan Stud.*, suppl. **5**, 101-152.
- Fretter V. et A. Graham (1978b). The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark. Part 4: Marine *Rissoacea*. *J. molluscan Stud.*, suppl. **6**, 153-241.
- Fretter V. et A. Graham (1980). The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark. Part 5: Marine *Littorinacea*. *J. molluscan Stud.*, suppl. **7**, 243-284.
- Glémarec M. (1964). Le genre *Abra* sur les côtes atlantiques de Bretagne : systématique et écologie. *J. Conchyliologie*, **104**, 15 pp.
- Glémarec M. (1968). Distinction de deux *Macridae* des côtes atlantiques européennes : *Spisula solida* (Linné) et *Spisula ovalis* (Sowerby). *Cah. Biol. mar.*, **4**, 167-174.
- Glémarec M. (1979). Problèmes d'écologie dynamique et de succession en baie de Concarneau. *Vie Milieu*, **28-29**, 1 AB, 1-20.
- Granier J. et A. Penez (1984). Catalogue des mollusques marins et saumâtres observés, récoltés ou signalés sur le littoral de la Camargue et de la partie orientale du golfe d'Aigues-Mortes. *Bull. Soc. ét. sci. nat. Vaucluse*, 51-164.
- Héral M. (1987). Évaluation of the carrying capacity of molluscan shellfish ecosystems. In: *Aquaculture, Shellfish Culture development and management, International Seminar in La Rochelle (France)*, 4-9 mars 1985, IFREMER Brest, ed., 297-318.
- Héral M., J.-P. Berthomé, D. Razet et J. Garnier (1978). Étude du bassin de Marennes-Oléron. Un exemple : la sécheresse de l'été 1976. *Revue Trav. Inst. Pêches marit.*, **42**, 4, 269-290.
- Héral M., J.-M. Deslous-Paoli et J.-M. Sornin (1983a). Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches. *Oceanis*, **9**, 3, 169-194.
- Héral M., D. Razet, J.-M. Deslous-Paoli, J.-P. Berthomé et J. Garnier (1983b). Caractéristiques saisonnières de l'hydrologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). *Revue Trav. Inst. Pêches marit.*, **46**, 2, 97-119.
- Héral M., D. Razet, J.-M. Deslous-Paoli, F. Manaud, I. Truquet et J. Garnier (1984). Hydrobiologie du bassin de Marennes-Oléron. Résultats du réseau national d'observation : 1977 à 1981. *Ann. Soc. sci. nat. Charente-Maritime*, **7**, 2, 259-277.
- Héral M., J.-M. Deslous-Paoli et J. Prou (1986). Dynamiques des productions et des biomasses des huîtres creuses cultivées (*Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron depuis un siècle. *C.I.E.M./C.M.*, 1986/F : 41, 23 pp.
- Hily C. (1976). Écologie benthique des pertuis charentais. Thèse Doctorat 3<sup>e</sup> cycle, Université Bretagne Occidentale, Brest, 236 pp.
- Kaspar H. F., P. A. Gillespie, I. C. Boyer et A. L. Mac Kenzie (1985). Effects of mussel aquaculture on the nitrogen cycle and benthic communities in Kenepuru Sound, Marlborough Sounds, New Zealand. *Mar. Biol.*, **85**, 127-136.
- Laurec A. (1979). Analyse des données et modèles prévisionnels en écologie marine, Thèse Doctorat État, Université Aix-Marseille II, 405 pp.
- L.C.H.F. (Laboratoire Central d'Hydraulique de France) (1973). Étude des phénomènes régissant le bassin ostréicole de Marennes-Oléron. Campagne d'études complémentaires 1972-1973. Rapport d'étude L.C.H.F.-D.D.E. Charente-Maritime, Maison Alfort, 3 tomes.
- Lebart L., A. Morineau et J.-P. Fénélon (1979). *Traitement des données statistiques. Méthodes et programmes*. Dunod, ed., 512 pp.
- Levinton J. S. (1979). Deposit-feeders, their resources, and the study of resource limitation. In: *Ecological Processes in coastal and Marine Systems, Marine Science*, **10**, Livingston R. J., editor, Plenum-Press, N-Y, London, 117-141.
- Massé H. et J.-P. Lagardère (1981). Recherches écologiques sur un écosystème estuarien à vocation aquicole, le bassin de Marennes-Oléron. Rapport CNEXO n° 81/2503, 42-142.
- Mattsson J. et O. Lindén (1983). Benthic macrofauna succession under mussels, *Mytilus edulis* L. (Bivalvia), cultured on hanging longlines. *Sarsia*, **68**, 97-102.
- Maurer D., L. Watling, W. Leathem et P. Kinner (1979). Seasonal changes in feeding types of estuarine benthic invertebrates from Delaware Bay. *J. expl. mar. Biol. Ecol.*, **36**, 2, 125-155.
- McLusky D. S. et M. Elliott (1981). The feeding and survival strategies of estuarine mollusc. In: *Feeding and Survival Strategies of Estuarine Organisms, Marine Science*, **15**, Jones N. V. et Wolff W. J., editeurs, Plenum-Press, N-Y, London, 109-121.
- Newell R. C. (1979). *Biology of Intertidal Animals*, 3rd ed. Marine Ecological Survey Ltd, Faversham, 781 pp.
- Pearson T. H. (1971). Studies on the ecology of the macrobenthic fauna of Lochs Linnhe and Eil, west coast of Scotland. II: Analysis of the macrobenthic fauna by comparison of feeding groups. *Vie Milieu*, suppl., **22**, 1, 53-91.
- Pohlo R. (1969). Confusion concerning deposit feeding in the *Tellinacea*. *Proc. malac. Soc. Lond.*, **38**, 361-364.
- Purchon R. D. (1968). *The biology of the Mollusca*. G. A. Kerkut ed., Pergamon Press, 40, 560 pp.
- Ravail B., M. Héral et S. Maestrini (1987). Incidence du débit de la Charente sur la capacité biotique du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. Convention EPR Poitou-Charente IFREMER 1985, Rapport 30 octobre 1987, 63 pp.
- Sanders H. L. (1958). Benthic studies in Buzzards Bay. I: Animal-sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, **3**, 3, 245-258.
- Sauriau P.-G. (1987). Les mollusques non-cultivés du bassin de Marennes-Oléron : quantification et répartition géographique des stocks. *Haliotis*, **16**, 527-541.
- Sornin J.-M., M. Feuillet, M. Héral et J.-M. Deslous-Paoli (1983). Effet des biodépôts de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron. *J. molluscan Stud.*, suppl., **12 A**, 185-197.
- Sornin J.-M., M. Feuillet, M. Héral et J.-C. Fardeau (1986). Influence des cultures d'huîtres *Crassostrea gigas* sur le cycle du phosphore en zone intertidale : rôle de la biodéposition. *Oceanologica Acta*, **9**, 3, 313-322.
- Tebble N. (1966). *British bivalve seashells. A handbook for identification*. The British Museum (Natural History), London, 212 pp.
- Tenore K. R. et N. Gonzalez (1975). Food chain patterns in the Ría de Arosa, Spain: an area of intense mussel aquaculture. *Proceedings of the 10th European Marine Biology Symposium*, G. Persoone et E. Jaspers, editors, Universa Press, Wetteren, Belgium, **2**, 601-619.
- Tenore K. R., J. Corral et N. Gonzalez (1985). Effects of intense mussel culture on food chain patterns and production in coastal Galicia, NW Spain. *Proceedings of the SIUEC (Symposium International on Utilisation of Coastal Ecosystems)*, Rio Grande, RS, Brazil, **1**, 321-328.
- Thompson T. E. et G. H. Brown (1976). *British Opisthobranch Molluscs*. Kermack, ed., Academic Press, Synopses of the British Fauna (New Ser.), No. 8, 203 pp.
- Valera M. et E. Penas (1985). Primary production of benthic microalgae in an intertidal sand flat of the Ría de Arosa, NW Spain. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **25**, 111-119.
- Warwick R. M. et R. J. Uncles (1980). Distribution of benthic macrofauna associations in the Bristol Channel in relation to tidal stress. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **3**, 97-103.
- Whitlatch R. B. (1981). Animal-sediment relationships in intertidal marine benthic habitats: some determinants of deposit-feeding species diversity. *J. expl. mar. Biol. Ecol.*, **53**, 31-45.
- Wildish D. J. (1984). Geographical distribution of macrofauna on sublittoral sediments of continental shelves: a modified trophic ratio concept. *Proc. 19th European Marine Biology Symposium*, P. E. Gibbs, editeur, Cambridge University Press, 335-345.
- Wildish D. J. et D. Peer (1983). Tidal current speed and production of benthic macrofauna in the lower Bay of Fundy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, suppl. **1**, **40**, 309-321.
- Wolff W. J. (1973). The estuary as a habitat. An analysis of data on the soft-bottom macrofauna on the estuarine area of the Rivers Rhine, Meuse, and Scheldt. *Zoologische verh.*, **126**, 1-242.

#### 4. SYNTHÈSE ET CONCLUSION

En premier lieu, il est nécessaire de situer ces résultats sur une échelle temporelle, avec un échantillonnage printanier (mai-juin). Ceci indique que les peuplements ont subi des phénomènes de régulation par mortalité au cours de l'hiver et n'ont pas encore subi de "destruction" liée à l'arrivée massive des recrutements de fin de printemps : des valeurs élevées de la régularité sont donc attendues comme noté par Bachelet (1979 a) dans l'estuaire de la Gironde en pareil cas puisque ces recrutements augmentent l'hétérogénéité de la répartition interspécifique des abondances et biomasses. De même, l'utilisation de l'indice de Shannon est limitée car cet indice est très sensible aux espèces rares et/ou mal échantillonnées, ce qui explique vraisemblablement le caractère chaotique des cartographies de cet indice obtenues sans lissage des valeurs brutes (Fig. 33).

Néanmoins l'analyse des variations géographiques des indices ou paramètres de structure et des modifications de l'organisation trophique de la malacofaune benthique montre qu'elles suivent avant tout la structure courantologique et hydrologique propre au bassin de Marennes-Oléron. Celle-ci est dominée par un trajet résiduel Nord-Sud des masses d'eau et une influence prépondérante des apports turbides de la Charente située à l'extrême Nord-Est. L'influence de la Charente est alors fonctionnellement double : d'une part une propagation des apports turbides dans l'ensemble de la baie (Héral *et al.*, 1984) avec cependant une zone plus privilégiée de décantation et de remises en suspension péritique sur les estrans Est et, d'autre part, un confinement de la zone de production phytoplanctonique dans un secteur allochtone à la zone strictement ostréicole c'est-à-dire le secteur île d'Aix-île Madame-Fouras (Ravail *et al.*, 1987; 1988). La géomorphologie de la baie induit aussi des temps de résidence des masses d'eau dans la baie relativement courts (donc un renouvellement rapide des apports trophiques phytoplanctoniques allochtones) mais avec pour corollaire une accentuation des vitesses de courant depuis le centre de la baie au fur et à mesure de leur expulsion par le pertuis de Maumusson (Fig. 5). Le secteur Sud de la baie apparaît alors très hétérogène avec une nette dichotomie entre les secteurs subtidiaux à fort hydrodynamisme et les secteurs intertidaux relativement plurispécifiques et sous l'influence conjointe des apports de Seudre et du Pertuis de Maumusson.

La répartition géographique des peuplements benthiques, en particulier des peuplements malacologiques, traduit alors l'ensemble des contraintes abiotiques auxquelles ils sont soumis conformément aux descriptions obtenues par Wolff (1973), Beukema (1976), Warwick & Uncles (1980) ou Wildish (1984) dans d'autres secteurs intertidaux ou côtiers. Aux peuplements diversifiés des secteurs néritiques du Nord-Ouest succèdent des peuplements estuariens paucispécifiques internes à la baie avec la prépondérance en secteur intertidal, de faciès soit à *Cerastoderma edule* soit à *Scrobicularia plana* liés respectivement à la présence de type édaphique plus sableux ou de dessalures de surface plus prononcées (vasière de l'Est ou estuaires de Charente et Seudre). Cette structure géographique rentre aussi dans le cadre du "confinement" défini par Guélorget & Perthuisot (1983) mais cette dernière approche ne fait pas référence au fonctionnement trophique des peuplements. La description de l'organisation trophique des peuplements malacologiques montre alors que la relative homogénéité des "profils d'éthologie trophique" entre les divers secteurs géographiques de la baie, malgré quelques modifications locales inhérentes à la présence de culture d'huîtres comme indiqué aussi par Massé & Lagardère (1981) ou à la présence des chenaux à fort hydrodynamisme, laisse supposer que le facteur turbidité des eaux est le principal facteur environnemental qui gouverne le fonctionnement énergétique de cet écosystème. Celui-ci est sous influence estuarienne mais les salinités dans l'ensemble des secteurs subtidiaux de la baie sont relativement homogènes (Héral *et al.*, 1984), ce qui permettrait de qualifier cet écosystème "d'estuaire diffus". Les peuplements de la baie et plus particulièrement ceux des zones intertidales sont des peuplements juvéniles potentiellement capables de résister à des perturbations cycliques comme les apports de matières organiques sestoniques (minérales ou organiques), des dessalures ou sursalures temporaires... avec localement pour les parcs ostréicoles une facilitation des dépositivores aux dépens de la diversité des suspensivores mais sans qu'apparaissent de conditions caractéristiques des milieux hypertrophiques (Sornin *et al.*, 1986 et Feuillet *et al.*, 1988).

L'analyse quantitative descriptive réalisée en prenant en compte les différents stocks en présence (stocks des compétiteurs et stocks ostréicoles), les caractéristiques courantologiques et hydrologiques de la baie ainsi que le mode de gestion anthropique de ces stocks dégage le principe d'une compétition trophique faible entre les huîtres et les Mollusques non cultivés à l'échelle de la baie mais pouvant avoir localement une intensité réelle. Cette analyse descriptive a été reprise par

Bacher (1989 a) grâce à une modélisation empirique des termes du bilan énergétique de *Crassostrea gigas*, modèle biologique de croissance des tissus couplé à un modèle de transport advectif de la matière particulaire sestonique.

L'étude de sensibilité réalisée par Bacher (1991) dégage très clairement, dans un cadre général de performances de croissance tissulaire de l'huître s'inscrivant dans un gradient Nord-Sud et une forte interaction stock ostréicole-performance de croissance des huîtres (Bacher, 1989 a), les trois éléments suivants (Figure 50) :

(1) L'impact des stocks des Mollusques non cultivés (considérés comme des assimilateurs d'énergie particulaire mesurée par la somme des protéides, lipides et glucides particuliers de la colonne d'eau) est faible sur les performances de croissance des huîtres vis-à-vis de celui du stock d'huîtres. Ceci se déduit dans l'étude de sensibilité (Bacher, 1991) par des coefficients de régression "performance de croissance-variation de stocks" négatifs mais en valeur absolue beaucoup plus faibles pour les Mollusques non cultivés que pour les huîtres (comparaison des tableaux 1 et 2 de la figure 50).

(2) L'impact des stocks des Mollusques suspensivores non cultivés en ne tenant compte que de *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule* et *Crepidula fornicata* est local. Ceci se déduit dans l'analyse de sensibilité (voir la figure 4, Fig. 50) par une bonne concordance des proximités entre les stocks non cultivés placés dans les diverses boîtes et les performances de croissance des huîtres sur 2 ans de chacune des boîtes considérées.

(3) Même faible, l'impact des stocks des compétiteurs sur les performances de croissance des huîtres s'inscrit aussi dans un gradient Nord-Sud. Un effet négatif du stock des compétiteurs du centre de la baie (boîtes 4 et 6) est en particulier noté sur les performances de croissance des huîtres situées plus au Sud (boîte 3).

Ces éléments montrent clairement que l'activité ostréicole génère ses propres limitations (l'huître est avant tout son propre compétiteur trophique). Seules des mesures de régulation des cheptels, comme par exemple pour la moins drastique d'entres-elles une modification de la répartition des stocks dans la baie (Raillard, 1991), permettront d'améliorer les performances de croissance des huîtres et vraisemblablement de diminuer les taux de mortalité hors épizootie (Héral *et al.*, 1989). Ces éléments confirment aussi l'existence d'une capacité trophique propre à la baie en regard du potentiel de production ostréicole, phénomène qui est généralisable à d'autres écosystèmes conchylicoles (Héral, 1991).

A l'instar de Wolff *et al.* (1975) qui supposaient que le macrozoobenthos du lac Grevelingen contrôlait la production phytoplanctonique allochtone à ce site, processus démontré ultérieurement par Cloern (1982) dans la baie de San Francisco, l'hypothèse de l'existence d'un tel processus dans le bassin de Marennes-Oléron pourrait amener à concevoir, en plus de l'impact local à l'échelle des parcs ostréicoles, l'existence d'un impact global des cultures ostréicoles sur l'ensemble des peuplements benthiques (diversité, biomasse, production) par le biais d'une déplétion de la diversité et de la quantité des ressources trophiques phytoplanctoniques voire même de l'ensemble des ressources trophiques particulières puisque c'est bien la totalité de l'énergie potentielle comprise dans la colonne d'eau (au sens de la somme des protéines, lipides et glucides particuliers) qui est utilisée dans la modélisation des processus de croissance chez *Crassostrea gigas* (Bacher, 1989 a). Cet impact global pourrait aussi se concevoir par analogie avec les observations de Whitlatch (1981) sur le lien entre la diversité des espèces dépositives et la diversité de leurs ressources trophiques.

Cette hypothèse se trouve cependant invalidée par les conclusions de Raillard (1991) qui s'appuient sur une modélisation de la production primaire phytoplanctonique allochtone au bassin de Marennes-Oléron (Menesguen, 1990). La simulation des variations géographiques des concentrations phytoplanctoniques en présence et en absence de cheptel ostréicole montre, malgré une déplétion bien évidente des concentrations de ce type de nourriture particulaire en présence d'huîtres, que les suspensivores de cet écosystème n'exercent pas un contrôle intensif sur la production primaire phytoplanctonique. La part de production phytoplanctonique annuelle piégée par les huîtres serait selon l'estimation de Raillard (1991) de 7,5%. Raillard (1991) montre alors que les deux variables qui agissent de manière prépondérante sur la modélisation de la production phytoplanctonique sont la limitation par l'énergie lumineuse (donc la turbidité et la profondeur des eaux) et la vitesse de transit des masses d'eau, bien que pour ce dernier facteur il puisse exister des biais inhérents aux modes de calculs utilisés par le modèle en boîtes (Raillard & Menesguen, 1991).

STRUCTURE ET ORGANISATION TROPHIQUE

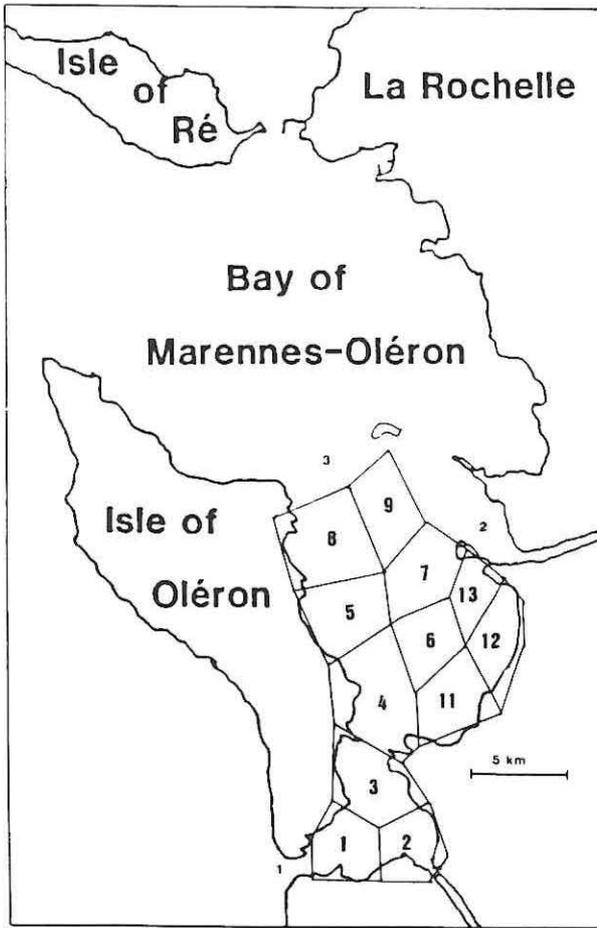


Figure 1. Structure en boîtes adaptée sur la zone de production ostréicole.

Tableau 1. Coefficients de régression des performances de croissance (croissances au bout de 2 ans) en fonction des fluctuations du stock des classes d'âge de *Crassostrea gigas* dans les boîtes 1, 3, 4, 5, 8, 11. Les variables explicatives et expliquées sont centrées et réduites.

Stock	Performances de croissance						
	1	3	4	5	8	11	
1 an	1	-0.191	-0.052	-0.010	-0.006	-0.005	-0.006
	3	-0.139	-0.043	-0.010	-0.004	-0.004	-0.003
	4	-0.122	-0.038	-0.013	-0.004	-0.003	-0.004
	5	-0.114	-0.036	-0.013	-0.018	-0.009	-0.008
	8	-0.119	-0.037	-0.015	-0.012	-0.016	-0.010
	11	-0.128	-0.040	-0.016	-0.009	-0.006	-0.022
2 ans	1	-0.334	-0.091	-0.020	-0.006	-0.004	-0.007
	3	-0.248	-0.078	-0.016	-0.005	-0.003	-0.006
	4	-0.217	-0.068	-0.025	-0.007	-0.005	-0.009
	5	-0.199	-0.062	-0.023	-0.032	-0.015	-0.014
	8	-0.206	-0.066	-0.023	-0.019	-0.029	-0.018
	11	-0.221	-0.068	-0.024	-0.012	-0.011	-0.037

SENSIBILITE AUX COMPETITEURS

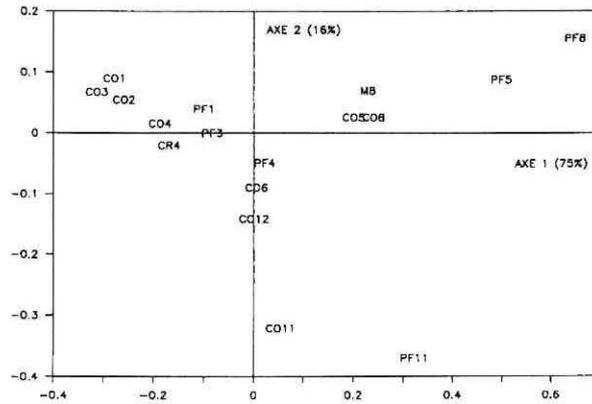


Figure 4. Analyse factorielle des correspondances appliquée aux coefficients de régression des croissances finales en fonction des fluctuations des stocks de compétiteurs dans chaque boîte. Les axes 1 et 2 expliquent 91% de la sensibilité totale du modèle. Xn: stock de l'espèce X dans la boîte n. X = M (moule), CR (crépidule), CO (coque). PFj: taille à la fin de la deuxième année de croissance dans la boîte j.

Tableau 2. Coefficients de régression des performances de croissance (maximum de croissance au bout de 2 ans) dans les boîtes 1, 3, 4, 6, 8, 11 en fonction des fluctuations du stock des compétiteurs. Les variables explicatives et expliquées sont centrées et réduites. Les espèces sont: *Mytilus edulis* (M.E., boîte 8), *Crepidula fornicata* (C.F., boîte 4), et *Cardium edule* C.E., boîtes 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 11, 12).

Performance de croissance	Stock de compétiteurs										
	M.E. 8 (100%)	C.F. 4 (100%)	C.E.								
			1 (10%)	2 (10%)	3 (20%)	4 (10%)	5 (10%)	6 (10%)	8 (10%)	11 (10%)	12 (10%)
1	-0.153	-0.112	-0.037	-0.036	-0.035	-0.063	-0.029	-0.030	-0.029	-0.030	-0.030
3	-0.064	-0.047	-0.014	-0.014	-0.015	-0.027	-0.012	-0.013	-0.012	-0.012	-0.013
4	-0.026	-0.018	-0.003	-0.004	-0.004	-0.010	-0.004	-0.005	-0.005	-0.005	-0.005
5	-0.021	-0.005	-0.001	-0.001	-0.001	-0.003	-0.006	-0.003	-0.004	-0.002	-0.002
8	-0.028	-0.004	-0.001	-0.001	-0.000	-0.002	-0.003	-0.002	-0.002	-0.002	-0.002
11	-0.016	-0.007	-0.001	-0.001	-0.001	-0.003	-0.003	-0.004	-0.003	-0.007	-0.004

Figure 50 : D'après Bacher (1991), structure en boîte du modèle de croissance (figure 1) et analyse de sensibilité des performances de croissance de *Crassostrea gigas* au stock d'huîtres (Tableau 1) et au stock des compétiteurs (Tableau 2 et figure 4).

## STRUCTURE ET ORGANISATION TROPHIQUE

Cette hypothèse se trouverait *a priori* aussi invalidée par la géomorphologie du bassin de Marennes-Oléron : autant les caractéristiques hydrologiques (turbidité et vitesses de transit) concourent à limiter la zone de production phytoplanctonique maximale dans des secteurs allochtones à la baie, autant la présence de vastes zones intertidales rend vraisemblablement la production du microphytobenthos diffuse mais aussi variable. En Méditerranée, Plante-Cuny & Bodoy (1987) montrent que l'exposition et la granulométrie du sédiment influencent cette variabilité qui dans les zones d'estuaires peut être très forte (voir par exemple l'analyse complète de ce sujet par De Jonge, 1992) avec une dispersion autant horizontale que verticale assurée par les courants de marée. Des déterminations spécifiques réalisées sur le seston organique du bassin de Marennes-Oléron ont en effet montré que les diatomées benthiques expliquent une bonne part des teneurs en chlorophylle sestonique dans des secteurs peu profonds (Héral, comrn. pers.).

Ceci ne fait que potentiellement confirmer, comme observé par exemple chez *Mytilus edulis* (Wolff *et al.*, 1975), *Cerastoderma edule* (Ivell, 1981) ou chez *Ruditapes philippinarum* (Bodoy & Plante-Cuny, 1984 *in* Plante-Cuny & Bodoy, 1987), que les espèces suspensivores ont un régime trophique ou un "profil de ressources trophiques" très diversifié dans lequel intervient aussi bien du matériel détritique que du matériel phytoplanctonique, phytobenthique ou bactérien. Cette dernière source de nourriture disponible semble pourtant ne servir que de complément nutritionnel pour les huîtres comme le laissent suggérer les analyses de Deslous-Paoli (1984) et Héral (1986) réalisées dans le bassin de Marennes-Oléron (l'énergie des bactéries ne représentait en 1979-1981 au maximum que 3% de l'énergie totale disponible en période printanière dans une colonne d'eau de 0,1 m). En revanche, l'exemple de la simulation du benthos des sédiments grossiers du golfe normano-breton (Chardy, 1987) considère que l'apport nutritionnel des bactéries est prépondérant puisque selon de nombreux travaux à ce sujet les bactéries peuvent représenter de 55% à 69% de l'énergie ingérée chez les détritivores ou suspensivores (*in* Anonymes, 1986).

# **CHAPITRE 3**

**ELEMENTS**

**DE**

**DYNAMIQUE**

**DES**

**POPULATIONS**

**DE**

**Cerastoderma edule (L.)**



De l'ensemble des Mollusques suspensivores échantillonnés sur les estrans du bassin de Marennes-Oléron, la coque *Cerastoderma edule* (L.) ou "Sourdon" en Charentais est le plus abondant des compétiteurs trophiques des huîtres creuses *Crassostrea gigas* Thunberg en élevage (Sauriau, 1987). Lambert (1945) notait que *Cerastoderma edule* colonise traditionnellement les plages du Sud du bassin de Marennes-Oléron (Ronce, Perquis et Barat) ainsi que les plages du Nord-Est et du Sud-Est de l'île d'Oléron. Un suivi pluriannuel des divers paramètres biologiques définissant la dynamique d'une population de cette espèce a ainsi été effectué sur une plage du Sud du bassin de Marennes-Oléron, la plage de Ronce-les-Bains près de la Tremblade dont les peuplements benthiques ont été décrits par Faure (1969).

Ce suivi d'avril 1984 à mai 1986 s'est focalisé sur la détermination de 5 paramètres :

(1) Evolution mensuelle du niveau des stocks des diverses cohortes annuelles composant la population, le terme de "cohorte annuelle" définissant l'ensemble des animaux nés une même année (Laurec & Le Guen, 1981).

(2) Description du cycle reproducteur et des phénomènes de recrutement.

(3) Description mathématique de la croissance linéaire d'un organe cumulatif tel que la coquille et de la croissance pondérale des tissus organiques. Les courbes de croissance obtenues sont ajustées à des modèles de croissance simples, d'une part le modèle de Von Bertalanffy (1938) pour les courbes de croissance annuelle et, d'autre part, le modèle de Von Bertalanffy couplé à une modulation saisonnière pour les courbes de croissance saisonnière. En complément de cette approche globale, la croissance linéaire et pondérale saisonnière des diverses cohortes annuelles qui composent la structure démographique de la population est décrite afin de mettre en évidence la variabilité inter-cohortes des périodes de croissance saisonnière. Enfin, la variabilité de la croissance linéaire inter-populations est obtenue par comparaison des performances de croissance annuelle moyenne de diverses populations de *Cerastoderma edule*, populations réparties au sein de son aire de répartition géographique européenne c'est-à-dire de la Norvège jusqu'à l'Espagne.

(4) Description des variations saisonnières des taux de mortalité.

(5) Description des variations saisonnières de la composition biochimique de plusieurs groupes d'âge de la population, depuis les stades juvéniles (recrutement) jusqu'aux stades adultes.

En parallèle à ce suivi mensuel sur la plage de Ronce-les-Bains, des observations ont été effectuées sur l'ensemble des principaux gisements de *Cerastoderma edule* du bassin de Marennes-Oléron. Basé sur un échantillonnage aléatoire bimestriel des bancs au cours de l'année 1985, ce suivi n'a d'autre objectif que de noter la variabilité spatiale et géographique des phénomènes de recrutement de *C. edule* dans ce bassin ostréicole ainsi que ceux des paramètres de croissance linéaire de la coquille..

## 1. CRITERES DE DETERMINATION DE *Cerastoderma edule*

Pour l'ensemble des côtes européennes, Tebble (1966) indique que la famille des *Cardiidae* contient 4 genres actuels (*Acanthocardia*, *Cerastoderma*, *Laevicardium* et *Parvicardium*) et 11 espèces auxquelles il convient de rajouter la nouvelle espèce *Cardium hauniense* décrite par Petersen & Russell (1971 a, b). Cette famille a subi de nombreux remaniements dans la dénomination aussi bien des noms d'espèces avec la question de la validité spécifique de certaines des variétés ou sous-espèces décrites (Brackman, 1936; Mars, 1949, 1951; Rygg 1970; Boyden, 1971 a; Petersen & Russell, 1971 a, b, 1972, 1973) que des noms de genres avec une synonymie touffue (Loppens, 1923; Chavan, 1945; Mars, 1949; Bowden & Heppell, 1968; Petersen & Russell, 1972, 1973; Van Urk, 1973). Pour leur part, Petersen & Russell (1973) utilisent le seul nom de genre *Cardium*, les autres dénominations de genre (*Acanthocardia*, *Cerastoderma*, *Cerastobyssum* et *Parvicardium*) étant considérées comme des synonymes; ils distinguent 15 espèces rattachées au genre *Cardium*.

Concernant le choix de l'usage taxonomique d'un des deux genres *Cardium* L., 1758 ou *Cerastoderma* Poli, 1795, l'utilisation de *Cerastoderma* est recommandée par Bowden & Heppell (1968) et Boyden (1971 a) alors que Petersen & Russell (1973) indiquent que l'utilisation de l'un ou de l'autre dépend de l'acceptation de l'une des deux descriptions suivantes comme espèce type : *Cardium aculeatum* Linné, 1758 ou *Cardium costatum* Linné, 1758. Il en découle que la désignation des espèces communes, consommées et connues en Europe sous les noms vernaculaires de berbereco, coque, edible cockle, hénon, herzmuscheln, kokkel, rigadeau, sourdon (voir Lambert, 1945; Chevalier *et al.*, 1976 ou Granier, 1978 pour plus de détails sur la diversité des noms vernaculaires) fait référence au

genre *Cardium* retenu par Lamarck (1799) dans le premier cas et au genre *Cerastoderma* décrit par Poli (1795) dans le second.

Le nom de genre *Cerastoderma* retenu par Teeble (1966), Rygg (1970) ou Boyden (1971 a) comme suggéré par Bowden & Heppell (1968) sera présentement utilisé.

## 1.1. SYNONYMIE ET SYSTEMATIQUE

### 1.1.1. HISTORIQUE

Depuis les premières descriptions du genre *Cardium* (Linné 1758) et des 21 espèces afférentes, l'utilisation du taxon *Cardium* a été excessivement peu discriminante : Bucquoy *et al.* (1882-1898) regroupent sous cet unique genre 21 variétés; Loppens (1923) considère aussi une seule espèce; Perrier (1930) cite 12 espèces communes de *Cardium*; Chavan (1945) en distingue 5 auxquelles il rattache 40 variétés; Lambert (1945) indique l'existence de "deux cents espèces délicates à séparer". Au cours de ces deux siècles, la principale controverse systématique dans ce genre a concerné la question de la validité spécifique des nombreuses variétés décrites au sein du groupe *Cardium edule* et en particulier du statut spécifique de la variété *Cardium glaucum* (Mars, 1951; Rygg, 1970). Cette controverse était bien entendue alimentée par une question plus générale à savoir quelle est l'influence respective du biotope et/ou du génome sur la variabilité morphologique des taxons (Mars, 1951 et Rygg, 1970).

Une première étape de clarification systématique a été franchie par Mars (1951) suivant en cela Tournouer (1878). A partir de critères morphologiques et biogéographiques, Mars (1951) établit une nette dichotomie entre deux groupes : (1) le groupe du *Cardium edule* avec une répartition exclusivement atlantique et (2) le groupe du *Cardium glaucum* caractérisé par l'aspect aplati et squameux de la costulation, groupe dont la localisation est typiquement méditerranéenne mais avec une répartition balto-atlantique discontinue. Une telle dichotomie biogéographique avait sans doute été pressentie avant Mars (1951) par certains auteurs mais les spécimens différents du type *Cardium edule* conservaient à leurs yeux le statut de simple variété lagunaire (Pallary, 1912, 1914; Coen, 1915; Lambert, 1945).

De manière semble-t-il indépendante, Petersen (1958) aboutit à des conclusions similaires à partir d'observations faites au Danemark : il distingue *Cardium edule* L., 1758 et *Cardium lamarcki* Reeve, 1844 (décrite par Reeve 1844 comme une variété de *C. glaucum*). Ultérieurement, Bowden & Heppell (1968) et Boyden (1971) ont indiqué que la dénomination *C. glaucum* due conjointement à Poiret (1789) et à Bruguière (1789) est préférable à celle de *C. lamarcki* qui doit être abandonnée. A la suite de Pallary (1919), le choix d'un auteur s'est arrêté sur Poiret pour désigner l'espèce *glaucum* (Bowden & Heppell, 1968; Boyden, 1971 a) contrairement au choix de Bruguière fait par Mars (1951) ou Russell (1971).

Cependant la méthode systématique élaborée au cours de cette première étape avec des critères s'appuyant pour l'essentiel sur la morphologie coquillière s'est avérée insuffisante :

- Chacun de ces deux groupes se caractérise par un polymorphisme très accusé du test (Bateson 1889; Loppens, 1923; Chavan, 1945; Mars, 1951) avec pratiquement toutes les formes possibles entre les deux groupes : Mars (1951) cite 11 variétés pour le groupe *Cardium edule* et 32 variétés pour le groupe *Cardium glaucum*. De l'avis de Loppens (1923) qui est conforté par Mars (1951), certains facteurs écologiques ont une influence déterminante sur certains traits morphologiques des coquilles (la nature des sédiments influence leur dissymétrie, la taille et l'épaisseur du test dépendent du degré de confinement des eaux). Restait à établir le rôle exact des facteurs du biotope sur le polymorphisme des coquilles...

- De manière anecdotique, Amanieu (1967) a décrit la présence de *Cardium edule* (de forme lagunaire) dans les lagunes aménagées en réservoirs à poissons du bassin d'Arcachon, la détermination spécifique des spécimens ayant été effectuée et confirmée par Mars lui-même (Amanieu, 1967; p. 429). Or Labourg & Lasserre (1980) et Bachelet *et al.* (1980) ont montré ultérieurement avec d'autres critères taxonomiques, que dans ces réservoirs ne pouvait subsister que l'espèce *Cardium glaucum* Bruguière typique du groupe *Cardium glaucum* défini par Mars (1951).

L'étape déterminante dans l'éclaircissement de la systématique des *Cardiidae* a été franchie par Russell & Petersen (1973) à la suite des travaux de Petersen (1958 a, b, 1973), Boyden (1969, 1971 a, b) et Rygg (1970) qui ont précisé la répartition et la nomenclature de *Cerastoderma edule* et *C.*

*glaucum* respectivement au Danemark, en Angleterre et en Norvège. Rygg (1970) montre alors comment, historiquement, s'est imposée l'idée que la variabilité morphologique des *Cardium* était pour une large part due aux conditions du biotope. De fait, l'approche systématique développée par ces auteurs ne s'appuie pas uniquement sur des critères morphologiques pour distinguer les taxons : elle prend aussi en compte des critères basés sur l'écologie des espèces ainsi que les résultats de tests expérimentaux de survie en milieux de salinité variable (Rygg, 1970). En particulier, les essais de transplantation de *C. edule* et *C. glaucum* ont permis de constater que seule l'espèce *C. glaucum* est réellement capable de survivre dans l'habitat de *C. edule* (Russell & Petersen, 1973; Koulman & Wolff, 1977). Cette démarche globale a ainsi permis de préciser le statut spécifique, écologique et biogéographique de *C. hauniense* par rapport à *C. exiguum* (Petersen & Russell, 1971 a, b) et surtout celui de *Cardium glaucum* par rapport à *C. edule* (Russell & Petersen, 1973; Petersen & Russell, 1973).

Enfin, une validation du statut spécifique de ces espèces a été apportée par des études enzymatiques, sur lesquelles Russell & Petersen (1973) s'étaient déjà appuyés (Jelnes *et al.*, 1971) pour confirmer leurs déterminations spécifiques. Appliquées en routine par Brock (1978, 1987), les études d'électrophorèse enzymatique ou d'immunoélectrophorèse prennent le relais des critères de déterminations classiques lorsque ceux-ci ne permettent plus de déterminer sans ambiguïté de quelle espèce relèvent les individus d'une population hétérogène où les deux espèces vivent en sympatrie.

### 1.1.2. CONTROVERSE SYSTEMATIQUE

En regard de la dualité taxonomique maintenant bien établie entre les espèces *Cerastoderma edule* et *C. glaucum*, trois tendances s'opposent depuis lors :

(1) L'ignorance ou le rejet de cette dualité taxonomique avec le maintien d'un groupe unique, celui du *Cardium edule* (Franc, 1960; Eisma, 1965; Bessonov *et al.*, 1968). Cette tendance aboutit alors à des confusions spécifiques (Eisma, 1965; Lubet, 1976 b, 1980, 1981; Neri *et al.*, 1979) parfois corrigées postérieurement (Eisma *et al.*, 1976; Lubet & Mann, 1987), à des erreurs biogéographiques (Franc, 1960; Bessonov *et al.*, 1968; Lubet, 1984) et à une utilisation malaisée de nombreuses références bibliographiques, ce que relèvent Muus (1967), Gaillard & Testud (1980) ou Rosso & Gaillard (1982). Pour sa part, Lubet (1976 a) dans son analyse des problèmes de l'espèce chez les Lamellibranches marins regroupe *Cerastoderma edule* et *C. glaucum* au sein de la super-espèce *Cardium edule*. Suivant en cela la définition donnée par Mayr (1974) d'une super-espèce "Une super-espèce est constituée par un groupe monophylétique d'espèces entièrement ou essentiellement allopatriques et morphologiquement trop différentes pour être comprises dans une seule espèce", Lubet (1976 a) met l'accent dans son analyse sur le caractère allopatrique de l'habitat des populations de ces deux espèces (littoral marin opposé à lagune ou estuaire) ainsi que sur le fait que ces deux espèces polytypiques ont toutes deux une morphologie profondément modelée par les conditions environnementales. L'action morphogénétique du milieu est prépondérante chez les Lamellibranches (Lubet, 1976 a).

(2) La confirmation de cette classification et l'acceptation des critères taxonomiques utilisés (Petersen, 1958 a, b; Tebble, 1966; Bowden & Heppell, 1968; Rygg, 1970; Boyden, 1971 a; Petersen, 1973; Petersen & Russell, 1973), même si quelque auteur (Lacourt, 1977) persiste dans la description de variétés en se posant la question du statut spécifique de certaines d'entre-elles. Cette tendance met l'accent sur la notion d'espèce jumelles ou "sibling species" développée par Mayr (1974) "Les espèces jumelles sont des populations naturelles morphologiquement similaires ou identiques et manifestant un isolement reproductif". Dans leur analyse, les auteurs anglo-saxons et nordiques mettent l'accent sur la similarité morphologique de ces deux espèces et donc sur les difficultés d'établir des critères discriminants ainsi que sur le caractère sympatrique d'un nombre élevé de leurs populations respectives.

(3) Une troisième tendance se dessine aujourd'hui à la suite des études du polymorphisme enzymatique de nombreuses populations de *Cerastoderma sp.* réparties en Baltique et en Méditerranée entreprises par Brock (1987) et basées sur l'emploi de techniques d'électrophorèse enzymatique (Brock, 1978) et d'immunoélectrophorèse (Brock, 1987). Le groupe du *Cerastoderma* contient une espèce bien définie (*Cerastoderma edule*) et un complexe spécifique (*C. glaucum* / *C. lamarcki*). Au sein de ce complexe spécifique, Brock (1987) considère que les différences génétiques observées (1 réaction immunologique sur 29) sont assez grandes pour statuer du caractère spécifique de *C. lamarcki* (espèce des milieux dessalés de la mer Baltique) vis-à-vis de *C. glaucum* (espèce lagunaire atlantique et méditerranéenne). Cette distinction revient à donner au taxon *C. lamarcki* le statut d'espèce à part entière alors qu'il est généralement considéré comme une variété morphologique de *C.*

*glaucum*, variété caractéristique des faciès de dessalure par les malacologistes anglais (Reeve 1844; Jelnes *et al.*, 1971) et méditerranéens (Pérès & Picard, 1964; Granier & Penez, 1984).

Par analogie avec les observations effectuées sur le complexe spécifique *Mytilus edulis* (*Mytilus edulis*/*Mytilus galloprovincialis*) et revues en détail par Beaumont *et al.* (1989), complexe pour lequel aucune différence chromosomiale significative n'est observée (Dixon & Flavell, 1986), pour lequel aucune différence immunologique n'est notée (Brock, 1985), pour lequel l'hybridation entre *M. edulis* et *M. galloprovincialis* fournit des hybrides féconds (Lubet *et al.*, 1984) et où les aires géographiques sont sympatriques en Atlantique (Lubet, 1984), complexe spécifique dans lequel il est quand même considéré que les deux formes *M. edulis* et *M. galloprovincialis* sont en voie de spéciation (Lubet, 1984; Beaumont *et al.*, 1989), il est fort possible que les vues de Brock (1987) sur le statut spécifique de *Cerastoderma glaucum* et *Cerastoderma lamarcki* soient justes. Il s'agirait dans ce cas d'une spéciation en cours de réalisation "substantial microevolutionary processes not (yet) registered in morphological traits" selon Brock (1991) et donnant naissance à deux espèces vicariantes (Bernardi, 1986). Reste alors à déterminer le long du littoral atlantique ou de la mer du Nord quel est le type de jonction entre ces deux espèces : sympatrie, allopatrie ou parapatrie ? Reste aussi à savoir si une barrière mixiologique existe réellement entre ces deux taxons ?

En contrepartie, l'exposé critique de Beaumont *et al.* (1989) sur la question du statut spécifique de *Mytilus edulis* et de *Mytilus galloprovincialis* montre à quel point l'approche multidisciplinaire est nécessaire pour résoudre ce type de problème. Dans le cas de *Cerastoderma edule*, deux arguments doivent aussi être examinés avec soin : (1) la spéciation des espèces est un phénomène évolutif étroitement dépendant de mécanismes d'isolement géographique (Mayr, 1974). Pour les espèces marines sexuées, l'isolement géographique est lié à des phénomènes géologiques, hydrodynamiques et climatiques (Bert, 1986); (2) au sein de diverses populations d'une même espèce il peut apparaître une différenciation morphologique sans qu'un isolement reproductif soit acquis (Mayr, 1974). Pour les espèces marines, il peut apparaître certaines différences génotypiques entre deux populations sans que cela débouche nécessairement sur une spéciation (Johannesson *et al.*, 1990).

- La spéciation des *Cerastoderma sp.* a débuté au cours du Tertiaire et a nécessité certaines conditions d'isolement géographique entre les populations conjointement à des pressions de sélection différentes (voir le paragraphe 1.5.). Considérer l'existence d'une nouvelle espèce en Baltique revient alors à modifier le schéma de spéciation proposé par Mars (1951) et Rygg (1970), schéma étroitement corrélé aux modifications géologiques ayant affecté l'Europe du Nord depuis le tertiaire : existe-t-il de nouveaux arguments paléogéologiques pour étayer cette hypothèse ?

- Le concept biologique de l'espèce (Mayr, 1974) repose avant tout sur des critères mixiologiques : "les espèces sont des groupes de populations naturelles capables d'intercroisement et qui sont reproductivement isolées d'autres groupes semblables". Les mécanismes d'isolement mis en jeu par les espèces sont "des propriétés biologiques présentées par les individus qui empêchent l'intercroisement de populations réellement ou potentiellement sympatriques". Mayr (1974) ajoute "cette définition exclut clairement l'isolement géographique" de ces mécanismes biologiques d'isolement. Ceci montre que la relation entre la notion d'espèce et isolement géographique n'est en aucun cas bijective : l'isolement géographique bien que réversible est une condition préalable à la spéciation, mais la définition de l'espèce ne fait appel qu'à des critères biologiques et ne nécessite pas la prise en compte d'un tel critère extrinsèque (Mayr, 1974).

- Entre deux populations monospécifiques de Mollusques marins isolées géographiquement, il est possible de concevoir que tant que le pool de gènes intervenant dans les phénomènes liés à la reproduction (*e.g.* reconnaissance des gamètes, viabilité des zygotes, viabilité des hybrides, fertilité des hybrides) n'est pas suffisamment modifié par des pressions de sélection de nature différente liées au biotope de la population, il n'y a pas de raison de penser que ces populations développent des mécanismes d'isolement reproductif. En revanche, il est fort possible que selon les conditions environnementales, des pressions de sélection différentes agissent sur le pool de gènes responsables de certains caractères morphologiques, physiologiques ou biochimiques et induisent l'apparition de modifications phénotypiques voire génotypiques. Un exemple clair en est fourni par Kautsky *et al.* (1990), Johannesson *et al.* (1990) et Tedengren *et al.* (1990) pour des populations de *Mytilus edulis* issues de la Baltique et de la Mer du Nord : ce sont des populations de la même espèce mais dont la variabilité morphologique est non pas liée à une adaptation environnementale mais déterminée génétiquement par suite de pressions de sélection naturelle différentes liées à la prédation naturelle (Kautsky *et al.*, 1990).

Des éléments de réponses à ces questions ont été récemment apportés par Brock & Christiansen (1989) à partir de l'étude des variations de l'A.D.N. nucléaire et mitochondrial chez le groupe des *Cerastoderma* sp. européens, technique dont l'interprétation en terme de génome s'avère plus sûre que les techniques d'électrophorèse enzymatique. Brock & Christiansen (1989) précisent que des hybrides viables ont été obtenus à partir du croisement de *Cerastoderma glaucum* de Méditerranée et de *C. lamarcki* de Baltique. Du point de vue de la répartition géographique des populations de ces espèces et de leur distance génétique, le fait que la distance génétique entre les populations sympatriques de *C. edule* et *C. lamarcki* de la Baltique soit supérieure à celle des populations allopatriques de *C. edule* atlantique et *C. glaucum* de Méditerranée serait en accord avec la théorie d'un déplacement divergent de caractères. Brock & Christiansen (1989) aboutissent alors à la conclusion que *C. glaucum* et *C. lamarcki* représentent la même espèce, le nom de *C. glaucum* devant être choisi du fait de son antériorité historique.

D'un point de vue évolutif, le schéma présenté par Mars (1951) et Rygg (1970) n'est pas modifié par les considérations de Brock & Christiansen (1989), tout au plus peut-on considérer que les populations actuelles de *Cerastoderma glaucum* de la Mer Baltique sont engagées dans le préalable à un processus de spéciation, le terme préalable faisant référence à leur isolement géographique vis-à-vis des populations méditerranéennes. L'appréciation de Jelnes *et al.* (1971) demeure donc actuelle : *C. edule* et *C. glaucum* sont deux espèces valides qui ne présentent pas de tendance évidente à la sous-spéciation.

## 1.2. DETERMINATION DES CERASTODERMA SP.

La principale source des difficultés de détermination spécifique des *Cerastoderma* sp. provient d'une part, de la forte similitude de l'aspect général de la coquille entre les espèces et, d'autre part, de la grande plasticité intraspécifique de la morphologie du test (Van Urk, 1973).

### 1.2.1. PRESENCE DE DEUX ESPECES

En Europe, deux espèces dans le genre *Cerastoderma* ont été décrites (Tebble, 1966) :

- *Cerastoderma edule* (Linné, 1758) : sa répartition géographique s'étend depuis la mer de Barents (côtes de la Norvège), l'Islande, les côtes danoises, norvégiennes et suédoises de la Baltique où elle est limitée par l'isohaline 10 ‰ (Brock, 1980 a) et non par l'isohaline 20 ‰ (Petersen, 1958 a; Muus, 1967), la mer du Nord, la mer d'Irlande, les côtes atlantiques jusqu'aux Maroc et îles Canaries (Mars, 1961; Tebble, 1966). Son habitat typique est intertidal et estuarien bien que *C. edule* soit aussi observée en position subtidale (Wolff, 1973). La limitation de son extension géographique serait due à son inadaptation aux eaux stagnantes (Boyden, 1969; Russell, 1972 a) plutôt qu'à son inadaptation à la dessalure comme cela avait été souligné par Petersen (1958 a).

- *Cerastoderma glaucum* (Bruguière, 1789) ou *Cerastoderma glaucum* (Poiret, 1789) et le synonyme *Cerastoderma lamarcki* (Reeve, 1784). L'autorité du nom de cette espèce est soumise à controverse, selon Mars (1951) puis Russell (1971) il convient de l'attribuer à Bruguière (1789) car ce sont ses travaux qui ont le mieux fait connaître cette espèce. Selon Pallary (1919), l'autorité en revient à Poiret (1789), opinion que supportent Bowden & Heppell (1968) et Boyden (1971 a). Bien que d'un intérêt mineur, il est possible de régler la controverse puisque d'une part, les travaux de Bruguière (1789) et Poiret (1789) sont de la même année et que, d'autre part, les deux auteurs se citent mutuellement dans leurs écrits : pourquoi ne pas référencer *C. glaucum* (Bruguière & Poiret, 1789) ?

La répartition géographique de *C. glaucum* s'étend depuis l'Ouest de la Norvège, la Baltique où elle est limitée par l'isohaline 4-5 ‰ (Koli, 1961) jusqu'en Méditerranée (Lubet, 1984) et se poursuit dans les mers Noire (Grossu, 1961), d'Azov (Zenkevich, 1963; Bessonov, 1969), Caspienne (Birstein, 1936; Galperina, 1978), d'Aral (Lévy, 1985) et Rouge (Mars, 1951; Brock, 1987). Elle est aussi observée dans les lacs salés d'Egypte e.g. le lac Karoum (Jelnes *et al.*, 1971; Lévy, 1985). Elle apparaît de manière très discontinue depuis les côtes Sud-Ouest de la Norvège (Brock, 1980) jusqu'au Portugal (Canario & Andrade, 1984) en passant par les îles Britanniques (Boyden & Russell, 1972) et les marais atlantiques français (Bucquoy *et al.* 1882-1898; Mars, 1951, Labourg & Lasserre, 1980; Maillard & Gruet, 1980; Baudet *et al.*, 1987; Wolowicz, 1987). Son habitat typique est lagunaire mais elle peut apparaître sur la zone intertidale en sympatrie avec *Cerastoderma edule* (Rygg, 1970; Boyden & Russell, 1972; Russel & Petersen, 1973). C'est une espèce plus euryhaline et eurytherme que *C. edule* (Ansell *et al.*, 1979, 1981). De manière à expliquer sa répartition géographique actuelle, l'influence unique de divers facteurs écologiques ou écophysiologiques a été considérée et tour à tour écartée : la salinité initialement avancée par Muus (1967) ne peut être retenue (Russell, 1972 a; Boyden & Russell, 1972); la température des eaux, Russell (1971) indiquant qu'un minimum thermique proche de 20°C est

## DYNAMIQUE DE POPULATION

nécessaire pour assurer le succès de la reproduction, ce qui ne concorde pas avec les études expérimentales de Kingston (1974 b); la plus grande fragilité des postlarves de *C. glaucum* à l'hydrodynamisme intertidal (Boyden & Russell, 1972) ou la mobilité des sédiments de la zone intertidale (Koulman & Wolff, 1977).

**Tableau 12 : Critères morphologiques distinctifs de *Cerastoderma edule* (L.) et *Cerastoderma glaucum* (Bruguère). Numéro des sources notés avec le tableau 13.**

Critère	<i>C. edule</i>	<i>C. glaucum</i>	Source
<b>Coquille</b>			
Forme	Ovale	Allongée	2, 15
Consistance	Solide, épaisse	Fragile, fine	4, 15
Variabilité morphologique	Faible	Forte	4, 8
Longueur maxi.	64 mm (14 ans)	63 mm	3
<b>Costulation</b>			
Côte externe			
Nombre	19 à 29	17 à 32	4, 9
	varie avec S <sup>0</sup> /oo	varie avec S <sup>0</sup> /oo	4
Antérieure	Aplatie, large	Convexe	2, 15
Postérieure	Ecailleuse	Lisse	15
Côte interne	Courte sur adulte	Longue	15
	Longue sur juvénile		
<b>Jonction du test près des siphons</b>			
	irrégulière	droite	2, 10
<b>Péριοstracum</b>			
Zone cardinale antérieure	Peu développé	Développé	2, 9, 12
Ligament	Très courte	Longue et large	5
<b>Ligament</b>			
Morphologie	Long et fin	Court et épais	2, 7, 11, 10
R. allométrique	spécifique	spécifique	10, 11, 4
Couleur glande digestive	Marron, vert	Noire	2
<b>Byssus</b>			
Morphologie	Simple, tenu	Ramifié, épais	16
Utilisation	larve : oui	larve : oui	6, 16
	juvénile < 2-4 mm	juvénile < 15 mm	6, 7, 16
	adulte : non	adulte : ± non	6, 7, 9, 16
<b>Ethologie</b>			
Mouv. verticaux	juvénile < 4 mm	juvénile < 15 mm	16

### 1.2.2. CRITERES MORPHOLOGIQUES ET ECOLOGIQUES

Le tableau 12 résume l'essentiel des critères permettant de séparer ces deux espèces. Ce sont avant tout des critères morphologiques définis chez les individus adultes de populations allopatriques des deux espèces (Petersen, 1958; Boyden, 1969, 1971 a, 1973; Brock, 1978; Van Urk, 1973). Il existe aussi des différences spécifiques dans la morphologie des spermatozoïdes, les périodes de reproduction (Rygg, 1970; Boyden, 1971 b), les réactions physiologiques aux chocs osmotiques (Rygg, 1970; Nossier, 1986) ainsi que des différences comportementales entre ces deux espèces Petersen, 1958 a; Rygg, 1970; Boyden, 1972 a; Koulman & Wolff, 1977; Nossier, 1986; Yankson, 1986 b). Les différences de capacité de respiration aérienne observées par Boyden (1972 a, b) sont cependant contestées par Nossier (1986).

L'un des critères morphologiques les plus utilisés semble être le critère de Petersen (1958) défini comme le rapport de la longueur du ligament à la largeur de la coquille ou des variantes de ce critère (Labourg & Lasserre, 1980 utilisent la longueur de la coquille, Llovo *et al.*, 1984 utilisent la hauteur de la coquille). Employé par Petersen (1958 b) pour distinguer des populations de *C. edule* et *C. glaucum* du Danemark vivant en allopatrie, il s'est avéré être aussi valide pour distinguer ces

DYNAMIQUE DE POPULATION

espèces de populations anglaises (Boyden, 1973), françaises (Labourg & Lasserre, 1980) ou espagnoles (Llovo *et al.*, 1984). Cependant, dans les cas de sympatrie (*vide infra*) Boyden (1973) ou Brock (1978) montrent que ce critère perd son pouvoir discriminant. Boyden (1973) conclut alors que la distinction systématique de *C. edule* et *C. glaucum* doit préférentiellement s'effectuer sur des critères morphologiques qualitatifs comme la disposition et la forme des côtes externes de la coquille, en dehors de critères de coloration et de forme générale de la coquille (Petersen, 1958 b; Boyden, 1973; Van Urk, 1973).

**Tableau 13 : Caractéristiques écologiques des habitats de *Cerastoderma edule* (L.) et *Cerastoderma glaucum* (Bruguère) et liaisons avec leurs capacités physiologiques respectives.**

Critère	<i>C. edule</i>	<i>C. glaucum</i>	Source
<b>Milieu</b>	Abrité	Très abrité	1, 9, 13
<b>Sédiment</b>	Sablo-vaseux	Vaso-Sableux	5, 7, 14
<b>Salinité</b>	10 à 36,5 ‰	3 à 100 ‰	9, 13, 14
<b>Habitat préférentiel</b>	Zone estuarienne, marine intertidale	Zone lagunaire	1, 9, 12, 13
<b>Amplitude de marée</b>	> 0,2 m	< 0,2 m	12, 13
<b>Exposition à l'air</b>	0 - 50%	0 - 5%	1
<b>Position dans le sédiment</b>	Totalement enfoui	Partiellement enfoui, juvénile fixé par byssus sur végétation	1, 7, 12
<b>Survie</b>			
Eau renouvelée	oui	oui	12, 13
Eau stagnante	non	oui	12, 13
<b>Respiration aérienne</b>	oui	pas ou peu	3

Sources : 1 Boyden & Russell (1972), 2 Boyden (1969; 1971 a), 3 Boyden (1972), 4 Boyden (1973), 5 Brock (1978), 6 Franklin (1972), 7 Labourg & Lasserre (1980), 8 Mars (1951), 9 Petersen & Russell (1973), 10 Petersen (1958 b), 11 Pohlo (1963), 12 Russell & Petersen (1973), 13 Russell (1972 a, b), 14 Rygg (1970), 15 Tebble (1966), 16 Yankson (1986 b).

Une typologie des caractères dominants des habitats respectifs de *Cerastoderma edule* et *C. glaucum* pour l'essentiel basée sur les données de Boyden & Russell (1972), Russell (1972 a) et Russell & Petersen (1973) est exposée dans le tableau 13. En particulier, contrairement aux observations de Petersen (1958 a,b), Muus (1967) ou Russell (1971) il s'avère que ni la salinité, ni les conditions thermiques du biotope, ni l'amplitude de marée ne peuvent à elles seules expliquer la répartition géographique de ces deux espèces (Barnes, 1973; Brock, 1979). En revanche, l'argument avancé par Boyden (1972 c), Boyden & Russell (1972) et Russell (1972 a) qui considèrent que le facteur "exposition à la mer" (englobant à la fois temps d'immersion, exposition à l'action mécanique des vagues, renouvellement des eaux, mobilité des sédiments) permet d'expliquer les limites de pénétration de *C. glaucum* en zone intertidale ou de *C. edule* en zone lagunaire est généralement admis (Barnes, 1973; Koulman & Wolff, 1977). Cependant, cet argument est clairement nuancé par Brock (1979) à partir d'observations réalisées dans le Limfjord au Danemark où l'amplitude de marée est inférieure à 0,2 m et confirmé ultérieurement par Brock (1980 a). Brock (1979, 1980 a) montre que les capacités trophiques du biotope ainsi que les caractères édaphiques (texture du sédiment, capacité de rétention des coquilles par le sédiment) sont prépondérants pour expliquer la répartition géographique des populations respectivement de *Cerastoderma edule* et de *C. glaucum*. En définitive, la niche écologique (habitat, ressource trophique, temps) occupée par chaque espèce est différente (Brock, 1980 c).

### 1.3. CONDITIONS DE VALIDITE DES CRITERES MORPHOLOGIQUES

Cependant, trois écueils majeurs s'opposent à l'utilisation générale des critères morphologiques qualitatifs ou quantitatifs précédemment exposés : (1) certains d'entre-eux ne sont pas valides pour les stades juvéniles, (2) ces critères peuvent varier selon les caractéristiques hydrologiques de l'habitat et (3) dans le cas de populations sympatriques des deux espèces la variabilité des critères morphologiques de détermination peut conduire à des confusions spécifiques.

#### 1.3.1. STADE JUVENILE

En cas de sympatrie des deux espèces, la détermination spécifique des stades juvéniles de taille inférieure à 2-3 mm est extrêmement ardue (Rygg, 1970). Le critère de détermination proposé par Petersen (1958 a, b) pour différencier *Cerastoderma edule* et *C. glaucum* basé sur la relation linéaire entre la longueur du ligament et la largeur de la coquille reste délicat à utiliser dans le cas de ces juvéniles. Pohlo (1963) montre que l'utilisation de relations séparées pour les adultes et les juvéniles n'est pas satisfaisante et propose une relation linéaire basée sur le logarithme des grandeurs mesurées. Pour sa part, Boyden (1973) n'utilise cette relation que pour des individus dont la largeur de la coquille dépasse 10-12 mm.

Un tout autre critère de discrimination est proposé par Yankson (1986 b) qui s'appuie sur un critère éthologique pour différencier les juvéniles de *Cerastoderma edule* et *C. glaucum* : leurs capacités d'arpenter les parois verticales des bacs d'élevage sont différentes et dépendent spécifiquement de leur taille.

#### 1.3.2. PLASTICITE MORPHOLOGIQUE

Certains des caractères morphologiques précédemment exposés (tab. 12) sont labiles : ce polymorphisme affecte la taille (nanisme de certaines populations), la forme générale et l'épaisseur de la coquille ou la costulation (nombre de côtes externes et aspect des côtes internes). Ce polymorphisme traduit de fait une grande plasticité adaptative des *Cardium sp.* à la variabilités des conditions de leur biotope (Rosso & Gaillard, 1982).

##### 1.3.2.1. MORPHOLOGIE GENERALE

Observé depuis les premières descriptions des *Cardium sp.*, le polymorphisme de la coquille avait été interprété dans un sens plus systématique qu'écologique avec la description pour *Cerastoderma edule* et *C. glaucum* de nombreux écomorphes (Bateson, 1889; Loppens, 1923; Mars, 1951) somme toute hypothétiques (Rosso & Gaillard, 1982). Pour *C. glaucum*, la confrontation des corrélations suggérées entre la variabilité des facteurs du biotope et les variations d'indices allométriques comme le rapport longueur-largeur (Bateson 1889), l'index d'asymétrie (Lopens, 1923) ou l'utilisation conjointe de ces deux indices (Mars, 1949) n'aboutit pas à des lois constantes : une relation simple entre la salinité et les variations de forme de la coquille de *C. glaucum* ne peut être établi (Rosso & Gaillard, 1982). En revanche, la composition granulométrique et l'hydrodynamisme du biotope auraient un rôle décisif dans la morphologie coquillière de *C. glaucum* (Loppens, 1923; Mars 1949, 1951). Ceci ne fait que confirmer les vues de Mars (1951) sur l'existence d'accommodats transformant en phénotypes très voisins des génotypes en réalité différents.

L'épaisseur de la coquille semble être aussi un critère variable selon le biotope (Russell & Petersen, 1973). Neri *et al.* (1979) proposent une relation linéaire décroissante entre la salinité (38 à 51 ‰) et un indice d'épaisseur de la coquille de *Cerastoderma glaucum*, ce qui va dans le sens de Bateson (1889) mais contredit les résultats de Ghisotti (1972) in Rosso & Gaillard (1982). En fait Mars (1951) observe un amincissement du test dans tous les milieux lagunaires aussi bien sursalés que dessalés et rapproche ce phénomène du caractère confiné des eaux de ces milieux lagunaires.

##### 1.3.2.2. COSTULATION

Bien que la morphologie des côtes du test soit un critère spécifique (Mars, 1951; Petersen, 1958 b; Boyden, 1971 a; Tebble, 1966), la mise en évidence des causes de variation de leur nombre a longtemps été obscurcie par des confusions systématiques entre *Cerastoderma edule* et *C. glaucum* (voir Loppens, 1923 et Eisma, 1965). Russell (1972 b) a alors montré que ce nombre du fait de sa gamme de variation ne pouvait être utilisé comme un critère systématique, cette variabilité étant

principalement due à la salinité (Russell, 1972 b; Boyden, 1973; Koulman & Wolff, 1977). Une relation linéaire a ainsi été proposée pour *Cerastoderma edule* par Eisma (1965), remaniée par Boyden (1973) et corrigée par la suite par Eisma *et al.* (1976) car Eisma (1965) n'avait pas reconnu de différences spécifiques entre *C. edule* et *C. glaucum*. Une relation similaire est obtenue par Koulman & Wolff (1977) pour *C. edule*. En revanche, Boyden (1973) propose une relation non linéaire "en cloche" pour *C. glaucum*, le nombre de côtes étant maximal pour une salinité proche de 25 ‰, relation que réfutent Koulman & Wolff (1977) d'après leurs propres observations aux Pays-Bas.

Un second critère utilisé pour distinguer *Cerastoderma edule* et *C. glaucum* est la visibilité de la costulation sur le bord interne des coquilles (Teeble, 1966). Russell & Petersen (1973) ont montré, en se basant sur des expériences de transplantations des deux espèces, que ce critère dépend des conditions environnementales : il n'est pas constant et ne peut donc être utilisé comme critère systématique.

### 1.3.2.3. INTERET DES CORRELATIONS OBSERVEES

Les corrélations entre un ou des facteurs écologiques et les caractères morphologiques des coquilles des *Cardium sp.* obtenues pour les populations actuelles (Eisma, 1965; Boyden, 1973; Koulman & Wolff, 1977; Neri *et al.*, 1979) trouvent leur utilité en paléoécologie dans la reconstitution des paléoenvironnements tertiaires et quaternaires (Zaouali, 1976; Gaillard & Testud, 1980; Lévy, 1985). La reconstitution des conditions de salinité d'après la détermination des espèces et la numération de la costulation des coquilles fossiles peut être assez fine (Eisma, 1965; Koulman & Wolff, 1977; Zaouali, 1979) mais la reconstitution des conditions de température ou des types sédimentaires reste grossière (Rosso & Gaillard, 1982). De ce point de vue, la prise en compte de l'ensemble de la malacofaune fossile et des associations spécifiques permet d'affiner la reconstitution des conditions écologiques prévalant dans ces paléomilieux (Boyden, 1973; Saubade & Rosso, 1980; Brock *et al.*, 1987; Sauriau & Gruet, 1988).

### 1.3.3. SYMPATRIE

Les deux espèces *Cerastoderma edule* et *C. glaucum* peuvent vivre en sympatrie le long du littoral atlantique.

#### 1.3.3.1. REPARTITION LATITUDINALE

Les cas de sympatrie sont observés en Norvège (Rygg, 1970); au Danemark le long des côtes de la mer Baltique, dans le Limfjord (Russell, 1972 a, b; Brock, 1978, 1979, 1980 a, b, c, 1982) et l'Isefjord (Rasmussen, 1973), aux Pays-Bas (Koulman & Wolff, 1977), en Irlande (Boyden & Russell, 1972; Gosling, 1980), en Grande-Bretagne (Boyden & Russell, 1972; Barnes, 1973 et Gosling, 1980) ou en Espagne (Llovo *et al.*, 1984). En France, le long des côtes et dans les marais du Golfe de Gascogne, il semble que l'existence de populations sympatriques stables de ces deux espèces ne soit pas une certitude. Il est fort possible que cette situation soit une conséquence des activités palustres et d'élevage entretenues par l'homme dans ces marais par le biais des pratiques de leur gestion hydraulique. En effet, la gestion en eau est variable selon les saisons (Maillard & Gruet, 1980 et Baudet *et al.*, 1987) et de fait conduit, dans les canaux et étiers menant à ces marais ou salines, à l'installation puis la destruction saisonnière soit d'une faune euryhaline, soit d'une faune d'eau douce (Héral *et al.*, 1975 et Baudet *et al.*, 1988).

Dans le Traict du Croisic, Ponthoreau-Granet (1989) cite ces deux espèces, sans observer d'individus en sympatrie. Pour les marais de Guérande, Maillard & Gruet (1980) notent une possibilité de sympatrie dans certaines vasières transformées en salines. En revanche, pour le marais Breton-Vendéen, Baudet *et al.* (1987) indiquent la présence de *C. edule* seulement dans la partie aval des étiers et celle de *C. glaucum* en amont des vannages dans les bassins et étiers gérés en eau salée ou saumâtre (Baudet *et al.*, 1988).

Une situation similaire semble se dégager des observations de Wolowicz (1987) dans le bassin de Marennes-Oléron avec une répartition de *Cerastoderma glaucum* dans les marais et étiers placés en bordure de la côte mais situés en dehors de l'influence directe de la mer (marais de Brouage, marais de Seudre...).

Dans la région arcachonnaise où la dynamique de population de ces deux espèces vivant en allopatrie est connue avec précision, voir Labourg & Lasserre (1980) pour *C. glaucum* des lagunes aménagées de Certes et Madani (1989) pour les populations intertidales de *C. edule* du bassin

d'Arcachon, Madani (1989) cite 3 exemples connus de populations intertidales sympatriques observées depuis les années 1980 (Labourg & Lasserre, 1980).

### 1.3.3.2. DEPLACEMENT DE CARACTERE

Dans les cas de sympatrie, certains des caractères de *Cerastoderma glaucum* se rapprochent de ceux de *C. edule* : ce peut être un caractère morphologique (Russell, 1972 b; Boyden, 1973; Russell & Petersen, 1973; Brock, 1978) ou un caractère biochimique (Gosling, 1980). Ce phénomène rappelle la notion de déplacement de caractère due à Brown & Wilson (1956) et précisée par Grant (1972). Barbault (1981) indique : "le déplacement de caractère est le processus par lequel l'état d'un caractère morphologique change, chez une espèce, par la suite de la sélection naturelle qui résulte de la présence, dans le même environnement d'une ou plusieurs espèces similaires".

Russell & Petersen (1973) invoquent ce phénomène pour expliquer les modifications morphologiques intervenant uniquement chez *Cerastoderma glaucum* en situation de sympatrie dans un habitat non lagunaire déjà colonisé par *C. edule*. Deux critères morphologiques sont impliqués dans ce cas et traduisent un déplacement convergent de caractère.

#### 1.3.3.2.1. Modifications morphologiques

Le critère systématique proposé par Petersen (1958 b) est basé sur le rapport entre la longueur du ligament et la largeur du test. Il s'avère adéquat pour discriminer les individus de *Cerastoderma edule* quel que soit le taux de sympatrie (taux d'erreur inférieur à 4% selon Boyden, 1973). En revanche, il n'est plus du tout discriminant pour les individus de *C. glaucum* vivant en sympatrie avec *C. edule* (taux d'erreur supérieur à 40% selon Boyden, 1973) : à taille égale, le rapport de Petersen (1958 b) pour les individus de *C. glaucum* vivant en sympatrie avec *C. edule* est supérieur à celui obtenu pour les individus de *C. glaucum* provenant d'une population lagunaire homogène. Une conclusion similaire est apportée par Brock (1978) à partir d'un échantillon de 6 populations vivant en sympatrie et réparties le long du Limfjord au Danemark; ce qui tendrait à valider la notion de déplacement de caractère invoquée par Russell & Petersen (1973).

Or, outre les problèmes de validité des relations d'allométrie (linéarité, intervalle de variation des grandeurs mesurées, intervalle de confiance des paramètres), il apparaît que ce critère morphologique chez *C. glaucum* est "habitat-dépendant". En se référant aux capacités d'enfouissement inégales de ces deux espèces (Kristensen, 1957; Koulman & Wolff, 1977; Ansell *et al.*, 1979, 1981) liées à des différences morphologiques de la coquille et du ligament assurant la jonction élastique entre les deux valves, il semblerait que les modifications induites chez *C. glaucum* dans la morphologie d'un organe intervenant dans la fonction d'enfouissement soient plus dépendantes des conditions granulométriques et hydrodynamiques régnant dans l'habitat des populations sympatriques que de la présence de *C. edule*. En effet, dans les cas de sympatrie rapportés par Boyden (1973) et Brock (1978) où *C. glaucum* est situé dans la zone intertidale, les modifications de la forme du ligament de *C. glaucum* ne sont pas isométriques (voir les figures 2C et 3C de Boyden, 1973 et 3B de Brock, 1978) : plus l'individu de *C. glaucum* grandit et plus la morphologie du ligament de sa coquille se rapproche de celle d'un individu de *C. edule* de même taille. Ce phénomène est peut être aussi à rapprocher des changements intervenant dans le mode de vie des différents stades de développement de *C. glaucum* avec l'acquisition progressive d'une vie complètement endogée (Labourg & Lasserre, 1980; Yankson, 1986 b) par opposition au mode de vie toujours endogé de *C. edule* (Russell & Petersen, 1973).

Le second critère morphologique relevant selon Russell (1972) et Russell & Petersen (1973) de la notion de déplacement de caractère est le nombre moyen de côtes externes. Bien que variable chez les deux espèces (20,8 à 27,2 pour *Cerastoderma glaucum* et 22,5 à 25,6 pour *C. edule* selon Russell & Petersen, 1973), le nombre moyen de côtes de la coquille de *C. glaucum* en cas de sympatrie avec *C. edule* est toujours différent de celui obtenu sur des individus provenant de populations monospécifiques : alors qu'il reste inchangé pour les individus de *C. edule* (Russell, 1972 b), le nombre moyen de côtes diminue (Petersen, 1958 a) de manière significative (Russell & Petersen, 1973) et en proportion de la fraction de *C. edule* dans la population sympatrique (Russell, 1972 b). Cependant, il semble que les causes de ce "déplacement convergent de caractère" doivent plutôt être recherchées dans les relations spécifiques nombre de côtes-salinité (Boyden, 1973) plutôt que dans des phénomènes d'induction thermique (Russell, 1972 b) ou de compétition interspécifique.

#### 1.3.3.2.2. Critère enzymatique

Comme exposé précédemment, le phénomène de déplacement de caractère implique l'existence de modifications génétiques en réponse à des phénomènes de compétition interspécifique (Barbault, 1982), ces modifications génétiques étant la plupart du temps divergentes (Fenchel, 1975). Or Gosling (1980) à partir d'un échantillonnage de plusieurs populations allopatriques et sympatriques de *C. edule* et *C. glaucum* et de l'étude de la fréquence des allèles de l'enzyme phosphoglucomutase (Pgm) a montré d'une part l'existence d'un déplacement de caractère génétique convergent et, d'autre part, que ce déplacement de caractère pouvait n'être pas dû à la compétition interspécifique. Cette étude montre l'existence d'un phénomène de convergence génétique lorsque *C. glaucum* est en sympatrie avec *C. edule* (Gosling, 1980). L'interprétation de ce déplacement de caractère génétique observé chez *C. glaucum* en situation de sympatrie avec *C. edule* ne peut relever ni d'une hybridation des deux espèces, ni être reliée aux effets de la compétition interspécifique plus intense car les fréquences alléliques observées ne corroborent pas ces deux hypothèses (Gosling, 1980). Ce déplacement de caractère convergent doit être interprété comme une adaptation enzymatique de *C. glaucum* aux nouvelles conditions écologiques de son habitat intertidal (Gosling, 1980).

#### 1.4. CRITERES GENETIQUES

Du fait des difficultés d'obtenir des critères de discrimination spécifique entre *Cerastoderma edule* et *C. glaucum* ayant une valeur générale quel que soit le taux de mélange de leur population, il est apparu nécessaire de réaliser des études de génétique de population permettant de séparer les espèces sur des critères enzymatiques fiables (Jelnes *et al.*, 1971; Brock, 1978, 1987 et Gosling, 1980), ce qui a permis la description de critères de discrimination morphologique stables (Brock, 1978) comme la forme de la zone cardinale antérieure (Tab. 12). En effet, ce critère morphologique a été établi par Brock (1978) et appliqué en routine (Brock, 1982) par suite de l'emploi de techniques d'électrophorèse pour discriminer spécifiquement des individus provenant de populations sympatriques : la concordance entre ce critère et la discrimination enzymatique basée sur l'électrophorèse du complexe enzymatique Mdh (Malate Déshydrogénase de l'hépatopancréas) est valide pour la quasi totalité des individus testés.

Brock (1982, 1987) précise alors que seule une vérification par les techniques d'électrophorèse-enzymatique ou d'immunoélectrophorèse permet de lever l'ambiguïté de la détermination spécifique des *Cerastoderma sp.*

#### 1.5. ISOLEMENT GENETIQUE - HYBRIDATION

La question de la validité des espèces *Cerastoderma edule* et *C. glaucum* étant résolue (*vide supra*), l'existence de populations hétérospécifiques vivant en sympatrie pose le double problème du maintien de l'isolement génétique des espèces (Boyden, 1972; Kingston, 1974; Brock, 1987) et de l'existence hypothétique d'hybrides avec une morphologie intermédiaire (Brock, 1978, 1982). En effet, la présence d'individus hybrides apporterait une explication simple et toute faite à la question de la variabilité morphologique des *Cardium sp.* : Russell & Petersen (1973) interprètent dans ce sens les 2 à 3% d'individus ayant des caractères morphologiques intermédiaires entre les deux espèces qu'ils observent en cas de sympatrie.

Certains arguments vont à l'encontre de la notion d'isolement génétique des deux espèces en situation de sympatrie :

- Du point de vue du nombre de chromosomes, rien n'empêche une hybridation de *Cerastoderma edule* et de *C. glaucum* : ces deux espèces possèdent chacune 19 paires de chromosomes (Koulman & Wolff, 1977).

- Les expériences d'hybridation entre *C. edule* et *C. glaucum* montrent effectivement l'absence d'isolement génétique complet : Boyden (1971) et Kingston (1973) obtiennent des larves hybrides viables (stade trochophore et stade véligère),

En revanche, certains arguments vont dans le sens de l'isolement génétique de ces deux espèces :

- Rygg (1970) observe des différences morphologiques entre les spermatozoïdes des deux espèces. En contrepartie, Cahour (1968) observe chez *Cerastoderma edule* la présence de deux types de spermatozoïdes différant par l'aspect globuleux de leur tête. Ces deux observations non contradictoires soulèvent la question de savoir si le critère d'une différence morphologique entre spermatozoïdes est fiable.

- Un décalage des périodes de ponte entre les deux espèces vivant en sympatrie sur la zone intertidale est observé par Rygg (1970) en Norvège. Même si la démonstration de Rygg (1970) repose sur des arguments ténus (échantillon de 1 à 6 coupes histologiques, absence d'écart type sur les tailles moyennes pour comparer la croissance des juvéniles, niveaux bathymétriques différents entre les deux espèces), elle est néanmoins confirmée par Boyden (1971) en Angleterre (échantillons histologiques > 30, niveaux bathymétriques identiques, pas de comparaison des taux de croissance des juvéniles). Cependant, un tel décalage de période de ponte de populations en sympatrie n'est ni observé par Kingston (1974 a) ni par Brock (1982) qui réfute, 6 exemples à l'appui, l'existence d'un tel décalage dans les populations sympatriques.

- Un taux de fertilisation interspécifique beaucoup plus faible que celui attendu d'après les expériences de fertilisation intraspécifique (Boyden, 1971; Kingston, 1973) et surtout la non viabilité des larves hybrides au delà du stade véligère (Kingston, 1973).

- Une absence de vrai hybride dans certaines populations hétérospécifiques de *Cerastoderma* sp. du Danemark le long du Limfjord dans lesquelles de nombreux individus présentent des critères morphologiques ne permettant pas leur détermination spécifique : Brock (1978) par comparaison avec les résultats d'électrophorèse type de chaque espèce (complexe enzymatique Mdh) parvient à déterminer l'appartenance spécifique exacte des 735 individus de taille adulte (supérieure à 10 mm) constituant un échantillon "d'hybride morphologique". Cette détermination spécifique des "hybrides morphologiques" invalide les conclusions de Boyden (1971 b) et Russell & Petersen (1973) sur l'existence d'hybrides dans les populations sympatriques. Barnes (1973) était d'ailleurs de cet avis puisqu'il ne retrouve pas d'individu de morphologie vraiment intermédiaire dans les populations sympatriques de la rivière Southampton (Angleterre).

- Brock (1982) met en doute la validité des expériences d'hybridation de Boyden (1971) et de Kingston (1973, 1974) dans la mesure où aucune détermination spécifique des individus parentaux n'a été réalisée pas des méthodes biochimiques ou enzymatiques : elle cite alors l'exemple d'un élevage d'hybrides *Cerastoderma edule*-*C. glaucum* âgés d'un an, hybrides qui se sont révélés être tous des *C. glaucum* après application de tests d'électrophorèse-enzymatique Mdh (la lignée parentale *C. edule* était aussi du *C. glaucum*).

Il apparaît alors que dans les cas de sympatrie, la présence (Rygg, 1970; Boyden, 1971) ou l'absence (Kingston, 1974 b; Brock, 1982) de décalage dans les périodes de ponte des deux espèces semble plus déterminée par les conditions environnementales par le jeu d'exigences physiologiques différentes entre les espèces (Kingston, 1974 b). Yangston (1986) a montré que ces deux espèces n'ont pas une stratégie de reproduction figée mais polymorphe : autour d'un schéma moyen globalement lié à la position latitudinale des populations (Lubet, 1980, 1981), la stratégie reproductive peut, selon les années et la rigueur des hivers, se caractériser par une ponte massive printanière ou par une ponte beaucoup plus étalée sur l'été et l'automne.

L'argument décisif pour valider le statut spécifique de *Cerastoderma edule* vis-à-vis de *C. glaucum* ne semble pas être celui de l'isolement génétique entre les reproducteurs des deux espèces. Pour les populations allopatriques, il est bien évidemment assuré par la distance géographique et par la durée relativement courte des stades de dispersion larvaire (Baggerman, 1953; Creek, 1960; Kingston, 1974 b) bien qu'il faille prendre en compte en pareil cas l'aspect physique de la circulation des eaux pour s'en assurer (Scheltema, 1975). Pour les populations sympatriques, le phénomène de décalage temporel des périodes de reproduction comme exposé par Boyden (1971) n'est pas un cas général (Kingston, 1974 a; Brock, 1982) bien que la non viabilité des postlarves hybrides puisse représenter en théorie une pression de sélection assez forte pour induire au cours des générations un tel décalage (Kingston, 1974) en supposant bien sûr l'absence de flux génique allochtone aux deux populations sympatriques. Un tel mécanisme directement lié à la compétition interspécifique relèverait alors d'un déplacement de caractère cette fois-ci divergent (*vide supra* 1.3.3.2).

En fait et en parallèle de l'approche globale définie par Boyden & Russell (1972) et Russell & Petersen (1973) pour définir le statut spécifique de la paire d'espèces *Cerastoderma edule* - *C. glaucum*, il est nécessaire de tenir compte des critères exposés par Mayr (1974) sur la notion d'espèce. L'argument de l'isolement reproducteur complet au niveau des gamètes étant écarté (Kingston, 1973), il est possible de se baser sur le caractère de non viabilité des hybrides jusqu'à une taille adulte. Bien qu'il soit possible que la non viabilité des post-larves hybrides obtenue par Boyden (1971) ou Kingston (1973) soit outrepassée sous d'autres conditions expérimentales d'élevage, l'absence relevée d'individu réellement hybride à partir d'une validation croisée de critères indépendants (enzymatiques et morphologiques) dans les populations vivant en sympatrie au Danemark (Brock, 1978) va dans ce

sens. Il n'est alors pas utile, jusqu'à présent, de considérer l'argument basé sur le caractère non fécond des hybrides pour séparer spécifiquement *C. edule* de *C. glaucum*.

### 1.6. ORIGINE BIOGEOGRAPHIQUE DES *Cerastoderma* sp

A partir de la distribution géographique actuelle et passée de *Cerastoderma edule* et de *C. glaucum* et en se basant sur l'ensemble des phénomènes géologiques et tectoniques apparus au cours du tertiaire et quaternaire dans les régions atlantico-méditerranéennes, Mars (1951) et Rygg (1970) ont précisé l'origine de ces deux espèces.

Dès la fin de l'Oligocène et le début du Miocène (milieu du Tertiaire), il est établi que des formes taxonomiques proches du *C. edule* actuel étaient conjointement présentes dans l'Atlantique (Dujardin 1837 in Mars, 1951) et les dépendances de la Paratéthis, future Méditerranée (Mayer 1866 in Mars, 1951; Remane, 1958; Zenkevich, 1963). A la fin du Miocène, la Paratéthis fut complètement isolée de l'Atlantique et transformée en lagunes salées ou dessalées (Ruggieri, 1967). Les deux conditions requises pour une évolution génétique divergente étaient alors réunies (Scheltema, 1975) à savoir d'une part la limitation du flux génique au sein des populations par isolation géographique des populations atlantiques et méditerranéennes (arrêt du transport larvaire inter-populations) et, d'autre part, des pressions de sélection naturelle différentes : les modifications des conditions de salinité et de température prévalant dans l'ensemble de ces lagunes isolées ont alors favorisé la sélection de génotypes euryhalins parmi les populations de *Cardium* sp. et permis la spéciation d'une forme taxonomique apparentée au *Cerastoderma glaucum* actuel. Les formes moins euryhalines originelles apparentées au *Cerastoderma edule* actuel et qui, elles, ont continué leur évolution sur le littoral marin atlantique disparaissaient complètement de la future Méditerranée (Rygg, 1970) comme en atteste leur absence dans les gisements méditerranéens du Pliocène et du Quaternaire (Mars, 1951). Au début du Pliocène (fin du Tertiaire), lors de la réouverture du détroit de Gibraltar permettant la communication de la Méditerranée avec l'Atlantique (Ruggieri, 1967), *C. glaucum* s'est propagée vers le Nord pour coloniser l'ensemble des milieux lagunaires atlantiques, *C. glaucum* étant abondant au Pliocène en Angleterre (Mars, 1951), mais ne pouvant s'hybrider de manière féconde avec les populations de *C. edule* déjà présentes dans les milieux littoraux (Rygg, 1970). En contrepartie, les *C. edule* atlantiques n'ont pu coloniser avec succès la Méditerranée alors que c'était le cas de nombreuses autres espèces marines atlantiques (Zaouali, 1978 et Di Natale, 1980).

De tels épisodes d'expansion des populations de *C. glaucum* par propagation larvaire sont aussi mis en avant par Lévy (1985) pour expliquer la présence énigmatique de cette espèce dans certains paléogisements continentaux tertiaires et quaternaires d'Afrique du Nord ainsi qu'au Sahara dès lors qu'aucune période de transgression marine connue ne pouvait l'expliquer. La propagation de *C. glaucum* au cours du Miocène et Pliocène (Tertiaire) ainsi qu'au Quaternaire dans des milieux continentaux isolés de toute influence marine méditerranéenne s'est réalisée par lessivage, à la faveur de crues, des faunes relictives de lacs salés situés en amont de ces milieux. En particulier, l'hypothèse d'un transport de *C. glaucum* par les oiseaux pour expliquer la colonisation de ces paléomilieux sahariens est formellement réfutée par Lévy (1985).

En revanche une telle hypothèse est jugée probable par Boyden & Russell (1972) en regard de la distribution géographique discontinue actuelle de *Cerastoderma glaucum* le long des côtes des îles Britanniques : la dispersion de l'espèce aurait été et serait encore assurée par certaines espèces d'oiseaux migrateurs vivant dans les marais côtiers, ces oiseaux pouvant transporter sur leur pattes ou plumage des fragments d'algues portant eux-même des juvéniles de *C. glaucum* attachés par leur byssus à cette végétation algale, ce qui est le mode de vie typique de *C. glaucum* à ce stade de développement (Labourg & Lasserre, 1980; Yankson, 1986 b). En complément et pour une petite échelle géographique, Barnes (1973) n'exclut pas l'hypothèse d'une intervention humaine pour expliquer la propagation de *Cerastoderma glaucum* dans certaines stations estuariennes proches de zones lagunaires.

En complément, les différences entre les résultats expérimentaux obtenus entre *Cerastoderma edule* et *C. glaucum* issus d'expériences soit de tolérance thermique sur les capacités de survie et d'enfouissement (Ansell et al., 1979, 1981), soit de comportement écophysologique face à des stress osmotiques ou hydriques (Rygg, 1970; Nossier, 1986) s'expliquent à la lumière de leur évolution spécifique, de leur répartition géographique et de leur biotope respectif.

## 2. ESTIMATION DU STOCK DE LA POPULATION DE RONCE

### 2.1. STRATEGIE D'ÉCHANTILLONNAGE

L'application d'un plan d'échantillonnage nécessite l'élaboration d'un protocole d'échantillonnage rigoureux et la définition précise des concepts statistiques. Par là même, les conditions d'application des outils statistiques au cas étudié doivent être examinées avec attention (Scherrer, 1983). Dans le cas présent, les concepts statistiques de "population-cible", "population statistique", "unité d'échantillonnage" et "paramètre" dont les définitions sont rappelées par Scherrer (1983) doivent être précisés :

- la "population-cible" est représentée par la population biologique de coques,
- le "paramètre" étudié s'exprime par le nombre, la biomasse ou le taux d'occupation au sol des coques prélevées par unité de surface,
- cette unité de surface dont la valeur doit être fixée représente "l'unité d'échantillonnage",
- la "population statistique" est donc la plage elle-même puisque les éléments constituant l'échantillon sont des unités de surface.

Le choix d'un plan d'échantillonnage s'appuie sur certaines conditions, en particulier :

- la connaissance ou la reconnaissance *a priori* de l'hétérogénéité ou de l'homogénéité de la "population statistique" vis-à-vis du "paramètre" étudié,

- la disponibilité de techniques statistiques permettant d'obtenir des "estimateurs" non biaisés.

En effet, l'utilisation d'un plan d'échantillonnage systématique procure des estimateurs biaisés de la variance (Cochran, 1977), ce que ne procure pas, par définition, un plan aléatoire. De ce fait, Gros & Hamon (1989) utilisent la technique du krigeage par suite de l'utilisation d'un plan d'échantillonnage systématique lors de l'estimation des stocks de coque *Cerastoderma edule* de la baie de St-Brieuc. La technique du krigeage permet d'obtenir, outre la cartographie des gisements, des estimateurs non biaisés de la variance.

- la prise en compte de contraintes (le coût étant exprimé en unité de temps) dans la définition de l'effort d'échantillonnage.

#### 2.1.1. CHOIX D'UN PLAN D'ÉCHANTILLONNAGE

La plage de Ronce-les-Bains présente plusieurs caractéristiques tant du point de vue bathymétrique (Faure, 1967) que sédimentaire (Baudoin, 1949) qu'il est essentiel de prendre en compte dans la planification de l'échantillonnage. Cette plage présente un aspect général plat avec un décrochement en pente douce à partir du niveau moyen de mi-marée. En revanche, la diversité des types sédimentaires étant bien marquée, il est possible de distinguer 5 ensembles homogènes qui sont visibles sur photographie aérienne à basse altitude (Fig. 51) :

(1) Zone Arénicole : la partie haute de la plage avec des sables envasés à *Arenicola marina*,

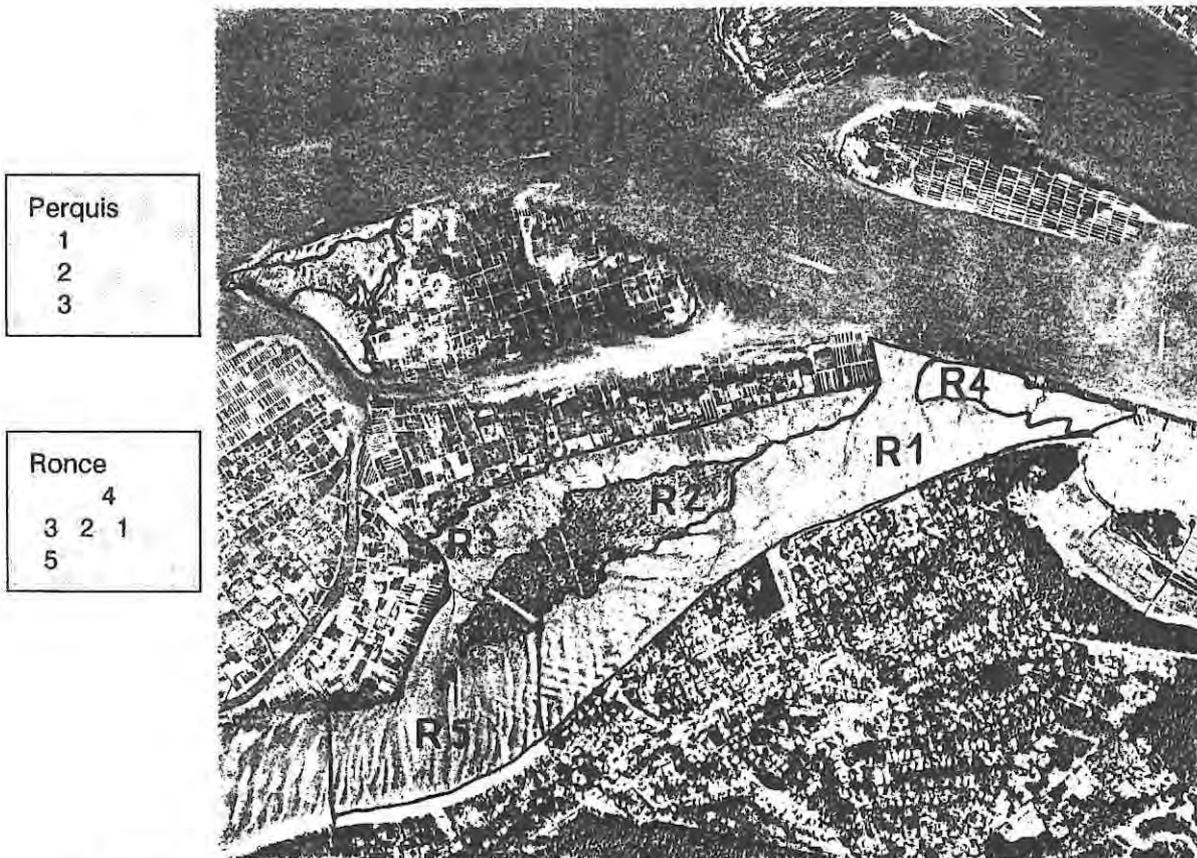
(2) Zone Zostère : la partie médiane de la plage au-dessus du niveau moyen de la mi-marée est occupée par un herbier à *Zostera noltii* avec de nombreuses flaques de faible profondeur (1 à 3 cm) qui persistent à marée basse,

(3) Zone vase : la partie de la plage située en dessous du niveau moyen de mi-marée et jusqu'aux limites des parcs ostréicoles est composée de vases sableuses fluides,

(4) Zone sable fin : la partie Est de la plage de Ronce-les-Bains, appelée la Pointe aux herbes, où le sédiment se caractérise par la présence de sables fins très mobiles déplacés à chaque marée. Ce type de sédiment a été décrit par Baudoin (1949).

(5) Zone ripple-marks : la partie Ouest de la plage, en direction de la Cèpe, est constituée de sables envasés situés sous l'influence des houles d'Ouest pénétrant par le Pertuis de Maumusson. Ceci a pour conséquence d'imprimer à la topographie de cette zone un aspect onduleux (la longueur d'onde étant inférieure à 10 m) avec des sables fins envasés sur les bosses et des vases sableuses dans les creux (*Hydrobia ulvae* y présente alors de très fortes densités).

Cette configuration générale de la plage en 5 zones s'accompagne d'une modification des densités et des structures démographiques de la population de *Cerastoderma edule*.



Perquis  
1  
2  
3

Ronce  
4  
3 2 1  
5

Figure 51 : Photographie aérienne de la plage de Ronces-les-Bains et du banc de Perquis avec la délimitation des strates 1 à 5 (Ronce) et 1 à 3 (Perquis). Echelle 1/15 000. Photographie datée de l'été 1984.

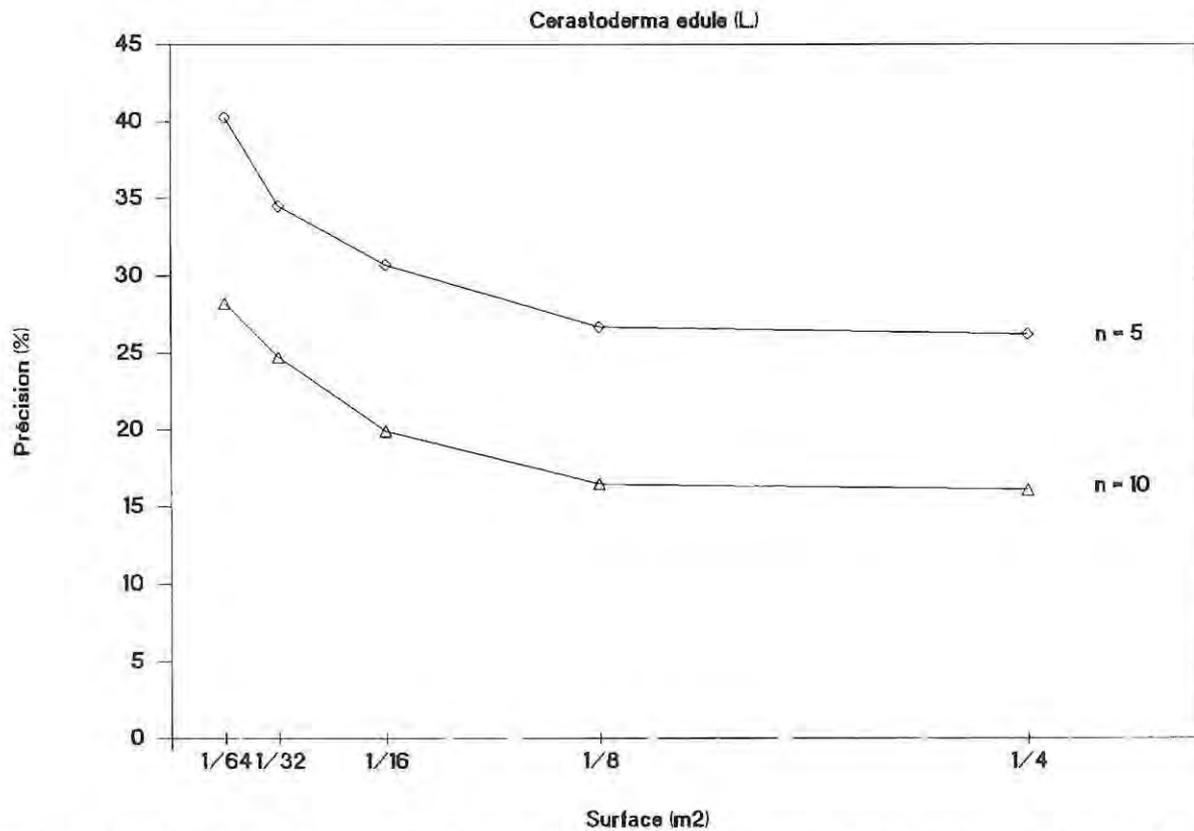


Figure 52 : Choix de la surface de l'unité d'échantillonnage selon le paramètre densité de *Cerastoderma edule*.

Par exemple, les valeurs moyennes suivantes sont relevées en hiver :

Zone Arénicole	: 5-20 ind. m <sup>-2</sup> , juvéniles et adultes de 1 à 3 ans,
Zone Zostère	: 100-200 ind. m <sup>-2</sup> , juvéniles et individus de 1 à 5 ans,
Zone vase	: 150-300 ind. m <sup>-2</sup> , juvéniles et individus de 1 à 4 ans,
Zone sable fin	: 1-2 ind. m <sup>-2</sup> , individus de 1 à 5 ans,
Zone ripple-marks	: 2-5 ind. m <sup>-2</sup> , juvéniles et adultes de 1 à 3 ans.

Ainsi la présence, entre ces 5 zones, de transitions sédimentaires assez nettement marquées et stables dans le temps ainsi que la modification des structures démographiques de la population de *Cerastoderma edule* afférentes à chacune de ces zones géographiques conduit naturellement à l'adoption d'un plan d'échantillonnage stratifié.

### 2.1.2. CONSTRUCTION DES STRATES

Les diverses étapes de la mise en place d'un plan d'échantillonnage stratifié sont rappelées par Scherrer (1983) :

(1) Choix d'un critère de stratification : les critères de stratification sont qualitatifs et choisis pour leur étroite corrélation avec le paramètre étudié. Ces deux critères sont la bathymétrie et le type sédimentaire.

(2) Nombre de strates : le découpage naturel de la plage de Ronce-les-Bains en 5 zones homogènes permet d'adopter 5 strates (au sens statistique du terme). Cochran (1977) montre d'ailleurs qu'au delà de 5 à 6 strates le rendement du plan stratifié est rapidement décroissant vis-à-vis d'un plan aléatoire mais la prise en compte d'un nombre supérieur de strates peut se justifier pour d'autres raisons.

(3) Limites des strates : la définition des 5 strates repose sur la détermination de leur contour et de leur surface. Cette définition s'est effectuée par planimétrie à partir d'une photographie aérienne prise en 1984, photographie où les différents types sédimentaires et la présence des herbiers se distinguent très nettement (Fig. 51). L'examen des photographies aériennes prises ultérieurement lors des campagnes annuelles d'évaluation des stocks d'huîtres du bassin de Marennes-Oléron réalisées par l'IFREMER La Tremblade (Bacher et al., 1986) montre que la topographie et la superficie de ces 5 strates varient peu même si au cours des années 1985-1986 la densité des plants de zostères a nettement régressé.

La superficie totale de la Plage de Ronce est estimée à 67,11 hectares qui se décomposent en:

- strate 1 (Zone Arénicole = 23,80 ha),
- strate 2 (Zone Zostère = 11,32 ha),
- strate 3 (Zone vase = 13,31 ha),
- strate 4 (Zone sable fin = 4,42 ha) et
- strate 5 (Zone ripple-marks = 14,26 ha).

### 2.1.3. EFFORT D'ECHANTILLONNAGE INTRA-STRATE

L'effort d'échantillonnage total est de 41 prélèvements, ce qui correspond à un effort d'échantillonnage exprimé en temps de prélèvement et temps de trajet entre les prélèvements compatibles avec la durée d'une basse mer de vives-eaux. L'allocation de l'effort d'échantillonnage au sein des strates est la suivante : strate 1 : 12 points; strate 2 : 10 points; strate 3 : 11 points, strate 4 : 2 points et strate 5 : 6 points.

Ceci revient à effectuer un compromis entre une allocation proportionnelle et une allocation optimale (Scherrer, 1983) avec un effort d'échantillonnage accru dans les strates 1, 2 et 3 où la variabilité des "paramètres" étudiés est la plus forte.

### 2.1.4. CHOIX DU PLAN D'ECHANTILLONNAGE INTRA-STRATE

La nécessité d'obtenir, d'une manière simple et rapide, des "estimateurs" non biaisés impose le choix d'un plan d'échantillonnage intra-strate de type aléatoire.

La constitution d'un "échantillon aléatoire" s'opère en découpant chaque strate en carrés de 25 m de côté, chaque carré est affecté d'un numéro, puis pour chaque strate *i* (*i* variant de 1 à 5) un tirage

aléatoire sans remise de  $n_j$  numéros est effectué,  $n_j$  étant le nombre d'observations affecté à chaque strate. Ainsi chaque numéro donne la position géographique du prélèvement dans la strate.

Ce tirage aléatoire n'est réalisé qu'une seule fois, c'est-à-dire que la grille d'échantillonnage obtenue est reconduite à chaque campagne mensuelle de prélèvement, ce qui revient à effectuer un "échantillonnage permanent" (Scherrer, 1983) propice à l'estimation des modifications mensuelles et saisonnières des caractéristiques (densité, biomasse et structures démographiques) de la "population-cible".

Cependant ce type de procédure ne correspond pas exactement à un échantillonnage aléatoire simple mais se rattache plutôt à une procédure d'échantillonnage à deux niveaux (Cochran, 1977) avec une seule unité secondaire échantillonnée ( $1/4 \text{ m}^2$ ) par unité primaire (superficie de  $1/16$  d'hectare).

Seule la nécessité de pouvoir repérer facilement, rapidement et *de visu* la position de l'unité primaire, dans laquelle la position de l'unité secondaire est approximative, justifie cette manière d'opérer. Etant donné que l'échantillonnage se réalise à pied avec la proximité d'amers et de repères terrestres distants de moins de 1 Km, elle a semblé préférable et surtout moins encombrante à une procédure de localisation exacte de chaque point de prélèvement à l'aide d'un compas ou d'un cercle hydrographique sur l'ensemble de la plage prospectée.

### 2.1.5. DEFINITION DE L'UNITE D'ECHANTILLONNAGE

L'unité d'échantillonnage, c'est-à-dire la surface du prélèvement ou grappe, est déterminée lors d'un pré-échantillonnage. Deux contraintes sont prises en compte :

- maximiser la précision des observations en regard de la dispersion spatiale de *Cerastoderma edule* à l'échelle d'observation adoptée,
- minimiser le coût d'échantillonnage, ce coût dépendant pour l'essentiel du temps passé au tri des prélèvements effectués sur un maillage de 1 mm de côté.

Ainsi sont testés 5 surfaces d'unité d'échantillonnage  $1/64$ ,  $1/32$ ,  $1/16$ ,  $1/8$  et  $1/4$  de  $\text{m}^2$  (la plus grande surface considérée restant compatible avec un coût raisonnable de tri et de dénombrement d'individus sur une maille de 1 mm de côté) ainsi que deux nombres d'observations, soient 5 et 10.

Cependant, la répartition spatiale de *Cerastoderma edule* à petite échelle étant de type contagieuse (Evans & Tallmark, 1976; De Coo *et al.*, 1984; Garcia Fernandez *et al.*, 1984; Madani, 1989), ce type de répartition contagieuse s'observant d'ailleurs fréquemment chez les espèces benthiques (Elliott, 1971; Downing, 1979), la loi de répartition de la variable densité peut alors être ajustée par une loi binomiale négative de paramètre  $k$ . Elliott (1971) fournit alors la relation entre le nombre d'observations  $n$ , la moyenne  $x$ , la variance  $s^2$  et la précision  $D$  désirée pour une variable dont la distribution suit une loi de ce type :

- un premier échantillon sert à estimer de manière grossière le paramètre  $k$  :

$$k = (x^2 - s^2/n) / (s^2 - x) \text{ pour } n < 50,$$

- un second échantillon, indépendant du premier, sert connaissant  $k$  à estimer le niveau de précision attendu ( $D$ ) pour un nombre de prélèvement ( $n$ ) :  $D^2 = 1/n (1/x + 1/k)$ .

Le résultat de ce pré-échantillonnage réalisé en avril 1984, c'est-à-dire en dehors des périodes de recrutement, montre qu'une augmentation de la surface de l'unité d'échantillonnage s'accompagne d'une diminution de la variabilité inter-prélèvements : pour 10 prélèvements d'une surface de  $1/4 \text{ m}^2$  le niveau de précision attendue doit être de 20% . La valeur de  $1/4 \text{ m}^2$  est donc retenue pour définir la surface de l'unité d'échantillonnage (Fig. 52).

### 2.1.6. LES PARAMETRES

Les "paramètres" étudiés sont le nombre, la biomasse et le taux d'occupation au sol des individus prélevés sur une surface de  $1/4 \text{ m}^2$  et retenus par une maille de 1 mm de côté, taille considérée comme adéquate pour l'étude de la macrofaune benthique (Hartley *et al.*, 1987) mais inadaptée pour l'étude des stades juvéniles du macrozoobenthos (Bachelet, 1985, 1987).

L'estimation de la biomasse de coques de chaque prélèvement s'effectue par sommation des biomasses individuelles calculées à partir d'une relation taille-poids.

L'estimation du taux d'occupation au sol de coques s'effectue par sommation des surfaces individuelles occupées par chaque individu en position verticale dans le sédiment rapporté à la surface totale de l'unité d'échantillonnage.

DYNAMIQUE DE POPULATION

*Cerastoderma edule* (L)

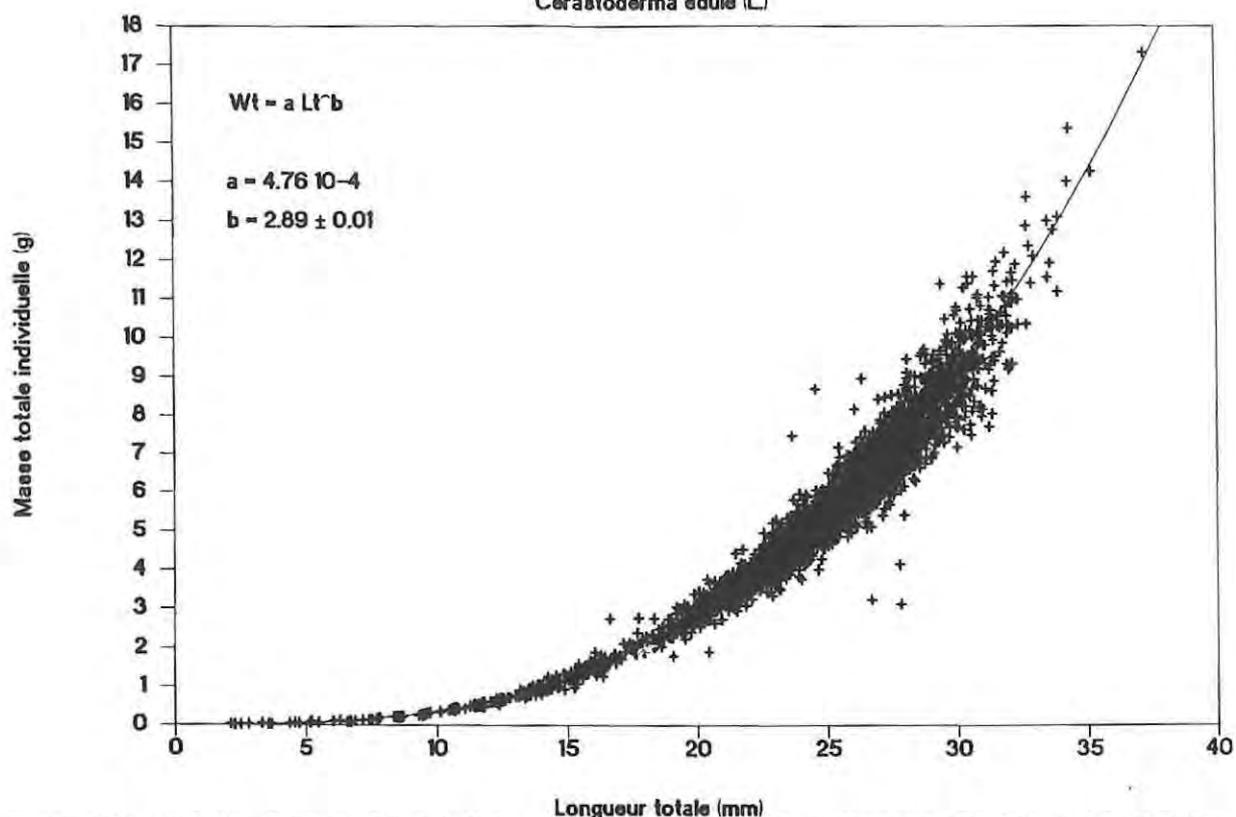


Figure 53 : Relation taille-poids total chez *Cerastoderma edule* de la plage de Ronce-les-Bains.

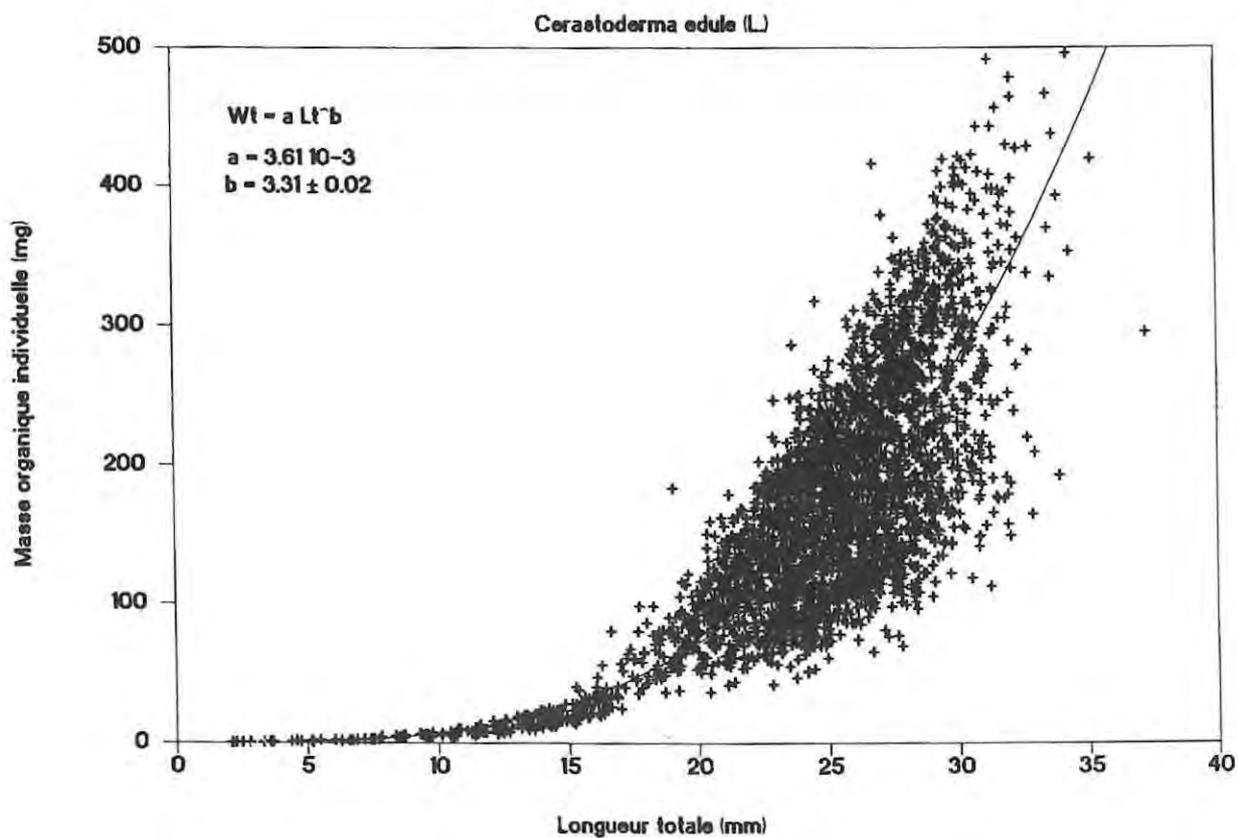


Figure 54 : Relation: taille-poids des tissus organiques chez *Cerastoderma edule* de la plage de Ronce-les-Bains.

### 2.1.6.1. Relation "taille-poids"

Les relations liant la longueur à la biomasse totale et à la biomasse des tissus organiques sont établies de manière indépendante aux estimations de stock. L'échantillon utilisé est issu de l'échantillonnage réalisé pour suivre l'évolution saisonnière de la composition biochimique de *Cerastoderma edule* et est composé de 3251 individus.

La relation allométrique s'écrit  $W_t = a L_t^b$

avec  $W_t$  : biomasse au temps t,  $L_t$  : longueur au temps t, a et b : coefficients d'allométrie.

Le calcul de b se fait classiquement par linéarisation de l'équation précédente ( $\log W_t = \log a + b \log L_t$ ) et estimation par la droite de Teissier (régression fonctionnelle de Ricker, 1973).

La figure 53 présente la relation longueur (mm) biomasse totale individuelle (g) :  $a = 4,76 \cdot 10^{-4}$   $b = 2,89 \pm 0,01$  et  $n = 3251$ . La figure 54 présente la relation longueur (mm) biomasse de tissu organique (mg) :  $a = 3,61 \cdot 10^{-3}$   $b = 3,31 \pm 0,02$  et  $n = 3251$ . La dispersion des valeurs autour de la courbe moyenne reste faible pour la première courbe mais est sensible pour la seconde à partir d'une taille de 15 mm et s'amplifie ensuite fortement (ce qui correspond à la taille de première maturité sexuelle).

La relation "taille-poids total" est pratiquement identique à celle obtenue pour les populations de Baie de Somme (Desprez *et al.*, 1987 a, b, Lemoine *et al.*, 1988) ou d'Irlande (West *et al.*, 1979). Pour la population de Ronce, une masse de 17,5 g peut être notée pour l'individu le plus grand 36 mm âgé de plus de 5 ans. Cependant, Bouxin (1937) dans une étude consacrée aux techniques d'élevage de la coque sur les côtes armoricaines indique qu'il est possible d'obtenir des individus de 40 g en trois ans.

### 2.1.6.2. Taux d'occupation au sol

Le terme "taux d'occupation au sol" est le rapport entre la surface totale occupée par les coques présentes sur l'unité d'échantillonnage de surface  $1/4 \text{ m}^2$ . Hancock (1973) fait référence de manière implicite à ce "taux d'occupation au sol" lorsqu'il a étudié la relation stock-recrutement chez *Cerastoderma edule*. De même, Jensen (1985) utilise ce paramètre lors d'études ayant mis en évidence une relation d'amensalisme entre *Cerastoderma edule* et *Corophium volutator* liée directement à la compétition spatiale interspécifique par le biais de la bioturbation des *C. edule*.

La surface totale occupée par les coques est calculée par sommation des surfaces individuelles sachant que la position d'une coque dans le sédiment est quasi verticale (voir la figure 1 de Hulscher, 1976). Ceci provient de la morphologie et de la position de leurs deux siphons qui affluent à la surface du sédiment.

Vue de dessus, la surface au sol d'une coque peut être considérée, en première approximation, comme étant une ellipse dont l'aire est proportionnelle à son grand axe et à son petit axe. Pour la coquille de *Cerastoderma edule*, le grand axe est sa hauteur (H) et le petit axe est sa largeur (l) (Fig. 55). La surface de l'ellipse coquillière est :  $S = \pi H l / 4$

Cependant, seule la longueur (L) de la coquille est mesurée sur l'ensemble des coques prélevées par unité d'échantillonnage. Une relation d'allométrie longueur-surface elliptique coquillière est donc établie à partir d'un échantillon indépendant des estimations de stock, cet échantillon indépendant est identique à celui utilisé pour les relations "taille-poids". La relation d'allométrie longueur-empreinte au sol est obtenue par régression linéaire simple après transformation logarithmique de l'équation  $S = a L^b$ , d'où  $a = 0,48$ ;  $b = 1,99 \pm 0,01$  et  $n = 2207$  (Fig. 56).

Cette relation fournit des résultats légèrement supérieurs (5 à 10 %) à ceux obtenus par Jensen (1985) qui a calculé cette surface au sol directement à partir de photographies de coques positionnées naturellement dans le sédiment : sans écarter l'hypothèse d'une modification de la morphologie de la coque selon les populations (Mars, 1951; Boyden, 1973), ce biais provient de l'utilisation de la hauteur H de la coquille comme paramètre pour estimer la surface elliptique du test coquillier (voir en comparaison la figure 1 de Hulscher, 1976).

### 2.1.7. LES ESTIMATEURS DU PLAN ALEATOIRE STRATIFIE

Les estimateurs du plan aléatoire stratifié sont donnés en annexe 1.

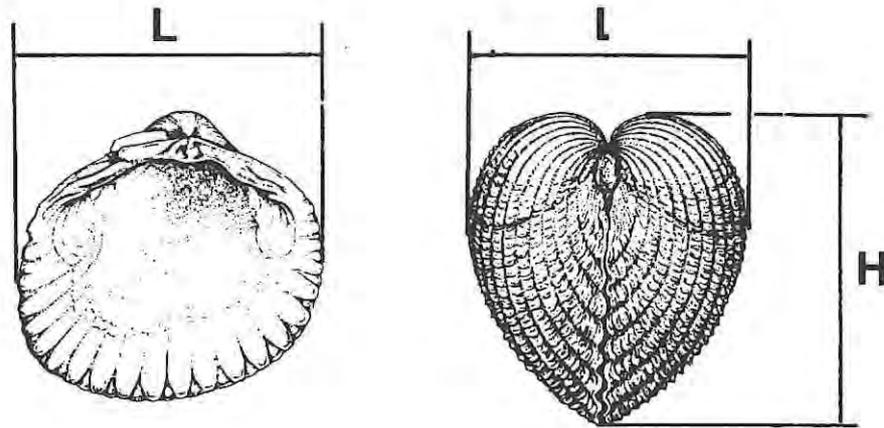


Figure 55 : Mensuration du test de *Cerastoderma edule* : Longueur totale (L), largeur (l) et hauteur (H). Mesures effectuées au pied à coulisse au 1/100 mm.

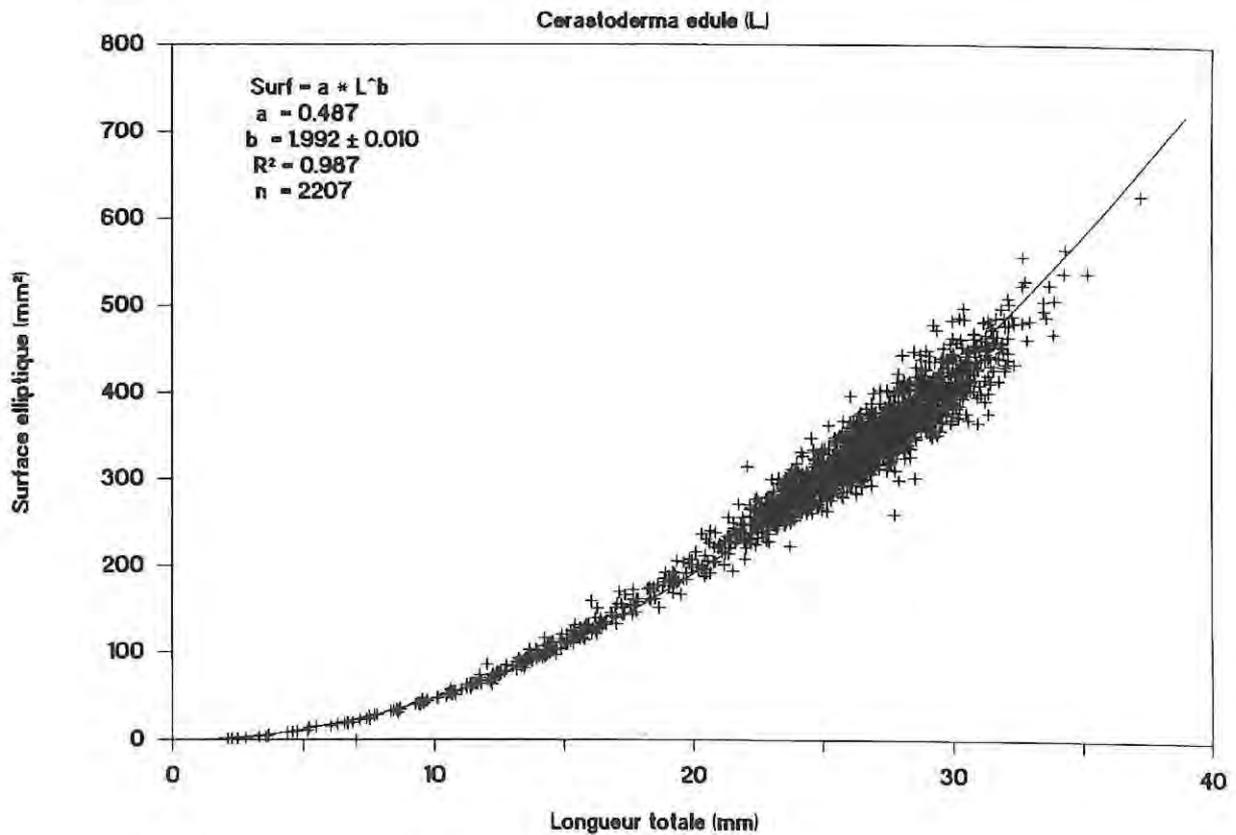


Figure 56 : Relation longueur de la coquille (L) et empreinte au sol du test (surface en mm<sup>2</sup>) de *Cerastoderma edule*.

## 2.2. RESULTATS

### 2.2.1. ESTIMATION DU STOCK DE *Cerastoderma edule*

#### 2.2.1.1. Stock global

Numériquement, le stock global de *Cerastoderma edule* de la plage de Ronce-les-Bains présente une évolution saisonnière marquée par le recrutement du naissain : le facteur de variation saisonnière peut dépasser 100. Cependant, le facteur de variation pluriannuelle ne semble pas dépasser une valeur de 3 pour les années 1984 et 1985. L'essentiel du recrutement apparaît localisé sur la strate 1 (haut de plage) mais ce recrutement est affecté d'une très forte mortalité naturelle : la diminution du stock atteint 90% en 2-3 mois (août à octobre). En revanche, les variations numériques de recrutement semblent moins marquées pour les strates 2 et 3 situées respectivement près et en-dessous du niveau de la mi-marée. Cependant, le recrutement de la strate 3 est plus abondant en 1985 qu'en 1984 et moins affecté par la mortalité naturelle (Fig. 57 A).

En biomasse, ce stock de coques dépasse les  $350 \pm 100$  tonnes au cours de l'été 1984 mais ne dépasse pas les  $250 \pm 100$  tonnes en fin d'année 1985. L'essentiel de la biomasse est localisé sur la strate 3 (vases sableuses situées en dessous du niveau de la mi-marée). Les variations saisonnières de la biomasse semblent essentiellement marquées par la croissance des individus (Fig. 57 B).

#### 2.2.1.2. Stock total des cohortes annuelles

Les variations numériques du stock de chaque cohorte annuelle montrent clairement la différence qui existe entre les deux années d'observations : le recrutement de l'année 1985 (cohorte 85) est globalement 3 fois plus fort que le recrutement de l'année 1984. Au cours de la survie de ces deux recrutements ce facteur 3 est conservé (Fig. 58 A).

En biomasse, l'évolution saisonnière du stock des cohortes annuelles révèle très nettement la principale caractéristique de la dynamique démographique de cette population : la structure d'âge de la population est complètement renouvelée en l'espace d'une seule année.

En effet, la population de l'année 1984 est dominée par des individus âgés de plus de 1 à 2 ans (cohorte 83 et 82) alors qu'après l'hiver très rigoureux de 1984-1985, la structure démographique de la population est dominée à 80% par des juvéniles de l'année (cohorte 1985). Au printemps 1986, la cohorte 85 est toujours dominante et son niveau de biomasse est sensiblement identique à celui de la cohorte 83 à la même époque de l'année 1984 (Fig. 58 B).

#### 2.2.1.3. Stock stratifié des cohortes annuelles

La présentation des résultats de l'estimation du stock des cohortes annuelles pour chacune des 5 strates met en évidence d'une part, un effet de site lié globalement à la bathymétrie et au type sédimentaire et, d'autre part, un effet biotique lié à la dynamique démographique propre à chacune des sous-populations de cardidé de ces 5 strates :

- Numériquement, le recrutement est globalement 2 à 4 fois plus élevé en 1985 qu'en 1984 selon les strates. Seule la strate 2 (herbier de *Zostera noltii* au niveau moyen de la mi-marée) fait exception : les deux années sont identiques mais l'importance de ce recrutement est cependant 4 fois moindre que pour les autres strates : 250 millions comparés à 1 milliard d'individus (Fig. 59),

- Le taux de survie de ce recrutement est faible pour les strates situées au-dessus du niveau de la mi-marée (strates 1 et 4),

- En biomasse, la structure démographique des strates 1, 2, 3 et 5 est dominée par des coques âgées de plus de 1 à 2 ans (cohortes 82 et 83) pendant l'année 1984. Un déclin progressif du stock de coques adultes apparaît pendant l'année 1985 corrélativement à un rajeunissement de la population du fait de la prépondérance du stock de juvéniles issus de la cohorte 85 (Fig. 60),

- Excepté pour les strates 1 et 4 où le taux de mortalité naturelle de la cohorte 85 est plus élevé, ce rajeunissement de la population semble se faire progressivement pour la strate 2 mais est très rapide pour la strate 3 où le stock d'adultes est réduit à néant.

- Il est aussi nécessaire de noter l'amplitude des intervalles de confiance : les estimations peuvent varier du simple au double. Cette amplitude dépend aussi de la valeur moyenne des estimations ce qui indique que moyennes et variances sont corrélées positivement.

DYNAMIQUE DE POPULATION

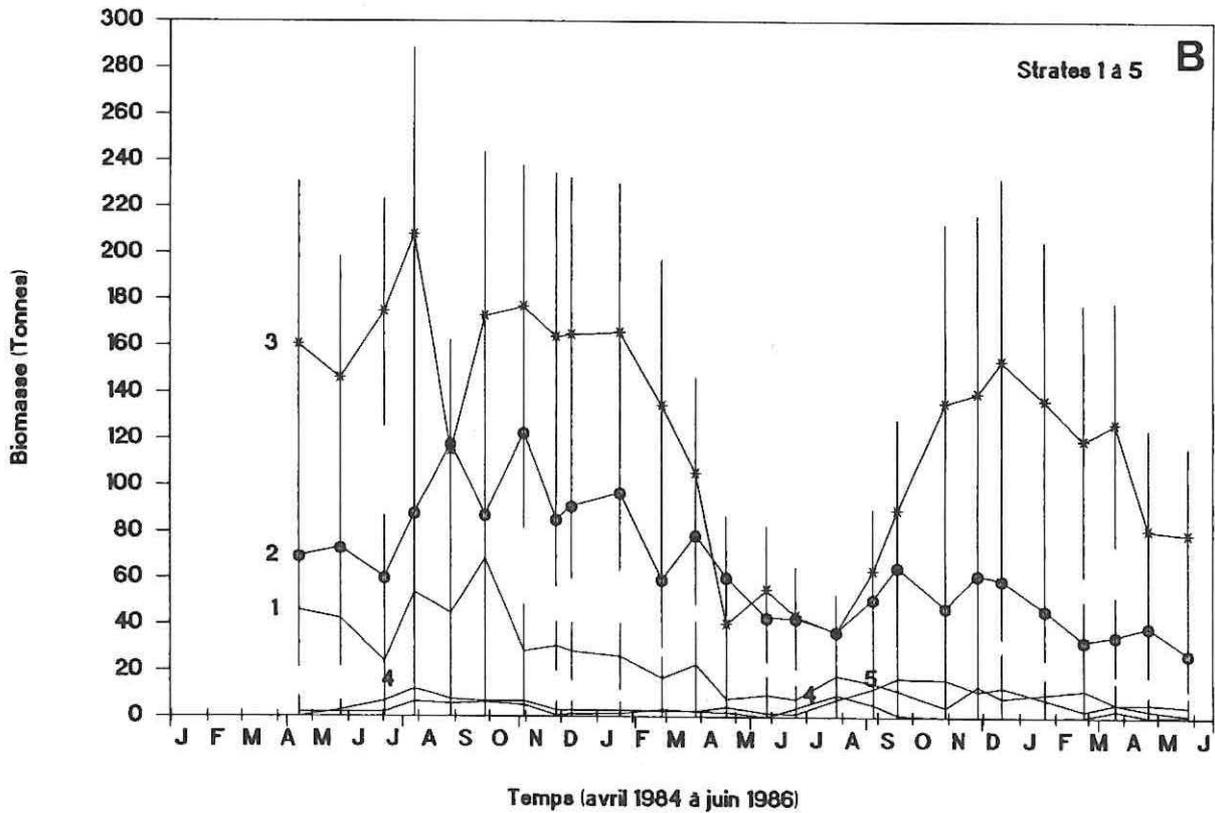
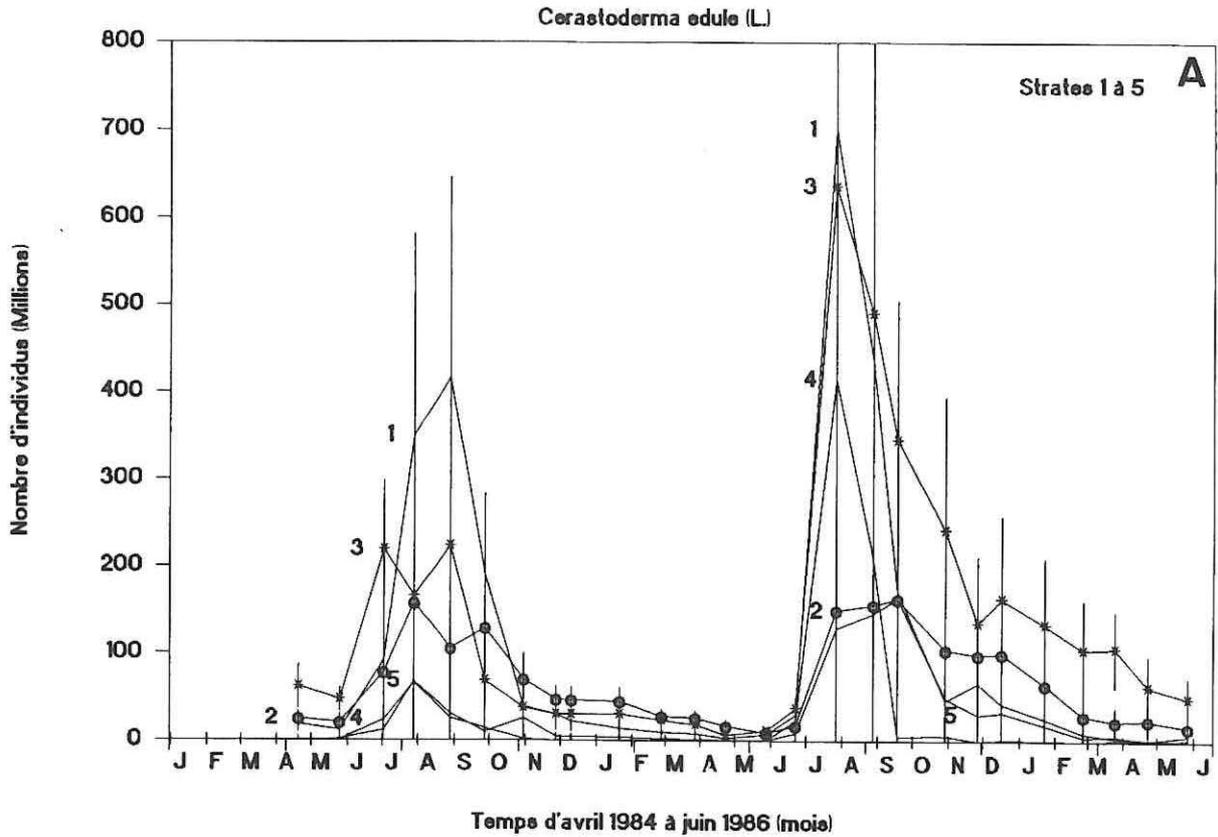


Figure 57 : Variations mensuelles du stock total de *Cerastoderma edule* sur les 5 strates de la plage de Ronce-les-Bains entre avril 1984 et mai 1986 en millions d'individus (A) et en tonnes de biomasse fraîche (B). L'intervalle de confiance à 95% est figuré.

DYNAMIQUE DE POPULATION

*Cerastoderma edule* (L.)

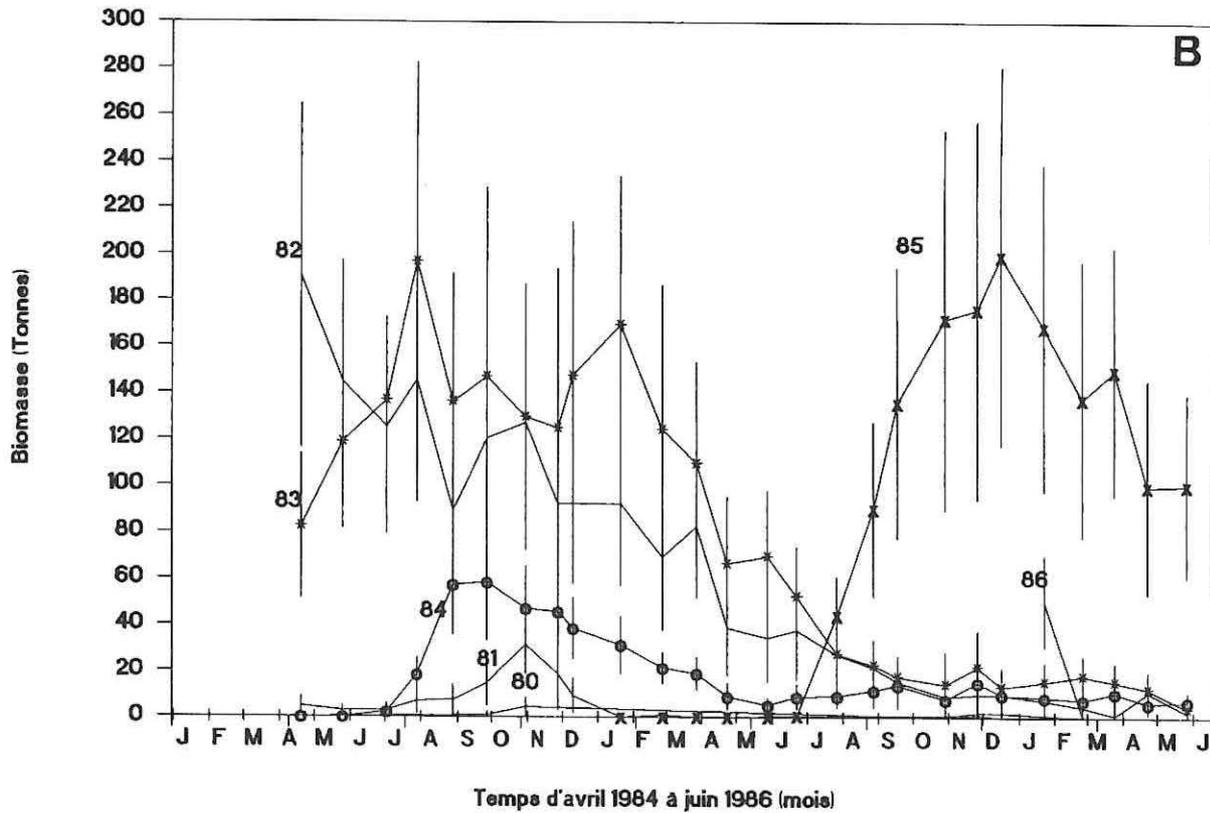
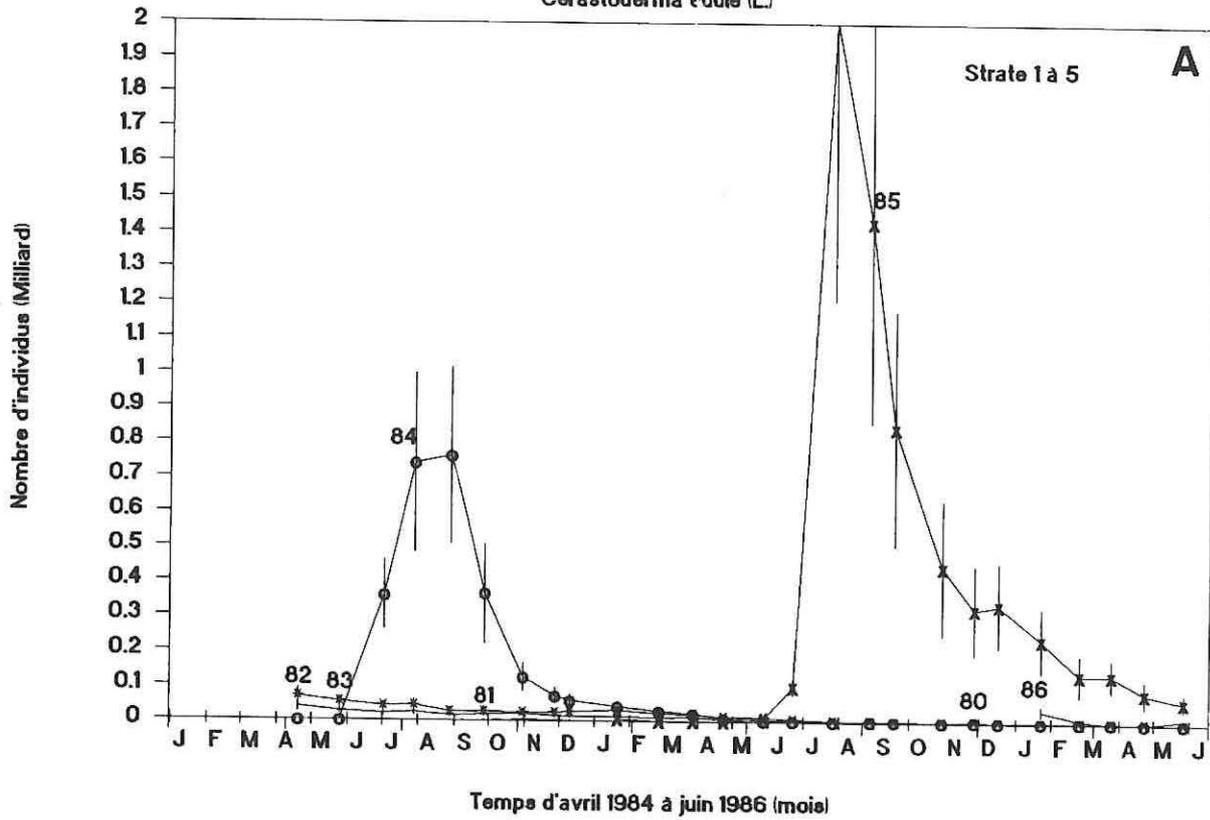
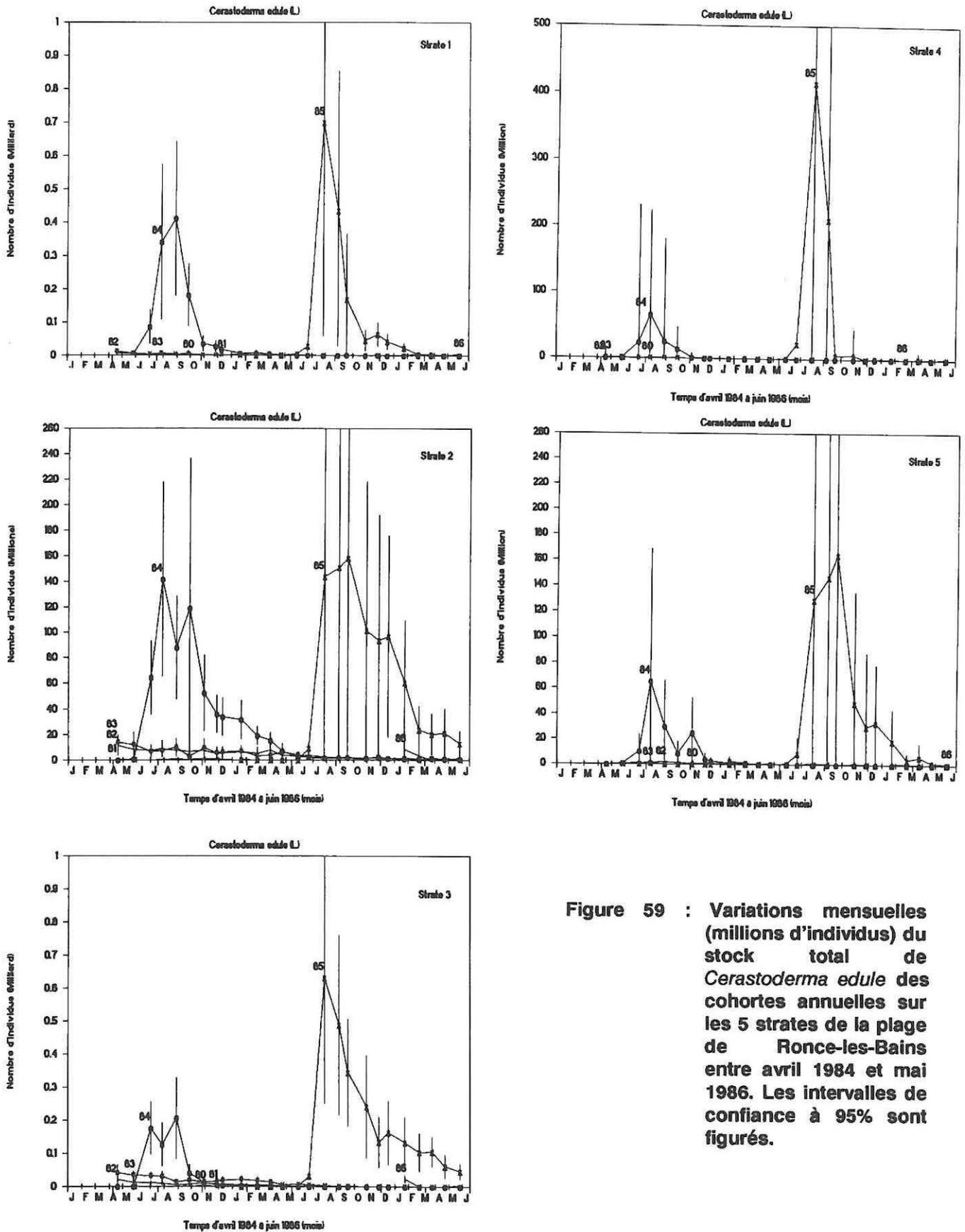


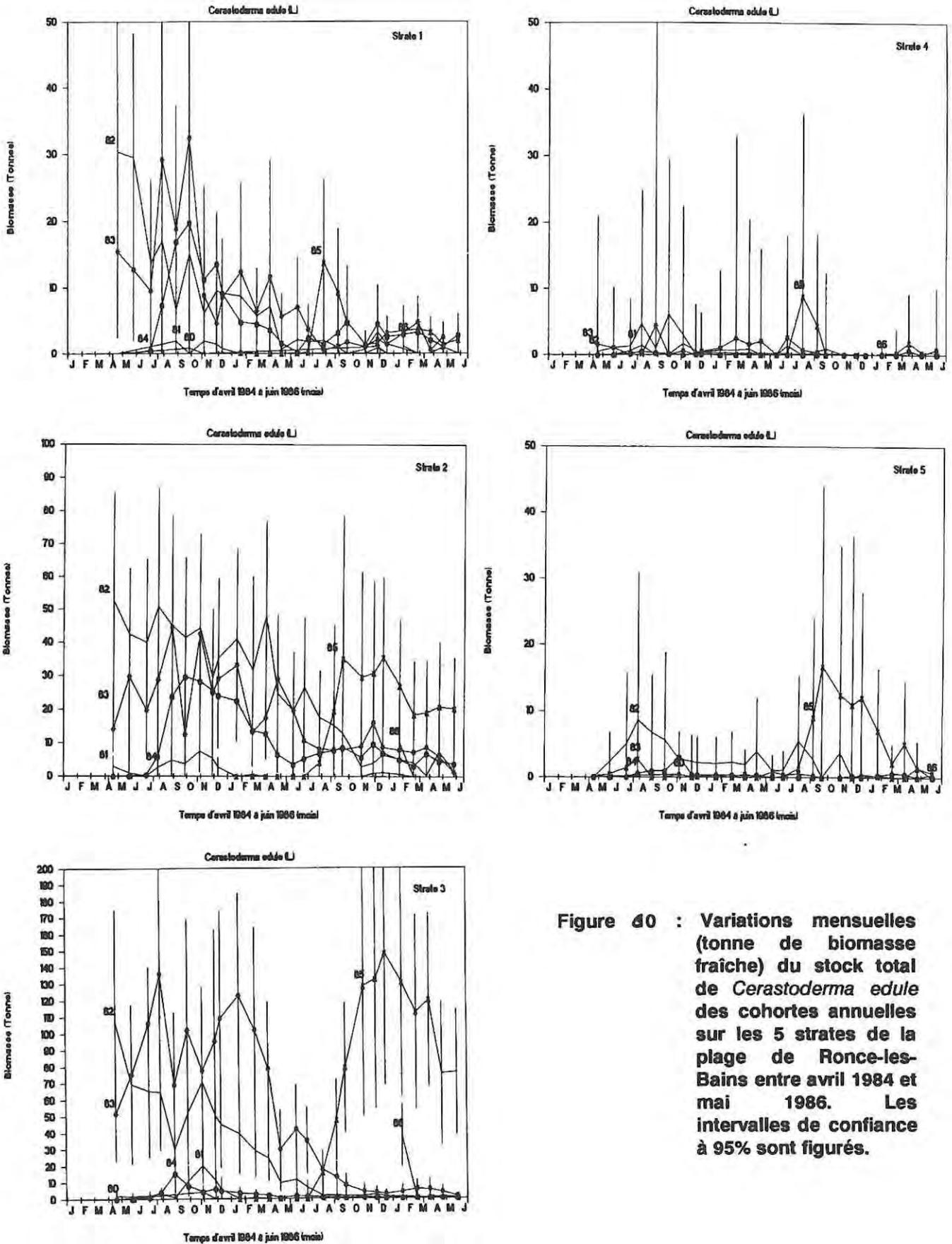
Figure 58 : Variations mensuelles du stock total de chaque cohorte annuelle de *Cerastoderma edule* sur l'ensemble de la plage de Ronce-les-Bains entre avril 1984 et mai 1986 en milliards d'individus (A) et en tonnes de biomasse fraîche (B). Les intervalles de confiance à 95% sont figurés.

# DYNAMIQUE DE POPULATION



**Figure 59 :** Variations mensuelles (millions d'individus) du stock total de *Cerastoderma edule* des cohortes annuelles sur les 5 strates de la plage de Ronce-les-Bains entre avril 1984 et mai 1986. Les intervalles de confiance à 95% sont figurés.

# DYNAMIQUE DE POPULATION



**Figure 40 :** Variations mensuelles (tonne de biomasse fraîche) du stock total de *Cerastoderma edule* des cohortes annuelles sur les 5 strates de la plage de Ronce-les-Bains entre avril 1984 et mai 1986. Les intervalles de confiance à 95% sont figurés.

#### 2.2.1.4. Taux d'occupation du sol

En complément de l'analyse réalisée à partir des paramètres "abondance" et "biomasse", il peut être intéressant d'observer les variations temporelles du paramètre "taux d'occupation du sol". Ce paramètre reflète, en projection sur un plan horizontal, l'espace occupé par les coques dans le sédiment. Il est cependant corrélé au paramètre biomasse totale, ceci pour un groupe d'âge donné, ces deux paramètres dépendant de la longueur du test coquillier par des relations d'allométrie de même type.

Le niveau général du taux d'occupation du sol reste faible (moins de 10% avec des maxima de 25%) et semble révéler l'existence d'une valeur seuil propre à chaque strate (Fig. 61). En effet, bien que les fluctuations saisonnières de cet indice soient très marquées, les valeurs moyennes atteintes au cours des années 1984 et 1985 restent similaires : 1-2% (strate 1), 3-5% (strate 2), 4-12% (strate 3), moins de 2% (strate 5). La fluctuation interannuelle de l'indice est plus marquée pour la strate 4 (1 à 6%) mais la diminution qui apparaît au cours de l'été 1985 ramène le niveau de cet indice à une valeur inférieure à 1%.

Toutes cohortes confondues, l'analyse des variations moyennes interannuelles du taux d'occupation du sol semble corroborer cette constatation (Fig. 62). Les fluctuations saisonnières de cet indice sont bien évidemment corrélées aux phénomènes de recrutement (été, automne) et de croissance coquillière (printemps, été et automne).

Le cas de la strate 3 (Fig. 61) où les valeurs de cet indice peuvent atteindre 25% laisse supposer l'existence d'une relation intraspécifique d'exclusion : lorsque la surface totale occupée au sol par les coques adultes (cohorte 82 et 83) atteint le seuil caractéristique du site, l'installation et la survie du recrutement de l'année (cohorte 84) sont faibles. Au contraire, lorsque la surface occupée au sol par les coques adultes est négligeable voire nulle (année 1985), le recrutement est intense et son taux de survie meilleur (cohorte 85). Ce cas de figure transparait aussi pour la strate 2 pour laquelle la surface au sol occupée par les adultes (cohortes 82 et 83) diminue plus progressivement au cours des années 84 à 86 et où le recrutement de 1985 semble être en proportion de la place disponible vis-à-vis du recrutement de 1984.

Les fluctuations autour des valeurs moyennes de cet indice sont toujours très fortes (un facteur 10 au maximum) et peuvent être corrélées en particulier au mode de dispersion agrégative de *Cerastoderma edule*, bien qu'il puisse exister d'autres causes liées en particulier à l'existence d'une pêcherie à pied très active de l'espèce.

#### 2.2.2. ESTIMATION DU STOCK EXPLOITABLE

A partir des estimations précédentes du stock total de coques de la population de Ronce, il est possible d'estimer le stock exploitable. La législation française prévoit depuis 1965 une taille marchande légale fixée à 30 mm pour *Cerastoderma edule*, cette taille légale était fixée à 25 mm auparavant (Lambert, 1945). Pour estimer ce stock exploitable, il ne suffit pas de prendre en compte uniquement cette taille légale (protocole utilisé par Lemoine *et al.* (1988) lors de l'estimation du stock exploitable de la baie de Somme) mais il est nécessaire de tenir compte de la sélectivité de l'engin de pêche utilisé par les pêcheurs professionnels (Cole, 1956 a; Hancock, 1967).

##### 2.2.2.1. Courbe de sélectivité de la gobette

L'engin de pêche utilisé par les pêcheurs à pied professionnels charentais s'appelle une "gobette". C'est une sorte de crible disposant d'un manche en bois et formé de tiges métalliques disposées longitudinalement. Leur écartement permet le passage des coques dans le sens de la largeur de la coquille. Sur l'aire de pêche, le pêcheur gratte le sédiment à l'aide d'une griffe et le tamise dans la "gobette". Lorsqu'il juge que sa capture est suffisante, il dépose celle-ci dans une "mane" ou panier posé à proximité.

La détermination de la courbe de sélectivité de cet engin de pêche repose sur la relation entre le taux de rétention et la taille des individus (Laurec & Le Guen, 1981). Le taux de rétention est obtenu par le rapport entre le nombre d'individus capturés par l'engin de prélèvement et le nombre d'individus qui y sont rentrés, ceci pour chaque classe de taille mesurée par la longueur de la coquille.

L'observation de la courbe de sélectivité de l'engin (Fig. 63) montre que près de 50% des coques de 25 mm de longueur totale sont capturées et que 100% des captures s'effectuent dès 28 mm. La taille de pleine vulnérabilité (au sens défini par Laurec & Le Guen, 1981) est donc de 28 mm.

# DYNAMIQUE DE POPULATION

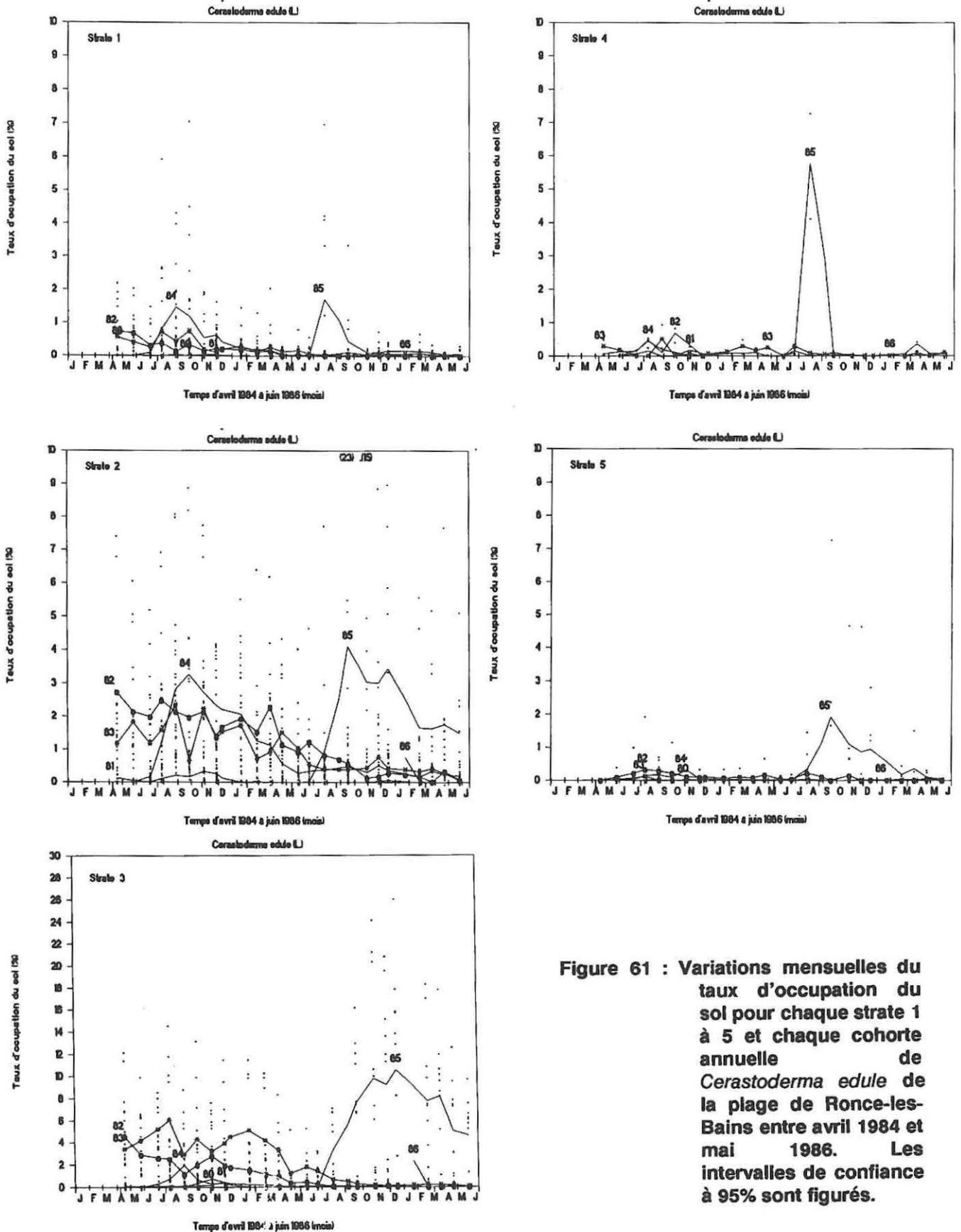


Figure 61 : Variations mensuelles du taux d'occupation du sol pour chaque strate 1 à 5 et chaque cohorte annuelle de *Cerastoderma edule* de la plage de Ronce-les-Bains entre avril 1984 et mai 1986. Les intervalles de confiance à 95% sont figurés.

DYNAMIQUE DE POPULATION

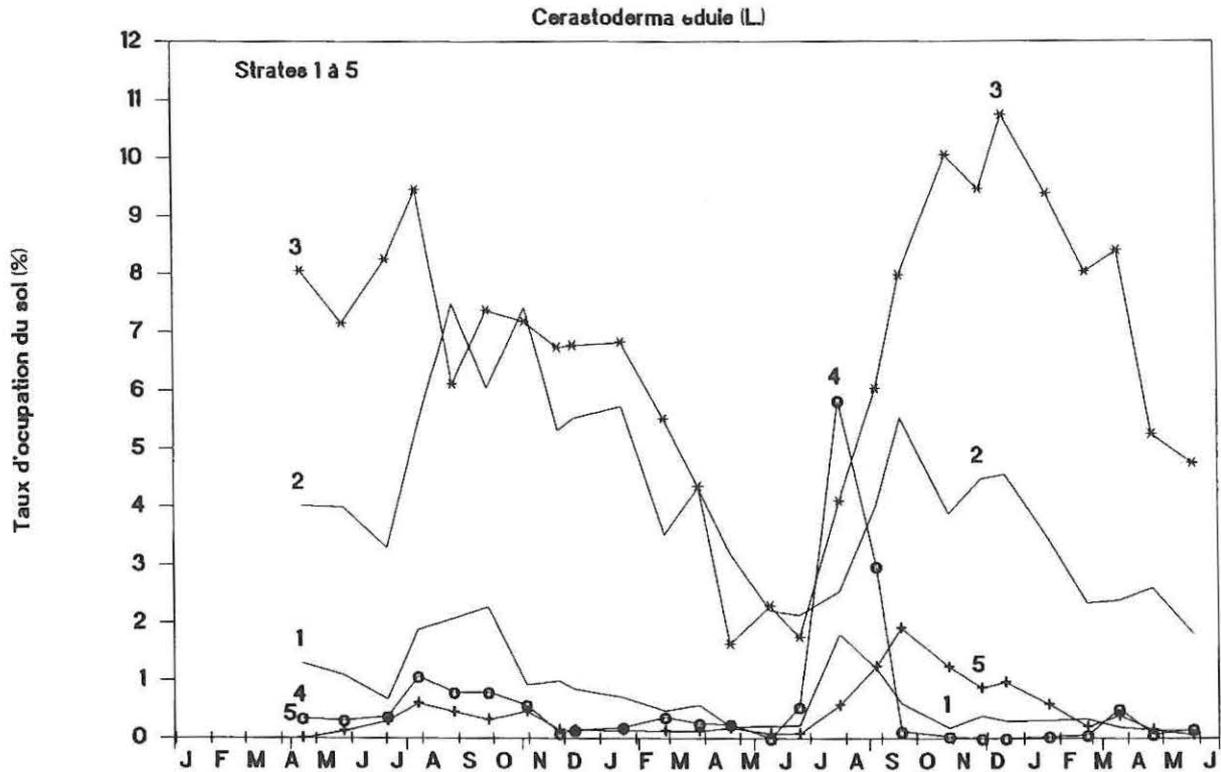


Figure 62 : Variations mensuelles du taux d'occupation du sol total (somme des cohortes annuelles) de *Cerastoderma edule* de la plage de Ronce-les-Bains entre avril 1984 et mai 1986. Seule la valeur moyenne est figurée.

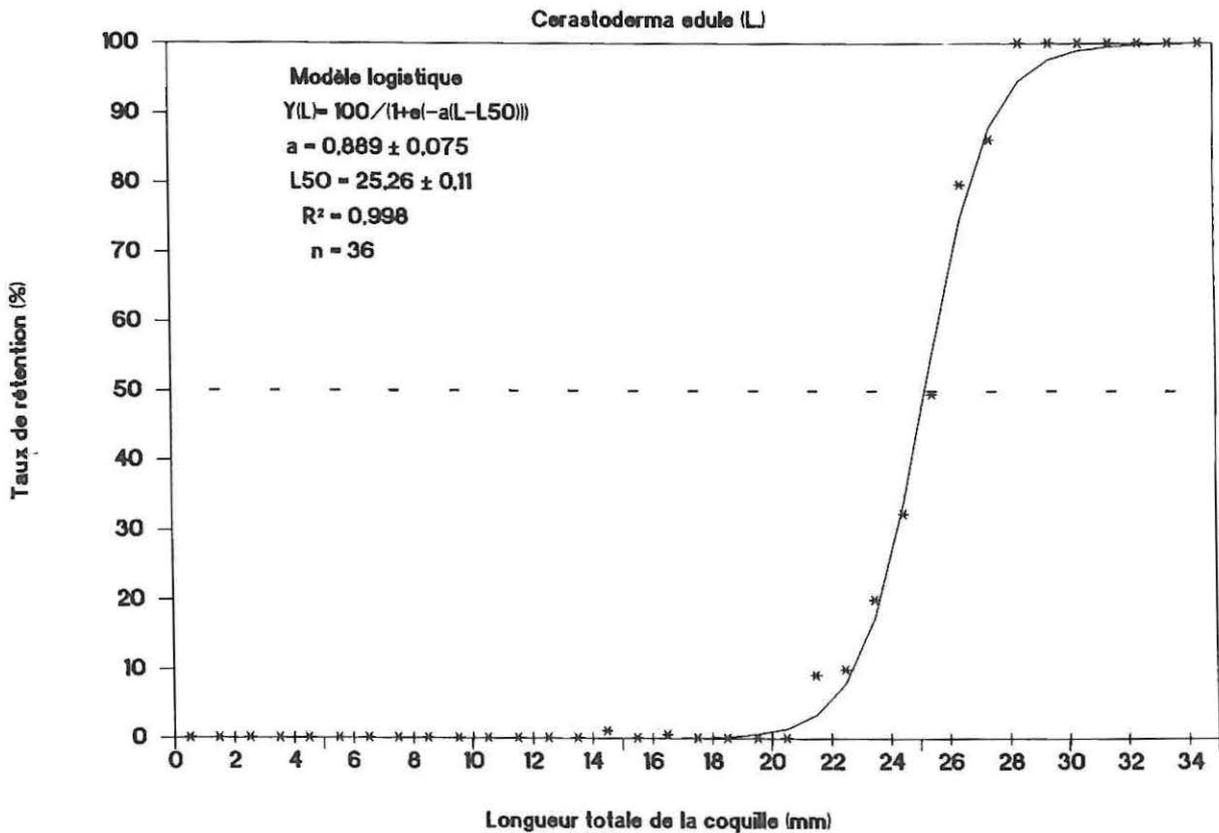


Figure 63 : Courbe de sélectivité de l'engin de pêche (gobette) utilisé par les pêcheurs professionnels à pieds de *Cerastoderma edule*.

Cette courbe de sélectivité peut être ajustée par une équation logistique dont l'ajustement non linéaire par l'algorithme de Marquardt (1963) ainsi que les valeurs brutes apparaissent sur la figure 63. L'équation logistique est la suivante :  $Y(L) = 1 / (1 + e^{-a(L-L50)})$

avec  $Y(L)$  : taux de rétention,  $L$  : longueur totale de la coquille,  $L50$  : longueur totale pour 50% de rétention,  $a$  : coefficient.

Les estimations des paramètres sont :  $a = 0,89 \pm 0,07$  et  $L50 = 25,26 \pm 0,11$  mm avec  $R^2 = 0,99$  et  $n = 36$ . Test de Durbin-Watson : 2,21 (indique l'acceptation de l'hypothèse nulle d'indépendance des résidus).

#### 2.2.2.2. Niveau du stock exploitable

Le niveau du stock total exploitable atteint sur la période d'étude une valeur maximale de  $30 \pm 12$  millions d'individus et de  $200 \pm 50$  tonnes en automne 1984 (Fig. 64 A et B). Ce stock subit ensuite une diminution exponentielle (le taux de diminution est constant) pour atteindre en mai 1986 un niveau 30 fois moindre ( $1,0 \pm 0,6$  millions d'individus) : ce taux de diminution est à relier d'une part à la mortalité naturelle et, d'autre part, à la mortalité par pêche.

Le stock exploitable de la plage de Ronce-les-Bains se concentre essentiellement dans la strate 3 (vase sableuse du médio-littoral inférieur). En effet, d'avril 1984 à juillet 1985, 50 à 75% du stock total exploitable de cette plage se situent dans ce secteur, alors qu'il ne recèle plus que 20 à 30% du stock total exploitable après l'automne de 1985. Le stock exploitable de la strate 2 (herbier de *Zostera noltii*) présente un niveau moins fluctuant au cours du temps. De 3 à 8 millions d'individus, soit une biomasse de 20 à 50 tonnes, pour les années 1984 à 1985, ce stock atteint les 1 à 3 millions d'individus, soit une biomasse de 4 à 10 tonnes au printemps 1986. Le facteur de diminution n'est que de 5. Le stock exploitable de la strate 1 et surtout des strates 4 et 5 est comparativement négligeable.

La différence d'évolution temporelle entre les niveaux du stock exploitable des strates 2 et 3 laisse supposer, sous la condition que le taux de mortalité naturelle des adultes de *Cerastoderma edule* soit à peu près constant géographiquement, que l'effort de pêche et donc le taux de mortalité par pêche ne soit pas constant géographiquement : il serait plus intense dans la strate 3 où le stock exploitable est le plus abondant.

#### 2.2.2.3. Variabilité de l'intensité de pêche locale

De manière à préciser l'hypothèse précédente et dans la mesure où pour la plage de Ronce-les-Bains aucune estimation de l'effort de pêche (par exemple le nombre de pêcheurs/jour) ni aucune estimation des captures par unité d'effort, C.P.U.E. ne sont disponibles, il n'en demeure pas moins possible d'utiliser une notion qui se rapproche de "l'intensité de pêche" définie par Beverton & Holt (1957), "intensité de pêche" qualifiée de "locale" par Laurec & Le Guen (1981).

Dans le cas présent et en considérant le point de vue du pêcheur professionnel, "l'intensité de pêche locale" peut se définir comme étant la surface totale à prospecter pour obtenir une capture de coque fixée arbitrairement à 1 kg (biomasse totale fraîche). L'estimation de cette surface se fait conjointement à partir des estimations des abondances, des structures démographiques et des relations "taille-poids frais" annuelles : seule la valeur moyenne est estimée. L'évolution au cours de la période d'étude de "l'intensité de pêche locale" apparaît pour les strates 1, 2 et 3 sur la figure 65 (A et B).

La surface à prospecter sur la strate 1 (haut médio-littoral) varie au cours de l'année 1984 de 10 à 20 m<sup>2</sup>. Après l'hiver rigoureux de 1984-1985, la surface à prospecter augmente puis subit un accroissement rapide au cours de l'été 1985, elle atteint ensuite une valeur moyenne de 100 m<sup>2</sup>. Au cours du printemps 1986, son évolution est plus aléatoire et des niveaux de 500 m<sup>2</sup> sont dépassés.

En comparaison, la surface à prospecter pour récolter un kilogramme de *Cerastoderma edule* sur les strates 2 et 3 avoisine respectivement les 2-4 m<sup>2</sup> et les 1-2 m<sup>2</sup>, ceci jusqu'à l'été de 1985. A partir de cette période, les évolutions temporelles de la surface moyenne à prospecter divergent entre ces deux strates : la diminution du stock exploitable est plus rapide dans la strate 3 et corrélativement moins rapide dans la strate 2. Cependant une même tendance saisonnière apparaît en particulier à partir de la fin de l'hiver 1985-1986 (Fig. 65).

DYNAMIQUE DE POPULATION

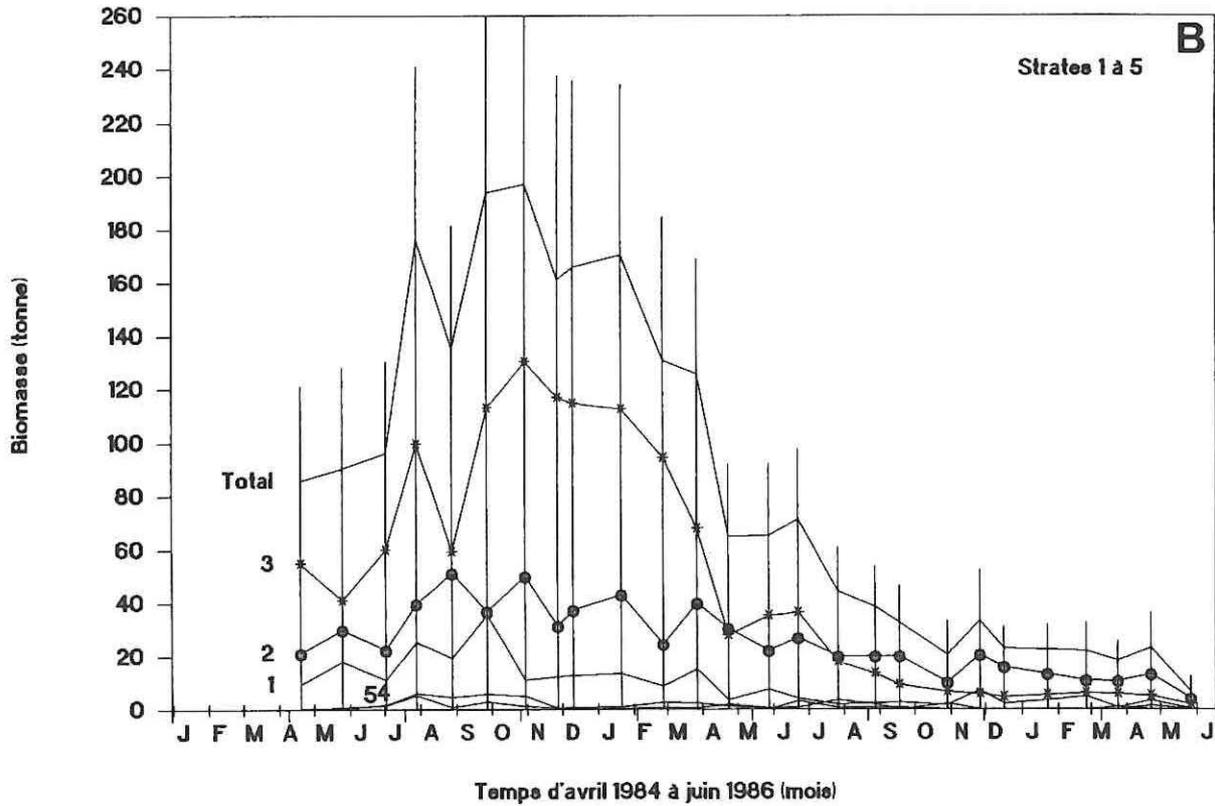
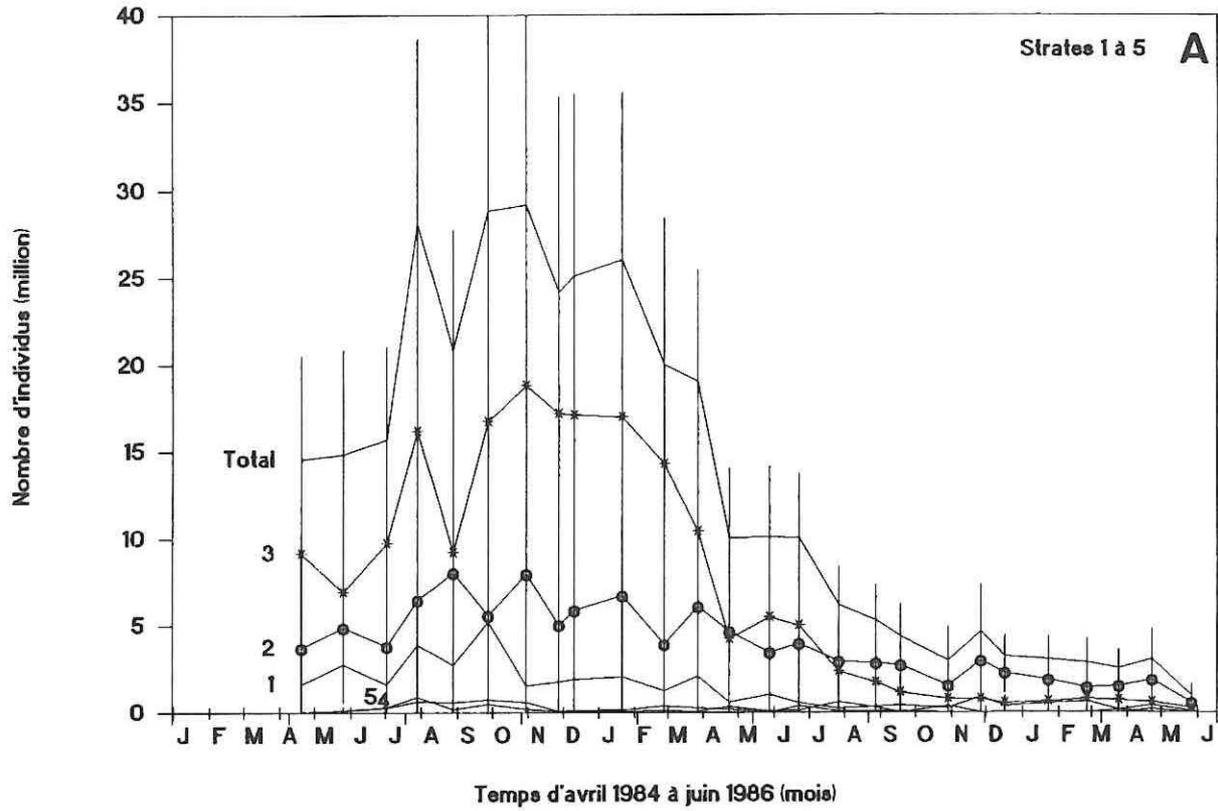


Figure 64 : Variations mensuelles du stock exploitable de *Cerastoderma edule* de la plage de Ronce-les-Bains depuis avril 1984 à mai 1986 en millions d'individus (A) et en biomasse fraîche (B). Les intervalles de confiance à 95% sont figurés.

## Surface à prospecter pour une capture

de 1 kg de *Cerastoderma edule* (L.)

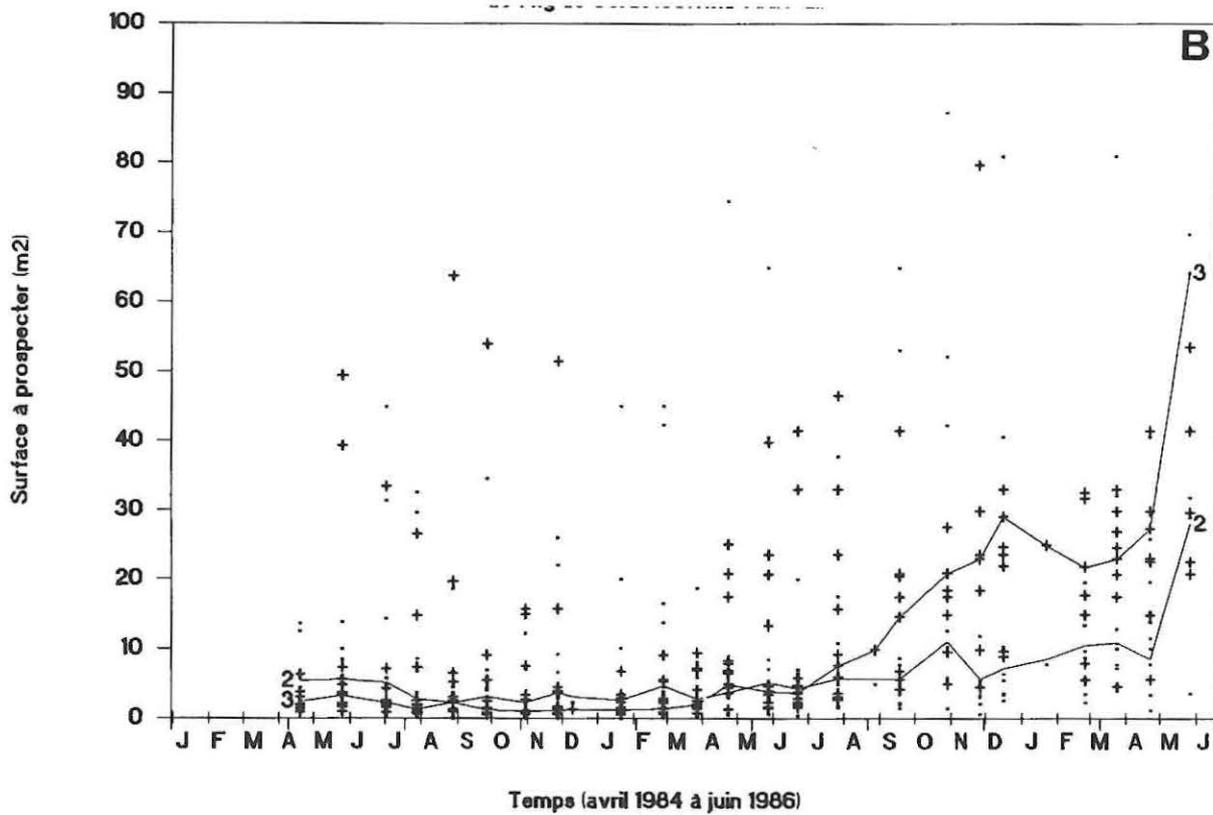
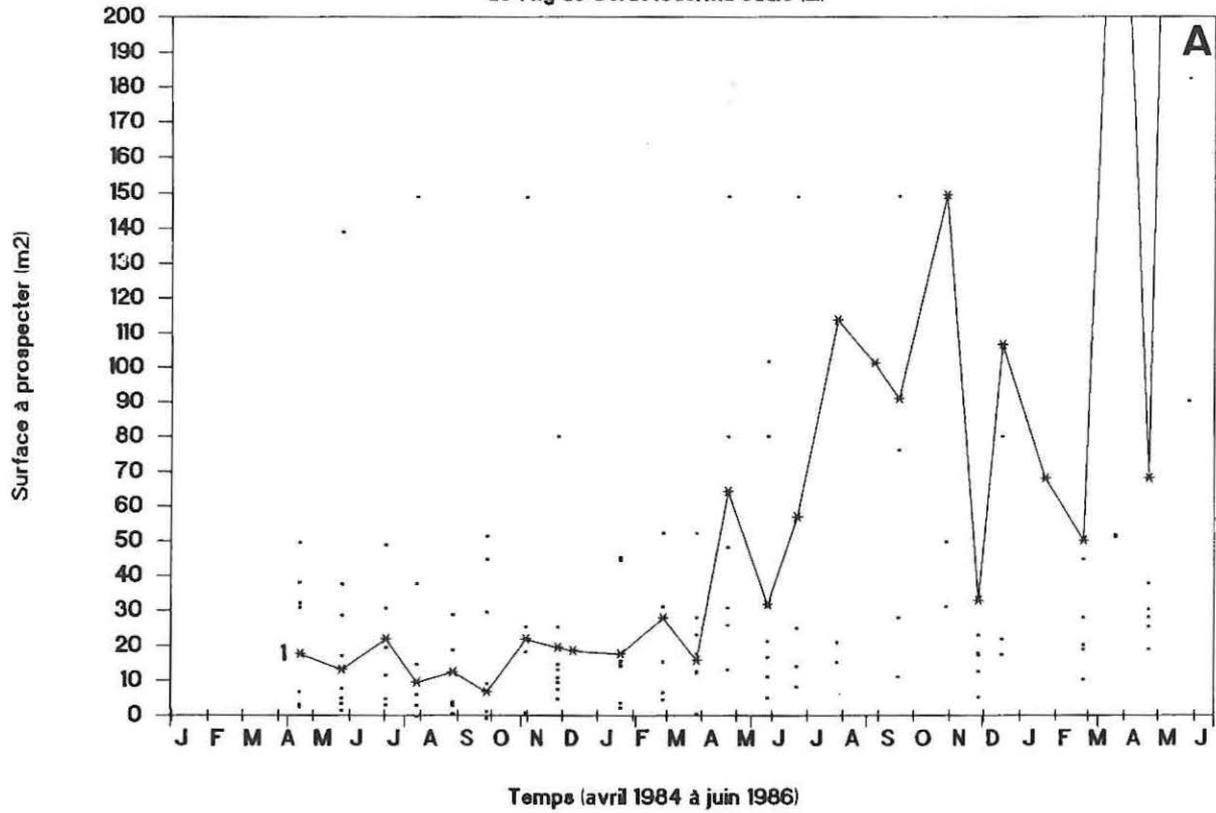


Figure 65 : Variations mensuelles de la surface moyenne à prospecter pour obtenir une capture d'un kilogramme de *Cerastoderma edule* (biomasse fraîche). Strate 1 (A) et strates 2 et 3 (B).

Sous l'hypothèse d'un taux de mortalité naturelle constant des cohortes adultes pour les strates 2 et 3, les différences observées précédemment peuvent être interprétées comme le résultat d'une concentration de l'effort de pêche professionnel de *Cerastoderma edule* sur la strate 3 au détriment des autres secteurs de la plage. Trois éléments peuvent expliquer cette constatation :

- Le niveau du stock : 50 à 75% du stock total de la plage de Ronce-les-Bains sont concentrés sur la strate 3,

- Le type sédimentaire de vases sableuses gorgées d'eau : ce sédiment est beaucoup plus propice au travail d'exploitation effectué (grattage et tamisage du sédiment) que ne le sont les vases sableuses plus compactes de l'herbier de *Zostera noltii* présentes dans la strate 2. Le stock de coques de cet herbier est donc moins exploité.

- Le mode d'exploitation de *Cerastoderma edule* sur la plage de Ronce-les-Bains : il semble être régi par une règle proche du "tout ou rien". A partir du moment où les conditions de densités et de taille marchande de *Cerastoderma edule* sont réunies et dans la mesure où le travail du sédiment est peu contraignant, l'exploitation de cette espèce perdura jusqu'à l'épuisement *quasi* complet du gisement localement exploitable.

#### 2.2.2.4. Déplacement de la pêcherie

L'une des conséquences liées au type d'exploitation des gisements de *Cerastoderma edule* dans le bassin de Marennes-Oléron est le déplacement régulier de l'effort de pêche par rotation entre les divers gisements exploitables. Les gisements épuisés sont visités occasionnellement par les pêcheurs à pied afin de vérifier que les coques initialement rejetées n'atteignent pas à nouveau une taille commerciale. Le cycle de ces rotations est saisonnier et pluriannuel. Les observations de Bouxin (1937) montrent que ce type d'exploitation est une règle générale. Il note à propos des côtes atlantiques : "Pourtant, l'espèce (*C. edule*) est si prolifique que les bancs dévastés se repeuplent après une année ou deux de repos. Ils sont à nouveau mis au pillage dès que leur richesse est connue et le cycle recommence".

Dans le bassin de Marennes-Oléron, la pêche de coques est exercée occasionnellement par les ostréiculteurs et par une dizaine de pêcheurs professionnels à pied tout au long de l'année. En revanche, au cours de la période estivale, plusieurs centaines ou milliers de pêcheurs à pied occasionnels peuvent être comptabilisés sur les bancs de sourdons. Cependant autant la pêche professionnelle ou semi-professionnelle est optimisée et régie par les règles du marché (pêche à la commande) autant la pêche récréative des estivants peut être qualifiée de pêche de proximité. Cela explique vraisemblablement la brusque augmentation de la surface à exploiter de la strate 1 (haut médiolittoral) au cours des mois de juillet à septembre 1985 (30 m<sup>2</sup> à 120 m<sup>2</sup>) du fait de la proximité de ce secteur avec les plages touristiques de Ronce-les-Bains et de la Cèpe.

A l'échelle du bassin de Marennes-Oléron, les principaux gisements de coques se situent sur la côte Est de l'île d'Oléron (Boyardville, Bellevue, Lamouroux, Mortanne et Trompe-Sot) ainsi que sur les estrans du Sud (Barat, Perquis et Ronce-les-Bains) (Fig. 66). Un suivi trimestriel de ces bancs durant l'année 1985 a montré que les gisements de Boyardville, Mortanne, Barat, Perquis et Ronce-les-Bains ont été les plus exploités. Ces gisements ont présenté un recrutement très abondant en 1985, beaucoup plus fort que celui de 1984 excepté le gisement de Mortanne où la situation est inversée. En revanche, les gisements de Lamouroux et Trompe-Sot n'ont connu aucun recrutement notable au cours de l'année 1984 et ne présentent pas de survivants de l'année 1983 ou 1982. Le gisement de Bellevue est intermédiaire avec effectivement une cohorte 84 inexistante, une cohorte 83 abondante et une cohorte adulte 1982 très forte : ce gisement a vraisemblablement été moins exploité par la pêcherie car d'accès moins aisé (Fig. 66).

DYNAMIQUE DE POPULATION

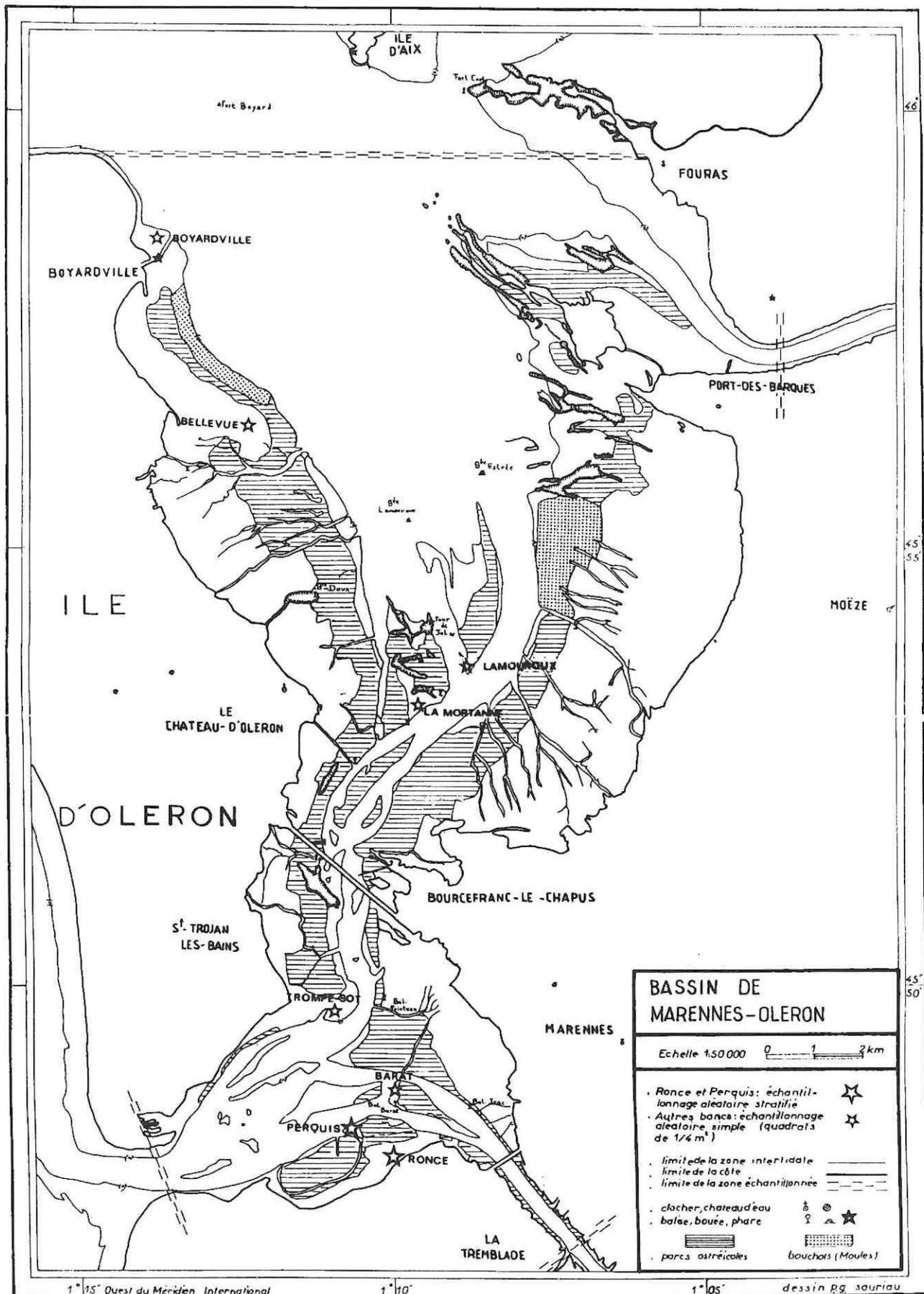


Figure 66 : Situation géographique des principaux gisements exploités de *Cerastoderma edule* dans le bassin de Marennes-Oléron.

### 2.2.3. RELATION STOCK-RECRUTEMENT

La relation stock-recrutement chez *Cerastoderma edule* a été étudiée en détail par Hancock (1973). Il a établi les conclusions suivantes :

- "Cockles ... seem to be able to make a spectacular recovery from low stock levels". Kristensen (1957) précise alors : "The main condition for a rich year class seems to be that the flats are void of cockles",

- "Inverse relationship between successive year classes : when settlement in Year 1 had been poor to moderate, the settlement in Year 2 ranged from poor to execeptional, but only poor to moderate settlements followed years of good to exceptional settlements",

- "settlement and survival seem to be affected adversely by numbers in previous year classes". Plus précisément "When there are large number of spawners there is likely to be poor recruitment except when there are low numbers of 0-group. When the numbers of spawners are low there may be heavy recruitment when 0-group numbers are low, but not when 0-group numbers are high".

Les conditions requises par la première conclusion découlent aussi bien d'hivers très rigoureux (Stephen, 1932; Smidt, 1944; Kristensen, 1957; Hancock, 1973; Beukema, 1982; Yankson, 1986 a, Desprez *et al.*, 1987 a, b) que d'une surexploitation du stock d'adultes (Hancock, 1973).

#### 2.2.3.1. Observations dans le bassin de Marennes-Oléron

Les observations réalisées dans le cas présent s'inscrivent parfaitement dans le cadre défini par Kristensen (1957) et Hancock (1973) (Tab. 14) :

- La variabilité interannuelle et inter-bancs du recrutement de coques établie à partir d'observations réalisées sur les principaux gisements de sourdons du bassin (Fig. 66) montre que les processus de recrutement de coques sont aussi variables dans le temps que dans l'espace. L'intensité des recrutements annuels pour chaque banc est obtenue à partir des structures démographiques de 1984 et 1985 en supposant que les taux interannuels de mortalité naturelle restent constants. Ceci revient à supposer que si la force d'une classe d'âge de recrues est nulle ou très forte, sa force à l'état adulte 1 an après sera globalement conservée sachant que ce n'est qu'à partir de l'âge de 2 ans (28 mm) que toute coque devient vulnérable pour la pêche. Les structures démographiques observées en 1985 sont donc uniquement interprétées pour obtenir l'intensité du recrutement de 1984. Pour Ronce-les-bains, les observations de 1985 et 1984 permettent d'estimer l'intensité du recrutement de 1983 (Tab. 14).

Tableau 14 : Variabilité interannuelle du recrutement de *Cerastoderma edule* dans les gisements du bassin de Marennes-Oléron. Echelle d'intensité d'une classe d'âge : nulle (0), faible (+), forte (++) et très forte (+++).

Gisement	1985	1984	1983
<b>Barat</b>	+++	0	
<b>Bellevue</b>	+++	0	
<b>Boyarville</b>	+++	+	
<b>Lamouroux</b>	+	0	
<b>La Mortanne</b>	+	+++	
<b>Perquis</b>			
<b>Strate 1</b>	+++	0	
<b>Strate 2</b>	+++	0	
<b>Strate 3</b>	+	0	
<b>Trompe-Sot</b>	+++	0	
<b>Ronce-les-Bains</b>			
<b>Strate 1</b>	+++	0	+
<b>Strate 2</b>	++	++	++
<b>Strate 3</b>	+++	0	+++
<b>Strate 4</b>	++	0	+
<b>Strate 5</b>	+	0	0

## DYNAMIQUE DE POPULATION

- L'une des composantes de cette variabilité du recrutement tient dans la relation entre les recrutements de deux années successives : toutes les configurations possibles ne sont pas équiprobables, un recrutement inexistant peut être suivi de n'importe quel type de recrutement alors qu'un recrutement fort à très fort est préférentiellement suivi d'un recrutement faible ou nul (Tab. 15). Hancock (1973) observe sur 20 ans une relation analogue pour les populations de *Cerastoderma edule* du Burry Inlet (Pays de Galles).

**Tableau 15 : Relation entre le recrutement de l'année N et le recrutement de l'année N+1 pour les gisements de *Cerastoderma edule* du bassin de Marennes-Oléron (années 1982 à 1985). Même échelle d'intensité que pour le tableau 14.**

Intensité du recrutement année N+1	(+++)	↑	7	1	0	0
	(++)		1	0	2	0
	(+)		3	0	0	1
	(0)		1	2	0	1
				(0)	(+)	(++)
			Intensité du recrutement année N			

- Hancock (1973) montre aussi pour la coque que la relation entre le stock de géniteurs au moment de la ponte printanière (mai à juin) et le niveau atteint par le stock des juvéniles en automne (octobre à novembre) semble être conforme à une relation stock-recrutement ajustée au modèle stock-recrutement de Ricker (1954).

### 2.2.3.2. Ajustement à un modèle stock-recrutement

Pour l'ensemble des principaux gisements de coque du bassin de Marennes-Oléron (Fig. 66) situés sur les bancs de Barat, Bellevue, Boyardville, Lamouroux, Mortanne, Perquis (3 strates), Ronces-Bains (5 strates) et Trompe-Sot, la relation entre le stock de géniteurs du printemps et le stock de juvéniles d'automne suggère une relation proche de celle proposée par Ricker (1954) (courbe avec un maximum) plutôt que celle proposée par Beverton & Holt (1957) (courbe avec une asymptote). Laurec *et al.* (1980) présentent une modification de la formulation de Ricker (1954) qui permet de prendre en compte un point second d'inflexion pour les bas niveaux du stock parental. Shepherd (1981) présente une formulation plus générale du modèle stock-recrutement.

Les formulations de ces modèles sont :

Ricker (1954) : $R = a P e^{-b P}$ Laurec <i>et al.</i> (1980) : $R = \alpha P e^{-\beta P (1 - e^{-\Gamma P})}$ Shepherd (1981) : $R = h P / (1 + (P / k)^\gamma)$
---

avec

R : stock de juvéniles (groupe 0) en automne,

P : stock de géniteurs au printemps (mâles et femelles),

a, b, α, β, Γ, h, k et γ : constantes.

Dans le cas du modèle de Ricker (1954), les coefficients a et b ont la signification suivante : a est un coefficient de mortalité indépendant de la densité et b est un coefficient de mortalité dépendant de la densité.

Ces modèles ont été ajustés (algorithme non linéaire de Marquardt, 1963) aux courbes d'abondance et de biomasse selon le critère des moindres carrés. La biomasse de matière organique est estimée à partir des structures démographiques et des relations mensuelles "taille-poids" de tissu sec. Le stock est exprimé en abondance (millier d'individus) et en biomasse (g) par unité de surface (m<sup>2</sup>).

# DYNAMIQUE DE POPULATION

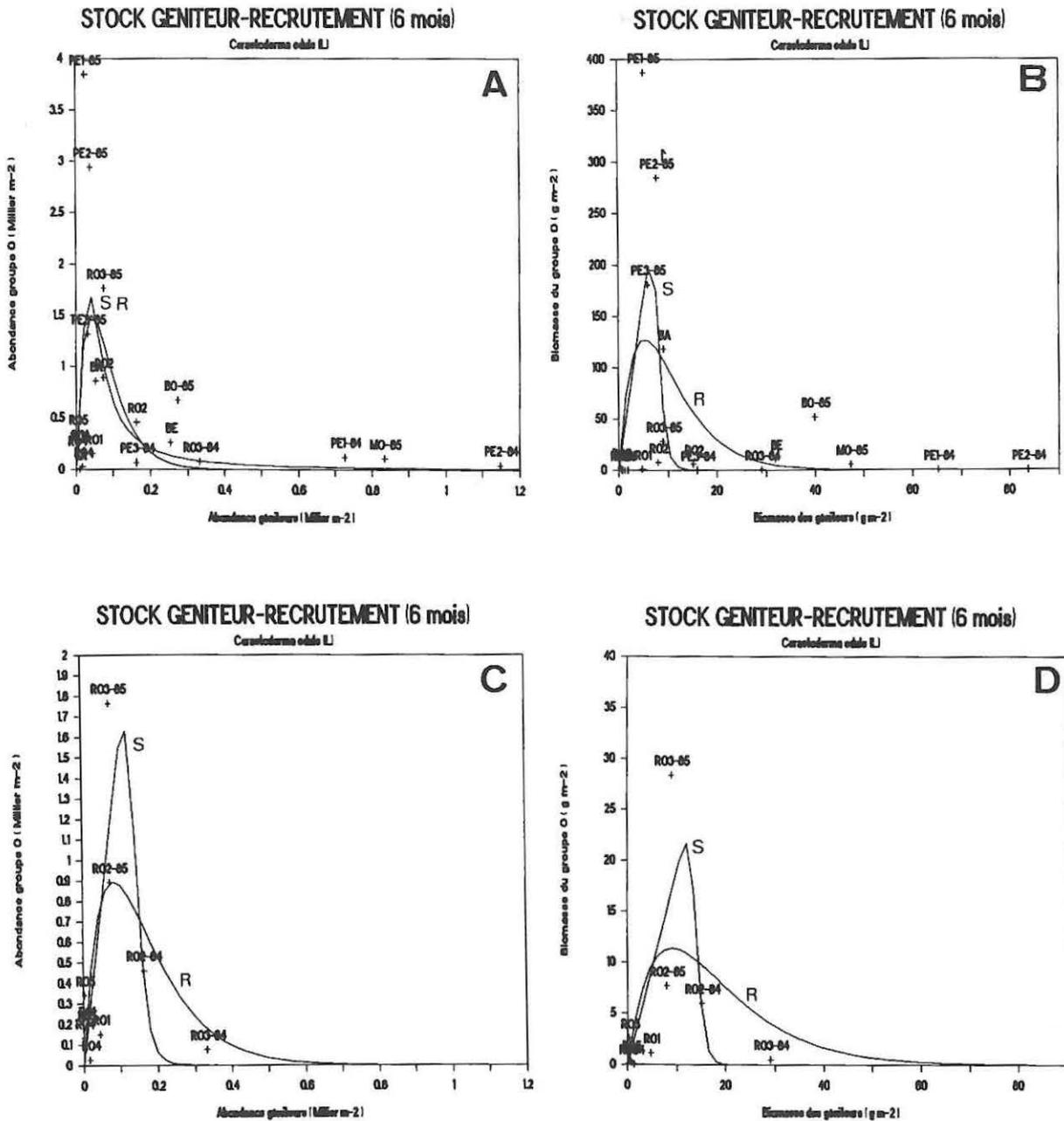


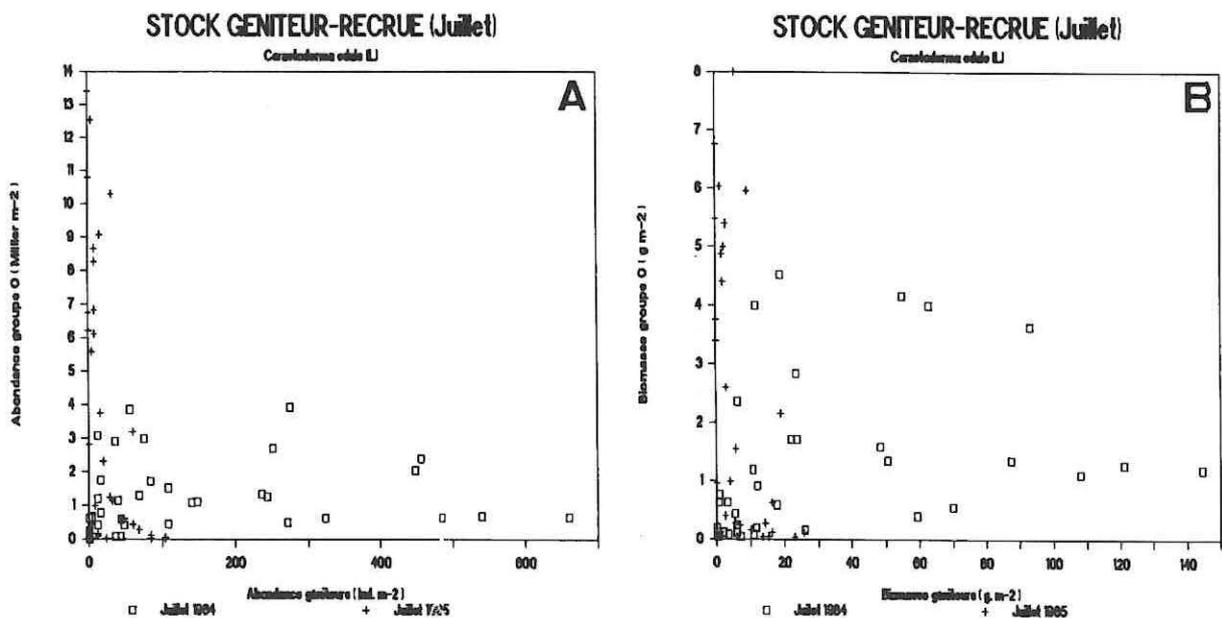
Figure 67 : Relation stock-recrutement basée sur les observations de 1984 et 1985 pour les populations de *Cerastoderma edule* des principaux gisements du bassin de Marennes-Oléron en abondance (A) et en biomasse (B). C.a.; particulier du gisement de Ronce-les-Bains en abondance (C) et en biomasse (D). Ajustement aux modèles de Shepherd (S) et de Ricker (R).

## DYNAMIQUE DE POPULATION

Pour l'ensemble des observations effectuées sur les gisements de *Cerastoderma edule*, les deux modèles de Ricker (1954) et Shepherd (1981) s'ajustent de manière identique à la courbe exprimée en abondance (Fig. 67 A) alors que le modèle de Shepherd permet d'expliquer une part significativement plus importante de la variabilité des données de la courbe de biomasse (Fig. 67 B : gain de 15% du coefficient de détermination  $R^2$ ). Pour ces deux ajustements, le maximum d'abondance et de biomasse en juvéniles est obtenu pour des niveaux respectifs de 60 à 120 adultes  $m^{-2}$  et de 5 à 10 g de tissus secs  $m^{-2}$ . De plus, la relation stock-recrutement exprimée en biomasse semble posséder un point d'inflexion aux faibles niveaux de biomasse des géniteurs. Le modèle de Ricker modifié par Laurec *et al.* (1980) permettant de rendre compte de l'existence d'un tel point d'inflexion ne permet cependant pas d'extraire une part plus forte de la variabilité des données que ne le fait le modèle de Shepherd. Ce dernier ajustement n'est donc pas figuré.

En parallèle à l'ajustement de ces courbes stock-recrutement sur l'ensemble des gisements de *Cerastoderma edule* du bassin de Marennes-Oléron, il est possible pour le gisement de Ronce-les-Bains d'ajuster une courbe stock-recrutement aux 10 points d'observation provenant des 2 années d'observation et des 5 strates échantillonnées (Figs. 67 C et D). Le modèle de Shepherd permet d'expliquer plus de 60% de la variance des données contre 40% au modèle de Ricker. Il apparaît que bien que le niveau maximal d'abondance ou de biomasse des juvéniles soit plus faible que pour l'ajustement sur l'ensemble des données du bassin (facteur 2 pour les abondances et facteur 10 pour les biomasses), ce niveau maximal est atteint pour une valeur d'abondance ou de biomasse des adultes pratiquement identique. La différence entre le facteur 2 pour les abondances et le facteur 10 pour les biomasses provient à l'évidence de performances de croissance différentes selon les gisements : en automne, les juvéniles du banc de Barat atteignent une longueur moyenne de  $21,2 \pm 0,2$  mm ( $n=1000$ ), ceux de Perquis  $18,5 \pm 0,4$  mm ( $n=1500$ ) alors qu'ils ne dépassent pas  $9,2 \pm 0,3$  mm ( $n=2000$ ) pour la strate 3 de Ronce-les-Bains.

Cela laisse donc supposer que pour un niveau de compétition intraspécifique adulte-juvénile fixé, la capacité maximale d'installation des juvéniles dépend des potentialités du site, potentialités globalement liées à l'aspect trophique (temps d'immersion, apport de nourriture, charge en seston...). De plus comme indiqué sur chacune de ces relations (Fig. 67), c'est essentiellement la dispersion des points obtenus pour les deux années 1984 et 1985 qui assurent l'allure générale de la courbe. C'est le cas des secteurs intensivement prospectés par la pêche à pied avec pour Perquis et la strate 3 de Ronce-les-bains une opposition entre l'année 1984 (fort niveau des géniteurs, faible niveau des juvéniles) et l'année 1985 (faible niveau des géniteurs, fort niveau des juvéniles).



**Figure 68 :** Relation stock-recrutement basée sur les observations de juillet 1984 et 1985 pour la population de *Cerastoderma edule* de Ronce-les-Bains en abondance (A) et biomasse (B).

Cette caractéristique se retrouve alors de manière particulièrement nette par exemple sur la relation stock-recrutement mettant en relation pour les mois de juillet 1984 et 1985 (au maximum du recrutement) le stock d'adultes en place et le stock des recrues (Fig. 68). L'allure générale des deux courbes obtenues pour les 41 stations de Ronce-les-Bains semble différente en juillet 1984 (courbe avec un maximum) et en juillet 1985 (courbe exponentielle décroissante) avec un recrutement global sur le site trois fois moindre en 1984 qu'en 1985 (Fig. 58). Cette dernière courbe apparaît alors conforme à celles signalées par Bachelet *et al.* (soumis) avec des niveaux maxima de recrues dépassant les 30 000 individus  $m^{-2}$ . Il faut d'ailleurs noter que la courbe stock-recrutement obtenue en août 1989 en baie de Somme décrit une aire de densité beaucoup plus vaste que celle obtenue sur le site de Marennes-Oléron avec des densités maximales de 5000 individus adultes  $m^{-2}$  et de 25 000 recrues  $m^{-2}$  (Bachelet *et al.*, soumis), ce qui semble montrer une reprise du gisement picard depuis les années 1985-1986 (Desprez *et al.*, 1987).

## 2.3. DISCUSSION

### 2.3.1. CHOIX DU PLAN D'ÉCHANTILLONNAGE

Bien que des stratégies d'échantillonnage élaborées pour l'estimation des stocks des espèces marines avec des estimateurs clairement définis soient largement usitées dans les études de dynamique de populations marines exploitées, que ces populations soient piscicoles (Grosslein & Laurec, 1982) ou conchylicoles (Hamon & Tournier, 1981; Hamon, 1983; Bacher *et al.*, 1986), leur usage semble peu courant dans l'étude des populations de *Cerastoderma edule* qui sont pourtant, dans la plupart des cas, soumises à une exploitation commerciale. Généralement, l'étude des populations de *C. edule* consiste en la détermination des principaux paramètres biologiques (cycle de reproduction, cycle de recrutement, courbe de croissance, structure démographique, taux de mortalité, rapport production-biomasse) et se contente d'un plan d'échantillonnage sommaire constitué de stations fixes (Orton, 1926; Stephen, 1931; Figueras, 1957; Figueras, 1966; Gimazane, 1971; Ivell, 1981; Gordo, 1982; Planas & Mora, 1984; Saavedra Martín, 1984; Brey, 1986; Madani, 1989) ou de transects (Jones, 1979; Dewarumez, 1983).

Des protocoles plus rigoureux ont été utilisés dans le même but que précédemment avec la mise en place sur l'ensemble du gisement d'un échantillonnage aléatoire (Evans, 1977) ou systématique (Hancock & Urquhart, 1965; Catoira *et al.*, 1984; González & Camacho, 1984; Otero Llovo *et al.*, 1984; Mejuto, 1984). Lorsque l'étude a pour but l'estimation des stocks de *Cerastoderma edule* avec parfois l'estimation de la fraction exploitable par la pêche ainsi que la cartographie des densités et biomasses du gisement, une planification plus complète de la stratégie d'échantillonnage est alors réalisée (Wright, 1926; Howard, 1976; Rybarczyk *et al.*, 1988 a et b). Ce souci de planification transparait aussi d'études ayant pour but de comparer la stratégie de reproduction de *Cerastoderma edule* le long d'un gradient latitudinal (Guillou *et al.*, 1990). Il est alors complètement intégré aux études expérimentales du déterminisme du recrutement de *C. edule* au cours desquelles l'interprétation statistique des résultats passe obligatoirement par la définition d'un plan d'expérience et le respect de facteurs contrôlés (Bachelet, 1987; Bachelet *et al.*, 1991; André & Rosenberg, 1991).

Il ressort d'un essai de synthèse des différents plans d'échantillonnage appliqués à l'étude des stocks des populations de *Cerastoderma edule*, trois éléments principaux (Tab. 16) :

- L'échantillonnage systématique semble le plus utilisé dans la mesure où il permet la réalisation rapide d'une cartographie des isoplètes de densité et biomasse du gisement.
- Même lorsque le plan adopté le permet, l'estimation des variances n'est généralement pas effectuée.
- Dans le cas d'un échantillonnage systématique, seule l'utilisation d'une procédure géostatistique permet de s'affranchir du problème de biais des estimateurs de la variance (Gros & Hamon, 1989). L'emploi d'un échantillonnage aléatoire stratifié semble alors particulièrement adapté à l'étude des populations intertidales de *Cerastoderma edule* du fait d'une possible stratification géographique du gisement basée sur des prises de vue aériennes, d'estimateurs de la variance non biaisés et enfin d'une programmation aisée du calcul informatique des estimateurs.

De fait, les gisements de *Cerastoderma edule* se caractérisent par une forte hétérogénéité géographique des densités et biomasses : il y a ségrégation spatiale des diverses cohortes (Farrow, 1974; Sutherland, 1982 a; Desprez *et al.*, 1988, 1989). De ce point de vue, l'utilisation d'un plan

## DYNAMIQUE DE POPULATION

d'échantillonnage avec une couverture spatiale complète du gisement *i.e.* plan systématique ou plan stratifié, s'avère beaucoup plus approprié qu'un plan d'échantillonnage sommaire constitué de quelques stations "pilote". L'"image" ainsi obtenue de la structure démographique de la population est *a priori* moins biaisée et permet ensuite à partir des connaissances acquises de concevoir un suivi plus ciblé de certains des paramètres biologiques de la population; il est possible de consulter à ce propos Franklin & Pickett (1976, 1979), Rybarczyk *et al.* (1988 b) et la synthèse de Ducrotoy *et al.* (1989) concernant la planification de l'étude des gisements de coques et plus généralement de la faune benthique des estuaires.

**Tableau 16 : Stratégie d'échantillonnage adoptée lors de l'estimation des stocks et/ou de la cartographie des gisements de *Cerastoderma edule*. Moy. (moyenne), Var. (variance), Cartographie du gisement et source.**

Protocole	Estimation		Cartographie	Source
	Moy.	Var.		
<b>Aléatoire</b>	non	non	oui	Deltreil & His (1972)
	oui	non	non	Warwick & Price (1975)
	oui	oui	non	Beukema (1982)
	oui	non	non	Ponthoreau-Granet (1989)
<b>Transect</b>	oui	non	oui	Wright (1926)
	oui	non	oui	Symonds & Pickett (1971)
	oui	non	oui	Pickett & Franklin (1973)
	non	non	oui	Farrow (1974)
	oui	non	oui	Franklin & Pickett (1979)
	oui	non	non	West <i>et al.</i> (1979)
	oui	non	non	Madsen (1984)
<b>Systématique</b>	non	non	oui	Wright (1926)
	oui	oui	non	Mason (1966)
	oui	oui	non	Mason (1967 b)
	oui	non	non	Hibbert (1976)
	oui	non	oui	Wilson (1982)
	oui	oui	non	De Coe <i>et al.</i> (1984)
	non	non	oui	Fernandez-Cortes <i>et al.</i> (1984)
	non	non	oui	Garcia Fernandez <i>et al.</i> (1984)
	non	non	oui	Desprez <i>et al.</i> (1987 a)
	oui	non	oui	Desprez <i>et al.</i> (1988)
	oui	non	oui	Lemoine <i>et al.</i> (1988)
	oui	non	oui	Ducrotoy <i>et al.</i> (1989)
	non	non	oui	Rybarczyk <i>et al.</i> (1988 a, b)
oui	oui	oui	Gros & Hamon (1989)	
<b>Statifié</b>	oui	oui	non	Evans & Tallmark (1976)
	oui	non	non	Soares Ferreira & Cachola (1976)
	oui	oui	non	De Coe <i>et al.</i> (1984)
	oui	oui	non	Présente étude

### 2.3.2. FLUCTUATIONS DES STOCKS EXPLOITABLES

Tout au long de son aire de répartition géographique européenne, la coque *Cerastoderma edule* est soumise à une exploitation commerciale mais aussi, et de manière plus occasionnelle, à une pêche récréative estivale (Lambert, 1945). Cependant, toutes les pêcheries commerciales possèdent une caractéristique commune : elles présentent toutes de très fortes fluctuations de leurs productions interannuelles (Wright, 1926; Lambert, 1945; Franklin, 1972; Lemoine *et al.*, 1988) qui ne peuvent être corrélées que partiellement aux fluctuations du recrutement de juvéniles (Hancock, 1973) ou aux

modifications de l'effort et des techniques de pêche (Pickett, 1973). Cette caractéristique se retrouve aussi bien pour les pêcheries d'Irlande (West *et al.*, 1979), d'Ecosse (Farrow, 1974), d'Angleterre (Cole, 1956 a), du Pays de Galles (Franklin & Pickett, 1976; 1979), des Pays-Bas (Kristensen, 1957), d'Allemagne (Meixner, 1979), de France (Lambert, 1945; Desprez *et al.*, 1987 a, b), que pour celles du Portugal (Soares-Ferreira & Cachola, 1976; Gordo, 1982).

Sans faire le détail exhaustif des causes responsables de ces fluctuations (Kristensen, 1957) et parfois même du déclin total des pêcheries (voir à ce sujet les synthèses de Ducrotoy *et al.* (1987) et Desprez *et al.* (1987 a, b) pour la pêcherie de baie de Somme), il peut être mis en évidence, rétroactivement, un ensemble de facteurs abiotiques, biotiques et anthropiques agissant en interaction et susceptibles d'expliquer la genèse de ces variations. Tout en restreignant son exposé aux espèces marines intertidales, Reise (1985) adopte une démarche analogue dans son analyse du rôle de la prédation sur la dynamique de population de *Cerastoderma edule*. Reise (1985) considère alors diverses hypothèses qui seront tour-à-tour examinées.

### 2.3.2.1. Facteurs abiotiques

Les variations climatiques et hydroclimatiques peuvent influencer directement et indirectement les populations de *Cerastoderma edule*. Le rôle direct des écarts thermiques extrêmes (positifs et négatifs) sur l'augmentation des taux de mortalité des juvéniles et des adultes a été mentionné par Orton (1933; 1934), Smidt (1944) et Kristensen (1957). En revanche, l'influence des facteurs thermiques sur les fluctuations des stocks de *Cerastoderma edule* peut se faire indirectement à travers les modifications de sa stratégie de reproduction (Guillou *et al.*, 1990) ainsi qu'à travers la régulation des stocks de ces prédateurs (Hancock, 1973; Sanchez-Salazar *et al.*, 1987 a, b). Corrélativement aux hivers rigoureux, Yankson (1986 a) observe une modification du cycle reproducteur de *C. edule* induisant l'apparition d'un recrutement fort ou exceptionnel au printemps suivant. La conjugaison de ces effets directs et indirects permet d'expliquer en partie la genèse des recrutements exceptionnels de *Cerastoderma edule* mentionnés de très nombreuses fois après un hiver rigoureux (Smidt, 1944; Kristensen, 1957; Hancock, 1973; Beukema, 1982; Yankson, 1986 a ou Desprez *et al.*, 1987 a, b).

Une seconde cause de fluctuations des stocks de *Cerastoderma edule* relève des modifications topographiques et sédimentologiques liées à l'hydrodynamisme (courant, coup de vent). C'est en quelque sorte l'"habitat hypothesis" de Reise (1985). L'augmentation des taux de mortalité peut être corrélée d'une part aux modifications locales de la nature du sédiment (Hancock & Urquhart, 1965; Salvat, 1968; Franklin, 1972; Pickett & Francklin, 1973; Dewarumez, 1983; Ducrotoy *et al.*, 1987) ainsi qu'aux changements topographiques de plus grande échelle induisant soit un déplacement des gisements (Pickett & Francklin, 1973; Farrow, 1974) soit leur disparition complète (Salvat, 1968; Deltreil & His, 1972; Pickett & Francklin, 1973). Cependant, les taux de mortalité consécutifs aux transports des coques ne sont pas uniformes selon leur âge (Gimazane, 1972 a). De ce point de vue, le comportement d'enfouissement de *Cerastoderma edule* étudié en détail par Trueman *et al.* (1966 a, b) et Ansell (1967) semble être un facteur déterminant. La vitesse d'enfouissement des coques, fonction de la température (entre 10 et 20°C), est plus rapide chez les juvéniles que chez les adultes (Gimazane, 1971, 1972 a), ce qui permet d'expliquer certaines modifications des structures démographiques des populations de *C. edule* consécutivement aux tempêtes hivernales (Gimazane, 1971, 1972 a).

### 2.3.2.2. Facteurs biotiques

La compétition interspécifique peut dépendre des modifications précédemment exposées, modifications engendrées par l'hydrodynamisme ou modifications sédimentaires générées par certaines espèces qui créent de nouvelles conditions environnementales privilégiant certains groupes trophiques au détriment d'autres groupes. Le cas de la compétition spatiale *Cerastoderma edule*-polychètes Spionidés est bien documenté (Smidt, 1951; Reise, 1982; Desprez *et al.*, 1986; Ducrotoy *et al.*, 1987) et rentre dans le cadre de la "trophic-group amensalism hypothesis" de Rhoads & Young (1970).

Les relations interspécifiques peuvent aussi revêtir un aspect de prédation avec par exemple la prédation sélective du naissain de coque par le flet *Platichthys flesus* (Hancock & Urquart, 1965; Jensen & Jensen, 1985; Wolff *et al.*, 1981) et par le crabe vert *Carcinus maenas* (Brock, 1980 b, Sanchez-Salazar *et al.*, 1987 a, b) et surtout la prédation avienne par l'Huîtrier-Pie *Haematopus ostralegus* principalement sur les coques adultes (Hancock & Urquart, 1965; Franklin, 1972; Hancock, 1973; Farrow, 1974; Reise, 1985; Desprez *et al.*, 1987 a, b) ou par les échassiers et limicoles (Goss-

Custard, 1977, 1981, 1985; Goss-Custard *et al.*, 1977) et diverses espèces de goélands (Desprez *et al.*, 1987 a, b, Ducrotoy *et al.*, 1983). Reise (1985) analyse la succession des phénomènes de prédation qui affectent les populations de *Cerastoderma edule*. Il montre clairement que la pression de prédation se concentre pour l'essentiel sur les stades juvéniles de *C. edule* : le nombre de prédateurs endobenthiques et/ou épibenthiques potentiels des *C. edule* diminue progressivement au cours de la croissance du bivalve. Reise (1985) considère alors la "predation hypothesis" dans le sens où les fluctuations pluriannuelles des stocks de prédateurs peuvent, du fait de la variabilité de la pression de prédation qui en découle, induire potentiellement des fluctuations inverses des stocks de proies, en l'occurrence *C. edule*.

### 2.3.2.3. Facteurs anthropiques

Deux causes essentielles liées aux activités humaines peuvent être citées, la première directe est reliée à l'impact des activités de pêche de *Cerastoderma edule*, pêche à pied (Lambert, 1945; Franklin, 1972; Lemoine *et al.*, 1988) ou pêche mécanisée anglo-saxonne (Franklin, 1972; Pickett, 1973; Kerr, 1969; Meixner, 1979, 1983), la seconde indirecte est reliée aux phénomènes d'eutrophisation des écosystèmes côtiers (Ducrotoy & Desprez, 1986).

L'influence de l'impact de la pêche à pied ou mécanisée sur les variations des stocks de *Cerastoderma edule* a été citée par Wright (1926), Lambert (1945), Cole (1956 a), Deltreil & His (1972) et détaillée par Franklin (1972), Pickett (1973), Franklin & Pickett (1976, 1978, 1979) qui exposent les méfaits de la surexploitation des gisements de coque. L'augmentation du taux de mortalité peut être immédiate (mortalité par pêche) ou différée (pour les rejets abîmés ou de taille non commerciale). Dans le cas des pêcheries anglaises de la Tamise et du Wash, Franklin & Pickett (1978, 1979) comparent l'impact des méthodes de pêche (manuelle, semi-manuelle et mécanisée) sur les taux de survie des coques rejetées par la pêcherie (naissain, juvénile et adultes de taille non commerciale). Ils indiquent que quel que soit le mode de pêche, son impact sur les processus de recrutement du naissain est faible (les sédiments perturbés par les engins de pêche conservent leur capacité d'accueil du naissain). En revanche la pêche mécanisée induit une diminution des taux de survie de 50 à 80%, selon l'intensité de la pêche, aussi bien pour le naissain que pour les juvéniles d'un an. La pêche manuelle ou semi-manuelle ne provoque qu'une augmentation de 10% du taux de mortalité des individus de taille non commerciale.

De l'ensemble des causes invoquées précédemment, outre les fluctuations liées aux variations interannuelles du recrutement et des taux de mortalité naturelle (y compris la prédation par les poissons plats et les crustacés), l'évolution du stock exploitable de la plage de Ronce-les-Bains doit être relié essentiellement à la présence de la pêcherie à pied de cette espèce. Il en découle deux corollaires qui corroborent les observations de Pickett (1973) pour la pêcherie mécanisée de la Tamise, le second étant une conséquence indirecte du premier :

- les différences constatées entre les évolutions temporelles des stocks exploitables des diverses zones échantillonnées (strates 2 et 3) sont à relier à une répartition géographique hétérogène de l'effort de pêche,

- du fait des pratiques de pêche, l'espace rendu disponible par l'exploitation *quasi* totale de certains des secteurs géographiques du gisement devient propice à une installation exceptionnelle du naissain (Figs. 59, 60 et 61) dans la mesure où les sédiments ne sont plus perturbés par l'action mécanique des engins de pêche. Ainsi le fort recrutement constaté en été 1985 qui fait suite à l'hiver rigoureux de 1984-1985 (le même phénomène est constaté en 1985 en baie de Somme par Desprez *et al.*, 1987 a, b) est beaucoup plus intense dans les secteurs géographiques où le stock d'adultes est à un faible niveau (strate 1, 3 et 4) vis-à-vis des secteurs où ce stock est plus élevé (strate 2).

### 2.3.3. RELATION STOCK-RECRUTEMENT

Dès 1973, la relation stock-recrutement pour *Cerastoderma edule* a été établie par Hancock (1973) : au dessus d'un certain seuil la présence d'adultes et/ou de juvéniles influence négativement l'implantation et la survie de nouveaux juvéniles. Déjà pressentie par Thamdrup (1935) ou Kristensen (1957) une telle influence négative n'est pourtant pas confirmée par les observations de Kreger (1940) ou de Beukema (1982) alors que Brock (1980 b) et Bachelet *et al.* (1991) confirment cette relation à partir d'expérimentations *in situ* en contrôlant le facteur densité d'adultes. Cependant, les résultats et

interprétations de ces expérimentations *in situ* ne semblent pas généralisables (Reise, 1985) : selon le site, la période de l'année et les perturbations intervenues dans le plan d'expérience, l'hypothèse d'une absence d'interaction densité-dépendante peut être acceptée (André & Rosenberg, 1991) ou rejetée (Brock, 1980b; Bachelet *et al.*, 1991). Sans remonter jusqu'au déterminisme du recrutement des espèces marines (voir par exemple la revue faite par Lasker 1989 sur l'ensemble des hypothèses émises), ni aux mécanismes mis en jeu par les espèces benthiques au cours de la métamorphose qui permettent la sédentarisation de la larve à travers le choix du sédiment (Gray, 1974), il faut noter que la relation stock-recrutement reflète le bilan de l'ensemble des processus densité-dépendant ou densité-indépendant (Ricker, 1954) qui agissent de manière successive sur tous les stades de développement de l'individu (Rothschild, 1989) depuis les stades larvaires précédant la sédentarisation jusqu'à l'acquisition de la maturité sexuelle.

### 2.3.3.1. Densité dépendance et densité indépendance

#### 2.3.3.1.1. Phénomènes densité-dépendant

Peuvent être considérés :

- La consommation par les adultes d'oeufs, de larves et de post-larves avec soit leur rejet dans les pseudofécès, ce qui induit une mortalité différée des larves ou post-larves engluées de mucus (Kristensen, 1957), soit leur ingestion et digestion effective (Kristensen, 1957; Woodin, 1976; Verwey, 1981) peut être envisagée. Cette prédation s'exerce tout au long de la vie larvaire de 3 à 4 semaines (Creek, 1960) et se poursuit bien au delà de la sédentarisation qui apparaît pour une taille de 270 à 350  $\mu\text{m}$  (Lebour, 1938; Creek, 1960; Kingston, 1974 b). En effet, Kristensen (1957) indique que les adultes de *Cerastoderma edule* peuvent consommer des juvéniles jusqu'à une taille de 600  $\mu\text{m}$  à 900  $\mu\text{m}$ . Ces phénomènes de prédation par une espèce suspensivore rentrent dans le cadre défini par Woodin (1976) c'est-à-dire l'"adult-larval interaction hypothesis".

- La mortalité des larves et post-larves peut être due à l'activité de bioturbation des adultes et des juvéniles du fait de leur enfouissement ou de leurs déplacements actifs à petite échelle. Bien qu'un tel phénomène soit en général cité pour les espèces mobiles (mobility-mode hypothesis de Brenchley, 1982) il n'en demeure pas moins réel. Un tel type de relation d'amensalisme est bien démontré lorsque plusieurs groupes trophiques sont présents, c'est la "trophic-group amensalism hypothesis" de Rhoads & Young (1970) mais Hines *et al.* (1989) montrent que ce type de relation fonctionnelle entre groupes trophiques doit être considéré avec précaution. Concernant *Cerastoderma edule* cette relation d'amensalisme est mise en évidence pour *Pygospio elegans* (Reise, 1983) ou *Corophium volutator* (Jensen, 1985).

- La migration active des larves et juvéniles (Baggerman, 1953) pourrait s'effectuer selon (Russel & Petersen, 1973) en réaction par exemple à l'excrétion de métabolites toxiques libérés par les individus adultes ou pour échapper à des conditions de turbidité ou de teneurs en pélites du sédiment trop élevées (McLusky & Elliott, 1981).

- La compétition trophique intraspécifique s'exerce au cours de la croissance soit intra-stade de développement, soit inter-stades de développement : les effets de cette compétition trophique peuvent s'exprimer à travers une réduction des taux de croissance (Hancock, 1973 et Ivell, 1981 ont montré que la croissance des adultes est densité-dépendante) ou bien par une augmentation des taux de mortalité. Lorsque plusieurs cohortes juvéniles apparaissent successivement, les taux de mortalité des cohortes les plus jeunes sont toujours plus élevés (Bachelet, 1987; Desprez *et al.*, 1987 a, b, Bachelet *et al.*, 1991).

- La compétition spatiale : Hancock (1973) précise que durant la période de sédentarisation la compétition spatiale intrastade de développement (juvénile-postlarve nouvellement sédentarisée) est plus forte que la compétition spatiale inter-stades de développement (compétition adulte-postlarve).

- La prédation épibenthique sur les adultes de *C. edule* par les échassiers, limicoles et l'homme (voir le paragraphe 2.3.2.2.).

#### 2.3.3.1.2. Phénomènes densité-indépendant

Peuvent être cités :

- La migration "passive" des juvéniles par les courants de marée (Verwey, 1954; 1981). Peuvent être transportés par ces courants des individus de 2 mm (Baggerman, 1953) voire jusqu'à 5 mm (Bachelet *et al.*, 1991). A la lumière des observations de Yankson (1986 b) sur l'utilisation du byssus chez les stades juvéniles de *Cerastoderma edule*, le terme de migration passive doit être précisé. Les

stades juvéniles de *C. edule* (longueur < 2-4 mm) utilisent leur byssus pour s'attacher à des particules du sédiment (Yankson, 1986 b): les courants de marée transportent alors le couple juvénile/particule de sédiment et en assurent la dispersion jusqu'à ce que la taille du juvénile soit suffisante pour assurer son maintien dans le sédiment (Franklin, 1972). De ce point de vue, ceci permet d'expliquer la répartition non homogène des juvéniles sur les estrans avec en particulier leur accumulation dans les zones de faible hydrodynamisme (Franklin, 1972) et surtout les hauts niveaux bathymétriques (Mason, 1967 b; Farrow, 1974; Desprez *et al.*, 1987 a, b; Lemoine *et al.*, 1988) où ils formeront de véritables ceintures de coquilles mortes (Bouxin, 1937).

- La prédation des juvéniles de *Cerastoderma edule* par les poissons plats *Platichthys flesus* (Hancock & Urquart, 1965) ou *Pleuronectes platessa* (Reise, 1979), par les prédateurs épibenthiques tel *Carcinus maenas* (Sanchez-Salazar *et al.*, 1987 a, b) ou *Crangon crangon* (Möller & Rosenberg, 1983) et les prédateurs endobenthiques comme *Nereis sp* (Bachelet, 1987). Intervient aussi dans cette prédation l'aspect temporel et spatial : Wolff *et al.* (1981) montrent que la pression de prédation exercée par les poissons plats (flets, plie) varie au cours des saisons et le long d'une cline bathymétrique du fait de la dépendance entre le rythme tidal et leur stratégie de nutrition. La succession de ces prédateurs au cours de la croissance des juvéniles de *C. edule* mentionnée par Reise (1985) a déjà été notée (*vide supra*). Reise (1985) apporte cependant la remarque suivante : la prédation sur les stades juvéniles de *C. edule* par toute la guilda de prédateurs endo-épibenthiques n'est pas sélective et ne dépend pas de la densité des proies au contraire des phénomènes de prédatons sur les stades adultes de *C. edule*.

- La prédation sélective des adultes de *Cerastoderma edule* par *Asterias rubens* (Bouxin, 1937; Hylleberg *et al.*, 1978) ou *Marthasterias glacialis* (Bouxin, 1937).

Cependant, tous ces phénomènes dépendant ou non de la densité que sont la prédation et la compétition inter et intraspécifique ne jouent pas le même rôle dans la régulation des effectifs des cohortes juvéniles. L'une des principales conclusions apportées par Bachelet (1987) après l'étude expérimentale des processus de recrutement chez de nombreuses espèces benthiques est que "la prépondérance de l'un ou l'autre de ces facteurs (prédation et compétition inter et intraspécifique) est avant tout espèce-spécifique". Ce point de vue revient alors à donner plus de poids que ne le fait Reise (1985) à sa seconde hypothèse dite "competition hypothesis" basée sur des phénomènes essentiellement intraspécifiques par rapport à sa troisième hypothèse dite "predation hypothesis" basée sur des relations interspécifiques.

### 2.3.3.2. Compétition intraspécifique spatiale et trophique

Pour *Cerastoderma edule*, la courbe stock-recrutement observée (Fig. 67) ainsi que celle proposée par Hancock (1973) met en relation un stock géniteur au temps  $t_0$  (mois de mai-juin) et un stock juvénile au temps  $t_0+6$  (octobre-novembre). Cette relation présente alors le bilan global des régulations intervenues durant deux étapes essentielles : (1) la sédentarisation de la larve et (2) la croissance du juvénile.

(1) Les phénomènes de régulation intervenant au cours de la sédentarisation larvaire dépendent des interactions adultes-larves et/ou juvéniles-larves selon le nombre et l'importance des recrutements annuels et se déroulent sur une échelle temporelle de courte durée (Creek, 1960; Jörgensen, 1946; Lebour, 1938). Ces interactions relèvent essentiellement de phénomènes de prédation, d'exclusion ou d'amensalisme. Outre que les larves compétentes peuvent effectuer une sélection du site de sédentarisation en fonction de la qualité du sédiment et la présence d'individus conspécifiques, l'activité de bioturbation du sédiment par les adultes et les juvéniles peut aboutir à l'exclusion spatiale des individus les plus jeunes : mortalité par enfouissement des larves (Woodin, 1976) ou déplacement des juvéniles lors des mouvements actifs de migration (Baggerman, 1953; Hancock, 1973). La mortalité par prédation des larves et des juvéniles nouvellement sédentarisés peut être directe (consommation avec ingestion selon Kristensen, 1957 et Woodin, 1976) ou indirecte (consommation sans ingestion, rejet dans les pseudofécès et mort rapide due aux efforts pour se désengluer du mucus selon Kristensen, 1957).

(2) Les phénomènes de régulation apparaissant pendant la période de croissance des juvéniles semblent *a priori* plus relever de la compétition trophique, celle-ci pouvant être intra-stade de développement (juvénile-juvénile) ou inter-stades de développement (adulte-juvénile). L'échelle temporelle au cours de laquelle se déroulent ces phénomènes de compétition est plus longue (mois, saison).

Ces deux étapes par leurs effets participent à la régulation des effectifs des cohortes recrutées : par unité de surface, la diminution de leurs effectifs est proportionnelle aux taux de migration (actif ou passif) et de mortalité liés à chacune de ces étapes. Or la description mathématique de la courbe stock-recrutement de *Cerastoderma edule* par un modèle simple montre que l'ajustement aux valeurs observées privilégie le modèle de Ricker (1954). Alors que le modèle stock-recrutement de Beverton & Holt (1957) est basé sur une relation géniteurs-juvéniles gouvernée par des phénomènes de compétition trophique, le modèle stock-recrutement de Ricker (1954) met l'accent sur les phénomènes d'exclusion spatiale et/ou de prédation par les individus adultes.

Cela laisse donc supposer que des deux étapes précédemment définies, les effets de régulation dus à la première (étape de sédentarisation larvaire avec compétition spatiale) sont prépondérants et qu'ils ne sont ni compensés (Hancock, 1973) ni globalement modifiés par les effets de la seconde (étape de croissance et mortalité des juvéniles avec compétition trophique). En revanche, cela ne signifie nullement que la compétition trophique soit totalement absente de la phase de sédentarisation, mais que du fait de la durée de cette phase, les effets de la compétition trophique y sont faibles devant les effets de la compétition spatiale.

**Tableau 17 : Impact régulateur des processus intraspécifiques liés aux cohortes adultes sur les effectifs d'une cohorte de *Cerastoderma edule* au cours des phases de vie larvaire, de sédentarisation et de croissance juvénile. Echelle de contraintes : nulle (0), faible (+) et forte (++)**.

Stade Durée	Larve Semaine	Post-Larve Jour	Juvénile Mois
<b>Facteur</b>			
<b>Prédation</b>	+	++	0
<b>Compét. spatiale</b>	0	++	+
<b>Compét. trophique</b>	0/+	0/+	++
<b>Effet</b>			
<b>Mortalité</b>	++	++	+
<b>Migration</b>	++	++	+

Le tableau 17 tente de résumer les effets des phénomènes intraspécifiques générés par les cohortes adultes sur l'évolution des effectifs d'une nouvelle cohorte au cours de sa survie durant les phases de vie larvaire, de sédentarisation et de croissance juvénile. N'ayant pas d'estimation précise des taux de mortalité larvaire de *Cerastoderma edule* la diminution des effectifs durant la phase larvaire est arbitraire : un taux proche de 100% est mentionné par Madani (1989), ce qui est proche des valeurs proposées par Thorson (1950) pour de nombreux invertébrés benthiques mais ce que réfutent certaines estimations plus récentes réalisées chez des polychètes avec des taux proches de 20 à 30% (Bachelet, 1987). Au cours de la sédentarisation, la chute des effectifs est en proportion des contraintes imposées par la compétition spatiale due aux individus présents dans le sédiment.

### 2.3.3.3. Synthèse

Un essai de bilan des phénomènes densité-dépendant ou densité-indépendant agissant sur la relation stock-recrutement de *Cerastoderma edule* est illustré par le tableau 18. Cette relation doit tout d'abord être située dans le cadre de la stratégie démographique de *Cerastoderma edule*. C'est avant tout une espèce estuarienne, colonisatrice avec une croissance rapide, une longévité courte ou moyenne (Reise, 1985; voir chapitre croissance), une maturité sexuelle précoce et une forte fécondité (voir chapitre reproduction et recrutement). Du fait de ces modalités reproductrices, Lubet & Mann (1987) rapportent la stratégie reproductrice de *C. edule* au "type r" défini par McArthur & Wilson (1967) et Pianka (1970). Cependant, *C. edule* est capable de s'adapter à des conditions trophiques minimales rencontrées par exemple dans les hauts niveaux des estrans et alors d'inverser certaines des caractéristiques précédentes : croissance lente et longévité élevée (Jones, 1979). De manière analogue, Kristensen (1957), Hancock (1973) et Meixner (1983) montrent que les taux de croissance et de

mortalité de *C. edule* sont densité-dépendant, ce qui indique un glissement de sa stratégie démographique vers le "type K" (Pianka, 1970; Blondel, 1976). De fait, la typologie bipolaire "r-K" semble insuffisante (Barbault, 1981) dans la mesure où, d'une part, les stratégies démographiques des espèces estuariennes sont non figées mais polymorphes, capables d'être adaptées à l'hétérogénéité environnementale et, d'autre part, l'univers possible des pressions sélectives et de leurs relations ne peut se réduire à celui fixé par la typologie "r-K" (Barbault, 1981). En particulier, il est indispensable de considérer deux aspects dans la mise en place d'une typologie des stratégies démographiques : l'échelle spatiale à laquelle se déroulent les processus de régulation et le relatif découplage entre les divers phénomènes qui par leur agrégation constituent la stratégie démographique d'une espèce :

- Selon l'échelle spatiale considérée (agrégat d'individus, population, estuaire), l'intensité des phénomènes de densité-dépendance et/ou de densité-indépendance n'est pas constante. Sur une vaste échelle spatiale, la variabilité des phénomènes abiotiques est forte et les processus de densité-indépendance seront prépondérants (Evans, 1977; Essink & Bos, 1985). En revanche, à l'échelle d'une population et dans les sites caractérisés par un surpeuplement, les processus densité-dépendant primeront dans la régulation des effectifs de *Cerastoderma edule* (Meixner, 1983; Dijkema *et al.*, 1987).

- En ne considérant que les phénomènes physiologiques propres à l'espèce, l'approche écophysiological (e.g. Lucas, 1982 a; Bayne & Newell, 1983) montre clairement que les processus de croissance, mortalité, reproduction, etc... bien qu'interdépendants relèvent chacun de lois distinctes, qu'il est possible d'ajuster empiriquement (Small & Scholten, 1989; Bacher, 1989 a) et dans lesquelles les facteurs de l'environnement possèdent des rôles propres et non similaires. De ce point de vue, la typologie de la stratégie démographique d'une espèce se trouve alors placée dans un espace multidimensionnel, ce qui rejoint les vues de Barbault (1981) construites sur un autre raisonnement.

En définitive, *Cerastoderma edule* est avant tout une espèce colonisatrice avec une stratégie démographique polytypique capable d'être adaptée, selon l'échelle spatiale, à la nature et à l'intensité des pressions de régulation, selon les conditions variables de son environnement et en particulier des ressources trophiques disponibles (McLusky & Elliott, 1981). Cet aspect colonisateur se retrouve d'ailleurs dans la structure démographique des populations de cette espèce généralement dominées par une cohorte ou deux (Stephen, 1931; Farrow, 1974; Evans, 1977; Beukema, 1979, 1982; Bachelet, 1987) et dans la localisation géographique des niveaux maxima des densités-biomasses du recrutement généralement très fluctuante dans le temps (Farrow, 1974; Desprez *et al.*, 1989).

Ce cadre une fois défini, il est possible de situer les effets de ces phénomènes qui peuvent être dépendants (ils précipitent la disparition du stock) ou permettre l'expression de mécanismes intraspécifiques compensatoires (ils régulent le niveau du stock juvénile et assurent la pérennité du stock des adultes reproducteurs). S'ajoutent à ces mécanismes intraspécifiques des phénomènes de prédation interspécifique qui régulent le niveau du stock des cohortes adultes et conduisent de fait à favoriser le renouvellement des cohortes de la population :

- *Cerastoderma edule* étant une espèce sédentaire benthique, elle est inféodée à un certain spectre édapho-climatique (stabilité hydrodynamique, spectre sédimentaire relativement large, niveau de turbidité et niveau bathymétrique). Les contraintes imposées par ces facteurs permettent alors de définir un premier pallier en-dessous duquel la survie des juvéniles est faible et leur probabilité de devenir adulte est quasiment nulle : l'implantation de juvéniles de provenance allochtone permet le maintien temporaire d'une population (Verwey, 1954; Kristensen, 1957; Madsen, 1984). C'est en quelque sorte "l'habitat hypothesis" de Reise (1985) : les contraintes des facteurs physiques du biotope engendrent des taux de mortalité tels qu'aucune population stable ne peut s'implanter. Ces caractéristiques se retrouvent de fait à la périphérie des gisements stables de *C. edule* comme indiqué par Desprez *et al.* (1989) en baie de Somme. De la même façon, la pression de prédation des juvéniles de *C. edule* exercée par les prédateurs épibenthiques ou endobenthiques, prédation essentiellement indépendante de la densité de la proie, participe à ce phénomène (Brock, 1980 b; Madsen, 1984; Jensen, 1985; Jensen & Jensen, 1985). Reise (1985) développe à ce point de vue la "predation hypothesis" et montre de quelle façon la pression de prédation exercée par toute une guilda de prédateurs opère sur les cohortes juvéniles de *Cerastoderma edule*.

- Au-dessus de ce premier pallier, les contraintes hydroclimatiques s'estompent et le facteur compétition intraspécifique avec toutes ses composantes trouve sa pleine expression : Woodin (1976) parle d'une "adult-larval interaction hypothesis" et Reise (1985) d'une "competition hypothesis". Au sein de la population de *Cerastoderma edule*, les effectifs des cohortes juvéniles sont autorégulés, ce qui permet d'assurer la croissance et la survie des cohortes adultes en fonction des capacités trophiques

du site. En quelque sorte, la pérennité du potentiel reproducteur des adultes est assurée au détriment du renouvellement des cohortes.

Pour les populations de *Cerastoderma edule* du bassin de Marennes-Oléron, ce pallier déterminé à partir des ajustements aux modèles semble être commun aussi bien à l'ensemble des gisements qu'au gisement particulier de Ronces-les-Bains (60 à 120 individus adultes  $m^{-2}$  et une biomasse de tissu sec de 5 à 10  $g\ m^{-2}$ ) alors que la situation géographique et les capacités trophiques de ces sites sont différentes. Des valeurs similaires sont obtenues par Brock (1980 b) pour des populations de coques de la mer Baltique (valeur seuil de 80 adultes  $m^{-2}$ ) ainsi que par Bachelet *et al.* (1991) à partir d'observations effectuées sur de nombreux gisements de *C. edule* dans le bassin d'Arcachon et en Bretagne Nord. Cependant Bachelet *et al.* (soumis) indiquent après analyse de la relation stock-recrutement sur une échelle de densité et biomasse plus large (cas de la baie de Somme) que l'interaction adultes-juvéniles devient négative à partir d'une biomasse de coques adultes de 10 à 70  $g$  de tissus secs  $m^{-2}$ , cette fourchette de variation recouvrant l'effet trophique propre à chaque site d'observations. De plus l'effet trophique ou la capacité trophique du site n'agit pas que sur cette valeur seuil mais permet très vraisemblablement de déterminer les palliers de la courbe stock-recrutement c'est-à-dire la biomasse maximale d'adultes et la biomasse maximale de juvéniles survivants.

- C'est à droite de cette valeur seuil du stock adulte qu'interviennent les phénomènes de prédation interspécifique de densité-dépendance. Ces phénomènes revêtent deux formes distinctes, une prédation humaine par pêche et une prédation par les oiseaux, mais dans leurs conception et réalisation ces deux formes sont identiques (la prédation s'exerce toujours au-dessus d'un seuil de rentabilité donc de densités à partir duquel elle devient massive). Cette prédation favorise alors, en abaissant le niveau du stock des adultes, l'expression d'une régulation de nature complémentaire à celle précédemment définie : au sein de la population de *Cerastoderma edule* le phénomène de renouvellement des cohortes prime et assure la pérennité de la population.

Dans certains cas extrêmes où le stock adulte est complètement éliminé (pêche, hiver exceptionnel) mais où les conditions édaphiques et trophiques restent favorables au recrutement, l'installation massive d'une cohorte juvénile peut s'accompagner, dans un premier temps, d'un taux de mortalité faible au cours de la croissance; ce qui aboutit à des phénomènes de surpeuplement "overcrowding" décrits en détail par Kreger (1940) et Meixner (1983) dans la mer des Wadden ou Dijkema *et al.* (1987) au Pays-Bas. Kreger (1940) indique alors que les densités d'adultes (taille > 25 mm) peuvent dépasser 2100 ind. $m^{-2}$ , valeurs confirmées par Dijkema *et al.* (1987) avec des densités de 2500 ind.  $m^{-2}$  pour des tailles de 16 mm, valeurs rencontrées aussi en baie de Somme.

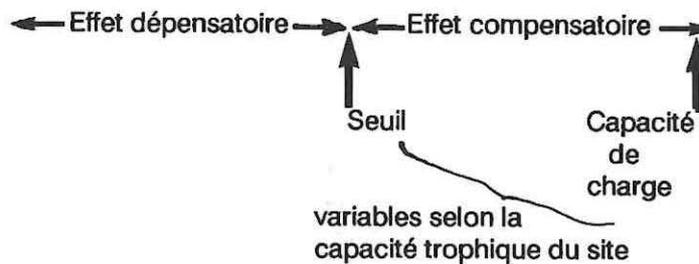
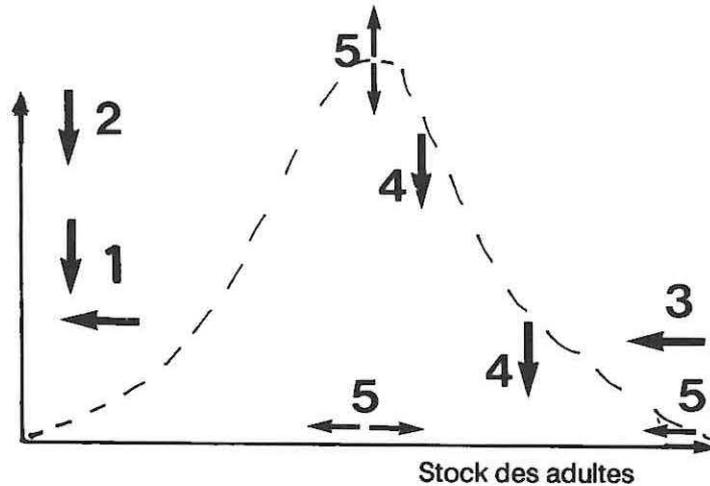
En conclusion, la mise en évidence chez *Cerastoderma edule* d'une relation stock-recrutement dominée par des phénomènes liés à la compétition spatiale (prédation-exclusion-amensalisme) pourrait conduire à concevoir pour ce mollusque endogé et doué de faible mouvement migratoire (Sutherland, 1982) l'existence d'un "territoire individuel". Cette notion engloberait à la fois l'espace physique occupé dans le sédiment par l'individu ainsi que l'espace virtuellement rendu indisponible aux larves compétentes et aux juvéniles du fait de ses activités de nutrition (*i.e.* filtration, rejet de biodépôts, rejet d'excrétats toxiques) et de bioturbation du sédiment *i.e.* enfouissement et déplacements actifs de faible amplitude de l'ordre du  $m^2$  d'après Sutherland (1982). Cependant, les expérimentations de Ertman & Jumars (1988) sur l'effet des courants inhalants et exhalants de Mollusques suspensivores sur le recrutement montre qu'il ne faut pas confondre les phénomènes se déroulant à l'échelle de l'individu (rejet statistique de l'hypothèse d'une action négative sur le recrutement) et ceux se déroulant à l'échelle de la population (acceptation de l'hypothèse d'une action négative sur le recrutement dans le cas de forte densité de suspensivores). Autrement dit, ce n'est qu'à l'échelle de la population ou ce qui revient au même, à l'intérieur de la niche écologique définie par la population, que les phénomènes de compétition inter-stades de développement sont les plus intenses; ce qui tend à élargir le spectre des ressources utilisées par la population (Pianka, 1974) : le caractère colonisateur de *Cerastoderma edule* en milieu estuarien est par là même retrouvé.

DYNAMIQUE DE POPULATION

Tableau 18 : Bilan des processus densité-dépendant ou densité-indépendant intervenant dans la relation stock-recrutement chez *Cerastoderma edule*. Echelle de contrainte : nulle (0), faible (+), moyenne (++) et forte (+++).

Processus	Effet dépensatoire		Effet compensatoire	
<b>Densité indépendant</b>				
+ Facteur habitat (1)	+++	+	0	0
+ Compétition inter-sp.				
+ Prédation sur juvénile (2)	+	+	+	+
<b>Densité dépendant</b>				
+ Prédation avienne (3) ou humaine sur adulte (2, 3)	0	+	++	+++
+ Compétition intra-sp.	0	+	++	+++
- spatiale : consommation, migration active et amensalisme (4)	0	+	++	+++
- trophique (5)	++	++	+++	+++

Stock des juvéniles survivants



### **3. REPRODUCTION ET RECRUTEMENT**

#### **3.1. INTRODUCTION**

L'étude de la reproduction de *Cerastoderma edule* envisagée ici ne s'attachera ni à la description histologique des processus de gamétogenèse, décrits en détail par Boyden (1971 b), Gimazane (1971), Seed & Brown (1975, 1977) ou Fernandez Castro *et al.* (1989) ni à la description de l'acquisition de la sexualité au cours de l'ontogenèse chez ce Bivalve, décrite en partie par Creek (1960), mais participera d'une démarche adoptée dans la plupart des études de populations de *C. edule* (Seed & Brown, 1975 et Ivell, 1981) à savoir la mise en évidence, à partir de méthodes simples, des variations du cycle sexuel de *C. edule* dans le but de relier ces variations à celle des phénomènes de recrutement de cette espèce.

Classiquement la mise en évidence des variations du cycle sexuel s'effectue par l'emploi et la comparaison des résultats de deux méthodes, l'une qualitative, une échelle de stades de maturité de la gonade, et l'autre quantitative, un indice de condition physiologique. De façon indirecte, l'observation des périodes d'apparition soit de larves planctoniques soit de juvéniles nouvellement sédentarisés permet de s'assurer du succès des phénomènes de pontes ou d'en avoir la présomption.

Suite à la détermination de la taille de première maturité sexuelle de *Cerastoderma edule* de la population échantillonnée puis des variations saisonnières de la sex-ratio en relation avec la présence d'un parasitisme affectant la glande digestive et la gonade, la comparaison des résultats acquis par ces méthodes indépendantes (stades de maturité, indice de condition et suivi du recrutement) permettra de décrire le cycle reproducteur de cette espèce dans sa totalité.

Le cycle reproducteur de *Cerastoderma edule* observé dans le bassin de Marennes-Oléron sera ensuite replacé sur un gradient latitudinal et comparé à ceux déjà décrits pour des populations réparties dans son aire de répartition géographique depuis la Norvège jusqu'au Portugal et Sud de l'Espagne.

#### **3.2. METHODOLOGIE**

##### **3.2.1. ECHANTILLONNAGE DE LA POPULATION**

La population étudiée est située sur la plage de Ronce-les-Bains dans le Sud du bassin de Marennes-Oléron. Le site échantillonné est la strate 2 précédemment définie (Fig. 51). Cette portion de la plage est occupée par un herbier de *Zostera noltii* situé en position médiolittorale aux environs du niveau de mi-marée. A marée basse de nombreuses flaques d'eau d'une profondeur ne dépassant pas 2-3 cm persistent.

La fréquence d'échantillonnage entre avril 1984 et mai 1986 est restée, à de rares exceptions près, mensuelle. L'échantillon de *Cerastoderma edule* est constitué d'individus prélevés un par un pseudo-aléatoirement. Un échantillon comporte 50 individus par classes d'âge, celles-ci étant définies par la présence de stries d'arrêt de croissance sur la coquille (voir le chapitre croissance linéaire et pondérale). Il y a généralement 4 classes d'âge parfois 5 : l'échantillon total comporte alors au minimum 200 individus. Ces individus vivants sont alors placés 12 à 18 h dans de l'eau de mer filtrée à 0,45 µm de manière à ce qu'ils éliminent la plupart des débris minéraux et organiques qu'ils renferment. L'ensemble de ces individus est utilisé à la fois pour la détermination des stades de maturité sexuelle et pour la détermination de la composition biochimique des tissus. La masse des tissus secs est obtenue après congélation par lyophilisation. La fraction organique des tissus est obtenue par soustraction de la fraction minérale déterminée après crémation à 450 °C pendant 3 heures sur une fraction aliquote de tissus secs.

##### **3.2.2. ECHELLE DE MATURITE DES GONADES**

Le stade de développement des gonades est déterminé par biopsie des produits génitaux sur les individus vivants.

## Dynamique de population

**Tableau 19 : Comparaison entre diverses échelles de maturité utilisées pour caractériser les stades de développement de la gonade de *Cerastoderma edule*.**

Figueras 1957	Lucas 1965	Boyden 1971	Gimazane 1971	Ivell 1981	Présente étude
0 indeterminado I estado de reposo	A sexes non identifiables	0 spent or resting condition	0 repos sexuel	0 immature or completely spent	A immaturité ou repos sexuel
II maduración primare fase	B sexes identifiables	I non mature grades II	I gamétogenèse	1 early gametogenesis 2 middle gametogenesis	B dveloppement avec sexes identifiables
III maduración avanzada	C produits sexuels très abondants	III mature grades IV	II maturité ponte et spermatation	3 gametogenesis complete gonad ripe	C maturité ponte possible
IV postfreza	--	--	III restauration et seconde gamétogenèse	4 half to completely spent	D produits sexuels résiduels

Selon Lucas (1965), une échelle pratique de maturité des gonades comportant trois stades notés A, B et C suffit pour caractériser, à partir de biopsies des gonades, les différents stades de maturité sexuelle. Une comparaison avec les échelles de maturité adoptées par différents auteurs (Tab. 19) suggère cependant l'utilisation pour *Cerastoderma edule* d'un stade supplémentaire caractérisant les conditions de post-ponte et de restauration de la gonade. Ce stade décrit en détail par Gimazane (1971) est noté "stade D" (Tab. 19.). Cette démarche se justifie pour *Cerastoderma edule* car son cycle de reproduction se caractérise, le plus souvent, par une abondance de produits sexuels une grande partie de l'année : il est alors nécessaire de mieux cerner les stades de post-ponte proprement dite autrement que par leur incorporation dans le stade B (Lucas, 1965; Poli, 1973 et Fernandez Castro *et al.*, 1989).

Une démarche similaire est adoptée par Desprez *et al.* (1987), Madani (1988) ou Guillou *et al.* (1990) qui ont utilisé l'échelle pratique de Gallois (1973), échelle qui contient deux sous-stades du stade C (C1 et C2) permettant de mieux cerner dans le temps les phénomènes de vidange gonadique. De la même façon, Fernandez Castro *et al.* (1989), à partir d'une étude histologique des phénomènes de reproduction chez *Cerastoderma edule*, confirment le bien fondé des observations de Gimazane (1971) en ajoutant à l'échelle pratique de Lucas (1965) un stade "D" de restauration gonadique.

### **3.2.3. ACQUISITION DE LA PREMIERE MATURITE SEXUELLE**

Au cours de l'ontogenèse de *Cerastoderma edule* la glande génitale est mise en place progressivement après la métamorphose : les post-larves sédentarisées de 1 mm ne disposent pas encore d'une gonade différenciée (Creek, 1960). La maturité sexuelle est acquise pour des individus âgés de moins d'une année (Orton, 1926 et Wright, 1926), d'une année (Kühlmorgan-Hille, 1977) ou un peu plus d'après les observations de Franklin (1972) au Pays-de-Galles, c'est-à-dire pour des individus d'une taille supérieure à 15 mm (Hancock & Franklin, 1972). Une valeur similaire de 14 mm est observée par Kristensen (1957) pour les coques de la mer des Wadden mais d'un âge inférieur à un an. Orton (1926) observe la présence de gamètes mûrs chez des juvéniles âgés de 3 mois pour une longueur de 18-19 mm. A l'inverse, Seed & Brown (1975, 1977, 1978), pour des populations d'Irlande du Nord, relèvent un âge de première maturité sexuelle avoisinant les 2 ans. Desprez *et al.* (1987 b) ou

## Dynamique de population

Lemoine *et al.* (1988) montrent qu'en Baie de Somme la maturité sexuelle est atteinte pour des individus de 13 mm : selon les secteurs de cette baie et les taux de croissance des coques, cela peut correspondre à des individus de moins de 2 mois. Pour les populations espagnoles, un âge de 9 à 10 mois et une taille de 16 mm sont notés par González & Pérez Camacho (1984) pour les coques de la Ría de Arosa alors que Mejuto (1984) pour la Ría de Pasaxe au nord de la Galice indique une taille de première maturité sexuelle LM50 de 21 mm pour des individus âgés de 3 à 4 mois.

Ces observations montrent que la première maturité sexuelle chez *C. edule* ne semble pas dépendre de l'âge des individus (2-4 mois à presque 2 ans) mais plutôt de leur taille bien qu'il existe une certaine variabilité entre les populations. La détermination de la première maturité sexuelle de *Cerastoderma edule* de la population de Ronce-les-Bains est donc nécessaire et passe par l'observation d'un nombre fixe de juvéniles par classe de taille. Ce nombre est fixé à 10 individus pour des classes de taille de 6 à 21 mm.

### 3.2.4. SEX-RATIO

*Cerastoderma edule* est généralement considérée comme une espèce gonochorique (Boyden, 1971; Gimazane, 1971; Poli, 1973 et Kingston, 1974) : les polygones de fréquences annuelles des individus en fonction de la taille ne présentent pas de différence significative en fonction du sexe. La sex-ratio définie comme le nombre de femelles rapporté au nombre total d'individus de sexe déterminable est très voisine de 50%. Bien que des cas d'hermaphrodisme accidentel puissent être observés (4 individus sur 1000 présentent des acini hermaphrodites selon Fernandez Castro *et al.*, 1989), Gimazane (1971) précise qu'aucune image histologique ne permet de suggérer l'existence d'un quelconque hermaphrodisme simultané ou successif pour les populations de coques de la Baie de Seine. De même quelques auteurs relèvent des écarts à la règle d'une sex-ratio équilibrée (Pelsenner, 1926; Boyden, 1971 et Fernandez Castro *et al.*, 1989) avec des pourcentages de mâles ou femelles pouvant dépasser 60 à 70% selon les échantillons (Desprez *et al.*, 1987 et Madani, 1988). Cependant, l'interprétation de ces pourcentages ne doit se faire qu'avec l'utilisation d'un intervalle de confiance dont le calcul est le suivant :

Soit P la fréquence de femelles dans une population et p son estimation dans un échantillon de taille n avec par conséquent q = 1-p l'estimation de la fréquence de mâles. Sous la condition que  $0,1 < P < 0,9$ , les limites de confiance de P sont données selon Spiegel (1978) par la formule suivante :

$$P = \frac{p + z^2/2n \pm z \sqrt{(p(1-p)/n + z^2/4n^2)}}{1 + z^2/n} \quad \text{formule (1)}$$

avec z issue de la loi normale centrée réduite pour un risque  $\alpha$  donné. Pour  $\alpha = 5\%$ ,  $z = 1,96$ .

Lorsque l'échantillon est grand ( $n > 30$ ), les limites de confiance de P peuvent être calculées par une formule simplifiée, les termes en  $z^2/n$  ainsi qu'*a fortiori* leurs multiples deviennent négligeables devant 1 ou p :

$$P = p \pm z \sqrt{(p(1-p)/n)} \quad \text{formule (2)}$$

Une simulation de l'écart entre les deux formules montre en fait que la formule (2) par sa simplification surestime l'intervalle de confiance. Pour  $p \in [0,3-0,5]$ , la majoration est de 7,5 à 8,5% pour  $n = 20$  et de 3 à 3,5% pour  $n = 50$ . En d'autres termes, l'emploi de la formule simplifiée lors d'une comparaison entre deux sex-ratios peut induire l'acceptation à tort de l'hypothèse de l'absence d'une différence significative plus souvent que nécessaire, ceci d'autant plus que l'échantillon est de taille réduite.

### 3.2.5. DISTOMATOSE

#### 3.2.5.1. Présence d'un trématode *Bucephalidae*

La présence d'un trématode parasite *Bucephalidae* est relevée lors des biopsies. Les cas d'infestation parasitaire de la glande reproductrice sont notés et séparés des cas de complète castration parasitaire particulièrement discernable. Ces derniers correspondent à une invasion complète de la gonade par les stades sporocystes et cercaires du trématode sans qu'il soit possible de

## Dynamique de population

déceler, sur la biopsie, la présence d'un quelconque gamète. Macroscopiquement, la masse viscérale présente un aspect floconneux dû à l'enchevêtrement des sporocystes et des stades cercaires (Poli, 1973; Lauckner, 1983 et Madani, 1989).

Initialement, Lacaze-Duthiers (1854) a décrit sous le nom de *Bucephalus haimeanus* un trématode parasite de l'huître *Ostrea edulis* et de la coque *Cardium rusticum* (= *Cerastoderma glaucum*) des étangs côtiers de Méditerranée. Ultérieurement, Maillard (1975, 1976) en détaillant le cycle évolutif complet du trématode qui affecte spécifiquement *Cerastoderma glaucum* comme premier hôte intermédiaire et le Téléostéen *Dicentrarchus labrax* (L., 1758) comme hôte définitif a montré que ce parasite ne pouvait être ni identifié à l'espèce décrite par Lacaze-Duthiers (1854), ni même rattaché au genre *Bucephalus*. Maillard (1975) a proposé la création d'une nouvelle espèce sous la dénomination de *Labratrema minimus* (Stossich, 1887) eu égard à la description des stades adultes de ce trématode chez le loup *Dicentrarchus labrax* faite par Stossich (1887).

Confirmée par Maillard (1976), la présence de *Labratrema minimus* chez *Cerastoderma edule* des côtes atlantiques, espèce jumelle de *C. glaucum*, avait été établie antérieurement sous le nom de *Bucephalus haimeanus* par Huet (1888 a, 1893) le long des côtes normandes, Pelseneer (1928), Lebour (1912) en Angleterre, Cole (1935; 1956 b), Hancock & Urquhart (1965), James *et al.* (1966), James & Bowers (1967 a, b, c) ou Bowers (1969) au Pays-de-Galles; Deltreil & His (1970) et Poli (1973) dans le bassin d'Arcachon et Matthews (1973) au Pays-de-Galles. Postérieurement, la présence de *Labratrema minimus* a été notée pour diverses populations de *Cerastoderma edule* des côtes atlantiques françaises (Guillou *et al.*, 1990), en particulier en Baie de Somme (Desprez *et al.*, 1987 et Lemoine *et al.*, 1988), en Bretagne Nord (Fernandez Castro *et al.*, 1989) et à nouveau dans le bassin ostréicole d'Arcachon (Madani, 1989). En particulier, les observations reportées sous le nom de *Bucephalus cuculus*, trématode parasite de *Crassostrea virginica* (Menzel & Hopkins, 1955) pour *Cerastoderma edule* en Bretagne Nord par Auffret & Poder (1987) sont peut-être aussi à rapprocher de l'espèce *Labratrema minimus*. Les observations de Gimazane (1971) en Manche et de Boyden (1971 b) dans l'estuaire Crouch sur la présence d'un trématode parasite de la gonade de *C. edule* sont aussi très certainement à rapprocher de l'espèce *Labratrema minimus*. De façon complémentaire, la présence de populations d'huîtres-pie *Haematopus ostralegus* (L.) en Baie de Somme (Ducrottoy *et al.*, 1983) laisserait supposer l'existence d'une distomatose à *Meiogymnophallus minutus* (Cobbold, 1859) chez *Cerastoderma edule* comme cela a été montré par Bowers & James (1967) au Pays-de-Galles pour la pêcherie de coques du Burry Inlet : les stades métacercaires (et non cercaires) de ce trématode *Gymnophallidae* s'enkystent dans la région umbonale de la coquille de *Cerastoderma edule* (Lauckner, 1971), ce qui rend leur observation difficile (Hancock & Urquhart, 1965), et sont transmis jusqu'à leurs hôtes définitifs, les huîtres-pie, à la faveur de la prédation que ces oiseaux exercent sur les individus adultes de la population de *C. edule*.

De nombreuses espèces de trématodes peuvent infester *Cerastoderma edule* (Huet 1888 b, Lebour, 1912; Cole, 1935; Hutton, 1952; Furnestin & Raimbault, 1966 et Lauckner, 1971, 1983), ces trématodes appartenant à diverses familles *Bucephalidae*, *Monorchiiidae*, *Gymnophallidae*, *Echinostomatidae*, etc.. (voir Lauckner, 1983 pour une revue exhaustive). Cette diversité est en partie obscurcie par une synonymie complexe qui ne s'est éclaircie qu'à la faveur de la description complète des cycles évolutifs de ces parasites (Bowers & James, 1967; Matthews, 1973; Maillard, 1976 et Lauckner, 1971, 1983) ainsi que par l'oubli par de nombreux auteurs que la relation hôte-parasite est strictement spécifique (Lauckner, 1983). Concernant les stades sporocystes et cercaires observés chez *C. edule* de la population intertidale de Ronce-les-Bains, ceux-ci sont à rapprocher de l'espèce *Labratrema minimus* (Stossich, 1887) après comparaison des descriptions données par Lacaze-Duthiers (1854), James *et al.* (1966), James & Bowers (1967 a, c), Deltreil & His (1970) et Maillard (1976).

### 3.2.5.2. Analyse de variance

L'analyse de l'évolution des taux de parasitisme durant la période janvier 1985 à mai 1986 ne portera pas directement sur la prévalence du parasite (fréquence du parasite dans la population) mais distinguera les cas d'infestation sans castration des cas de castration proprement dite. Ceci est réalisé pour 3 cohortes distinctes (81 et 82 réunies, 83 et 84) avec des effectifs de 50 à 60 individus par cohorte. La cohorte 85 n'est pas prise en compte de manière à respecter un plan équilibré (absence d'observation au début de l'année 1985). Cette analyse ne pouvant se faire à partir de tests de comparaison de moyennes, la technique de l'analyse de variance peut être utilisée (Scherrer, 1984). Ne disposant que d'une observation par cohorte et par date échantillonnée, les influences des facteurs

## Dynamique de population

"date" et "cohorte" sont testées sans prise en compte de la possible interaction entre ces deux facteurs. La condition d'additivité imposée par le modèle mathématique sous-jacent à l'analyse de variance est supposée vraie dans la mesure où le taux de parasitisme d'une cohorte de *Cerastoderma edule* dans un endémiotope est probablement proportionnel au temps passé en contact avec les formes de dispersion du trématode. Deux hypothèses nulles sont testées:

H0 "date" : il n'y a pas de différence entre les taux d'infestation ou de castration observés au cours de la période d'échantillonnage;

H0 "cohorte" : il n'y a pas de différence entre les taux d'infestation ou de castration observés entre les cohortes.

Du fait de la nature même des taux d'infestation ou de castration qui sont des pourcentages, il est nécessaire de leur appliquer un codage particulier de façon à respecter la condition d'homoscédasticité de l'analyse de variance. La transformation adéquate est  $\arcsin(\sqrt{p/100})$  où  $p$  est exprimé en pourcentage (Lison, 1968). Les taux ainsi transformés sont soumis à une analyse de variance à deux facteurs contrôlés sans analyse de leur interaction, avec un plan expérimental équilibré.

### 3.2.6. RELATION D'ALLOMETRIE ET INDICE DE CONDITION

Comme chez de nombreux Mollusques, la gonade de *Cerastoderma edule* ne peut être individualisée de l'ensemble de la masse musculaire et viscérale; l'évolution de l'activité reproductrice est alors mise en évidence à travers l'évolution de la masse des tissus d'un animal de taille standard (Bodoy & Massé, 1978). En effet, la masse des tissus ou la valeur énergétique d'un animal standard est en théorie indépendante des phénomènes de croissance, ses variations devant refléter l'évolution des tissus corporels liés à l'activité métabolique et/ou reproductrice (Bodoy & Massé, 1978; Lucas & Beninger, 1985 et Bodoy *et al.*, 1986).

Classiquement, deux possibilités existent pour obtenir un animal standard :

(1) **Animal standard "observé"** : il s'agit d'échantillonner des individus d'une taille constante tout au cours de la période d'étude. Au contraire des cohortes juvéniles qui ont une croissance annuelle très rapide, cela ne pose généralement pas de grosses difficultés pour les cohortes adultes avec une faible croissance annuelle dans la mesure où l'accroissement annuel de leur taille reste inférieur à la dispersion des tailles au sein de chaque cohorte adulte.

(2) **Animal standard "calculé"** : les variations saisonnières de la masse organique des tissus d'un animal standard sont obtenues par le calcul, pour chaque échantillon constitué d'individus de tailles variables, des droites de régression entre ce paramètre tissulaire et un paramètre lié à la taille du Bivalve. Pour *Cerastoderma edule*, une telle méthode est suivie par Brown *et al.* (1976), Chambers & Milne (1979), Jones (1979), Newell & Bayne (1980), Ivell (1981), González & Pérez Camacho (1984) et Madani (1989).

Non moins classiquement, un indice de condition est utilisé pour traduire les variations des tissus organiques d'un animal standard. Parmi les nombreux indices de condition physiologique imaginés et utilisés (voir les revues de Mann, 1978; Lucas & Beninger, 1985 ou Bodoy *et al.*, 1986) certains sont impropres car peu précis selon des critères physiologiques (Lucas & Beninger, 1985), d'autres sont aptes à révéler l'état physiologique des Bivalves adultes. Selon Lucas & Beninger (1985), l'indice statique de Walne & Mann (1975) qui est le plus précis doit être utilisé dans ce cas. La formule de cet indice IC est :

$$IC = 10^3 * \text{masse tissus secs sans cendre} / \text{masse test sec}$$

Il est possible de se contenter de la masse des tissus secs dans cet indice, les résultats ainsi obtenus étant étroitement corrélés aux précédents (Lucas & Beninger, 1985).

Cependant les conditions d'application tant de l'indice de condition que des méthodes de régression doivent être précisées :

(1) L'indice de condition IC met en relation des variables aléatoires de nature différente (masse des tissus et masse coquillière) dont les corrélations ne peuvent être abordées par de simples calculs de pourcentages. Les méthodes correctes pour calculer un tel "estimateur rapport" ainsi que son intervalle de confiance sont exposées par Cochran (1977).

## Dynamique de population

(2) Pour la méthode de régression et bien que les coefficients de la droite de régression doivent servir, à partir de valeurs fixées de la taille, à prédire la masse organique des tissus secs, leurs estimations ne doivent pas se faire selon la méthode de régression prédictive mais selon la méthode de régression fonctionnelle (Teissier, 1948 et Ricker, 1973). Ces deux méthodes ne fournissent d'ailleurs des résultats identiques que lorsque les deux variables sont parfaitement corrélées (Ricker, 1973 et Brown *et al.*, 1976). Les formulaires associés à ces deux méthodes peuvent être consultés dans Ricker (1973) ou Scherrer (1984).

De plus du point de vue de la structure démographique des échantillons, Chambers & Milne (1979) rappellent que la proportion des tailles dans ces échantillons doit être équilibrée et que cette proportion doit être identique dans les échantillons successifs. Des variations inter-échantillons dans la répartition des tailles des individus peuvent alors introduire des biais dans les estimations des coefficients de régression pour l'estimation d'un animal standard "calculé" (voir Ricker, 1973 pour l'analyse de cet effet), biais d'autant plus gênants quand le but de ces calculs est d'apprécier les fluctuations inter-échantillons.

Ces constatations imposent alors le choix, d'une part, de la méthode de régression pour l'estimation de l'animal standard "calculé" et, d'autre part, des variables à introduire dans ces équations de régression. La masse des tissus secs sans cendre est retenue et corrélée soit à la taille des coquilles (relation "taille-poids" classique), soit à la masse sèche des valves (relation analogue à l'indice de Walne & Mann, 1975).

Dans le cas de *Cerastoderma edule* de Ronce-les-Bains, le choix d'un animal standard "calculé" porte alors sur des coquilles de longueur totale de 10, 20 et 30 mm correspondant à des tests calcaires de 0,133; 1,208 et 4,389 g. Ceci correspond respectivement à des individus immatures (groupe G0), d'une année (groupe G1) et de 2 ou 3 années (groupes G2 et G3).

### 3.2.7. PERIODES DE RECRUTEMENT

Selon les disciplines, la définition du terme "recrutement" prend un sens très variable (Anonymous, 1989). En halieutique, le recrutement est "le processus par lequel la fraction la plus jeune de la population s'intègre pour la première fois à l'ensemble des poissons accessibles" (Laurec & Le Guen, 1981). Est ainsi défini un âge de recrutement et une taille moyenne au recrutement. Laurec & Le Guen (1981) précisent alors "l'accessibilité correspond à une présence physique sur les lieux de pêche" du stock exploitable. Cette définition reste cependant d'emploi délicat lorsque l'objet de l'étude est la description non pas de la phase exploitée du stock mais de l'ensemble des stades de développement les plus jeunes. Ainsi en océanographie benthique, Bachelet (1987) a proposé la définition suivante : "le recrutement *sensu stricto* (=benthique) des invertébrés benthiques est le passage à la vie benthique, libre ou fixée, d'organismes issus du méroplancton, ou ayant subi un développement ontogénique placé sous la dépendance de l'organisme parental ou abrité par une structure d'encapsulation". Intervient donc dans cette définition, et de manière primordiale, une référence aux processus biologiques de métamorphose et de sédentarisation des jeunes stades de développement. Or il est bien évident que l'étude même de ces processus ne peut se faire sans acte d'échantillonnage, échantillonnage réalisé avec un engin de prélèvement au maillage fixé *a priori* à l'étude du recrutement. Ceci conduit Bachelet (1987) à passer en revue les diverses tailles de maillage utilisé en océanographie benthique de manière à mieux cerner la question de la taille des organismes recrutés.

Du fait de ce lien obligé entre l'acte d'échantillonnage et l'étude détaillée des stades de développement en voie de recrutement, la définition du recrutement doit faire référence au maillage de l'engin de prélèvement (Keough & Downes, 1982 *in* Bachelet, 1987) et par là même à la taille des organismes recrutés (Anonymous, 1989).

Le terme "recrutement" présentement utilisé correspond donc aux effectifs des cohortes juvéniles de *Cerastoderma edule* capturées pour la première fois lors de l'échantillonnage par un maillage de 1 mm de côté. De ce fait, la taille minimale des recrues (longueur des coquilles) est voisine de 1 mm (voire 1,5 à 2 mm). Par extension, l'échantillonnage étant supposé représentatif car issu d'un plan aléatoire, le terme recrutement est étendu à l'ensemble des cohortes juvéniles qui intègrent pour la première fois la population de *C. edule*, ces cohortes juvéniles étant potentiellement capturables sur une maille de 1 mm de côté.

### 3.3. RESULTATS

#### 3.3.1. ACQUISITION DE LA PREMIERE MATURITE SEXUELLE

La période d'acquisition de la première maturité sexuelle s'étend depuis la fin de l'hiver jusqu'au printemps soit de février à avril (Tab. 20). Les bornes de cette fenêtre temporelle ne sont pas indépendantes des phénomènes de croissance puisque par exemple en février 1986, seuls 50% des individus de 16 mm sont matures (stade C ou D) alors qu'en mai 1986, dès 13 mm, 50% des individus ont acquis la maturité sexuelle. L'âge correspondant à l'acquisition de la première maturité sexuelle avoisine les 8 à 10 mois, âge toujours relatif aux performances de croissance des juvéniles de la population médiolittorale de Ronce-les-Bains.

Des observations complémentaires effectuées en octobre 1985 sur le banc de Perquis (Figs. 51 et 66) dont la population est située dans le bas du médiolittoral montrent que les juvéniles de l'année recrutés en juin-juillet atteignent au cours de l'automne une taille modale proche de 20 mm (14 à 26 mm). Ces individus participent alors pleinement à la reproduction automnale décelée par ailleurs sur les individus plus âgés du même banc (longueur de 30 à 39 mm). La première maturité sexuelle sur le banc de Perquis est donc acquise en moins de 4 mois.

#### 3.3.2. SEX-RATIO

Globalement sur l'ensemble des individus sexuellement déterminés la sex-ratio est équilibrée :  $50,7 \pm 1,9\%$  ( $n = 2652$ ). Le tableau 21 expose le détail des résultats obtenus pour chaque échantillon mensuel et chaque cohorte : la sex-ratio est exprimée avec son intervalle de confiance mais aucun calcul n'est réalisé dans le cas d'un nombre d'individus sexués inférieur à 29 ou 30. Il apparaît qu'aucun écart significatif à la règle d'une sex-ratio équilibrée n'est observé au risque de 5%, à part une valeur au mois d'août 1985 pour les cohortes 81 et 82 réunies soit  $0,640 \pm 0,134$  ( $n = 46$ ). Cet écart n'est d'ailleurs pas significatif au risque de 4% avec une valeur de  $0,639 \pm 0,139$  ( $n = 46$ ).

#### 3.3.3. DISTOMATOSE

Le taux d'infestation sans castration par le trématode *Labratrema minimus* varie au cours de la période janvier 1985 à mai 1986 autour d'une valeur moyenne de 5 à 7% avec une valeur maximale proche de 13%. Les variations annuelles se caractérisent par une infestation automnale moins marquée par rapport aux autres saisons (Fig. 69). Les résultats de l'analyse de variance permettent de mieux cerner la réalité, d'une part, des différences saisonnières et, d'autre part, des variations inter-cohortes (Tab. 22). Après validation des hypothèses sur les résidus requises par l'analyse de variance (voir Lison, 1968 ou Scherrer, 1984 pour plus de détails), le calcul des tests F de Fischer permet le rejet des deux hypothèses nulles au risque de 5% : les taux d'infestation sont différents entre les cohortes, de même qu'au cours de la période échantillonnée.

Le test de Tukey permet d'affiner ces conclusions globales. Il apparaît que le taux d'infestation augmente de façon significative avec l'âge des individus (la cohorte 84 âgée d'un an est beaucoup moins infestée que les autres cohortes) mais un pallier est rapidement atteint dès la troisième année (les taux d'infestation des cohortes adultes ne sont pas significativement différents). Concernant la variabilité saisonnière, le test de Tukey permet de déceler l'hétérogénéité entre les taux d'infestation printaniers (fortes valeurs) et les taux plus faibles associés aux périodes automnales et hivernales (Tab. 22).

La fréquence des cas de castration parasitaire (Fig. 70) représente *grosso modo* 5-8% des individus échantillonnés. La présence de cercaires est notée dès le mois de septembre 1985 pour des individus de la cohorte juvénile de 1985 (taille 9 mm, âge moins de 3 mois) et ceci régulièrement jusqu'en mai 1986 pour les juvéniles d'une taille en deçà de celle de la première maturité sexuelle. L'évolution saisonnière du taux de castration ne semble pas très marquée, il apparaît tout au plus en été 1985 de fortes valeurs (18%) encadrées par de faibles valeurs printanières et estivales, sans doute à relier au cycle de reproduction de *Cerastoderma edule* (Fig. 71 à 74).

Après validation des hypothèses requises par l'analyse de variance, le calcul des tests F de Fischer ne permet pas d'écarter l'hypothèse d'un taux de castration parasitaire identique au cours du temps alors que l'hypothèse d'un taux de castration identique entre les cohortes peut être rejetée. Le test de Tukey (Tab. 22), appliqué au facteur "cohorte" montre que le taux de castration parasitaire croît progressivement de manière significative selon l'âge des cohortes.



**Tableau 21 : Evolution de la sex-ratio des cohortes annuelles en fonction du temps. Jour (JO) compté depuis le 1<sup>er</sup> Janvier 1984), mois (MO), année (AN), nombre d'individus de l'échantillon (n), nombre de mâles (M), nombre de femelles (F), valeur de la sex-ratio et intervalle de confiance du pourcentage (sex-ratio), écart significatif à 50% au risque de 5% (\*).**

Mois	Cohorte 85				Cohorte 84				Cohorte 83				Cohortes 82 et 81				
	An	n	M	F Sex-ratio	n	M	F Sex-ratio	n	M	F Sex-ratio	n	M	F Sex-ratio	n	M	F Sex-ratio	
A	84							50	22	28	0.56 ± 0.13	55	32	23	0.42 ± 0.13		
M	84							50	24	26	0.52 ± 0.13	57	30	27	0.48 ± 0.13		
J	84							47	22	25	0.53 ± 0.14	52	27	26	0.49 ± 0.13		
Jt	84							50	10	18	0.63 ± 0.17	51	22	19	0.47 ± 0.15		
Jt	84							50	0	0	-	61	1	2	-		
A	84							50	6	2	-	55	9	4	-		
S	84							50	0	1	-	53	10	6	-		
O	84							50	1	0	-	56	11	7	-		
N	84							50	5	1	-	55	2	9	-		
D	84				70	3	1	-	50	14	15	0.52 ± 0.17	55	19	16	0.46 ± 0.16	
J	85				70	4	3	-	50	19	13	0.42 ± 0.16	55	15	11	0.43 ± 0.18	
J	85				70	4	7	-	49	18	13	0.43 ± 0.16	53	9	17	-	
F	85				70	4	5	-	50	19	25	0.56 ± 0.14	52	24	21	0.47 ± 0.14	
M	85				70	8	10	-	50	21	27	0.56 ± 0.14	52	23	25	0.52 ± 0.14	
A	85				50	6	12	-	50	26	24	0.48 ± 0.13	52	16	30	0.640 ± 0.134 *	
M	85				50	17	16	0.49 ± 0.16	50	26	21	0.45 ± 0.14	53	25	26	0.51 ± 0.13	
J	85				60	23	30	0.56 ± 0.13	50	18	28	0.60 ± 0.14	55	18	36	0.66 ± 0.12	
Jt	85				50	13	4	-	50	13	15	0.53 ± 0.17	55	20	11	0.37 ± 0.16	
A	85	50	0	0	-	50	10	10	-	50	10	12	0.54 ± 0.19	55	8	9	-
S	85	50	1	1	-	50	20	17	0.46 ± 0.15	50	21	24	0.53 ± 0.14	56	29	20	0.41 ± 0.13
O	85	80	3	4	-	50	2	3	-	50	3	9	-	55	8	7	-
N	85	80	6	5	-	50	10	12	-	50	9	17	-	55	10	12	-
D	85	80	7	12	-	50	16	19	0.54 ± 0.16	50	15	11	-	55	16	16	0.50 ± 0.16
J	86	80	14	11	-	50	15	22	0.59 ± 0.15	50	15	17	0.53 ± 0.16	55	19	26	0.57 ± 0.14
F	86	80	17	12	0.42 ± 0.17	50	24	19	0.45 ± 0.14	50	22	19	0.47 ± 0.15	55	21	28	0.57 ± 0.13
M	86	60	17	18	0.51 ± 0.16	50	27	23	0.46 ± 0.13	50	23	26	0.53 ± 0.13	56	29	24	0.46 ± 0.13
A	86	60	20	16	0.45 ± 0.15	50	22	27	0.55 ± 0.13	50	28	21	0.43 ± 0.13	56	25	29	0.53 ± 0.13
M	86	70	38	29	0.44 ± 0.12	50	24	26	0.52 ± 0.13	46	20	24	0.54 ± 0.14	54	24	22	0.48 ± 0.14
Total			123	108	0.47 ± 0.06	252	266	0.51 ± 0.04	430	462	0.52 ± 0.03	502	509	0.508 ± 0.019			

Dynamique de population

**Cerastoderma edule (L.)**

Cohortes 81 plus 82 (82+), 83, 84 et 85

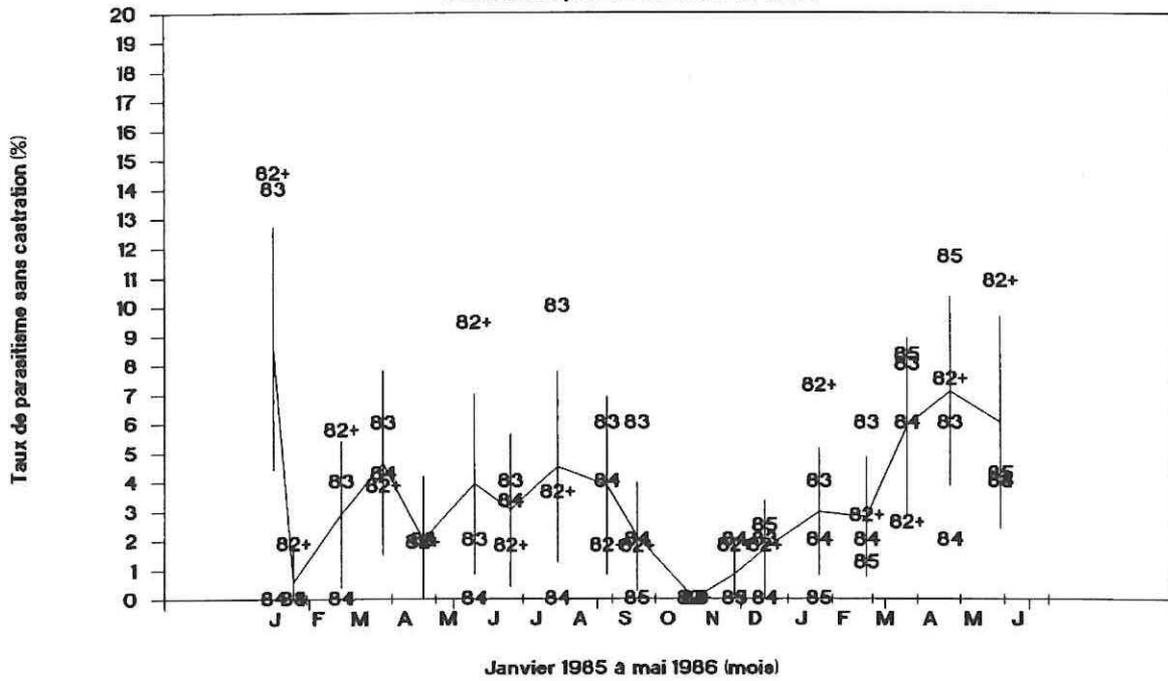


Figure 69 : Evolution mensuelle du taux d'infestation sans castration de la gonade par le trématode *Labratrema minimus* pour 4 cohortes de *Cerastoderma edule* entre janvier 85 et mai 1986.

**Cerastoderma edule (L.)**

Cohortes 81 plus 82 (82+), 83, 84 et 85

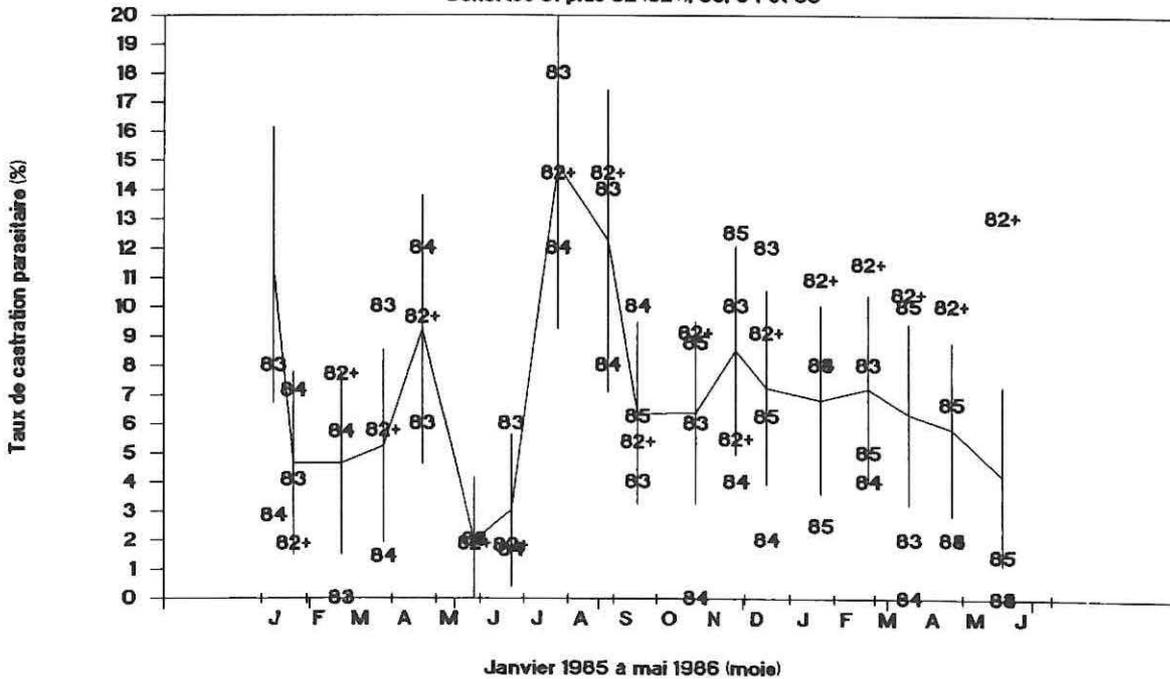


Figure 70 : Evolution mensuelle du taux de castration parasitaire due au trématode *Labratrema minimus* pour 4 cohortes de *Cerastoderma edule* entre janvier 85 et mai 1986.

## Dynamique de population

**Tableau 22 : Analyse de variance des taux d'infestation sans castration (A) et de castration parasitaire (B) pour des échantillons de 50 individus de chacune des cohortes C81 plus C82, C83 et C84 pour la période janvier 1985 à mai 1986.**

A/ Analyse de variance pour le taux d'infestation

Source de variation	Somme des carrés	d.d.l.	Carré moyen	F-ratio	Proba.
Effets principal	.4781043	20	.0239052	3.415	.0007
date	.3840901	18	.0213383	3.048	.0022
cohorte	.0940141	2	.0470071	6.715	.0033
Résidu					
TOTAL (CORR.)	.2519990	36	.0070000		

\* Validation des hypothèses sur les résidus :

Normalité (test d'ajustement du  $X^2$ ) :  $X^2 = 6,26 < 11,07$  pour 5 degrés de liberté et un risque de 5%, hypothèse de normalité acceptée (proba = 28%)

Moyenne nulle :  $-1,78 \cdot 10^{-17}$

Variance constante (résultat attendu du codage angulaire) :  $s^2 = 4,50 \cdot 10^{-3}$

Indépendance : pas de phénomène d'autocorrélation des résidus.

\* Test de Tukey (mise en évidence de groupes homogènes) :

Pour les dates : les dates hivernales et automnales avec de faibles taux (janvier 85, octobre à décembre 85) s'opposent aux dates printanières avec de forts taux (avril, mai 86).

Pour les cohortes : La cohorte juvénile de 1984 est significativement moins infestée que les cohortes plus âgées 1981, 1982 réunies et 1983 ( $C84 < C83$  et  $C84 < C82$  avec  $C83=C82$ ).

B/ Analyse de variance pour le taux de castration parasitaire

Source de variation	Somme des carrés	d.d.l.	Carré moyen	F-ratio	Proba.
Effet principal	.4219873	20	.0210994	2.281	.0152
date	.3031284	18	.0168405	1.821	.0619
cohorte	.1188589	2	.0594295	6.426	.0041
Résidu	.3329339	36	.0092482		
TOTAL (CORR.)	.7549212	56			

\* Validation des hypothèses sur les résidus :

Normalité (test d'ajustement du  $X^2$ ) :  $X^2 = 4,19 < 12,59$  pour 6 degrés de liberté et un risque de 5%, hypothèse de normalité acceptée (proba = 65%)

Moyenne nulle :  $1,38 \cdot 10^{-17}$

Variance constante (résultat attendu du codage angulaire) :  $s^2 = 6,40 \cdot 10^{-3}$

Indépendance : pas de phénomène d'autocorrélation des résidus.

\* Test de Tukey (mise en évidence de groupes homogènes) :

Pour les cohortes : les taux de castration parasitaire sont significativement progressifs selon les cohortes ( $C84 \leq C83 \leq C82$ ).

Pour les dates : Aucun test n'est effectué (homogénéité complète).

### 3.3.4. CYCLE REPRODUCTEUR DES ADULTES

Le cycle reproducteur des adultes est décrit à partir de la confrontation de deux types de résultats, l'évolution temporelle pour chaque cohorte annuelle des stades de maturité sexuelle et l'évolution temporelle de la masse des tissus organiques d'un animal de taille standard ou de masse coquillière standard.

#### 3.3.4.1. Stade de maturité gonadique

Le cycle de reproduction de *Cerastoderma edule* de la population médiolittorale de Ronce-les-Bains se caractérise par une intense activité gonadique durant la période hivernale et printanière : plus de 50% des individus échantillonnés présentent une gonade en stade C. Les phénomènes de vidanges gonadiques ont lieu en fin de printemps ou au tout début de l'été (juin 1985) et sont suivis par une période de repos sexuel estival et automnal (Figs. 71, 72 et 73). Cette phase de repos sexuel peut être longue et continue sur plusieurs mois (juillet 1984 à janvier 1985) ou bien être plus courte et fragmentée de phases de restauration gonadique suivies de pontes automnales (septembre à début décembre 85). Accessoirement, il peut se produire des pontes restreintes pendant l'hiver (janvier 1984 et 1985) voire des pontes précoces comme c'est le cas du mois de mars 1986 (Figs. 71, 72, 73 et 74).

La variabilité inter-groupes d'âge pour les individus adultes âgés de plus d'un an est faible. Tout au plus peut-on déceler chez les individus les plus âgés (cohortes 82 et 81), la présence de phénomènes de restauration gonadique plus marqués en été et en automne 1984 (Fig. 71) vis-à-vis des individus de la cohorte 83 dont c'est la première année de reproduction (Fig. 72) alors que pour l'année 1985 la chronologie du développement gonadique est similaire entre ces groupes d'âge. En revanche, la variabilité du cycle reproducteur est beaucoup plus marquée entre les cohortes adultes (81, 82 et 83) et les cohortes juvéniles (84 et 85) qui subissent, au cours du printemps, l'acquisition de leur première maturité sexuelle. Alors que la reprise de l'activité gonadique est nettement marquée depuis le début de l'hiver pour tous les individus âgés de plus d'une année (cohortes 81, 82, 83 et 84 pour l'année 1986) et qu'il s'est écoulé une période de 5 à 6 mois avant les premières manifestations de vidanges gonadiques (stade D), l'acquisition de la première maturité sexuelle par les individus âgés de moins d'une année (cohorte 85 en 1986 et cohorte 84 en 1985) s'effectue sur un laps de temps extrêmement court. Entre le moment où 50% des individus juvéniles sont au stade C (passage par la LM50) et le moment où apparaissent les premières pontes printanières, il ne s'est guère écoulé plus de 1 mois, 2 au grand maximum (Fig. 74 et 75).

Une fois passée la période d'acquisition de la première maturité sexuelle, tous les groupes d'âges adoptent un cycle reproducteur qui présente quasiment le même schéma temporel de fluctuation.

L'activité reproductrice de *Cerastoderma edule* présente aussi entre les deux années complètes d'observation une nette différence, sans doute due à la présence de conditions trophiques estivales-automnales en 1984 défavorables et/ou d'un hiver 1984-1985 particulièrement rigoureux. En 1984, le cycle reproducteur est monocyclique : à une ponte principale printanière fait suite une longue période de repos sexuel. En revanche, en 1985 l'activité gonadique est polycyclique : les phénomènes de vidanges gonadiques sont retardés d'un mois par rapport au printemps de 1984 et décalés sur le début de l'été; la période de repos sexuel est alors fractionnée par des phénomènes de restauration gonadique suivis de pontes automnales qui se poursuivent jusqu'au début de l'hiver. L'année 1986 semble d'ailleurs débiter par une ponte précoce de début de printemps (mars) suivie par une ponte principale en mai-juin (Figs. 71, 72 et 73). En revanche, la cohorte 85 qui acquiert sa première maturité sexuelle au printemps 1986 (mai) ne participe pas à cette ponte précoce (Fig. 74).

Dynamique de population

*Cerastoderma edule* (L.)  
Cohortes 81 et 82

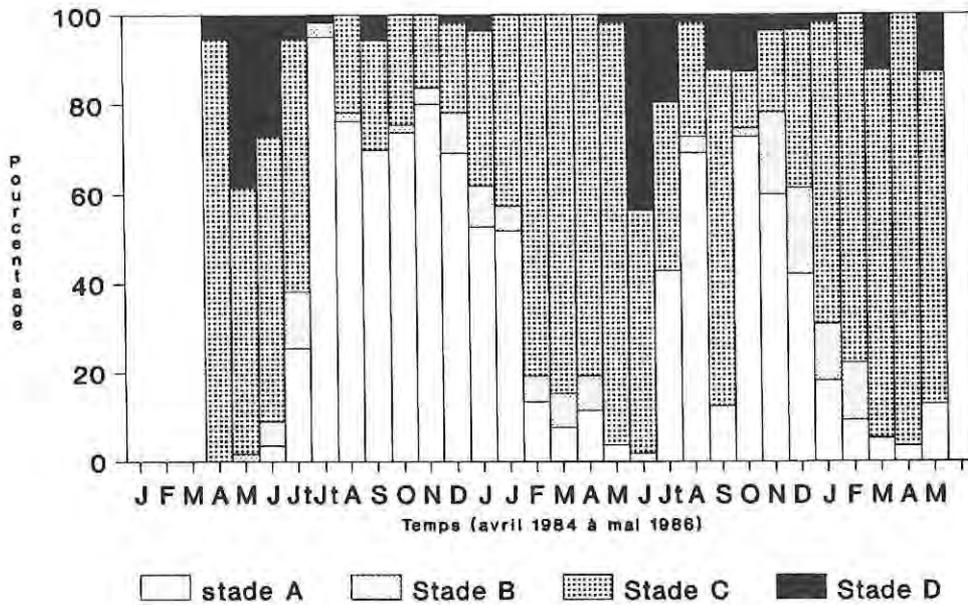


Figure 71 : Evolution mensuelle des stades de maturité de la gonade de *Cerastoderma edule* entre avril 1984 et mai 1986 : Cohortes 81 et 82.

*Cerastoderma edule* (L.)  
Cohorte 83

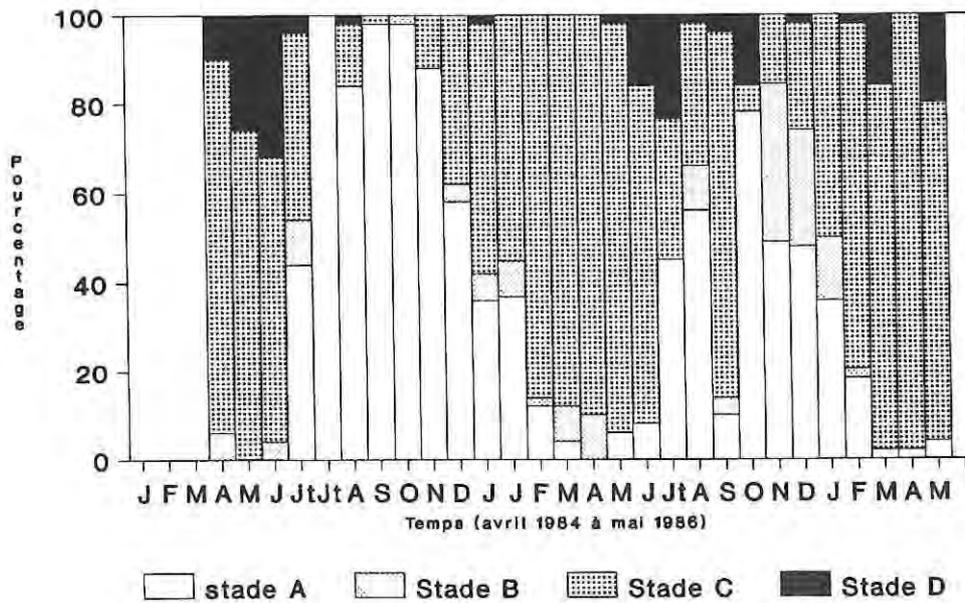


Figure 72 : Evolution mensuelle des stades de maturité de la gonade de *Cerastoderma edule* entre avril 1984 et mai 1986 : Cohorte 83.

Dynamique de population

*Cerastoderma edule* (L.)  
Cohorte 84

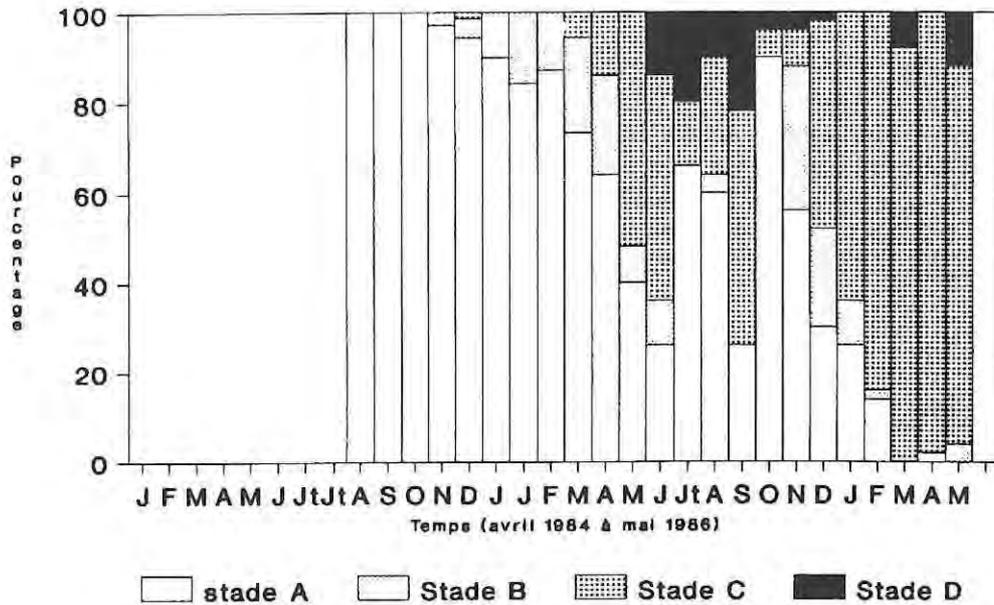


Figure 73 : Evolution mensuelle des stades de maturité de la gonade de *Cerastoderma edule* entre avril 1984 et mai 1986 : Cohorte 84.

*Cerastoderma edule* (L.)  
Cohorte 85

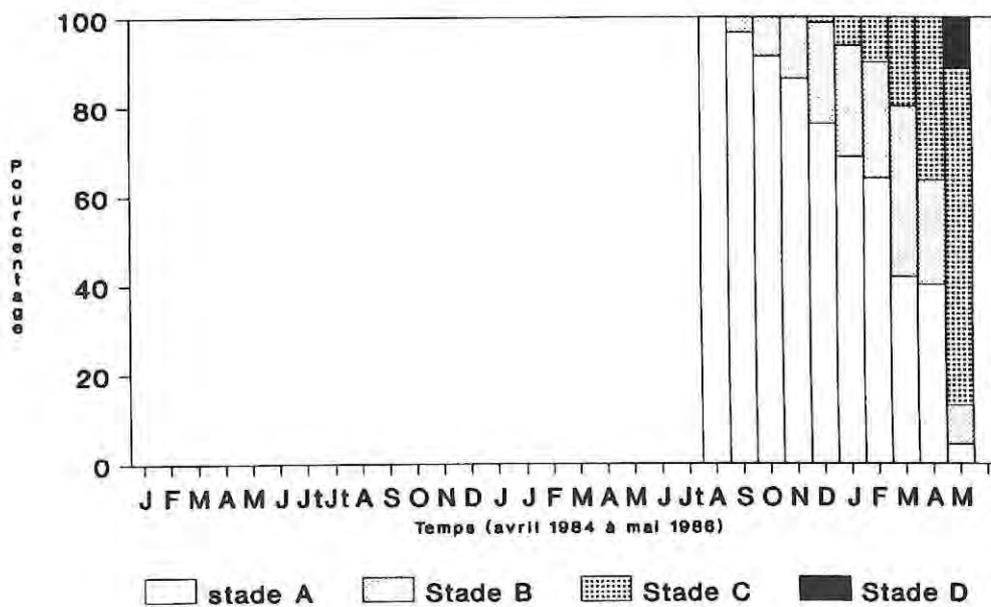


Figure 74 : Evolution mensuelle des stades de maturité de la gonade de *Cerastoderma edule* entre avril 1984 et mai 1986 : Cohorte 85.

### 3.3.4.2. Animal standard "calculé"

L'évolution saisonnière de la masse des tissus organiques (tissus secs sans cendre) d'un animal standard "calculé" de taille constante (longueur de coquille ou masse coquillière) relève d'un net cycle saisonnier : les valeurs des biomasses individuelles estivales sont plus du double des valeurs observées pendant la période hivernale (Fig. 75). Pour les années 1984-1985, l'augmentation de biomasse est continue depuis le mois d'avril jusqu'en août-septembre, une décroissance apparaît de manière progressive en automne puis plus rapide durant les mois d'hiver et du début de printemps.

Pendant les périodes de vidange gonadique mises en évidence précédemment (Figs. 71 à 74), il n'apparaît aucune chute de la biomasse individuelle de l'animal standard "calculé", laissant supposer que pendant les périodes de ponte, le bilan entre les phénomènes de croissances tissulaires et de vidanges gonadiques est largement positif en faveur du compartiment somatique.

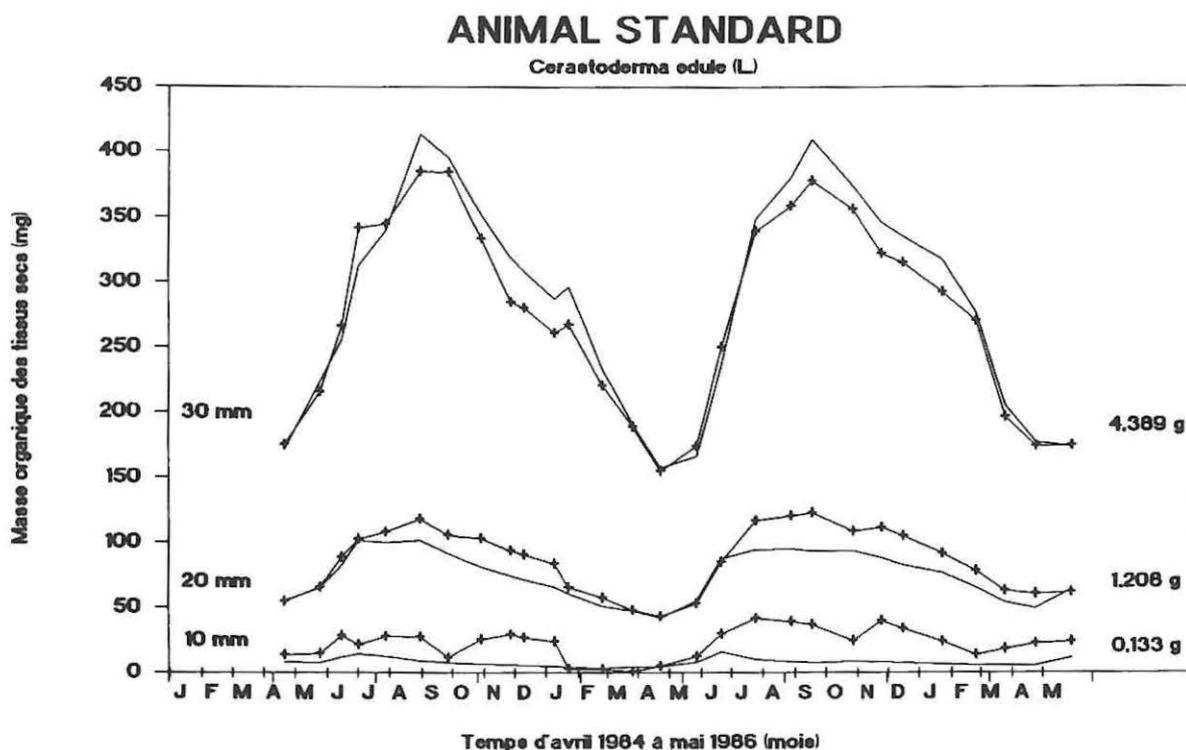


Figure 75 : Evolution mensuelle des tissus secs sans cendre (mg) d'un animal standard "calculé" entre avril 1984 et mai 1986 : animal de longueur standard (—), animal de masse coquillière standard (+ +). Résultats obtenus par régression linéaire fonctionnelle sur les échantillons mensuels.

Les résultats des deux types de calculs *i.e.* la relation "taille-poids" et la relation analogue à l'indice de Walne & Mann (1975) sont en moyenne tout-à-fait comparables. Il faut cependant noter que dans certaines occasions (8 cas sur 28), les hypothèses au modèle de régression linéaire simple sont violées (absence de linéarité, absence d'homoscédasticité, absence d'indépendance entre les résidus). Ces violations interviennent toujours dans le cas du calcul de la régression entre la masse des tissus organiques et la masse coquillière, calcul analogue à l'indice de Walne & Mann (1975).

### 3.3.5. VARIABILITÉ DU RECRUTEMENT

Pour les 3 années d'observation (1984, 1985 et 1986) et plus partiellement pour l'année 1987 (Guillou *et al.*, 1990) il apparaît un recrutement principal en été (juin, juillet) suivi d'un recrutement secondaire en automne (septembre-octobre) qui peut comme en 1984 être quasiment absent. En revanche, ce recrutement automnal peut se poursuivre de manière diffuse jusqu'au début de l'hiver

## Dynamique de population

comme dans le cas de l'année 1985. Cependant, le taux de survie de ce recrutement diffus est quasiment nul puisque les densités post-hivernales des individus de moins de 5 mm sont nulles, ceci quelle que soit la strate considérée (Fig. 76). Les dates de recrutement peuvent être fixées comme suit, la figure 76 illustrant les années 1984 et 1985 :

### 3.3.5.1. Recrutement estival

- 1984 : à partir du 1<sup>er</sup> juin, maximal après le 15 juin,
- 1985 : à partir du 15 juin, maximal après le 1<sup>er</sup> juillet,
- 1986 : à partir du 1<sup>er</sup> juin,
- 1987 : à partir du 1<sup>er</sup> juillet d'après les observations du PNDR Coque (Guillou *et al.* 1990).

### 3.3.5.2. Recrutement automnal

- 1984 : très faible, à partir du 1<sup>er</sup> septembre,
- 1985 : entre le 1<sup>er</sup> septembre et le 1<sup>er</sup> octobre.

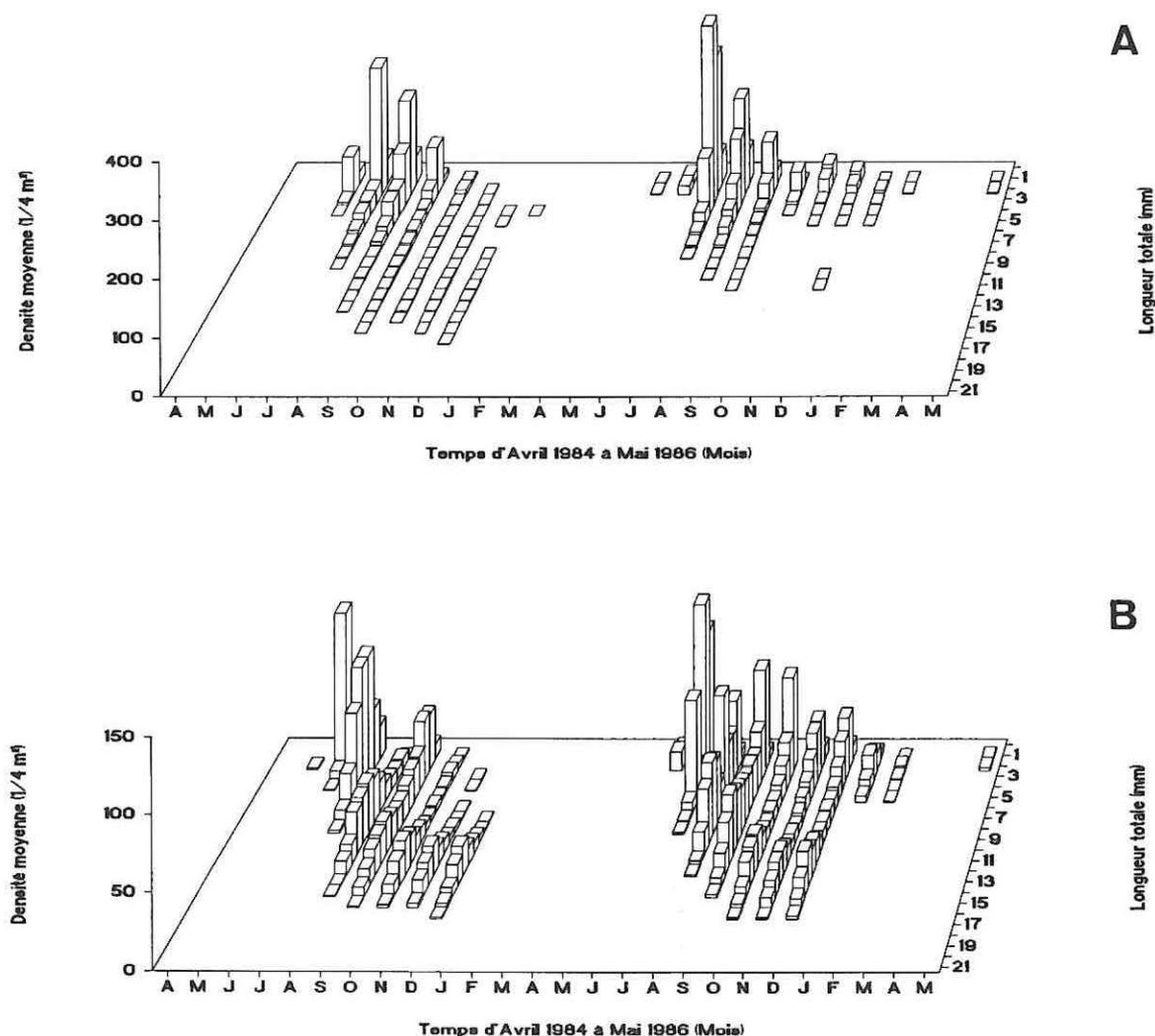
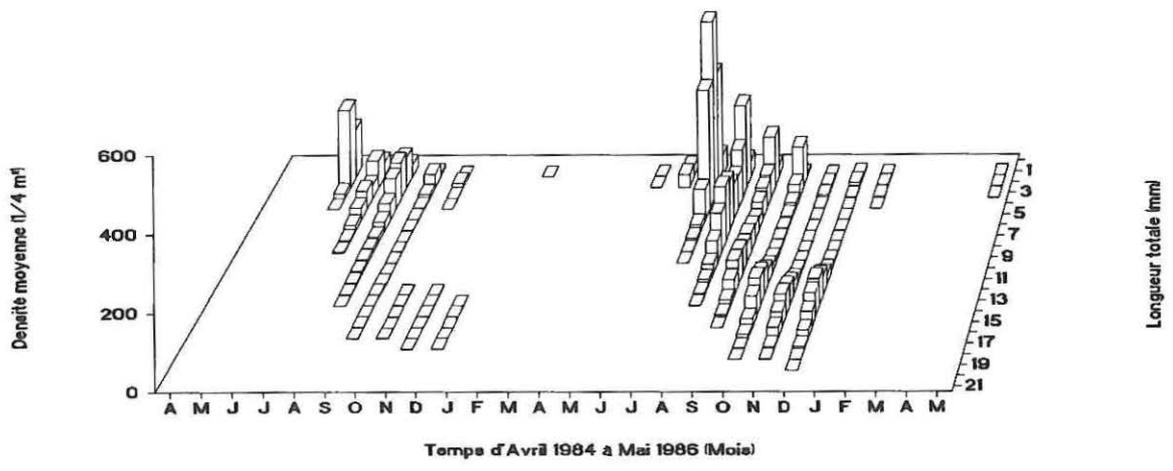


Figure 76 : Périodes de recrutements de *Cerastoderma edule* sur la plage de Ronce-les-Bains entre avril 1984 et mai 1986 : strate 1 (A) et strate 2 (B).

Dynamique de population

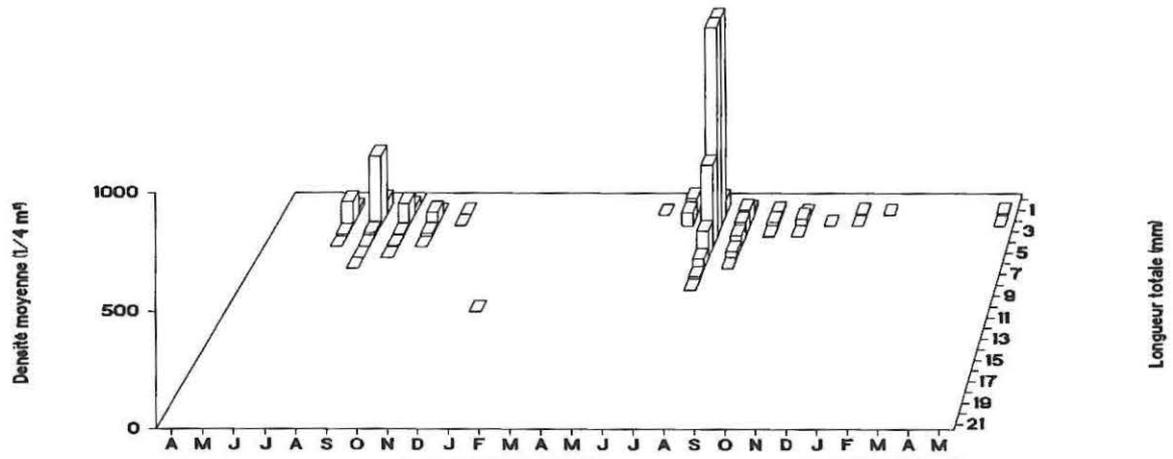
Période de recrutement : Strate 3  
*Cerastoderma edule* (L)

C



Période de recrutement : Strate 4  
*Cerastoderma edule* (L)

D



Période de recrutement : Strate 5  
*Cerastoderma edule* (L)

E

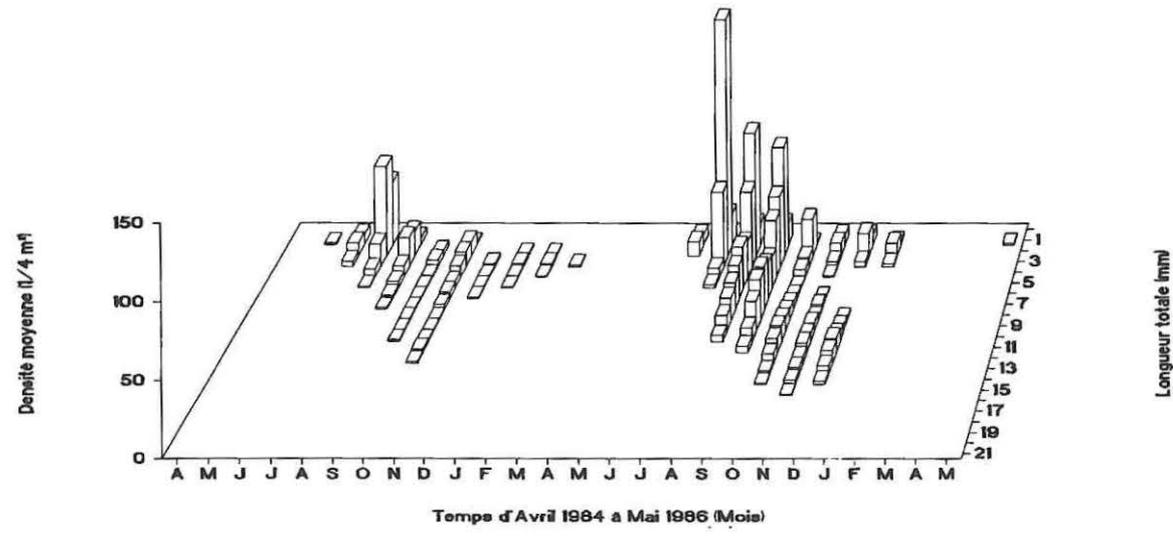


Figure 76 (suite) : Périodes de recrutements de *Cerastoderma edule* sur la plage de Ronce-les-Bains entre avril 1984 et mai 1986 : strates 3 (C), 4 (D) et 5 (E).

### 3.4. DISCUSSION

#### 3.4.1. SEX-RATIO

Dans la plupart des populations de *Cerastoderma edule* l'hypothèse d'une sex-ratio équilibrée n'est pas écartée au seuil d'erreur de 5% (Cahour, 1968 en rade de Brest, Gimazane, 1971 en Baie de Seine, Kingston, 1974 sur les côtes du Kent, Ivell, 1981 dans le Limfjord, Mejuto, 1984 en Ría de Pasaxe). Cependant une proportion significativement plus forte de femelles est observée sur l'ensemble des échantillons annuels par Pelseneer (1926), Boyden (1971) dans l'estuaire Crouch (Essex), Desprez *et al.* (1987) en Baie de Somme ou Fernandez Castro *et al.* (1989) à Brouennou. Les proportions plus fortes de femelles citées par Poli (1973) ou de mâles notées par Madani (1988) ne sont pas significatives, à l'examen des intervalles de confiance à 95%.

Comme le soulignent Cahour (1968), Boyden (1971) et Fernandez Castro *et al.* (1989) ces écarts sont probablement dus aux difficultés de détermination du sexe lors des phases de repos, d'initiation de la gamétogenèse ou de restauration gonadique : parmi un lot de coques de ce type il est beaucoup plus facile de déterminer sur une biopsie la présence d'une ovogonie ou d'un ovule résiduel que d'une spermatogonie ou d'un spermatozoïde résiduel; ce qui fait pencher la sex-ratio en faveur des femelles. Ce phénomène apparaît assez clairement sur les figures de Guillou *et al.* (1990) lorsque le nombre d'individus aux stades B et D augmente (stade de développement et de post-ponse). A contrario, l'explication d'un écart en faveur des femelles peut tenir d'un phénomène biologique plutôt que d'un biais méthodologique : la vidange complète des gonades n'est sans doute pas un phénomène identique selon les sexes (Cahour, 1968 et Boyden, 1971 b), de même, la lyse des gamètes résiduels n'est sans doute pas aussi rapide chez les deux sexes.

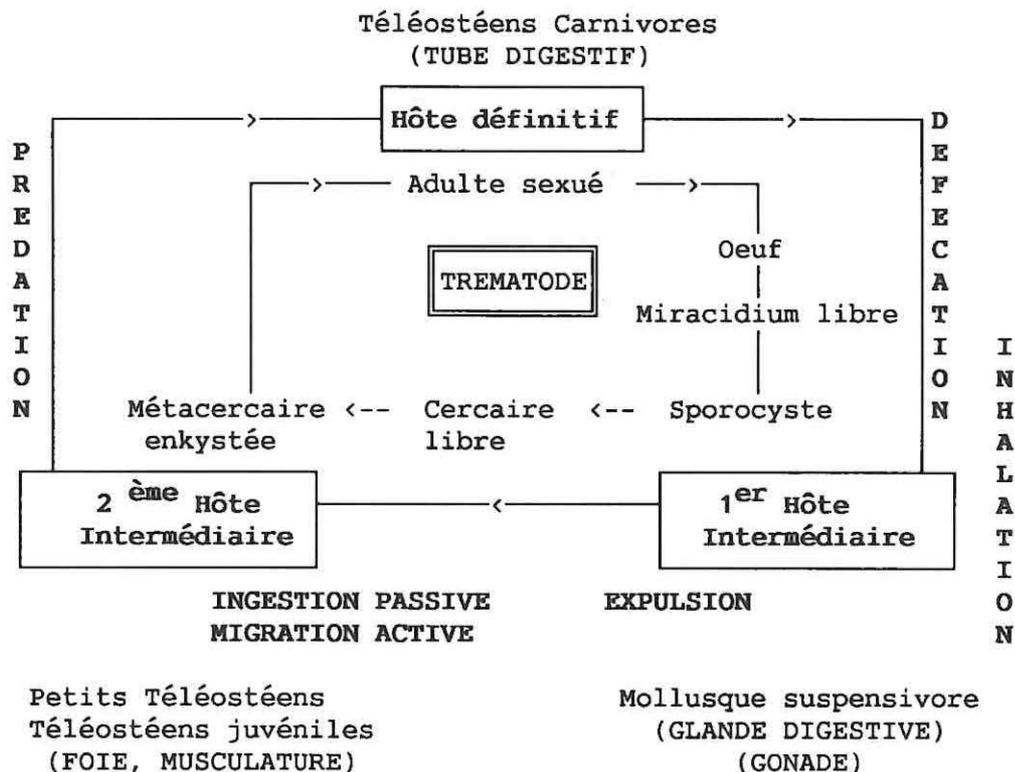
L'action des trématodes parasites est aussi invoquée dans les variations de la sex-ratio (Cahour, 1968; Fernandez Castro *et al.*, 1989 et Desprez *et al.*, 1987) : lorsque l'infestation des organes germinaux est massive il y a castration parasitaire. Il est alors possible que la sensibilité au parasite soit sexuellement dépendante. Pelseneer (1928), Dewarumez (1983) ou Desprez *et al.* (1987) indiquent que les mâles seraient plus sensibles aux parasites trématodes bien que les résultats détaillés de Madani (1988) et de Guillou *et al.* (1990) à ce propos ne permettent pas d'étayer ou d'écarter cette hypothèse.

#### 3.4.2. DISTOMATOSE

##### 3.4.2.1. Cycle évolutif de *Labratrema minimus*

Le cycle évolutif de *Labratrema minimus*, trématode hétéroxène, comporte trois hôtes successifs (Matthews, 1973 et Maillard, 1975, 1976) au sein desquels le parasite effectue à chaque changement d'hôte une étape de son développement (Fig. 77). Les phases adultes de *Labratrema minimus* parasitent l'intestin moyen de poissons Téléostéens carnivores comme le loup *Dicentrarchus labrax* L. d'après Matthews (1973) et Maillard (1976), la lotte *Lophius piscatorius* L. et le congre *Conger conger* L. selon Lebour (1912) et Bowers (1969). Les stades adultes du trématode pondent des oeufs qui sont évacués parmi les déjections du poisson parasité. Chaque oeuf donne une larve *miracidium* libre qui va être inhalée passivement par le premier hôte intermédiaire, un Mollusque. Pour le trématode digène *Labratrema minimus*, cet hôte spécifique est un *Cardiidae* (Maillard, 1976) en l'occurrence *Cerastoderma edule* pour les côtes atlantiques. La larve *miracidium* se développe dans l'hépatopancréas du Mollusque et peut envahir ses organes reproducteurs (Bartoli, 1984). Elle forme un sporocyste ou rédie qui engendre par parthénogenèse des milliers de larves cercaires (James & Bowers, 1967 c) : la durée totale de cette phase de développement avoisine 2 à 3 mois (Maillard, 1976). A ce stade de développement, les cercaires quittent le Mollusque et gagnent le milieu extérieur. Leur durée de vie est courte (Maillard, 1976). La transmission des cercaires peut être favorisée (phénomène de favorisation) par certaines modifications comportementales affectant le Mollusque et liées à l'infestation : le Mollusque ne peut plus assurer son enfouissement et reste en surface du sédiment jusqu'à ce que mort s'en suive, ce qui favorise la libération accélérée des larves cercaires. La transmission vers le second hôte intermédiaire semble exclusivement active (Maillard, 1976). Ces hôtes intermédiaires sont de petits téléostéens (Matthews, 1973; Maillard, 1976 et Biagiatti & Maillard, 1984) comme le gobie *Pomatoschistus microps*, l'Athérine *Atherina boyeri* ou des juvéniles de *Sparidae* comme *Sparus aurata*, de *Gadidae* (Dawes, 1947), de *Mugilidae* (Biagiatti & Maillard, 1984 et Faliex & Biagiatti, 1987) comme *Liza ramada*, *Liza aurata* ou *Chelon labrosus* et de *Pleuronectidae* comme la plie *Pleuronectes platessa* que Matthews (1973) considère comme un hôte secondaire accidentel.

## Dynamique de population



**Hôtes définitifs : Téléostéens**

*Dicentrarchus labrax, Conger conger, Lophius piscatorius.*

**1<sup>er</sup> hôtes intermédiaires : Mollusques Cardidae**

*Cerastoderma edule, Cerastoderma glaucum.*

**2<sup>ème</sup> hôtes intermédiaires :**

**Petits Téléostéens**

*Atherina boyeri, Pomatochistus minutus,*  
et

**Juveniles de Téléostéens**

*Liza ramada, Liza aurata, Chelon labrosus,*  
*Sparus aurata et Pleuronectes platessa.*

**Figure 77 : Cycle évolutif du trématode digène *Labratrema minimus* (Stossich, 1854) ayant pour 1<sup>er</sup> hôte intermédiaire *Cerastoderma edule* (L.). Adapté de Maillard (1976) et Bartoli (1984).**

## Dynamique de population

Les stades cercaires libres sont pélagiques ou benthiques et ils développent une véritable stratégie de migration pour gagner à partir des nageoires du poisson, certaines zones préférentielles d'infestation. Pour *Labratrema minimus*, le foie constitue le microbiotope privilégié d'enkystement des stades cercaires (Matthews, 1973 et Maillard, 1976). Ils deviennent alors métacercaires dans l'hôte intermédiaire, ce qui s'effectue en moins de quinze jours (Maillard, 1976). Le cycle du trématode est enfin bouclé lorsque ces petits Téléostéens affaiblis par l'infestation sont consommés par les Téléostéens carnivores, chaque métacercaire de l'hôte intermédiaire se transformant en un parasite adulte dans l'hôte définitif.

Selon les estimations de Maillard (1976), la durée totale du cycle évolutif de *Labratrema minimus* serait courte, environ quatre mois et la durée de vie du trématode lui-même serait proche de 7 à 8 mois. Ce cycle évolutif s'effectue aussi dans un endémioptopie particulier. Bartoli (1984) précise cette notion : l'endémioptopie correspond au biotope dans lequel toutes les conditions sont rassemblées pour que le cycle évolutif du parasite soit complet et permanent. Plusieurs facteurs viennent ainsi moduler dans le temps et l'espace ce cycle, (1) les variations saisonnières d'abondance des divers hôtes, (2) la contiguïté des hôtes lors des phases de transmission du parasite, (3) la productivité des cercaires et (4) les caractéristiques environnementales du biotope avec en particulier le rôle inhibiteur des faibles ou fortes salinités sur le développement de nombreuses espèces de trématodes (Maillard, 1976).

### 3.4.2.2. Variabilité liée à l'âge de *Cerastoderma edule*

Dès l'automne (septembre de l'année, 1985) et contrairement aux résultats de Hancock & Urquhart (1965), Bowers (1969), Deltreil & His (1972), Franklin (1972) et Maillard (1976), les juvéniles de l'année d'une taille voisine de 9-14 mm sont infestés, ceci bien avant qu'ils n'atteignent leur première maturité sexuelle. Celle-ci est acquise pour une taille de 13 à 16 mm au printemps de l'année suivante (paragraphe 3.3.1). En effet, Bowers (1969) précise qu'il n'a observé aucun cas de parasitisme de *Cerastoderma edule* par *Labratrema minimus* pour des individus inférieurs à une taille de 18 mm et âgés de moins d'un an, ce qui le conduit à lier présence du parasitisme et développement de la glande reproductrice. Hancock & Urquhart (1965) et Franklin (1972) indiquent que seuls les individus âgés de plus d'un an sont parasités. De même, Maillard (1976) précise que parmi les *Cerastoderma glaucum* des étangs du Languedoc seuls ceux d'une taille supérieure à 25-30 mm (âgés de plus d'un an) sont parasités. Cependant, l'apparente immunité des *Cardium* juvéniles reliée à leur immaturité (Bowers, 1969) ne doit pas faire oublier que l'apparition de cercaires chez ces juvéniles dépend de leur contamination quelques mois auparavant par des *miracidium* libres, eux-même libérés par les Téléostéens, hôtes définitifs du parasite (Maillard, 1976 et Bartoli, 1984). Interviennent donc dans l'ensemble de ces phénomènes, d'une part, la ou les périodes de recrutement des juvéniles de *C. edule* et leur taux de croissance et, d'autre part, le cycle comportemental saisonnier de l'hôte définitif, cycle qui définit les périodes d'infestation potentielle du Mollusque (Bowers & James, 1967 et Maillard, 1976). Par analogie avec les résultats de Maillard (1976), les résultats observés pour la population intertidale de *C. edule* suggèrent l'hypothèse que l'infestation des juvéniles de *C. edule* s'effectue dès le début de l'été, donc dès leur recrutement, du fait de la présence depuis la fin du printemps des Téléostéens hôtes définitifs de *Labratrema minimus* sur la zone intertidale de Ronces-les-Bains. En début d'automne, après un intervalle de temps de 2 à 3 mois nécessaire au développement complet des sporocystes (Maillard, 1976), les premiers stades cercaires sont observés.

L'évolution du taux d'infestation en fonction de l'âge des cohortes annuelles montre une augmentation suivie d'une stabilisation. Bowers (1969) obtient le même type de résultats pour les cohortes âgées de moins de 3 ans mais au-delà de cet âge, une chute du taux d'infestation apparaît (Bowers, 1969). Les données issues de la cohorte 81 (âgée de plus de 4 ans) regroupées avec celles de la cohorte 82, car d'effectifs inférieurs à 10 individus, laisseraient supposer un tel résultat. Deltreil & His (1970, 1972) ainsi que Desprez *et al.* (1987 a, b) indiquent que le taux d'infestation des individus âgés de plus de deux ans est toujours supérieur à celui des individus âgés d'un an. Etant donné le mode de contamination des *Cerastoderma edule* et la durée de la phase de développement *miracidium*-sporocyste-cercaire estimée par Maillard (1976) à 2-3 mois, l'augmentation du taux d'infestation avec l'âge donc avec la taille des *C. edule* ne peut être qu'une conséquence attendue de la relation d'allométrie liant la masse corporelle du Mollusque et ses capacités de filtration (Newell & Bayne, 1980). En d'autres termes, plus le volume horaire filtré par le Mollusque croît, plus la probabilité de rencontre avec des larves *miracidium* réparties aléatoirement dans le milieu extérieur augmente. Cette relation semble être un phénomène général pour ce mode de contamination (Bowers & James,

1967). Cependant, la stagnation du taux d'infestation des individus âgés, voire son déclin au delà de 3 ans (Bowers, 1969) montre l'existence d'une régulation de la distomatose avec l'âge :

(1) Les individus d'une cohorte annuelle sont plus ou moins susceptibles ou résistants au parasite (Benex & Matricon-Gondran, 1981). Une première régulation intervient dans la mesure où les individus parasités massivement ne survivent pas à l'infestation (Bartoli, 1984) du fait de la destruction de certains tissus (Cole, 1935). Indirectement, la mortalité peut être induite à la suite de la période de jeûne engendrée par la présence dans la lumière de la glande digestive des stades sporocystes du trématode (James & Bowers, 1967 a), le Mollusque affaiblit ne pouvant plus faire face, en termes de réserves énergétiques, à tout stress environnemental (Bowers, 1969). La mortalité directe ou indirecte due au parasitisme par les trématodes est une composante de la mortalité naturelle (Hancock & Urquhart, 1965 et Reise, 1985) mais qui est généralement négligeable devant les autres causes de mortalité (Hancock & Urquhart, 1965).

(2) A l'opposé de la résistance naturelle, une résistance acquise peut se développer au fur et à mesure des contacts successifs avec les stades larvaires du parasite : le Mollusque est sensibilisé et les mécanismes de défense humoraux et cellulaires sont mis en jeu plus rapidement (Benex & Matricon-Gondran, 1981).

L'augmentation significative du taux de castration parasitaire avec l'âge des *Cerastoderma edule* en parallèle à l'existence d'un pallier pour le taux d'infestation peut s'interpréter au vu de la nature énergétique de la relation parasite-hôte. Pour assurer le développement complet de milliers voire de millions de cercaires (Bartoli, 1984), les stades sporocystes ont besoin d'une source d'énergie abondante qu'ils vont trouver dans la gonade. En appliquant la notion d'effort de reproduction qui d'une manière générale dépend de l'âge du Bivalve (Sastry, 1979 et Lucas, 1982 b), ce qui est vérifié pour *C. edule* (Kristensen, 1957 et Ivell, 1981), il apparaît que la quantité d'énergie potentiellement disponible dans la gonade pour la multiplication des sporocystes augmente avec l'âge du Bivalve. Vue sous cet angle, l'augmentation du taux de castration parasitaire avec l'âge des *C. edule* s'expliquerait sous l'hypothèse que la vitesse de développement des sporocystes est proportionnelle à la quantité d'énergie qu'ils peuvent potentiellement prélever aux dépens des tissus gonadiques de l'hôte.

### 3.4.2.3. Variabilité saisonnière

L'interprétation des variations saisonnières du taux d'infestation doit tenir compte d'une possible corrélation avec trois phénomènes, (1) le cycle de développement de la gonade (James & Bowers, 1967 a, Bowers, 1969), (2) le cycle saisonnier d'abondance des hôtes définitifs (Maillard, 1976) et (3) la sensibilité aux conditions du biotope de certaines des phases du cycle de développement du trématode (Maillard, 1976).

- (1) Bowers (1969) précise : "The apparent reason for the correlation (the percentage infection are closely correlated with the breeding cycle of the host), as suggested by James (1968) is that only spent adult become infected. Thus, more cockles become infested as more become spent, infection eventually resulting in the parasitic castration of the host". Il apparaît bien sûr que les taux d'infestation les plus bas sont observés en automne (Fig. 69), c'est à dire durant la période de repos sexuel de la majorité des individus de la population de coques (Figs. 71 à 74). L'augmentation régulière des taux d'infestation au cours du printemps suivant s'effectue aussi corrélativement à la reprise de l'activité gonadique. Il semble aussi que les diminutions du taux de castration parasitaire (Fig. 70) durant le printemps et l'automne s'effectuent corrélativement aux périodes de vidanges gonadiques de mai et de septembre (Figs. 71 à 74) mais ces diminutions ne sont pas significatives. L'hypothèse avancée par James & Bowers (1967 a) et Bowers (1969) est insuffisante pour deux raisons : *primo*, l'augmentation estivale du taux d'infestation est liée en premier lieu aux conditions environnementales favorables à la transmission des *miracidium* et au développement accéléré des sporocystes jusqu'aux stades cercaires; *secundo*, l'augmentation estivale du taux de castration parasitaire participe en partie d'un biais lié à la définition de la castration (absence observée de gamète liée à la présence massive de stades sporocystes et/ou cercaires). En effet, sont comptabilisées comme telles à la fois les gonades réellement castrées non fonctionnelles ainsi que les gonades encore fonctionnelles mais ayant effectuées une vidange totale de leurs gamètes et se trouvant à cette période de l'année en phase de repos sexuel (Figs. 71 à 74).

- (2) Il est nécessaire aussi de considérer le cycle saisonnier d'abondance des hôtes définitifs et intermédiaires dans l'endémioptote pour expliquer les variations saisonnières de l'infestation du Mollusque (Matthews, 1973 et Maillard, 1976). Les variations saisonnières d'abondance des

## Dynamique de population

Téléostéens intégrés dans le cycle évolutif de *Labratrema minimus* des côtes atlantiques sont régies par leur cycle reproducteur, leurs mouvements liés à leurs comportements trophiques et leurs capacités physiologiques à supporter les variations des facteurs environnementaux (Thong, 1969; Henderson, 1989; Claridge & Potter, 1985; Cancela Da Fonseca *et al.*, 1989 et Sauriau, 1990) : fin du printemps, été et début d'automne sont les saisons d'abondance de ces poissons sur la zone intertidale occupée par la population de *Cerastoderma edule* de la côte atlantique.

- (3) Les stades de transmission *miracidium* et cercaire sont particulièrement sensibles aux fluctuations de salinité (Bowers & James, 1967 et Maillard, 1976) : vis-à-vis de ce facteur l'hiver est la période la moins favorable à l'infestation du Mollusque.

### 3.4.2.4. Variabilité interannuelle

Comme observé par Maillard (1976) dans les étangs languedociens pour le parasitisme des populations de *Cerastoderma glaucum* par *Labratrema minimus*, le schéma saisonnier d'infestation des *Cerastoderma edule* de Ronce-les-Bains ne se déroule pas de manière identique chaque année. Parmi les quatre facteurs modulant le cycle évolutif du trématode avancés par Bartoli (1984), le rôle des conditions abiotiques est prépondérant pour comparer les années 1985 et 1986 : l'hiver 84-85 particulièrement rigoureux a été suivi d'un printemps marqué par une anomalie thermique aux mois de mai-juin au contraire de l'hiver 85-86 et du printemps 86 beaucoup plus proches des normales climatiques (voir le chapitre 6, Fig. 96). Ces conditions climatiques exceptionnelles se sont alors vraisemblablement répercutées sur toutes les phases du cycle évolutif du parasite : mortalités hivernales accrues du Mollusque avec le cas de janvier 1985 où deux observations faites à moins de 15 jours d'intervalle montre une baisse significative des taux d'infestation (Fig. 69); retard supposé des périodes d'apparition des Téléostéens hôtes définitifs et intermédiaires dans l'endémioptope comme montré par Reise (1985) à propos de la prédation des juvéniles de *Cerastoderma edule* par l'ichtyofaune et taux de succès des phases de transmission du parasite moins élevés en cas de variations brusques de la salinité comme montré par Maillard (1976).

### 3.4.2.5. Variabilité inter-populations

L'analyse de la variabilité inter-populations du taux de prévalence (infestation et castration parasitaire) ne peut se faire hors de la notion d'endémioptope : chaque population possède son propre équilibre, ses propres caractéristiques et fluctuations temporelles (Wright, 1980). Il ressort des références à la présence de *Labratrema minimus* dans diverses populations de *Cerastoderma edule* (Tab. 23) que le taux de prévalence inter-populations bien que variable est globalement du même ordre de grandeur, soit 5-20%. Hancock & Urquhart (1965) citent des taux d'infestation proches de 40% mais qui sont obtenus sur des échantillons d'effectif inférieur à 10 individus. Seuls les cas cités par Dewarumez (1983) avec une population caractérisée, certaines années, par une castration parasitaire de la quasi totalité des mâles des cohortes adultes entraînant l'absence répétée de recrutement ainsi que par Deltreil & His (1970) avec une population située dans un biotope lagunaire particulièrement confiné, semblent présenter les caractéristiques d'un endémioptope en déséquilibre (Bartoli, 1984), déséquilibre lié à des aménagements portuaires (Dewarumez, 1983) ou lié à des conditions hydrodynamiques et sédimentaires lagunaires (Deltreil & His, 1970). Le cas de la Baie de Somme où le gisement de coques a connu un déclin notoire (Desprez *et al.*, 1987 a, b, Ducrotoy *et al.*, 1987) ne semble pas présenter un taux d'infestation plus élevé que les autres populations, même si la présence du parasite n'est pas sans effet sur la sex-ratio de *Cerastoderma edule* (Desprez *et al.*, 1987 a, b) : l'action néfaste du trématode ne peut être interprétée que de manière consécutive à une perturbation de la physiologie des Mollusques, elle-même liée aux perturbations affectant l'ensemble de l'écosystème picard (Ducrotoy & Desprez, 1986).

Certaines populations apparaissent indemnes de toute présence de trématode parasite (Orton, 1934; Kreger, 1940 et Kristensen, 1957) résultat qui doit être situé vis-à-vis de l'ensemble des conditions nécessaires à l'établissement de la distomatose : maillons du cycle ou conditions favorables à son établissement absents (Maillard, 1976) et bien sûr échantillonnage adapté à la mise en évidence du ou des parasites (Lauckner, 1983).

## Dynamique de population

**Tableau 23 : Taux de prévalence moyen du trématode digène *Labratrema minimus* (Stossich, 1887) observé pour diverses populations de *Cerastoderma edule* (L.). Taux de prévalence (P%), Taux de castration (C%), Présence du parasite (p), Absence de détermination spécifique du trématode mais probablement *Labratrema minimus* (\*). Références classées par latitude décroissante. Pays : Allemagne (A), Espagne (E), France (F), Grande-Bretagne (G-B), Irlande (I), Pays-Bas (P-B).**

P%	C%	Site et années d'observation	Pays	Source
2	-	Northumberland, avant 1912	G-B	Lebour (1912)
p*	p*	Strangford Lough, 1972-1976	I	Seed & Brown (1977)
0	0	Morecambe Bay, 1933	G-B	Orton (1934)
0	0	Western Wadden Sea, 1948-1953	P-B	Kristensen (1957)
p	-	North Wales	G-B	Cole (1935)
2	-	North Wales	G-B	Cole (1956 b)
p	1-12	Burry Inlet, Wales, 1958-1961	G-B	Hancock & Franklin (1972)
0-15		Burry Inlet, 1959-1962	G-B	Hancock & Urquhart (1965)
1-15	-	Burry Inlet, Wales, 1963-1965	G-B	Bowers (1969)
9,5	-	Llanrhidian sands, 1965	G-B	James & Bowers (1967 c)
p	p	Thames and Wash fisheries	G-B	Franklin (1972)
p*	13*	Crouch estuary, 1968-1969	G-B	Boyden (1971 b)
10	-	Emsworth, Hampshire avant 1912	G-B	Lebour (1912)
26,4	-	Millbrook, Plymouth avant 1952	G-B	Hutton (1952)
p	100	Fort-Phillippe, Dunkerque, 1975-1982	F	Dewarumez (1983)
	(mâle)			
5-15	p	Baie de Somme, 1985-1986	F	Desprez <i>et al.</i> (1987 a, b)
0-10	-	Baie de Somme, 1987	F	Guillou <i>et al.</i> (1990)
10*	p*	Baie de Seine, 1969	F	Gimazane & Lubet (1972)
0-4	-	Côtes de Normandie, avant 1888	F	Huet (1888 a, 1893)
30*	p*	Baie des Veys, 1969	F	Gimazane (1971)
0-17	-	S <sup>t</sup> Brieuç, 1987	F	Guillou <i>et al.</i> (1990)
0-30	5	S <sup>t</sup> Pol, Bretagne, 1987	F	Guillou <i>et al.</i> (1990)
0-20	0-10	Brouennou, 1986-1987	F	Guillou <i>et al.</i> (1990)
5-12	2-8	Brouennou, 1986-1987	F	Fernandez <i>et al.</i> (1988)
1,9	p	Anse du Roz, Brest, 1967-1968	F	Cahour (1968)
3,3	-	Traict du Croisic, 1984-1985	F	Bonnel (1986)
0-3	-	Ile aux Oiseaux, Arcachon, 1970	F	Poli (1973)
0-4	p	Arguin, Arcachon, 1968-1970	F	Deltreil & His (1970, 1972)
40	p	Lagune abritée, 1969	F	Deltreil & His (1970, 1972)
0-15	-	Arcachon, 1987	F	Guillou <i>et al.</i> (1990)
0-20	-	Bernet, Arcachon, 1987-1988	F	Madani (1989)
5-20	-	Marennes, 1985-1987	F	Guillou <i>et al.</i> (1990)
0-20	2-17	Marennes, 1985	F	Présente étude
p*	3-8*	Ría de Pasaxe, 1982-1983	E	Mejuto (1984)
0-12	p	Ría de Averio, 1964-1965	E	Peneda (1965)

### 3.4.2.6. Castration parasitaire

De l'avis de Lauckner (1983) "Larval bucephalids are probably the most deleterious metazoan parasites of marine Bivalves... Infiltration of the gonad results in partial or, mostly, complete parasitic castration. Eventually all of the molluscan tissues become depleted and host survival is doubtful". Cet avis se retrouve chez tous les auteurs ayant observé la présence de *Labratrema minimus* chez *Cerastoderma edule* : les stades larvaires du trématode provoquent la castration parasitaire du Mollusque (voir Tab. 23). Cependant la coexistence des stades cercaires et d'une gonade fonctionnelle est aussi notée chez 8% des *Cerastoderma edule* parasités observés par Hancock & Urquhart (1965), voire 90% des individus parasités observés par Deltreil & His (1970), ce qui est confirmé par Bonnel

## Dynamique de population

(1986), Fernandez Castro *et al.* (1989), Madani (1989) et les données présentées sur les figures 69 et 70.

La question est alors de savoir quels sont les mécanismes physiques et physiologiques mis en jeu dans la castration : provient t-elle d'une destruction physique des tissus germinaux de la gonade, c'est-à-dire la destruction des acini les uns après les autres comme décrit par Lucas (1965) (castration directe) ou bien découle-t-elle d'une inhibition physiologique de son développement par détournement au profit du trématode des métabolites nécessaires à la fabrication des gamètes (castration indirecte ou pseudocastration) ? La réponse à cette question passe par des considérations sur (1) l'anatomie de la gonade de *Cerastoderma edule*, (2) son cycle biochimique de développement, (3) l'action connue de *Labratrema minimus* sur le plan physiologique, (4) le mode de nutrition des sporocystes du parasite et (5) une comparaison analogique avec des résultats acquis chez *Mytilus edulis*.

(1) La gonade de *Cerastoderma edule* est constituée d'un tissu de réserve riche en cellules vésiculeuses contenant du glycogène et d'un tissu germinal (Gimazane, 1971 et Gimazane & Lubet, 1972 a). Ce schéma est valable pour de nombreux Mollusques Bivalves (Lubet *et al.*, 1976).

(2) Le cycle de développement des tissus germinaux s'accompagne sur le plan cytologique d'une diminution concomitante des tissus de réserve (Gimazane, 1971 et Gimazane & Lubet, 1972 a) et sur le plan biochimique d'une lyse des réserves glycogéniques suivie de leur synthèse en lipides (Gabbott, 1975, 1983), lipides qui seront accumulés dans les gamètes.

(3) James & Bowers (1967 a) ont montré à partir d'études histochimiques que la présence des sporocystes de *Labratrema minimus* dans la lumière de la glande digestive de *Cerastoderma edule* provoque d'une part un état de jeûne pathologique et, d'autre part, une déplétion de la teneur en glycogène liée à une augmentation des teneurs en glucose, acides gras et lipides neutres suggérant que les larves du trématode, soit libèrent des enzymes catalytiques, soit activent la synthèse des propres enzymes catalytiques du Mollusque. En définitive, le glucose est absorbé par le parasite (James & Bowers, 1967 a, b) suite à la dégradation du glycogène. L'état de jeûne et les pressions mécaniques des sporocystes sur les parois digestives induisent la propre destruction des tubules digestifs par histolyse : les stades sporocystes peuvent de ce fait se propager dans l'individu et atteindre les tissus gonadiques.

(4) Le mode de nutrition des sporocystes de *Labratrema minimus* est tégumentaire (James *et al.*, 1966) : les nutriments (glucose, glycogène, lipides) sont absorbés par la paroi tégumentaire, catabolisés et stockés dans les cercaires en vue de leur utilisation au cours de leur stade de vie extérieure (James & Bowers, 1967 a).

(5) Les observations histologiques de Dupouy & Martinez (1973) sur la présence du trématode *Proctoeces maculatus* (Looss) dans la gonade de *Mytilus edulis* montrent que l'action du trématode se traduit par un épuisement des réserves glycogéniques du tissu de réserve, ce qui induit un blocage du développement des tissus germinaux. Dans les cas d'hyper-infestation intervenant pendant la phase de repos sexuel, la prolifération des gonies est inhibée du fait de la disparition totale des réserves en glycogène : la castration est donc indirecte (Dupouy & Martinez, 1973) et liée à des mécanismes biochimiques dynamiques (Lubet *et al.*, 1976).

Même si les observations effectuées sur *Mytilus edulis* infestée par *Proctoeces maculatus* ne peuvent être directement appliquée au cas de *Cerastoderma edule* infestée par *Labratrema minimus* (voir Lauckner, 1983 pour l'exposé en détail de ces deux cas d'infestation, le trématode *P. maculatus* ayant une action beaucoup moins drastique chez *Mytilus edulis* que celle de *Labratrema minimus* chez *Cerastoderma edule*), elles montrent que les mécanismes qui aboutissent à une apparente castration parasitaire ne peuvent relever de la simple destruction des tissus germinaux par les larves du trématodes (Dupouy & Martinez, 1973). Doivent aussi être considérés, le cycle de développement gonadique, l'anatomie propre et le mode de nutrition des stades sporocystes et cercaires du trématode avec une absorption tégumentaire prépondérante (James & Bowers, 1967 b), la nature biochimique de la relation hôte-Mollusque et enfin l'action en effet probablement destructrice sur les tissus du Mollusques des enzymes cataboliques mises en jeu soit par le parasite, soit par le Mollusque lui-même (James & Bowers, 1967 a, b), le tégument des sporocystes étant recouvert et protégé de l'action de ces enzymes cataboliques par des mucopolysaccharides (James *et al.*, 1966).

### 3.4.3. ACTIVITE REPRODUCTRICE

#### 3.4.3.1. Fécondité

L'estimation de l'effort de reproduction pour *Cerastoderma edule* a été effectuée par Kristensen (1957) pour une population intertidale de la Mer des Wadden et par Ivell (1981) pour une population subtidale au Danemark. Les résultats de ces deux estimations basées sur la relation entre la taille de la coquille ( $y$ ) et le nombre d'ovocytes ( $no$ ) sont obtenus soit à partir du nombre d'ovocytes mûrs (Kristensen, 1957) soit à partir de coupes histologiques de la gonade (Ivell, 1981). L'estimation des coefficients de la relation s'effectue selon la méthode de régression fonctionnelle (Teissier, 1948). Le nombre d'ovocytes étant proportionnel au volume de la gonade, la transformation  $\text{Log}_{10}$  est appliquée au nombre d'ovocytes pour linéariser la relation  $y = a * \text{Log}_{10}(no) + b$ .

D'après les données d'Ivell (1981) pour une hauteur de coquille variant de 14 à 20 mm :

$a = 0,286 \pm 0,012$ ;  $b = -0,334$ ;  $n = 41$  et  $r^2 = 0,979$ .

D'après les données de Kristensen (1957) pour une longueur de coquille variant de 14 à 38 mm

$a = 0,053 \pm 0,001$ ;  $b = 2,765$ ;  $n = 11$  et  $r^2 = 0,986$ .

Ces deux relations ne donnent pas des résultats comparables même après correction de la relation allométrique hauteur-longueur des coquilles : pour une coquille de 20 mm de longueur, l'estimation d'Ivell (1981) fournit une fécondité 20 à 30 fois supérieure à celle de Kristensen (1957).

En complément, Verwey (1981) indique que pour les populations de *Cerastoderma edule* de la Mer des Wadden, la fécondité printanière varie de 5000 à 50 000 ovocytes pour des individus de 1 à 6 ans.

#### 3.4.3.2. Variabilité latitudinale et interannuelle

Le schéma annuel du cycle reproducteur de *Cerastoderma edule* suit celui généralement observé pour de nombreuses espèces eurythermes des eaux boréales tempérées (Von Oertzen, 1972; Sastry, 1979; Lubet, 1980; 1981 et Lubet & Mann, 1987). Le maximum d'activité gonadique s'effectue au printemps et consécutivement aux phases de vidanges gonadiques, le ou les recrutements sont principalement centrés sur la période estivale-automnale.

Replacée sur une cline latitudinale et par comparaison entre les cycles de reproduction/recrutement décrits pour de nombreuses populations de *Cerastoderma edule* réparties depuis la Norvège jusqu'au Portugal et Sud de l'Espagne, la stratégie de reproduction de *C. edule* fait preuve d'une grande plasticité (Tab. 24). Vers les latitudes nordiques supérieures à 55°N, la reproduction de *Cerastoderma edule* est typiquement monocyclique et tachytictique. La période d'activité gonadique est courte, le repos sexuel long, pontes et recrutements estivaux-automnaux sont centrés sur les périodes thermiques et nutritives favorables (Rygg, 1970; Ivell, 1981; Möller & Rosenberg, 1983). Dès la latitude de l'Irlande du Nord, la stratégie de reproduction de *C. edule* se modifie, la gamétogenèse reste printanière-estivale mais le caractère répétitif des pontes devient plus constant (Seed & Brown, 1975, 1978). Pour les latitudes intermédiaires et jusqu'en Galice, le cycle reproducteur devient bradyctique et polycyclique : la gamétogenèse se décale sur l'hiver et se poursuit pendant les saisons estivales et automnales, les phénomènes de vidanges gonadiques sont répétitifs. Enfin, pour les latitudes les plus Sud (Espagne du Sud-Ouest et Portugal), le cycle reproducteur de *C. edule* redevient tachytictique du fait du rôle inhibiteur des températures : la gamétogenèse est interrompue pendant les mois d'été. Ainsi, au Portugal, Gordo (1982) signale des températures moyennes de l'eau dépassant 28°C, températures qui se rapprochent des limites létales de l'espèce (Ansell *et al.*, 1981).

A l'évidence le facteur latitude dont l'effet se traduit globalement à travers les variations des cycles thermiques et des ressources nutritives ne peut expliquer à lui seul les variations du cycle de reproduction de *Cerastoderma edule* (Lubet, 1976b), ce qui apparaît clairement pour les latitudes intermédiaires comprises entre 42°N et 52°N (Tab. 24). D'autres facteurs environnementaux interviennent dans la modulation du cycle reproducteur de *Cerastoderma edule* comme le niveau bathymétrique (Jones, 1979 et Ivell, 1981), l'existence de perturbations chroniques affectant le biotope de la population (Desprez *et al.*, 1987 a, b, 1988), les affinités ou divergences climatiques entre des régions biogéographiques, respectivement, éloignées ou voisines. En effet, le cycle de reproduction de *C. edule* semble être assez similaire entre la Bretagne (Guillou *et al.*, 1986, 1990) et la Galice (Mejuto, 1984 et González & Pérez Camacho, 1984) alors qu'il est différent entre le Pays-de-Galles (Hancock & Franklin, 1972 et Yankson, 1986) et la Cornouaille anglaise (Orton, 1926; Lebour 1938 et Newell &

## Dynamique de population

Bayne, 1980). De la même façon, le cycle de reproduction observé en 1987 en Arcachon est atypique avec une gamétogenèse continue, des phénomènes de vidanges gonadiques répétitifs et des recrutements étalés (Madani, 1989) alors que les cycles de reproduction observés en 1984-1986 dans le bassin de Marennes-Oléron (présente étude) se rapprochent de ceux décrits au Pays-de-Galles (Yankson, 1986) ou aux Pays-Bas (Hummel & Bogaards, 1989).

Classiquement, le cycle de reproduction des Bivalves est décomposé en 5 phases, (1) accumulation de réserves, (2) initiation de la gamétogenèse puis développement des gamètes, (3) maturation des gamètes, (4) vidange gonadique et (5) repos sexuel (Bayne, 1975; Sastry, 1975, 1979 et Gabbott, 1983). Chacune de ces phases peut être régulée par le jeu de facteurs externes et/ou de mécanismes internes (Sastry, 1979 et Gabbott, 1983).

Même si la régulation du cycle reproducteur par des mécanismes endogènes neuro-endocriniens a été établie chez de nombreux vertébrés et invertébrés marins (Fingerman, 1976) comme certains Mollusques (Giese & Pearse, 1974; Sastry, 1975; Lubet *et al.*, 1976; Lubet & Mathieu, 1982 et Gabbott, 1983) et suspectée chez *Cerastoderma edule* suite aux travaux expérimentaux de Gimazane (1971, 1972 b), il n'en demeure pas moins vrai que l'activité reproductrice des Mollusques est étroitement liée au cycle de stockage et d'utilisation des composants énergétiques glucidiques et lipidiques (Gabbott, 1975, 1983 et Bayne, 1976). Ces composants biochimiques sont, soit issus de réserves énergétiques accumulées antérieurement au cycle d'activité gonadique, soit directement issus de nutriments apportés par l'activité de nutrition (Bayne, 1975, 1976 et Gabbott, 1983). Pour les populations intertidale de *Cerastoderma edule* vivant dans un biotope par nature très fluctuant, l'allocation d'énergie vers le compartiment germinal sera modulée d'une part, par le niveau disponible des réserves internes et des ressources externes et, d'autre part, par les besoins énergétiques du compartiment somatique (Newell & Bayne, 1980). De ce point de vue, il est possible de formuler des hypothèses concernant le lien entre le développement gonadique de *C. edule* et le type des ressources énergétiques utilisées, interne ou externe. Ces hypothèses seront développées et validées dans le chapitre "composition biochimique" à l'aide de la détermination des cycles d'évolution des principaux constituants biochimiques de la chair de plusieurs cohortes de *C. edule*.

L'influence des facteurs externes sur le cycle de reproduction de nombreux Mollusques a été revue en détail par Sastry (1975, 1979) ou plus partiellement par Lubet (1976 b, 1980, 1981, 1984). Dans le cas de *Cerastoderma edule*, Gimazane (1971, 1972 b) et Gimazane & Lubet (1972 a, b) ont expérimenté l'action des facteurs température, nutrition et photopériode sur la reprise de l'activité gonadique en fonction de la durée de la phase de repos sexuel et de divers types de nourriture. Ils concluaient que la reprise de l'activité gonadique est régie par l'activité neuro-endocrinienne elle-même synchronisée par l'action des facteurs température et nutrition. Concernant, le caractère polycyclique ou monocyclique du schéma de reproduction d'une même population, Sastry (1979) indique que les pontes d'automne et d'hiver peuvent être supprimées dans le cas de conditions thermiques et nutritives défavorables. Des phénomènes de lyses ovocytaires et spermatiques sont alors mis en jeu et entraînent une réutilisation par le métabolisme du Mollusque des constituants lipidiques stockés dans les gamètes. En complément, les observations réalisées après un hiver rigoureux (Tab. 24) laissent supposer que les conditions abiotiques très défavorables de ces hivers ont une action à long terme sur les mécanismes de régulation du cycle reproducteur. Yankson (1986) montre qu'à la suite de l'hiver rigoureux de 1981-1982, le cycle de reproduction de *Cerastoderma edule* est anormalement polycyclique, concourant à l'apparition d'un recrutement exceptionnel, ce qui est généralement observé après de tels hivers (*vide supra*). Les observations effectuées après les hivers rigoureux de 1984-1985 à Marennes-Oléron, de 1985-1986 à Brouennou et plus partiellement en Baie de Somme (Tab. 24) corroborent tout-à-fait les conclusions de Yankson (1986) à propos de la modification du cycle reproducteur. Inversement, les manipulations expérimentales effectuées par Hummel & Bogaards (1989) aux Pays-Bas en vue de tester l'influence d'une modification du rythme tidal sur le cycle reproducteur de *C. edule* montrent qu'il est possible de passer d'un schéma polycyclique (année 1984 et 1985) à un schéma monocyclique pour les individus ayant passé de 7 à 14 jours dans une eau stagnante. Quelles que soient les explications plausibles apportées à chacun de ces deux cas, ils montreraient qu'un stress prolongé ou court peut induire une modification du cycle reproducteur à long terme, modification qui intéresse dans chaque cas la période de reproduction estivale-automnale.

Tableau 24 : Stades de développement gonadique et périodes de recrutement pour diverses populations de *Cerastoderma edule*.

Stades gonadiques : repos sexuel ( ), développement (-), maturité (+), ponte principale (P) ou secondaire (p).  
 Stade de reproduction non précisé (xPx). Absence de donnée (?). Hiver rigoureux (SW).  
 Larves planctoniques en forte (L) ou faible (l) densité (L). Recrutement principal (R) ou secondaire (r).  
 Pays : Allemagne (A), Danemark (D), Espagne (E), France (F), Grande-Bretagne (G-B), Norvège (N), Pays-Bas (P-B), Portugal (P).  
 (\*) d'après Von Oertzen (1972), (\*\*) d'après Newell & Bayne (1980).

Année	Mois												Site	Pays	Lat. Nord	Niveau échantillon	Maille (mm)	Source					
	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D											
1968																		Trondheimsfjord	N	63°3	M.T.L.	0,5	Rygg (1970)
1977-1982																		Gullmarsvik	S	58°3	Intertidal	0,2	Möller & Rosenberg (1983)
1980-1981																		Bassholm	S	58°2	Intertidal	0,2	Möller & Rosenberg (1983)
1977-1979																		Sandvik	S	57°4	Intertidal	0,2	Möller & Rosenberg (1983)
1972																		Ythan estuary, Scotland	G-B	57°2	Intertidal	1	Chambers & Milne (1979)
1976-1977																		Rønberg, Limfjord	D	57°	Subtidal	?	Ivell (1981)
1969																		Langerak, Limfjord	D	57°1	?	?	Brock (1982)
1980																		Langerak, Limfjord	D	57°1	?	?	Brock (1982)
1978																		Aggersborg, Limfjord	D	57°	?	?	Brock (1982)
1941-1942																		Helsingor	D	56°1	Plancton	?	Jørgensen (1946)
1940-1970																		Isefjord	D	55°45	Intertidal	?	Rasmussen (1973)
1929-1930																		Millport, Scotland	G-B	55°4	M.T.L.	1	Stephen (1931)
1942-1947																		Esbjerg	D	55°3	Plancton	0,08	Smidt (1951)
1942-1947																		Esbjerg	D	55°3	Intertidal	1	Smidt (1951)
1980-1983																		Marebaek to Ballum	D	55°1	Intertidal	1	Madsen (1984)
1980																		Alsund, Limfjord	D	55°	?	?	Brock (1982)
1972																		Strangford Lough, Eire	G-B	54°3	M.T.L.	2	Seed & Brown (1975, 1978)
1973																		Strangford Lough, Eire	G-B	54°3	M.T.L.	2	Seed & Brown (1975, 1978)
1974																		Strangford Lough, Eire	G-B	54°3	M.T.L.	2	Seed & Brown (1975, 1978)
1975																		Strangford Lough, Eire	G-B	54°3	M.T.L.	2	Seed & Brown (1977, 1978)
1976																		Strangford Lough, Eire	G-B	54°3	M.T.L.	2	Seed & Brown (1977, 1978)
> 1952																		Bay of Lübeck, Baltique	A	53°55	?	?	Jaeckel (1952) (*)
1979-1988																		Jade Bay, Ile de la Frise	A	53°4	Intertidal	1	Dörjes (1988)
> 1899																		Liverpool bay	G-B	53°3	?	?	Johnstone (1899) (**)
1937																		Den Helder, Waddensea	P-B	52°5	< M.T.L.	1	Kreger (1940)
1984																		Oosterchelde	P-B	51°35	Intertidal	20	Hummel & Bogaards (1989)
1985																		Oosterchelde	P-B	51°35	Intertidal	20	Hummel & Bogaards (1989)
> 1960																		Dovey estuary, Wales	G-B	52°3	Intertidal	?	Creek (1960)
1968																		Dovey estuary, Wales	G-B	52°3	> M.H.W.S.	1	Jones (1979)
1959-1961																		Burry Inlet, Wales	G-B	51°4	> E.L.W.S.	>7	Hancock & Franklin (1972)
1981																		Burry Inlet, Wales	G-B	51°4	Intertidal	?	Yankson (1986)
HR 1982																		Burry Inlet, Wales	G-B	51°4	Intertidal	?	Yankson (1986)
1968																		Crouch estuary, Essex	G-B	51°4	E.L.W.S.	?	Boyden (1971 b)
1969																		Crouch estuary, Essex	G-B	51°4	E.L.W.S.	?	Boyden (1971 b)
1968-1969																		Seasalter, Kent	G-B	50°56	< M.T.L.	?	Kingston (1974 a)
1968-1969																		Greatstone, Kent	G-B	50°55	Subtidal	?	Kingston (1974 a)
1970-1972																		Southampton Water	G-B	50°5	Intertidal	4	Barnes (1973)
> 1938																		Tamar estuary, Cornwall	G-B	50°25	Plancton	?	Lebour (1938)
1974-1975																		Tamar estuary, Cornwall	G-B	50°25	Subtidal	?	Newell & Bayne (1980)

Tableau 24 (suite) : Stades de développement gonadique et périodes de recrutement pour diverses populations de *Cerastoderma edule*.

1919-1920	xxxxlxxrxrxxxRxxxxxxxrx	River Yealm, Cornwall	G-B	50°2	> L.W.S	5	Orton (1926)
1983	-----P+++P++P++P+++ -++++p+	Baie de Somme	F	50°15	> M.T.L.	2,5	Desprez et al. (1987 a, b)
HR 1985	? R -R-----p++++	Baie de Somme	F	50°15	> M.T.L.	2,5	Lemoine et al. (1988)
1986	+P- -----P+r ?	Baie de Somme	F	50°15	> M.T.L.	1	Desprez et al. (1987 a, b)
1987	---+p++++PP+PP+PP- - -	Baie de Somme	F	50°15	> M.T.L.	1	Guillou et al. (1990)
1987	RRRRr	Baie de Somme	F	50°15	> M.T.L.	1	Desprez et al. (1988)
1988	? +p++++p++++ -++?P?+- p	Baie de Somme	F	50°15	> M.T.L.	1	Desprez et al. (1989)
1989	---+P++p+---+P+----- ?	Baie de Somme	F	50°15	> M.T.L.	1	Desprez et al. (1989)
1989	rRR r R r	Baie de Somme	F	50°15	> M.T.L.	1	Desprez et al. (1989)
1969-1970	-----P++P++PRR+ r	Hôme Varaville, Calvados	F	49°18	> E.L.W.S.	3,315	Gimazane (1971)
HR 1986	-----p+++PPP+++++PP+++pp-p	Brouénuou, Finistère	F	48°4	< M.T.L.	0,315	Guillou et al. (1986, 1990)
1986	L r	Brouénuou, Finistère	F	48°4	Plancton	0,315	Fernandez Castro et al. (1988)
1987	---+p+++p+++P++++P+++++p--	Brouénuou, Finistère	F	48°4	< M.T.L.	0,315	Guillou et al. (1986, 1990)
1967	-----+P++P+++++p-----	Rade de Brest	F	48°2	< M.T.L.	?	Cahour (1968)
1974-1977	-----+P++P+++++p-----	Rade de Brest	F	48°2	> E.L.W.S.	?	Le Penneç (1971)
1935-1936	r xxPPPxxxRxxxxxxxxxxprxxxx	Plage Kersos, Concarneau	F	47°5	< M.T.L.	5	Bouxin (1937)
1984	-----+P++P+++++pp -	Ronce-les-Bains, Marennes	F	45°4	M.T.L.	1	Présente étude
1985	-----+P++P+++++pp -	Ronce-les-Bains, Marennes	F	45°4	M.T.L.	1	Présente étude
1986	-----+P++P+++++pp -	Ronce-les-Bains, Marennes	F	45°4	M.T.L.	1	Présente étude
1987	?+P+++++PP- ?	Ronce-les-Bains, Marennes	F	45°4	M.T.L.	1	Guillou et al. (1990)
1983	xxxxxxxxrxxRxx xxxxxxrxx	Verdon, Gironde	F	45°3	M.T.L.	0,1	Bachelet (1987)
1984	xxxrxxxxxxxxR	Verdon, Gironde	F	45°3	M.T.L.	0,1	Bachelet (1987)
1950-1952	l L l	Arcachon	F	44°4	Plancton	?	Lubet (1953)
1968	r R R R r	Banc Arguin, Arcachon	F	44°4	> E.L.W.S	2	Deltreil & His (1972)
1969	? +P+ - - -	Banc Arguin, Arcachon	F	44°4	> E.L.W.S	2	Deltreil & His (1972)
1970	++++Pr+R ?	Banc Arguin, Arcachon	F	44°4	> E.L.W.S	2	Deltreil & His (1972)
1970	---+P+++++p+++++P-	Ile aux Oiseaux, Arcachon	F	44°4	> M.T.L.	7	Poli (1973)
1987	+++++PP+++P++P+++++p+++p++	Plage Péreire, Arcachon	F	44°4	< M.T.L.	?	Guillou et al. (1990)
1987	r R rRR rr	Arcachon	F	44°4	< M.T.L.	0,125	Madani (1989)
1984	-----+P+++++PPPPP-p--p--	Mundaca	E	44°*	< M.T.L.	> 18	Navarro et al. (1989)
1985	-----+P+++++?	Mundaca	E	44°*	< M.T.L.	> 18	Navarro et al. (1989)
1983	-----+P +P RP R++P--R--R-----	Ría Pasaxe, Galice	E	43°4	M.T.L.	3	Mejuto (1984)
1981	r R	Río Ulla, Ría de Arosa	E	42°3	Subtidal	2	Otero Llovo et al. (1984)
1982	R R r	Río Ulla, Ría de Arosa	E	42°3	Subtidal	2	Otero Llovo et al. (1984)
1983	r r R r r	Río Ulla, Ría de Arosa	E	42°3	Subtidal	2	Otero Llovo et al. (1984)
1979-1980	-----+P+++++PPPRp++R--r-	Carril, Ría de Arosa	E	42°35	< M.T.L.	2	González & Pérez Camacho (1984 a,b)
1954-1955	-----+P+l+PL+lPl-----	Ría de Vigo, Galice	E	42°25	M.T.L.	?	Figueras (1957)
1980-1981	-- l l l L l L --	Ría de Pontevedra, Galice	E	42°25	Plancton	0,05	Alcaraz & Dominguez (1983)
1982	r R R rr	Ría Pontevedra, Galice	E	42°25	-	1	Planas & Mora (1984)
1983	R r r r r	Ría Pontevedra, Galice	E	42°25	-	1	Planas & Mora (1984)
1982	r R r	Río Guadiana	E	37°2	Subtidal	4	Saavedra Martin (1984)
1980	r R r r R	Alvor salt march	P	37°1	Subtidal	0,7	Gordo (1982)

### 3.4.3.3. Relation ponte-croissance somatique

Chez les Mollusques à gonade diffuse dans la masse viscérale, un indice de condition obtenu sur un animal standard (observé ou calculé par régression) met en relation trois compartiments physiologiques distincts, tissus organiques somatiques, tissus organiques germinaux et sécrétions coquillières. Ces trois compartiments bien que liés au métabolisme général de l'individu ne présentent pas des variations synchrones au cours du temps. L'indice de condition peut en effet augmenter, stagner ou diminuer selon le sens, l'intensité et le synchronisme temporel des variations de chacun de ces trois compartiments. De manière complémentaire, lorsque la coquille est en période de croissance, il est toujours possible d'observer une chute de l'indice de condition : tout dépend alors de l'intensité et de la durée des phénomènes de croissance ou d'amaigrissement affectant les compartiments somatiques et germinaux.

De ce fait, le pas de temps utilisé lors de l'échantillonnage apparaît être un élément tout à fait primordial pour juger de la pertinence de l'outil "indice de condition". Parmi les travaux disponibles sur *Cerastoderma edule* qui utilisent un indice de condition ou un animal standard, il y a en première approximation pratiquement autant de chance de trouver que les phénomènes de vidanges gonadiques se traduisent par une chute de l'indice de condition que de trouver une augmentation de l'indice simultanément à une ponte, la ponte étant mise en évidence de manière indépendante par des observations directes de l'état de développement de la gonade (Tab. 25). Il ressort alors de cette analyse (Tab. 25) la nécessité de (1) coupler l'utilisation d'un animal standard avec l'observation directe de l'état de maturité de la gonade et (2) d'adopter un pas de temps d'échantillonnage court (un pas de temps de 1 mois apparaît inadapté). Ce pas de temps devrait être d'autant plus court (par exemple 15 jours voire 8 jours) que les phénomènes de ponte sont synchrones avec la période de croissance somatique maximale (printemps ou début d'été).

**Tableau 25 : Concordance (O/N) entre la mise en évidence d'une diminution significative de l'indice de condition et les phénomènes de pontes chez *Cerastoderma edule*. Pas d'échantillonnage approximativement mensuel (M) ou par quinzaine (Q).**

O/N	Période de ponte	Pas	Lieu	Auteur
Oui	Juillet-août 1972	M	Ythan estuary	Chambers & Milne (1979)
Oui	Avril à juin 1987	M	Baie de Somme	Guillou <i>et al.</i> (1990)
Oui	Mai-juin 1987	M	St Brieuc	Guillou <i>et al.</i> (1990)
Oui	Juillet-novembre 1987	Q	St Pol-de-Léon	Guillou & Tartu (1991)
Oui	Juillet-novembre 1988	Q	St Pol-de-Léon	Guillou & Tartu (1991)
Oui	Juillet-novembre 1989	Q	St Pol-de-Léon	Guillou & Tartu (1991)
Oui	Mai-juin 1986	Q	Brouennou	Guillou <i>et al.</i> (1990)
Oui	Mai-juin 1987	Q	Marennes	Guillou <i>et al.</i> (1990)
Oui	Avril-décembre 1987	Q	Arcachon	Guillou <i>et al.</i> (1990)
Oui	Mai-juin 1984	M	Mundaca estuary	Navarro <i>et al.</i> (1989)
Oui	Juin et août 1983	M	Ría de Pasaxe	Mejuto (1984)
Oui	Mai 1983	M	Ulla, Ría de Arosa	Pereira <i>et al.</i> (1984)
Non	Juin 1976	M	Ronbjerg, Limfjord	Ivell (1981)
Non	Mai-juin 1959	M	Burry Inlet	Hancock & Franklin (1972)
Non	Mai-juin 1960	M	Burry Inlet	Hancock & Franklin (1972)
Non	Mai-juin 1981	M	Burry Inlet	Yankson (1986)
Non	Mai-juin 1982	M	Burry Inlet	Yankson (1986)
Non	Avril-août 1975	M	Tamar estuary	Newell & Bayne (1980)
Non	Mai-juin 1987	Q	Brouennou	Guillou <i>et al.</i> (1990)
Non	Juin-juillet 1985	M	Marennes	Guillou <i>et al.</i> (1990)
Non	Avril-juin 1980	M	Carril, Ría de Arosa	González & Pérez Camacho (1984 a)

L'intérêt de comparer conjointement les fluctuations d'un indice de condition ou d'un animal standard avec celles d'une échelle de maturité gonadique (Guillou *et al.*, 1990) réside aussi dans la mise en évidence du caractère synchrone ou asynchrone des phénomènes de vidange gonadique et des phénomènes de croissance somatique. Dans le cas de la population de Ronce-les-Bains, la ponte principale de printemps ou de début d'été s'effectue simultanément à la croissance somatique, signe que pendant la période de maturation des gamètes qui précède la ponte, l'énergie nécessaire à cette

maturation est vraisemblablement issue des ressources nutritives externes, comme décrit par Gabbott (1983) pour de nombreux Mollusques et par Newell & Bayne (1980) pour *Cerastoderma edule*. C'est aussi le signe que le "scope for growth" est largement positif en faveur de la croissance somatique (Hancock & Franklin, 1972 et Ivell, 1981) indiquant que le taux métabolique lié aux phénomènes de croissance somatique est beaucoup plus élevé que celui lié aux phénomènes de vidanges gonadiques.

Enfin, le calcul d'un animal standard ou celui de l'indice de condition peut se heurter à des questions de validité statistique. Certaines des hypothèses relatives à la linéarité de la relation entre les deux variables aléatoires ou au modèle de régression linéaire peuvent être violées. Ces violations proviennent généralement d'une forte hétérogénéité des données, en particulier entre les individus juvéniles et adultes (acquisition par les premiers de la maturité sexuelle). Des solutions visant à réduire cette hétérogénéité peuvent être adoptées comme (1) l'utilisation systématique d'une transformation logarithmique des variables prises en compte dans les calculs de régression de manière à en respecter les conditions d'application (Navarro *et al.*, 1989 et Gouletquer *et al.*, 1992). Se pose ensuite la question du retour aux données brutes et de la robustesse de la correction de biais et (2) la prise en compte de cohortes ou de groupes de taille dans la population échantillonnée (Guillou *et al.*, 1990) de manière à obtenir des droites de régression linéaire séparées, ce qui s'avère relever d'un principe similaire à une stratification des données.

### 3.4.3.4. Relation ponte-recrutement

Les oeufs pondus sont d'une taille de 50  $\mu\text{m}$  (Lebour, 1938) à 80  $\mu\text{m}$  (Orton, 1926) et pourvus d'une enveloppe de 160-180  $\mu\text{m}$  (Lebour, 1938). La durée de vie pélagique est d'environ 3 à 4 semaines (Creek, 1960). Kingston (1974 b) précise à partir d'élevages expérimentaux que la métamorphose est atteinte en 26 à 30 jours à 15°C, en 20 à 24 jours à 20°C comme à 25 °C et est fortement perturbée au delà : la limite de 30°C est létale. La taille à la métamorphose est variable de 275  $\mu\text{m}$  à 345  $\mu\text{m}$  selon Jörgensen (1946) et entre 317 à 351  $\mu\text{m}$  d'après Kingston (1974 b) mais est indépendante de la température (Kingston, 1974 b).

La question de savoir si l'intensité du recrutement est liée à l'intensité de la ponte a déjà reçu un début de réponse dans le chapitre précédent : la compétition trophique intraspécifique entre adultes et juvéniles de l'année peut, à travers l'élimination des cohortes les plus jeunes issues de recrutements tardifs, venir masquer le succès en termes de recrues de pontes tardives. De la même façon, un recrutement exceptionnel une certaine année, peut empêcher toute implantation massive de juvéniles issus des pontes des années ultérieures. L'examen des données obtenues pour diverses populations de *Cerastoderma edule* montre que le renouvellement des cohortes est principalement assuré par le recrutement estival-automnal (Tab 24) suite aux pontes principales du printemps-été. Autrement dit, les pontes secondaires apparaissant au cours des autres saisons, en particulier en automne-hiver, ne sont suivies que de recrutements de niveaux faibles ou nuls. Cet aspect de la reproduction peut d'ailleurs se retrouver chez d'autres espèces pour lesquelles le recrutement est très variable *e.g.* *Pecten maximus* comme décrit par Wilson (1987). Les fluctuations des structures démographiques obtenues par Seed & Brown (1978) en Irlande du Nord, par Desprez *et al.* (1987 a, b, 1988, 1989) ou par la présente étude (chapitre croissance) montrent aussi que les taux de survie des recrutements secondaires sont beaucoup plus faibles que ceux des recrutements principaux liés en grande partie aux variations saisonnières des apports nutritifs (cet aspect sera détaillé dans le chapitre biochimie).

Se pose enfin la question de l'origine des recrutements observés : proviennent-ils de la population échantillonnée chez laquelle les phénomènes de ponte sont mis en évidence ou ont-ils une origine allochtone comme supposé par Ivell (1981) pour les populations de *Cerastoderma edule* du Limfjord qui auraient pour origine les larves issues des populations du littoral de la Mer du Nord? La réponse est négative dans certains cas comme pour les populations situées près de Göteborg en Suède (Möller & Rosenberg, 1983), sur le littoral de la mer des Wadden au Danemark (Smidt, 1951 et Madsen, 1984) ou en Gironde (Bachelet, 1987) puisque la population de *Cerastoderma edule* y est essentiellement constituée de juvéniles qui disparaissent au bout d'une année. L'exemple des observations de 1986 à Brouennou est particulier car malgré l'observation conjointe de pontes (Guillou *et al.*, 1986; 1990) et de larves planctoniques printanières (Fernandez Castro *et al.*, 1988), il y a une absence confirmée de recrutement estival dans les stations prospectées pour l'échantillonnage des coques adultes (Guillou *et al.*, 1986), ce qui pourrait être l'exemple soit d'une ségrégation spatiale entre cohortes adultes et juvéniles (Farrow, 1974; Sutherland, 1982 et Desprez *et al.*, 1988, 1989) soit de perturbations affectant la survie des larves méroplanctoniques. A l'opposé, les présentes observations de l'année, 1984 sur le banc de Ronce-les-Bains mettent en évidence une absence de ponte estivale ou du moins une faible ponte estivale pour les individus les plus âgés (Figs. 71 et 72) mais l'existence d'un

## Dynamique de population

recrutement automnal, il est vrai, peu abondant (Fig. 76). De ce point de vue, il ne doit pas être oublié que la période automnale correspond pour certains bancs de *C. edule* où la croissance est très rapide, comme le banc de Perquis situé non loin du banc de Ronce-les-Bains (Fig. 51), à la période de première maturité sexuelle. Il est probable que les recrutements automnaux et hivernaux observés à Ronce-les-Bains aient donc une origine allochtone vis-à-vis de la population échantillonnée. Ils proviendraient des pontes issues des coques recrutées au printemps ayant acquis leur maturité sexuelle au cours de l'été.

Du point de vue de la durée de vie larvaire et du temps de transit des masses d'eau dans le bassin de Marennes-Oléron, il semble exister une contradiction entre les ordres de grandeur des deux processus. La durée de vie larvaire de *Cerastoderma edule* est estimée entre 2 et 4 semaines par Orton (1926), Creek (1960), Bachelet (1987) voire 4 à 5 semaines selon Lebour (1938) ou même 4 à 7 semaines selon Madani (1989). Le temps de résidence des eaux dans le bassin de Marennes-Oléron varie selon les conditions de marée de 5 à 10 jours (Fig. 5).

Cette contradiction met alors en avant l'existence de processus de rétention des larves méroplanctoniques dans le bassin de Marennes-Oléron. Ces processus de rétention peuvent être actifs avec par exemple la migration active dans la colonne d'eau en fonction du cycle de marée, le choix d'un support, la réduction voire même la prolongation de la durée de vie méroplanctonique comme montré chez des polychètes par Bhaud *et al.* (1990)]. Ces processus de rétention peuvent aussi être passifs avec l'existence de zones de tourbillons,...). Pour ces derniers, les cartes issues du modèle courantologique du L.C.H.F. (Anonymes, 1979) montrent déjà l'existence de telles zones de rétention situées au Nord de la baie (Fig. 5). Concernant le Sud de la baie (pertuis de Maumusson), les indications fournies par Lagardère (1971) laisseraient aussi supposer l'existence de telles zones à l'Ouest de l'île d'Oléron (Fig. 78) ainsi que l'existence d'échanges Nord-Sud mais surtout Sud-Nord (comme indiqué par Dechambenoy *et al.*, 1977) avec l'estuaire de la Gironde. Il serait alors tout à fait intéressant de pouvoir exploiter les modèles courantologiques côtiers actuellement en cours de réalisation à l'échelle de l'ensemble des Pertuis (Héral, comm. pers.) afin de déterminer quelle serait la probabilité de rétention d'une particule inerte émise sur différentes zones intertidales dans le bassin de Marennes-Oléron. Cela permettrait alors comme le souligne Lefèvre (1990) de faire la part des mécanismes physiques et des mécanismes biologiques adaptatifs limitant la dispersion larvaire.

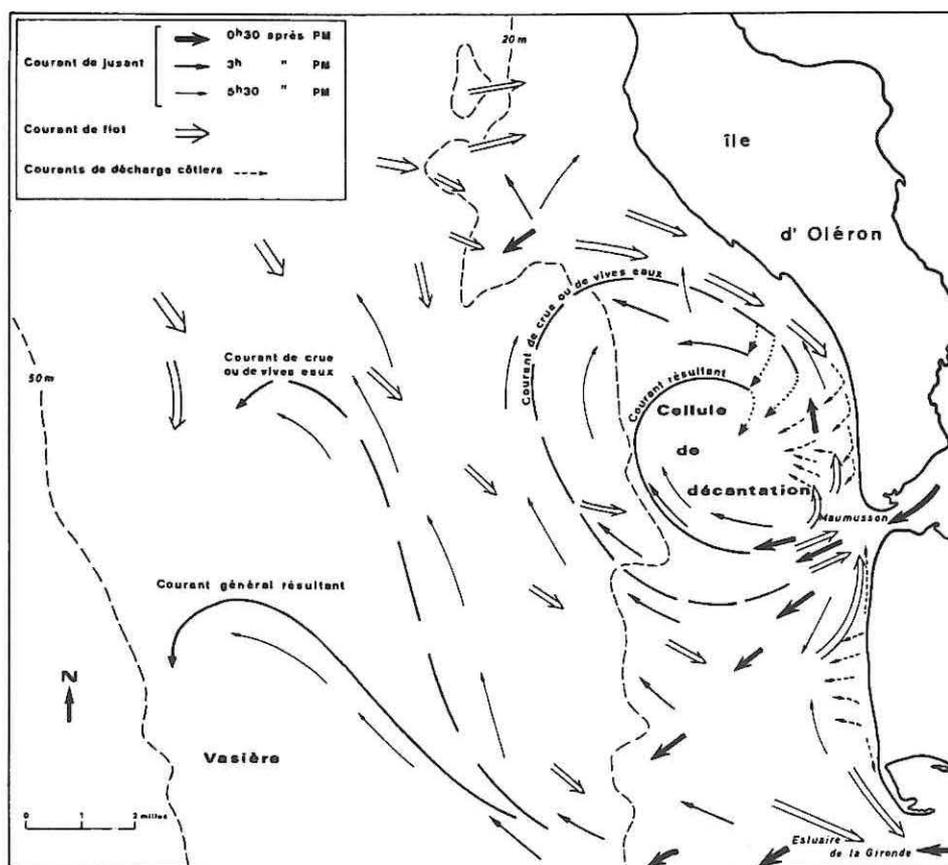


Figure 78 : Courants de marée à l'Ouest du Pertuis de Maumusson. D'après Lagardère (1971).

#### 4. CROISSANCE LINEAIRE ET PONDERALE

##### 4.1. INTRODUCTION

Paramètre indispensable aux études de dynamique de population (Beverton & Holt, 1957 et Laurec & Le Guen, 1981) l'étude de la croissance des espèces marines et en particulier des Mollusques revêt de nombreux aspects; aspects qui relèvent tant de la biologie fondamentale que de la modélisation mathématique. Parmi ces divers aspects, peuvent être cités :

- La mise en évidence des facteurs contrôlant et influençant les performances de croissance; ces facteurs étant soit environnementaux (température, nutrition, bathymétrie, teneur en seston minéral...) soit liés à la biologie des espèces (acquisition de la maturité sexuelle, cycle de reproduction, parasitisme ...).

- La recherche de structures périodiques dans les organes calcifiés (test). Ces structures traduisent des rythmes annuels ou subannuels de croissance (Antoine, 1980). Le but de telles recherches est d'obtenir une technique de détermination de l'âge qui soit directe par opposition aux techniques de détermination indirecte de l'âge basées par exemple sur la décomposition sous contraintes de distributions plurimodales de fréquences de longueur (Schnute & Fournier, 1980).

- La modélisation mathématique des paramètres de croissance, croissance coquillière ou croissance des tissus organiques. De très nombreuses formulations empiriques ont été proposées pour décrire les phénomènes de croissance annuelle des espèces (Krüger, 1973; Ricker, 1979 et Moreau, 1987) parmi lesquelles le modèle décrit par von Bertalanffy (1938) qui est sans doute le plus usité ou celui de Gompertz (1825) qui recèle un point d'inflexion permettant d'ajuster au mieux les courbes de croissance des phases juvéniles.

Diverses équations ont été formulées afin d'uniformiser cette approche descriptive de la croissance, des équations plus générales englobant les modèles antérieurs comme cas particuliers ont été proposées (Richards, 1959 et Schnute, 1981). Plus récemment, Schnute & Richards (1990) ont établi un modèle très général qui permet de rendre compte à la fois des courbes de croissance ou d'acquisition de la maturité sexuelle et des courbes de survie.

En complément des modèles qui décrivent la croissance annuelle des espèces, certains modèles d'adéquation saisonnière de la croissance ont été proposés (Buestel & Laurec, 1975; Cloern & Nichols, 1978; Pauly & Gaschütz, 1979; Menesguen *et al.*, 1984; Sager 1982; 1983 et Moreau, 1987). Ils diffèrent des précédents par l'introduction dans la formulation de la croissance annuelle d'un facteur de correction des variations saisonnières.

Tous les aspects précédemment cités ont été abordés lors d'études de la croissance de *Cerastoderma edule* :

- De nombreux travaux relèvent de manière détaillée l'influence des facteurs abiotiques sur la croissance des populations de *Cerastoderma edule* : temps d'immersion, nourriture phytoplanctonique et phytobenthique, température, type sédimentaire, salinité, teneur en oxygène dissous, turbidité, courant, densité, prédation (Wright, 1926; Stephen, 1931; Cole, 1956 b, Kristensen, 1957; Verwey, 1954; Eisma, 1965; Gimazane, 1971 et Farrow, 1974) ainsi que les effets des facteurs biotiques de densité-dépendance et de prédation sur la croissance des juvéniles et des adultes (Cole, 1956 a, b, Hancock, 1973; Ivell, 1981 et Bonnel, 1986).

- Le rythme de formation des structures périodiques constituant son test calcifié, mis en évidence par Farrow (1971, 1972) a été précisé par Richardson *et al.* (1980 a, 1980 b, 1981). Le rythme endogène semi-diurne de formation des stries de croissance est synchronisé par le rythme tidal (Richardson *et al.*, 1980 a, 1980 b). La croissance de la coquille s'effectue pendant l'immersion et le dépôt séparant deux stries successives de croissance s'effectue à la fin de la période d'émersion (Richardson *et al.*, 1981). Une validation de ce couplage rythme de croissance et rythme tidal a été faite par Jørgen Lønne & Gray (1988) par comparaison de l'analyse des séries temporelles de deux sources indépendantes : rythme de formation des stries de croissance et variations des hauteurs d'eau d'un marégraphe. Cette validation croisée permet d'écarter définitivement l'hypothèse avancée par House & Farrow (1968) ou Whyte (1975) d'une croissance des stries basée sur un rythme journalier.

La composition chimique des stries de croissance et des dépôts calcifiés les séparant a été revue en détail par Deith (1985). Il apparaît que le dépôt séparant deux stries de croissance est plus riche en carbonate de calcium (les cristaux sont d'une taille plus grande) et contient moins de matière organique que la strie de croissance proprement dite.

## Dynamique de population

- La croissance annuelle de la coquille de *Cerastoderma edule* est généralement ajustée au modèle de von Bertalanffy (Hancock, 1965; West *et al.*, 1979; Jones, 1981; Catoira *et al.*, 1984 et Rybarczyk *et al.*, 1984 b), les divers paramètres de cette équation étant estimés par la méthode de Ford-Waldford (Warwick & Price, 1975 et Jones, 1981). Rybarczyk *et al.* (1984) ou Madani (1988) ont utilisé le modèle de Gompertz pour décrire la croissance des juvéniles de *C. edule*.

- La croissance saisonnière du test de *Cerastoderma edule* a été décrite par Sager (1986) à partir des données de Beukema (1982) par l'utilisation d'une modulation saisonnière couplée respectivement aux modèles de von Bertalanffy (1938) pour la longueur et de Richards (1959) pour la masse de la coquille. Plus récemment Desprez *et al.* (1989) ont utilisé le modèle de Cloern & Nichols (1978) pour décrire la croissance saisonnière de *C. edule* de la Baie de Somme : l'évolution temporelle du coefficient K de Brody est ajustée par une fonction sinusoïdale et incorporé à l'équation de von Bertalanffy (1934, 1938). En parallèle, la croissance saisonnière des tissus organiques de *C. edule* a été ajustée par Sager (1986) à partir des données de Beukema (1982) à l'équation de croissance saisonnière proposée par Sager (1982, 1983) par modification du modèle de Richards (1958).

## 4.2. METHODOLOGIE

### 4.2.1. DETERMINATION DE L'AGE

L'étude de la croissance linéaire ou pondérale dont la formulation met en relation la taille ou le poids d'un individu avec son âge nécessite la détermination du temps de survie de cet individu. Par convention, la période de reproduction pouvant être étalée dans l'année et donc connue avec une faible précision, tous les individus nés la même année appartiennent à un même groupe d'âge dont le rang est déterminé par référence au nombre de 1<sup>er</sup> janvier qu'ont connu ces individus (Laurec & Le Guen, 1981). Ainsi les notations de G0, G1 et G2<sup>+</sup> indiquent respectivement des individus âgés de moins d'un an, de 1 à 2 ans et de plus de 2 ans. Ceci permet de donner un âge relatif à chaque individu. Or, dans le cas de *Cerastoderma edule*, il est possible de déterminer la date de naissance des individus avec une relative précision grâce aux observations effectuées sur les périodes de reproduction des adultes et sur les périodes des recrutements de juvéniles (la taille du recrutement étant définie par référence à la maille de 1 mm de côté de l'engin de prélèvement). Ces deux paramètres (date de recrutement et nombre de 1<sup>er</sup> janvier) permettent de donner un âge absolu aux individus avec une relative précision.

Daget & Le Guen (1975) précisent que la détermination de l'âge peut s'effectuer soit de manière directe et individuelle, soit de manière indirecte et statistique :

- Chez les Mollusques bivalves, l'âge absolu peut être déterminé directement à partir de l'observation des structures périodiques présentes dans leur test : la détermination de l'âge est alors individuelle.

- De façon indirecte, l'analyse des histogrammes de fréquences d'une variable liée à la croissance, en général la longueur, permet la détermination d'un âge relatif : la détermination de l'âge est alors statistique et fait appel à des méthodes d'analyse modale.

#### 4.2.1.1. Méthode directe : âge absolu

La détermination directe de l'âge s'appuie sur les deux paramètres précédemment définis, c'est-à-dire la date de recrutement et le nombre de 1<sup>er</sup> janvier qu'a connu l'individu. Ce nombre étant estimé à partir des anneaux de ralentissement de croissance, il s'avère nécessaire de valider la correspondance entre la fréquence de formation de ces anneaux et le rythme saisonnier.

##### 4.2.1.1.1. Dates du recrutement

Le suivi régulier des densités de juvéniles de la Plage de Ronce-les-Bains permet de fixer la date du recrutement sur une maille de 1 mm de côté. Les périodes d'apparition du recrutement ont été présentées en détail au cours du chapitre reproduction. Pour mémoire, le recrutement principal apparaît en début d'été (juin, juillet) et peut s'étaler jusqu'en automne en constituant un recrutement secondaire de moindre intensité. Il apparaît aussi un recrutement hivernal (décembre à février) tout à fait résiduel et marqué par des taux de survie quasiment nuls des cohortes hivernales.

### 4.2.1.1.2. Examen de la coquille

La croissance du test des Mollusques bivalves s'effectue par l'adjonction successive de stries de croissance (Wilbur, 1972). Dans le cas de *Cerastoderma edule*, le rythme de sécrétion des stries correspond au rythme tidal d'immersion (Richardson *et al.*, 1979) et le taux d'accroissement des stries de croissance au cours de l'année est en étroite corrélation avec l'évolution saisonnière des paramètres de l'environnement (Richardson *et al.*, 1980). Ceci a comme conséquence, au cours de la période hivernale, un ralentissement de la croissance et la formation de stries de croissance très fines et rapprochées qui macroscopiquement constituent sur le test de *C. edule* une marque ou "anneau de ralentissement de croissance" voire parfois même un "anneau d'arrêt de croissance" (Richardson *et al.*, 1980).

Cependant, l'observation de nombreux tests confirme l'existence de marques ou d'anneaux surnuméraires chez *Cerastoderma edule*, marques formées en réaction à un stress mécanique (Orton, 1926; House & Farrow, 1968 et Franklin, 1972), thermique (Franklin, 1972 et Richardson *et al.*, 1979) mais jamais consécutivement à la période de reproduction comme cela a pu être observé chez *Macoma balthica* (Lammens, 1967). Des marques surnuméraires peuvent apparaître consécutivement à la présence de parasite *Gymnophalidae sp.* (Lauckner, 1983) comme cela a pu être mis en évidence chez *Cerastoderma glaucum* (Bartoli, 1974) ou *Venerupis aurea* (Bartoli, 1976) en Méditerranée : les perturbations engendrées par le parasitisme sont alors telles qu'il ne peut y avoir confusion avec les "anneaux de ralentissement de croissance". Pour la population de Ronces-les-Bains 3 individus de ce type, c'est-à-dire présentant une coquille complètement difforme analogue aux descriptions photographiques données par Bartoli (1974), ont été observés.

La présence de marques surnuméraires peut dans certains cas gêner la reconnaissance des vrais "anneaux de ralentissement de croissance" (Orton, 1926; Lambert, 1946 et Ivell, 1981) ou ne pas gêner du tout du fait de leurs aspects respectifs bien différents, ce que note Farrow (1974) pour les populations exploitées des Iles Hébrides (Ecosse). Franklin (1972) précise : "Although they are a source of confusion, disturbance rings are normally less distinct than annual rings, especially at the extreme edges of the valves, and with practice they can be distinguished".

De façon complémentaire, il est possible de noter, chez les individus les plus âgés, la possible disparition du premier "anneau de ralentissement de croissance". Cette disparition plus ou moins complète est due à l'usure de la coquille dans la région de l'umbo.

### 4.2.1.1.3. Annuité des stries de croissance

De manière à déterminer le rythme précis de formation des "anneaux de ralentissement de croissance" il ne s'avère pas absolument nécessaire d'utiliser les techniques d'empreintes "Acetate peels" décrite pour *Cerastoderma edule* par Farrow (1971, 1972) ou les techniques de marquage-recapture (Orton, 1926). Il est possible de déterminer ce rythme en suivant l'évolution saisonnière de la taille de l'accroissement marginal de la coquille, c'est-à-dire la différence entre la longueur de la coquille et la longueur de l'anneau immédiatement visible au bord de celle-ci.

Sous l'hypothèse d'une formation annuelle de cet anneau au cours de la période hivernale, la courbe de l'évolution saisonnière de l'incrément marginal doit présenter une seule et unique portion croissante pendant le printemps et l'été (période de croissance) suivie d'une seule et unique portion asymptotique pendant l'automne et l'hiver (période de croissance faible et formation de l'anneau), et enfin un brusque décrochement relatif à une reprise de croissance au cours du printemps suivant (petit incrément marginal).

L'évolution saisonnière de l'incrément marginal de la coquille des diverses cohortes composant la population de *Cerastoderma edule* de la plage de Ronces ne permet pas d'écarter l'hypothèse précédemment formulée (Fig. 79). Cette analyse basée sur 50 observations par cohortes et par date de prélèvement montre que l'anneau de ralentissement de croissance est progressivement formé une seule fois par an :

- Pour le groupe G1 (cohorte 83 en 1984 et cohorte 84 en 1985), cet anneau se forme durant la période hivernale depuis les mois de novembre-décembre jusqu'en avril (pas de différence significative entre les moyennes pour ces dates).

- Pour le groupe G2<sup>+</sup> (individus qui possèdent au moins deux anneaux hivernaux), cet anneau se forme depuis les mois de septembre à mai.

Il apparaît néanmoins un décalage temporel inter-groupes d'âge pour la reprise de croissance printanière du test : celle-ci s'effectue dès le mois d'avril pour les G1 et seulement en mai pour les G2<sup>+</sup> (Fig. 79).

## ACCROISSEMENT MARGINAL DE LA COQUILLE

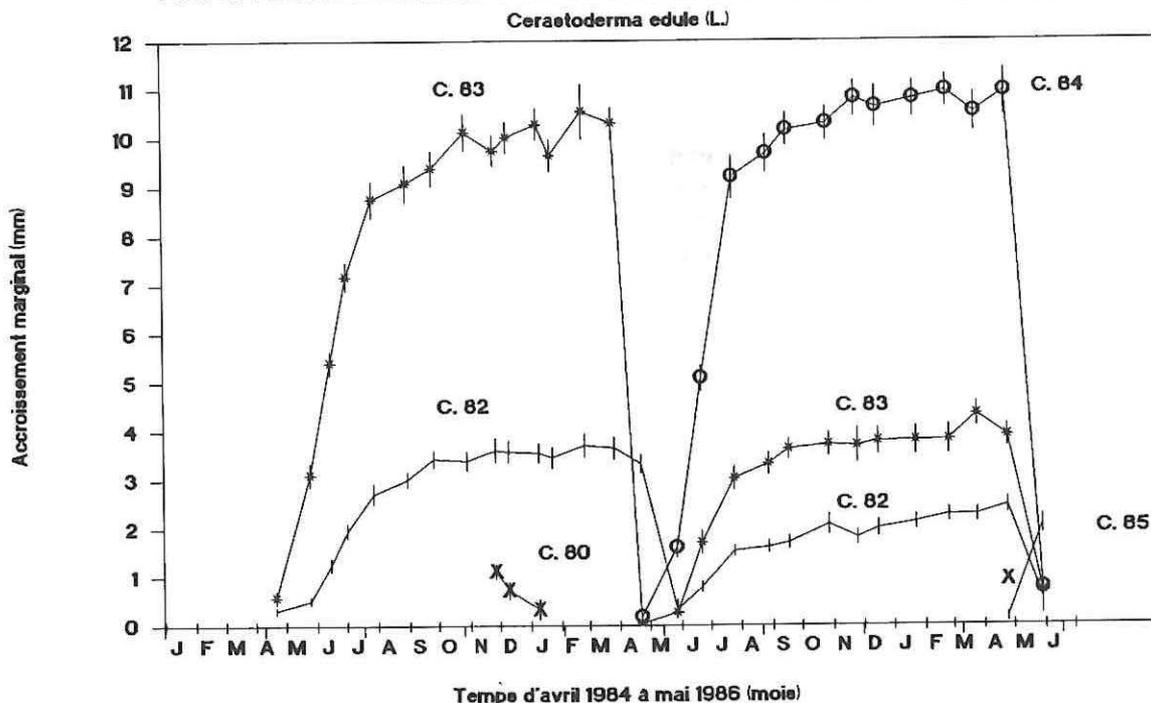


Figure 79 : Vérification de l'annuité des anneaux de ralentissement de croissance pour les groupes d'âge G1 à G5 de *Cerastoderma edule* : les cohortes sont indiquées par leur année de naissance (e.g. C. 83 pour la cohorte de 1983).

## Relation interanneaux de croissance

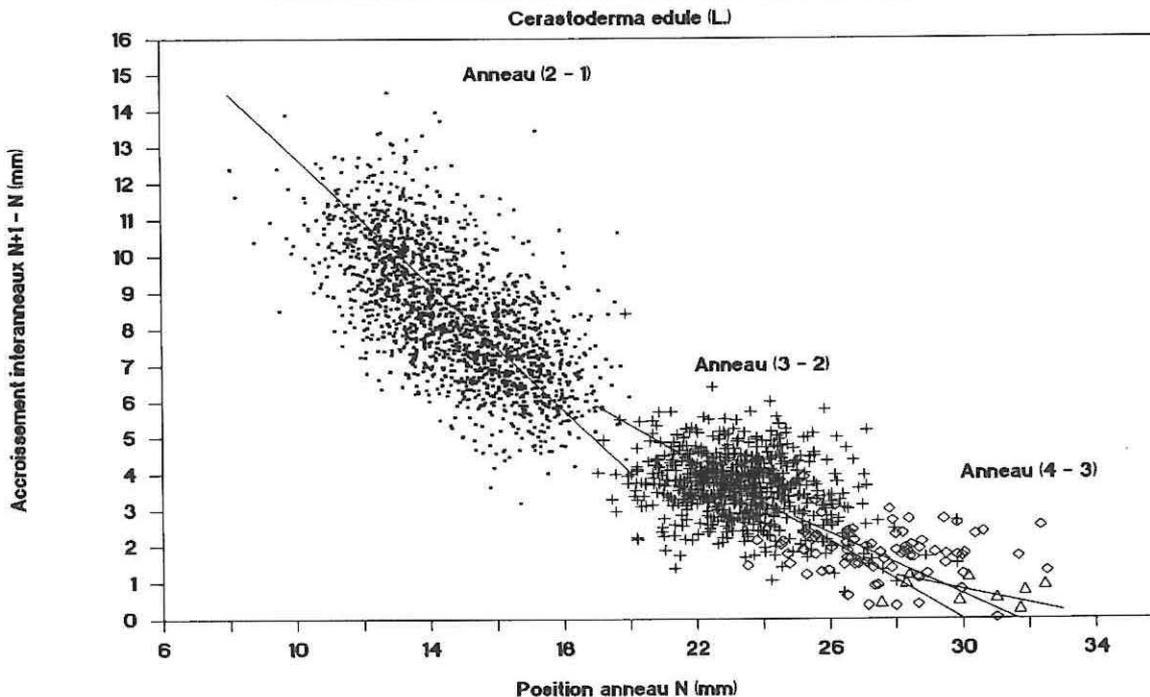


Figure 80 : Relation entre la taille de l'anneau hivernal et l'accroissement de la coquille l'année suivante. Illustration du processus de croissance compensatoire.

## Dynamique de population

De même, il faut noter que la croissance coquillière n'est pas assurée de manière synchrone au cours de l'année par les différents groupes d'âge. Du mois d'avril à juillet, le groupe G1 (cohorte 83 en 1984 et 84 en 1985) assure 85% de la totalité de la croissance coquillière annuelle alors que pour les groupes d'âges G2 et G3+, ce pourcentage représente respectivement 77% et 65% de la croissance coquillière annuelle. Ceci peut *a priori* être relié à l'augmentation de la compétition énergétique entre les compartiments somatiques et gonadiques avec l'âge des individus. Elle induirait un report croissant avec l'âge sur la période automnale de la part d'énergie allouée à la croissance coquillière du fait que les processus liés à la maturation des gamètes et à la vidange gonadique sont synchrones avec la période (avril à juillet) potentiellement maximale de croissance coquillière (voir le chapitre reproduction et recrutement).

Une illustration du phénomène de croissance compensatoire (Ricker, 1975) est donnée par la relation entre la taille de l'anneau de ralentissement de croissance et l'accroissement marginal de l'année suivante (Fig. 80) :

- La position des groupes d'âge s'inscrit dans une courbe enveloppe exponentielle décroissante traduisant l'amenuisement naturel des taux relatifs de croissance coquillière avec l'âge.
- Pour un groupe d'âge donné, la relation entre la taille de l'anneau hivernal (année N) et l'accroissement coquillier suivant (année N+1 - année N) est significativement décroissante traduisant le fait, qu'au sein d'une cohorte, ce sont les individus de plus petite taille qui possèdent les taux relatifs de croissance les plus élevés. Par exemple, au premier hiver un individu de 12 mm (groupe d'âge G2) grandira de 10 mm au printemps suivant alors qu'un individu de 18 mm uniquement de 6 mm.
- Le phénomène de croissance compensatoire s'amenuise avec l'âge et n'est plus significatif pour les individus âgés de plus de 5 ans (groupe G5+ figuré par des triangles sur la figure 80).

### 4.2.1.2. Méthode indirecte : âge relatif

L'emploi des histogrammes de fréquences de longueur dans l'étude de la croissance des espèces a été proposé par Petersen (1892) : l'analyse au cours du temps de l'accroissement en longueur des valeurs modales de chaque histogramme permet de valider les hypothèses émises sur le taux de croissance des différentes cohortes de la population; ce qui permet alors d'estimer, de façon indirecte, leur âge relatif. Diverses méthodes d'analyse des distributions de fréquences de longueur ont alors été proposées, depuis les méthodes de Harding (1949), Cassie (1954), Bhattacharya (1967), Hasselblad (1966) ou Gheno & Le Guen (1968) jusqu'aux développements proposés par Badia & Do Chi (1976), Schnute & Fournier (1980), Pauly & David (1981), Jones (1984) ou Shepherd (1987), etc...

Ces diverses méthodes reposent pour l'essentiel sur l'hypothèse de normalité des distributions de fréquences (voir à ce propos la revue des méthodes faite par Gros, 1980 ou Pauly & Morgan, 1987) alors que seule l'hypothèse de symétrie est requise par la méthode des "maximums successifs" préconisée par Gheno & Le Guen (1968) ou Daget & Le Guen (1975).

La méthode indirecte utilisée pour l'étude de la croissance de *Cerastoderma edule* a été décrite par Gros & Cochard (1978) et modifiée par Menesguen (1980). Cette analyse modale repose sur trois étapes (voir Menesguen, 1980 pour plus de détails) :

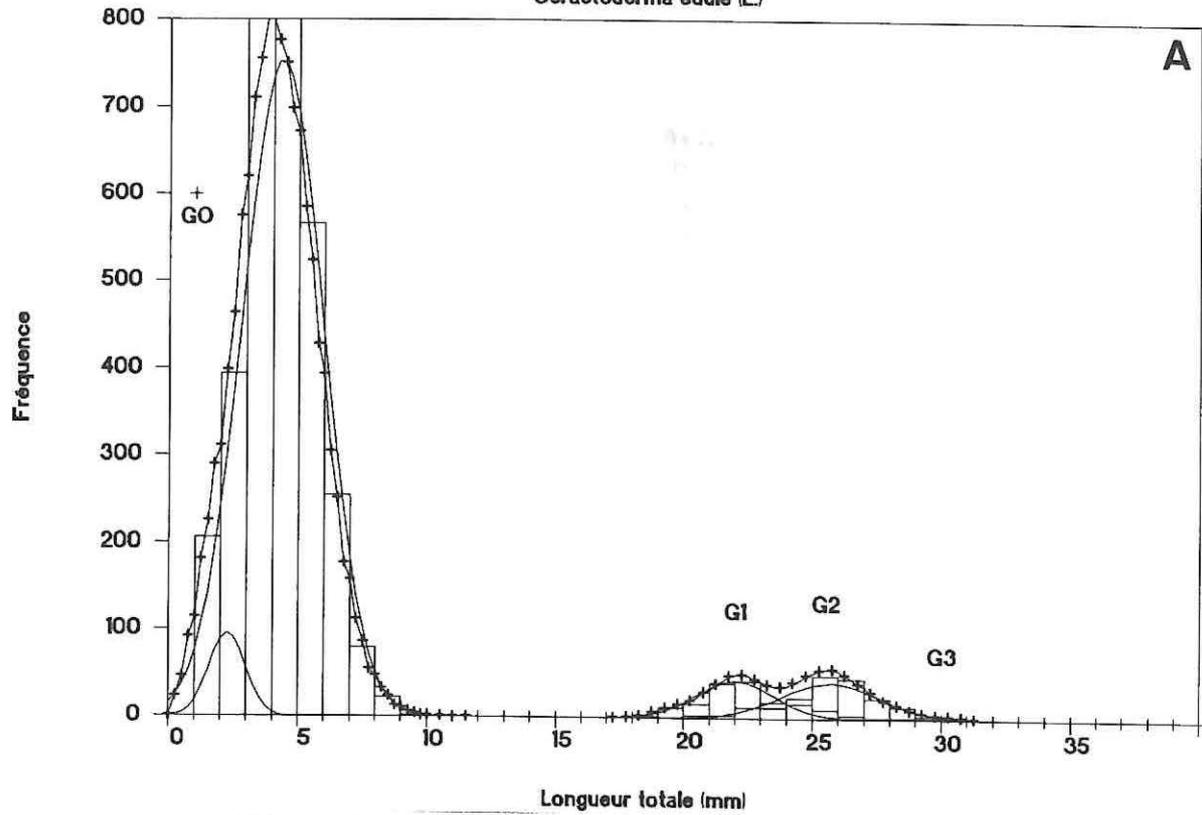
- Lissage de l'histogramme brut par une moyenne mobile d'ordre 3 avec réduction de l'amplitude de classe.
- Application de la méthode de Bhattacharya (1967) sur l'histogramme lissé : la moyenne et l'écart-type de chaque composante modale sont estimés par régression linéaire.
- Utilisation du programme NORMSEP (Tomlinson, 1970) : les valeurs des paramètres (moyenne, écart-type) des composantes modales sont optimisées par la méthode du maximum de vraisemblance (Hasselblad, 1966). Outre l'hypothèse de normalité des distributions de fréquences de longueur, Gros & Cochard (1978) rappellent que l'effectif total de l'histogramme doit être suffisamment grand.

### 4.2.1.3. Couplage des deux méthodes

Du fait des avantages et contraintes liés aux deux méthodes précédemment exposées, celles-ci sont utilisées de manière conjointe. La méthode directe est utilisée dans tous les cas pour déterminer l'âge et la cohorte de chaque individu. En particulier, l'intérêt d'une détermination directe de l'âge apparaît évident dans le cas des individus âgés dont la longueur de la coquille peut ne pas être un critère suffisamment discriminant pour les techniques d'analyses modales. Sur l'histogramme de fréquences de longueur, les diverses cohortes âgées sont regroupées entre 25 et 32 mm et sont souvent imbriquées les unes dans les autres.

# Structure démographique 28 JUILLET 1984

*Cerastoderma edule* (L.)



# Structure démographique novembre 1984

*Cerastoderma edule* (L.)

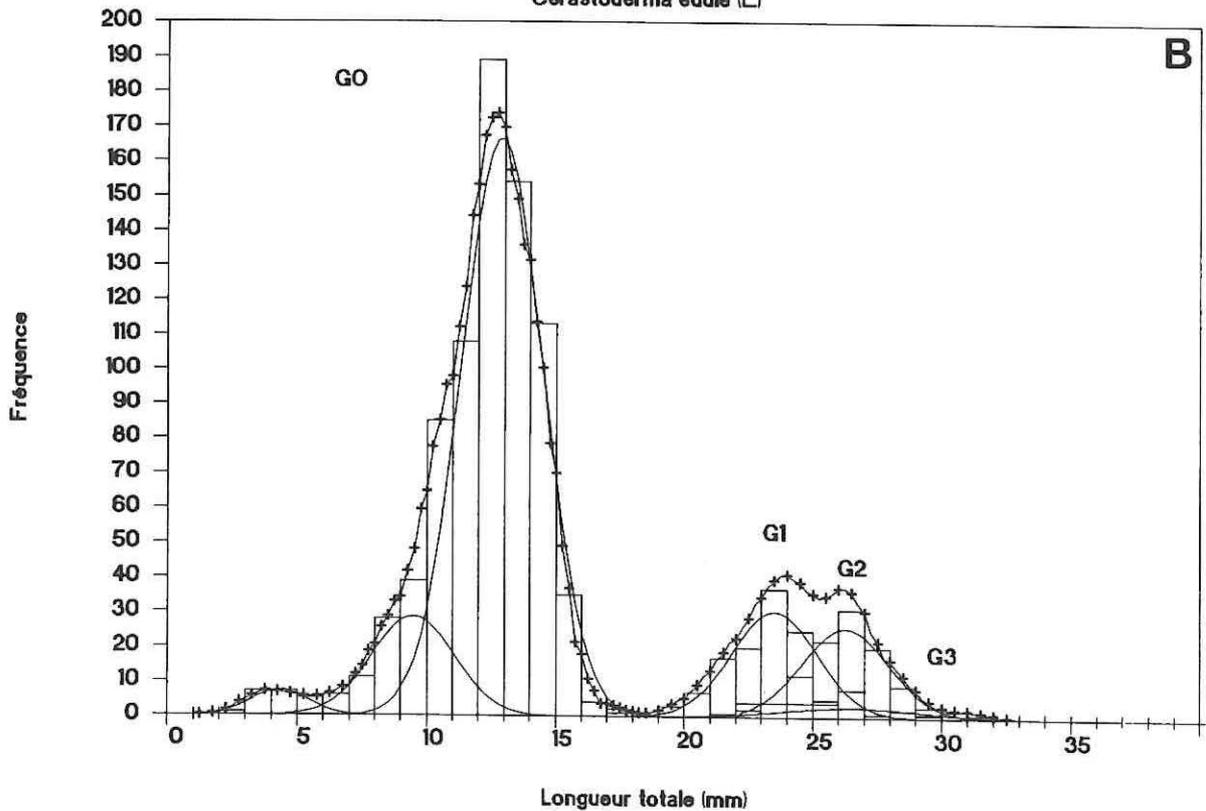
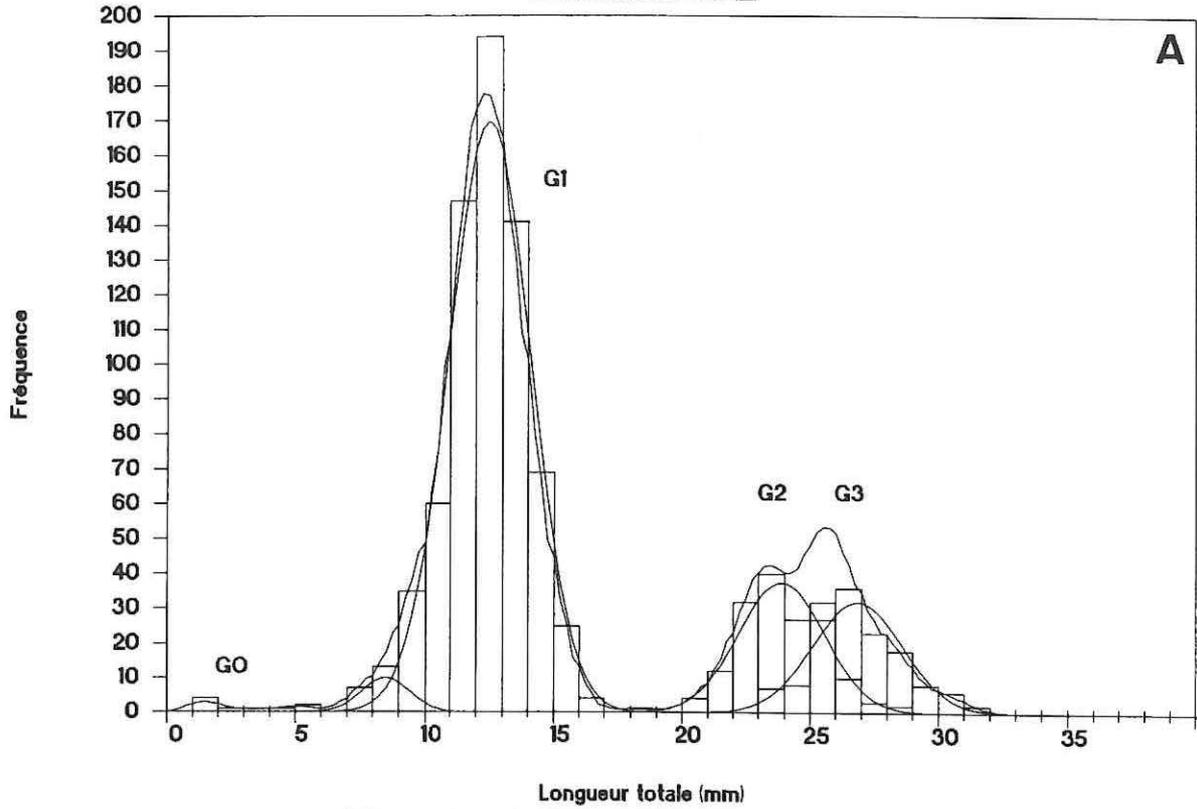


Figure 81 : Décomposition plurimodale des histogrammes de fréquences de tailles de *Cerastoderma edule* pour juillet 1984 (A) et novembre 1984 (B) : lissage de l'histogramme total (croix), histogramme modal (trait fin).

# Structure démographique janvier 1985

*Cerastoderma edule* (L.)



# Structure démographique avril 1985

*Cerastoderma edule* (L.)

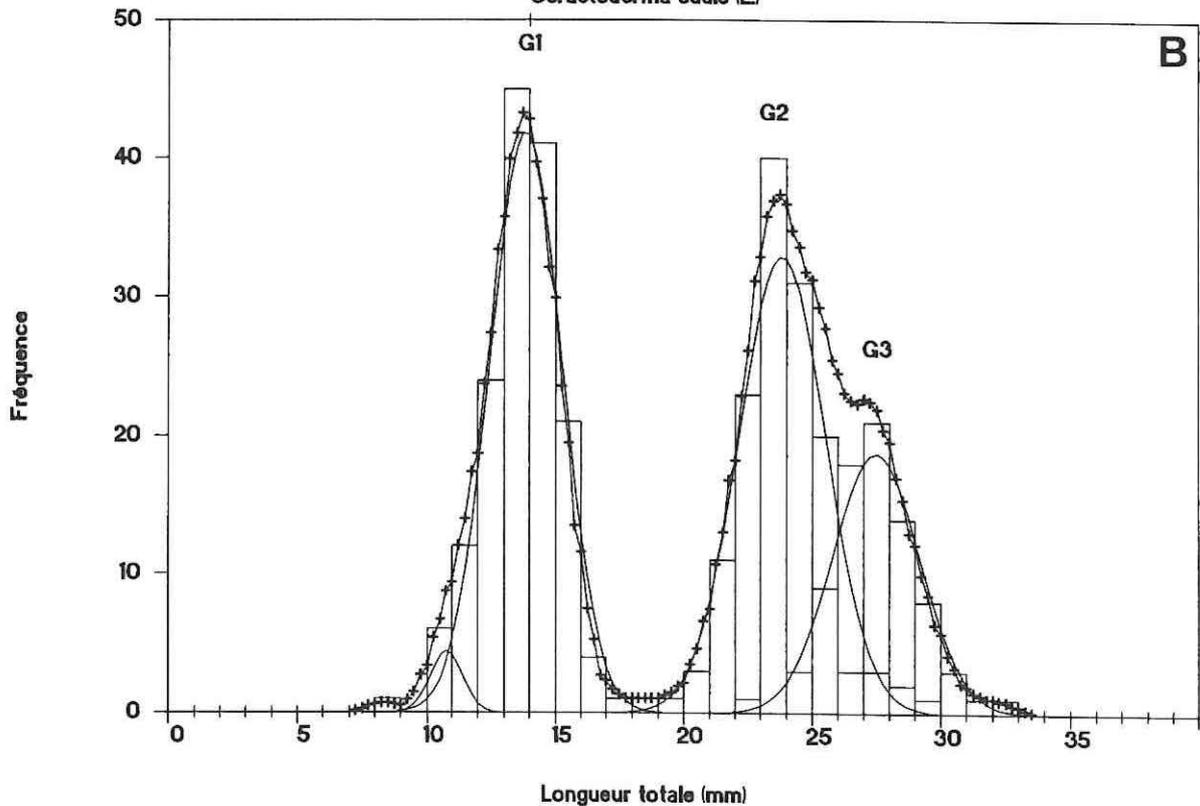
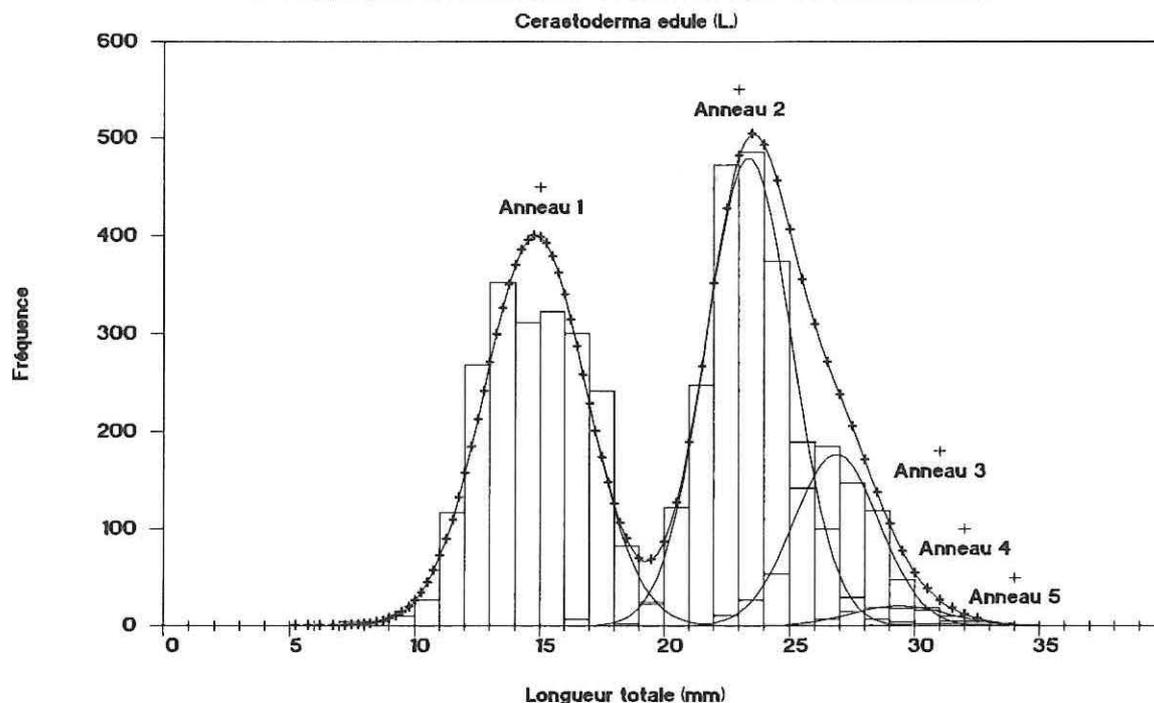


Figure 82 : Décomposition plurimodale des histogrammes de fréquences de tailles de *Cerastoderma edule* pour janvier 1985 (A) et avril 1985 (B) : lissage de l'histogramme total (croix), histogramme modal (trait fin).

## Position anneaux d'arrêt de croissance



**Figure 83 : Décomposition plurimodale de l'histogramme de fréquences de tailles des anneaux d'arrêt de croissance obtenu sur l'échantillon total de *Cerastoderma edule* utilisé dans le chapitre biochimie.**

Cette fusion des cohortes âgées est une limite intrinsèque à l'emploi des techniques d'analyse modale (Menesguen, 1980). De plus, les distributions des fréquences de longueur de ces cohortes âgées ne vérifient généralement pas les hypothèses requises par l'analyse modale : elles se caractérisent par une absence de normalité et des effectifs  $n$  réduits ( $1 < n < 30$  individus).

En revanche, chez *Cerastoderma edule*, du fait de la présence au cours d'une même année de plusieurs recrutements successifs, la détermination directe de l'âge des cohortes juvéniles perd de son intérêt : les histogrammes de fréquences de longueur apparaissent plurimodaux. L'analyse modale est ainsi utilisée comme une technique d'optimisation afin de séparer les différentes "microcohortes" d'une même année et d'en estimer les paramètres (moyenne, écart-type et effectif). L'analyse modale a donc été appliquée après détermination directe de l'âge (séparation des groupes G0 à G3) pour l'essentiel aux distributions de fréquences de longueur des groupes G0 et G1. Pour les groupes d'âge supérieur, elle n'a pas été appliquée lorsque les effectifs de ces groupes étaient inférieurs à 30 individus.

Cette approche complémentaire est illustrée par l'évolution au cours des saisons (été, automne, hiver et printemps) de quatre distributions de fréquences de longueur obtenues au cours des années 1984-1985 pour la strate 2 de la plage de Ronce-les-Bains (juillet 1984, novembre 1984, janvier 1985 et avril 1985). Ces quatre histogrammes sont issus de l'échantillonnage aléatoire stratifié et sont donc quantitatifs.

L'analyse de ces histogrammes quantitatifs amène les remarques suivantes (Fig. 81 et 82) :

- La structure démographique de la strate 2 située au niveau de la mi-marée dans un herbier de *Zostera noltii* se caractérise par quatre groupes d'âge G0 à G3, les deux derniers groupes G2 et G3 fusionnant entre-eux dans une gamme de longueur de 25 à 32 mm.

- Le recrutement estival de 1984 est légèrement bimodal, le second mode ne représentant que 5% de la totalité du recrutement estival.

- Le recrutement automnal de 1984 est infime (à taille égale de recrutement, il représente en proportion moins de 1% du recrutement estival) et disparaît en totalité dès le premier hiver (Fig 82 A et B).

- La mortalité naturelle des G0 au cours du premier hiver possède un caractère sélectif selon la taille des individus : le taux de survie des plus petits individus est plus faible que celui des individus les plus grands. Ainsi de novembre 1984 à janvier 1985 le taux de survie du recrutement estival (taille modale de 12 mm) est de 95% alors que le taux de survie du second mode estival (taille 9 mm) n'est que de 30%, le taux de survie du recrutement automnal étant inférieur à 10%. Entre janvier 1985 et avril

## Dynamique de population

1985, le taux de survie du recrutement estival n'est que de 20% alors qu'il y a une disparition quasi totale des recrutements d'automne et d'hiver de taille inférieure à 6 mm. Le recrutement d'hiver (janvier) n'apparaît de fait que comme un bruit de fond (Fig. 82 B). Cette mortalité sélective selon la taille a aussi pour conséquence une augmentation de la taille modale de la cohorte des juvéniles au cours de l'hiver. En effet, cette augmentation de taille modale entre janvier et avril 1985 n'est pas due à une croissance hivernale car les résultats exposés précédemment (Fig. 79) montrent que la reprise de croissance ne s'effectue qu'au cours du mois de mai 1985.

- La mortalité totale (naturelle et par pêche) qui affecte de manière sélective les groupes G2 et G3 entraîne la disparition quasi totale en janvier 1985 des individus appartenant au groupe G4 (cohorte 1982), certains des individus de cette cohorte n'étant plus échantillonnés que très épisodiquement par la suite.

De manière complémentaire puisque obtenue sur un échantillon indépendant (échantillon du chapitre biochimie), la structure démographique de *Cerastoderma edule* de la strate 2 (herbier de zostères) est composée de 5 groupes d'âge (Fig. 83). Les résultats de l'analyse modale de l'histogramme des anneaux d'arrêt de croissance hivernale sont similaires à ceux obtenus pour la période hivernale comme mis en évidence en janvier-avril 1985 (Figs. 82 A et B).

### 4.2.2. MODELES DE CROISSANCE ET ESTIMATION DES PARAMETRES

La description de la relation liant la taille ( $Y$ ) à l'âge ( $t$ ), soit  $Y = f(t)$ , par l'ajustement à un modèle de croissance procède de trois étapes principales (Moreteau, 1985). Outre le choix d'une dimension (longueur, hauteur, masse corporelle, ...), l'étape principale consiste au choix d'une formulation mathématique simple ou complexe dont les divers paramètres doivent être estimés. L'estimation de ces paramètres requiert ensuite le choix d'une méthode d'estimation, par exemple une méthode graphique (Walford, 1946), une méthode basée sur un algorithme itératif (Tomlinson, 1970) ou bien une méthode d'estimation non linéaire (Marquardt, 1963). Enfin, dans le cas de l'utilisation d'un algorithme, plusieurs critères d'ajustement peuvent être employés (Kimura, 1980).

#### 4.2.2.1. Choix d'un modèle

Parmi les très nombreuses formulations proposées, voir par exemple les revues effectuées par Krüger (1973), Ricker (1979) et Moreau (1987) pour les poissons ou Moreteau (1985, 1987) pour les Mollusques, la croissance annuelle des espèces est généralement bien décrite par une formulation possédant une asymptote précédée ou non d'un point d'inflexion (Ricker, 1979).

##### 4.2.2.1.1. Modèles de croissance annuelle

Un modèle de ce type sans aucun doute le plus usité aussi bien pour la simple description de la croissance annuelle (Moreteau, 1985, 1987) que dans les modèles de dynamique de population (Beverton & Holt, 1957), a été proposé par von Bertalanffy (1934, 1938) :

$$Y_t = Y_{\infty} [1 - e^{-K(t-t_0)}] \quad (\text{équation 1})$$

$Y_t$  : taille au temps  $t$

$Y_{\infty}$  : taille asymptotique pour  $t$  infini ( $t \rightarrow +\infty$ )

$K$  : coefficient de croissance de Brody

$t_0$  : paramètre de calage sans signification biologique; temps pour lequel la taille  $Y_0$  est nulle.

Ce modèle peut être généralisé et appliqué aux données pondérales, le "modèle de von Bertalanffy généralisé" (Richards, 1959) dont la formulation complète ainsi que l'interprétation biologique des paramètres relativement aux poissons ont été données par Pauly (1981).

Une forme simplifiée de ce modèle est :

$$W_t = W_{\infty} [1 - e^{-K(t-t_0)}]^b \quad (\text{équation 2})$$

$W_t$  : masse corporelle au temps  $t$

$W_{\infty}$  : masse asymptotique au temps  $t$  infini ( $t \rightarrow +\infty$ )

$K$  : coefficient de croissance (peut s'écrire  $K/b$ )

$t_0$  : paramètre de calage sans signification biologique

$b$  : coefficient allométrique de la relation "taille-poids"

## Dynamique de population

D'une manière plus générale, les deux modèles précédents et de nombreux autres (Ricker, 1979 et Lebreton & Millier, 1982) sont basés sur la relation entre le taux de croissance et la variable étudiée :  $dY / dt = f(Y)$ . Schnute (1981) propose alors un modèle qui s'avère être beaucoup plus général et basé sur la relation entre l'accélération de la croissance  $d^2Y / d^2t$  et à la fois le taux de croissance  $dY / dt$  et le taux relatif de croissance  $dY / Y dt$ . Ce modèle basé sur un principe biologique concis, possède uniquement 4 paramètres d'interprétation biologique raisonnable. Schnute (1981) indique que lorsque ces paramètres prennent certaines valeurs particulières, le modèle général de croissance annuelle se réduit à certains sous-modèles déjà connus : von Bertalanffy, Gompertz, modèle logistique ou linéaire, etc. Basé sur un raisonnement similaire, le modèle présenté par Schnute & Richards (1990) regroupe une famille de modèles classiquement utilisés dans la description de la croissance annuelle des espèces. Soit un facteur  $x$  (par exemple l'âge) et  $y$  la fonction ( $0 \leq y \leq 1$ ) :

$$y^{-b} = 1 + \alpha e^{-a x^c} \quad \text{avec 4 paramètres } a, b, c \text{ et } \alpha.$$

Adapté aux courbes de croissance qui présentent une asymptote en  $y^{\infty}$  et en ajoutant un paramètre de calage temporel  $x_0$ , ce modèle s'écrit :

$$y^{-b} = y^{\infty} + \alpha e^{-a (x-x_0)^c}$$

Schnute & Richards (1990) indiquent que selon les valeurs prises par les paramètres  $b$  et  $c$ , le modèle général se réduit à un sous-modèle particulier. Par exemple, lorsque  $b = -1$  et  $c = 1$  le modèle de von Bertalanffy (1938) est décrit et lorsque  $c = 1$  et  $b$  est quelconque, le modèle de Richards (1959) est obtenu.

### 4.2.2.1.2. Modèles de croissance saisonnière

Les modèles précédents sont utilisés pour effectuer l'ajustement d'observations de croissance inter-annuelle. Or, la croissance en longueur de nombreuses espèces subit de fortes variations saisonnières avec en particulier des périodes de ralentissement voire d'arrêt de croissance. Dans le cas de la croissance des tissus organiques, un amaigrissement peut apparaître consécutivement aux phénomènes de ponte et/ou à l'utilisation de réserves énergétiques : ces amaigrissements peuvent représenter de 15% à 50% de la masse corporelle selon les espèces (Sager, 1984 a, b, 1986; Moreau, 1987 et Deslous-Paoli & Héral, 1988).

Ainsi certaines formulations ont été proposées de manière à obtenir un meilleur ajustement des modèles aux variations saisonnières observées. Pour ce faire, trois approches ont été utilisées : (1) modification de la variable "temps" par l'adjonction d'une variable environnementale, (2) modification du coefficient de Brody ( $K$ ) et (3) modulation sinusoïdale de l'unité de temps.

- La première approche proposée par Ursin (1963) et adoptée par Dame (1975), Bachelet (1980), Shafee (1980) ou Bodoy (1982) utilise le jour-degré. D'une manière un peu différente, Antoine et al. (1976) ou Buestel & Laurec (1975) utilisent le temps physiologique ou temps interne défini par Ricker (1959).

- La deuxième approche a été développée par Cloern & Nichols (1978) : les variations saisonnières du coefficient de croissance de Brody ( $K$ ) sont déterminées expérimentalement et ajustées par une fonction sinusoïdale. Utilisé pour décrire la croissance saisonnière de *Macoma balthica* (Cloern & Nichols, 1978), Le Gallo & Moreteau (1988) ont repris ce modèle pour décrire la croissance saisonnière du bivalve d'eau douce *Sphaerium corneum* (L.).

- La troisième approche a été appliquée par Pauly & Gaschütz (1979) au modèle de von Bertalanffy généralisé et par Menesguen et al. (1984) aux modèles de von Bertalanffy et de Gompertz. Elle consiste à ajouter à l'équation de croissance un terme algébrique sinusoïdal fonction du temps et proportionnel à l'oscillation saisonnière de croissance. Cette approche a été généralisée par Sager (1982, 1983, 1984 a, b, 1986) à toute fonction mathématique de la croissance en considérant que la taille au temps  $t$  ( $Y_t$ ) est proportionnelle, d'une part, à une fonction ( $L_t$ ) de croissance et, d'autre part, à la dérivée première de cette fonction ( $dL_t / dt$ ) elle-même multipliée par un terme sinusoïdal [ $\sin 2\pi (t - t_a)$ ] :

$$Y_t = L_t - \frac{1-\varepsilon}{2\pi} \sin 2\pi (t-t_a) \frac{d(L_t)}{dt}$$

**4.2.2.1.2.1. Croissance saisonnière en longueur**

La modulation sinusoidale fonction du temps appliquée à l'équation de von Bertalanffy par Pauly & Gaschütz (1979) ou Menesguen *et al.* (1984) est la suivante :

$$Y_t = Y_{\infty} [1 - e^{-K(t-t_0)} + K' \sin(wt+p)] \quad (\text{équation 3})$$

- $Y_t$  : taille au temps t
- $Y_{\infty}$  : taille asymptotique pour t infini (t -> +∞)
- K : coefficient de croissance de Brody
- $t_0$  : paramètre de calage sans signification biologique
- $K'$  : amplitude de la modulation saisonnière
- w : égale à  $2\pi / 12$  le temps étant exprimé en mois
- p : décalage de phase de la modulation, permet de placer le minimum de croissance annuel.

L'application du modèle de croissance de Pütter (1920) / Bertalanffy (1934) à l'approche préconisée par Sager (1982) fournit l'équation suivante (Sager, 1984 a, b, 1986) :

$$L_t = a - be^{-ct} \left[ 1 + \frac{1-\varepsilon}{2\pi} c \sin 2\pi (t - t_a) \right]$$

- a, b et c sont les paramètres du modèle de croissance,
- $1-\varepsilon$  : paramètre introduit par Sager (1982) et proportionnel à l'intensité des variations saisonnières ( $0 \leq \varepsilon \leq 1$ ),
- $t_a$  : paramètre de calage temporel.

Ce dernier modèle à 5 paramètres s'avère cependant insuffisant pour décrire la croissance saisonnière en longueur des espèces présentant une longue période d'arrêt de croissance (Sager, 1984 b, 1986 et Sager & Gosselck, 1986). Sager (1984 b) et Sager & Gosselck (1986) proposent alors l'ajout d'un 6<sup>ème</sup> paramètre à l'équation précédente qui devient :

$$L_t = a - be^{-ct} \left\{ 1 + \frac{1-\varepsilon}{2\pi(1-k)} c \sin 2\pi [t-t_a - \frac{k}{2\pi} \sin 2\pi (t-t_a)] \right\}$$

- k : modulation de la durée de la variation sinusoidale ( $0 \leq k \leq 1$ ).

**4.2.2.1.2.2. Croissance saisonnière pondérale**

A l'inverse de la croissance saisonnière en longueur, la description mathématique de la croissance saisonnière des tissus a été peu explorée (Moreau, 1987). Moreau (1987) indique que le modèle proposé par Pauly & Gaschütz (1979) (modèle saisonnier de von Bertalanffy généralisé) peut être utilisé dans le cas de données pondérales en faisant varier l'amplitude de la modulation saisonnière en fonction de l'âge. De même que chez de nombreuses espèces de poissons (Sager, 1986 et Moreau, 1987), l'amplitude des variations saisonnières de la croissance pondérale augmente avec l'âge des Mollusques bivalves. Pour rendre compte de ce phénomène, Sager (1986) propose l'équation générale suivante pour décrire la croissance saisonnière pondérale :

$$W_{st} = W_t [1 + \gamma \sin 2\pi (t - t_a)]$$

- $W_{st}$  : poids au temps t,
- $W_t$  : formulation de la croissance pondérale annuelle,
- $\gamma$  : amplitude de la modulation saisonnière,
- $t_a$  : paramètre de calage temporel.

Appliquée au modèle de Richards (1958), cette équation devient :

$$W_{st} = (a - b e^{-ct})^n [1 + \gamma \sin 2\pi (t - t_a)]$$

- a, b et c sont les paramètres du modèle de Richards (1958).

## Dynamique de population

Cette formulation est bien sûr similaire, aux notations près, à l'équation qu'il est possible d'obtenir en considérant le modèle de von Bertalanffy généralisé : toutes deux possèdent 6 paramètres.

Cependant, il est possible de proposer une formulation plus simple avec moins de paramètres et qui tiennent toujours compte du fait que l'amplitude des variations saisonnières des tissus corporels augmente avec l'âge du Mollusque. Par analogie avec les équations proposées par Pauly & Gaschütz (1979) et reprises par Menesguen *et al.* (1984) pour décrire la croissance linéaire saisonnière des poissons ou des bivalves, et dans lesquelles le terme exponentiel englobe le terme sinusoïdal (ce qui traduit bien le fait que l'amplitude des variations de la croissance linéaire saisonnière s'amenuise avec l'âge), il est possible ici de considérer les points suivants :

- chez *Cerastoderma edule*, les variations saisonnières des tissus organiques se caractérisent nettement, sur un cycle annuel, par une prise de poids printanière-estivale régulière suivie par un amaigrissement continu sur l'automne et l'hiver (Fig. 88, voir chapitre biochimie),

- ce type d'évolution saisonnière monocyclique peut être empiriquement ajusté à une fonction sinusoïdale de la forme :

$$K' \sin(wt + p)$$

$K'$  : coefficient proportionnel à l'amplitude de la variation saisonnière pondérale

$w$  : égale à  $2\pi / 12$  le temps étant exprimé en mois

$p$  : paramètre de calage, sans signification biologique

- cette fonction sinusoïdale est alors incorporée au modèle de von Bertalanffy généralisé de la façon suivante :

$$W_t = W_{\infty} [1 - e^{-K(t-t_0)} + K' \sin(wt+p)]^b \quad (\text{équation 4})$$

$W_t$  : masse corporelle au temps  $t$

$W_{\infty}$  : masse asymptotique au temps  $t$  infini ( $t \rightarrow +\infty$ )

$K$  : coefficient de croissance (peut s'écrire  $K/b$ )

$t_0$  : paramètre de calage sans signification biologique

$b$  : coefficient allométrique de la relation "taille-poids"

$K'$ ,  $w$  et  $p$  définis précédemment.

Cette formulation possède 5 paramètres puisque le coefficient  $b$  est déterminé de façon indépendante à partir des relations "taille-poids" et que  $w$  est fixée à  $2\pi / 12$ .

### 4.2.2.1.3. Procédure de choix

Le choix d'un modèle doit tenir compte à la fois de la nécessité d'obtenir un ajustement correct avec les observations dans le sens d'un minimum d'écart entre les mesures et les valeurs calculées (Daget, 1979), d'une relative stabilité des estimations des paramètres, de la simplicité de la formulation choisie (nombre de paramètres à estimer) et enfin de la possibilité de pouvoir comparer avec les travaux antérieurs. De ce point de vue Moreteau (1985, 1987) indique que le modèle de von Bertalanffy est bien adapté parce que d'un usage très courant pour décrire la croissance annuelle des espèces.

Schnute (1981) et Schnute & Richards (1990) proposent une autre procédure de choix plus raisonnée et basée sur l'emploi du modèle général qu'ils ont défini, le critère de choix étant la stabilité des paramètres du modèle. Si au cours de la procédure d'estimation l'un des paramètres définissant l'un des sous-modèles évolue autour d'une valeur d'équilibre, cette valeur d'équilibre correspondant à une valeur particulière d'un sous-modèle, sans que, d'une part, les autres paramètres fluctuent et, que d'autre part, le critère d'écart entre les observations et les valeurs calculées ne diminue pas significativement, alors le choix de ce sous-modèle est envisageable.

Ce choix se base sur un test F valable pour comparer les résultats de deux modèles. Ce test utilise la statistique F de Fisher (Lebart *et al.*, 1979) et est basé sur le rapport des sommes des carrés des écarts (il est aussi possible de le baser sur le rapport des coefficients de détermination  $R^2$ ). Soient SCE1 et SCE2 les sommes des carrés des écarts obtenues par chacun des modèles 1 et 2 à comparer et soient DF1 et DF2 les degrés de liberté associés. La statistique F s'écrit :  $F = ((SCE1 - SCE2) / (DF1 - DF2)) / (SCE2 / DF2)$  et suit approximativement une loi de Fisher F (DF2-DF1, DF1).

L'acceptation ou le rejet de l'hypothèse nulle  $H_0$  d'égalité des deux modèles s'effectue ensuite par comparaison avec les valeurs tabulées au seuil de 5% issues de la table de Fisher-Snedecor.

#### 4.2.2.2. Choix d'une méthode d'estimation

Les méthodes d'estimation des paramètres des courbes de croissance sont nombreuses (Lebreton & Millier, 1982 et Pauly & Morgan, 1987). La dichotomie existante pour déterminer l'âge des individus persiste (détermination indirecte ou directe) puisque outre la panoplie non exhaustive des méthodes basées sur l'utilisation des résultats des décompositions plurimodales des fréquences de longueur (méthode ELEFAN de Pauly & David, 1981; méthode de Schnute & Fournier, 1980; méthode de Jones, 1984; méthode SLCA [Shepherd's Length Composition Analysis] de Shepherd, 1987; etc...) existent de nombreuses méthodes basées sur la relation entre la taille et l'âge déterminé de manière directe. Pour ces méthodes, il est possible d'utiliser des procédures d'estimation linéaire des paramètres ou des procédures d'estimation non linéaires des paramètres de la courbe de croissance. En complément, la détermination du degré de précision et du biais associé à ces estimations peut s'effectuer selon un test du type Monte Carlo (Basson *et al.*, 1988).

##### 4.2.2.2.1. Estimation linéaire des paramètres

- Méthode de Ford-Walford (Walford, 1946) qui suppose le lien entre couples de mesures faites à intervalle de temps constant, e.g. cas de la croissance annuelle,
- Méthode de Gulland & Holt (1959) basée sur la relation entre la vitesse de croissance et la mesure de croissance, l'intervalle de temps entre les mesures étant quelconque,
- Méthode des moindres carrés de Abramson & Tomlinson (1961) adaptée aux couples de mesures inter-annuelles,
- Méthode d'estimation par régression linéaire (Pauly & Gaschütz, 1979).
- Méthode de Bayley (1977) appliquée à l'équation de von Bertalanffy mettant en relation le taux instantané de croissance, l'exposant de la relation "taille-poids" et l'inverse des tailles (longueur), l'intervalle de temps entre les mesures étant quelconque,

##### 4.2.2.2.2. Estimation non linéaire des paramètres

- Méthode d'estimation non linéaire par l'algorithme de Marquardt (Marquardt, 1963 et Conway *et al.*, 1970) ou par l'algorithme du simplex (Nelder & Mead, 1965 et Schnute, 1982).

##### 4.2.2.2.3. Procédure de choix

Vaughan & Kanciruk (1982) ainsi que Sundberg (1984) proposent un choix basé sur un protocole de type Monte Carlo au cours duquel les résultats du modèle de von Bertalanffy obtenus par différentes méthodes d'estimation sont comparés par simulation. Vaughan & Kanciruk (1982) indiquent alors que la méthode d'estimation non linéaire (Marquardt en l'occurrence) permet d'obtenir une estimation des paramètres plus précise et plus juste vis-à-vis des estimations obtenues par les méthodes linéaires (Ford-Walford en particulier). Dans le même ordre d'idée la procédure non linéaire du simplex (Schnute, 1982) peut être utilisée tout en respectant certaines précautions (Schnute, 1981). Le choix d'une méthode de régression non linéaire est aussi fait par Sager (1982, 1983, 1984 a, b, 1986).

##### 4.2.2.3. Choix d'un critère d'écart

Le critère des moindres carrés est généralement utilisé (Lebreton & Millier, 1982). Dans le cas de l'équation de von Bertalanffy, trois paramètres interviennent,  $L_{\infty}$ ,  $K$  et  $t_0$ . Le critère des moindres carrés s'écrit :

$$S_1 (L_{\infty}, K, t_0) = \sum_{i=1}^k \sum_{j=1}^{n_i} (L_{ij} - f(t_i))^2$$

$k$  : nombre de date  $t_i$

$j$  : nombre d'individu pour une date  $t_i$

Kimura (1980) propose diverses pondérations de ce critère, pondérations qui permettent de tenir compte de la distribution des résidus ou de l'objectif de l'ajustement. En particulier, Kimura (1980) indique que le critère  $S_2$  suivant est mieux adapté à la description de la croissance de l'espèce tout au long de sa vie du fait que chaque classe d'âge dispose de la même pondération (les classes d'âge au effectif réduit, en l'occurrence les classes les plus jeunes et les plus âgées, ont la même pondération

## Dynamique de population

que les classes d'âge moyen généralement sur-échantillonnées). Ce critère d'écart a été retenu pour l'ajustement des courbes de croissance.

$$S_2 (L_{00}, K, t_0) = \sum_{i=1}^k (LM_i - f(t_i))^2$$

$LM_i$  : moyenne du paramètre à la date  $t_i$

### 4.3. RESULTATS

#### 4.3.1. CROISSANCE LINEAIRE

##### 4.3.1.1. Evolution de la croissance inter-cohortes

A partir des structures démographiques obtenues lors de l'échantillonnage aléatoire stratifié (Fig. 84) et des décompositions plurimodales de ces histogrammes de fréquences de taille dont 4 exemples sont donnés (Fig. 81 et 82), les courbes d'évolution saisonnière de la croissance moyenne des cohortes peuvent être établies. Ces cohortes annuelles sont notées C. 80 à C. 86 depuis la cohorte apparue en 1980 jusqu'à la cohorte de 1986 (Fig. 85).

Quatre éléments apparaissent :

- Régularité du taux de croissance inter-annuel des juvéniles pour les années 1984 et 1985. Ceci doit être principalement relié à la régularité du recrutement printanier-estival situé dans la période juin-juillet, les individus provenant du recrutement automnal de septembre-octobre et du ou des recrutements hivernaux disparaissant dans leur quasi totalité au cours de leur premier hiver.

- Décalage inter-annuel de la reprise de croissance printanière. La reprise de croissance des groupes G1 et G2 accuse pour l'année 1985 un retard d'un mois par rapport aux deux années 1984 et 1986.

- Décalage inter-cohortes de la reprise de croissance printanière. Celle-ci est décelable dès le mois d'avril-mai chez le groupe d'âge G1 alors qu'elle n'est visible qu'à partir de mai-juin pour les groupes G2+. L'analyse de ce décalage inter-cohortes peut aussi être faite sur la courbe de l'évolution de l'incrément marginal de la coquille (Fig. 79).

- Forte variabilité de la longueur moyenne chez le groupe d'âge G0 suivie d'une réduction sensible de cette variabilité chez les G1+ (les forts intervalles de confiance au seuil de 5% obtenus pour la cohorte 81 proviennent du faible nombre d'individus échantillonnés mensuellement, i.e. entre 3 et 5). Cette réduction de la variabilité intervient après le premier hiver dès la reprise de croissance printanière.

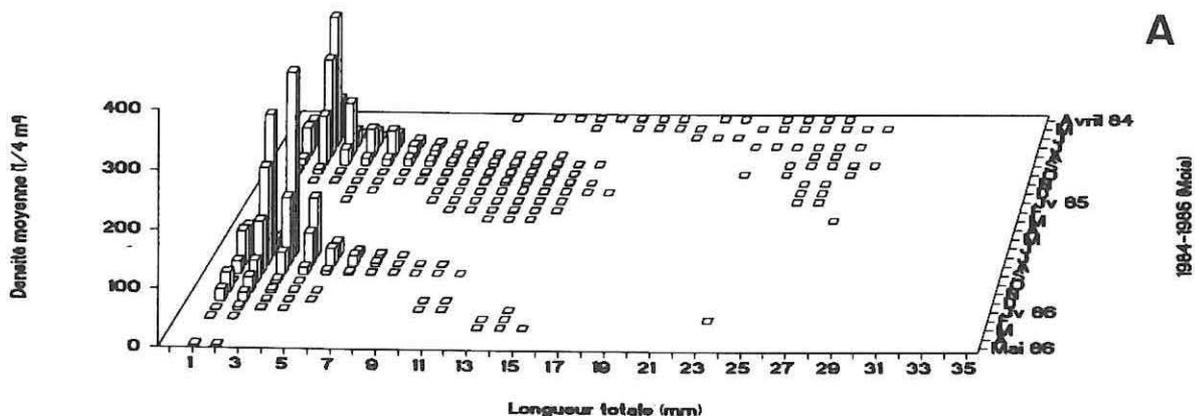


Figure 84 : Structure démographique de la population de *Cerastoderma edule* de Ronce-les-Bains : strate 1 (A).

## Dynamique de population

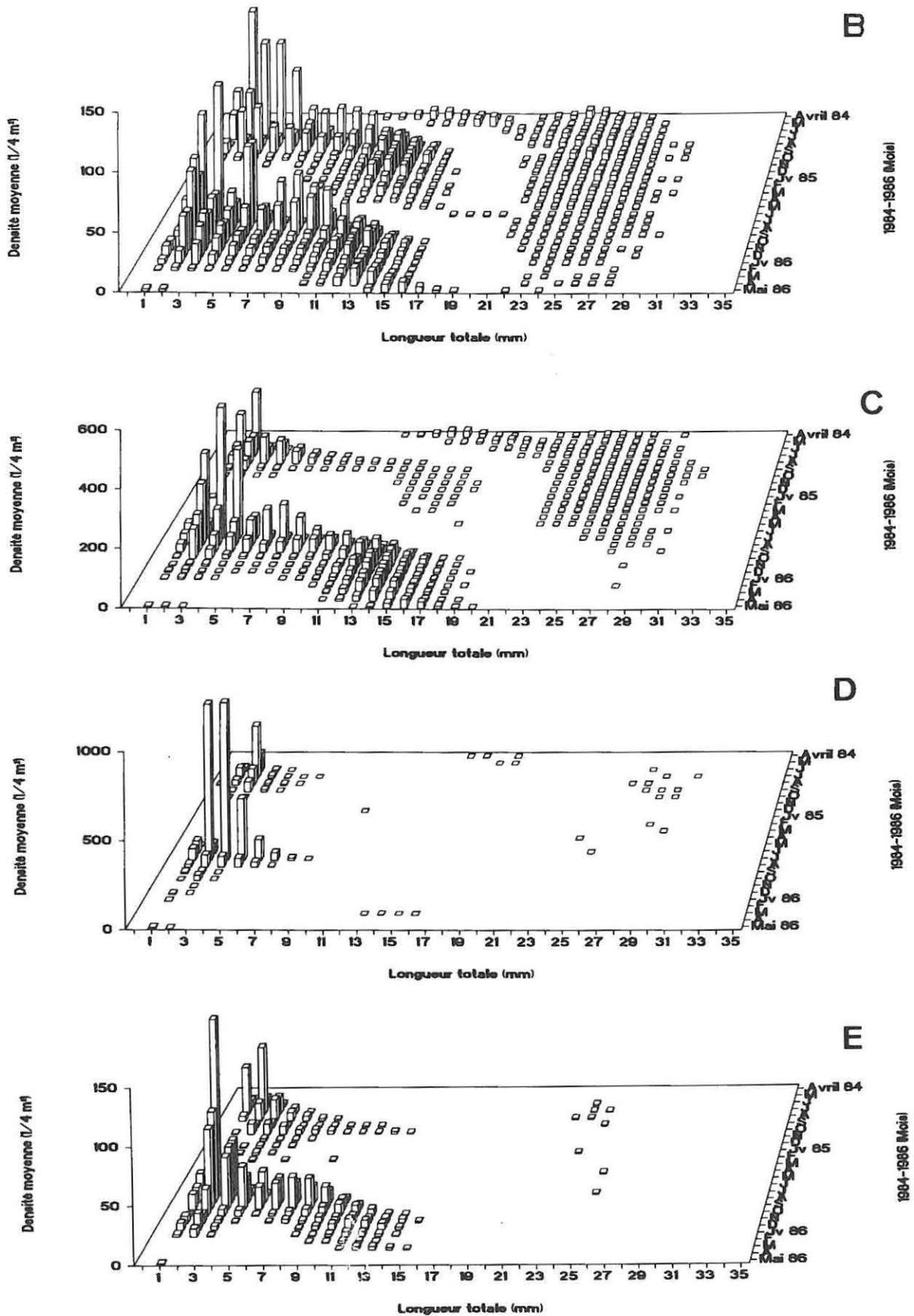
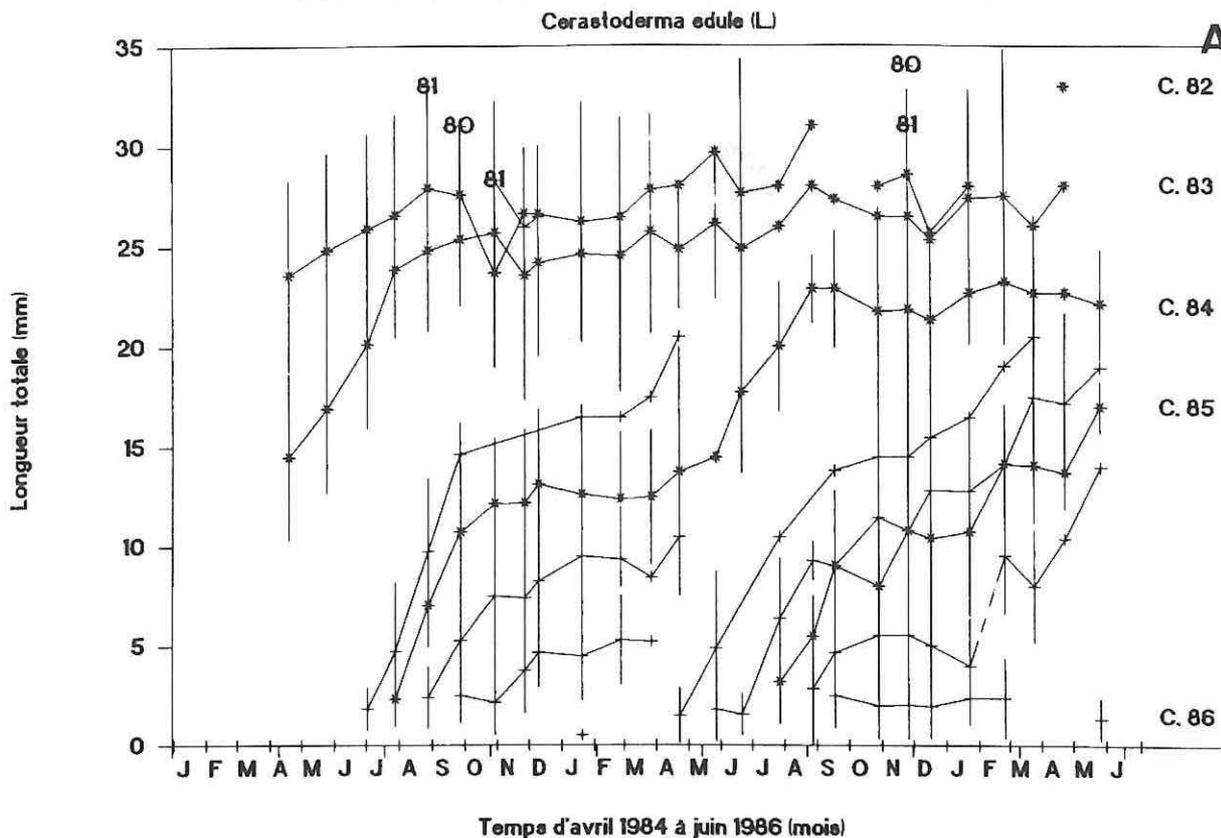


Figure 84 (suite) : Structures démographiques de la population de *Cerastoderma edule* de Roncesles-Bains : strates 2 (B), 3 (C), 4 (D) et 5 (E).

Dynamique de population

CROISSANCE MOYENNE : STRATE 1



CROISSANCE MOYENNE : STRATE 2

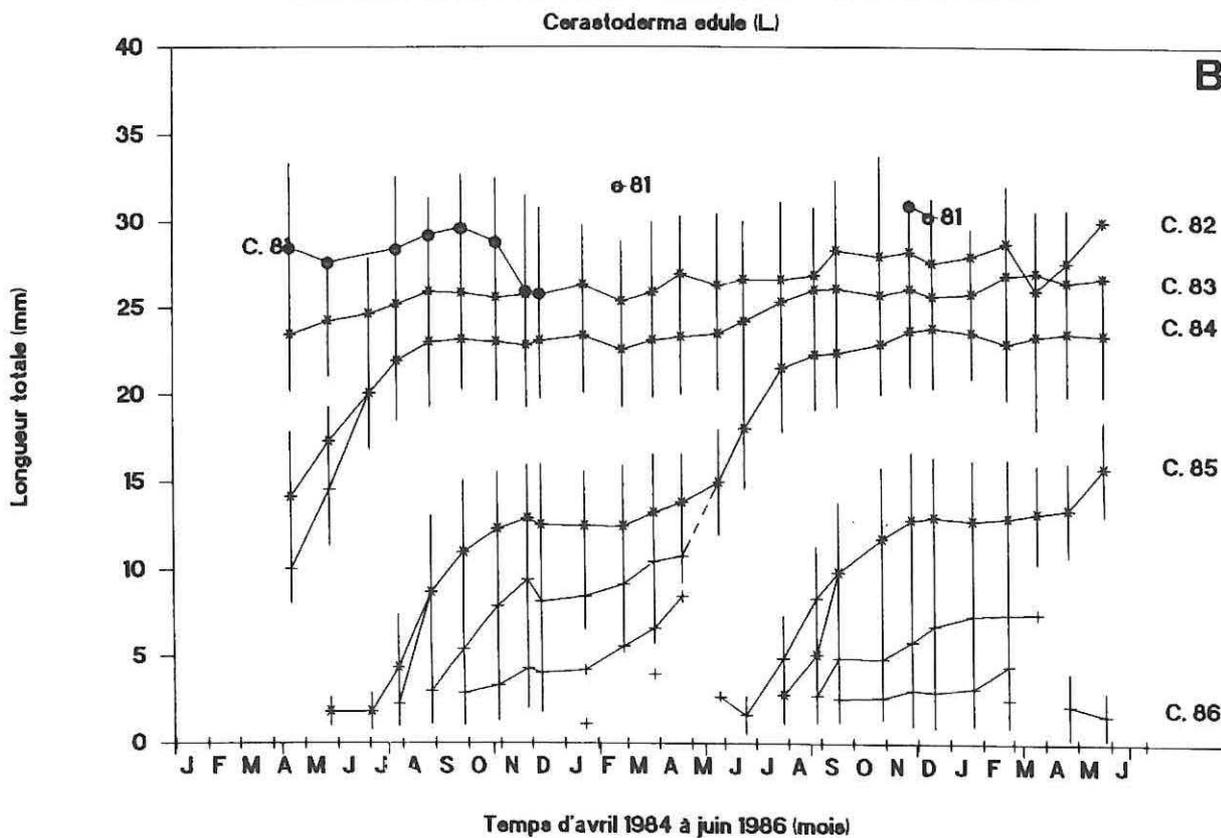
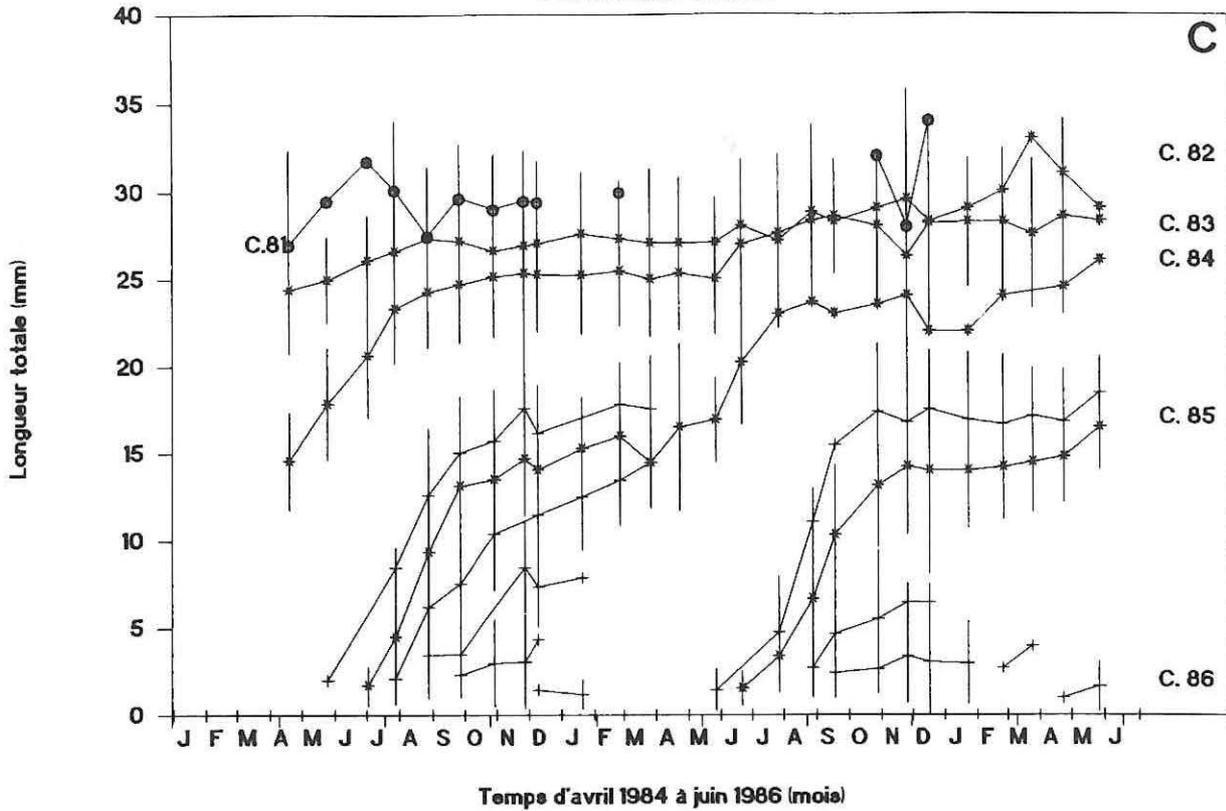


Figure 85 : Variabilité inter-cohortes de la croissance linéaire moyenne et saisonnière du test de *Cerastoderma edule* de la plage de Ronce-les-Bains : strate 1 (A) et strate 2 (B).

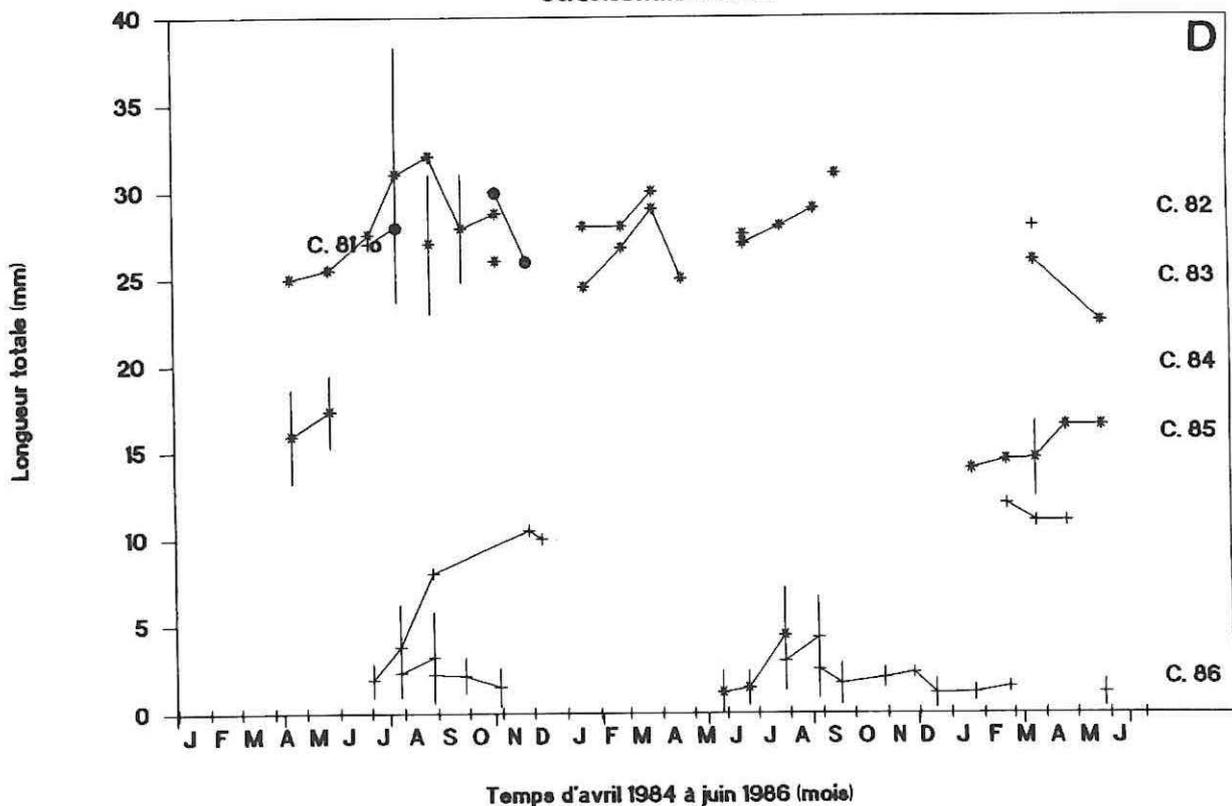
Dynamique de population  
**CROISSANCE MOYENNE : STRATE 3**

*Cerastoderma edule* (L)



**CROISSANCE MOYENNE : STRATE 4**

*Cerastoderma edule* (L)



**Figure 85 (suite) : Variabilité inter-cohortes de la croissance linéaire moyenne et saisonnière du test de *Cerastoderma edule* de la plage de Ronce-les-Bains : strate 3 (C) et strate 4 (D).**

## Dynamique de population

*Cerastoderma edule* (L.)

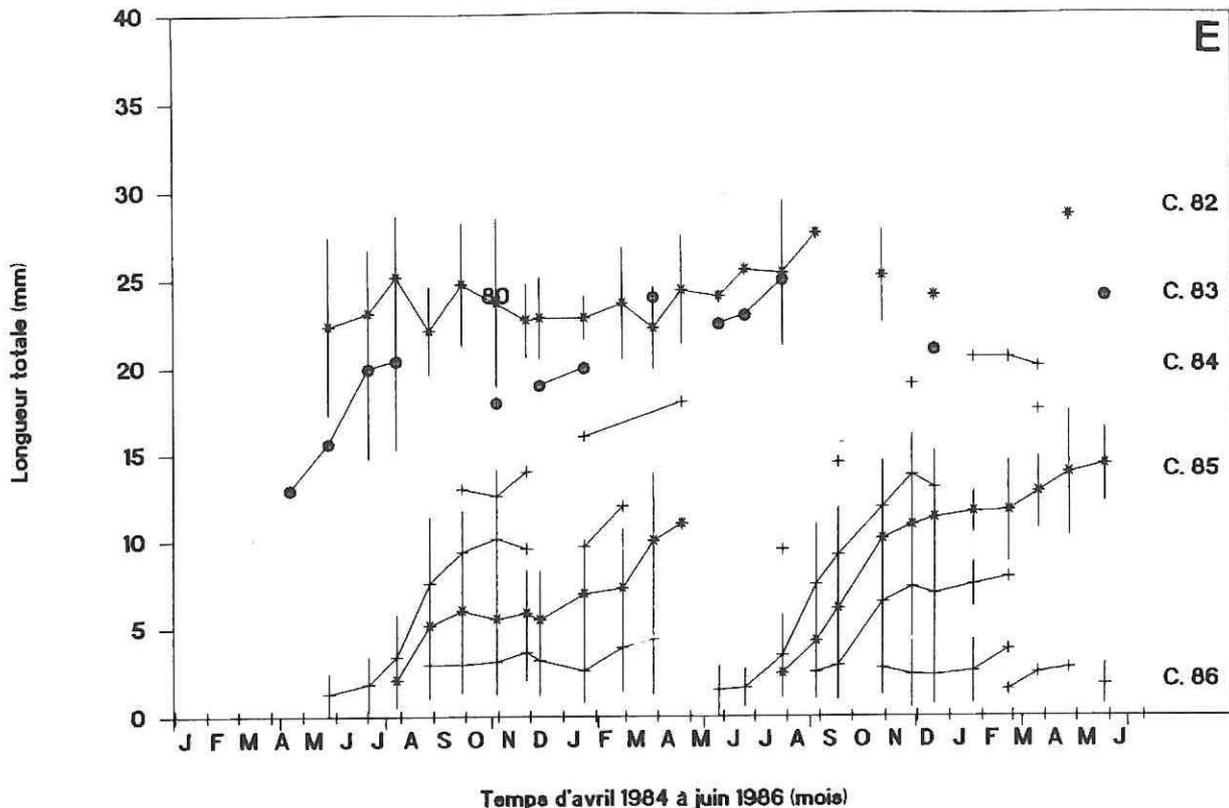


Figure 85 (suite) : Variabilité inter-cohortes de la croissance linéaire moyenne et saisonnière du test de *Cerastoderma edule* de la plage de Ronce-les-Bains : strate 5 (E).

### 4.3.1.2. Ajustement aux modèles de croissance

#### 4.3.1.2.1. Procédure de choix

Les données analysées proviennent de l'échantillonnage pseudo-aléatoire réalisé sur la strate 2 (herbier de *Zostera noltii*) : la longueur et la biomasse des tissus organiques de chaque individu sont mesurées (voir le chapitre reproduction et biochimie pour le détail des protocoles d'échantillonnage et de mensurations).

L'estimation des paramètres s'effectue par une procédure non linéaire (algorithme de Marquardt) avec le critère d'écart  $S_2$ . Un premier ajustement effectué sur l'ensemble des 71 moyennes mensuelles (Fig. 86) montre que la valeur obtenue pour le mois 68 participe pour près de 30% à l'écart résiduel entre les observations et l'ajustement : cette valeur a donc été écartée de la suite de l'analyse.

Le choix du modèle pour décrire la croissance linéaire annuelle de *Cerastoderma edule* est basé sur l'utilisation du modèle général de Schnute & Richards (1990) adapté selon la formulation pour une asymptote différente de 1. Un premier ajustement indique que 96,7% de la variance du jeu de données est expliqué par ce modèle à 6 paramètres. Cependant les valeurs prises par les paramètres  $b$  et  $c$  ne sont pas significativement différentes respectivement de -1 ( $-0,99 \pm 12$ ) et de 1 ( $0,88 \pm 6$ ), ce qui montre que le jeu de données est susceptible d'être décrit par le sous-modèle correspondant (von Bertalanffy). Un second ajustement non linéaire effectué en fixant les valeurs de  $b$  à -1 et de  $c$  à 1 permet alors d'obtenir des coefficients de variation beaucoup moins élevés pour les autres paramètres tout en conservant une part équivalente de variance expliquée : Soit  $H_0$  l'hypothèse nulle d'égalité du sous-modèle (1) et du modèle général (2) :  $SCE1 = 113,6$ ;  $SCE2 = 112,8$ ;  $DF1 = 67$  et  $DF2 = 65$ .

On obtient  $F = 0,23$  et  $\text{Prob} (F(2,65) = 3,15) = 0,05$ .

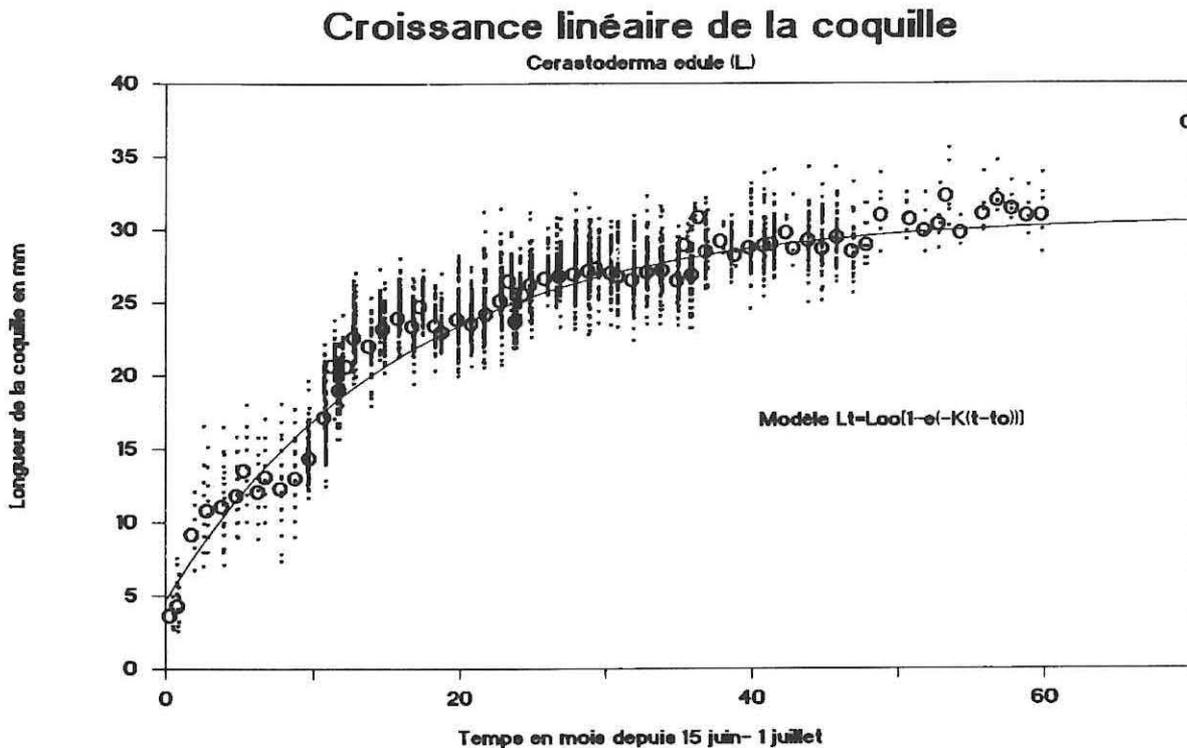
Au seuil usuel de 5%, l'hypothèse d'égalité des deux modèles ne peut être rejetée.

Le sous-modèle de von Bertalanffy est donc utilisé (3 paramètres et estimations plus précises) aussi bien pour décrire la croissance linéaire que pour décrire la croissance pondérale (qui est liée à la précédente par une relation d'allométrie simple).

4.3.1.2.2. Croissance annuelle (équation 1)

La croissance linéaire annuelle de la coquille de *Cerastoderma edule* est correctement décrite par le modèle de von Bertalanffy (Fig. 86).

Le coefficient de détermination est de 0,966. L'analyse de la matrice de variance-covariance montre que seul le paramètre  $t_0$  est mal déterminé et fortement anti-corrélé au paramètre  $L_{\infty}$ .



Modèle de croissance annuelle de la coquille			
$L_t = L_{\infty} [1 - e(-k(t-t_0))]$			
$L_{\infty} = 30,87 \pm 0,77$			
$K = 0,068 \pm 0,008$			
$t_0 = -2,11 \pm 0,87$			
$n=70$			
$R^2 = 0,967$			
Test de Durbin Wattson = 1			
Matrice variance-covariance			
	$L_{\infty}$	$K$	$t_0$
$L_{\infty}$	0,153	-0,0013	-0,087
$K$		0,00002	0,0014
$t_0$			0,198

Figure 86 : Croissance linéaire annuelle du test de *Cerastoderma edule*. Valeurs observées (.), valeurs moyennes (O) et ajustement (ligne continue) au modèle de Von Bertalanffy. Formulation du modèle, valeur des paramètres et matrice de variance-covariance.

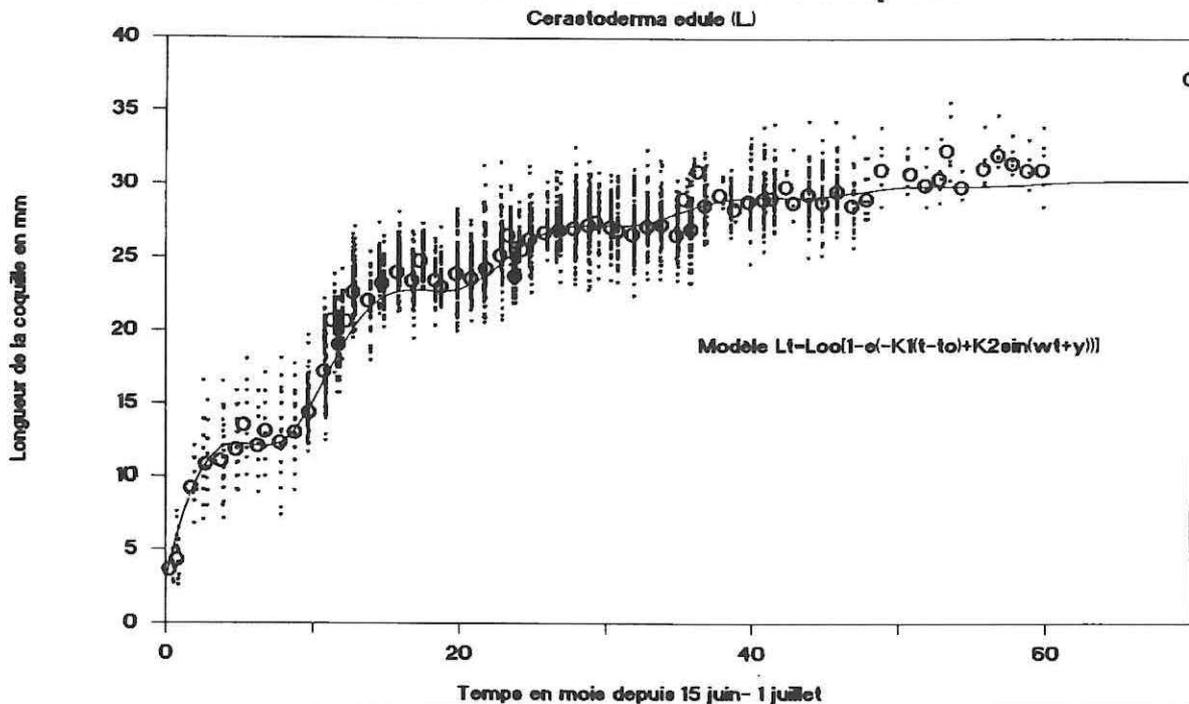
4.3.1.2.3. Croissance saisonnière (équation 2)

La prise en compte d'une variation saisonnière sous la forme d'une fonction sinusoïdale complique l'équation par l'ajout de deux paramètres. Le modèle de von Bertalanffy saisonnier explique 98,2 % de la variabilité des valeurs moyennes au cours des 60 premiers mois de vie de *Cerastoderma edule* (Fig. 87). L'analyse de la matrice de variance-covariance montre aussi que le paramètre  $t_0$  est fortement indéterminé et anti-corrélé à  $L_{\infty}$ .

Il est légitime de tester si ce modèle saisonnier (plus complexe avec 5 paramètres) décrit mieux la croissance de *Cerastoderma edule* que le modèle classique de von Bertalanffy (à 3 paramètres). Soit  $H_0$  l'hypothèse nulle d'égalité du modèle 1 classique et du modèle 2 saisonnier : SCE1 = 113,6; SCE2 = 62,8; DF1 = 67 et DF2 = 65. On obtient  $F = 26,29$  et  $\text{Prob}(F(2,65) = 3,15) = 0,05$

Au seuil usuel de 5%, on peut donc rejeter l'hypothèse nulle d'identité des deux modèles, le modèle d'adéquation saisonnière de la croissance s'ajustant mieux aux observations moyennes effectuées sur les 60 premiers mois de vie de *Cerastoderma edule* (les estimations de  $L_{\infty}$  et de  $K$  ne diffèrent pas du fait du recoupement de leurs intervalles de confiance au seuil usuel de 5%).

**Croissance linéaire de la coquille**



**Modèle de croissance saisonnière de la coquille**

$L_t = L_{\infty} [1 - e^{-k(t-t_0) + k' \sin(wt + \phi)}]$   
 $L_{\infty} = 30,43 \pm 0,53$     $K = 0,077 \pm 0,007$     $t_0 = -0,86 \pm 0,64$   
 $K' = 0,16 \pm 0,05$     $w = 2\pi / 12$     $\phi = -3,02 \pm 0,21$   
 $n = 70$     $R^2 = 0,981$    Test de Durbin Wattson = 1

Matrice variance-covariance

	$L_{\infty}$	$K$	$t_0$	$K'$	$\phi$
$L_{\infty}$	0,074	-0,0008	-0,044	-0,002	-0,003
$K$		0,00001	0,001	0,00004	0,00006
$t_0$			0,106	0,004	0,006
$K'$				0,0005	-0,0001
$\phi$					0,011

Figure 87 : Croissance linéaire saisonnière du test de *Cerastoderma edule*. Valeurs observées (.), valeurs moyennes (O) et ajustement (ligne continue) au modèle de Von Bertalanffy saisonnier. Formulation du modèle, valeur des paramètres et matrice de variance-covariance.

4.3.2. CROISSANCE PONDERALE

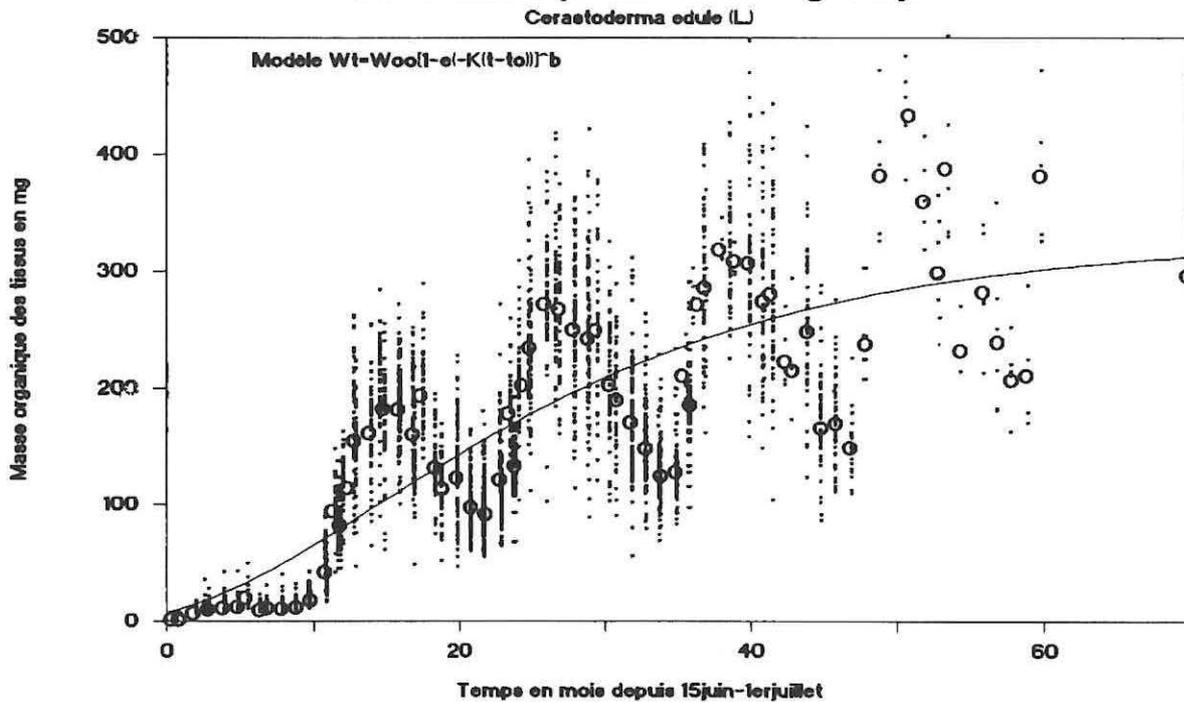
4.3.2.1. Ajustement aux modèles de croissance

4.3.2.1.1. Croissance annuelle (équation 3)

Le paramètre utilisé est la masse de matière organique de la chair (tissu sans cendre), la trame organique de la coquille n'étant pas comptabilisée. Gouletquer & Wolowicz (1989) indiquent que cette trame organique représente entre  $2,38 \pm 0,12\%$  (par crémation) et  $0,48 \pm 0,06\%$  (par extraction à l'acide trichloroacétique, TCA) de la masse de la coquille de *Cerastoderma edule*. De même, Ivell (1981) indique que la fraction de la coquille de *C. edule* insoluble au TCA est de 0,9%. Cependant Ivell (1981), par comparaison entre des résultats obtenus pour des populations italiennes (Ivell, 1979 a) et anglaises (Ivell, 1979 b) de l'espèce *Cerastoderma glaucum* (Poiret), relie le taux de matière organique de la coquille à son taux de croissance : ces deux taux seraient proportionnels.

La croissance annuelle de la matière organique des tissus est globalement correctement décrite par l'équation de von Bertalanffy généralisée (Fig. 88) : le modèle explique 71,3% de la variabilité inter-annuelle des données observées.

**Croissance pondérale organique**



Modèle de croissance annuelle des tissus organiques			
$W_t = W_{\infty} [1 - e^{(-k(t-t_0))}]^b$			
$W_{\infty} =$	$292,3 \pm 46,1$	$K =$	$0,07 \pm 0,03$
$t_0 =$	$-4,49 \pm 8,12$	$n =$	$71$
$b =$	$3,31 \pm 0,02$	$R^2 =$	$0,71$
Test de Durbin Wattson = 0,74			
Matrice variance-covariance			
	$W_{\infty}$	$K$	$t_0$
$W_{\infty}$	553,3	-0,338	-62,71
$K$		0,0003	0,066
$t_0$			17,17

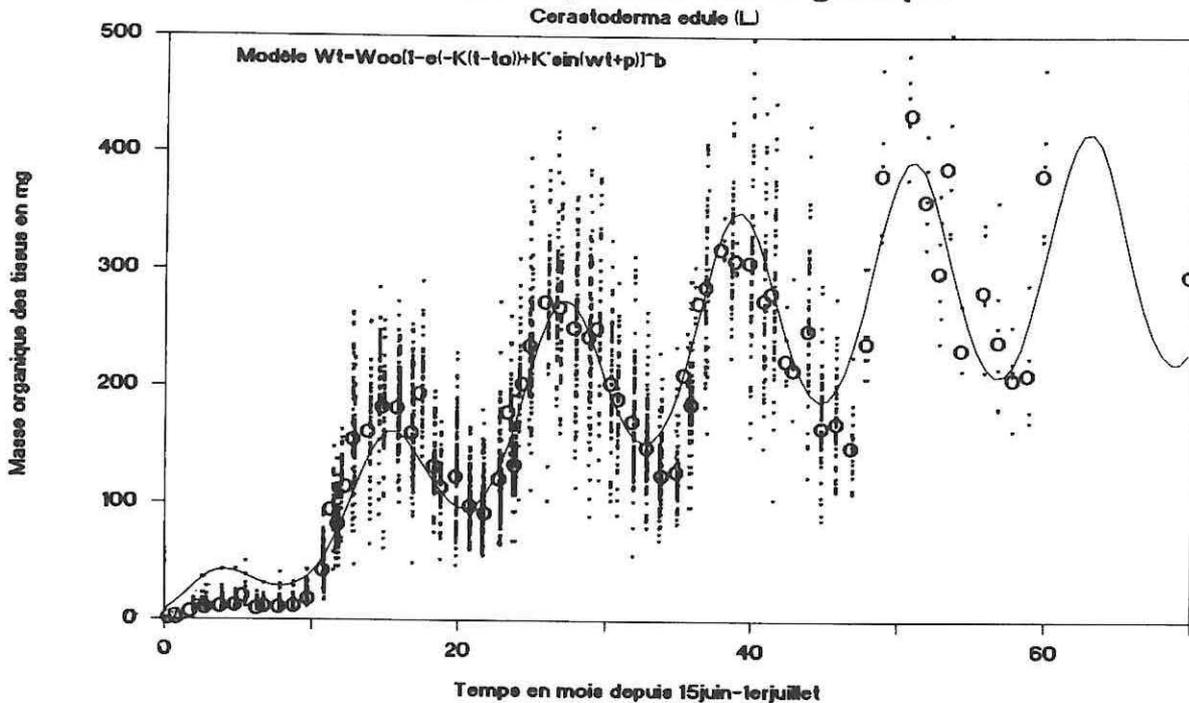
Figure 88 : Croissance annuelle des tissus organiques de *Cerastoderma edule*. Valeurs observées (.), valeurs moyennes (O) et ajustement (ligne continue) au modèle de Von Bertalanffy généralisé. Formulation du modèle, valeur des paramètres et matrice de variance-covariance.

4.3.2.1.2. Croissance saisonnière (équation 4)

L'ajustement non linéaire de la formulation proposée (équation 4) ou modèle de von Bertalanffy généralisé saisonnier explique 90,9 % de la variabilité des valeurs moyennes de la masse de tissu organique des individus de *Cerastoderma edule* au cours de leurs 60 premiers mois de vie (Fig. 89). L'analyse de la matrice de variance-covariance montre que les paramètres de croissance  $L_{\infty}$ ,  $K$ , et  $t_0$  ne sont pas différents de ceux déterminés précédemment du fait du recouvrement de leurs intervalles de confiance. Le paramètre  $t_0$  est aussi fortement indéterminé et anti-corrélé à  $L_{\infty}$ .

Le gain de variance expliquée par ce modèle saisonnier par rapport au modèle précédent est de l'ordre de 20%. L'application du test F de Fisher (SCE1 = 237622; SCE2 = 75505; DF1 = 68 et DF2 = 66 d'où  $F = 70,85$  et  $\text{Prob}(F(2,66)) = 3,15 = 0,05$ ) permet de rejeter l'hypothèse nulle  $H_0$  d'égalité des deux modèles : ce gain de variance est significativement différent de 0 au seuil usuel de 5%.

**Croissance pondérale organique**



Modèle de croissance saisonnière des tissus organiques					
$W_t = W_{\infty} [1 - e^{-K(t-t_0)} + K' \sin(wt + \phi)]^b$					
$W_{\infty} = 326,2 \pm 38,9$	$K = 0,06 \pm 0,02$	$t_0 = -7,19 \pm 4,95$			
$K' = 0,098 \pm 0,016$	$w = 2\pi / 12$	$\phi = 0,12 \pm 0,02$			
$b = 3,31 \pm 0,02$	$n = 71$	$R^2 = 0,91$			
Test de Durbin Wattson = 1,51					
Matrice variance-covariance					
	$W_{\infty}$	$K$	$t_0$	$K'$	$\phi$
$W_{\infty}$	395,56	-0,137	-35,39	-0,019	0,039
$K$		0,00006	0,018	0,000004	-0,00002
$t_0$			6,37	0,0020	-0,0007
$K'$					0,00007
$\phi$					0,0056

Figure 89 : Croissance annuelle des tissus organiques de *Cerastoderma edule*. Valeurs observées (.), valeurs moyennes (O) et ajustement (ligne continue) au modèle de Von Bertalanffy généralisé saisonnier. Formulation du modèle proposé, valeur des paramètres et matrice de variance-covariance.

### 4.4. DISCUSSION

#### 4.4.1. CROISSANCE MOYENNE INTER-COHORTES

Le terme de croissance moyenne utilisé pour décrire l'évolution temporelle de la longueur moyenne des cohortes est classiquement employé mais est impropre. En effet, ce type de résultats prend en compte non seulement les phénomènes de croissance en longueur mais aussi les phénomènes de mortalité différentielle qui affectent les diverses cohortes. Les deux composantes de la mortalité interviennent pour les cohortes adultes (mortalité naturelle et mortalité par pêche) alors que pour les cohortes juvéniles (G0 et G1) seule la mortalité naturelle est prépondérante, une mortalité indirecte liée à l'activité de la pêcherie peut apparaître comme montré par Franklin & Pickett (1978). Dans le cas des juvéniles, la mortalité naturelle n'affecte pas de façon homogène toutes les classes de taille de la cohorte : il en résulte un accroissement de la taille modale de la cohorte en particulier pendant la période hivernale, dû à la disparition des individus les plus petits. Cet accroissement en taille est virtuellement assimilable à une croissance moyenne de la cohorte (voir les figures 85 A, B, C, D et E).

Au cours de l'hiver et du printemps, l'accroissement de la taille modale des cohortes juvéniles s'accompagne d'une réduction de la variabilité liée à la longueur moyenne. Ceci peut être relié à deux phénomènes :

- La mortalité hivernale sélective des plus petits individus déjà notée précédemment sur l'observation des histogrammes de fréquences de longueur (Fig. 85). Cette mortalité sélective est attestée par la présence dans les prélèvements du printemps (mois d'avril) de très nombreuses valves vides de moins de 5 mm de longueur.

- Croissance compensatoire au sein de la cohorte des juvéniles au cours du printemps suivant (Fig. 80). Ce phénomène bien décrit chez les poissons (Ricker, 1975) traduit le fait que durant la période de croissance printanière, les individus les plus petits croissent plus rapidement que les individus les plus grands appartenant à la même cohorte annuelle du fait d'un taux métabolique plus élevé. Le résultat de cette croissance compensatoire se traduit alors par une diminution de la dispersion de la structure démographique de chacune des cohortes.

#### 4.4.2. CROISSANCE INTER-POPULATIONS

##### 4.4.2.1. Effet du site

Comme observé chez de nombreuses autres espèces de Mollusques, divers facteurs interviennent de manière hiérarchique sur la croissance linéaire (Fig. 90 et 91; Tab. 26). A l'effet simple de la latitude qui agit sur le taux de croissance et la longévité spécifique, lié globalement aux variations latitudinales du cycle thermique comme mis en évidence par exemple chez *Macoma balthica* par Gilbert (1973), Bachelet (1980) et Beukema & Meehan (1985), *Spisula solidissima* par Jones *et al.* (1978), *Scrobicularia plana* par Bachelet (1981) et chez *Mya arenaria* par Appeldoorn (1983), s'ajoute un effet de site pour lequel le temps d'émersion (donc les apports nutritifs), la densité des individus (Ivell, 1981) ainsi que la prédation naturelle ou par pêche jouent un rôle prépondérant sur les performances de croissance "observée et mesurée" de *Cerastoderma edule* (Kristensen, 1957; Sanchez-Salazar *et al.*, 1987 b, Sutherland, 1982).

Par exemple, Jones & Baxter (1989) montrent qu'en position intertidale, le facteur temps d'émersion explique environ  $\pm 20\%$  des variations observées des performances de croissance coquillière de *Cerastoderma edule*, valeur aussi retrouvée par Kristensen (1957) alors que Mason (1967) cite des performances de croissance coquillière supérieures de l'ordre de 50% entre une position de mi-marée et une position infralittorale exondable. En complément, Dijkema *et al.* (1978) montrent, à partir d'expériences de réensemencement, que les performances de croissance des tissus organiques de *C. edule* peuvent être augmentées de près de 50% lorsque que le facteur densité du semis est divisé par 2,5.

# CROISSANCE ANNUELLE EN LONGUEUR

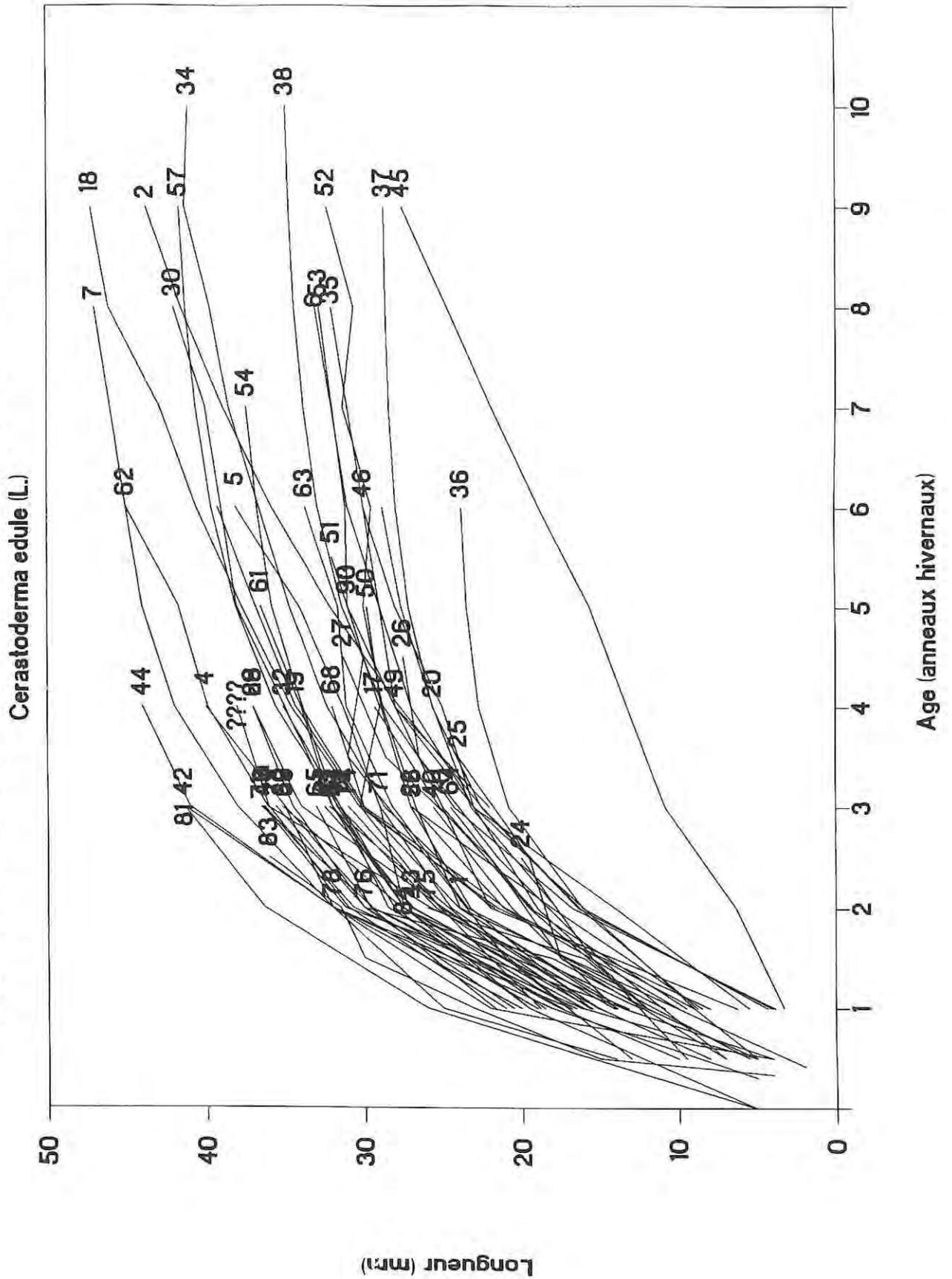


Figure 90 : Variabilité inter-populations de la croissance linéaire annuelle en longueur du test de *Cerastoderma edule*. Sources dans le tableau 26.



## Dynamique de population

**Tableau 26 : Comparaison de la croissance du test coquillier de *Cerastoderma edule* pour diverses populations en Europe. Mesure du test coquillier en longueur (L) ou en hauteur (H). Pays : Allemagne (A), Danemark (D), Espagne (E), (France (F), Grande-Bretagne (G-B), Irlande (I), Norvège (N), Pays-Bas (P-B), Portugal (P).**

N° Test coq.	Site	Pays	Lat. Nord	Niveau bathy.	Source	
1	L	Trondheimsfjord	N	63°3	M.T.L.	Brock (1979), Rygg (1970)
2	L	Kvarnbukten, Gullmar Fjord	S	58°15	Intertidal	Evans & Tallmark (1977)
3	H	Rønberg, Limfjord	D	57°	Subtidal	Ivell (1981)
4	L	Limfjord	D	57°1	?	Brock (1979)
5	L	Barra, Outer Hebrides	G-B	56°5	Intertidal	Coile (1956)
6	L	Traigh Mhor, Isle of Barra	G-B	56°5	M.T.L.	Mason (1967 b)
7	L	Traigh Mhor, Isle of Barra	G-B	56°5	E.L.W.S.	Mason (1967 b)
8a, b	H	Traigh Mhor, Isle of Barra	G-B	56°5	Intertidal	Farrow (1974)
9	H	Sullom Voe, Shetland	G-B	>56°	M.L.W.S.	Jones (1981), Jones & Baxter (1989)
10	H	Sullom Voe, Shetland	G-B	>56°	Intertidal	Jones (1981), Jones & Baxter (1989)
11	H	Sullom Voe, Shetland	G-B	>56°	Intertidal	Jones (1981), Jones & Baxter (1989)
12	H	Sullom Voe, Shetland	G-B	>56°	M.L.W.S.	Jones (1981), Jones & Baxter (1989)
13	H	Sullom Voe, Shetland	G-B	>56°	Intertidal	Jones & Baxter (1989)
14	H	Sullom Voe, Shetland	G-B	>56°	Intertidal	Jones (1981), Jones & Baxter (1989)
15	H	Sullom Voe, Shetland	G-B	>56°	M.L.W.S.	Jones (1981), Jones & Baxter (1989)
16	H	Sullom Voe, Shetland	G-B	>56°	Intertidal	Jones (1981), Jones & Baxter (1989)
17	L	Millport, Scotland	G-B	55°4	H.W.N.	Stephen (1931)
18	L	Millport, Scotland	G-B	55°4	M.T.L.	Stephen (1931)
19	L	Hunterston Sands, Scotland	G-B	55°4	> M.T.L.	Stephen (1932)
20	L	Hunterston Sands, Scotland	G-B	55°4	M.T.L.	Stephen (1932)
21	L	Skallingen	D	55°35	Intertidal	Brock (1979)
22	L	Esbjerg	D	55°3	Intertidal	Smidt (1951)
23	H	Strangford Lough, Eire	G-B	54°3	M.T.L.	Seed & Brown (1975, 1978)
24	L	Büsum, Dutch Wadden Sea	A	54°10	> M.T.L.	Kühlmorgen-Hille (1977)
25	L	Eider estuary, Wadden Sea	A	54°10	M.T.L.	Kühlmorgen-Hille (1977)
26	L	Wesselburener, Wadden Sea	A	54°10	< M.T.L.	Kühlmorgen-Hille (1977)
27	L	Wesselburener, Wadden Sea	A	54°10	< M.T.L.	Kühlmorgen-Hille (1977)
28	L	Dutch Wadden Sea	A	53°5	Intertidal	Meixner (1979)
29	L	Dutch Wadden Sea	A	>53°	Intertidal	Kreger (1940)
30	L	Dutch Wadden Sea	A	>53°	Intertidal	Kristensen (1957)
31	L	New Brighton	G-B		Submerged	Bunting <i>et al.</i> (1936)
32	L	New Brighton	G-B		Submerged	McCloy <i>et al.</i> (1937)
33	L	Norderney, Wadden Sea	A	53°4	Intertidal	Dörjes (1988)
34	L	South Bull, Dublin Bay	I	53°25	Intertidal	West <i>et al.</i> (1979)
35	L	Traeth Melynog, Anglesey	G-B	53°2	Intertidal	Sutherland (1982)
36	L	Traeth Melynog, Anglesey	G-B	53°2	< H.W.S.	Sanchez-Salazar <i>et al.</i> (1987 b)
37	L	Traeth Melynog, Anglesey	G-B	53°2	M.T.L.	Sanchez-Salazar <i>et al.</i> (1987 b)
38	L	Traeth Melynog, Anglesey	G-B	53°2	> L.W.S.	Sanchez-Salazar <i>et al.</i> (1987 b)
39	L	Griend, Wadden Sea	P-B	53°15	Intertidal	Eisma (1965)
40	L	Zeehondenplaat, Wadden Sea	A	53°05	> L.W.S	Kristensen (1957)
41	L	Zeehondenplaat, Wadden Sea	A	53°05	< M.T.L.	Kristensen (1957)
42	L	Den Helder, Wadden Sea	P-B	52°55	< M.T.L.	Eisma (1965)
43	L	Den Helder, Wadden Sea	P-B	52°55	< M.T.L.	Beukema (1982), Sager (1986)
44	L	Callantsoog, Wadden Sea	P-B	52°50	Subtidal	Kristensen (1957)

## Dynamique de population

**Tableau 26 (suite) : Comparaison de la croissance du test coquillier de *Cerastoderma edule* pour diverses populations en Europe. Mesure du test coquillier en longueur (L) ou en hauteur (H). Pays : Allemagne (A), Danemark (D), Espagne (E), (France (F), Grande-Bretagne (G-B), Irlande (I), Norvège (N), Pays-Bas (P-B), Portugal (P).**

N° Test coq.	Site	Pays	Lat. Nord	Niveau bathy.	Source	
45	L	Dovey estuary, Wales	G-B	52°3	E.H.W.S.	Jones (1979)
46	L	Dovey estuary, Wales	G-B	52°3	M.L.W.S.	Jones (1979)
47	L	Ijmuiden	P-B	52°25	Intertidal	Eisma (1965)
48	L	Zandvoort	P-B	52°20	Intertidal	Eisma (1965)
49	L	Burry Inlet, Wales	G-B	51°4	> E.L.W.S.	Wright (1927)
50	L	Burry Inlet, Wales	G-B	51°4	> E.L.W.S.	Hancock (1965), Boyden (1972)
51	L	Burry Inlet, Wales	G-B	51°4	> E.L.W.S.	Hancock (1967)
52	L	Burry Inlet, Wales	G-B	51°4	> E.L.W.S.	Hancock & Franklin (1972)
53	L	Burry Inlet, Wales	G-B	51°4	> E.L.W.S.	Hancock & Franklin (1972)
54	L	Crouch estuary, Essex	G-B	51°4	E.L.W.S.	Boyden (1972)
55	H	Crouch estuary, Essex	G-B	51°4	E.L.W.S.	Boyden (1972)
56	L	Veere, Escaut	P-B	51°35	Intertidal	Eisma (1965)
57	L	Lynher estuary, Cornwall	G-B	51°30	M.T.L.	Warwick & Price (1975)
58	H	Hythe (Southampton)	G-B	50°5	Intertidal	Barnes (1973)
60	H	Weston shore (Southampton)	G-B	50°5	Intertidal	Barnes (1973)
61	L	Southampton Water	G-B	50°5	Intertidal	Hibbert (1976)
62	L	Poole Harbour	G-B	50°45	Intertidal	Cole (1956)
63	L	Lavan Sands, Menai Straits	G-B		Intertidal	Cole (1956)
64	L	Blanks Mill, Salcombe	G-B		Intertidal	Cole (1956)
65	L	Hayling Island	G-B	50°4	?	Brock (1979)
66	L	River Yealm, Cornwall	G-B	50°2	> L.W.S	Orton (1926)
67	L	Baie de Somme	F	50°15	> M.T.L.	Brock (1979)
68	L	Baie de Somme	F	50°15	> M.T.L.	Desprez et al. (1987, 1988)
69	L	Baie de Somme	F	50°15	> M.T.L.	& Lemoine et al. (1988)
70	L	Baie de Somme	F	50°15	> M.T.L.	Desprez et al. (1989)
71	L, H	Baie des Veys (S2)	F	49°18	> E.L.W.S.	Gimazane (1971)
72	L, H	Baie des Veys (S4)	F	49°18	> E.L.W.S.	Gimazane (1971)
73	L, H	Baie des Veys (S6)	F	49°18	> E.L.W.S.	Gimazane (1971)
74	L	Rade de Brest	F	48°2	< M.T.L.	Brock (1979)
75	L	Traict du Croisic (parc 1)	F		> M.T.L.	Bonnel (1986)
76	L	Traict du Croisic (parc 2)	F		> M.T.L.	Bonnel (1986)
77	L	Ronce-les-Bains, Marennes	F	45°4	M.T.L.	Présente étude
78	L	Banc Arguin, Arcachon	F	44°4	> E.L.W.S.	Deltreil & His (1972)
79	H	Plage Péreire, Arcachon	F	44°4	< M.T.L.	Madani (1989)
80	H	Ría de Ortigueira	E	43°5	M.T.L.	Catoira et al. (1984)
81	L	Ría Pasaxe, Galice	E	43°4	M.T.L.	Mejuto (1984)
82	L	Río Ulla, Ría de Arosa	E	42°3	Subtidal	Otero Llovo et al. (1984)
83	L	Carril, Ría de Arosa	E	42°35	< M.T.L.	González & Pérez Camacho (1984 b)
84	L	Ría de Vigo, Río de Miño	E	42°25	M.T.L.	Figueras (1965, 1966)
85	H	Río Gadiana	E	37°2	Subtidal	Saavedra Martin (1984)
86	H	Alvor salt march	P	37°1	Subtidal	Gordo (1982)
87	H	Palmones river, Algeciras	E	36°1	Subtidal	Guevara & Niell (1989)

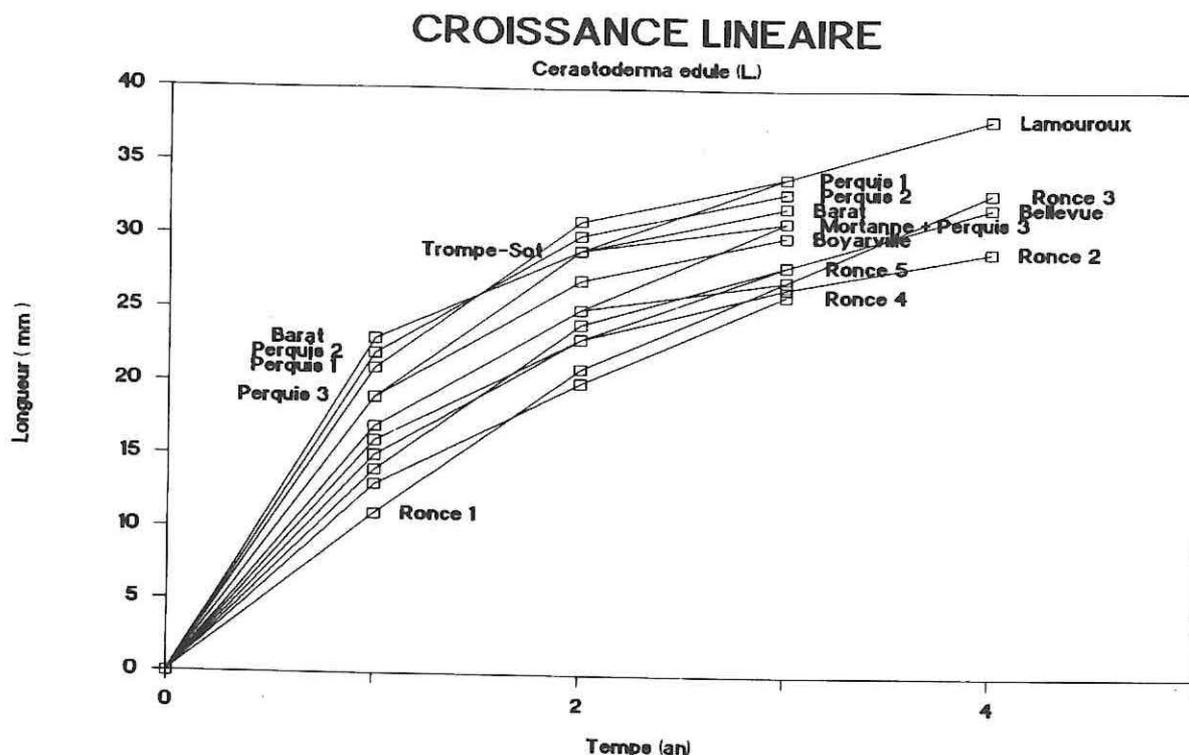


Figure 92 : Comparaison des performances de croissance linéaire annuelle en longueur du test de *Cerastoderma edule* pour diverses populations dans le bassin de Marennes-Oléron.

Les performances de croissance de *Cerastoderma edule* dans le bassin de Marennes-Oléron établies à partir des observations des histogrammes de l'année 1985 pour les différents secteurs prospectés (Fig. 66) ne s'inscrivent pas dans un gradient net Nord-Sud (Fig. 92) :

- Certains secteurs présentent des performances de croissance linéaire plus élevées comme pour Lamouroux et Perquis (découvrant pour des coefficients de marée de 85 à 100), ce qui est aussi observé pour la croissance coquillière de *Crassostrea gigas*.

- En revanche, des bancs du Sud comme Ronce 3 (vases sableuses situées à proximité des parcs ostréicoles, Fig. 51) et des bancs du Nord comme Bellevue ont des performances de croissance linéaire très similaires et beaucoup plus faibles que les précédents.

Indépendamment de l'influence de l'effort de pêche, ce sont les secteurs Sud (Barat, Perquis et Trompe-Sot) qui présentent, au cours de la première année, le taux de croissance linéaire le plus fort. Ceci peut être relié à leur niveau d'immersion, aux faibles densités pour Trompe-Sot ( $< 10-20$  ind.  $m^{-2}$ ) mais aussi très vraisemblablement à l'individualité hydrologique de la zone Sud du bassin de Marennes-Oléron comme déjà notée dans les chapitres précédents. L'exemple des 5 strates de Ronce-les-Bains vient aussi confirmer l'influence prépondérante du niveau d'émersion, les strates 1 et 4 découvrant dès un coefficient de 30 à 40 (Fig. 51).

Les sourdons sont pleinement vulnérables dès une longueur de 28 mm (Fig. 63), ce qui correspond à un âge moyen de 2 ou 3 ans selon les bancs (Fig. 92) : non seulement l'influence de la pêche s'exerce sur la longévité "apparente" de *Cerastoderma edule* mais aussi sur ses performances de croissance. L'exemple du banc de Lamouroux l'illustre car le secteur prospecté n'avait pas été jusqu'alors (mars 1985) revisité par des pêcheurs à pied du fait de densités très faibles ( $< 10$  ind.  $m^{-2}$ ), ce qui a permis de récolter des individus d'une taille proche d'environ 40 mm.

#### 4.4.2.2. Influence de la mortalité par pêche

Les ajustements précédents et leurs résultats, en particulier la longueur asymptotique, doivent être replacés dans le contexte des pressions de régulation anthropique de la population échantillonnée (Tab. 26). En effet, cette population est soumise à une prédation par pêche à pied (pêche professionnelle annuelle et pêche touristique estivale). Ceci a trois conséquences :

## Dynamique de population

- La valeur de  $L_{00}$  calculée ( $30,93 \pm 0,79$  mm) n'a rien à voir avec la longueur maximale potentielle de l'espèce sur les estrans médiolittoraux de Ronce (une estimation grossière en serait de l'ordre de 38 mm, ce qui correspond à un individu de plus de 6 ans).

- La valeur de  $L_{00}$  calculée doit être considérée vis-à-vis de la courbe de sélectivité de l'engin de pêche utilisé par les pêcheurs à pied professionnels (*vide supra* Fig. 63).

- Du fait des effets de cette prédation par pêche, la structure démographique de la population échantillonnée contient moins de 5% d'individus de plus de 30 mm de longueur totale.

Ces résultats sont tout à fait conformes à ceux obtenus pour diverses populations de *Cerastoderma edule* soumises à une forte pression de pêche, ceci depuis les pêcheries de la Mer des Wadden allemandes (Meixner, 1979) et néerlandaises (Dijkema *et al.*, 1982), anglaises (Cole, 1956 a, b, Hancock, 1965, 1967; Franklin, 1972), galloises (Franklin, 1972), françaises du bassin d'Arcachon (Deltreil & His, 1972), espagnoles du Nord (Mejuto, 1984) ou du Sud-Ouest (Saavedra Martin, 1984) jusqu'aux pêcheries portugaises (Gordo, 1982). Dans chaque cas la structure démographique de la population de *C. edule* est tronquée au delà de la taille marchande quelle que soit la vitesse de croissance des individus de ces populations. Dans le cas des populations de *Cerastoderma edule* étudiées par Cole (1956 a) et Hancock (1965), l'ajustement au modèle de von Bertalanffy fournit une valeur de 30 mm liée à l'utilisation d'engins de pêche dont la courbe de sélectivité se caractérise par une  $L_{50}$  proche de 24,5 mm (Hancock, 1967). A l'inverse les structures démographiques des populations peu ou pas pêchées sont beaucoup plus dispersées comme dans le cas des anciennes pêcheries très productives d'Irlande (West *et al.*, 1979) ou de Baie de Somme (Desprez *et al.*, 1987 et Lemoine *et al.*, 1988).

De manière complémentaire Franklin (1972) par comparaison entre 3 sites de production de coque dont deux fortement exploités (Wash et Burry Inlet) établit le lien entre densité de coque, taille maximale des individus capturés et effort de pêche :

- Lorsque la densité de coque permet une pêche professionnelle rentable, la taille maximale observée est directement corrélée à la taille de pleine vulnérabilité (au sens de Laurec & Le Guen, 1981).

- Dans le cas contraire et dans la mesure où la prédation par pêche s'arrête effectivement lorsque les densités sont en dessous du seuil de rentabilité de la pêcherie, la taille maximale des individus dépend du potentiel de croissance du site de la population.

### 4.4.3. INTERET DE L'ANALYSE MATHÉMATIQUE DE LA CROISSANCE

La description mathématique de la croissance individuelle de *Cerastoderma edule* a été envisagée sous un aspect purement descriptif. Elle fait alors intervenir, d'une part, diverses formulations mathématiques et, d'autre part, des algorithmes de calcul permettant à partir du choix d'un critère d'écart entre les valeurs prédites par le modèle et les valeurs observées d'obtenir des estimations stables et précises de leurs paramètres. De ce point de vue, les modèles saisonniers, qu'ils s'agissent des modèles simples décrivant la croissance de la coquille ou des modèles généralisés décrivant la croissance des tissus organiques, s'avèrent capables d'expliquer une fraction significativement plus grande de la variabilité des données observées chez *Cerastoderma edule* que ne le font les modèles de croissance annuelle. Ces derniers sont en effet d'une piètre précision pour décrire l'évolution temporelle des tissus organiques de la coque *C. edule* car l'amplitude de la variation intra-annuelle (saisonnière) de la biomasse individuelle est aussi forte que l'amplitude de sa variation inter-annuelle.

L'intérêt de ces modèles descriptifs chez *Cerastoderma edule* n'est pas seulement de pouvoir comparer les performances de croissance de diverses populations réparties sur une cline latitudinale, mais de pouvoir à l'aide d'une expression algébrique décrire l'évolution temporelle de la croissance à partir d'un instant initial. Par analogie avec l'utilisation des rapports Production sur Biomasse moyenne (P/B) qui permettent, connaissant un état initial de la biomasse moyenne d'une population, de calculer sa production (Lévêque *et al.*, 1977 et Robertson, 1979) ainsi que les variances associées (voir l'application des techniques de rééchantillonnage exposées par Brey (1986, 1990 a, b) aux calculs des variances des rapports P/B d'une population de *C. edule*), il est possible d'utiliser les résultats de l'analyse mathématique de la croissance individuelle comme de simples paramètres inclus secondairement dans des modèles beaucoup plus élaborés. Small & Scholten (1989), dans la modélisation de l'écosystème estuarien Oosterschelde aux Pays-Bas, utilisent ainsi l'estimation de la biomasse de *Cerastoderma edule* comme variable forcante du modèle global qu'ils utilisent et ajustent

## Dynamique de population

l'évolution saisonnière de cette biomasse à l'aide d'un modèle de croissance prenant en compte une formulation sinusoïdale du temps.

L'utilisation des modèles de croissance peut aussi être prédictive et dans ce cas des corrélations linéaires ou non linéaires sont recherchées avec divers paramètres de l'environnement estuarien. Une première étape a été réalisée par Ursin (1963) avec l'incorporation de la température sous forme de jour-degré dans l'équation de von Bertalanffy. La prise en compte d'autres paramètres influençant la croissance du Mollusque (nourriture, seston minéral, oxygène, niveau d'émersion, courant, etc) nécessite l'emploi de techniques de régression linéaire multiple (Hamon, 1983; Parache, 1985; voir la revue faite par Gouletquer & Bacher, 1988) ou de techniques de régression non linéaire (Gouletquer & Bacher, 1988). De ce point de vue, faible salinité et forte charge en matières en suspension seraient deux des paramètres inhibant fortement la croissance de *Cerastoderma edule* (Essink & Bos, 1985). Une étape supplémentaire de la modélisation empirique de la croissance des Mollusques a ainsi été franchie par la détermination de la sensibilité du modèle de croissance des tissus organiques aux paramètres du milieu estuarien : une telle démarche a été établie par Bacher & Gouletquer (1989) à partir d'observations réalisées chez *Ruditapes philippinarum*.

Les modèles descriptifs de la croissance des tissus organiques peuvent aussi être utilisés dans un but de validation d'autres modèles de croissance. Cette comparaison permet de valider les modèles d'évolution saisonnière et pluriannuelle de la biomasse individuelle obtenus à partir des équations du bilan énergétique : une telle démarche a été proposée par Bayne & Worrall (1980) chez la moule *Mytilus edulis* ou chez *Cerastoderma edule* par Newell (1977).

### 5. MORTALITE

L'estimation de la mortalité survenant dans une population peut s'exprimer de diverses façons (Ricker, 1975; Vetter, 1988) :

- le taux réel de mortalité  $A$  exprimé en pourcentage sur une année ou sur une saison, ce taux représentant la fraction du stock présente en début d'année et qui meurt au cours de cette période annuelle,

- le taux instantané de mortalité  $Z$  en considérant que le nombre de morts est proportionnel au nombre d'individus  $N$  présents à un instant donné  $t$ , soit  $dN/dt = -Z N$ .

- le taux de survie  $S$  qui s'écrit  $S = N_t/N_{t0}$  mais qu'il est préférable prendre à  $S = e^{-Z}$  avec le taux de mortalité  $A = 1 - S$ .

La mortalité ainsi présentée est dite totale dans la mesure où elle englobe toutes les causes possibles de mortalité (causes naturelles et causes dues à la pêche). Le taux instantané  $Z$  se décompose alors de la façon suivante  $Z = M + F$  avec  $M$  le taux instantané de mortalité naturelle et  $F$  le taux instantané de mortalité par pêche. L'estimation de ces taux  $Z$ ,  $M$  et  $F$  relèvent de diverses méthodes avec d'une part des méthodes donnant des estimations globales et, d'autre part, des méthodes focalisées sur les variations de ces taux au cours du vieillissement des cohortes annuelles (Ricker, 1975).

Dans le cas des populations de *Cerastoderma edule*, il ne semble pas adéquat d'utiliser les méthodes d'estimation de la mortalité basée sur la décomposition par âge du fait des hypothèses que ces méthodes requièrent (Ricker, 1975). En particulier le taux de mortalité  $Z$  selon l'âge des cohortes et les recrutements inter-annuels doivent rester constants, ce qui à l'évidence n'est pas vérifié chez *Cerastoderma edule* au moins pour la deuxième condition. En revanche, ces méthodes sont appliquées par Chardy *et al.* (1984) pour *Nucula nucleus* après validation de ces hypothèses et estimations des fonctions de croissance et de mortalité sur l'ensemble de la durée de vie de la population. De même, Brey (1986) chez *Cerastoderma edule* utilise le modèle de croissance saisonnière de Pauly & Gaschütz (1979) pour estimer la fonction de mortalité de deux cohortes isolées. A la suite de Allen (1971) qui montre que si le taux de mortalité suit une fonction exponentielle négative et si la croissance est décrite par le modèle de Von Bertalanffy, Brey (1986) relie alors entre-eux le taux de mortalité  $Z$  et le rapport production sur biomasse moyenne ( $P/B$ ) de la population.

L'estimation des taux de mortalité de la population de *Cerastoderma edule* de la plage de Ronce-les-Bains se focalisera sur la mise en évidence de leurs variations saisonnières.

#### 5.1. METHODOLOGIE

L'estimation de la mortalité totale  $Z$  des cohortes annuelles est basée sur les résultats de l'échantillonnage aléatoire stratifié. Le modèle de mortalité utilisé considère que le nombre de morts est proportionnel au nombre d'individus  $N$  présents à un instant  $t$  (soit  $dN / dt = -Z N$ ) et s'écrit sur une année  $N_t/N_{t0} = e^{-Z}$ . L'estimation de  $Z$  s'effectue par régression linéaire simple entre le logarithme de la variation d'effectif pendant un intervalle de temps et le temps soit  $Z = -(\log N_{t+1} - \log N_t) / (t+1 - t)$ .

En parallèle à l'estimation de  $Z$ ,  $A$  et  $S$ , la courbe de capture (Ricker, 1975) permet de visualiser l'évolution saisonnière des taux de mortalité et de la mettre en corrélation avec d'autres paramètres. Ainsi sur chacune de ces courbes de captures (Figs. 93 et 94) est figurée en regard de la taille moyenne atteinte par la cohorte l'existence potentielle d'une mortalité par pêche :  $F$  indique que la taille moyenne atteint 20 mm,  $F50$  la taille de 25 mm (50% des individus sont vulnérables) et  $F100$  correspond à la taille de pleine vulnérabilité soit 28 mm, ceci relativement à la courbe de sélectivité de la "gobette" (Fig. 63). Ces courbes de captures sont calculées uniquement pour la cohorte principale de chaque année qui est figurée en gras sur les courbes de croissance moyenne (Fig. 85). L'exemple des strates 1 à 3 est retenu afin d'illustrer un gradient d'émersion associé à un gradient de densité de la population.

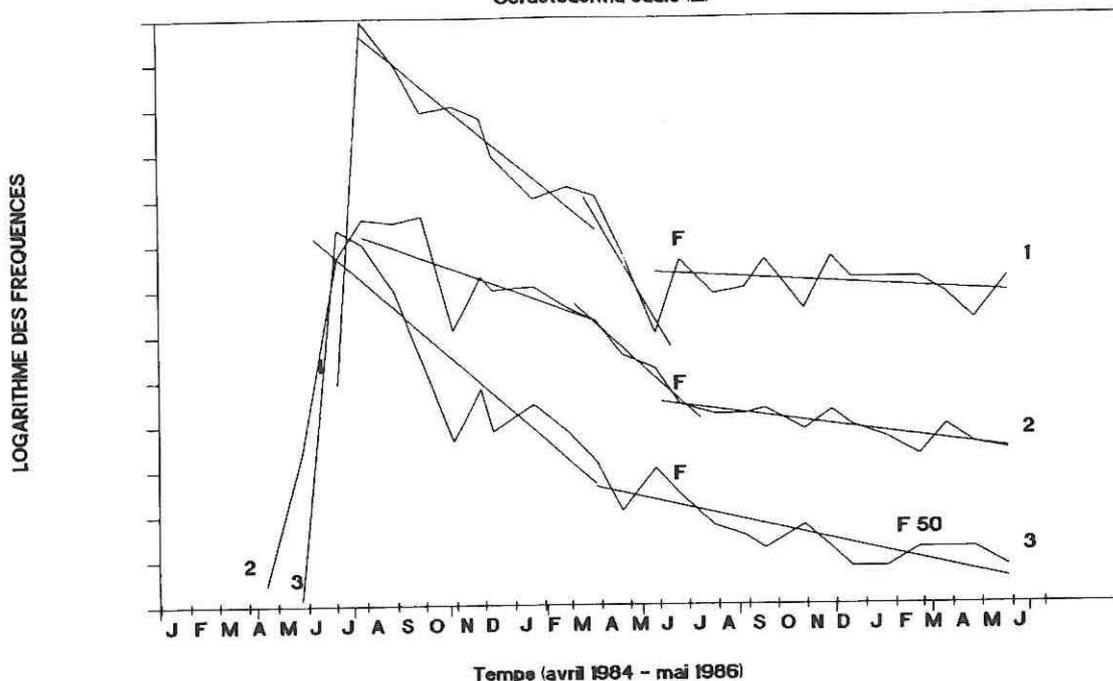
#### 5.2. RESULTATS ET DISCUSSION

Pour les juvéniles des cohortes 84 et 85, les taux de mortalité estivale et automnale sont élevés avec des taux mensuels proches de 10% (Tab. 27). Un certain gradient croissant apparaît pour les 3 strates de Ronce-les-Bains en fonction de l'influence du niveau d'émersion et de la densité des cohortes adultes (Tab. 27).

Dynamique de population

COURBE DE CAPTURE (Cohorte 84)

Cerastoderma edule (L)



COURBE DE CAPTURE (Cohorte 85)

Cerastoderma edule (L)

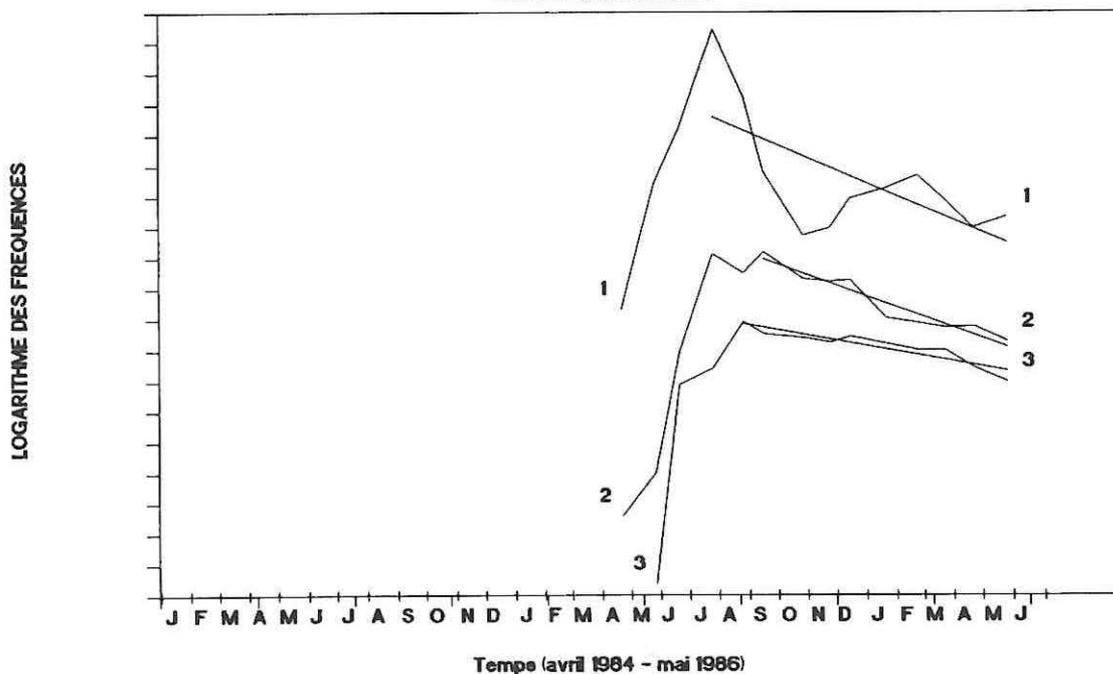
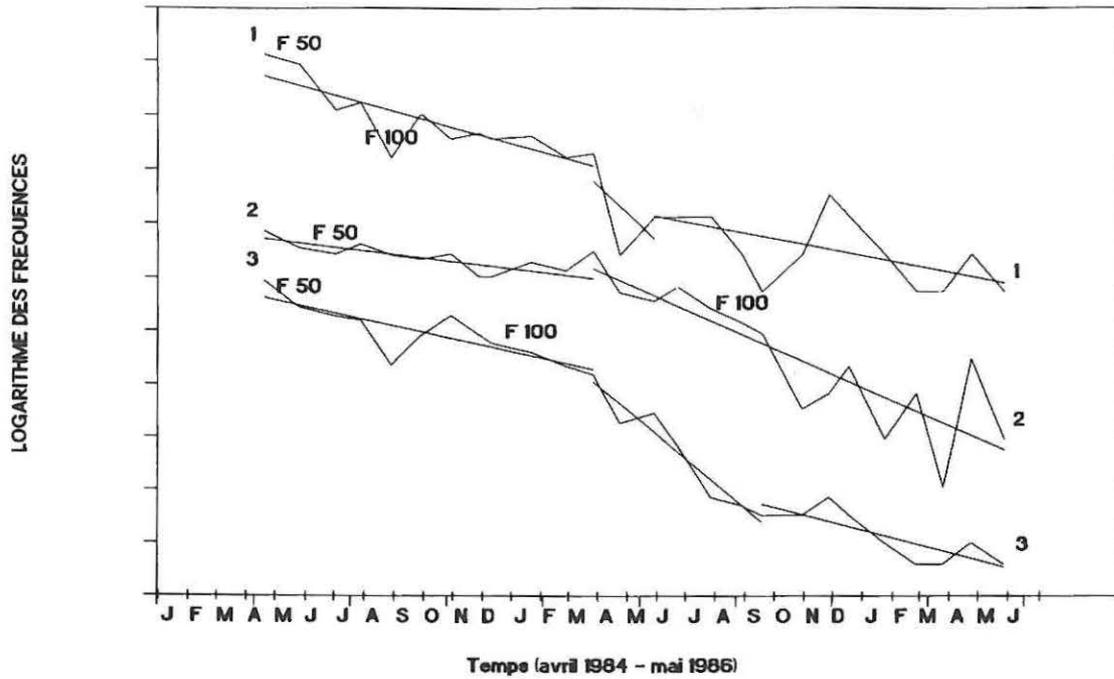


Figure 93 : Courbes de capture pour les cohortes 84 et 85. Les indications F, F50 et F100 font référence à la vulnérabilité croissance des coques vis-à-vis de l'engin de pêche. Les indications 1, 2 et 3 se rapportent aux strates du plan de sondage de la plage de Ronce-les-Bains.

Dynamique de population

COURBE DE CAPTURE (Cohorte 82)

*Cerastoderma edule* (L.)



COURBE DE CAPTURE (Cohorte 83)

*Cerastoderma edule* (L.)

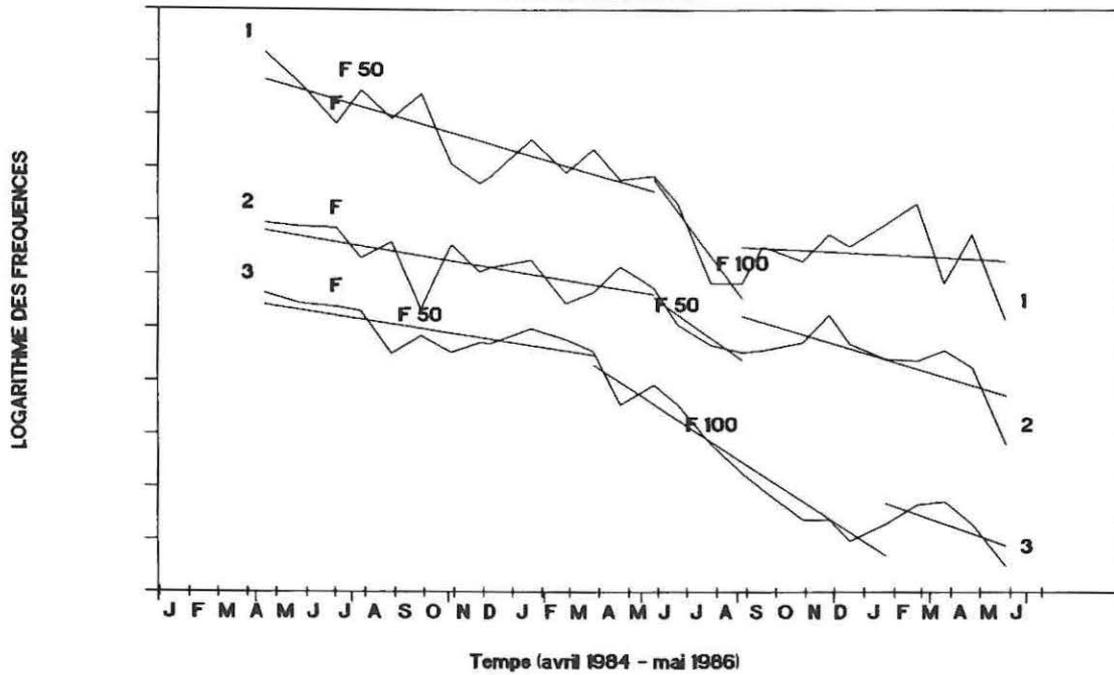


Figure 94 : Courbes de capture pour les cohortes 82 et 83. Les indications F, F50 et F100 font référence à la vulnérabilité croissance des coques vis-à-vis de l'engin de pêche. Les indications 1, 2 et 3 se rapportent aux strates du plan de sondage de la plage de Ronce-les-Bains.

## Dynamique de population

**Tableau 27 : Taux instantané (Z), taux saisonnier (A) et taux mensuel (% mois) de mortalité pour les cohortes principales 82, 83, 84 et 85 de la population de Ronce-les-Bains des strates 1 à 3.**

Strate	Période	Z	A	%mois	Densité moyenne au m <sup>-2</sup>
<b>Cohorte 82</b>					
1	4/84-3/85	2,0	86,8	7,7	50
"	3/85-5/85	8,2	99,9	49,1	10
"	5/85-5/86	1,2	70,3	6,5	<5
2	4/84-3/85	0,9	57,7	5,6	200
"	3/85-5/86	3,2	96,0	6,9	50
3	4/84-3/85	1,9	84,9	7,6	250
"	3/85-9/85	6,1	99,8	17,3	50
"	9/85-5/86	2,1	86,7	10,5	<5
<b>Cohorte 83</b>					
1	4/84-5/85	2,2	88,7	6,7	>150 - <20
"	5/85-8/85	10,5	99,9	33,1	<20 - <5
"	8/85-5/86	1,6	79,8	9,7	<5
2	4/84-5/85	1,1	67,1	5,1	>300 - <100
"	5/85-8/85	4,9	99,3	32,8	<100 - >20
"	8/85-5/86	2,8	94,1	11,4	>20 - <5
3	4/84-3/85	1,2	68,7	6,1	>800 - <300
"	3/85-12/85	4,1	98,3	9,9	<300 - >10
"	12/85-5/86	2,7	93,3	22,9	<10 - <5
<b>Cohorte 84</b>					
1	7/84-3/85	6,3	99,8	14,3	3000 - >50
"	3/85-5/85	14,5	99,9	33,4	>50 - <10
"	5/85-5/86	1,8	84,2	8,4	<10
2	7/84-3/85	3,4	96,8	12,2	>3500 - >300
"	3/85-5/85	7,9	99,9	34,9	>300 - >50
"	5/85-5/86	1,0	63,8	6,4	>50 - <20
3	6/84-3/85	7,1	99,9	11,3	>3500 - >20
"	3/85-5/86	2,6	92,3	6,6	>20 - <5
<b>Cohorte 85</b>					
1	7/85-5/86	7,4	99,9	10,0	>8500 - >20
2	9/85-5/86	4,2	98,5	11,9	>5000 - >300
3	8/85-5/86	2,6	92,7	10,4	>5000 - >700

Un accroissement très sensible du taux de mortalité apparaît au cours du premier hiver, accroissement beaucoup plus marqué pour la strate 1 de haut estran vis-à-vis des strates 2 et 3 (Fig. 93 cohorte 84) et plus prononcé en fin de période hivernale et début de printemps (signe d'un déséquilibre trophique en période de reprise des températures, ce qui sera montré dans le chapitre biochimie). Passée la période hivernale, le taux de mortalité Z se stabilise (1,8 à 2,6) mais avec une valeur plus élevée pour la strate 3. Ceci peut être relié à l'influence de la pêcherie, soit indirectement (mortalité induite) du fait du travail des sédiments et du rejet épars des juvéniles, soit directement dans la mesure où la taille moyenne de la cohorte atteint déjà 25 mm en mars 1986; les individus sont donc vulnérables (Fig. 93, cohorte 84).

Une nette différence apparaît aussi entre les cohortes 84 et 85 concernant leurs densités respectives après le premier hiver (Fig. 93, cohortes 85 et 84) avec des taux mensuels de mortalité un peu supérieurs pour la cohorte 84 (Tab. 27). Les densités finales en mai 1986 vis-à-vis de celles de mai 1985 sont globalement similaires pour la strate 1 malgré un recrutement plus élevé en 1985 mais sont pour la strate 3 d'environ 100 à 150 fois plus élevées en 1986 (Tab. 27).

## Dynamique de population

**Tableau 28 : Taux instantané (Z), taux saisonnier (A) et taux mensuel (% mois) de mortalité pour les cohortes secondaires de 84 et 85 de la population de Ronce-les-Bains des strates 1 à 3. Le mois d'apparition de la cohorte est noté à la suite du numéro de strate. Cohortes principales de 84 et 85 (\*) référencées dans le tableau 27.**

Strate	Période	Z	A	%mois	Densité
<b>Cohortes 84</b>					
1 juin	6/84-4/85	10,5	99,9	11,1	> 5000 - < 5
1 juillet	*				
1 août	8/84-4/86	11,0	100	11,1	> 3500 - 0
1 sep.	9/84-3/85	12,5	100	14,6	> 1000 - 0
2 mai	*				
2 août	8/84-5/85	8,4	99,9	14,6	> 800 - < 10
2 sep.	9/84-4/85	11,5	100	14,6	> 700 - 0
3 mai	5/84-3/85	10,1	99,9	12,8	> 4000 - < 10
3 juin	*				
3 juil	7/84-4/85	10,3	99,9	12,6	900 - 0 ?
3 août	9/84-1/85	16,2	100	16,7	> 3200 - 0
3 sep.	10/84-12/85	18,7	100	26,2	> 350 - 0
3 déc.	12/85-1/86	28,1	100	34,5	< 20 - 0
<b>Cohortes 85</b>					
1 avr	4/85-5/86	8,7	99,9	11,3	9000 - > 10
1 juin- juillet	*				
1 août	8/85-5/86	11,3	99,9	11,2	> 4000 - < 5
1 sep.	9/85-2/86	14,4	100	16,2	> 1500 - < 0
2 mai-juin	*				
2 août	8/85-3/86	11,5	100	14,0	900 - 0
2 sep.	9/85-2/86	12,9	100	16,2	> 700 - 0
3 mai	5/85-5/86	3,1	95,7	9,6	> 13000 - > 900
3 juin	*				
3 août	8/85-12/85	20,8	100	20,6	> 4500 - 0
3 sep.	9/85-1/86	22,2	100	20,6	> 1300 - 0

En complément, les taux de mortalité des recrutements secondaires (Tab. 28) qui apparaissent en fin d'été et en automne-hiver sont beaucoup plus élevés que ceux des recrutements du printemps-été (Tab. 27) ce que notent aussi Bachelet *et al.*, (1991) pour les populations arcachonnaises. La plupart de ces recrutements secondaires disparaissent lors du premier hiver et n'ont qu'une durée de vie d'environ 5 à 7 mois maximum comme précédemment noté sur les courbes de croissances moyennes (Fig. 85) ainsi que pour de nombreuses autres populations de *Cerastoderma edule* (Bachelet, 1987 ou Madani, 1989). En revanche, Ivell (1981) note des taux de mortalité mensuels très bas (2%) en relation avec la position subtidale de la population étudiée mais indique aussi une augmentation de cette mortalité en fin de période hivernale (mars-avril).

Les taux de mortalité totale des adultes varient aussi de manière saisonnière avec, d'une part, une sensibilité naturelle accrue en fin de période hivernale-début de printemps (mars à juin) ce qui correspond aussi à la période de réplétion maximale des gonades suivie des processus de ponte et, d'autre part, une influence marquée de la pêche. Cette dernière est particulièrement nette pour les strates 2 et 3 en période estivale-automne (Fig. 98) dans la mesure où les coques sont pleinement vulnérables (voir l'indication du F100). Le gradient croissant de mortalité totale est cette fois inversé entre les strates 1 à 3 (Tab. 27), avec *in fine* des densités d'adultes un peu plus élevées dans la strate 2 (densité moyenne, faiblement exploitée par les professionnels) que dans la strate 3 (forte densité initiale et forte exploitation professionnelle) ou que dans la strate 1 (faible densité et exploitation de proximité non-professionnelle).

## 6. COMPOSITION BIOCHIMIQUE

Comme noté par Gabbott (1975) et Bayne (1976) pour divers Mollusques bivalves estuariens des régions tempérées, le cycle saisonnier de stockage et d'utilisation des réserves énergétiques chez un adulte est lié à son cycle annuel de reproduction et à la disponibilité des apports trophiques. Bayne (1976) souligne aussi l'intérêt de considérer à la fois le lien entre le cycle de reproduction et les paramètres environnementaux ainsi que le lien entre le cycle reproducteur et les remaniements internes des constituants biochimiques. De ce second point de vue, la manière dont sont synchronisés ces deux cycles (cycle reproducteur et cycle énergétique) dépend de l'espèce considérée avec cependant deux cas types bien qu'une certaine variabilité inter-populations puisse exister (Bayne, 1976; Newell *et al.*, 1982). Une telle dichotomie est aussi faite par Lubet & Mann (1987) en termes de stratégie de reproduction des Mollusques bivalves :

- Le premier type regroupe les espèces dont la gamétogenèse est hivernale. L'énergie nécessaire à la gamétogenèse est puisée dans les réserves accumulées antérieurement au cours de la période de croissance somatique précédente. *Macoma balthica*, *Mytilus edulis*, *Pecten maximus* ou *Chlamys opercularis* appartiennent à ce groupe (Bayne, 1976), ce que confirme Boromthanarat (1986) pour la moule de bouchots *Mytilus edulis* du bassin de Marennes-Oléron. *Crepidula fornicata* appartient aussi à ce type (Deslous-Paoli, 1985).

- Le second type regroupe les espèces dont la gamétogenèse est printanière ou estivale. L'énergie nécessaire à l'activité gamétogénétique est alors directement issue de l'énergie accumulée lors des périodes d'activité trophique printanière et estivale. *Tellina tenuis* ou *Abra alba* appartiennent à ce groupe (Bayne, 1976) ainsi que *Chlamys varia* (Shafee, 1981), *Ruditapes decussatus* et *Ruditapes philippinarum* (Beninger, 1982). Dans le bassin de Marennes-Oléron, les observations de Deslous-Paoli *et al.* (1982) et de Goulletquer (1989) confirment l'appartenance de *Crassostrea gigas* et de *Ruditapes philippinarum* à ce type.

Pour *Cerastoderma edule*, les observations de Newell (1977), Newell & Bayne (1980), Ivell (1981) et de Navarro *et al.* (1989) montrent que cette espèce appartient au premier type : l'énergie nécessaire à l'accomplissement de la gamétogenèse hivernale est puisée dans les réserves carbohydatées accumulées par l'adulte lors du printemps-été précédent : l'effort de reproduction printanier d'une année N dépend directement du stock énergétique accumulé l'année N-1. L'analyse des observations de Ivell (1981) sur une population de *Cerastoderma edule* du Limfjord montre que ce schéma n'est cependant pas directement applicable aux individus en cours d'acquisition de la première maturité sexuelle puisque celle-ci se déroulant au cours du printemps-été est synchronisée de l'activité trophique printanière-estivale.

De même que Yankson (1986) montre que la stratégie de reproduction de *Cerastoderma edule* est variable selon des années hydrologiquement différentes, l'exploitation des analyses biochimiques ici réalisées mettra en évidence la variabilité de leur évolution saisonnière non seulement entre des années hydrologiquement très différentes mais aussi entre plusieurs classes d'âge. Est ainsi précisée la place de *Cerastoderma edule* dans la typologie bipolaire du couplage cycle reproducteur/cycle des composés énergétiques en regard de la variabilité de ces processus chez cette espèce en fonction d'une part de l'âge des individus et, d'autre part, de leurs capacités à s'adapter à des conditions trophiques estuariennes très variables.

### 6.1. MATERIELS ET METHODES

#### 6.1.1. ECHANTILLONNAGE

La population échantillonnée provient du site de Ronces-les-Bains dans le Sud du bassin de Marennes-Oléron et est située aux environs du niveau de la mi-marée occupé par un herbier de *Zostera noltii*. La fréquence d'échantillonnage entre avril 1984 et mai 1986 est mensuelle, sauf exceptions pour les mois de décembre 1984, août 1985 et janvier 1986 pour lesquels il n'y a pas eu d'analyse biochimique (les valeurs manquantes sont interpolées linéairement). L'échantillon servant aux analyses biochimiques est un sous-échantillon de celui obtenu pour l'étude de la reproduction sauf pour l'échantillon de juvéniles de petites tailles. Tous les individus sont prélevés un par un pseudo-aléatoirement. Un échantillon mensuel comporte 50 individus par classe d'âge, avec généralement 4 classes d'âge adulte. Pour la classe d'âge 0 (recrutement) 10 à 30 individus par classe de taille de 1 mm sont prélevés, ceci pour obtenir une quantité de chair suffisante pour l'analyse d'un pool d'individus par classe de taille.

### 6.1.2. ANALYSES BIOCHIMIQUES

Les individus vivants après avoir été brossés et numérotés sont placés en stabulation dans de l'eau de mer filtrée à 0,45  $\mu\text{m}$  de manière à ce que soit éliminé le contenu digestif. La durée de la stabulation est au minimum de 18 h. temps suffisant pour que se déroule selon Morton (1970) un cycle complet de digestion.

Les paramètres biométriques suivants sont mesurés : longueur, largeur, épaisseur de la coquille, masse totale vivante, masse de la chair humide et masse de la coquille après séchage pendant 24 h à 60°C; ces pesées sont réalisées au 0,1 mg. La masse des tissus secs est obtenue après congélation préalable à -18°C par lyophilisation pendant 24 h. Toutes les pesées de tissus secs s'effectuent au 0,01 mg. La fraction organique des tissus est obtenue par soustraction de la fraction minérale déterminée après crémation à 450°C pendant 24 h. sur une fraction aliquote de 50 à 100 mg de tissus secs disposés dans des coupelles d'aluminium.

L'ensemble des analyses biochimiques est effectué sur des fractions aliquotes de 5 à 10 mg de tissus secs conservés au dessiccateur. Cela concerne mensuellement de 5 à 10 individus sexués par classe d'âge, ces individus étant indemnes de tout parasite *Bucephalidae*. L'ensemble du protocole d'analyse est similaire à celui décrit par Deslous-Paoli & Héral (1988) :

- Le dosage des protéines est effectué sur une première fraction aliquote par la méthode de Lowry *et al.*, (1951) après extraction à la soude normale (NaOH 1N). L'albumine de boeuf est utilisée comme étalon.

- Le dosage lipides-glucides est réalisé sur une seconde fraction aliquote de tissus secs, celle-ci étant d'abord délipidée pour l'analyse des glucides.

- Le dosage des lipides totaux s'effectue selon la méthode de Marsh & Weinstein (1966) après extraction par la méthode de Bligh & Dyer (1959) qui utilise un mélange de chloroforme-méthanol. Benninger (1982) précise que ces solvants toxiques pourraient être avantageusement remplacés par un mélange de dichlorométhane-éthanol. L'acide tripalmitique est utilisé comme étalon.

- Le dosage des glucides (sucres totaux et glycogène) s'effectue selon la méthode au folin-phénol décrite par Dubois *et al.*, (1956), la précipitation du glycogène étant obtenue par ajout d'éthanol absolu (99%).

La valeur énergétique de la chair est calculée par application des coefficients de Brody (1945) exception faite des constituants lipidiques dont la teneur énergétique a été déterminée par combustion au microcalorimètre Phillipson (1964) après extraction et purification selon la méthode de Bligh & Dyer (1959) et dosage comparatif selon la méthode gravimétrique et la méthode colorimétrique de Marsh & Weinstein (1966). Le détail de cette analyse réalisée par Deslous-Paoli *et al.* (1988) apporte des précisions sur les variations saisonnières de la teneur énergétique des lipides totaux d'individus mâles et femelles de *Cerastoderma edule* et montre que le coefficient de conversion des lipides totaux donné par Brody (39,55 joules  $\text{mg}^{-1}$ ) surestime la valeur obtenue pour cette espèce (34,95 joules  $\text{mg}^{-1}$ ) ce qui semble être le cas aussi pour d'autres Mollusques bivalves (Deslous-Paoli *et al.*, 1988).

### 6.1.3. SUIVI HYDROLOGIQUE

Les données hydrologiques de la station Barat, station située dans le prolongement du chenal de la Seudre, sont issues de la base de données hydrologiques RAZLEC. Le protocole de suivi hydrologique de cette station ainsi que de l'ensemble des stations R.N.O. du bassin de Marennes-Oléron est détaillé par Héral *et al.*, (1983 et 1984). Sont exploités pour la station Barat, les paramètres salinité, température, matières en suspension, chlorophylle a et phéopigments dont les protocoles d'analyse sont précisés par Héral *et al.*, (1984).

## 6.2. RESULTATS

### 6.2.1. SUIVI HYDROLOGIQUE

Les différences observées entre les 3 cycles annuels de 1984 à 1986 reposent sur les hivers de 1985 et 1986 très rigoureux avec par exemple une période de températures négatives en janvier 1985 de 13 jours consécutifs. Le printemps 1984 est plus clément et plus sec que celui de 1985 alors que l'automne de 1984 est plus pluvieux et plus frais que celui de 1985. L'automne de 1985 se caractérise aussi par un début décembre très clément pendant une dizaine de jours après l'apparition des premières gelées (Fig. 95).

## PARAMETRE METEOROLOGIQUE

RONCE-LES-BAINS

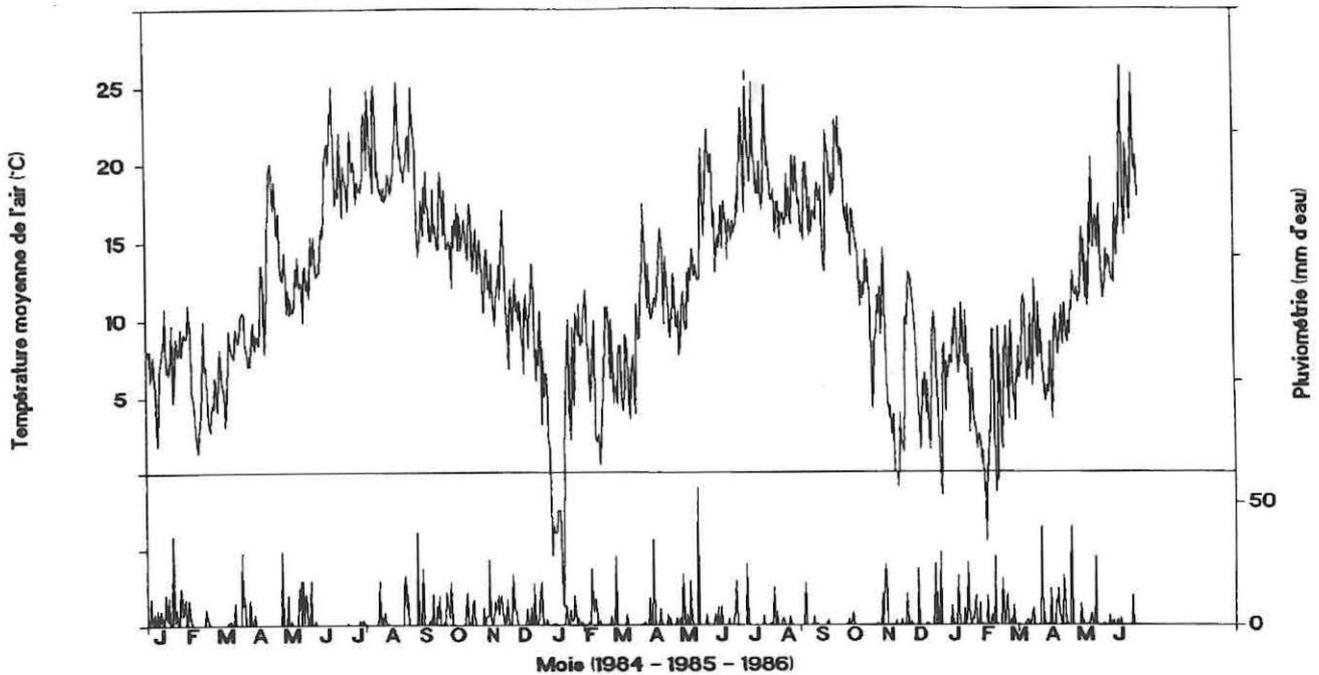


Figure 95 : Paramètres météorologiques journaliers : température moyenne (°C) et pluviométrie (mm) à la station de la Tremblade de janvier 1984 à juin 1986.

## HYDROLOGIE STATION BARAT

Mesures surface (S) et fond (F)

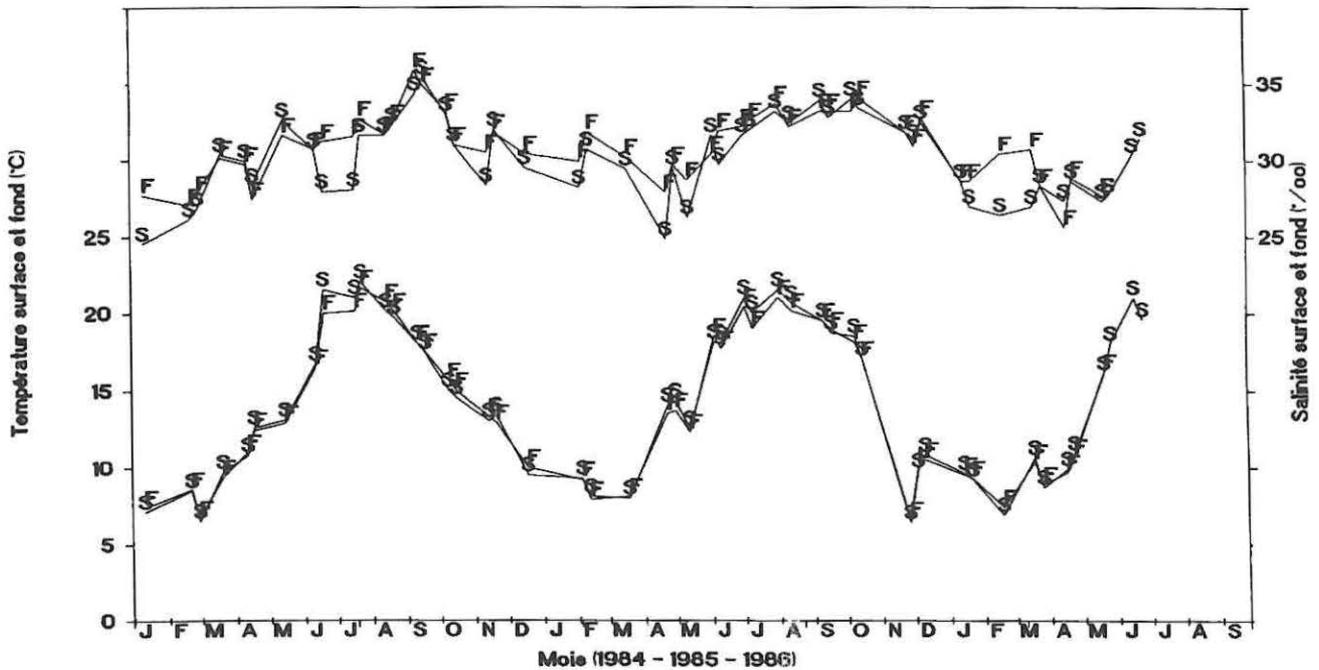


Figure 96 : Température (°C) et salinité (‰/oo) à la station Barat dans le chenal de la Seudre en surface et fond de janvier 1984 à juin 1986 (base de données RAZLEC).

## HYDROLOGIE STATION BARAT

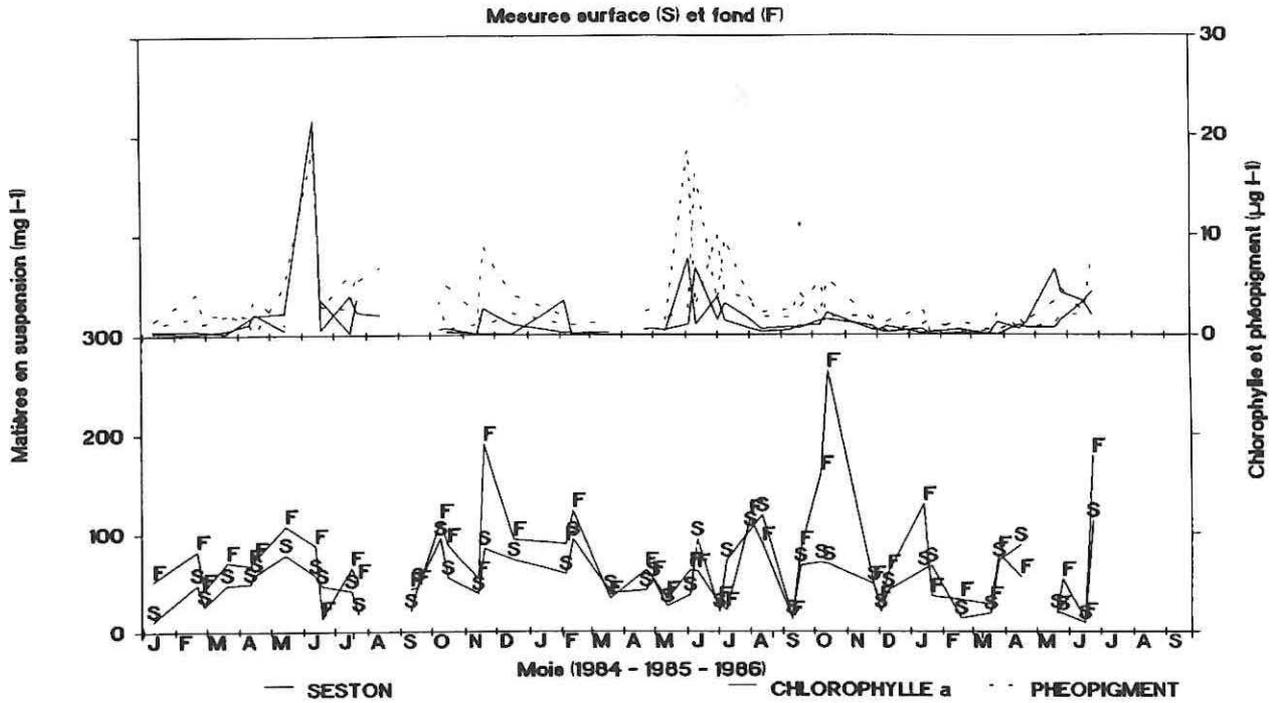


Figure 97 : Variations saisonnières des matières en suspension ( $\text{mg l}^{-1}$ ) et des teneurs en chlorophylle a et phéopigments ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) à la station Barat en surface et fond de janvier 1984 à juin 1986 (base de données RAZLEC).

## HYDROLOGIE STATION BARAT

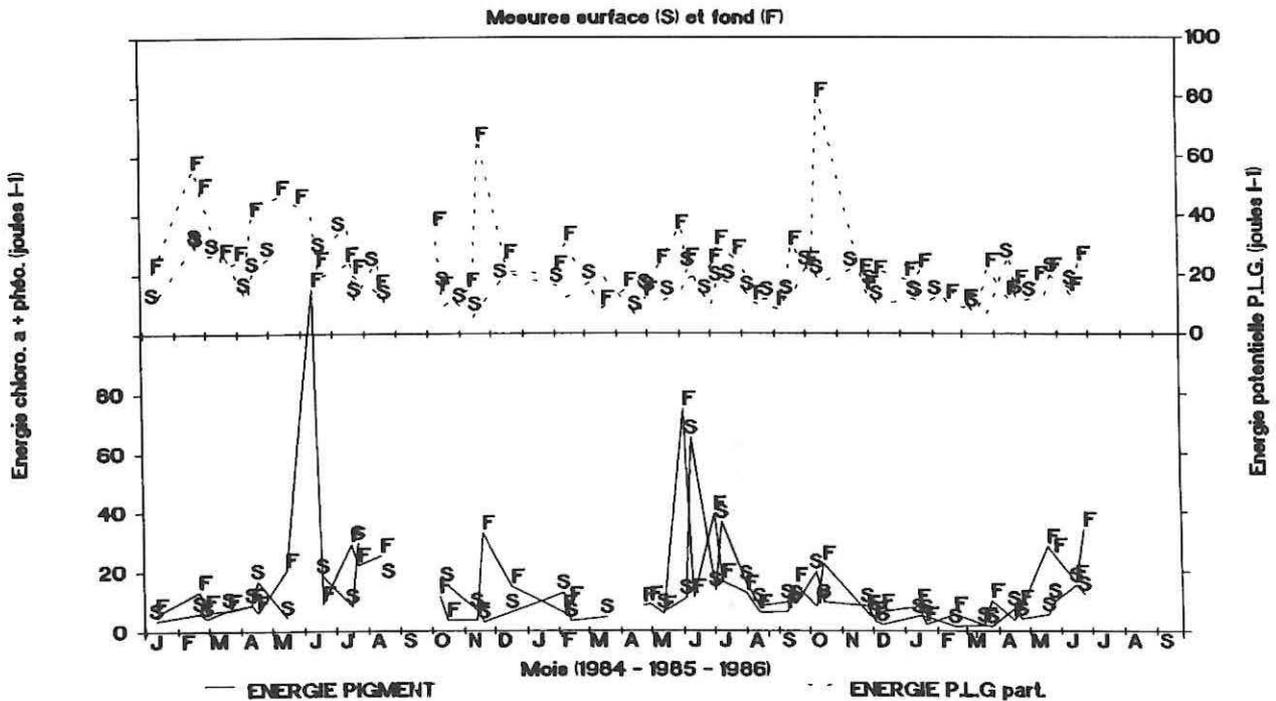


Figure 98 : Variations saisonnières de l'énergie des pigments (chlorophylle a + phéopigments) et de l'énergie potentielle particulaire (Protéines+lipides+glucides totaux) à la station Barat en surface et fond de janvier 1984 à juin 1986 (base de données RAZLEC).

## Dynamique de population

D'une manière générale, les trois années 1984, 1985 et 1986 sont des années plus "froides" en comparaison des années antérieures de 1982 et 1983 comme souligné par l'évolution des anomalies thermiques de l'air depuis 1971 pour différentes stations météorologiques depuis Bénodet jusqu'à Biarritz (Sauriau, 1991).

Les remarques précédentes faites pour caractériser les années 1984 à 1986 sur l'évolution journalière des températures aériennes et pluviométrie (Fig. 95) sont corroborées par l'évolution saisonnières des paramètres hydrologiques mesurés à la station Barat dans le prolongement du chenal de la Seudre (Fig. 96). Cette station hydrologique est située à proximité de Ronce-les-Bains :

- Les températures de l'eau varient de 6,4 à 22°C et sont homogènes de la surface au fond (5 à 8 m).

- La salinité varie dans une gamme de 24,5 à 35,9 ‰, les dessalures ou légères sursalures étant liées au régime hydrologique de la Seudre avec des apports d'eau douce hivernaux préférentiellement en surface (estuaire à coin salé).

- L'automne pluvieux de 1984 s'individualise vis-à-vis de l'automne de 1985 par une chute lente et progressive des températures aquatiques depuis août et de la salinité à partir de septembre alors qu'en 1985, la baisse des températures et des salinités n'est sensible qu'à partir d'octobre. En revanche l'hiver de 1985 (janvier à mars) se caractérise par une nette dessalure des eaux de surface de manière similaire mais plus marquée qu'en 1984.

Le cycle saisonnier phytoplanctonique est marqué par l'apparition de blooms printaniers courts en 1984 (début juin) et plus étalés sur l'été en 1985 (juin-juillet) avec un second bloom automnal plus marqué en 1985 qu'en 1984. Le cycle des matières en suspension est essentiellement marqué par l'opposition entre les vives eaux (remise en suspension) et les mortes eaux (décantation) avec bien évidemment des valeurs plus élevées au fond.

La prise en compte de l'énergie particulaire présente par unité de volume (1 litre) soit à partir des pigments totaux (chlorophylle a + phéopigments) soit au sens de Widdows *et al.*, (1979) à partir de la somme des protéines, lipides et glucides totaux particuliers montre que la quantité d'énergie potentielle particulaire varie dans une gamme de 10 à 30 J l<sup>-1</sup> avec des minima de 1-2 J l<sup>-1</sup> et maxima estivaux de 80 à 120 J l<sup>-1</sup>. En moyenne la valeur énergétique d'un mg de seston particulaire est de 0,30 ± 0,08 joules (n=85). Le cycle saisonnier du phytoplancton se retrouve dans l'expression de l'énergie particulaire des pigments alors qu'aucun cycle saisonnier net n'apparaît dans les variations de la teneur énergétique particulaire des composés biochimiques de la colonne d'eau, les variations de ces derniers étant, en fait, influencées par les remises en suspension du matériel détritique particulaire comme indiqué par Héral *et al.*, (1980) et Gouletquer (1989).

### 6.2.2. CONSTITUANTS BIOCHIMIQUES PONDERAUX

Les variations saisonnières de la biomasse de tissus secs sans cendre des 6 cohortes (cohorte 80 à cohorte 85) constituant la population de Ronce-les-Bains au niveau de la mi-marée montrent les points suivants :

- Les 3 cohortes 82, 83 et 84 dominent la population. L'analyse des variations saisonnières des principaux constituants biochimiques sera centrée sur ces 3 cohortes.

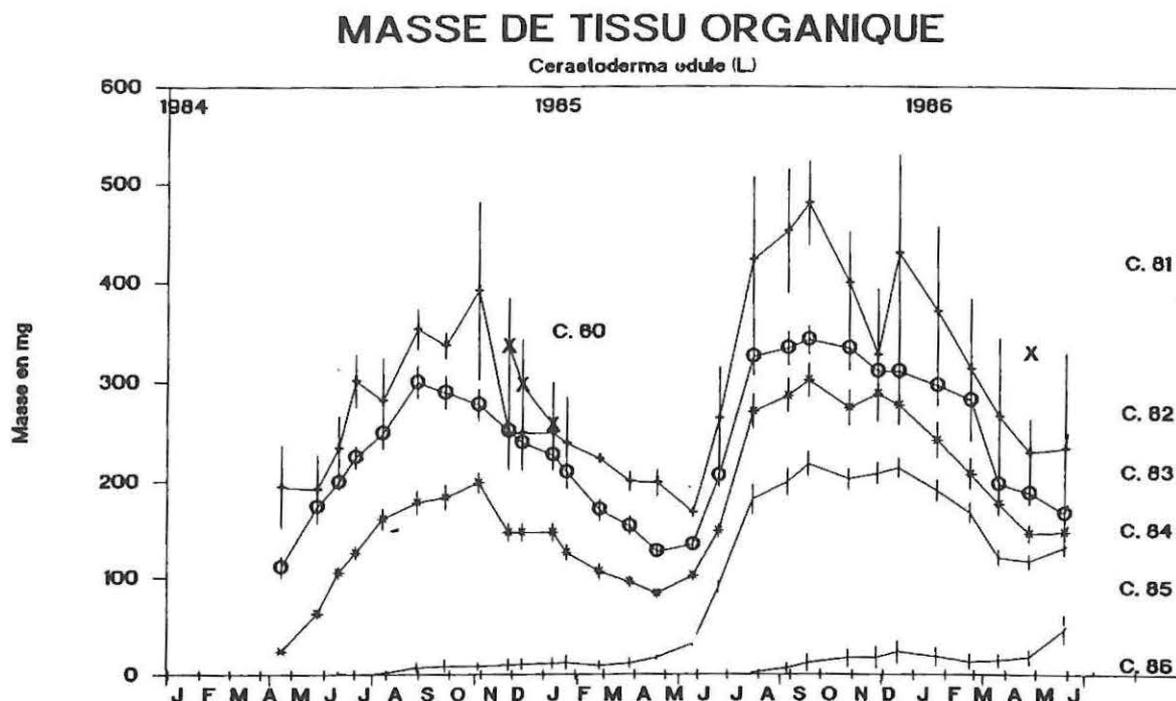
- Le cycle saisonnier des tissus secs sans cendre est très marqué avec entre la fin de l'hiver (avril) et la fin de l'été (septembre) un doublement ou triplement (cohortes 82 et 83) voire un quadruplement (cohorte 84) de la biomasse organique individuelle. Au cours de chaque période automnale-hivernale, l'amaigrissement est très marqué. Il atteint par exemple entre septembre 1985 et avril-mai 1986, 52% de la masse des tissus pour les cohortes 82 et 83, et 45% chez la cohorte 84.

- Une nette différence apparaît entre les printemps de 1984 et de 1985 d'après des comparaisons de biomasse individuelle effectuées pour un âge identique (exemple cohorte 83 en 1983 et cohorte 84 en 1985). La reprise de croissance printanière de 1985, après l'hiver rigoureux de 1984-1985, est décalée d'un mois (mai-juin) par rapport au printemps 1984 pour lequel la reprise de croissance est sensible dès avril-mai. De plus en 1985, la reprise de croissance est beaucoup plus rapide et moins étalée sur l'été-automne qu'en 1984.

- Durant l'automne 1984, il apparaît pour l'ensemble des cohortes un net amaigrissement discernable dès août (cohorte 82) ou dès octobre alors qu'en 1985, cet amaigrissement n'est nettement marqué qu'à partir des mois de novembre-décembre.

## Dynamique de population

L'ensemble de ces différences, en particulier au printemps et en automne-hiver de 1984 et 1985, observées sur la biomasse de tissus secs sans cendre reflètent les différences observées par le suivi hydrologique (température, chlorophylle a, énergie particulaire...).



**Figure 99 : Variations saisonnières de la biomasse individuelle (tissus secs sans cendre) de 6 cohortes de la population de *Cerastoderma edule* de Ronce-les-Bains (niveau mi-marée) pendant la période avril 1984 à mai 1986.**

Les variations saisonnières des constituants protéiques suivent étroitement celles adoptées par la biomasse des tissus secs sans cendre des trois cohortes 84, 83 et 82 (Fig. 100). Une forte croissance printanière suivie, par exemple en 1985, d'un fléchissement estival pour les cohortes 82 et 83 alors que la croissance des constituants protéiques continue jusqu'en début d'hiver 1985-1986 pour la cohorte 84 (âgée de plus d'un an). La période hivernale se caractérise par une très nette déplétion des composés protéiques, semble-t-il croissante avec l'âge des individus : entre février-mars 86 et mai 1986, il y a une perte d'environ 20, 35 et 40% respectivement pour les cohortes 84, 83 et 82. Il n'apparaît pas de différence significative entre les mâles et les femelles.

Les protéines dosées par la méthode de Lowry (1951) ne représentent que de 30 à 40% de la masse des tissus secs sans cendre mais ce pourcentage est biaisé car Héral & Deslous-Paoli (1983) précisent que ce dosage ne tient pas compte des protéines de structure.

Les variations saisonnières des constituants lipidiques sont marquées par le double phénomène de croissance et de reproduction. Se succèdent alors des phases de réplétion et déplétion des composés lipidiques sans qu'une différence nette n'apparaisse entre les deux sexes (Fig. 100) :

- La croissance printanière-estivale sensible dès avril-mai en 1984 et seulement en mai-juin 1985 provoque une augmentation des lipides chez toutes les classes d'âge.

- En revanche, les phénomènes de vidanges gonadiques comme attestés par les variations des stades de maturité ne sont bien marqués par une brusque déplétion conjointe des composés lipidiques et protéiques qu'au printemps 1984 pour les adultes des cohortes 82 et 83 et en automne 1985 pour l'ensemble des 3 cohortes alors que les pontes du printemps 1985 sont totalement masquées et ne se traduisent ni par une augmentation de la variabilité inter-individuelle des composés ni par une déplétion de la valeur moyenne du composé. Comme indiqué à propos de l'indice de condition, les phénomènes de vidanges gonadiques sont non seulement synchrones avec les processus de croissance somatique mais ces derniers ont de plus, pendant cette période, un taux métabolique beaucoup plus élevé. Il est aussi évident que le pas de temps de l'échantillonnage d'un mois est beaucoup trop lâche en regard de la fugacité des phénomènes de pontes dans une période de mai à juillet 1985 pendant laquelle la croissance somatique fut très rapide.

# Dynamique de population

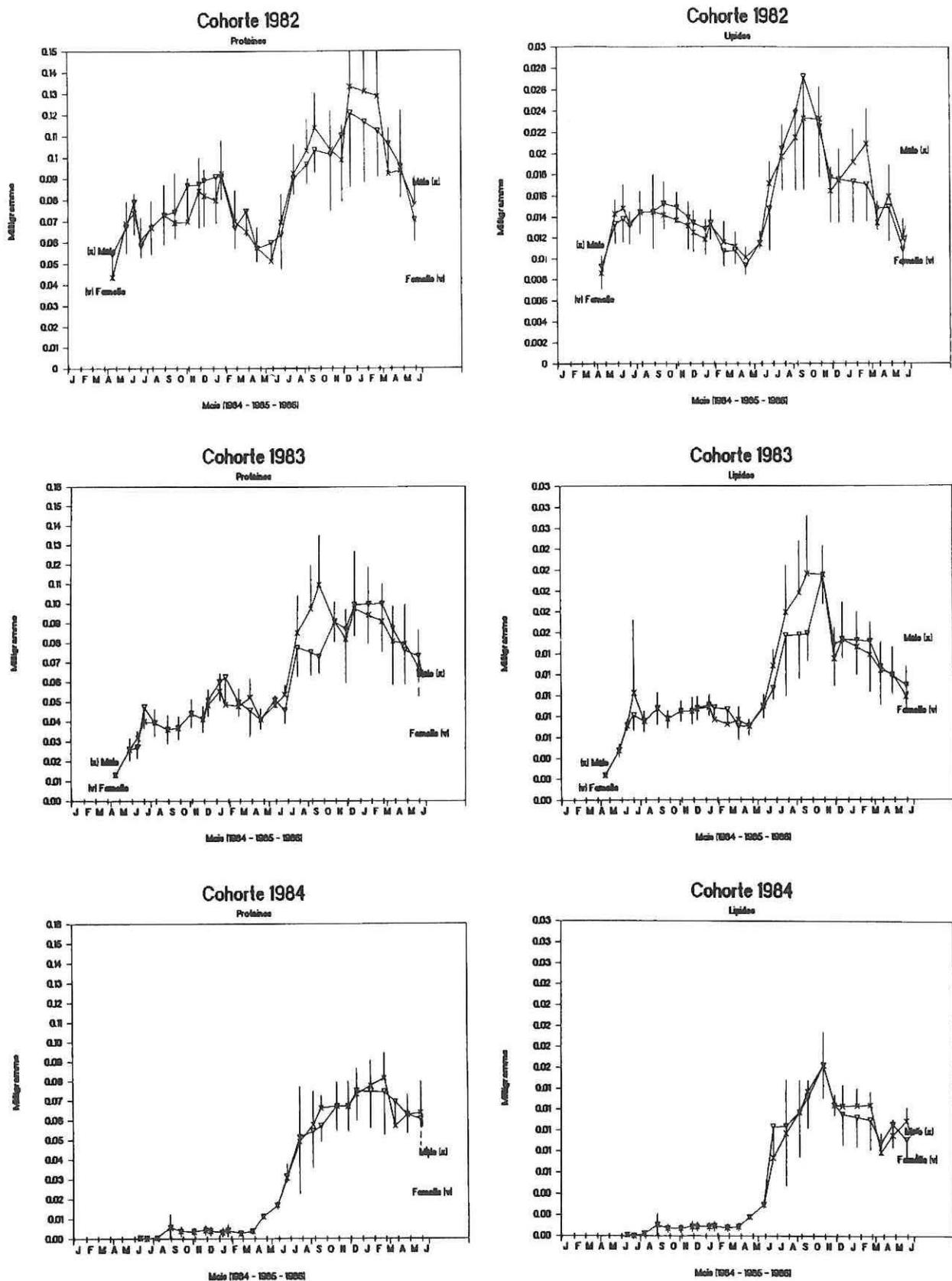
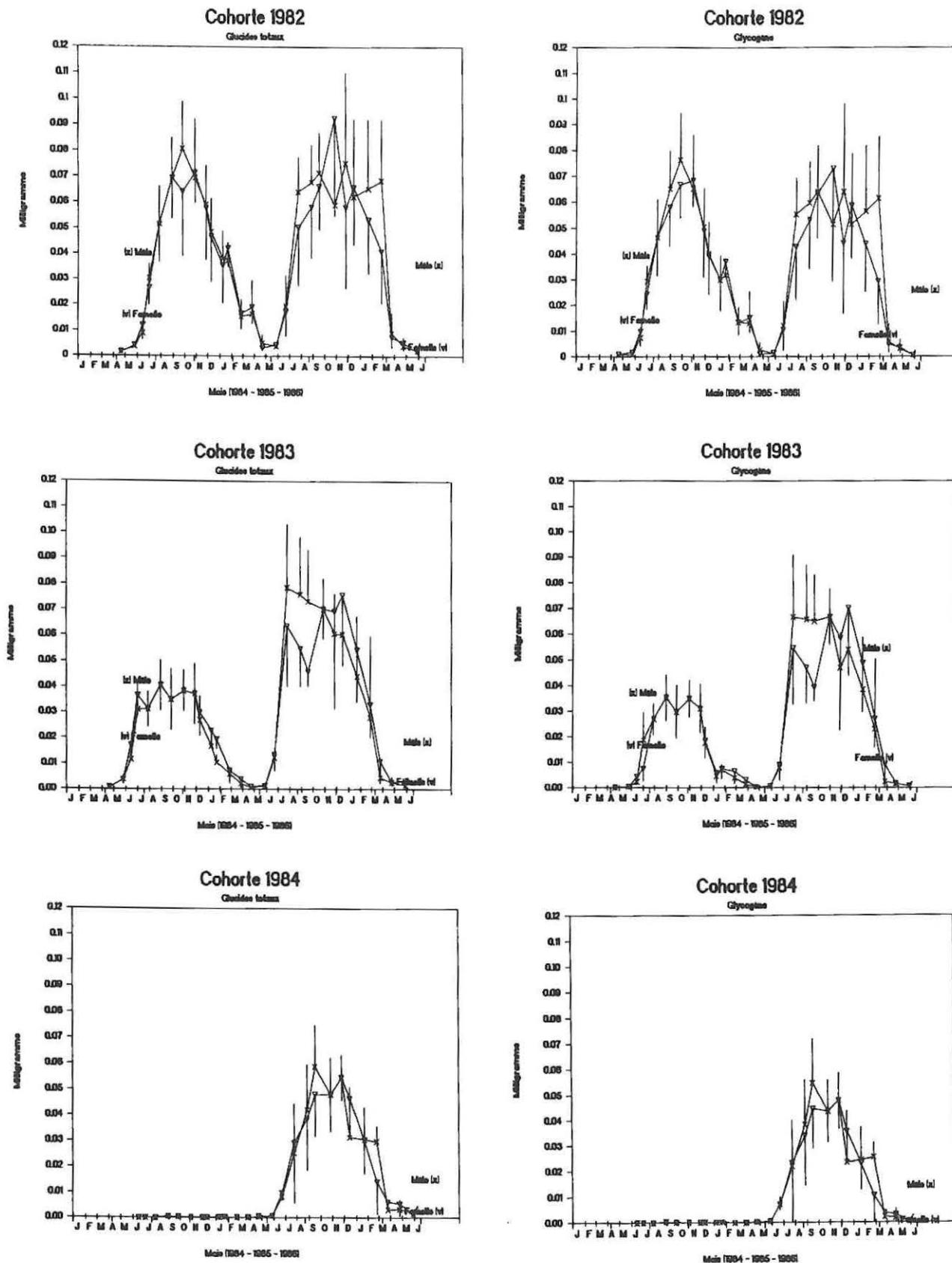


Figure 100 : Variations saisonnières des constituants protéiques (colonne 1) et lipidiques (colonne 2) d'individus mâles et femelles des cohortes 82, 83 et 84. Barres verticales (demi intervalle de confiance).

## Dynamique de population



**Figure 101 : Variations saisonnières des constituants glucidiques totaux (colonne 1) et glycogène (colonne 2) d'individus mâles et femelles des cohortes 82, 83 et 84. Barres verticales (demi intervalle de confiance).**

# Dynamique de population

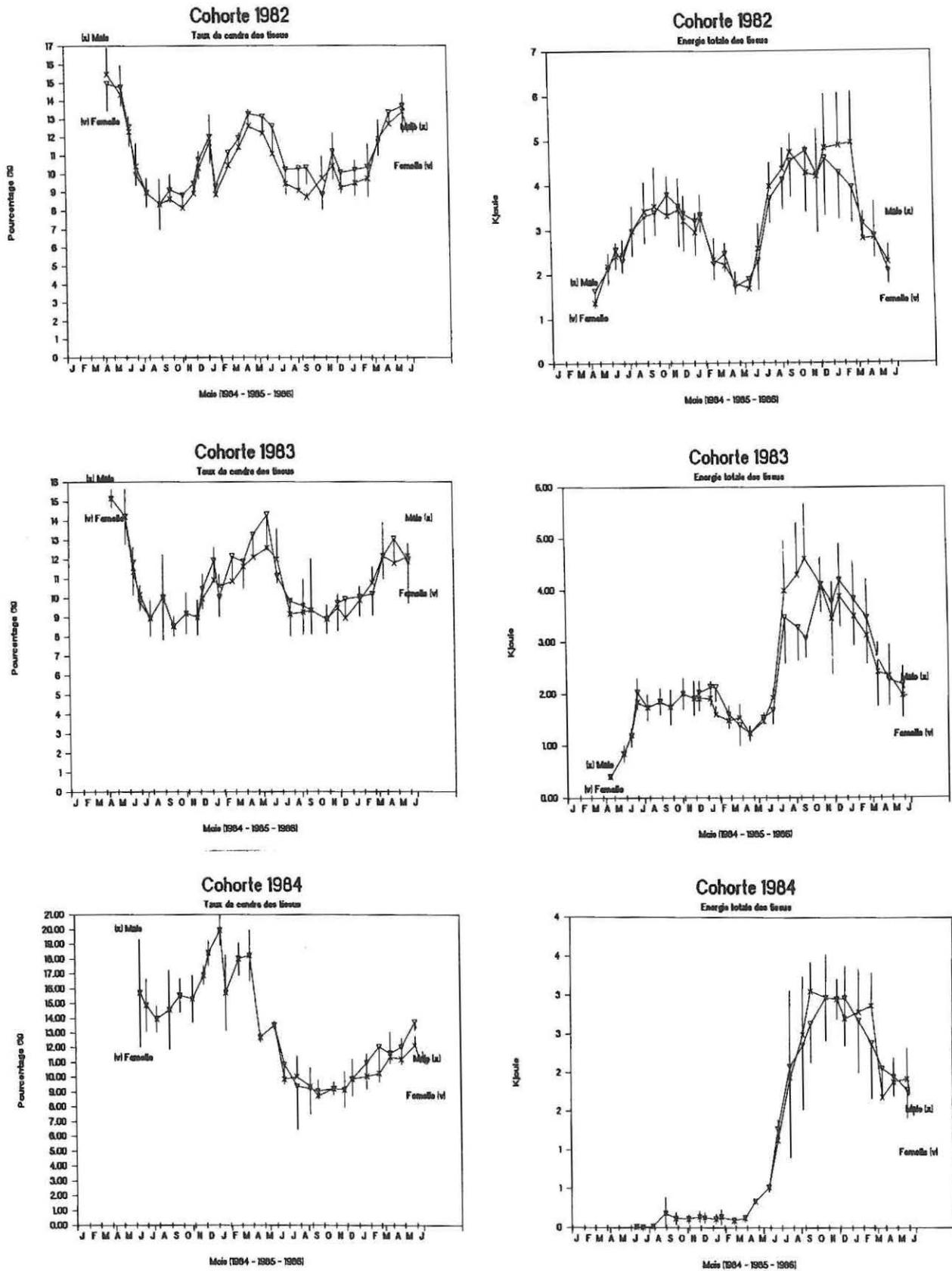


Figure 102 : Variations saisonnières du taux de cendre des tissus secs (colonne 1) et du contenu énergétique total des constituants biochimiques (colonne 2) d'individus mâles et femelles des cohortes 82, 83 et 84. Barres verticales (demi intervalle de confiance).

## Dynamique de population

Les variations saisonnières des glucides totaux sont les plus marquées avec un accroissement printanier suivi par une déplétion quasi complète en hiver pour toutes les cohortes : un niveau nul des réserves carbohydatées est observé pour la cohorte 84 lors de son premier hiver (juvéniles de moins d'un an) alors que pour les adultes les réserves carbohydatées ne sont pas totalement utilisées mais sont au niveau le plus bas en avril-mai juste avant les premiers blooms phytoplanctoniques. Cette période de début de printemps (avril-mai) s'accompagne aussi d'une légère diminution des composés lipidiques qui s'accroît avec l'âge des individus. Une diminution concomitante des protéines peut apparaître comme en mai 1986 précédant de peu les premiers blooms phytoplanctoniques (Fig. 97) pendant la période printanière d'augmentation des températures (Fig. 96). Les variations saisonnières du glycogène reflètent exactement celles des glucides totaux puisque celui-ci en représente de 80 à 90% et est la principale substance de réserve chez les Mollusques (Gabbott, 1975).

L'ensemble de ces quatre constituants avec les protéines mobilisables, lipides, glucides totaux (glycogène et sucres libres) ne représente que de 55 à 80% de la masse des tissus secs, les cendres en représentant de 9 à 20%. Héral & Deslous-Paoli (1983) indiquent après estimation comparative de la valeur énergétique de la chair de *Crassostrea gigas* par mesures microcalorimétriques (Phillipson, 1964) et par dosages biochimiques (voir partie méthodologique) que ces derniers sous-estiment la valeur énergétique, la somme des composés biochimiques obtenus par ces dosages ne représentant en moyenne que 70% des tissus organiques sans cendre. Ceci provient de l'utilisation de la méthode de Lowry (1951) pour doser les protéines. En revanche, l'utilisation de la méthode du microkjeldhal pour le dosage de l'azote avec un coefficient de conversion de  $6,25 \times 4,184$  j (Beukema & De Bruin, 1979) permettrait, même s'il existe des biais dus à la mesure d'azote non protéique, d'obtenir des dosages plus complets. En effet, l'exploitation des résultats de Pereira *et al.* (1984) qui ont utilisé ces deux méthodes (Lowry et microkjeldhal) indique une relation significative entre le % d'azote dosé et le % de protéines dosées. Soit  $\% \text{azote} = a \times \% \text{protéine} + b$  avec  $a = 0,63 \pm 0,16$ ;  $b = 38,20 \pm 5,70$ ;  $n = 35$ ,  $R^2 = 0,40$  et  $\% \text{azote} \hat{Y} [56\%, 71\%]$ .

L'évolution saisonnière de la quantité de cendres dans la chair est liée comme montré chez *Crassostrea gigas* par Deslous-Paoli & Héral (1982) ou Ivell (1981) chez *Cerastoderma edule* aux processus de vidange gonadique : les diminutions brutales du taux de cendres (2 à 4%) sont principalement notées en mai-juin de chaque année mais sont plus fugaces en périodes automnales et hivernales (Fig. 102). La brusque diminution du taux de cendres de la cohorte 84 n'est en revanche pas synchronisée avec une ponte comme précédemment illustré par les variations des stades de maturité.

Le contenu énergétique total, calculé sur les coefficients de Brody (1945) pour les protéines-glucides et sur le coefficient de Deslous-Paoli *et al.* (1988) pour les lipides suit une évolution saisonnière marquée par une accumulation d'énergie pendant la période printanière-estivale (avril à août) qui se prolonge sur l'automne : cependant l'énergie accumulée d'août à novembre ne représente environ que 20 à 25% de l'énergie accumulée pendant toute la période de croissance (il n'y a pas de différence significative entre les cohortes) sachant de plus qu'une partie de cette énergie est cédée sous forme de gamètes lors des pontes estivales et automnales. Le niveau énergétique de 3 KJ est atteint dès la première année pour plafonner à 5 KJ pour des individus de 3 ans (Fig. 102).

L'amaigrissement hivernal se traduit de février à mai par des minima de valeur énergétique entre 1 et 2 KJ pour les adultes et inférieurs à 0,5 KJ pour les juvéniles.

### 6.2.3. CONSTITUANTS BIOCHIMIQUES RELATIFS

La valeur énergétique par unité de biomasse des composés biochimiques (énergie des protéines, lipides, glucides par rapport à la somme pondérale de ces trois constituants) varie de 21 à 27 KJ g<sup>-1</sup> (Fig. 103). Cette valeur semble être dans le même ordre de grandeur que les valeurs énergétiques des tissus secs sans cendre déterminées par mesures microcalorimétriques et citées par Héral & Deslous-Paoli (1983) soit de 20 à 25 KJ g<sup>-1</sup> pour différents bivalves bien qu'elle ne tienne pas compte de la totalité des protéines de structure. Ivell (1981) obtient chez *Cerastoderma edule* une valeur énergétique par unité de biomasse de tissus secs de 17 à 19 KJ g<sup>-1</sup> sans qu'il n'apparaisse de variation saisonnière marquée.

Au contraire, pour l'ensemble des trois cohortes 82, 83 et 84 de *Cerastoderma edule* de Ronces-Bains, les variations saisonnières sont très nettes et montrent que :

- Les maxima saisonniers pour les individus adultes correspondent aux périodes de réplétion maximale des gonades (mai-juin). La chute brutale de la valeur énergétique moyenne correspond alors

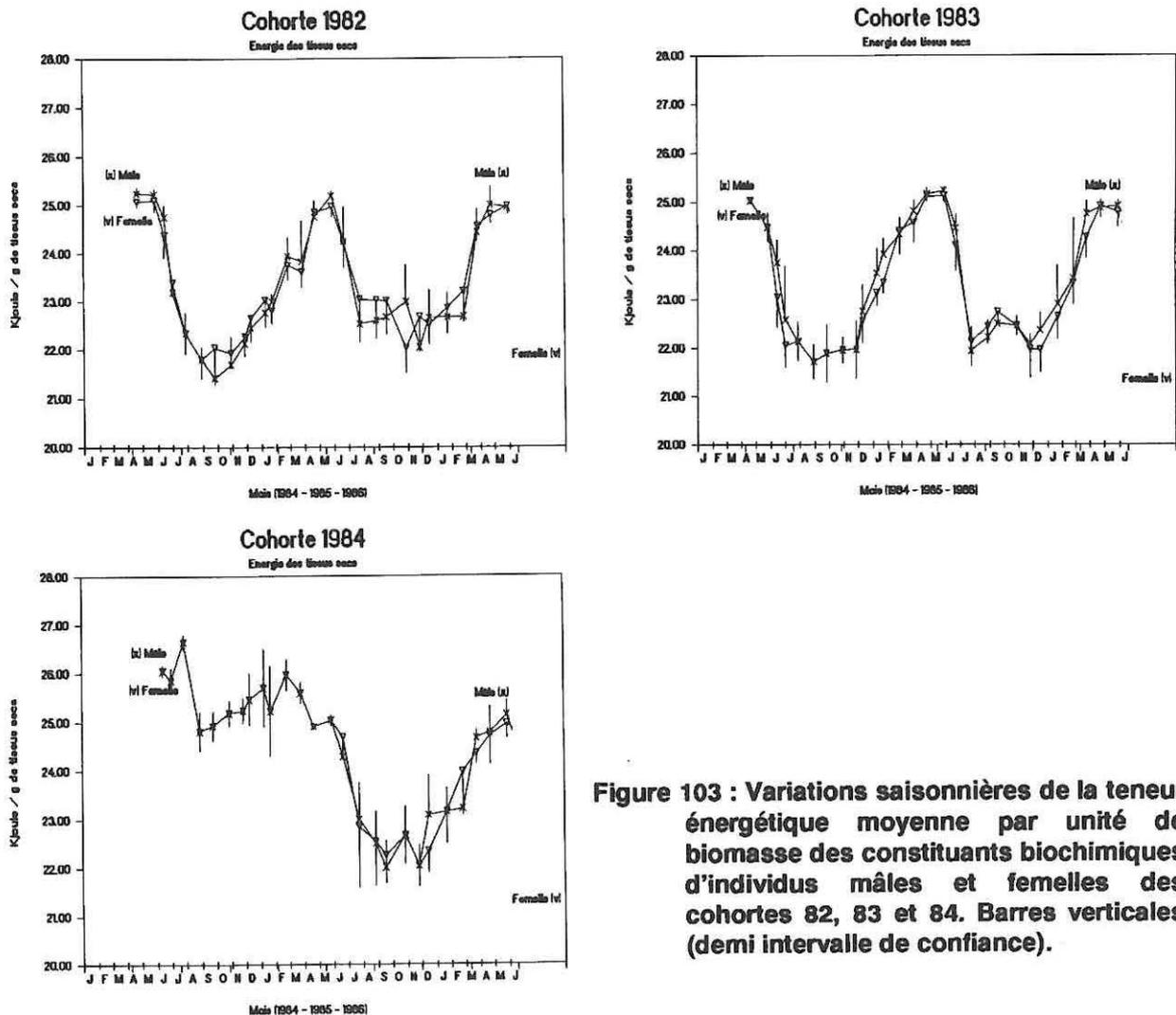
## Dynamique de population

aux vidanges gonadiques (perte de lipides et de protéines) relayées ensuite par l'augmentation des glucides.

- Les minima saisonniers sont associés à une période de réplétion maximale des réserves carbohydratées qui sont beaucoup moins énergétiques ( $17,15 \text{ KJ g}^{-1}$ ).

- Une nette différence inter-annuelle apparaît encore entre les automnes 1984 et 1985 indiquant pour ce dernier la présence d'un cycle gamétogénétique qui se poursuit tardivement, ce qui était attendu au vu des variations saisonnières des stades de maturité sexuelle.

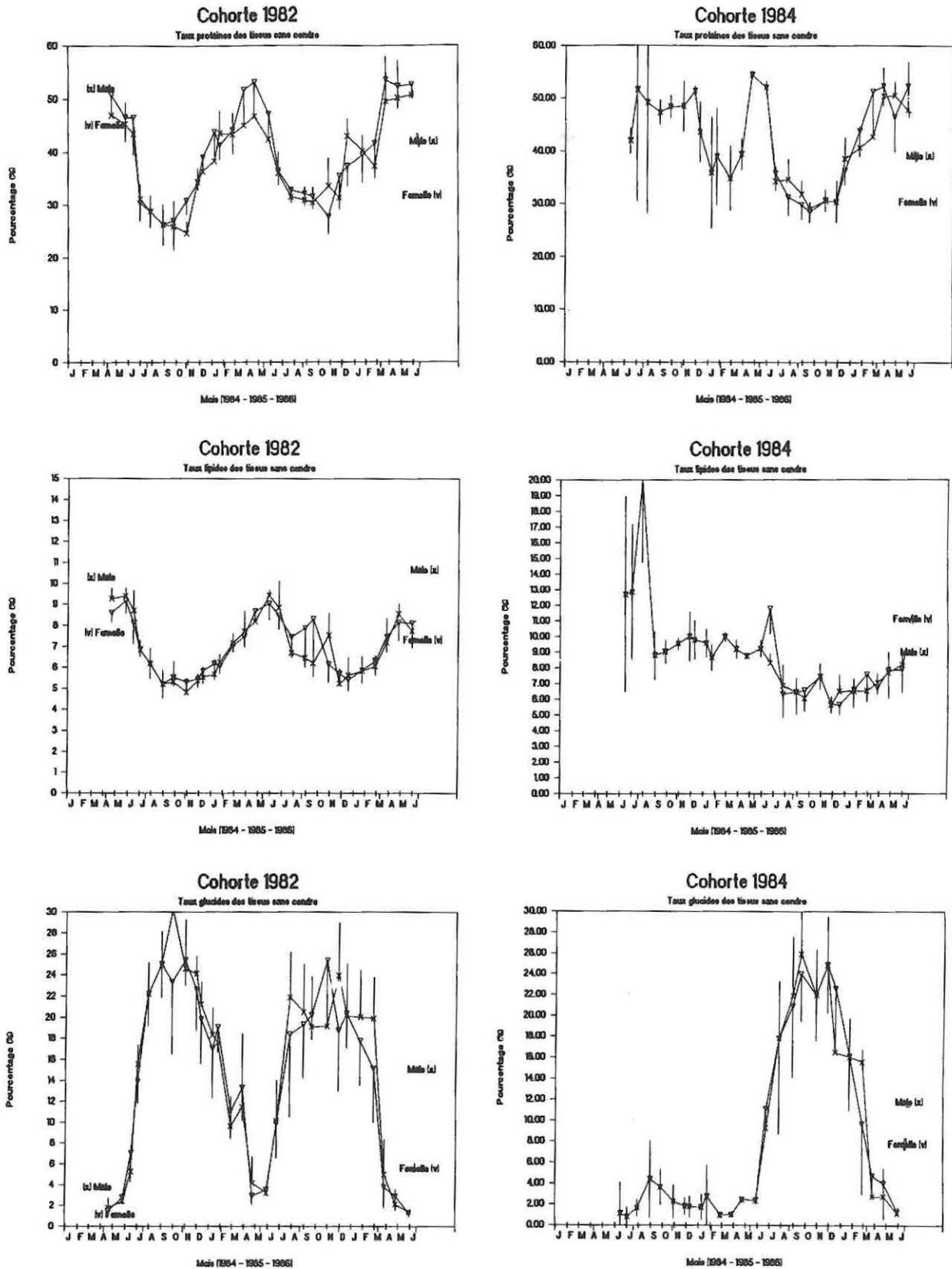
- Une nette différence inter-cohortes apparaît au cours de l'été-automne de 1984 entre la cohorte 84 (juvéniles) et les cohortes adultes 82 et 83. Elle met en évidence que chez les juvéniles de l'année, qui acquerront au cours du printemps suivant leur complète maturité sexuelle, l'essentiel de la biomasse est constitué de protéines et lipides. Il y a très peu de constituants glucidiques chez la juvénile de la cohorte 84, soit 2 à 4% de la biomasse organique (Fig. 104) alors que chez les adultes, comme indiqué pour la cohorte 83, ces réserves représentent en automne de 20 à 30% de la biomasse organique individuelle.



**Figure 103 : Variations saisonnières de la teneur énergétique moyenne par unité de biomasse des constituants biochimiques d'individus mâles et femelles des cohortes 82, 83 et 84. Barres verticales (demi intervalle de confiance).**

Du fait de son ampleur, le cycle saisonnier des glucides totaux et donc du glycogène imprime aux autres composés biochimiques des variations saisonnières relatives très marquées (Fig. 104). L'exemple de la cohorte 83 adulte montre que corrélativement aux diminutions des composés carbohydratés, les proportions relatives des protides et lipides augmentent. Inversement la période de ponte printanière (mai-juin) se traduit par une brusque diminution des composés protéiques et lipidiques qui est synchrone avec l'augmentation relative des carbohydrates mais celle-ci est ensuite beaucoup plus accentuée pendant les mois d'été-automne (juillet à septembre).

## Dynamique de population

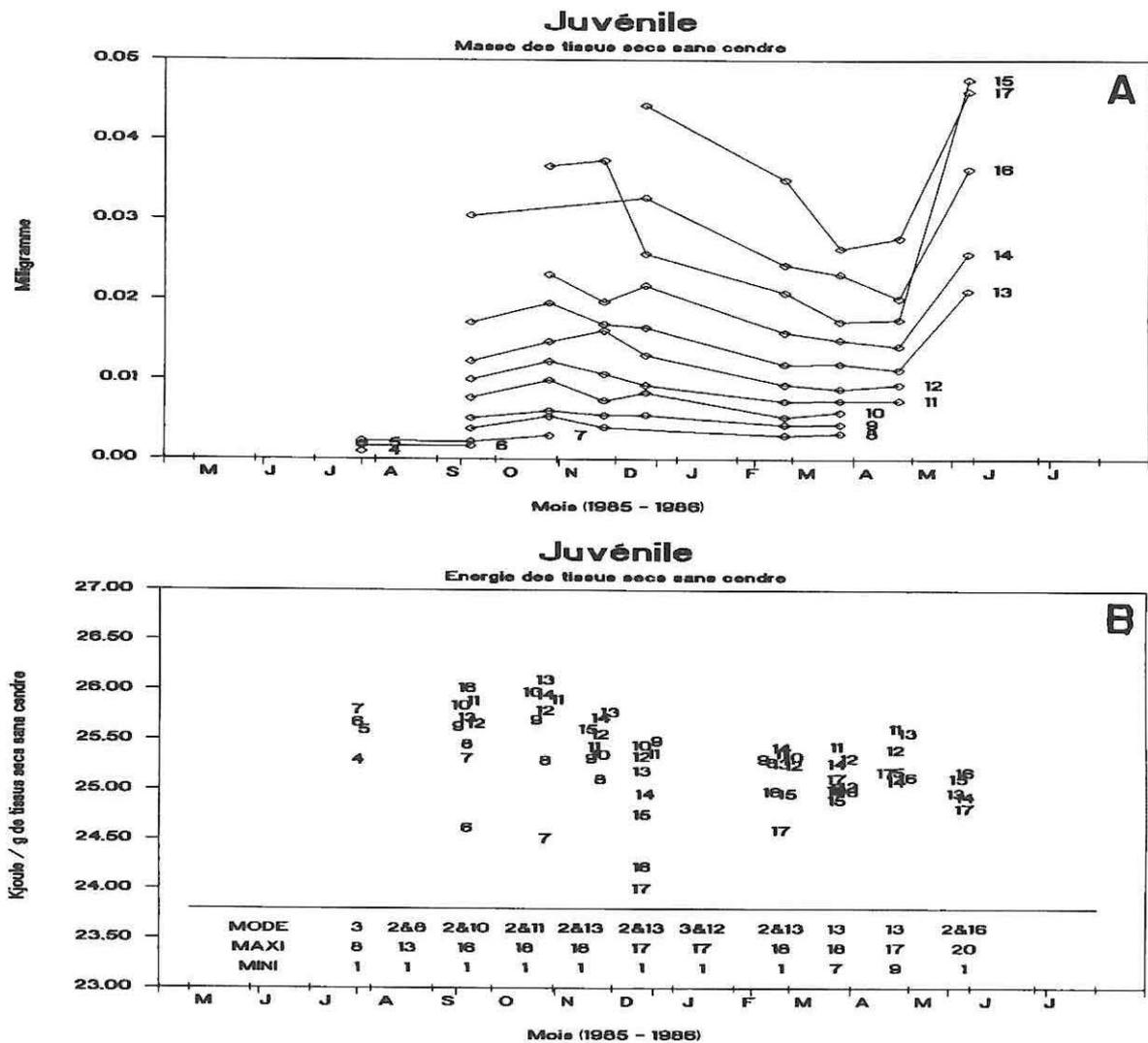


**Figure 104 : Variations saisonnières des proportions relatives des protéines, lipides et glucides d'individus mâles et femelles pour la cohorte 83 (colonne 1) et la cohorte 84 (colonne 2) d'individus mâles et femelles. Barres verticales (demi intervalle de confiance).**

## Dynamique de population

Les variations saisonnières opposées entre les composés lipidiques et glucidiques chez les cohortes adultes de *Cerastoderma edule* (Fig. 104) illustrent comme exposé par Gabbott (1976) chez les mollusques le fait que les composés carbohydatés sont utilisés au cours de la gamétogenèse pour la synthèse des composés lipidiques : cette relation est particulièrement nette pour la gamétogenèse hivernale.

Chez le juvénile (cohorte 84, Fig. 104) qui constitue le recrutement (taille supérieure à 1 mm) une plus forte proportion des composés lipidiques (13 à 20%) apparaît mais cette différence s'estompe au cours des premiers mois de croissance avec l'acquisition d'une taille voisine de 10 mm. De la même façon, l'évolution saisonnière des composés protéiques et glucidiques chez le juvénile ne se calque sur celle de l'adulte que passé le premier printemps pour une taille supérieure à 12-15 mm (Fig. 104 et courbes de croissance sur la strate 2 dont est issu l'échantillon biochimique) et donc l'acquisition de la première maturité sexuelle.



**Figure 105 : Variations saisonnières de la masse (mg) des tissus secs sans cendre (A) et de la teneur énergétique par unité de biomasse ( $\text{Kj g}^{-1}$ ) des constituants biochimiques (B) pour des juvéniles issus du recrutement du printemps-été 1985. Les variations saisonnières de la structure démographique sont indiquées par les tailles minimales, maximales observées et par les modes des histogrammes de taille.**

L'illustration de l'évolution saisonnière de la biomasse et de la teneur énergétique par unité de biomasse chez les juvéniles de la cohorte 85, calculées pour des tailles fixes par classes de millimètre (Fig. 105) montre que :

- Le contenu énergétique par unité de biomasse sans cendre fluctue entre 24 et  $26 \text{ Kj g}^{-1}$ .

# Dynamique de population

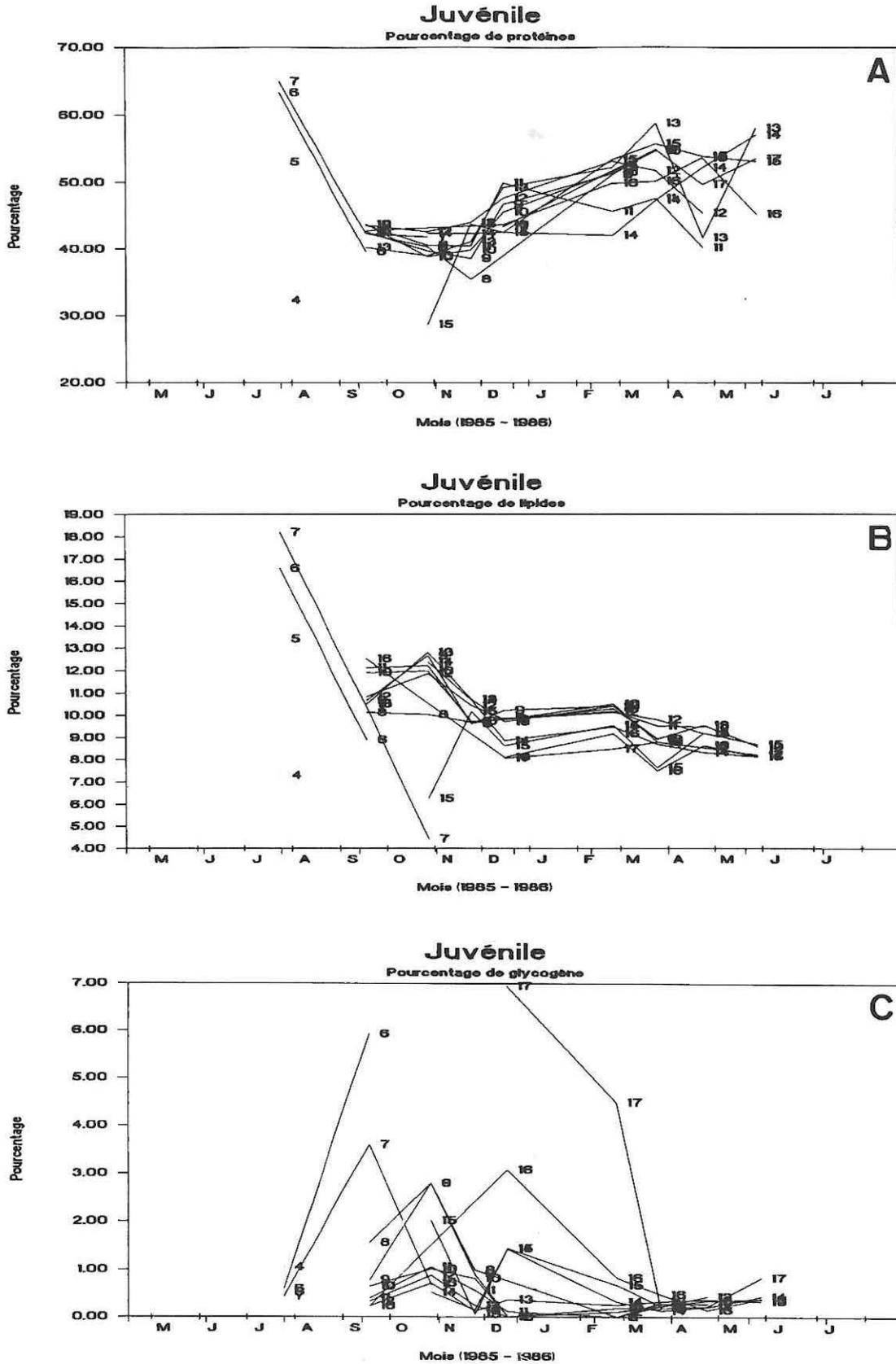


Figure 106 : Variations saisonnières des taux de protéines (A), lipides (B) et glycogène (C) pour des juvéniles issus du recrutement du printemps-été 1985 (cohorte 85) au cours de l'automne et hivers 1985-1986.

## Dynamique de population

- La diminution de la valeur énergétique par unité de biomasse en fin d'automne-début d'hiver est synchrone avec l'amaigrissement des individus juvéniles (Fig. 106). En tenant compte de l'ordre des classes de taille, l'inversion marquée de cet ordre à partir de décembre 1985 et qui se poursuit jusqu'en mai 1986 est concordante avec les observations effectuées sur un échantillon indépendant de juvéniles à propos de l'acquisition de la première maturité sexuelle (Tab. 20) : les juvéniles de taille supérieure à 11 mm commencent dès novembre 1985 à présenter une gonade discernable avec des stades de développement (stade B). Corrélativement l'ordre des tailles se traduit par un niveau croissant des réserves glucidiques, donc une valeur énergétique plus faible, avec des pourcentages de glucides de 3 à 6% respectivement pour 9 à 17 mm (Fig. 106). Au cours de l'hiver, ces réserves glucidiques sont utilisées préférentiellement pour la gamétogenèse chez les individus de plus de 15 mm. Chez les individus plus petits, ces réserves glucidiques sont totalement épuisées au cours de l'hiver (Fig. 106).

Un second élément apparaît relativement à la structure démographique de l'échantillon. Autant d'août à mars, la structure démographique est bimodale (un recrutement estival principal et un recrutement automnal secondaire) autant à partir de fin mars 1985, une brusque modification s'effectue et la structure devient unimodale (mode 13, minimum 7 et maximum 18 mm). Le processus de mortalité hivernale, après 3 mois de faible apport trophique avec une énergie dans la colonne d'eau voisine de  $15 \text{ j l}^{-1}$  (Fig. 98) touche dans sa totalité le recrutement automnal (tous les juvéniles d'une taille inférieure à 11 mm) et partiellement le recrutement estival. Malgré l'absence de mesure de la composition biochimique de ces individus recrutés en automne, il semble cohérent d'associer l'épuisement des réserves énergétiques glucidiques, puis l'utilisation des protéines comme substrat énergétique en fin d'hiver aux processus de mortalité différentiels qui affectent ces juvéniles en état de jeûne physiologique (faible niveau des taux glucidiques et forts niveaux des taux de cendres). Une nette différence apparaît entre les hivers 1984-85 et 1985-86 pour les taux de mortalités des juvéniles recrutés en été. Le taux de mortalité naturelle est beaucoup plus élevé en mars-avril 1985 (Fig. 93) corrélativement à l'épuisement des réserves glucidiques et une chute de plus de 15% des teneurs en protéines en fin d'hiver (cohorte 84, Fig. 103) alors qu'au cours de l'hiver 1985-1986, la mortalité de la cohorte 85 recrutée en été est plus faible (Fig. 94) corrélativement à une moindre utilisation des composés protéiques suite à l'épuisement des composés glucidiques (Fig. 106).

### 6.3. DISCUSSION

Les pourcentages moyens des composés biochimiques de *Cerastoderma edule* de la population intertidale de Ronces-les-bains sont globalement similaires (Tab. 29) à ceux observés pour des populations situées au Danemark (Ivell, 1981), en Angleterre (Newell & Bayne, 1980) ou en Espagne, côte basque (Navarro *et al.*, 1989) ou Galice (Pereira *et al.*, 1984).

**Tableau 29 : Composition biochimique moyenne en pourcentage des tissus sans cendre sauf pour les analyses de Newell & Bayne (1980) de diverses populations de *Cerastoderma edule*. Dosage des protéines selon Lowry sauf indication de la méthode microkjeldhal (K). Les données de Navarro *et al.* (1989) sont corrigées et ramenées à une base de 100%.**

Age	Protéine	Lipide	Glucide	Glycogène	Cendre	Source
juvénile	35-41	5-20	-	4-26	11-18	Ivell (1981), subtidal
adulte	32-41	5-14	-	15-28	9-13	" "
adulte	-	-	-	10-20	-	Newell & Bayne (1980), intertidal
adulte	45-60	6-10	6-15	-	15-28	Navarro <i>et al.</i> (1989), intertidal
adulte	36-55	14-27	5-30	-	10-17	Perreira <i>et al.</i> (1984), intertidal
adulte	56-74 (K)					" "
juvénile	28-55	6-20	1-8	1-2	9-20	Présente étude, intertidal
adulte	25-54	5-10	2-30	1-28	8-15	" "

Une différence nette peut être notée concernant le pourcentage de glycogène des tissus :

- Chez les adultes de *Cerastoderma edule*, l'évidence d'un cycle saisonnier opposé entre les réserves glucidiques et les constituants lipidiques met en évidence que durant la période hivernale de gamétogenèse et de faibles apports trophiques, les réserves glucidiques sont avant tout utilisées pour la formation des gamètes selon le cycle décrit par Gabbott (1975) et quantifié par Bayne (1975) chez

## Dynamique de population

*Mytilus edulis* placée en condition de stress physiologique hivernal. De plus dans une période hivernale de faibles apports trophiques et de faible activité métabolique liée avec la température (Bayne & Newell, 1983), l'amaigrissement des tissus se caractérise par une utilisation intense des glucides et en particulier du glycogène, principale substance de réserves chez les Mollusques (Gabbott, 1975).

- Contrairement aux autres populations de *Cerastoderma edule* (Tab. 29), les réserves glucidiques de la population de Ronce-les-Bains atteignent en hiver un niveau très faible voire presque nul comme chez les juvéniles de la cohorte 84 pour la période janvier-avril 1985 (Figs. 101 et 104) mais en proportion les adultes disposent encore de réserves de glycogène plus élevées (Fig. 104). Ivell (1981) note pour une population subtidale de *Cerastoderma edule* du Limfjord la bonne concordance entre la période de déplétion maximale des réserves de glycogène (niveau de 4% des tissus secs sans cendre) et la période de mortalité naturelle maximale des juvéniles. Une telle concordance ressort aussi pour les juvéniles de la population de Ronce-les-Bains avec par exemple pour la cohorte 84 des taux élevés de mortalité naturelle (Fig. 93) corrélativement à des valeurs de composés glucidiques hivernaux inférieurs à 2% (Fig. 104) et des taux de cendres maximaux (>18%). Ceci traduit un état de jeûne physiologique poussé induisant lors de la reprise des températures d'avril 1985, première période >10°C (Fig. 95) et en l'absence de nourriture phytoplanctonique qui n'apparaît que fin mai 1985 (Fig. 97) une forte augmentation des taux de mortalité (Fig. 93) corrélativement à une augmentation de la demande énergétique du métabolisme.

Une telle concordance entre ces processus hydrologiques, énergétiques et morbides est aussi notée par Gouletquer (1989 a) chez *Ruditapes philippinarum* cultivée dans le bassin de Marennes-Oléron ou par Bodoy *et al.*, (1988) pour *Crassostrea gigas* cultivée sur le banc de Ronce-les-Bains avec une recrudescence des mortalités hors épizootie de ces espèces en fin de période hivernale, précédant la reprise de croissance tissulaire printanière et juxtaposée chez *Ruditapes philippinarum* avec la reprise de l'activité génitale (Gouletquer, 1989 a).

Cette particularité de très faibles taux de glycogène hivernaux chez *Cerastoderma edule* de Ronce-les-Bains est aussi observée pour d'autres espèces dans le bassin de Marennes-Oléron : chez *Ruditapes philippinarum* cultivée en Seudre non loin de Ronce-les-Bains (Gouletquer, 1989 a), chez *Crassostrea gigas* de ce même banc en 1988 associé avec des mortalités (Bodoy *et al.*, 1988) et dans une moindre mesure chez *Mytilus edulis* des bouchots du Nord de la baie (Boromthanasarat, 1986) ou chez *Crassostrea gigas* du banc de Dagnas au centre de la baie (Deslous-Paoli & Héral, 1988) ou du Nord de la baie (Bodoy *et al.*, 1988). Deslous-Paoli & Héral (1988) notent cette caractéristique en comparaison de nombreuses autres populations d'huîtres et en particulier des huîtres placées en claires ostréicoles (Deslous-Paoli *et al.*, 1982). Cette particularité, propre au bassin de Marennes-Oléron, pourrait être fonctionnellement due en période hivernale (avec de faibles apports trophiques assimilables par les Mollusques) aux fortes charges en seston minéral (Fig. 97) qui sont très largement supérieures au seuil de production de pseudofécès de ces espèces. Par exemple pour *Cerastoderma edule*, ce seuil est fixé à 4 mg l<sup>-1</sup> (Foster-Smith, 1975 a) ou de 8 à 10 mg l<sup>-1</sup> pour *Ruditapes philippinarum* (Gouletquer *et al.*, 1989). Cela induit de la part des suspensivores une forte production de pseudofécès et une dépense énergétique accrue pour le tri particulière, la sécrétion de mucus et le nettoyage branchial comme noté chez *Mytilus edulis* (Widdows *et al.*, 1979) ou chez *Crassostrea gigas* (Héral, 1986).

Cependant autant les observations éthologiques sur l'activité de filtration de *Cerastoderma edule* que les mesures sur les taux de pompage et consommation d'oxygène en condition hivernale (Foster-Smith, 1975 a, b; Newell, 1977) montrent que cette espèce plutôt que d'effectuer un tri particulière très actif et d'avoir une abondante production de pseudofécès, comme noté par Widdows *et al.* (1979) pour *Mytilus edulis*, adapterait son activité de pompage quand les teneurs en seston minéral sont trop élevées. Newell & Bayne (1980) notent aussi le peu de variation saisonnière du rendement d'assimilation (Conover, 1966) chez *Cerastoderma edule*, environ 67% (ce que retrouvent aussi Savari *et al.*, 1991) et concluent : "the response in *C. edule* is to induce a relatively dormant state in the winter followed by increased feeding and absorption in the summer".

L'augmentation saisonnière de l'activité de pompage et de consommation d'oxygène est de fait corrélée au cycle reproducteur de *Cerastoderma edule* (Newell & Bayne, 1980) comme d'ailleurs pour *Mytilus edulis* (Bayne & Widdows, 1978) et est ensuite régulée, ce que mettent aussi en évidence Deslous-Paoli *et al.*, (1987) pour *Mytilus edulis* et des *Cerastoderma edule* adultes issus de la population de Ronce-les-Bains. McMahon & Wilson (1981) montrent aussi que les adultes de *Cerastoderma edule* possèdent les capacités de réduire leur métabolisme pour des températures élevées supérieures à 25°C, règle générale chez les Mollusques selon Bayne & Newell (1983), mais que cette capacité d'acclimatation est inversée au contraire d'autres espèces comme *Macoma balthica*,

## Dynamique de population

*Crepidula fornicata* ou *Ostrea edulis* (Bayne & Newell, 1983). En d'autres termes, McMahon & Wilson (1981) précisent pour *Cerastoderma edule* naturellement acclimatée en conditions hivernales que toute élévation de température (au dessus du seuil de 10°C) provoque une augmentation de la consommation d'oxygène moitié moins forte que pour des individus naturellement acclimatés à des conditions estivales. McMahon & Wilson (1981) concluent alors que cette caractéristique physiologique permet à *Cerastoderma edule* de mieux conserver ses réserves énergétiques en période hivernale par une régulation active de son activité métabolique en réponse à de brusques variations thermiques positives.

Le cycle saisonnier des réserves glucidiques peut aussi être influencé par la position intertidale de *Cerastoderma edule*. En effet, lors des périodes d'émersion et dans la mesure où l'individu se trouve placé en conditions d'anaérobiose, bien que selon Boyden (1972 a) *Cerastoderma edule* puisse présenter une éthologie proche d'une respiration aérienne, Gäde (1975) et Meinardus & Gäde (1981) montrent que la glycolyse fournit l'essentiel des apports énergétiques (en équivalent ATP) lorsque les conditions d'anaérobiose se prolongent au delà de 4 heures (en deçà de 4 heures, la glycolyse ne fournit que 45% de l'énergie). Ceci pourrait être mis en relation avec l'observation de taux de mortalité hivernaux beaucoup plus élevés d'une part chez les juvéniles (faibles niveaux de réserves en glycogène) et, d'autre part, pour les niveaux d'émersion les plus forts (strate 1 de haut de plage vis-à-vis des strates 2 et 3 de mi-marée et en-dessous du niveau de mi-marée).

De même, les réserves glucidiques sont aussi utilisées lors de l'activité de locomotion : Meinardus & Gäde (1981) montrent qu'après 10 mn de stimulation le muscle de *Cerastoderma edule* présente un triplement des teneurs en glucose 6-P. Les remaniements sédimentaires qui affectent en automne-hiver les sédiments imposent à *Cerastoderma edule* des mouvements verticaux de positionnement parfois de complet enfouissement. La plage de Ronce-les-Bains est affectée en hiver par des remaniements superficiels avec des apports de vases vraisemblablement en grande partie d'origine ostréicole (Sornin *et al.*, 1983, 1986) et une influence des houles d'Ouest qui pénètrent par le pertuis de Maumusson sans toutefois provoquer sur ce secteur assez abrité de Ronce-les-Bains de complets bouleversements sédimentaires entraînant comme décrit par Deltreil & His (1972) ou Farrow (1974) des transports ou destructions massives de l'ensemble de la population de coques. Les dépenses énergétiques accrues liées à ces modifications sédimentaires de surface intervenant en périodes hivernales participent aussi vraisemblablement aux processus de mortalité différentielle entre les classes d'âge et entre les différents secteurs comme noté précédemment (Figs. 93 et 94). De façon complémentaire, l'hypothèse d'une taille limite au delà de laquelle *Cerastoderma edule* serait beaucoup moins perturbée par les mouvements sédimentaires de surface (et donc n'aurait pas à supporter de dépenses énergétiques accrues pour se positionner dans le sédiment) pourrait permettre d'expliquer pourquoi en période de jeûne physiologique hivernal les individus de plus petites tailles sont les plus vulnérables. Baggerman (1953) indique que les courants peuvent transporter des juvéniles de 2 mm mais Bachelet *et al.* (1991) précisent expérimentalement que cette possibilité persiste jusqu'à 5 mm. Pour la population de Ronce-les-Bains, la fin de période hivernale (mars-avril) se caractérise par une disparition *quasi* totale du recrutement automnal et de l'ensemble des individus du recrutement estival d'une taille inférieure à 9 mm.

L'amaigrissement hivernal des adultes de *Cerastoderma edule* ne concerne pas que les composés glucidiques mais concerne aussi les composés protéiques et une partie des lipides comme déjà noté par Ivell (1981) ou Navarro *et al.*, (1989). Pour les adultes de la population de Ronce-les-Bains (cohorte 82 et 83), l'amaigrissement hivernal provoque une déplétion au cours de décembre à avril de 92-95% des glucides, 35-50% des protéines et 15-50% des lipides, ce qui correspond en équivalent énergétique (joules) à une utilisation de 48-53% de glucides, 41-45% de protéines mobilisables et seulement 6-7% de lipides. Ces pourcentages sont très différents de ceux observés par Navarro *et al.* (1989) pour une population intertidale de *Cerastoderma edule* avec 13,3% de glucides, 72,7% de protéines et 9,6% de lipides (obtenus en période de repos sexuel sur des individus de taille standard de 21 mm) mais chiffres, pour ces derniers, tout à fait comparables avec ceux obtenus pour *Mytilus edulis* (Gabbott & Bayne, 1973) ou *Ruditapes philippinarum* et *Ruditapes decussatus* (Beninger, 1982; Beninger & Lucas, 1984). Navarro *et al.* (1989) mettent alors en évidence, le rôle prépondérant des conditions trophiques du site espagnol avec en particulier un très faible effort de reproduction printanier lié à une faible accumulation de réserves glucidiques : le cycle d'accumulation des carbohydrates apparaît en effet, pour cette population espagnole, totalement découplé du cycle des lipides, contrairement aux descriptions faites par Gabbott (1975; 1983) mais en fait lié à un très net

## Dynamique de population

amaigrissement des adultes dès le mois de juillet (période de post-ponte) sans une accumulation de réserves glucidiques en automne comme cela est clairement noté pour la population de Ronce-les-Bains (Fig. 104). Un cycle similaire à celui décrit par Navarro *et al.* (1989) est aussi noté par Pereira *et al.* (1984) pour une population de *Cerastoderma edule* en Galice pour les années 1982-1983 avec de faibles variations saisonnières des composés glucidiques. En revanche, les cycles saisonniers des composés biochimiques obtenus par Newell & Bayne (1980) ou Ivell (1981) pour *Cerastoderma edule* sont proches de ceux obtenus dans le bassin de Marennes-Oléron.

Comme indiqué par Gabbott & Bayne (1973) chez *Mytilus edulis* en conditions de stress nutritif, l'utilisation des réserves glucidiques et protéiques n'est pas synchrone : chez l'adulte les glucides sont utilisés au cours du cycle gamétogénétique et servent de ressource énergétique au métabolisme en automne-hiver puis secondairement lorsque les conditions de jeûne se prolongent les protéines sont utilisées. Cela s'accompagne alors d'une augmentation sensible de l'excrétion azotée (Bayne, 1973) et sur le plan histologique peut se traduire par des lyses des tissus digestifs comme indiqué par Gouletquer (1989) lors des mortalités hivernales de la palourde *Ruditapes philippinarum* en Seudre.

Chez les juvéniles de *Cerastoderma edule* tel que mis en évidence pour la cohorte 84 (de juin 1984 à avril 1985) et la cohorte 85 (de juillet 1985 à mai 1986) (Figs. 100 et 101), le cycle saisonnier des composés biochimiques est totalement différent. D'une manière générale les post-larves et juvéniles ont un métabolisme plus élevé que les adultes et tourné exclusivement vers les processus de croissance somatique (Bayne & Newell, 1983) :

- Le métabolisme larvaire et post-larvaire chez les invertébrés est basé sur les lipides (Holland, 1978; Gabbott, 1983). Le changement de type de métabolisme (passage lipides/glucides) apparaît rapidement après la métamorphose (10 à 12 jours) comme montré chez *Ostrea edulis* par Holland & Spencer (1973) ou chez *Crassostrea gigas* par Sarkis (1987) et les composés glucidiques deviennent la source principale de réserves énergétiques environ trois mois après la fixation larvaire d'*Ostrea edulis* (Holland & Hannant, 1974). Conformément à ces observations une proportion beaucoup plus élevée de lipides est notée chez les juvéniles de *Cerastoderma edule* pendant plus de 2 mois après leur recrutement sur maille de 1 mm (Fig. 104, cohorte 84). Cette particularité est en partie occultée par la forte variabilité des mesures effectuées au cours des mois de juin et juillet 1984 sur plusieurs pools (20 à 30) d'individus juvéniles. En revanche, une durée de 3 mois (100 jours) est nettement observée sur le naissain de *Mytilus edulis* cultivée sur bouchots dans le Nord du bassin de Marennes-Oléron par Boromthanasarat (1986). Chez le naissain de *Mytilus edulis*, cela s'accompagne aussi par une forte accumulation de réserves glucidiques en relation avec le cycle gamétogénétique hivernal de cette espèce sur ce site (Boromthanasarat, 1986).

- Pour *Cerastoderma edule*, passée la période de croissance maximale estivale au cours de laquelle l'ensemble des composés biochimiques augmente en pourcentage (Fig. 104, cohorte 84), il semble que les juvéniles rentrent dans une période de jeûne physiologique, longue en 1984 et intense à partir de décembre 1984 (Figs. 102 et 104) mais beaucoup plus atténuée en 1985 (Figs. 105 et 106) en liaison avec les conditions thermiques et trophiques beaucoup plus favorables de l'automne 1985 (Figs. 95, 97 et 98). L'absence de réserves glucidiques chez le juvénile de *Cerastoderma edule* implique lorsque les conditions de jeûne se prolongent que les protéines puissent servir de source d'énergie (Fig. 104, cohorte 84) comme cela est montré en conditions expérimentales de jeûne chez des larves d'*Ostrea edulis* (Holland & Spencer, 1973) ou de *Crassostrea gigas* (Sarkis, 1987). Cela permet d'interpréter la divergence de résultats obtenus sur les taux de mortalité des cohortes 84 et 85 au cours des hivers 1984 et 1985. La cohorte 84 subit en avril-mai 1985 une forte mortalité (Fig. 93) corrélativement à une remontée des températures (> 10°C) sans apports trophiques mais consécutivement à une période d'utilisation des composés protéiques. En revanche, la cohorte 85 (Figs. 105 et 106) ne connaît pas en fin d'hiver de mortalité plus élevée corrélativement à une remontée des températures beaucoup plus progressive et consécutivement à de meilleures conditions trophiques automnales et un moindre amaigrissement hivernal.

- Contrairement aux observations de Boromthanasarat (1986) qui indiquent que chez *Mytilus edulis* les modifications des constituants majeurs (passage d'un mode de réserves lipidiques à un mode de réserves glucidiques) qui s'effectuent en juin-juillet permet au naissain de stocker suffisamment de réserves glucidiques au cours de l'été pour acquérir au cours de l'hiver leur première maturité sexuelle et participer à la ponte de printemps, le passage au mode de réserves glucidiques chez *Cerastoderma edule* est aussi lié à l'acquisition de la maturité sexuelle (Figs. 105 et 106), est donc dépendant de la taille (14-16 mm) mais les phases terminales de la gamétogenèse ainsi que les

## Dynamique de population

processus de maturation des gamètes précédant de peu la ponte proprement dite ne peuvent s'effectuer sans un apport énergétique externe. Les résultats acquis sur les juvéniles de la cohorte 85 tant à propos de l'acquisition de la taille de première maturité sexuelle (Tab. 20) que de l'évolution des composés biochimiques par classe de taille appuient cette conclusion.

Ceci rentre dans le cadre général défini par Gabbott (1975) qui montre que la glycogénèse et la gamétogénèse sont considérées comme contrôlées par les mêmes régulateurs mais avec pour les juvéniles de *Mytilus edulis* et *Cerastoderma edule* un type différent de gestion des ressources énergétiques internes en regard du cycle de reproduction, donc en regard de leur taille et donc en regard de leurs performances de croissance respectives avant la période hivernale.

### 6.4. SYNTHÈSE

L'ensemble des résultats acquis sur le site de Ronce-les-Bains illustre en comparaison d'autres populations de *Cerastoderma edule* le caractère opportuniste de sa stratégie démographique (Mc Lusky & Elliott, 1981). Les caractéristiques de croissance et mortalité naturelle sont ajustées en particulier par le niveau d'émersion (apports trophiques) mais à l'inverse de Sanchez-Salazar *et al.* (1987) qui indiquent pour une population galloise de *C. edule* que la structure démographique de la population est essentiellement structurée par la prédation naturelle (huîtres-pie et crabes verts), la structure démographique de la population de Ronce-les-Bains est profondément modifiée par la prédation anthropique. Cela aboutit à une exploitation totale de certains secteurs qui restent favorables à l'espèce et permettent très rapidement (cycle bisannuel) le renouvellement rapide des générations au sein de la population.

L'activité reproductrice de *Cerastoderma edule* sur le site de Ronce apparaît conforme à celle décrite par exemple par Newell & Bayne (1980) ou Ivell (1981) : une gamétogénèse hivernale, une maturation des gamètes printanière nécessitant dans les derniers stades des apports trophiques externes. Les périodes de ponte printanières sont alors synchrones avec les périodes d'apports trophiques les plus favorables, ce qui aboutit à un synchronisme des processus de vidanges gonadiques printaniers et de la croissance somatique. L'activité gonadique peut de manière non constante se poursuivre sur l'automne-hiver (année 1985) lorsque les conditions thermiques et trophiques le permettent : la gonade présente alors une succession de phases de développement-maturation-émission (Fernandez Castro *et al.*, 1989). Cependant les recrutements de fin d'été-automne ou d'hiver sont soumis à de fortes mortalités : leur durée de survie avoisine les 5-7 mois. De fait, la force d'une classe d'âge de *Cerastoderma edule* pour le site charentais est essentiellement déterminée par le recrutement printanier-estival qui est le plus abondant et le plus constant. Ceci se traduit chez les recrues par une période de croissance maximale en début d'été suggérant un effet limité de la compétition trophique inter-stades de développement dans une période favorable d'apport trophique. En revanche, le niveau même du recrutement benthique de *Cerastoderma edule* peut être mis en relation avec la densité des individus conspécifiques déjà en place suggérant une prépondérance de la compétition spatiale inter-stades de développement chez cette espèce.

Les analyses biochimiques réalisées tant sur les adultes que sur les juvéniles montrent que chez ces derniers, l'absence de composés glucidiques pendant toute la période automnale-hivernale couplée à une utilisation accrue des composés protéiques en fin d'hiver traduit un état de jeûne physiologique avancé, ce qui induit une mortalité sélective des individus de plus petites tailles. Une taille de 7 à 10 mm apparaît alors pour le site de Ronce comme étant une taille critique en période hivernale. Ceci rejoint alors les conclusions de Seed & Brown (1978) sur la stratégie de survie de *Cerastoderma edule* : "Early reproduction following a period of very rapid growth is therefore probably the optimal strategy for this species". En particulier, les performances de croissance de *C. edule* dans un secteur proche (banc de Perquis) permettent aux juvéniles de l'année d'acquérir la taille de première maturité sexuelle et d'avoir acquis par conséquent avant la période hivernale un mode de gestion des ressources énergétiques basé sur les glucides.

De ce point de vue, la comparaison du couplage cycle reproducteur/cycle des réserves énergétiques entre les différents suspensivores du bassin de Marennes-Oléron (Tab. 30) montre que :

- L'énergie utilisée par *Mytilus edulis* pour la reproduction est issue de l'énergie accumulée l'année précédente, symbolisé par  $N \rightarrow N+1$ .

- *Cerastoderma edule* bien que proche de ce schéma présente la possibilité selon les années (comme en 1985) de pouvoir poursuivre son activité reproductrice sur l'automne-hiver, ceci de manière secondaire puisque la reproduction printanière est déjà assurée.

## Dynamique de population

- *Crepidula fornicata* relève aussi de ce type mais Deslous-Paoli (1985) indique que c'est le recrutement d'automne qui assure l'essentiel de la force des classes d'âge.

- *Crassostrea gigas* possède une reproduction estivale dont l'énergie est issue des apports trophiques de l'année. Cela rend alors l'effort de reproduction de cette espèce dépendant des conditions thermiques et trophiques printanières-estivales (comme noté par Deslous-Paoli, 1982) mais aussi, et par voie de conséquence, ses capacités de reconstitution des réserves énergétiques totalement dépendantes des conditions thermiques et trophiques d'automne. *Crassostrea gigas* apparaît alors beaucoup plus vulnérable à la variabilité des conditions estuariennes qu'une espèce comme *Mytilus edulis* ou comme *Cerastoderma edule*.

- Ces différences interspécifiques de couplage cycle reproducteur/cycles des réserves se traduisent aussi par des périodes de pontes non synchrones et donc un potentiel de compétition trophique entre les larves des différentes espèces plus restreint.

**Tableau 30 : Comparaison entre le couplage du cycle reproducteur/cycle des réserves énergétiques pour *Mytilus edulis*, *Crepidula fornicata*, *Crassostrea gigas* et *Cerastoderma edule* sur le site de Marennes-Oléron d'après respectivement Boromthanasat (1986), Deslous-Paoli (1984), Deslous-Paoli & Héral (1988) et présente étude. Cycle de reproduction principale (Majuscule) et cycle de reproduction accessoire (minuscule).**

Espèce	Printemps-été	Eté-automne
<i>Mytilus edulis</i>	N--> N+1	
<i>Cerastoderma edule</i>	N--> N+1	n--> n
<i>Crepidula fornicata</i>	n--> n+1	N--> N
<i>Crassostrea gigas</i>		N--> N

## Dynamique de population

# **CONCLUSION GENERALE**



## CONCLUSION GENERALE

L'étude des "Mollusques benthiques non cultivés" du bassin de Marennes-Oléron constitue tout comme l'étude des "populations zooplanctoniques de la baie", l'un des maillons analytiques venant se greffer sur l'analyse générale du fonctionnement énergétique de cet écosystème. L'écosystème du bassin de Marennes-Oléron étant orienté vers la production conchylicole, les buts de cette analyse générale sont de déterminer à travers des outils de modélisation (Bacher, 1989 a, Raillard, 1991; Raillard & Menesguen, 1991) des règles de gestion du stock conchylicole compatibles avec la capacité trophique du site (Héral *et al.*, 1989). Comme le soulignent Laurec *et al.* (1983) la nécessité de recentrer la collecte des données sur les besoins des "modèles" aboutit pour l'étude du maillon "Mollusques benthiques non cultivés" à la conception d'une stratégie d'échantillonnage raisonnée afin de disposer à la fois d'une estimation de la structure géographique de ce stock et d'une estimation de son niveau comparativement à celui du cheptel conchylicole. En effet, ces estimations doivent permettre de quantifier l'impact des Mollusques non cultivés, nommés "compétiteurs des huîtres *Crassostrea gigas*", en termes de compétition trophique. Ils doivent aussi permettre de déterminer si *a priori* une réduction du stock des compétiteurs peut apporter une amélioration des performances de croissance des huîtres.

La stratégie d'échantillonnage adoptée pour cette estimation a privilégié une procédure d'optimisation permettant, à partir d'une répartition géographique optimale de l'effort d'échantillonnage, de minimiser l'erreur d'échantillonnage en regard du coût (nombre d'observations) de cet effort. L'estimation globale ainsi obtenue au printemps 1984 est de  $15\,900 \pm 3\,200$  tonnes de biomasse vivante *in toto*, chiffre brut qui peut être directement comparé aux estimations de stocks des huîtres cultivées réalisées annuellement (Bacher *et al.*, 1986). L'essentiel du stock malacologique non cultivé est représenté par quatre espèces de suspensivores qui sont par ordre de biomasse décroissante *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Crepidula fornicata* et *Solen marginatus*; les populations de *Cerastoderma edule* étant principalement présentes sur les estrans de l'Ouest (côte d'Oléron) et du Sud (côte de Marennes-Ronce) alors que les autres espèces sont particulièrement abondantes dans le centre de la baie et en secteur nord plus océanique.

Ces informations quantitatives ont pu être intégrées dans un modèle de croissance des huîtres *Crassostrea gigas* (Bacher, 1989 a, b) afin de tester l'influence des "compétiteurs suspensivores" sur les performances de croissance des huîtres. L'exploitation de ce modèle, couplant un modèle biologique de croissance tissulaire et un modèle physique de transport de particules, selon une procédure d'étude de sensibilité (Bacher, 1991) a permis de valider quantitativement les conclusions apportées à l'issue de l'analyse descriptive à la fois du niveau respectif des stocks non cultivés et conchylicoles, de l'organisation trophique de la malacofaune benthique (Sauriau *et al.*, 1989) et de sa structure géographique. Ces conclusions se basent sur plusieurs éléments de réflexion et permettent de lever, tout comme l'a fait l'étude des populations zooplanctoniques de la baie (Sautour, 1991) à propos du terme herbivore associé sans distinction aux zooplanctontes, les ambiguïtés sémantiques associées au terme "compétiteurs des huîtres *Crassostrea gigas*".

**Une première ambiguïté** apparaît relativement aux rôles respectifs des facteurs abiotiques et biotiques qui interviennent dans la répartition géographique des peuplements benthiques de cet écosystème et par là même sur la définition de l'interaction cheptel d'élevage-stock non cultivé, quel que soit d'ailleurs le sens privilégié de cette interaction. L'analyse des caractéristiques de structure et d'organisation trophique des peuplements malacologiques montre que celles-ci s'inscrivent dans un double gradient Nord-Sud et Est-Ouest. Ces gradients traduisent non seulement le passage de peuplements côtiers diversifiés depuis les zones néritiques du Nord à des peuplements estuariens paucispécifiques plus "confinés" sur les estrans de la baie mais aussi une triple caractéristique courantologique, géomorphologique et hydrologique de cette baie. Au trajet résiduel Nord-Sud des masses d'eau se superposent d'une part une accentuation de l'hydrodynamisme au fur et à mesure du transit des eaux vers l'étroit pertuis de Maumusson (Sud-Ouest) et, d'autre part, une influence prépondérante des apports turbides de la Charente par le Nord-Est. Leur dispersion dans la baie se traduit alors par une nette dichotomie édaphique entre les secteurs intertidaux Est et Ouest, dichotomie que ne fait que refléter la prépondérance des dépositives *sensu lato* dans les zones de décantation péritique de l'Est et des suspensivores dans les zones centrales et de l'Ouest de la baie où le transit est favorisé. Ceci semble montrer que la turbidité (avec son corollaire fortes charges en seston minéral, fortes charges détritiques organiques et faible production primaire) est le principal facteur influençant le fonctionnement énergétique global de cet écosystème et auquel vont être confrontées physiologiquement toutes les espèces (e.g. Daou & Gouletquer, 1988; Soletchnik *et al.*, 1991). De plus localement, la présence de cultures d'huîtres en augmentant par la biodéposition (Sornin *et al.*, 1983) le flux particulaire détritique, la réduction des sédiments et les flux d'azote et de phosphore (Feuillet *et al.*,

## CONCLUSION GENERALE

1988; Sornin *et al.*, 1986) accentue la prépondérance des dépositives dans un réseau trophique malacologique moins diversifié mais n'a pas comme les cultures de moules sur bouchots une action totalement destructurante sur les peuplements benthiques sous-jacents. S'ajoute à ce premier facteur de turbidité, le facteur d'hydrodynamisme. Ils vont alors par le jeu des temps de résidence des masses d'eau dans la baie et la modulation des flux nutritifs intervenir de manière prépondérante sur la production primaire phytoplanctonique et ostréicole (Raillard, 1991; Raillard & Menesguen, 1991) et ainsi influencer la capacité trophique propre à la baie (voir Héral *et al.*, 1990; Héral, 1991).

Une seconde ambiguïté apparaît relativement à la définition du caractère intra et/ou interspécifique de la compétition cheptel d'élevage-stock non cultivé. En considérant les caractéristiques courantologiques et conchylicoles du bassin de Marennes-Oléron, il apparaît une nette hiérarchie : la compétition est avant tout intraspécifique. Cette conclusion se base sur trois éléments :

- Le stock des mollusques non cultivés ne représentait comme en 1984 que 20 à 23% des 69 000 tonnes du cheptel ostréicole.
- Les variations inter-annuelles du stock ostréicole cultivé sont bien supérieures en valeurs absolues au stock non cultivé avec par exemple un stock conchylicole estimé à plus de 80 000 tonnes dès l'année 1985 et à plus de 94 000 tonnes en 1987 (Anonymes, 1988).
- La propension de la profession ostréicole en l'augmentation des cheptels d'élevage a pour corollaire un effort soutenu de régulation des stocks non cultivés. Les mesures d'éradication des populations de *Crepidula fornicata* qui localement participe d'une compétition spatiale et trophique avec les huîtres trouve son pendant dans la pression de pêche professionnelle ou récréative estivale dont font l'objet *Mytilus edulis* et *Cerastoderma edule*. Pour cette dernière espèce dont une population dans le Sud de la baie a été examinée en détail au cours d'un cycle bisannuel, la mise en évidence d'une forte pression de prédation anthropique aboutit à une surexploitation des bancs de coques et donc à une rotation des secteurs d'activité de la pêcherie dans l'ensemble de la baie (et des pertuis charentais). Elle aboutit aussi de par la flexibilité de la stratégie démographique de *Cerastoderma edule* à une facilitation du "turn-over" de cette population : *C. edule* est en effet capable de recoloniser rapidement des biotopes estuariens totalement surexploités par la pêcherie de "sourdons" mais restés favorables à la sédentarisation larvaire.

Une troisième ambiguïté apparaît relativement à la définition d'une compétition intraspécifique trophique et/ou spatiale. Au sein du cheptel ostréicole et à l'échelle de la baie, la composante compétition trophique est primordiale. Comme montré par les modèles de croissance des tissus de l'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin de Marennes-Oléron (Bacher, 1989 a; Raillard, 1991) un gradient de croissance s'inscrit selon un axe Nord-Sud correspondant au trajet résiduel des masses d'eau et à la déplétion progressive des ressources trophiques particulières au fur et à mesure de leur consommation et assimilation par les huîtres. Ceci a pour corollaire une nette interaction négative intraspécifique cheptel ostréicole-performance de croissance des huîtres, phénomène induisant une stagnation asymptotique de la production ostréicole au fur et à mesure de l'élévation du niveau global du stock d'huîtres placées en stabulation dans la baie (Héral *et al.*, 1989). En revanche, pour *Cerastoderma edule* dont pourtant de nombreuses populations sont dispersées dans le bassin de Marennes-Oléron le long de cet axe Nord-Sud, l'hypothèse que les performances de croissance linéaire de ce bivalve suspensivore s'inscrivent dans un gradient décroissant conforme à celui modélisé chez l'huître *Crassostrea gigas* selon un axe Nord-Sud s'avère difficile à étayer :

- Une première raison tient au critère de comparaison utilisé (croissance coquillière chez *Cerastoderma edule*) qui s'avère comparativement peut pertinent et obtenu dans des conditions *in situ* non standardisées.
- Une seconde raison, vraisemblablement plus fondamentale, tient à la flexibilité de la stratégie démographique de cette espèce endogée comme illustré aussi pour diverses populations de *Cerastoderma edule* distribuées dans son aire de répartition Nord-Atlantique ainsi que vraisemblablement à la diversité de ses ressources trophiques (Barnford & McCrea, 1975; Ivell, 1981). Localement cela se traduit par un ajustement des caractéristiques de croissance, mortalité ou recrutement aux contraintes du biotope (facteur édaphique, niveau d'émersion, niveau des densités, variabilité et diversité des apports trophiques phytoplanctonique-microphytobenthiques-détritiques, pression de prédation naturelle et/ou anthropique...) ou à la variabilité de l'hydroclimat.
- Enfin, ces deux espèces *Crassostrea gigas* et *Cerastoderma edule* possèdent un couplage cycle reproducteur/cycle des réserves énergétiques diamétralement opposé, malgré une nette tendance opportuniste pour *Cerastoderma edule*. Ceci induit chez *Crassostrea gigas* une sensibilité de

## CONCLUSION GENERALE

son bilan énergétique (attestée par les variations saisonnières des constituants biochimiques tissulaires) aux conditions trophiques et hydroclimatiques estuariennes sur une fenêtre temporelle plus large (Deslous-Paoli & Héral, 1988) que pour *Cerastoderma edule*.

A l'échelle de la population de *Cerastoderma edule*, les processus de régulation des stocks font intervenir à la fois des facteurs abiotiques et biotiques mais dont les intensités respectives ne sont pas constantes ni dans le temps ni dans l'espace : ceci aboutit à une succession spatio-temporelle de la prépondérance de l'un ou l'autre de ces processus selon les phases de développement de *C. edule*. Sans pour autant négliger les processus interspécifiques de régulation, les processus intraspécifiques de régulation semblent être prépondérants dès les premiers stades de vie benthique :

- Le recrutement (incluant la période de sédentarisation et les premiers stades de vie benthique) est régi par la compétition spatiale inter-classes d'âge induisant une relation stock adultes-stock recrues (taille de l'ordre du 1 mm) exponentielle décroissante. L'effet dépensatoire des adultes sur les recrues s'exerce au delà d'un certain niveau (de 10 à 80 g tissu sec m<sup>-2</sup>) qui semble variable selon la capacité trophique propre au site de la population (Bachelet *et al.*, 1992; Bachelet *et al.*, soumis). Différentes hypothèses sur les mécanismes mis en jeu sont plausibles mais ils demanderaient à être quantifiés expérimentalement comme le cannibalisme des adultes sur les larves étayé par les observations *in vitro* d'André & Rosenberg (1991) ou les effets néfastes de la bioturbation des adultes.

- La survie des juvéniles durant la période pré-hivernale est régie par des processus de compétition trophique, compétition trophique modulée par la disponibilité des flux nutritifs. De fait, la relation stock adultes-stock juvéniles survivants (sur 6 mois) qui englobe aussi les processus de régulation liés au recrutement semble conforme au modèle proposé par Ricker (1954) et observé par Hancock (1973) pour cette espèce. Ce modèle met en avant la prépondérance de la compétition spatiale inter-cohortes (prédation) sur la compétition trophique. Cela implique alors que les effets dus à la compétition spatiale lors du recrutement ne sont pas fondamentalement modifiés par les effets dus à la compétition trophique intra-spécifique lors de la survie des juvéniles sauf pour les niveaux des stocks d'adultes nuls ou très faibles. Ceci rentre d'ailleurs dans le cadre de l'"habitat hypothesis" de Reise (1985) avec une mortalité accrue des juvéniles dans les biotopes périphériques à la population mais implique aussi que les taux de mortalités des juvéniles soient beaucoup moins élevés que les taux de mortalités des larves méiobenthiques de l'espèce.

- La survie des juvéniles au cours de leur premier hiver et en particulier en fin d'hiver-début de printemps (mars-mai) est dépendante de leur taille, processus qui est aussi noté pour d'autres Mollusques e.g. *Pecten maximus* (Thouzeau, 1991). Les analyses biochimiques réalisées tant chez les juvéniles de *Cerastoderma edule* que chez les cohortes adultes permettent d'associer la plus grande vulnérabilité hivernale des juvéniles de petites tailles (inférieures à 10 mm) à l'absence *quasi* totale de réserve énergétique glucidique. Cela nécessite une utilisation accrue par leur métabolisme des composés protéiques lorsque les conditions de jeûne physiologique perdurent, ce qui s'avère délétère. En revanche, les juvéniles de plus grandes tailles issus des recrutements de fin de printemps ou de début d'été sont beaucoup moins vulnérables au processus de mortalité naturelle en particulier ceux de taille supérieure à 15 mm. Ces derniers sont en cours d'acquisition de la première maturité sexuelle qui s'accompagne d'une modification du mode de stockage des réserves énergétiques (Gabbott, 1975).

En définitive, l'intérêt de l'étude du compartiment "compétiteur des huîtres *Crassostrea gigas*" pour l'ensemble de la réflexion menée dans l'élaboration des modèles mathématiques de croissance de l'huître dans le bassin de Marennes-Oléron peut être abordée.

Un premier niveau de réflexion apparaît, comme indiqué par Raillard (1991), dans le choix et la définition des échelles spatio-temporelles des différents modèles en boîtes utilisés (Bacher, 1989 b; Bacher *et al.*, 1991; Menesguen, 1990; Raillard, 1991) de manière à rendre le découpage en boîtes adopté compatible et cohérent avec les échelles des processus physiques et hydrologiques réels du bassin de Marennes-Oléron (Raillard & Menesguen, 1991). De ce fait, il semble nécessaire dans l'étude du maillon "Mollusques benthiques non cultivés" d'adopter une échelle d'observation de la variable échantillonnée "biomasse des Mollusques compétiteurs" (variable corrélée à la variable forçante "assimilation des Mollusques compétiteurs" du modèle) similaire à celle adoptée dans le modèle en boîtes et non bien sûr l'inverse. Cette contrainte méthodologique débouche sur la nécessité d'un traitement géostatistique des données issues de l'échantillonnage des stocks benthiques afin de disposer non seulement de cartographies automatisées et informatisées de ce stock mais aussi d'une représentation (estimée par le variogramme) de la structure spatiale à une échelle d'observation fine. En l'occurrence les cartographies déjà fournies ont une échelle de 500 m X 500 m (Sauriau & Bacher,

## CONCLUSION GENERALE

1990). Cette échelle d'observation reste *a priori* encore supérieure à l'échelle adoptée par le modèle en boîtes et pourra par conséquent être diminuée et adaptée aux choix et exigences du modélisateur.

Cela nécessite aussi de modifier, un tant soit peu, la stratégie de sondage des peuplements benthiques de manière à mieux estimer les structures spatiales à petites échelles (effet de pépite) sans pour autant abandonner un plan stratifié qui pourra être, au vue de l'analyse critique portée sur le plan déjà réalisé, très vraisemblablement simplifié. En effet, le plan stratifié permettrait, au contraire d'un plan totalement systématique, de ne pas faire abstraction de l'ensemble des connaissances acquises sur la covariabilité du critère biomasse des espèces benthiques avec en particulier les facteurs édapho-climatiques (Hily, 1976).

Cette réflexion sur les stratégies d'échantillonnage déjà menée à propos de l'acquisition des données hydrologiques ou écophysiologicals sur l'huître *Crassostrea gigas* (Razet *et al.*, 1990; Soletchnik *et al.*, 1991) devrait aussi pouvoir être conduite à propos des estimations des stocks conchylicoles. En effet, la nécessité d'estimer le taux d'exploitation des surfaces ostréicoles concédées à l'aide de photographies aériennes (Anonymes, 1988) fournit potentiellement l'ensemble des informations nécessaires à l'établissement d'une cartographie fine de la structure géographique des différents types de cultures (cultures à plat, cultures en surélévée avec poches ostréicoles et/ou collecteurs). En complément, la prise en compte des pratiques culturales qui sont réglementairement imposées aux ostréiculteurs devrait permettre de mieux appréhender la structure spatio-temporelle du stock en élevage.

Un second niveau de réflexion apparaît dans le choix du nombre de variables d'état et des processus pris en compte dans la modélisation du fonctionnement de l'écosystème conchylicole charentais (Raillard, 1991). Vis-à-vis du premier modèle couplé de transport particulaire et de croissance de l'huître *Crassostrea gigas* (Bacher, 1989 a), le second modèle élaboré, à vocation déterministe, prend en compte le compartiment sédimentaire, des échanges verticaux particuliers sédiment-colonne d'eau et une modélisation de la production primaire phytoplanctonique allochtone à la zone ostréicole proprement dite (Raillard, 1991). De ce fait, une extension du terme compétiteur doit être réalisée car la prise en compte, même simplifiée, des échanges verticaux à l'interface eau-sédiment englobe les processus de remises en suspension à la fois des matériels phytoplanctoniques et détritiques déposés mais aussi du potentiel de biomasse microphytobenthique qui peut être mis en suspension. Ainsi non seulement devront être comptabilisés, dans l'étude de l'interaction huîtres-Mollusques non cultivés, les Mollusques benthiques strictement suspensivores (voir Bacher, 1991) les mixtes comme *Macoma balthica* (Olafsson, 1986) mais aussi les Mollusques dépositives *sensu lato*. Leurs actions tant sur les caractéristiques rhéologiques des sédiments (e.g. la bioturbation dont Wheatcroft *et al.*, 1990 proposent une modélisation) que sur l'assimilation du microphytobenthos et la stimulation de sa production comme montrée par Kautsky & Wallentinus (1980) pour *Mytilus edulis*, par Swanberg (1991) pour *Cerastoderma edule* ou par Vincendeau (1987) pour *Crassostrea gigas* et *Ruditapes philippinarum* ne pourront être négligés d'autant plus si une modélisation du processus de production microphytobenthique est envisagée à court terme.

Enfin comme noté par Bacher (1989 a, b) bien que la détermination des caractéristiques physiologiques de toutes les espèces et, par là même, la modélisation de toutes les espèces ne soit pas une nécessité [encore que les résultats de Riisgard (1991) montrent que le Polychète carnivore *Nereis diversicolor* est aussi un suspensivore dont les paramètres écophysiologicals liés à la filtration peuvent être déterminés], il serait souhaitable de pouvoir quantifier le "profil des ressources trophiques" des principaux Mollusques suspensivores et dépositives *sensu lato* compétiteurs des huîtres *Crassostrea gigas*. Ceci permettrait de déterminer non seulement la dimension "ressources trophiques" du terme compétiteur mais aussi de déterminer si et comment ces "profils" varient dans le temps ou dans l'espace (Olafsson, 1986 et Levinton, 1991) en fonction des besoins physiologiques des espèces ou de la disponibilité des apports trophiques. Cela sous-tend de déterminer quantitativement chez ces espèces de quelle façon se fait en milieu estuarien turbide l'allocation des apports énergétiques entre les différentes sources de nourriture dissoute et particulaire phytoplanctonique, microphytobenthique, détritique mais aussi bactérienne. Cette approche viendrait alors compléter celles déjà réalisées par exemple vis-à-vis de la détermination des spectres de rétention particulaire (Deslous-Paoli *et al.*, 1987) ou des différences de couplage cycle reproducteur/cycle des réserves énergétiques qui montrent déjà que chez les principaux Mollusques suspensivores du bassin de Marennes-Oléron (*Crassostrea gigas*, *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Crepidula fornicata*) la gestion éthologique et physiologique des besoins énergétiques, même si elle est relativement proche, n'est pas dimensionnellement homogène, n'est pas simultanée au cours des saisons et peut être spatialement disjointe.

# **BIBLIOGRAPHIE**



## BIBLIOGRAPHIE

- Abramson N. J., Tomlinson P. K., 1961. Fitting a von Bertalanffy growth curve by least squares including tables of polynomials. *Calif. Dep. Fish Game, Fish. Bull.*, 116 : 69 p.
- Aitchison J., Brown J. A. C., 1957. The lognormal distribution. *Cambridge Univ. Press.*, 176 p.
- Alcaraz M., Dominguez M., 1983. Planktonic larvae of lamellibranch molluscs in the ría of Pontevedra (NW Spain). *I.C.E.S./C.M. 1983/K/28* : 9 p.
- Allen K. R., 1971. Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Board Can.*, 28 : 1573-1581.
- Amanieu M., 1967. Introduction à l'étude écologique des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. *Vie Milieu*, 18 B : 381-446.
- Amanieu M., 1969. Recherches écologiques sur les faunes des plages abritées de la région d'Arcachon. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 19 : 455-557.
- Amanieu M., Gonzalez P. L., Guelorget O., 1981. Critères de choix d'un modèle de distribution d'abondances. *Acta Oecologica Oecol. Gener.*, 2 (3) : 265-286.
- Amanieu M., Guelorget O., Nougquier-Soule J., 1981. Analyse de la diversité de la macrofaune benthique d'une lagune littorale méditerranéenne. *Vie Milieu*, 31 (3-4) : 303-312.
- Andrew N. L., Mapstone B. D., 1987. Sampling and the description of spatial pattern in marine ecology. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 25 : 39-90.
- André C., Rosenberg R., 1991. Adult-larval interactions in the suspension-feeding bivalves *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 71 : 227-234.
- Anonymes, 1973 a. Etude des phénomènes régissant le bassin ostréicole de Marennes-Oléron. Rapport général de synthèse. 3 : Etude sédimentologique. *Rap. L.C.H.F.* : 37 p.
- Anonymes, 1973 b. Etude des phénomènes régissant le bassin ostréicole de Marennes-Oléron. Campagnes d'études complémentaires 1972-1973. Rapprot d'étude L.C.H.F.-D.D.E. Charente-Maritime, Maison Alfort, 3 tomes.
- Anonymes, 1979 a. Dispersion de la pollution dans les pertuis charentais. Rapport technique général. *Rap. L.C.H.F.* : 79 p.
- Anonymes, 1979 b. Dispersion de la pollution dans les pertuis charentais. Etudes sur modèles mathématiques. *Rap. d'essais. L.C.H.F.* : 12 p.
- Anonymes, 1985. Bassin de Marennes-Oléron. Etude hydrographique. *Rap. D. D. E. de Charente-maritime, cellule de Rochefort*, 15 cartes : 20 p.
- Anonymes, 1986. Evolution et état du cheptel ostréicole dans le bassin de Marennes-Oléron : intérêt d'une régulation. *Rap. IFREMER-DRV 86-06-AQ/TREM* : 35 p.
- Anonymes, 1986. Golfe Normano-Breton. Etude régionale Intégré. 3. Benthos subtidal. *Rap. IFREMER-DERO-86.27-EL* : 180 p.
- Anonymes, 1988. Programme Charente-Marennes-Oléron, volet maritime. *Rap. IFREMER-CNRS, contrat MERS 86 JOOJ1* : 204 p.
- Anonymous, 1989. Report of the working group on larval fish ecology to the biological oceanography committee of ICES. *I.C.E.S. C.M./1989/L:22* : 14 p.
- Ansell A. D., 1967. Leaping and other movements in some Cardiid Bivalves. *Anim. Behav.*, 15 : 421-426.
- Ansell A. D., Barnett P. R. O., Bodoy A., Massé H., 1981. Upper temperature tolerances of some european molluscs. III. *Cardium glaucum*, *C. tuberculatum* and *C. edule*. *Mar. Biol.*, 65 : 177-183.
- Ansell A. D., Bodoy A., Massé H., 1979. Incidence de la répartition géographique, à l'échelle européenne, sur la tolérance thermique de Mollusques marins. *2<sup>ème</sup> Journée Thermo-écologie, I.S.T.P.M.* : 3-16
- Ansell A. D., Lagardère F., 1980. Observations on the biology of *Donax trunculus* and *D. vittatus* at Ile d'Oléron (French Atlantic coast). *Mar. Biol.*, 57 : 287-300.
- Antoine L., 1980. La croissance périodique chez les Bivalves. Etat actuel des connaissances. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 105 (2) : 293-299.
- Antoine L., Arzel P., Laurec A., Morize E., 1976. La croissance de la coquille St Jacques *Pecten maximus* L. dans les divers gisements français. *C.I.E.M. C.M./1976 42* : 11 p.
- Appeldoorn R. S., 1983. Variation in the growth rate of *Mya arenaria* and its relationship to the environment as analysed through principal components analysis and the  $\Omega$  parameter of the von Bertalanffy equation. *Fish. Bull.*, 81 (1) : 75-84.
- Armstrong M., Renard D., Barthou P., 1989. Applying geostatistics to the estimation of a population of bivalves. *I.C.E.S. C.M. 1989/K:37 Sess U* : 24 p.
- Auffret M., Poder M., 1987. Pathology of the main bivalve molluscs species from oyster rearing areas in Brittany (France). In: Second Intern. Colloquium on Pathology in Marine Aquaculture, PAMAQ II, Van Banning P. (ed.), *Aquaculture*, 67 : 255-257.

## BIBLIOGRAPHIE

- Bachelet G., 1979 a. *Dynamique de la macrofaune benthique et production des Lamellibranches de l'estuaire de la Gironde*. Thèse Doctorat 3<sup>ème</sup> Cycle, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI : 163 p. + annexes.
- Bachelet G., 1979 b. Les peuplements macrobenthiques de l'estuaire de la Gironde : évolution annuelle des paramètres démographiques. *J. Rech. Océanogr.*, 4 (1) : 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 : 105-117.
- Bachelet G., 1981 a. Application de l'équation de von Bertalanffy à la croissance du Bivalve *Scrobicularia plana*. *Cah. Biol. Mar.*, 22 : 291-311.
- Bachelet G., 1981 b. Données préliminaires sur l'organisation trophique d'un peuplement benthique marin. *Vie et Milieu*, 31 (3-4) : 205-213.
- Bachelet G., 1985. Influence de la maille de tamisage sur les estimations d'abondance des stades juvéniles du macrobenthos marin. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 301, Série III, 18 : 795-798.
- Bachelet G., 1987. *Processus de recrutement et rôle des stades juvéniles d'invertébrés dans le fonctionnement des systèmes benthiques de substrat meuble en milieu intertidal estuarien*. Thèse Doctorat d'Etat ès-Sciences, Université Bordeaux 1 : 478 p.
- Bachelet G., Cazaux C., Gantès H., Labourg P.-J., 1980. Contribution à l'étude de la faune marine de la région d'Arcachon, IX. *Bull. Cent. Etud. Rech. sci. Biarritz*, 13 (1) : 45-64.
- Bachelet G., Desprez M., Ducrotoy J.-P., Glémarec M., Guillou J., Labourg P.-J., Rybarczyk H., Sauriau P.-G., (soumis). Rôle de la compétition intraspécifique dans la régulation du recrutement chez la coque, *Cerastoderma edule*. *Annls. Inst. Océanogr.*, Paris.
- Bachelet G., Guillou J., Labourg P.-J., 1991. Adult-larval and juvenile interactions in the suspension-feeding bivalve, *Cerastoderma edule*: field observations and experiments. In: Colombo G. (ed.), *Proc. 25th Eur. mar. Biol. Symp.*, Olsen & Olsen, Fredenborg (in press).
- Bacher C., 1989 a. *Etude de la capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron : utilisation d'un modèle couplé de transport particulaire et de croissance de l'huître Crassostrea gigas*. Thèse Doctorat de l'Université de Bretagne Occidentale, Brest : 149 p.
- Bacher C., 1989 b. Capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron : couplage d'un modèle de transport particulaire et d'un modèle de croissance de l'huître *Crassostrea gigas*. *Aquat. Living Resour.*, 2 : 199-214.
- Bacher C., 1991. Etude de l'impact du stock d'huîtres et des mollusques compétiteurs sur les performances de croissance de *Crassostrea gigas*, à l'aide d'un modèle de croissance. *I.C.E.S. Mar. Sci. Symp.*, III. *Carrying capacity and density dependence*, 192 : 41-47.
- Bacher C., Baud J.-P., Bodoy A., Deslous-Paoli J.-M., Dréno J.-P., Héral M., Maurer D., Prou J., 1986. A methodology for the stocks assessment of cultivated oysters along the French Atlantic coasts. *C. I. E. M. C.M./1986 K:36* : 14 p.
- Bacher C., Gouletquer P., 1989. Comparaison des relations trophiques de *Ruditapes philippinarum* en milieux estuarien et océanique à partir d'un modèle de croissance. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46 (7) : 1160-1170.
- Bacher C., Héral M., Deslous-Paoli J.-M., Razet D., 1991. Modèle énergétique uniboîte de la croissance des huîtres (*Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48 : 391-404.
- Badia J., Do Chi T., 1976. Etude cinétique de la structure des populations de *Squilla mantis* (Crustacea Stomatopoda) par l'analyse factorielle des correspondances. *Mar. Biol.*, 36 : 159-168.
- Baggerman B., 1953. Spatfall and transport of *Cardium edule* L. *Archs. néerl. Zool.*, 10 (3) : 315-342.
- Bakun A., 1989. L'océan et la variabilité des populations marines. In : *L'homme et les ressources halieutiques. Essai sur l'usage d'une ressource renouvelable*. Troadec J.-P. (ed.), IFREMER Brest, 5 : 155-187.
- Bamford D. R., McCrea R., 1975. Active absorption of neutral and basic amino acids by the gill of the common cockle, *Cerastoderma edule*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 50 A : 811-817.
- Barbault R., 1981. *Ecologie des populations et des peuplements. Des théories aux faits*. Biologie maîtrises. Masson (éd.), Paris : 200 p.
- Barnes R. S. K., 1973. The intertidal lamellibranchs of Southampton water, with particular reference to *Cerastoderma edule* and *C. glaucum*. *Proc. malac. Soc. Lond.*, 40 (5) : 413-433.
- Bartoli P., 1974. *Recherches sur les Gymnophallidae F. N. Morozov, 1955 (Digenea), parasites d'oiseaux des côtes de Camargues : Systématique, biologie et écologie*. Thèse Doctorat d'Etat ès-Sciences, Université d'Aix-Marseille III : 338 p.

## BIBLIOGRAPHIE

- Bartoli P., 1976. Modifications de la croissance et du comportement de *Venerupis aurea* parasité par *Gymnophallus fossarum* P. Batolli, 1965 (Trematoda, Digenea). *Haliotis*, 7 : 23-28.
- Bartoli P., 1984. Distomatoses des lamellibranches marins sur le littoral méditerranéen français. *Haliotis*, 14 : 97-107.
- Barusseau J.-P., 1973. *Evolution du plateau continental rochelais (golfe de Gascogne) au cours du pléistocène terminal et de l'holocène. Les processus actuels de la sédimentation*. Thèse Doctorat d'Etat ès-Sciences Naturelles, Université de Bordeaux I : 409 p. + annexes.
- Basson M., Rosenberg A. A., Beddington J. R., 1988. The accuracy and reliability of two new methods for estimating growth parameters from length-frequency data. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 44 : 277-285.
- Bateson W., 1889. On some variations of *Cardium edule*, apparently correlated to the conditions of life. *Proc. R. Soc. London*, 46 : 204-211.
- Baud J.-P., Haure J., 1988. Estimation des stocks de moules de gisements naturels dans la baie de Bourgneuf en 1986. *Rap. IFREMER DRV-88-012-RA/BOUIN* : 29 p.
- Baudet J., Gruet Y., Maillard Y., 1987. Evolution historique des gestions hydrauliques dans le marais "Breton-Vendéen"; conséquences hydrologiques et biologiques. *Bull. Ecol.*, 18 (4) : 439-455.
- Baudet J., Gruet Y., Maillard Y., 1988. Distribution de certaines espèces de la malacofaune aquatique du marais Breton-Vendéen (Loire-Atlantique et Vendée). *Haliotis*, 18 : 21-31.
- Baudoin R., 1949. Observations sur les dépôts alvéolaires de sables marins dans la région de Ronces-Les-Bains (Charente-Maritime). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 5 (19) : 189-194.
- Bayley P. B., 1977. A method for finding the limits of application of the von Bertalanffy growth model and statistical estimates of the parameters. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34 (8) : 1079-1084.
- Bayne B. L., 1973. Physiological changes in *Mytilus edulis* L. induced by temperature and nutritive stress. *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, 53 : 39-58.
- Bayne B. L., 1975. Reproduction in bivalve molluscs under environmental stress. In: *Physiological Ecology of Estuarine Organisms*. Vernberg F. J. (ed.), University of South Carolina Press, Columbia : 259-277.
- Bayne B. L., 1976. Aspects of reproduction in bivalve molluscs. In: *Estuarine Processes, Vol. 1, Uses, Stresses, and Adaptation to the Estuary*. Wiley M. (ed.), Academic Press, New York : 432-448.
- Bayne B. L., Newell R. I. E., 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In: *The Mollusca, Vol. 4, Physiology, Part 1*, Saleuddin A. S. M. & Wilbur K. M. (eds.), Academic Press, New York, 9 : 407-515.
- Bayne B. L., Widdows J., 1978. The physiology ecology of two populations of *Mytilus edulis* L.. *Oecologia (Berl.)*, 37 : 137-162.
- Bayne B. L., Worrall C. M., 1980. Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 3 : 317-328.
- Beaumont A. R., Seed R., Garcia-Martinez P., 1989. Electrophoretic and morphometric criteria for the identification of the mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus galloprovincialis*. In: *Reproduction, Genetics and Distributions of Marine Organisms*. Ryland J. S. & Tyler P. A. (eds.), Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark. *Proc. 23rd Eur. mar. Biol. Symp.* : 251-258.
- Benex J., Matricon-Gondran M., 1981. Les mécanismes de défense des Mollusques vis-à-vis des trématodes : point des connaissances actuelles. *Haliotis*, 11 : 47-62.
- Beninger P. G., 1982. *Etude biochimique comparée de deux populations de bivalves : Ruditapes decussatus (Linné) et Ruditapes philippinarum (Adams & Reeve)*. Thèse Doctorat 3<sup>ème</sup> cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest : 193 p.
- Beninger P. G., Lucas A., 1984. Seasonal variations in condition, reproductive activity, and gross biochemical composition of two species of adult clam reared in a common habitat: *Tapes decussatus* L. (Jeffreys) and *Tapes philippinarum* (Adams & Reeve). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 79 : 19-37.
- Benzécri J.-P. & Benzécri F., 1984. *Pratique de l'analyse des données. 1 Analyse des correspondances & Classification. Exposé élémentaire. 2ème édition*. Dunod-Bordas (éd.), Paris : 456 p.
- Bernardi G., 1986. La vicariance, la pseudovicariance et la convergence allopatrique. *Bull. Ecol.*, 17 (3) : 145-154.
- Bert T. M., 1986. Speciation in western Atlantic stone crabs (genus *Menippe*): the role of geological processes and climatic events in the formation and distribution of species. *Mar. Biol.*, 93 : 157-170.

## BIBLIOGRAPHIE

- Berthomé J.-P., Prou J., Bodoy A., 1986. Performances de croissance de l'huître creuse *Crassostrea gigas* (Thunberg) dans le bassin d'élevage de Marennes-Oléron entre 1979 & 1982. *Haliotis*, 15 : 183-192.
- Berthomé J.-P., Prou J., Razet D., Garnier J., 1984. Première approche d'une méthode d'estimation prévisionnelle de la production potentielle d'huître creuse *C. gigas* d'élevage. *Haliotis*, 14: 39-48
- Bessonov O. A., Spichak S. K., Kafanov A. L., 1969. Interpopulation variability and spatial distribution of *Cardium edule* in the sea of Azov : 406-412.
- Beukema J. J., 1973. Migration and secondary spatfall of *Macoma balthica* (L.) in the western part of the Wadden Sea. *Neth. J. Zool.*, 23 (3) : 356-357.
- Beukema J. J., 1976. Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flat of the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 10 (2) : 236-261.
- Beukema J. J., 1979. Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea: effects of a severe winter. *Neth. J. Sea Res.*, 13 (2) : 203-223.
- Beukema J. J., 1982. Annual variation in reproductive success and biomass of the major macrozoobenthic species living in a tidal flat area of the Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 16 : 37-45.
- Beukema J. J., Cadée G. C., Hummel H., 1983. Differential variability in time and space of numbers in suspension and deposit feeding benthic species in a tidal flat area. *Oceanologica Acta, N° spécial* (Actes 17<sup>e</sup> Symp. Biol. mar., Brest) : 21-26.
- Beukema J. J., Cadée G. C., Jansen J. J. M., 1976. Variability of growth rate of *Macoma balthica* (L.) in the Wadden Sea in relation to availability of food. In : Biology of benthic organisms. Keegan B. F., O'Ceidigh P. & Boaden P. J. S. (eds.), Pergamon Press, Oxford. *Proc. 17th Eur. mar. Biol. Symp.* : 69-77.
- Beukema J. J., Knol E., Cadée G. C., 1985. Effects of temperature on the length of the annual growing season in the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.) living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 90 : 129-144.
- Beukema J. J., Meehan B. W., 1985. Latitudinal variation in linear growth and other shell characteristics of *Macoma balthica*. *Mar. Biol.*, 90 : 27-33.
- Beverton R. J. H., Holt S. J., 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest., Minist. Agric. Fish. Food London (G.B.), Ser. II*, 19 : 533 p.
- Bhattacharya C. G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, 23 (1) : 115-135.
- Bhaud M., Cazaux C., Mathivat-Lallier M. H., 1990. Métamorphose retardée chez les larves de polychètes et modèle d'acquisition de la vie benthique. *Océanis*, 16 (3) : 207-223.
- Biagianti S., Maillard C., 1984. Etude des altérations induites par un Trématode : *Labratrema minimus* dans le foie de deux espèces de Muges. *Rap. Activité Contrat CNEXO 82/27/9, 1<sup>ère</sup> partie*.
- Birstein J. A., 1936. The growth and propagation of *Cardium edule* of Mertvy Kultuk and Kaidak in caspian sea in connection with salinity. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, 4 : 195-199.
- Blanc F., Chardy P., Laurec A., Reys J.-P., 1976. Choix des métriques qualitatives en analyse d'inertie. Implications en écologie marine benthique. *Mar. Biol.*, 35 : 49-67.
- Blegvad H., 1914. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. *Rep. Dan. Biol. stn.*, 2 : 41-78.
- Bligh E. G., Dyer W. J., 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biochem. Physiol.*, 37 (8) : 911-917.
- Blondel J., 1976. Stratégies démographiques et successions écologiques. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 101 (4) : 695-718.
- Bodoy A., 1982. Croissance saisonnière du bivalve *Donax trunculus* (L.) en Méditerranée Nord-Occidentale (France). *Malacologia*, 22 (1-2) : 353-358.
- Bodoy A., 1986. Assessments of natural mortality of cultivated oysters (*Crassostrea gigas*) in the bay of Marennes-Oléron (France). *I.C.E.S., C.M. 1986/K 38* : 12 p.
- Bodoy A., Fouet I., Garnier J., (in prep). Fluctuations de la croissance et de la composition biochimique de *Crassostrea gigas* Thunberg, en fonction du niveau d'émersion.
- Bodoy A., Massé H., 1978. Quelques paramètres permettant de suivre la production organique d'un Mollusque Bivalve au cours d'un cycle saisonnier. *Publ. Sci. Tech. C.N.E.X.O. Act. Colloq.*, 7 : 753-766.
- Bodoy A., Prou J., Berthomé J.-P., 1986. Etude comparative de différents indices de condition chez l'huître creuse (*Crassostrea gigas*). *Haliotis*, 15 : 173-182.

## BIBLIOGRAPHIE

- Bohn-Havas M., 1986. Reconstruction of the paleoenvironment of a miocene area in Hungary based on molluscs. *Proc. 8th Int. Malac. Cong., Budapest*, 31-36.
- Bonnel B., 1986. Contribution à l'étude de l'élevage de la coque *Cerastoderma edule* dans le Traict du Croisic, juillet 1984-novembre 1985. *Rap. Chambre de Commerce et d'Industrie de St Nazaire-I.F.R.E.M.E.R. Nantes* : 92 p. + annexes.
- Boromthanasarat S., 1986. *Les bouchots à Mytilus edulis Linnaeus dans l'écosystème estuarien du bassin de Marennes-Oléron (France) : aspects biologique et bioénergétique*. Thèse de Doctorat de l'Université d'Aix Marseille II : 142 p.
- Boromthanasarat S., Deslous-Paoli J.-M., 1988. Production of *Mytilus edulis* L. reared on bouchots in the bay of Marennes-Oleron: comparison between two methods of culture. *Aquaculture*, 72 : 255-263.
- Boromthanasarat S., Deslous-Paoli J.-M., Héral M., 1987. Reproduction et recrutement de *Mytilus edulis* L. cultivée sur les bouchots du bassin de Marennes-Oléron. *Haliotis*, 16 : 317-326.
- Bouxin H., 1937. Technique d'élevage de la coque commune (*Cardium edule* L.). *Rev. Trav. Off. pêches marit.*, 10 (1) : 81-91.
- Bowden J., Heppell D. 1968. Revised list of British mollusca. Part. 2, Unionacea-Cardiacea. *J. Conch., London*, 26 : 237-272.
- Bowers E. A., 1969. *Cercaria bucephalopsis haimaena* (Lacaze-Duthiers, 1854) (Digenea: Bucephalidae) in the cockle, *Cardium edule* L., in South Wales. *J. nat. Hist.*, 3 : 409-422.
- Bowers E. A., James B. L., 1967. Studies on the morphology, ecology and life-cycle of *Meiogymnophallus minutus* (Cobbold, 1859) comb. nov. (Trematoda: Gymnophallidae). *Parasitology*, 57 (2) : 281-300.
- Boyden C. R., 1969. Ecology of the cockle *Cardium glaucum* Bruguière. *Essex Na.*, 32 : 223-226.
- Boyden C. R., 1971 a. A note on the nomenclature of two European cockles. *Zool. J. Linn. Soc.*, 50 : 307-310.
- Boyden C. R., 1971 b. A comparative study of the reproductive cycles of the cockles *Cerastoderma edule* and *C. glaucum*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 51 : 605-622.
- Boyden C. R., 1972 a. The behaviour, survival and respiration of *Cerastoderma edule* and *C. glaucum* in air. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 52 : 661-680.
- Boyden C. R., 1972 b. Aerial respiration of the cockle *Cerastoderma edule* in relation to temperature. *Comp. Biochem. Physiol.*, 43 A : 697-712.
- Boyden C. R., 1972 c. Relationship of size to age in the cockles *Cerastoderma edule* and *C. glaucum* from the River Crouch estuary, Essex. *J. Conch., London*, 27 : 475-489.
- Boyden C. R., 1973. Observations on the shell morphology of two species of cockle *Cerastoderma edule* and *C. glaucum*. *Zool. J. Linn. Soc.*, 52 : 269-292.
- Boyden C. R., Russell P. J. C., 1972. The distribution and habitat range of the brackish water cockle (*Cardium (Cerastoderma) glaucum*) in the British isles. *J. Anim. Ecol.*, 41 : 719-734.
- Brackman C., 1936. *Cardium edule* L. var. *lamarcki* Reeve. *Basteria*, 1 : 39-44.
- Brenchley G. A., 1982. Mechanisms of spatial competition in marine soft-bottom communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 60 : 17-34.
- Brey T., 1986. Estimation of annual P/B-ratio and production of marine benthic invertebrates from length-frequency data. *Ophelia*, Suppl. 4 : 45-54.
- Brey T., 1990 a. Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight. *Meeresforsch.*, 32 : 329-343.
- Brey T., 1990 b. Confidence limits for secondary production estimates: application of the bootstrap to the increment summation method. *Mar. Biol.*, 106 : 503-508.
- Brock V., 1978. Morphological and biochemical criteria for the separation of *Cardium glaucum* (Bruguière) from *Cardium edule* L. *Ophelia*, 17 (2) : 207-214.
- Brock V., 1979. Habitat selection of two congeneric bivalves, *Cardium edule* and *C. glaucum* in sympatric and allopatric populations. *Mar. Biol.*, 54 : 149-156.
- Brock V., 1980 a. The geographical distribution of *Cerastoderma [Cardium] edule* (L.) and *C. lamarcki* (Reeve) in the Baltic and adjacent seas related to salinity and salinity fluctuations. *Ophelia*, 19 (2) : 207-214.
- Brock V., 1980 b. Notes on relations between density, settling, and growth of two sympatric cockles, *Cardium edule* (L.) and *C. glaucum* (Bruguière). *Ophelia*, Suppl. 1 : 241-248.
- Brock V., 1980 c. Evidence for niche differences in sympatric populations of *Cerastoderma edule* and *C. lamarcki*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2 : 75-80.

## BIBLIOGRAPHIE

- Brock V., 1982. Does displacement of spawning time occur in the sibling species *Cerastoderma edule* and *C. lamarcki*? *Mar. Biol.*, 67 : 33-38.
- Brock V., 1985. Immuno-electrophoretic studies of genetic relations between populations of *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis* from the Mediterranean, the Baltic, the east and West Atlantic, and the East Pacific. *Proc. 19th Eur. mar. Biol. Symp.*, Gibbs P. E. (ed.), Cambridge University Press : 515-520.
- Brock V., 1987. Genetic relations between the bivalves *Cardium (Cerastoderma) edule*, *Cardium lamarcki* and *Cardium glaucum*, studied by means of crossed immunoelectrophoresis. *Mar. Biol.*, 93 : 493-498.
- Brock V., 1991. An interdisciplinary study of evolution in the cockles, *Cardium (Cerastoderma) edule*, *C. glaucum*, and *C. lamarcki*. Naturvidenlige Doktorgrad, Kobenhavns Universitet : 31 p.
- Brock V., Christiansen G., 1989. Evolution of *Cardium (Cerastoderma) edule*, *C. lamarcki* and *C. glaucum*: studies of DNA-variation. *Mar. Biol.* 102 : 505-511.
- Brock V., Lopez E., Bourget E., 1987. A marine biological approach used for paleoenvironmental reconstruction of the *Littorina* sea habitat conditions at Mesolithic Ertebølle. *Ophelia*, 28 (1) : 63-73.
- Brody S., 1945. *Bioenergetics and growth*. Beukema J. J. & De Bruin (eds.), Reinhold, New York : 309 p.
- Brown R. A., O'Connor R. J., 1974. Some observations on the relationships between oyster catchers *Haematopus ostralegus* L. and cockles *Cardium edule* L. in Strangford Lough. *Irish Naturalist's Journal*, 18 : 73-80.
- Brown R. A., Seed R., O'Connor R. J., 1976. A comparison of relative growth in *Cerastoderma (= Cardium) edule*, *Modiolus modiolus*, and *Mytilus edulis* (Mollusca: Bivalvia). *J. Zool. Lond.* 179 : 297-315.
- Brown W. L., Wilson E. O., 1956. Character displacement. *Syst. Zool.*, 2 : 72-84.
- Bruguère M., 1789. Encyclopédie méthodique, Histoire naturelle des vers. 1 : 222 p.
- Bucquoy E., Dautzenberg Ph., Dollfus G., 1882-1898. *Les Mollusques marins du Roussillon*. Baillièrè & Fils (eds.), Paris : 1454 p.
- Buestel D., Laurec A., 1975. Croissance de la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* L.) en rade de Brest et en baie de Saint-Brieuc. *Haliotis*, 5 : 173-177.
- Bunting L. E., Eslick A., Jones J. W., Orton J. H., 1936. Rate of growth of *Cardium edule*. *Nature*, London : 705-706.
- Cadée G. C., Hegeman J., 1974. Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 8 (2-3) : 260-291.
- Cadée G. H., 1988. The use of size-frequency distribution in paleoecology. *Lethaia*, 21 : 289-290.
- Cadée G. H., 1989. Size-selective transport of shells by birds and its palaeoecological implications. *Palaeontology*, 32 (2) : 429-437.
- Cahour A., 1968. *Cycle de reproduction et sexualité de huit espèces de Mollusques Bivalves*. D. E. A. Sci. nat., Université Bretagne Occidentale, Brest : 33 p.
- Callame B., 1961. Contribution à l'étude du milieu meuble intertidal des côtes Charentaises. *Travaux du C.R.E.O.*, 6 (1, 2, 3) : 1-113.
- Canário A., Andrade J. P., 1984. Sobre a ocorrência de *Cerastoderma glaucum* (Poiret, 1789) na Ria Formosa (Algarve). *Act. IV Simp. Iberico. Est. Benthos Marinho*, 2 : 341-348.
- Cancela Da Fonseca L., Costa A. M., Bernardo J. M., 1989. Seasonal variation of benthic and fish communities in a shallow land-locked coastal lagoon (St. André, SW Portugal). *In: Topics in marine biology*. Ros J. D. (ed.). *Scient. Mar.*, 53 (2-3) : 663-669.
- Cassie R. M., 1954. Some use of the probability paper in the analysis of frequency distributions. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 5 : 513-522.
- Catoira J. L., Martinez D., De Coo A., 1984. Contribution al estudio del crecimiento del berberecho (*Cerastoderma edule* L.) en las Rías Altas Gallegas. *Act. IV Simp. Iberico Est. Benthos Marinho*, 2 : 295-306.
- Chambers M. R., Milne H., 1979. Seasonal variation in the condition of some intertidal invertebrates of the Ythan estuary, Scotland. *Est. Coast. Mar. Sci.*, 8 : 411-419.
- Chardy P., 1987. Modèle de simulation du système benthique des sédiments grossiers du golfe normano-breton (Manche). *Oceanol Acta*, 10 (4) : 421-434.
- Chardy P., Glémarec M., Laurec A., 1976. Application of inertia methods to benthic marine ecology: practical implications of the basic options. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 4 : 179-205.

## BIBLIOGRAPHIE

- Charidy P., Guillaumont B., Hamon D., 1984. Etude dynamique de la population de *Nucula nucleus* (bivalve, protobranch) du cap de Flamanville (Manche). *Oceanol. Acta*, 7 (1) : 103-112.
- Chassé C., 1972. *Economie sédimentaire et biologique (production) des estrans meubles des côtes de Bretagne*. Thèse Doctorat d'Etat ès-Sciences Naturelles, Université Paris VI : 293 p.
- Chassé C., Glémarec M., 1976 a. Principes généraux de la classification des fonds pour la cartographie biosédimentaire. *J. Rech. Océanogr.*, 1 (3) : 1-18.
- Chassé C., Glémarec M., 1976 b. Atlas des fonds meubles du plateau continental du golfe de Gascogne. Cartes sédimentaires. *I.C.A. Brest* : 10 p.
- Chassé C., Glémarec M., Guillou J., Hily C., 1978. Répartition des biomasses de la macrofaune endogée des sédiments meubles du Golfe de Gascogne (nord et centre). *J. Rech. Océanogr.*, 4 (3) : 3-9.
- Chaussade J., Corlay J.-P., 1988. Atlas des pêches et des cultures marines en France. *Collection les Atlas de l'Atlas de France*. G. I. P. Reclus (ed.), Montpellier : 103 p.
- Chavan A., 1945. Essai de corrélation entre les variétés du *Cardium edule*. *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat.*, Paris 17 : 121-135.
- Cheng T. C., Burton R. W., 1966. Relationship between *Bucephalus sp.* and *Crassostrea virginica*: a histochemical study of some carbohydrates and carbohydrate complexes occurring in the host and parasite. *Parasitology*, 56 (1) : 111-112.
- Chessel D., 1978. Description non paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce. *Biométrie et Ecologie* : 45-135.
- Chevalier R., Arbault S., Camus P., 1985. Quelques réflexions sur la variabilité des résultats des campagnes d'évaluation d'oeufs et larves. *C.I.E.M. C.M. 1985/L:20* : 18 p.
- Chevalier H., Granier J., Lucas A., 1976. Mollusques marins des côtes de France commercialisés pour la consommation. *Haliotis*, 5 : 107-120.
- Claridge P. N., Potter I. C., 1985. Distribution, abundance and size composition of mullet populations in the Severn estuary and Bristol Channel. *J. mar. biol. U. K.*, 65 : 325-335.
- Clavier, J., 1984. Distribution verticale de la macrofaune benthique dans un sédiment fin non exondable. *Cah. Biol. Mar.*, 25 : 141-152.
- Clavier J., Richards O., 1984 (1986). Estimation du stock naturel d'ormeaux (*Haliotis tuberculata*) dans la région de Saint-Malo. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 48 (3 et 4) : 95-105.
- Cloern J. E., 1982. Does the benthos control phytoplankton biomass in south San Francisco bay ?. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 9 : 191-202.
- Cloern J. E., Nichols F. H., 1978. A von Bertalanffy growth model with a seasonally varying coefficient. *J. Fish. Res. Board Can.*, 35 : 1479-1482.
- Cochran W. G., 1977. *Sampling techniques*. 3rd edition. Wiley & Sons (eds.), New-York, : 428 p.
- Coen G., 1915. Nota sui *Cardium* della sezione *Cerastoderma*. *Atti Accad. sci. Veneto Trentina Istriana*. 7 : 54 p.
- Cole H. A., 1935. On some larval trematode parasites of the mussel (*Mytilus edulis*) and the cockle (*Cardium edule*). *Parasitology*, 27 : 276-280.
- Cole H. A., 1956 a. A preliminary study of growth-rate in cockles (*Cardium edule* L.) in relation to commercial exploitation. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 22 : 77-90.
- Cole H. A., 1956 b. Benthos and the shellfish of commerce. In: *Sea Fisheries: Their Investigation in the United Kingdom*, 207-250. Graham M. (ed.), Arnold E., Ltd. London : 487 p.
- Commito J. A., Ambrose W. G., 1985. Multiple trophic levels in soft-bottom communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 26 : 289-293.
- Comps M., Duthoit J.-L., 1976. Infection virale associée à la "maladie des branchies" de l'huître portugaise *Crassostrea angulata* Lmk. *C. R. Acad. Sci., Paris, Série D*, 283 : 1595-1597.
- Conover R. J., 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 11 : 338-345.
- Conway G. R., Glass N. R., Wilcox J. C., 1970. Fitting non-linear models to biological data by Marquardt's algorithm. *Ecology*, 51 : 503-507.
- Cornet M., 1985. Recherches sur l'écologie des mollusques bivalves du plateau continental Sud-Gascogne. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, 61 (1) : 59-74.
- Coum A., 1979. *La population de crépidules *Crepidula fornicata* (L. 1758) en Rade de Brest : écologie et dynamique*. Thèse Doctorat 3<sup>ème</sup> Cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest : 146 p.
- Creek G. A., 1960. The development of the lamellibranch *Cardium edule* L. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 135 (2) : 243-260.
- Cuff W., Coleman N., 1979. Optimal survey design : lessons from a stratified random sample of macrobenthos. *J. Fish. Res. Board. Can.* 36 (4) : 351-361.

## BIBLIOGRAPHIE

- Cushing D. H., 1973. Dependence of recruitment on parent stock. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30 (12) : 1965-1976.
- Daget J., 1979. *Les modèles mathématiques en écologie*. Collection d'écologie 8, Masson (éd.), Paris : 172 p.
- Daget J., Le Guen J.-C., 1975. Les critères d'âge chez les poissons. In : *Problèmes d'écologie : la démographie des populations de vertébrés*. Chapitre VII. Lamotte & Bourlière (eds.), Masson & Cie, Paris : 253-289.
- Dame R. F., 1975. Day degree growth models for intertidal oysters. *Contr. mar. Sci. Univ. Texas*, 19 : 107-112.
- Dankers N., Beukema J. J., 1981. Distributional patterns of macrozoobenthic species in relation to some environmental factors, In: *Invertebrates of the Wadden Sea*. N. Dankers H., Kühl & W.J. Wolff (eds.), A. A. Balkema, Rotterdam : 69-103.
- Daou R., Gouletquer P., 1988. Effets de la turbidité sur les palourdes adultes *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve) : croissance, mortalité, effort de reproduction, composition biochimique. *Océanis*, 14 : 375-389.
- Dauvin J. C., 1984. *Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz*. Thèse Doctorat d'Etat, Science Nat., Univ. Pierre et Marie Curie, Paris VI, 1 & 2 : 846 p.
- Dawes B., 1947. *The Trematod of British Fishes*. Ray Soc. Publs., London.
- De Coo A., Otero Llovo J. R., Lopez Gomez C., Lorenzo Miranda J., Garrido Mauricio, S. 1984. Estudio comparativo de tres diseños de muestreo: aleatorio estratificado, sistemático y conglomerado en dos etapas, aplicados a bancos sumergidos de moluscos bivalvos. *Act. il V Simp. Ibérico Est. benthos marinho*, 2 : 1-10.
- De Jonge V., 1992. *Physical processes and dynamics of microphytobenthos in the Ems estuary (The Netherlands)*. Ph. D. Thesis, University of Groningen, The Netherlands : 176 p.
- Dechamberoy C., Pontier L., Sirou F., Vouvé J., 1977. Apport de la thermographie infrarouge aéroportée à la connaissance de la dynamique superficielle des estuaires (système Charente-Seudre-anse de l'Aiguillon). *C. R. Acad. Sc. Paris, Série D*, 284 (14) : 1269-1272.
- Deith M. R., 1985. The composition of tidally deposited growth lines in the shell of the edible cockle, *Cerastoderma edule*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 65 : 573-581.
- Delhomme J.-P., 1978. Applications de la théorie des variables régionalisées dans les sciences de l'eau. *Bulletin du B.R.G.M.*, 3 (4) : 341-375.
- Deltreil J.-P., His E., 1970. Sur la présence d'une cercaire de trématode chez *Cardium edule* L. dans le bassin d'Arcachon. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 34 (2) : 225-232.
- Deltreil J.-P., His E., 1972. Evolution d'un gisement de *Cardium edule* Lmk dans le bassin d'Arcachon. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 36 (3) : 301-308.
- Deroo M., 1978. A propos de l'échantillonnage en écologie. In : *Biométrie et Ecologie*, Legay J. M. & Tomassone R. (eds.), 1 : 201-221.
- Deslous-Paoli J.-M., 1980. *Contribution à l'étude de la biologie de l'huître Crassostrea gigas Thunberg dans le bassin et les claires de Marennes-Oléron*. Thèse Doctorat 3<sup>ème</sup> Cycle, Université d'Aix Marseille II : 121 p.
- Deslous-Paoli J.-M., 1982. Croissance et qualité de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg en élevage dans le bassin de Marennes-Oléron. *Téthys*, 10 (4) : 365-371.
- Deslous-Paoli J.-M., 1984. *Crepidula fornicata* L. dans le bassin de Marennes-Oléron. *Rap. I.S.T.P.M. La Tremblade - E.P.R. Poitou-Charentes* : 80 p. + annexes.
- Deslous-Paoli J.-M., 1985. *Crepidula fornicata* L. (gastéropode) dans le bassin de Marennes-Oléron : structure, dynamique et production d'une population. *Oceanol. Acta*, 8 (4) : 453-460.
- Deslous-Paoli J.-M., 1987. Assessment of energetic requirements of reared molluscs and of their main competitors. In : *Aquaculture, Shellfish Culture Development and Management*. International Seminar in La Rochelle (France) Mars 1985. IFREMER Brest (ed.) : 319-346.
- Deslous-Paoli J.-M., Héral M., 1984. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole. *Haliotis*, 14 : 79-90.
- Deslous-Paoli J.-M., Héral M., 1986. *Crepidula fornicata* L. (Gastéropode, Calyptraeidae) dans le bassin de Marennes-Oléron : composition et valeur énergétique des individus et des pontes. *Oceanol. Acta*, 9 (3) : 305-311.
- Deslous-Paoli J.-M., Héral M., 1988. Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultured in the bay of Marennes-Oléron. *Aquat. Living Resour.*, 1 : 239-249.

## BIBLIOGRAPHIE

- Deslous-Paoli J.-M., Héral M., Berthomé J.-P., Razet D., Garnier J., 1981 (1982). Reproduction naturelle de *Crassostrea gigas* Thunberg dans le bassin de Marennes-Oléron en 1979 et 1981 : aspects biochimiques et énergétiques. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 45 (4) : 319-327.
- Deslous-Paoli J. M., Héral M., Gouletquer P., Boromthanasarat W., Prou J., Razet D., Garnier J., 1987. Efficiency of particle retention in intertidal bivalve molluscs : seasonal variations under natural conditions. *Poster Eur. Mar. Biol. Symp., Barcelona*.
- Deslous-Paoli J.-M., Héral M., Gouletquer P., Boromthanasarat W., Razet D., Garnier J., Prou J., Barillet L., 1987. Evolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. Indices biochimiques des milieux marins. *Oceanis*, 13 (4-5) : 575-579.
- Deslous-Paoli J. M., Héral M., Jousset M., Boromthanasarat S., Gouletquer P., Sauriau P. G., 1988. Total lipid content and lipid energetic values of bivalve molluscs. *Comp. Biochem. Physiol.*, 89B (1) : 51-53.
- Deslous-Paoli J.-M., Héral M., Massé H., 1985. Bilan énergétique d'une population de *Crepidula fornicata* dans le bassin de Marennes-Oléron. In: *Bases Biologiques de l'aquaculture, Montpellier. IFREMER (ed.), Actes Colloq.*, 1 : 109-124.
- Deslous-Paoli J.-M., Populus J., L'Herroux M., Brussieu M., 1987. Estimation des stocks conchylicoles par télédétection : résultats et perspectives. In : Ceccaldi, J., Champalbert, G. (eds.). Les aménagements côtiers et la gestion du littoral. Exploitation des ressources. *Actes 4ème Colloq. fr-Japon. Océanog., Marseille*, 7 : 39-54.
- Deslous-Paoli J.-M., Sornin J.-M., Héral M., 1987. Variations saisonnières in situ de la production et de la composition des biodépôts de trois mollusques estuariens (*Mytilus edulis*, *Crassostrea gigas*, *Crepidula fornicata*). *Haliotis*, 16 : 233-245.
- Deslous-Paoli J.-M., Zanette Y., Héral M., Masse H., Garnier J., 1981. (1982). Amélioration de la forme et de la qualité de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg dans les claires de Marennes-Oléron. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 45 (3) : 181-194.
- Desprez M., Bachelet G., Beukema J. J., Ducrotoy J.-P., Essin J., Marchand J., Michaelis H., Robineau B., Wilson J. G., 1991. Dynamique des populations de *Macoma balthica* (L.) dans les estuaires du Nord-Ouest de l'Europe : première synthèse. In: *Estuaries and coasts: spatial and temporal intercomparisons*. Elliott M. & Ducrotoy J.-P. (eds.), Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark. *Proc. 19th ECSA* : 159-166.
- Desprez M., Ducrotoy J.-P., Elkaim B., Lafite R., Lemoine M., Sueur F., 1987 a. Crise de la production de coques (*Cerastoderma edule*) en baie de Somme : analyse de la reproduction et relations avec l'environnement. *Haliotis*, 16 : 327-351.
- Desprez M., Ducrotoy J.-P., Elkaim B., 1987 b. Crise de la production des coques (*Cerastoderma edule*) en Baie de Somme. I. Synthèse des connaissances biologiques. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 49 (3 et 4) : 215-230.
- Desprez M., Ducrotoy J.-P., Rybarczyk H., 1988. L'exploitation des ressources naturelles de l'estuaire de la Somme. Devenir du recrutement exceptionnel de coques (*Cerastoderma edule*) en Baie de Somme au cours de l'hiver 1987-88. *Rap. GEMEL / Rég. Picardie* : 24 p.
- Desprez M., Ducrotoy J.-P., Rybarczyk H., 1989. Fonctionnement biologique des gisements de coques de la Baie de Somme (France) à la suite du recrutement massif de 1987 : recrutements de 1988 et 1989, environnement bio-sédimentaire. *Rap. Scient. GEMEL / C. Région. Picardie* (4) : 42 p. + annexes.
- Desprez M., Ducrotoy J.-P., Sylvand B., 1986. Fluctuations naturelles et évolution artificielle des biocénoses macrozoobenthiques intertidales de trois estuaires des côtes françaises de la Manche. *Hydrobiologia*, 142 : 249-270.
- Dewarumez J.-M., 1983. Evolution de populations de Mollusques intertidaux en relation avec des modifications sédimentologiques sur le littoral de la Mer du Nord. *Haliotis* 13 : 3-12.
- Di Natale A., 1980. Extra-mediterranean species of mollusca along the southern italian coasts. *Haliotis* 10 (2) : 48-48.
- Dijkema R., Bol J., Vroonland C. S., 1987. Enhancement of the production of cockles (*Cerastoderma edule* L.) by thinning out a dense natural bed and reseedling, Oosterschelde, SW Netherlands. *I.C.E.S C.M. 1987/K:12* : 20 p.
- Diop M. S., Glémarec M., 1990. Rôle des facteurs abiotiques et biotiques sur le recrutement du bivalve *Venus rosalina* (Rang) en Mauritanie. *Vie milieu*, 40 (1) : 1-15.
- Dixon D. R., Flavell N., 1986. A comparative study of the chromosomes of *Mytilus edulis* and *Mytilus galloprovincialis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 66 : 219-228.

## BIBLIOGRAPHIE

- Domínguez M., Alcaraz M., 1983. Larvas de moluscos lamelibranquios de la ría de Pontevedra: Metodología y sistemática. *Inv. Pesq.*, 47 (2) : 345-357.
- Dörjes J., 1988. Report of the meeting of the sedimentary intertidal group. *Rep. COST 647, Sedimentary Intertidal Group* : 32 p.
- Dörjes J., Michaelis H., Rhode B., 1986. Long-term studies of macrozoobenthos in intertidal and shallow subtidal habitats near the island of Norderney (East Frisian coast, Germany). *Hydrobiologia*, 142 : 217-232.
- Downing J. A., 1979. Aggregation, transformation and the design of benthos sampling programs. *J. Fish. Res. Board Can.*, 36 : 1454-1463.
- Dubois M., Gilles K. A., Hamilton J. K., Rebers P. A., Smith F., 1956. Colorimetric method for the determination of sugars and related substances. *Analyt. Chem.*, 28 : 350-356.
- Ducrotoy J.-P., Caudron E., Triplet P., 1983. Population dynamics of bivalves in an estuary and prey selection by the oyster-catcher: *Haematopus ostralegus* (L.). *J. moll. Stud. Suppl.* 12A : p. 220
- Ducrotoy J.-P., Desprez M., 1986. Evolution spatio-temporelle de populations estuariennes de Bivalves, liée à des perturbations naturelles ou artificielles. *Haliotis* 15 : 283-299.
- Ducrotoy J.-P., Desprez M., Elkaim B., 1987. Crise de la production des coques (*Cerastoderma edule*) en baie de Somme. II. Impact de la dynamique biosédimentaire. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* 49 (3-4) : 231-241.
- Ducrotoy J.-P., Desprez M., Sylvand B., Elkaim B., 1989. General methods of study of macrotidal estuaries: the bio-sedimentary approach. In: Developments in Estuarine and Coastal Study Techniques. McManus J. & Elliott M. (eds.), Olsen & Olsen, Fredenborg, Denmark. *Proc. EBSA 17 Symposium* : 41-52.
- Dupouy J., Martinez J.-C., 1973. Action de *Proctoeces maculatus* (Loos 1901) (Trematoda, Fellodistomatidae) sur le développement des gonades chez *Mytilus galloprovincialis* Lmk. *C. R. Acad. Sc. Paris (Sér. D)*, 277 : 1889-1892.
- Efron B., 1979. Bootstrap methods: another look at the jack-knife. *Ann. Statist.*, 7 : 1-26.
- Eisma D., 1965. Shell-characteristics of *Cardium edule* L. as indicator of salinity. *Neth. J. Sea Res.*, 2 (4) : 493-540.
- Eisma D., Mook W. G., Das H. A., 1976. Shell characteristics, isotopic composition and trace-element contents of some euryhaline molluscs as indicators of salinity. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 19 : 39-62.
- Elliott J. M., 1979. Some methods of the statistical analysis of samples benthic invertebrates. *Freshwater biol. Assoc. Sci. Publ.* 25 : 157 p.
- Ertman S. C., Jumars P. A., 1988. Effects of bivalve siphonal currents on the settlement of inert particles and larvae. *J. Mar. Res.*, 46 : 797-813.
- Escofier B., Pagès J., 1990. *Analyses factorielles simples et multiples. Objectifs, méthodes et interprétation.* 2<sup>ème</sup> édition. Dunod-Bordas (ed.), Paris : 267 p.
- Essink K., Beukema J. J., Coosen J., Craeymeersch J. A., Ducrotoy J.-P., Michaelis H., Robineau B., 1991. Population dynamics of the bivalve mollusc *Scrobicularia plana* da Costa: comparisons in time and space. In: *Estuaries and coasts: spatial and temporal intercomparisons.* Elliott M. & Ducrotoy J.-P. (eds.), Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark. *Proc. 19th ECSA* : 167-172.
- Essink K., Bos A. H., 1985. Growth of three bivalve molluscs transplanted along the axis of the Ems estuary. *Neth. J. Sea Res.*, 19 (1) : 45-51.
- Evans S., 1977. Growth, production, and biomass release of a non-stable population of *Cardium edule* L. (Bivalvia). *Zoon*, 5 (2) : 133-141.
- Evans S., Tallmark B., 1976. Distribution and size frequency of bivalve molluscs on a shallow, sandy bottom in Gullmar Fjord (Sweden). *Zoon*, 4 (1) : 47-52.
- Evans S., Tallmark B., 1977. Growth and biomass of bivalve molluscs on a shallow, sandy bottom in Gullmar Fjord (Sweden). *Zoon*, 5 : 33-38.
- Faudeau F., 1924. Les mollusques comestibles des côtes de l'Aunis. *Ann. Soc. Sci. nat. Charente Inf.*, 3 : 21-57.
- Faliex E., Biagiatti S., 1987. Metacercarial infection of marine fish by *Labratrema minimus* (Digenea, Bucephalidae): histo-cytological analysis of host-parasite relationship. *Aquaculture*, 67 (1-2) : 229-232.
- Farrow G. E., 1971. Periodicity structures in the bivalve shell : experiments to establish growth controls in *Cerastoderma edule* from the Thames estuary. *Palaeontology*, 14 (4) : 571-588.

## BIBLIOGRAPHIE

- Farrow G. E., 1972. Periodicity structures in the bivalve shell : analysis of stunting in *Cerastoderma edule* from the Burry Inlet (South Wales). *Palaeontology*, 15 (1) : 61-72.
- Farrow G. E., 1974. On the ecology and sedimentation of the *Cardium* shellsands and transgressive shellbanks of Traigh Mhor, island of Barra, Outer Hebrides. *Trans. Royal Soc. Edinburgh*, 69 (9) : 203-230.
- Faure G., 1967. *Bionomie et écologie de la macrofaune des substrats meubles des côtes charentaises. Note sur l'écologie de Tellina tenuis Da Costa*. Thèse Doctorat 3<sup>ème</sup> Cycle, Université Marseille : 86 p.
- Faure G., 1969. Bionomie et écologie de la macrofaune des substrats meubles de la côte charentaise. *Téthys*, 1 (3) : 751-778.
- Fenchel T., 1965. Character displacement and coexistence in mud snails (*Hydrobiidae*). *Oecologia*, 20 : 1-17.
- Fénelon J.-P., 1981. Qu'est-ce que l'analyse des données ? *Lefonen* (ed.), Paris : 311 p.
- Fernandez Castro N., Guillou J., Le Pennec M., Cardenas Lopez J. J., 1989. Le cycle sexuel de *Cerastoderma edule* L. (Bivalve : *Cardiidae*) à Brouénnou (Finistère). *Haliotis*, 19 : 325-334.
- Fernandez-Cortes F., Romaris X. M., Pazo J. P., Moscoso E. R., 1984. Distribution de las poblaciones de bivalvos en la ensenada de San Simon (Ría de Vigo). *Act. IV Simp. Iberico Benthos Marinho*, 2 : 267-282.
- Feuillet M., Héral M., Razet D., Guerguin F., Abrioux M.-F., 1979. Les substances dissoutes dans les eaux du bassin Marennes-Oléron et dans les eaux interstitielles de ses parcs conchylicoles : résultats préliminaires. *C.I.E.M. C.M. 1979/K:17* : 12 p.
- Feuillet-Girard M., Héral M., Sornin J.-M., Deslous-Paoli J.-M., Robert J.-M., Mornet F., Razet D., 1988. Eléments azotés de la colonne d'eau et de l'interface eau-sédiment du bassin de Marennes-Oléron : influence des cultures d'huîtres. *Aquat. Living Resour.*, 1 : 251-265.
- Figueras A., 1956. Moluscos de las playas de la Ría de Vigo. I. Ecología y distribución. *Inv. Pesq.*, 5 : 51-88.
- Figueras A., 1957. Moluscos de las playas de la Ría de Vigo. II. Crecimiento y reproducción. *Inv. Pesq.*, 7 : 49-97.
- Figueras A., 1965. Crecimiento de *Cardium edule*. *V Reun. Produc. Pesq.* : 70-73.
- Figueras A., 1966. Ecología y crecimiento de *Cardium edule* L. en el estuario del río Miño. (N.W. de España). *Inv. Pesq.*, 30 : 577-588.
- Fingerman M., 1976. Endocrine mechanisms in estuarine animals: invertebrates and fishes. In: *Estuarine Processes, Vol. 1, Uses, Stresses, and Adaptation to the Estuary*. Wiley M. (ed.), Academic press, New York, : 449-468.
- Finney D., 1941. On the distribution of a variate whose logarithm normally distributed. *J. R. Statis. Soc. Suppl.*, 7 : 144-161.
- Fischer W., Schneider M., Bauchot M.-L., 1987. Méditerranée et Mer Noire. Zone de Pêche 37. Révision 1. Volume 1. Végétaux et invertébrés. *Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche*. F.A.O./C.E.E. (eds.), Rome : 760 p.
- Foster-Smith R. L., 1975 a. The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* (L.), *Cerastoderma edule* (L.) and *Venerupis pullastra* (Montagu). *J. exp. mar. Biol Ecol.*, 17 : 1-22.
- Foster-Smith R. L., 1975 b. The role of mucus in the mechanism of feeding in three filter-feeding bivalves. *Proc. malac. Soc. Lond.*, 41 : 571-588.
- Franc A., 1960. Classe des bivalves. Bivalvia Linné, 1758 Acephala Link, 1807 Lamellibranchiata Blainville, 1814 Pelecypoda Goldfuss, 1820. In : *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Bryozoaires, Brachiopodes, Chétognathes, Pogonophores, Mollusques, (Généralités, Aplacophores, Polyplacophores, Monoplacophores, Bivalves)*. Grassé P.-P. (éd.), Masson & Cie, Paris, 5 (2) : 1845-2164.
- Franklin A., 1968. The 1963 year-class of cockles in England and Wales. *ICES CM 1968/K:11* : 9 p.
- Franklin A., 1972. The cockle and its fisheries. *Lab. Leaflet, Fish Lab., Burnham (New Series)*, 26 : 34 p.
- Franklin A., Pickett G. D., 1976. Managing cockle fisheries. *Rap. Minis. Agri., Fisheries notice* : 46 : 16 p.
- Franklin A., Pickett G. D., 1978. Studies on the indirect effects of fishing on stocks cockles, *Cardium edule*, in the Thames Estuary and Wash. *Fish. Res. Tech. Rep.*, 42 : 9 p.
- Franklin A., Pickett G. D., 1979. The assessment of commercial populations of the edible bivalve, *Cardium edule*. In : *Population assessments of shellfish stocks*. Thomas H.J. (ed.). *Rapp. P.-V. Réunion. Cons. int. Explor. Mer.*, 175 : 38-43.

## BIBLIOGRAPHIE

- Fretter V., Graham A., 1976. The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark. Part 1. *Pleurotomariacea, Fissurellacea* and *Patellacea*. *J. Mol. Stud.*, Suppl. 1 : 1-37.
- Fretter V., Graham A., 1977. The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark. Part 2. *Trochacea*. *J. Mol. Stud.*, Suppl. 3 : 38-100.
- Fretter V., Graham A., 1978 a. The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark. Part 3. *Neritacea, Viviparacea, Valvatacea*, terrestrial and freshwater *Littorinacea* and *Rissoacea*. *J. Mol. Stud.*, Suppl. 5 : 101-152.
- Fretter V., Graham A., 1978 b. The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark. Part 4. Marine *Rissoacea*. *J. Mol. Stud.*, Suppl. 6 : 153-241.
- Fretter V., Graham A., 1980. The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark. Part 6. Marine *Littorinacea*. *J. Mol. Stud.*, Suppl. 7 : 243-284.
- Fretter V., Graham A., 1981. The Prosobranch Molluscs of Britain and Denmark. Part 6. *Cerithiacea, Strombacea, Hipponicacea, Calyptraeacea, Lamellariacea, Cypraeacea, Naticacea, Tonnacea, Heteropoda*. *J. Mol. Stud.*, Suppl. 9 : 285-363.
- Frontier S., 1973. Etude statistique de la dispersion du zooplancton. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 12 : 229-262.
- Frontier S., 1976. Utilisation des diagrammes rangs-fréquences dans l'analyse des écosystèmes. *J. Rech. Océanogr.*, 1 : 35-48.
- Frontier S., 1977. Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Ecol.*, 8 : 445-464.
- Frontier S., 1983 a. Introduction. In : *Stratégie d'échantillonnage en écologie*. Collection d'écologie 17. Frontier S. (ed.), Masson Paris et Presses de l'Université Laval, Québec : 1-11.
- Frontier S., 1983 b. Choix et contraintes de l'échantillonnage écologique. In : *Stratégie d'échantillonnage en écologie*. Collection d'écologie 17. Frontier S. (ed.), Masson Paris et Presses de l'Université Laval, Québec, 1 : 15-62.
- Frontier S., 1990. Etude de la diversité spécifique par le moyen des diagrammes rangs-fréquences : modélisation, variabilité d'échantillonnage. In : *Biométrie et Océanographie (6)*. *Actes de Colloques*, IFREMER (éd.), 10 : 145-177.
- Frontier S., Pichod-Viale D., 1991. *Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution*. Collection d'écologie 21. Masson (éd.), Paris : 392 p.
- Furnestin M.-L., Raimbault R., 1966. Effets nocifs du plancton sur les Mollusques et par les Mollusques. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 30 (2-3) : 266-275.
- Gabbott P. A., 1975. Storage cycles in marine bivalve molluscs: A hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis. In: *The biochemistry, physiology and behaviour of marine organisms in relation to their ecology*. Barnes H. (ed.), Aberdeen University Press, Aberdeen. *Proc. 9th Eur. mar. Biol. Symp.* : 191-211.
- Gabbott P. A., 1983. Developmental and seasonal metabolic activities in marine molluscs. In: *The Mollusca, Vol. 2, Environmental biochemistry and physiology*. Hochachka P. W. (ed.), Academic Press, New York : 165-217.
- Gabbott P. A., Bayne B. L., 1973. Biochemical effects of temperature and nutritive stress on *Mytilus edulis*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 53 : 269-286.
- Gaillard J. M., Testud A.-M., 1980. Comparative study of quaternary and present-day lagoon populations of *Cardium glaucum* (syn. *Cerastoderma glaucum* (Bruguère)), mollusca, bivalvia. In : *The geology of Libya*, Vol. 3. Salem M. J. & Busrewil M. T. (eds), Academic Press, London : 809-813.
- Galperina G.E., 1978. The relationship of spawning of some North Caspian bivalves to the distribution of their larvae in the plankton. *Malac. Rev.*, 11 : 108-109.
- Garcia Fernandez A., Lopez Gomez C., De Coe Martin A., Otero Llovo J. R., Garrido Mauricio S., Lorenzo Miranda J., 1984. Contribucion al conocimiento de la distribucion geografica y mortalidad de *Cerastoderma edule* L. en la Ría de Arosa (Galicia). *Act. IV Simp. Iberico Est. Benthos Marinho*, 2 : 315-358.
- Gäde G., 1975. Anaerobic metabolims of the common cockle, *Cardium edule* L. The utilisation of glycogen and accumulation of multiple end products. *Archs. Int. Physiol.*, 83 : 879-886.
- Gentil F., Dauvin J.-C., 1988. Peut-on estimer le nombre total d'espèces d'un peuplement macrobenthique ? Application aux peuplements de substrat meuble de la Manche. *Vie Milieu*, 38 (3/4) : 207-212.
- Gheno Y., Le Guen J.-C., 1968. Détermination de l'âge et croissance de *Sardinella eba* (Val.) dans la région de Pointe-Noire. *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.* 1 : 70-82.

## BIBLIOGRAPHIE

- Giese A. C., Pearse J. S., 1974. Introduction: General principles. In: *Reproduction of Marine Invertebrates*, Vol. 1, Acoelomate and Pseudocoelomate Metazoans. Giese A. C. & Pearse J. S. (eds.), Academic Press, New York, : 1-49.
- Gilbert M. A., 1973. Growth rate, longevity and maximum size of *Macoma balthica*. *Biol. Bull.*, 145 : 119-126.
- Gilbert M. A., 1978. Aspects of the reproductive cycle in *Macoma balthica* (Bivalvia). *The Nautilus*, 92 (1) : 21-24.
- Gimazane J.-P., 1971. *Introduction à l'étude expérimentale du cycle sexuel d'un mollusque Bivalve Cardium edule L. Analyse des populations, évolution de la gonade et action de quelques facteurs : nutrition, température, photopériode*. Thèse Doctorat 3<sup>ème</sup> Cycle, Université de Caen : 113 p.
- Gimazane J.-P., 1972 a. Etude expérimentale de la vitesse d'enfouissement chez *Cardium edule L.* *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 103 : 147-157.
- Gimazane J.-P., 1972 b. Etude expérimentale de l'action de quelques facteurs externes sur la reprise de l'activité génitale de la Coque, *Cerastoderma edule L.*, Mollusque bivalve. *C. R. Séan. Soc. Biol.*, 166 (4-5) : 587-590.
- Gimazane J.-P., Lubet P., 1972 a. Etude du cycle sexuel de la Coque (*Cerastoderma edule L.* = *Cardium edule L.*), Mollusque bivalve. *C. R. Séan. Soc. Biol.*, 166 (4-5) : 590-592.
- Gimazane J.-P., Lubet P., 1972 b. Etude expérimentale de l'action de la nutrition, de la température et de la lumière sur le cycle sexuel de *Cardium edule L.* (Mollusque bivalve). *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 103 : 137-146.
- Glémarec M., 1964 a. Le genre *Abra* sur les côtes Atlantiques de Bretagne : systématique et écologie. *Journ. Conch.*, 104 : 15-29.
- Glémarec M., 1964 b. Bionomie benthique de la partie orientale du golfe de Gascogne. *Cah. Biol. Mar.*, 5 : 33-96.
- Glémarec M., 1968. Distinction de deux *Mactridae* des côtes atlantiques européennes : *Spisula solida* (Linné) et *Spisula ovalis* (Sowerby). *Cah. Biol. Marine*, 4 : 167-174.
- Glémarec M., 1969. *Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne*. Thèse de Doctorat d'Etat ès-Sciences Naturelles, Université de Paris VI : 167 p.
- Glémarec M., 1978. Distribution bathymétrique & latitudinale des bivalves du Golfe de Gascogne. *Haliotis*, 9 : 23-32.
- Glémarec M., 1979. Problèmes d'écologie dynamique et de succession en baie de Concarneau. *Vie et Milieu*, 28-29 (1 AB) : 1-20.
- Glémarec M., 1986. Ecological impact of an oil spill: utilization of biological indicators. *Wat. Sci. Tech.*, 18 : 203-211.
- Gohin F., 1985. Planification des expériences et interprétation par la théorie des variables régionalisées : application à l'estimation de la biomasse d'une plage. C.I.E.M. C.M.1985/D:3/Sess. X : 11 p.
- Gohin F., Langlois G., 1991. Atlas mensuel des températures moyennes dans le golfe de Gascogne. *Oceanol. Acta*, 14 (2) : 181-187.
- Gompertz B., 1825. On the nature of the functions expressive of the law of human mortality and on a new mode of determining the value of line contingencies. *Phil. Trans.*, 115 : 513-585.
- González R., Pérez Camacho A., 1984 a. El berberecho, *Cerastoderma edule* (L.) de Carril (Ría de Arosa). I : Reproducción y estado e condición. *Act. IV Simp. Ibérico Est. Benthos Marinho*, 2 : 209-222.
- González R., Pérez Camacho A., 1984 b. El berberecho, *Cerastoderma edule* (L.) de Carril (Ría de Arosa). II : Reclutamiento, crecimiento, mortalidad natural y producción. *Act. IV Simp. Ibérico Est. Benthos Marinho*, 2 : 223-244.
- Gordo L. S., 1982. Aspects of the growth and density of *Cerastoderma edule* in the Alvor Salt Marsh, South Portugal. *Arq. Mus. Boc. (Ser. A)*, 1 (19) : 435-452.
- Gosling E., 1980. Gene frequency changes and adaptation in marine cockles. *Nature, London* 286 (5773) : 601-602.
- Goss-Custard J. D., 1977. The ecology of the Wash. III. Density-related behaviour and the possible effects of a loss of feeding grounds on wading birds (Charadrii). *J. appl. Ecol.*, 14 : 721-739.
- Goss-Custard J. D., 1981. Spatial and seasonal variations in the food supply of waders Charadrii wintering in the british Isles. In : *Procc. 3th. Nordic Congr. Ornithol.*, Fjeldså J. & Meltofte H. (eds) : 85-96.

## BIBLIOGRAPHIE

- Goss-Custard J. D., 1985. 9. Foraging behaviour of wading birds and the carrying capacity of estuaries. In: *Behavioural Ecology, ecological consequences of adaptive behaviour*. Sibly R.M. & Smith R.H. (eds), Blackwell Sci. Pub. : 169-188.
- Goss-Custard J. D., Jenyon R. A., Jones R. E., Newbery P. E., Williams R. Le B., 1977. The ecology of the Wash. II. Seasonal variation in the feeding conditions of wading birds (Charadrii). *J. appl. Ecol.*, 14 : 701-719.
- Goss-Custard J. D., Jones R. E., Newbery P. E., 1977. The ecology of the Wash. I. Distribution and diet of wading birds (Charadrii). *J. appl. Ecol.*, 14 : 681-700.
- Goss-Custard J. D., Kay D. G., Blindell R. M., 1977. The density of migratory and overwintering redshank, *Tringa totanus* (L.) and curlew, *Numenius arquata* (L.), in relation to the density of their prey in South-east England. *Est. Coas. Mar. Sci.*, 5 : 497-510.
- Gouletquer Ph., 1989 a. Mortalité hivernale chez la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* sur le littoral atlantique : aspects biochimique et écophysiologique. *Haliotis*, 19 : 215-226.
- Gouletquer Ph., 1989 b. *Etude des facteurs environnementaux intervenant sur la production de la palourde japonaise d'élevage Ruditapes philippinarum*. Thèse de l'Université de Bretagne Occidentale, Brest : 347 p.
- Gouletquer P., Bacher C., 1988. Empirical modelling of the growth of *Ruditapes philippinarum* by means of non linear regression on factorial coordinates. *Aquat. Living Resour.*, 1 : 141-154.
- Gouletquer P., Héral M., Deslous-Paoli J. M., Prou J., Garnier J., Razet D., Boromthanasarat W., 1989. Ecophysiologie et bilan énergétique de la palourde japonaise d'élevage *Ruditapes philippinarum*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 132 : 85-108.
- Gouletquer P., Prou J., Héral M., 1992. Aspects biométriques et biochimiques de la croissance de l'huître *Crassostrea virginica* en élevage suspendu à Solomons (Baie de Chesapeake). (in prep.).
- Gouletquer P., Wolowicz M., 1989. The shells of *Cardium edule*, *Cardium glaucum* and *Ruditapes philippinarum*: organic content, composition and energy value, as determined by different methods. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 69 : 563-572.
- Granier J., 1978. Noms vernaculaires et utilisations des mollusques marins des côtes françaises de la Méditerranée. *Bull. Soc. Et. Sci. nat. Vaucluse*, 1973-1976 : 79-100.
- Granier J., Pénez A., 1984. Catalogue des mollusques marins et saumâtres observés, récoltés ou signalés sur le littoral de la Camargue et de la partie orientale du golfe d'Aigues-Mortes. *Bull. Soc. Et. Sci. nat. Vaucluse*, 1982-1984 : 51-164.
- Grant P. R., 1972. Convergent and divergent character displacement. *Biol. J. Linn. Soc.*, 4 : 39-68.
- Gray J. S., 1974. Animal-sediment relationship. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 12 : 223-261.
- Grizel H., 1989. Pathologie des mollusques bivalves et protection des cheptels coquilliers. In : *L'homme et les ressources halieutiques. Essai sur l'usage d'une ressource renouvelable*. Troadec J.-P. (ed.), IFREMER Brest, 11 : 389-417.
- Grizel H., Héral M., 1991. Introduction into France of the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*). *J. Cons. int. Explor. Mer*, 47 : 399-403.
- Gros Ph., 1980. Revue critique de quelques techniques d'analyse des distributions de fréquence classiquement utilisées en dynamique des populations. *Séminaire Dynamique Pop., sept. 1980, Brest* : 31 p.
- Gros Ph., Cochard J.-Cl., 1978. Biologie de *Nyctiphanes couchii* (Crustacea, Euphausiacea) dans le secteur Nord du Golfe de Gascogne. *Ann. Inst. océanog., Paris* 54 (1) : 25-46.
- Gros Ph., Hamon D., 1989. Estimation de la biomasse des Bivalves intertidaux (Moule, Coque) exploités en baie de Saint-Brieuc (Manche Ouest). *Rapport IFREMER/DERO-EL/89-25* : 137 p.
- Grosslein M. D., Laurec A., 1982. Etude par chalutage démersal. Planification, conduite des opérations et analyse des résultats. *COPACE/PACE SERIES 81/82*, F.A.O. (ed.), Rome : 27 p.
- Grossu A., 1961. Variabilité de *Cardium edule* in Marea Neagră. *Hidrobiologia* 3 : 177-191.
- Gruet Y., Héral M., Robert J.-M., 1976. Premières observations sur l'introduction de la faune associée au naissain d'huîtres japonaises *Crassostrea gigas* (Thunberg) importé sur la côte atlantique française. *Cah. Biol. mar.*, 17 : 173-184.
- Guérin J., 1905. Notes préliminaires sur les gisements de Mollusques comestibles des côtes de France. Première note : les côtes de la Charente-Inférieure. *C. R. Ass. Fr. Avan. Sci.*, 33 (28) : 825-852.
- Guelorget O., Perthuisot J.-P., 1983. Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Trav. Lab. Géol.*, Presses Ecole Normale Supérieure, 16 : 136 p.
- Guevara J. M., Niell F. X., 1989. Growth rates in a continuously immersed population of *Cerastoderma edule* L. In: *Topics in Marine Biology*. Ros J. D. (ed.). *Proc. 22nd Eur. Mar. Biol. Symp., Scient. Mar.*, 53 (2-3) : 483-489.

## BIBLIOGRAPHIE

- Guillaumont B., Hamon D., Retière C., 1986. Zoobenthos. In : Golfe Normano-Breton. Etude régionale intégrée. 4. Estrans et zones humides. Hamon D. (Coordin.), *Rap. IFREMER DERO-86.27-EL*, 2 : 24-71.
- Guillou J., Bachelet G., Desprez M., Ducrotoy J.-P., Madani I., Rybarczyk H., Sauriau P.-G., Sylvand B., Glémarec M., 1990. Les modalités de la reproduction de la coque (*Cerastoderma edule*) sur le littoral français de la Manche et de l'Atlantique. *Aquat. Living Resour.*, 3 : 29-41.
- Guillou J., Le Pennec M., Cardenas Lopez J. J., 1986. Recrutement et devenir des juvéniles de la coque (*Cerastoderma edule* L.) sur le site de Brouénu (Finistère-Nord) - Bretagne. *Rap. Lab. Océanogr. biol., Université Bretagne Occidentale, Brest* : 28 p.
- Guillou J., Tartu C., 1991. Reproduction et recrutement de la coque *Cerastoderma edule* L. à Saint-Pol-de-Léon (Bretagne-Nord). In : *Aspects récents de la biologie des Mollusques. Actes de Col. IFREMER*, 13 : 29-37.
- Gulland J. A., Holt S. J., 1959. Estimation of growth parameters for data at unequal time intervals. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 25 : 47-49.
- Hall S., 1984. A multiple regression model of oyster growth. *Fish. Res.* 2 : 167-175.
- Hamon P.-Y., 1983. *Croissance de la moule Mytilus galloprovincialis (Lmk) dans l'étang de Thau. Estimation des stocks de Mollusques en élevage.* Thèse Doctorat d'Etat ès-Sciences, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier : 331 p.
- Hamon P.-Y., Tournier H., 1981. Estimation de la biomasse en culture dans l'étang de Thau (été 1980). *Science et Pêche. Bull. Inst. Pêches marit.*, 313 : 1-23.
- Hamon P.-Y., Tournier H., 1984 (1986). Evolution de la biomasse de mollusques en élevage dans l'étang de Thau de 1980 à 1984. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 48 (1 et 2) : 33-44.
- Hancock D. A., 1965. Graphical estimation of growth parameters. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 29 : 340-351.
- Hancock D. A., 1967. Growth and mesh selection in the edible cockle (*Cardium edule* L.). *J. appl. Ecol.*, 4 : 137-157.
- Hancock D. A., 1973. The relationship between stock and recruitment in exploited invertebrates. *Rap. P.-V. Réunion. Cons. Int. Explor. Mer.*, 164 : 113-131.
- Hancock D. A., Franklin A., 1969. Winter changes in the meat yield of cockles (*Cardium edule* L.). *I.C.E.S.-C.M. 1969/K*: 19 : 8 p.
- Hancock D. A., Franklin A., 1972. Seasonal changes in the condition of the edible cockle (*Cardium edule* L.). *J. appl. Ecol.* 9 : 567-579.
- Hancock D. A., Urquhart A. E., 1964. Mortalities of edible cockles (*Cardium edule* L.) during the severe winter of 1962-63. *J. Anim. Ecol.*, 33 : 176-178.
- Hancock D. A., Urquhart A. E., 1965. The determination of natural mortality and its causes in an exploited population of cockles (*Cardium edule* L.). *Fish. Invest. Ser. II*, 24 (2) : 40 p.
- Harding R. M., 1949. The use of the probability paper for the graphical analysis of the polymodal frequency distributions. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 28 : 141-153.
- Hartley J. P., Dicks B., Wolff W. J., 1987. Processing sediment macrofauna samples. In: Biological surveys of estuaries and coasts. Baker J. M. & Wolff W. J. (eds.), Cambridge University Press, Cambridge : 131-139.
- Hasselblad V., 1966. Estimation of parameters for a mixture of normal distribution. *Technometrics*, 8 (3) : 431-444.
- Henderson P. A., 1989. On the structure of the inshore fish community of England and Wales. *J. mar. biol. U.K.*, 69 : 145-163.
- Héral M., 1977. Etudes préliminaires des potentialités nutritives dans le bassin de Marennes-Oléron. *Océanoexpo-Bordeaux. Aquaculture et conchyliculture* : 1-14.
- Héral M., 1986. L'ostréiculture française traditionnelle. In: Barnabé G. (ed.) *Aquaculture*. 2<sup>ème</sup> édition, Lavoisier, Paris : 345-390.
- Héral M., 1987. Evaluation of the carrying capacity of molluscan shellfish ecosystems. In : *Aquaculture, Shellfish Culture development and management. International seminar in La Rochelle (France), 4-9 mars 1985.* IFREMER Brest, (ed.) : 297-318.
- Héral M., 1991. Approches de la capacité trophique des écosystèmes conchylicoles: synthèse bibliographique. *I.C.E.S. mar. Sci. Symp.*, III. *Carrying capacity and density dependence*, 192 : 48-62.
- Héral M., 1990. Oysters culture in European countries. In: *Estuarine and Marine Bivalve Mollusc Culture*, Menzies W. (ed.), C.R.D. Press, Inc., Boca Raton Florida : 153-190.

## BIBLIOGRAPHIE

- Héral M., Berthomé J.-P., Razet J., Garnier J., 1978. Etude hydrobiologique du bassin de Marennes-Oléron. Un exemple : la sécheresse de l'été 1976. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 42 (4) : 269-290.
- Héral M., Deslous-Paoli J. M., 1983. Valeur énergétique de la chair de l'huître *Crassostrea gigas* estimée par mesures microcalorimétriques et par dosages biochimiques. *Oceanol. Acta*, 6 (2) : 193-199.
- Héral M., Deslous-Paoli J.-M., 1987. Analyse historique de la production conchylicole du bassin de Marennes-Oléron et essai d'estimation empirique du potentiel conchylicole. In: Ceccaldi, J., Champalbert, G. (eds.), Les aménagements côtiers et la gestion du littoral. Exploitation des ressources. *Act. 4ème Coll. fr.-japon. Océanogr., Marseille*, 7 : 55-65.
- Héral M., Deslous-Paoli J.-M., Prou J., 1986. Influence du climat sur le recrutement et sur la production d'huîtres cultivées (*Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron (France). *C.I.E.M., C.M. 1986/F 40* : 20 p.
- Héral M., Deslous-Paoli J.-M., Prou J., 1988. Approche de la capacité trophique d'un écosystème conchylicole. *C.I.E.M. C.M. 1988/K 22 F* : 11 p.
- Héral M., Deslous-Paoli J.-M., Prou J., Razet D., 1987. Relations entre la nourriture disponible et la production de mollusques en milieu estuarien : variabilité temporelle de la colonne d'eau. *Haliotis*, 16 : 149-158.
- Héral M., Deslous-Paoli J.-M., Razet D., Prou J., 1984. Essai de mise en évidence *in situ* de paramètres biotiques et abiotiques de l'eau et de l'interface eau-sédiment intervenant dans la production de l'huître *Crassostrea gigas*. *Oceanis*, 10 (4) : 465-475.
- Héral M., Deslous-Paoli J.-M., Sornin J.-M., 1983. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches. *Oceanis*, 9 (3) : 169-194.
- Héral M., Gouletquer Ph., Razet D., Prou J., Ravail B., Maestrini S., 1988. Difficulties in sampling for estimating phytoplankton biomass in estuarine conditions : variabilities and precisions at different temporal scales, in the case of the bay of Marennes-Oléron. *Marine Microbio. Foodweb, Poster 4 GAP 88 workshop, La Rochelle*.
- Héral M., Hussenot J., Maillard Y., 1975. Les réservoirs à poissons de la presqu'île guérandaise; aspects hydrobiologiques et techniques aquacoles. *Penn ar Bed*, 10 (83) : 220-233.
- Héral M., Prou J., 1980. Etude de la biomasse bactérienne dans le bassin de Marennes-Oléron. *C.I.E.M. C.M. 1980/L: 46* : 10 p.
- Héral M., Prou J., Deslous-Paoli J.-M., 1986. Influence des facteurs climatiques sur la production conchylicole du bassin de Marennes-Oléron. *Haliotis*, 15 : 193-207.
- Héral M., Razet D., Deslous-Paoli J.-M., Berthomé J.-P., Garnier J., 1983. Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 46 (2) : 97-119.
- Héral M., Razet D., Deslous-Paoli J.-M., Manaud F., Truquet I., Garnier J., 1984. Hydrobiologie du bassin de Marennes-Oléron. Résultats du réseau national d'observation : 1977 à 1981. *Ann. Soc. Sci. nat. Charente-Maritime*, 7 (2) : 259-277.
- Héral M., Razet D., Maestrini S. Y., Garnier J., 1980. Composition de la matière organique particulaire dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron : apport énergétique pour la nutrition de l'huître. *C.I.E.M.-1980 C.M.L 44* : 14 p.
- Hibbert C. J., 1976. Biomass and production of a bivalve community on an intertidal mud-flat. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 25 : 249-261.
- Hill M. O., 1973. Diversity and evenness : a unifying notation and its consequences. *J. Ecol.*, 61 : 340-354.
- Hily C., 1976. *Ecologie benthique des pertuis charentais*. Thèse Doctorat 3<sup>ème</sup> Cycle, Université de Bretagne Occidentale, Brest : 236 p.
- Hily C., 1984. *Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hyper-trophiques de la rade de Brest*. Thèse Doctorat d'Etat ès-Sciences, Université de Bretagne Occidentale, Brest, 1 & 2 : 359 p. + annexes 337 p.
- Hily C., 1989. La mégafaune benthique des fonds meubles de la rade de Brest : pré-échantillonnage par vidéo sous-marine. *Cah. Biol. Mar.*, 30 : 433-454.
- Hily C., Le Foll D., 1990. Distribution des supports coquilliers sur les fonds meubles infralittoraux : rôle des perturbations physiques et conséquences sur l'abondance et la distribution d'une population de *Chlamys varia*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 311, Série III : 187-192.
- Hines A. H., Posey M. H., Haddon P. J., 1989. Effects of adult suspension- and deposit-feeding bivalves on recruitment of estuarine infauna. *The Veliger*, 32 (2) : 109-119.

## BIBLIOGRAPHIE

- His E., 1972. Premiers éléments de comparaison entre l'huître portugaise et l'huître japonaise. *Sciences et Pêches, Bull. Inst. Pêches marit.*, 219 : 1-9.
- His E., Maurer D., Robert R., 1984 (1986). Observations complémentaires sur les causes possibles des anomalies de la reproduction de *Crassostrea gigas* (Thunberg) dans le bassin d'Arcachon. *Rev. Trav. inst. Pêches marit.*, 48 (1 & 2) : 45-54.
- His E., Robert R., 1988. Impact des facteurs anthropiques sur le recrutement de l'huître. L'exemple du bassin d'Arcachon. *Oceanis*.
- Holland D. L., 1978. Lipid reserves and energy metabolism in the larvae of benthic marine invertebrates. *Biochem. Biophys. Perspect. Mar. Biol.*, 4 : 85-123.
- Holland D. L., Hannant P. J., 1974. Biochemical changes during growth of the spat of the oyster, *Ostrea edulis* L.. *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, 54 : 1007-1016.
- Holland D. L., Spencer B. E., 1973. Biochemical changes in fed and starved oysters, *Ostrea edulis* L. during larval development, metamorphosis and early spat growth. *J. mar. biol. Assoc. U.K.*, 53 : 287-298.
- Hoyle M. H., 1968. The estimation of variances after using a gaussianizing transformation. *Ann. Math. Stat.*, 39 : 1125-1143.
- House M. R., Farrow G. E., 1968. Daily growth banding in the shell of the cockle, *Cardium edule*. *Nature, London*, 219 : 1384-1386.
- Howard A. E., 1976. A comparison of some new methods for surveying large areas for cockles (*Cardium edule*). *Fish. Res. Tech. Rep., MAFF Direct. Fish. Res. Lowestoft*, 30 : 8 p.
- Huet L., 1888 a. Note sur le *Bucephalus haimeanus*. *Bull. Soc. linn. Normandie (Sér. 4)*, 2 : 145-149.
- Huet L., 1888 b. Note sur un parasite nouveau du *Cardium edule*. *Bull. Soc. linn. Normandie (Sér. 4)*, 2 : 149-153.
- Huet L., 1893. Nouvelle note sur le *Bucephalus haimeanus*. *Bull. Soc. linn. Normandie (Sér. 4)*, 7 : 40-41.
- Hulscher J. B., 1976. Localisation of cockles (*Cardium edule* L.) by the oystercatcher (*Haematopus ostralegus* L.) in darkness and daylight. *Ardea*, 64 (3-4) : 292-310.
- Hummel H., Bogaards R. H., 1989. Changes in the reproductive cycle of the cockle *Cerastoderma edule* after disturbance by means of tidal manipulation. In: *Reproduction, Genetics and Distributions of Marine Organisms*. Ryland J. S. & Tyler P. A. (eds.). Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark. *Proc. 23th Eur. mar. Biol. Symp.* : 133-136.
- Hutton R. F., 1952. Studies on the parasites of *Cardium edule* L.: *Cercaria fulbrighti* n.sp., a *Gymnophallus* larva with a forked tail. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 31 : 317-327.
- Hylleberg J., Brock V., Jørgensen F., 1978. Production of sublittoral cockles, *Cardium edule* L. with emphasis on predation by Flounders and Sea stars. *Natura Jutl.*, 20 : 183-191.
- Ibanez F., 1971. Effet des transformations des données dans l'analyse factorielle en écologie planctonique. *Cah. Océanogr.*, 23 : 545-561.
- Ivell R., 1979 a. The biology and ecology of a brackish lagoon bivalve, *Cerastoderma glaucum* Bruguière, in lago Lungo, Italy. *J. moll. Stud.*, 45 : 364-382.
- Ivell R., 1979 b. The biology and ecology of a brackish lagoon bivalve, *Cerastoderma glaucum* Bruguière, in an English lagoon, the Widewater, Sussex. *J. moll. Stud.*, 45 : 383-400.
- Ivell R., 1981. A quantitative study of a *Cerastoderma* - *Nephtys* community in the Limfjord, Denmark, with special reference to production of *Cerastoderma edule*. *J. Moll. Stud.*, 47 : 147-170.
- Jaeckel S., 1952. Zur Ökologie der Molluskenfauna in der westlichen Ostsee. *Schr. naturw. Ver. Schlesw.-Holst.*, 26 : 18-50.
- James B. L., 1968. The occurrence of larval Digenea in ten species of intertidal prosobranch molluscs in Cardigan Bay. *J. nat. Hist.*, 2 : 329-343.
- James B. L., Bowers E. A., 1967 a. The effects of parasitism by the daughter sporocyst of *Cercaria bucephalopsis haimaena* Lacaze-Duthiers, 1854, on the digestive tubules of the cockle, *Cardium edule* L. *Parasitology*, 57 (1) : 67-77.
- James B. L., Bowers E. A., 1967 b. Histochemical observations on the occurrence of carbohydrates, lipids and enzymes in the daughter sporocyst of *Cercaria bucephalopsis haimaena* Lacaze-Duthiers, 1854 (Digenea: Bucephalidae). *Parasitology*, 57 (1) : 79-86.
- James B. L., Bowers E. A., Richards J. G., 1966. The ultrastructure of the daughter sporocyst of *Cercaria bucephalopsis haimaena* Lacaze-Duthiers, 1854 (Digenea: Bucephalidae) from the edible cockle, *Cardium edule* L. *Parasitology*, 56 (4) : 753-762.

## BIBLIOGRAPHIE

- James B. L., Bowers E. A., 1967 c. Reproduction in the daughter sporocyst of *Cercaria bucephalopsis haimeana* (Lacaze-Duthiers, 1854) (Bucephalidae) and *Cercaria dichotoma* Lebour, 1911 (non Müller) (Gymnophallidae). *Parasitology*, 57 (4) : 607-625.
- Jansson A. M., Kautsky N., 1977. Quantitative survey of hard bottom communities in a baltic archipelago. In : *Biology of benthic organisms*. 11th Eur. Mar. Biol. Symp., Galway, Pergamon Press : 359-366.
- Jelnes J. E., Petersen G. H., Russell P. J. C., 1971. Isoenzyme taxonomy applied on four species of *Cardium* from Danish and British waters with a short description of the distribution of the species (Bivalvia). *Ophelia*, 9 : 15-19.
- Jensen K. T., 1985. The presence of the bivalve *Cerastoderma edule* affects migration, survival and reproduction of the amphipod *Corophium volutator*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 25 (3) : 269-277.
- Jensen K. T., Jensen J. N., 1985. The importance of some epibenthic predators on the density of juvenile benthic macrofauna in the Danish Wadden Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 89 : 157-174.
- Johannesson K., Tedengren M., Kautsky N., 1990. Genotypic and phenotypic differences between Baltic and North Sea populations of *Mytilus edulis* evaluated through reciprocal transplantations. II. Genetic variation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 59 : 211-219.
- Johnstone J., 1899. *Cardium*. L.M.B.C. Memoirs 11. Dobb & Co. (eds.), Brownlow Hill, Liverpool.
- Jones A. M., 1979. Structure and growth of a high-level population of *Cerastoderma edule* (Lamellibranchiata). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 59 (2) : 277-287.
- Jones A. M., 1981. Soft-sediment studies in shetland June - July, 1981. *Rap. Shetland Oil Terminal Environ. Advisory Group 1981* : 58 p.
- Jones A. M., Baxter J. M., 1989. Monitoring and surveillance of sandy shores using the bivalve *Cerastoderma edule* (L.). In: Developments in Estuarine and Coastal Study Techniques. McManus J. & Elliott M. (eds.), Olsen & Olsen, Fredenborg, Denmark. *Proc. EBSA 17 Symposium* : 63-68.
- Jones D. S., Thompson I., Ambrose W., 1978. Age and growth rate determination for the Atlantic surf clam *Spisula solidissima* (Bivalvia: Mactracea), based on internal growth lines in shell cross-sections. *Mar. Biol.*, 47 : 63-70.
- Jones R., 1984. Assessing the effects of changes in exploitation pattern using length composition data. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 256 : 118 p.
- Jørgensen C. B., 1946. 9. Lamellibranchia. In: Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Øresund). Thorson G. (ed.), *Meddelel. Kommn Danm. Fisk.-og Havunders. Ser. Plankton*, 4 (1) : 277-311.
- Jørgen Lønne O., Gray J. S., 1988. Influence of tides on microgrowth bands in *Cerastoderma edule* from Norway. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 42 : 1-7.
- Journel A. G., 1977. Géostatistique minière. *Ecole Nationale Supérieure des Mines de Paris, Centre de Géostatistique*, 1 : 388 p.
- Kaplan E. H., Welker J. R., Kraus M. G., Mc Court S., 1975. Some factors affecting the colonization of a dredged channel. *Mar. Biol.*, 32 : 193-204.
- Kaspar H. F., Gillespie P. A., Boyer I. C., Mac Kenzie A. L., 1985. Effects of mussel aquaculture on the nitrogen cycle and benthic communities in Kenepuru Sound, Marlborough Sounds, New Zealand. *Mar. Biol.*, 85 : 127-136.
- Kautsky N., Johannesson K., Tedengren M., 1990. Genotypic and phenotypic differences between Baltic and North Sea populations of *Mytilus edulis* evaluated through reciprocal transplantations. I. Growth and morphology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 59 : 203-210.
- Kautsky N., Wallentinus I., 1980. Nutrient release from a baltic *Mytilus*-red algal community and its role in benthic pelagic productivity. *Ophelia*, Suppl. 1 : 17-30.
- Kerr N. M., 1969. The continuous delivery dredge - a new method for harvesting cockles. *I.C.E.S. C.M.* 1969/K: 21 : 6 p.
- Kimura D. K., 1980. Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve. *Fish. Bull.*, 77 (4) : 765-776.
- Kingston P. F., 1973. Interspecific hybridization in *Cardium*. *Nature, Lond.* 243 : 360-360.
- Kingston P. F., 1974 a. Studies on the reproductive cycles of *Cardium edule* and *C. glaucum*. *Mar. Biol.*, 28 : 317-323.

## BIBLIOGRAPHIE

- Kingston P., 1974 b. Some observations on the effects of temperature and salinity upon the growth of *Cardium edule* and *Cardium glaucum* larvae in the laboratory. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 54 : 309-317.
- Klingebiel A., de Resseguier A., Tesson M., 1971. Contribution à l'étude de la circulation des masses d'eau dans le bassin de Marennes-Oléron. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 273, Série D : 1783-1786.
- Koli L., 1961. Die molluskenfauna des brackwassergebietes bei Tvärminne, Südwestfinnland. *Ann. Zool. Soc. "Vanamo"*, 22 (5) : 1-22.
- Korrिंगa P., 1951. *Crepidula fornicata* as an oyster-pest. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, 2, 128 : 55-59.
- Korrिंगa P., 1976. Farming the cupped oysters of the genus *Crassostrea*. A multidisciplinary treatise. *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*, 2. Elsevier (ed.), Amsterdam : 224 p.
- Koulman J. G., Wolff W. J., 1977. The Mollusca of the estuarine region of the rivers Rhine, Meuse and Scheldt in relation to the hydrography of the area. V. The *Cardiidae*. *Basteria*, 41 : 21-32.
- Kreger D., 1940. On the ecology of *Cardium edule* L. *Arch. Néerl. Zool.*, 4 : 157-200.
- Kristensen I., 1957. Differences in density and growth in a cockle population in the Dutch Wadden Sea. *Arch. Néerl. Zool.*, 12 : 350-453.
- Krüger F., 1973. Zur Mathematik des tierischen Wachstums. II: Vergleich einiger Wachstumsfunktionen. *Helgol. Wiss. Meeresunters*, 25 : 509-550.
- Kühlmorgen-Hille G., 1977. Growth and utilization of cockles (*Cardium edule* L.) on the North Sea Coast of Schleswig-Holstein, Federal Republic of Germany. *I.C.E.S. C.M. 1977/K:19* : 6 p.
- Labourg P. J., Lasserre G., 1980. Dynamique des populations de *Cerastoderma glaucum* dans une lagune aménagée de la région d'Arcachon. *Mar. Biol.*, 60 : 147-157.
- Lacaze-Duthiers H. de., 1854. Mémoire sur le Bucéphale Haime (*Bucephalus haimeanus*), Helminthe parasite des huîtres et des bucardes. *Annls. Sci. nat., Sér. 4, Zool.*, 1 : 294-302.
- Lacourt A. W., 1977. Contribution à la connaissance de la faune marine de la région d'Arcachon. *Zool. Mededelingen*, 52 (20) : 223-253.
- Lagadeuc Y., Conti P., Retière C., Cabioch L., Dauvin J.-C., 1990. Processus hydrodynamique et recrutement de *Pectinaria koreni*, annélide polychète à cycle benthopélagique, en baie de Seine orientale. *Océanis*, 16 (3) : 245-256.
- Lagardère J.-P., 1966. Recherches sur la biologie et l'écologie de la macrofaune des substrats meubles de la côte des Landes et de la côte basque. *Bull. Cent. Etud. Rech. sci. Biarritz*, 6 (2) : 143-209.
- Lagardère F., 1971. Les fonds de pêche de la côte ouest de l'île d'Oléron. Cartographie bionomique. I- Le milieu. *Tethys*, 3 (1) : 57-78.
- Lagardère F., 1972. Les fonds de pêche de la côte ouest de l'île d'Oléron. Cartographie bionomique. III- Les peuplements benthiques. *Tethys*, 3 (1) : 507-538.
- Lamarck J. B., 1799. Prodrome d'une nouvelle classification des coquilles. *Mém. Soc. hist. natur. Paris* : 63-90.
- Lambert L., 1945. La coque (*Cardium edule* L.). *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, 13 (1-4) : 441-475.
- Lammens J. J., 1967. Growth and reproduction in a tidal flat population of *Macoma balthica* (L.). *Neth. J. Sea Res.*, 3 (3) : 315-382.
- Land C. E., 1972. An evaluation of approximate confidence interval methods for lognormal means. *Technometrics*, 14 : 145-158.
- Land C. E., 1974. Confidence interval estimation for means after data transformation to normality. *J. Amer. Stat. Ass.*, 69 (347) : 795-802.
- Lasker R., 1989. *Les déterminants du recrutement*. In : L'homme et les ressources halieutiques. Essai sur l'usage d'une ressource commune renouvelable. Troadec J.-P. (éd.). IFREMER, Brest (6) : 189-222.
- Latour E., 1983. Mise au point d'une méthode d'estimation de la biomasse d'huître en élevage dans un site test du bassin de Marennes-Oléron. *Rap. Dipl. Agron. Prof., E.N.S.A. Rennes* : 39 p. + annexes.
- Lauckner G., 1971. Zur trematodenfauna der Herzmuscheln *Cardium edule* und *Cardium lamarcki*. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 22 : 377-400.
- Lauckner G., 1983. Diseases of Mollusca: Bivalvia. In: Diseases of marine animals. Volume II. Introduction, Bivalvia to Scaphopoda. Kinne O. (ed.), Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg. Chap. 13 : 477-961.
- Laurec A., 1979. *Analyse des données et modèles prévisionnels en écologie marine*. Thèse Doctorat d'Etat ès Sciences, Université d'Aix-Marseille II, multigr. : 405 p. + annexes.

## BIBLIOGRAPHIE

- Laurec A., Fonteneau A., Champagnat C., 1980. A study of the stability of some stocks described by self-regenerating stochastic models. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 177 : 423-438.
- Laurec A., Le Guen J.-C., 1981. Dynamique des populations marines exploitées. Tome 1 : Concepts et modèles. *Rap. Scient. Tech. CNEXO*, 45 : 118 p.
- Laurec A., Le Guen J.-C., Frontier S., 1983. Collecte de l'information pour une gestion rationnelle des stocks halieutiques. *In : Stratégie d'échantillonnage en écologie*. Collection d'écologie 17. Frontier S. (ed.), Masson Paris et Presses de l'Université Laval, Québec, 11 : 385-415.
- Le Bris H., 1988. *Fonctionnement des écosystèmes benthiques côtiers au contact d'estuaires : la rade de Lorient et la baie de Vilaine*. Thèse Doctorat de l'Université de Bretagne Occidentale, Brest : 311 p. + annexes.
- Le Gall J.-L., Raillard O., 1988. Influence de la température sur la physiologie de l'huître *Crassostrea gigas*. *Océanis*, 14 (5) : 603-608.
- Le Gallo J.-M., Moreteau J.-C., 1988. Croissance et productivité d'une population du *Spharium corneum* (L.) (Bivalvia : Pisiidae). *Can. J. Zool.* 66 (2) : 439-445.
- Le Hir P., Guillaud J.-F., Bassoulet Ph., L'Yavanc J., 1991. Application d'un modèle sédimentaire au devenir des contaminants particuliers. *In : La mer et les rejets urbains*. Guillaud J.-F. & Romaña L.-A. (eds.), IFREMER Brest, Actes et Colloques, 11 : 205-220.
- Le Pennec M., 1978. *Genèse de la coquille larvaire et postlarvaire chez divers Bivalves marins*. Thèse Doctorat d'Etat ès-Science Naturelles, Université de Bretagne Occidentale, Brest : 229 p.
- Le Pennec M., 1981. Les méthodes expérimentales induisant la ponte chez les Mollusques Bivalves marins. *Haliotis*, 11 : 139-155.
- Lebart L., Morineau A., Fénelon J.-P., 1979. *Traitement des données statistiques - Méthodes et programmes*. Dunod (éd.), Paris : 512 p.
- Lebour M. V., 1912. A review of the British marine Cercariae. *Parasitology*, 4 (4) : 416-456.
- Lebour M. V., 1938. Notes on the breeding of some lamelliibranchs from Plymouth and their larvae. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 23 : 119-144.
- Lebreton J. D., Millier C., 1982. *Modèles dynamiques déterministes en biologie*. Masson (éd.), Paris : 208 p.
- Lefebvre J., 1983. *Introduction aux analyses statistiques multidimensionnelles. 3ème édition avec exemples d'applications*. Masson (éd.), Paris : 275 p.
- Lefèvre M., 1990. Interférence sur le recrutement benthique entre hydrodynamisme des masses d'eau et comportement larvaire. *Océanis*, 16 (3) : 135-148.
- Legendre L. & Legendre P., 1984 a. *Ecologie numérique. Tome 1. Le traitement multiple des données écologiques*. 2ème édition. Collection d'écologie 12. Masson, Paris et Presses de l'Université du Québec (éds.), Québec : 260 p.
- Legendre L. & Legendre P., 1984 b. *Ecologie numérique. Tome 2. La structure des données écologiques*. 2ème édition. Collection d'écologie 13. Masson, Paris et Presses de l'Université du Québec (éds.), Québec : 335 p.
- Lemoine M., Desprez M., Ducrottoy 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. *Rap. Scient. Tech. IFREMER*, 8 : 177 p.
- Lévêque Ch., 1972. Mollusques benthiques du lac Tchad : écologie, étude des peuplements et estimation des biomasses. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 6 (1) : 3-45.
- Lévêque C., Durand J.-R., Ecoutin J.-M., 1977. Relations entre le rapport P/B et la longévité des organismes. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, 11 (1) : 17-31.
- Levinton J. S., 1979. Deposit-feeders, their resources, and the study of resource limitation. *In: Ecological Processes in coastal and Marine Systems, Marine Science 10*, Livingston R.J. (ed.), Plenum-Press, New York, London : 117-141.
- Levinton J. S., 1991. Variable feeding behaviour in three species of *Macoma* (Bivalvia: Tellinacea) as a response to water flow and sediment transport. *Mar. Biol.*, 110 : 375-383.
- Lévy A., 1985. Une nouvelle conception de l'origine énigmatique des *Cerastoderma glaucum* quaternaires du Sahara. *C. R. Acad. Sc. Paris, Sér. II*, 301 (6) : 437-442.
- Linné C. V., 1758. *Systema Naturae*. Regnum animale. Tomus I. 10th edit : 681 p.
- Lison L., 1968. *Statistique appliquée à la biologie expérimentale. La planification de l'expérience et l'analyse des résultats*. Gauthiers-Villars (ed.), Paris : 346 p.
- Little C., Nix W., 1976. The burrowing and floating behaviour of the gastropod *Hydrobia ulvae*. *Est. Coast. Mar. Sci.*, 4 : 537-544.

## BIBLIOGRAPHIE

- Livingston R. J., 1987. Field sampling in estuaries: the relationship of scale to variability. *Estuaries*, 10 (3) : 194-207.
- Llovo O. J., Fernandez A. G., Gomez C. L., Martin A. C., Miranda J. L., Mauricio S. G., 1984. Contribucion al estudio de crecimiento de *Cerastoderma edule* en la desembocadura del Rio Ulla. (Ria de Arosa - Galicia). *Act. IV. Simp. Iberico. Est. Benthos Marinho*, 2 : 283-294.
- Llovo O. J., De Coe Martin A., Fernandez L. C., Gomez G.S., Mauricio G. S., Miranda L. J., 1984. Estudio biometrico comparado de una poblacion de *Cerastoderma edule* y *Cerastoderma glaucum* (Poiret, 1789) en la Ria de Arosa (galicia). *Act. IV. Simp. Iberico. Est. Benthos Marinho*, 2 : 307-314.
- Loppens K., 1923. La variabilité chez *Cardium edule*. *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 54 : 33-67.
- Lowry O. H., Rosebrough N. J., Farr A. L., Randall R. J., 1951. protein measurement with the Folin-phenol reagent. *J. Biol. Chem.*, 193 : 265-275.
- Lubet P., 1953. Variations saisonnières du zooplancton du bassin d'Arcachon. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 78 (1) : 204-216.
- Lubet P., 1976 a. L'espèce chez les Lamellibranches marins. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, 38 (1) : 341-374.
- Lubet P., 1976 b. Ecophysiologie de la reproduction chez les Mollusques Lamellibranches. *Haliotis* 7 : 49-55.
- Lubet P., 1980. Influence des facteurs externes sur la reproduction des lamellibranches. *Oceanis*, 6 (5) : 469-489.
- Lubet P., 1981. Action de la température sur le cycle de reproduction des lamellibranches. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 106 (3) : 283-292.
- Lubet P., Herlin P., Mathieu M., Collin F., 1976. Tissu de réserve et cycle sexuel chez les lamellibranches. *Haliotis* 7 : 59-62.
- Lubet P., Mann R., 1987. Les différentes modalités de la reproduction chez les Mollusques bivalves. *Haliotis*, 16 : 181-195.
- Lubet P., Mathieu M., 1982. The action of internal factors on gametogenesis in pelecypod molluscs. *Malacologia*, 22 (1-2) : 131-136.
- Lubet P., Prunus G., Masson M., Bucaille D., 1984. Recherches expérimentales sur l'hybridation de *Mytilus edulis* L. et *M. galloprovincialis* Lmk (Mollusques Lamellibranches). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 109 (1) : 87-98.
- Lucas A., 1965. Recherches sur la sexualité des mollusques bivalves. *Bull. Biol. France et Belgique*, 99 : 115-247.
- Lucas A., 1982 a. Remarques sur les rendements de production chez les bivalves marins. *Haliotis*, 12 : 47-60.
- Lucas A., 1982 b. Evaluation of reproductive effort in bivalve molluscs. *Malacologia*, 22 (1-2) : 183-187.
- Lucas A., Beninger P. G., 1985. The use of physiological condition indices in marine bivalve aquaculture. *Aquaculture*, 44 : 187-200.
- Madani I., 1989. *Dynamique des populations et processus de recrutement chez quatre espèces de Bivalves appartenant aux genres Abra et Cerastoderma, dans le bassin d'Arcachon*. Thèse Doctorat de l'Université de Bordeaux I : 152 p.
- Madsen P. B., 1984. The dynamics of the dominating macrozoobenthos in the Danish Wadden Sea 1980-1983. Report of the Danish Cost-47 project for the first stage. *Rep. Mar. Pollut. Lab.* 7 : 35 p. + Appendix volume : 73 p.
- Maillard C., 1975. *Labratrema lamirandi* (Carrère, 1937) (Trematoda, Bucephalidae) parasite de *Dicentrarchus labrax* (L., 1758). Création du genre *Labratrema*. Cycle évolutif. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 3ème Sér., 283, Zool. 193 : 69-80.
- Maillard C., 1976. *Distomatoses de poissons en milieu lagunaire*. Thèse Doctorat d'Etat ès-Sciences Naturelles, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier : 383 p.
- Maillard Y., Gruet Y., 1980. Marais côtiers Guérandais et secteurs hydrographiques voisins : présentation faunistique et écologique. In : Marais salants. Connaissance des richesses naturelles de la Loire-Atlantique. *Bull. Soc. Sc. nat. Ouest France*, suppl. hors-série, 21 : 241-253.
- Mann R., 1978. A comparison of morphometric, biochemical and physiological indexes of condition in marine bivalve molluscs. In: Thorp J. H. & Gibbons I.W. (eds.), Energy an environmental stress in aquatic systems. DOE Symp. 48 : 484-497.
- Margalef R., 1951. Diversidad de especies en las comunidades naturales. *Publ. Inst. Bic. apl., Barcelona* 9 : 5-27.

## BIBLIOGRAPHIE

- Marquardt D. W., 1963. An algorithm for least-squares estimations of non-linear parameters. *J. Soc. Ind. Appl. Math.*, 11 : 431-441.
- Mars P., 1949. Faune malacologique de l'étang de Berre. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 9 : 65-116.
- Mars P., 1951. Essai d'interprétation des formes généralement groupées sous le nom de *Cardium edule* Linné. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 11 : 1-31.
- Marsh J. B., Weinstein D. B., 1966. Simple charring method for determination of lipid. *J. lipid Res.*, 7 : 574-576.
- Mason J., 1966. An experiment on the transplanting of cockles at Barra. *ICES CM 1966/K:11* : 20 p.
- Mason J., 1967 a. Cockles in Scotland. *Scottish Fish. Bull.*, 28 : 4-7.
- Mason J., 1967 b. Experimental transplanting of cockles, *Cardium edule* Linnaeus. Proc. Symp. on Mollusca. Part III. *Marine Reprint* (453) : 824-831.
- Massé H., 1970. La suceuse hydraulique, bilan de quatre années d'emploi, sa manipulation ses avantages et inconvénients. *Tethys*, 2 (2) : 547-556.
- Massé H., Lagardère J.-P., 1981. Recherches écologiques sur un écosystème estuarien à vocation aquicole. Le bassin de Marennes-Oléron. In : *Fertilité des claires à huîtres et fonctionnement des écosystèmes naturels. Rap. CNEXO* 81/2503 : 42-142.
- Massé H., Plante R., Reys J.-P., 1977. Etude comparative de l'efficacité de deux bennes et d'une suceuse en fonction de la nature du fond. In: *Biology of benthic organism*. Keegan B. F., Ceidigh P. O. & Boaden P. J. S. (eds.), Proc. 11th Eur. Symp. Mar. Biol., Galway, Pergamon Press, Oxford : 433-441.
- Matheron G., 1965. *Les variables aléatoires régionalisées et leur estimation*. Masson & Cie (ed.), Paris : 305 p.
- Matthews R. A., 1973. The life-cycle of *Bucephalus haimeanus* Lacaze-Duthiers, 1854 from *Cardium edule* L. *Parasitology*, 67 : 341-350.
- Mattsson J., Lindén O., 1983. Benthic macrofauna succession under mussels, *Mytilus edulis* L. (*Bivalvia*), cultured on hanging long-lines. *Sarsia*, 68 : 97-102.
- Maurer D., Comps M., 1986. Mortalités estivales de l'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin d'Arcachon : facteurs du milieu, aspects biochimiques et histologiques. In: *Pathology in Marine Aquaculture*, Vivarès C. P., Bonami J.-R. & Jaspers E. (eds.), *Eur. Aqua. Soc., Spec. Publi.*, 9 : 29-41.
- Maurer D., Watling L., Leathem W., Kinner P., 1979. Seasonal changes in feeding types of estuarine benthic invertebrates from Delaware Bay. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, 36 (2) : 125-155.
- Mayr E., 1974. *Populations, espèces et évolution*. Hermann, Paris : 496 p.
- McArthur R. H., Wilson E. O., 1967. *The theory of island biogeography. Monographs in population biology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey (1) : 205 p.
- Mc Cloy J., Dodd J. M., Davies H. C., Edmonds F. B. J., Orton J. H., 1937. Rate of growth of totally submerged *Cardium edule*. *Nature*, London, 8 : 799-800.
- Mc Lusky D. S., Elliott M., 1981. The feeding and survival strategies of estuarine molluscs. In : *Feeding and survival strategies of estuarine organisms*. Jones N. V. & Wolff W. J. (eds.). Plenum Press, New York-London. *Mar. Sci.*, 15 : 109-121.
- Mc Mahon R. F., Wilson J. G., 1981. Seasonal respiratory responses to temperature and hypoxia in relation to burrowing depth in three intertidal bivalves. *J. therm. Biol.*, 6 : 267-277.
- Mc Millan N. F., 1938. Early records of *Crepidula* in English waters. *Proc. Malac. Soc. London*, 23 : 236-
- Meinardus G., Gäde G., 1981. Anaerobic metabolims of the common cockle, *Cardium edule*- IV. Time dependent changes of metabolites in the foot and gill tissue induced by anoxia and electrical stimulation. *Comp. Biochem. Physiol.*, 70B : 271-277.
- Meixner R., 1979. Die Fischerei auf Herzmuscheln (*Cardium edule*) im niedersächsischen Wattenmeer. *Arch. Fisch. Wiss.*, 29 (3) : 141-153.
- Meixner R., 1983. Overcrowding in cockles, *Cardium edule*, and its effects - A case study. *C.I.E.M. C.M.* 1983/K:11 : 5 p.
- Mejuto J., 1984. Primeros datos sobre la dinámica de la población de *Cerastoderma edule* (L.) de la Ría do Pasaxe (NW de Galicia), estrategias de explotación. *Actas IV Simp. Iberico Est. Benthos Marinho*, 2 : 83-102.
- Menesguen A., 1980. *La macrofaune benthique de la baie de Concarneau : peuplements, dynamique de populations, prédation exercée par les poissons*. Thèse Doctorat 3<sup>ème</sup> Cycle, Université Bretagne Occidentale, Brest : 127 p. + annexes.

## BIBLIOGRAPHIE

- Menesguen A., 1990. Modélisation de la production primaire dans le bassin conchylicole de Marennes-Oléron (France). *I.C.E.S. E.M.E.M./N° 60*.
- Menesguen A., Dreves L., 1987. Sea-temperature anomalies and population dynamics variations: effects on growth and density of three bivalves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 36 : 11-21.
- Menesguen A., Flassch J.-P., Nédélec J. 1984. Utilisation de l'analyse mathématique de la croissance dans la comparaison de diverses techniques d'élevage de la Palourde. *Oceanol. Acta*, 7 (4) : 499-507.
- Menzel R. N., 1974. Portuguese and Japanese oysters are the same species. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 31 (4) : 453-456.
- Möller P., Rosenberg R., 1983. Recruitment, abundance and production of *Mya arenaria* and *Cardium edule* in marine shallow waters, Western Sweden. *Ophelia*, 22 (1) : 33-55.
- Monestiez P., 1978. Méthodes de classification automatique sous contraintes spatiales. In : *Biométrie et Ecologie*, Legay J. M. & Tomassone R. (eds.), 1 : 367-379.
- Monti D., 1983. *Recherches sur l'optimisation du plan d'échantillonnage employé pour la cartographie des peuplements benthiques. Applications à la macrofaune benthique de l'étang de Pierre Blanche (Palavas, Hérault, France)*. Thèse Doctorat 3<sup>ème</sup> Cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc : 111 p. + annexes.
- Moreau J., 1987. Mathematical and biological expression of growth in fishes: recent trends and further developments. In: *Age and growth of fish*. Summerfelt R. C. & Hall G. E. (eds.), Iowa State University Press, Ames : 81-113.
- Moreteau J.-C., 1985. *Croissance et cycle sexuel de deux espèces de Littorines (Mollusques : Gastéropodes : Prosobranches) : Littorina rudis (Maton) et Littorina nigrolineata (Gray) à Roscoff (Nord-Finistère)*. Thèse Doctorat d'Etat ès-Sciences Naturelles, Université Paris-Sud, Orsay : 157 p.
- Moreteau J.-C., 1987. Quelques modèles de croissance appliqués à des Mollusques. *Haliotis* 16 : 439-451.
- Morton B., 1970. The tidal rhythm and rhythm of feeding and digestion in *Cardium edule*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 50 : 499-512.
- Muus, B. J., 1967. The fauna of Danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone. *Meddel. Danm. Fiskeri-og Havunders. N. S.*, 5 (1) : 1-316.
- Navarro E., Iglesias J. I. P., Larrañaga A., 1989. Interannual variation in the reproductive cycle and biochemical composition of the cockle *Cerastoderma edule* from Mundaca Estuary (Biscay, North Spain). *Mar. Biol.*, 101 : 503-511.
- Nelder J. A., Mead R., 1965. A simplex method for function minimization. *Comput. J.*, 7 : 308-313.
- Neri R., Schifano G., Papanicolaou C., 1979. Effects of salinity on mineralogy and chemical composition of *Cerastoderma edule* and *Monodonta articulata* shells. *Mar. Geol.*, 30 : 233-241.
- Newell R. I. E., 1977. *The eco-physiology of Cardium edule (Linné)*. Ph. D. Thesis, University of London : 215 p.
- Newell R. I. E., Bayne B. L., 1980. Seasonal changes in the physiology, reproductive condition and carbohydrate content of the cockle *Cardium (= Cerastoderma) edule* (Bivalvia: Cardiidae). *Mar. Biol.*, 56 : 11-19.
- Newell R. I. E., Hilbish T. J., Koehn R. K., Newell C. J., 1982. Temporal variation in the reproductive cycle of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia, Mytilidae) from localities on the East coast of the United States. *Biol. Bull.*, 162 : 299-310.
- Newell R. C., 1965. The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulvae* and the bivalve *Macoma balthica*. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 144 (1) : 25-45.
- Newell R. C., 1979. *Biology of Intertidal Animals*. Marine Ecological Survey Ltd, Faversham, 3rd edit : 781 p.
- Nossier M. A., 1986. Ecophysiological responses of *Cerastoderma edule* (L.) and *C. glaucum* (Bruguère) to different salinity regimes and exposure to air. *J. Moll. Stud.*, 52 : 110-119.
- Olafsson E. B., 1986. Density dependence in suspension-feeding and deposit-feeding populations of the bivalve *Macoma balthica*: a field experiment. *J. Anim. Ecol.*, 55 : 517-526.
- Orton J. H., 1926. On the rate of growth of *Cardium edule*. Part I. Experimental observations. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 14 (2) : 239-279.

## BIBLIOGRAPHIE

- Orton J. H., 1933. Summer mortality of cockles on some Lancashire and Cheshire Dee beds in 1933. *Nature, Lond.* 26 : 314-315.
- Orton J. H., 1934. Bionomical studies on *Cardium edule* with special reference to mortality in 1933. *James Johnstone Memorial Volume, Liverpool* : 97-119.
- Otero Llovo J. R., Garcia Fernandez A., Lopez Gomez C., De Coe Martin A., Lorenzo Miranda J., Garrido Mauricio S., 1984. Contribucion al estudio de crecimiento de *Cerastoderma edule* en la desembocadura del Rio Ulla. (Ría de Arosa - Galicia). *Act. IV. Simp. Iberico. Est. Benthos Marinho*, 2 : 283-294.
- Pallary P., 1912. Sur la faune de l'ancienne lagune de Tunis. *Bull. Soc. hist. nat. Af. Nord*, 3 (9) : 215-228.
- Pallary P., 1914. Liste des Mollusques du Golfe de Tunis. *Bull. Soc. hist. nat. Af. Nord*, 5 (1) : 12-27.
- Pallary P., 1919. Etudes de Malacologie rétrospectives I. Poret. *J. Conch.*, (4ème Série), LXVI : 16-17.
- Parache A., 1985. *Contribution à l'étude de la croissance de Mytilus edulis var. galloprovincialis Lmk. Influence des conditions de milieu*. Thèse Doctorat de l'Université d'Aix-Marseille II, Marseille : 238 p.
- Parache A., 1989. Evolution de quelques paramètres de croissance des huitres en élevage dans le bassin d'Arcachon de 1950 à 1986 : premiers résultats. *Haliotis*, 19 : 227-236.
- Pauly D., 1981. The relationship between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy's theory of growth. *Meeresforsch.*, 28 (4) : 251-282.
- Pauly D., David N., 1981. ELEFAN I, a BASIC program for the objective extraction of growth parameters from length-frequency data. *Meeresforsch.*, 28 : 205-211.
- Pauly D., Gaschütz G., 1979. A simple method for fitting oscillating length growth data, with program for pocket calculator. *I.C.E.S./C.M. 1979/G*: 24 : 26 p.
- Pauly D., Morgan G. P. (eds.), 1987. Length-based methods in fisheries research. *ICLARM Conf. Proc. No 13*, Manila.
- Pearson T. H., 1971. Studies on the ecology of the macrobenthic fauna of lochs Linnhe and Eil, west coast of Scotland. II. Analysis of the macrobenthic fauna by comparison of feeding groups. *Vie et Milieu*, suppl., 22 : 53-91.
- Pearson T. H., 1971. The benthic ecology of Loch Linnhe and Loch Eil, a sea-Loch system of the West coast of Scotland. III. The effect on the benthic fauna of the introduction of pulp mill effluent. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 6 : 211-233.
- Pearson T. H., Rosenberg R., 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 16 : 229-311.
- Pelseneer P., 1926. La proportion relative de sexe chez les animaux et particulièrement chez les mollusques. *Mém. Acad. R. Belg. Sci. (Sér. 2)*, 8 (11) : 258 p.
- Pelseneer P., 1928. Les parasites des Mollusques et les Mollusques parasites. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 53 : 158-189.
- Peneda M. C., 1965. Nouvelles observations sur l'infestation de *Mytilus edulis* et *Cardium edule* par des trématodes, à la Ría de Averio. *C.I.E.M./C.M. 1965*, 76 : 11 p.
- Pennington M. R., Brown B. E., 1981. Abundance estimators based on stratified random trawl surveys. *Can. Spec. Publ. Aquat. Sci.*, 58 : 149-153.
- Pennington M. R., Grosslein M. D., 1978. Accuracy of abundance indices based on stratified random trawl surveys. *I.C.E.S. Statistical Comm. C.M. 1978/d*:13.
- Pennington M., 1983. Efficient estimators of abundance, for fish and plankton surveys. *Biometrics*, 39 : 281-286.
- Pennington M., 1986. Some statistical techniques for estimating abundance indices from trawl surveys. *Fish. Bull.*, 84 (3) : 519-525.
- Pereira J. R., Arnaiz R., Linares F., Gonzalez V., 1984. Variacion estacional del indice de condicion, composition bioquímica y contenido energetico de la poblacion de *Cerastoderma edule* L., situada en el banco natural de "El Lombo del Ulla" (Ría de Arousa - Galicia - España). *Act. IV. Simp. Iberico. Est. Benthos Marinho*, 2 : 245-256.
- Pérès J.-M., Picard J., 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 31 (47) : 137 p.
- Perrier R., 1930. La faune de France en tableaux synoptiques illustrés. Bryozoaires, Brachiopodes, Mollusques, Procordés. Fasc. 9, Delagrave (éd.), Paris.
- Petersen C. G. G., 1892. Fiskens biologiske forhold i Holbock Fjord, 1890-1891. *Beret. Landbugminist. dan. Biol. Str.* : 121-184.

## BIBLIOGRAPHIE

- Petersen G. H., 1958 a. Notes on the growth and biology of the different *Cardium* species in Danish brackish water areas. *Meddel. Danm. Fisk.- og Havunders. N.S.* 2 (22) : 1-34.
- Petersen G. H., 1958 b. Distinction between *Cardium edule* L. and *Cardium lamarcki* Reeve. *Nature, London*, 4605 : 357-357.
- Petersen G. H., 1973. The nomenclature and classification of some European shallow water *Cardium* species. *Malacologia*, 14 : 233-234.
- Petersen G. H., Russell P. J. C., 1971 a. *Cardium hauniense* nov. sp. a new brackish water bivalve from the Baltic. *Ophelia*, 9 : 11-13.
- Petersen G. H., Russell P. J. C., 1971 b. *Cardium hauniense* compared with *C. exiguum* and *C. glaucum*. *Proc. malac. Soc. Lond.*, 39 : 409-420.
- Petersen G. H., Russell P. J. C., 1972. A proposed termination to the widely accepted junior synonymy of *Cardium parvum* to *C. exiguum*. *J. Conch., London*, 27 : 397-400.
- Petersen G. H., Russell P. J. C., 1973. The nomenclature and classification of some European shallow-water *Cardium* species. *Malacologia*, 14 : 233-234.
- Petitgas P., Poulard J. Ch., 1989. Applying stationary geostatistics to fisheries: a study on hake in the Bay of Biscay. *I.C.E.S. C.M. 1989/G:62 Sess.U* : 21 p.
- Petitgas P., 1985. Estimation des abondances planctoniques. Comparaisons de méthodes pour l'évaluation des abondances des oeufs de sole (*Solea solea*, L.) dans le plancton du golfe de Gascogne. D. E. A., Université P. & M. Curie, Paris VI : 48 p.
- Perthuisot J.-P., Guelorget O., 1983. Le confinement, paramètre essentiel de la dynamique biologique du domaine paralytique. *Sci. Géol. Bull.*, 36 (4) : 239-248.
- Perthuisot J.-P., Guelorget O., 1987. Les milieux paralytiques : diversité et unité. *Bull. Ecol.*, 18 (2) : 159-167.
- Phillipson J., 1964. A miniature bomb calorimeter for small biological samples. *Oikos*, 15 (1) : 130-139.
- Pianka E. R., 1970. On r- and K- selection. *Amer. Nat.* 104 : 592-597.
- Pianka E. R., 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. nat. Acad. Sci. U.S.*, 71 : 2141-2145.
- Pickett G. D., Franklin A., 1973. The effect of recent topographical changes on stocks of cockles (*Cardium edule* L.) in the Burry Inlet, South Wales. *I.C.E.S. C.M. 1973/K:23* : 5 p.
- Pickett G. D., 1973. The impact of mechanical harvesting on the Thames estuary cockle fishery. *Lab. Leaf. Lowestoft*, 29 : 22 p.
- Planas M., Mora J., 1984. Dinamica de poblaciones de moluscos comerciales en dos ensenadas de la Ría de Pontevedra, sometidas a distintos grados de polución. *Act. IV. Simp. Iberico. Est. Benthos Marinho*, 2 : 35-47.
- Plante-Cuny M. R., Bodoy A., 1987. Biomasse et production primaire du phytoplancton et du microphytobenthos de deux biotopes sableux (Golfe de Fos, France). *Oceanol. Acta*, 10 (2) : 223-237.
- Plante R., Le Loeuff P., 1983. Le benthos marin et les stratégies d'échantillonnage. In : *Stratégie d'échantillonnage en écologie*. Collection d'écologie 17. Frontier S. (ed.), Masson Paris et Presses de l'Université Laval, Québec, 8 : 325-340.
- Pohlo R. H., 1963. Notes on the discrimination between *Cardium edule* L. and *Cardium lamarcki* Reeve (Lamellibranchia). *Cah. Biol. Mar.*, 4 : 177-182.
- Pohlo R., 1969. Confusion concerning deposit feeding in the *Tellinacea*. *Proc. Malac. Soc. Lond.*, 38 : 361-364.
- Poiret I., 1789. *Voyages en Barbarie ou lettres écrites de Numidie*. Paris. 2 : 13.
- Poli G., 1973. *Cycle reproducteur de Mollusques, Lamellibranches et Gastéropodes, du bassin d'Arcachon*. Thèse Doctorat 3<sup>ème</sup> Cycle, Université de Paris VI : 230 p.
- Poli I. X., 1795. *Testacea utriusque Siciliae eorumque Historia et Anatomie*. 2 : 258 p.
- Ponthoreau-Granet C., 1989. Quelques aspects de l'organisation biogéologique du "Traict" au Croisic. *Bull. Soc. Sc. nat. Ouest de la France, n. s.*, 11 (1) : 1-21.
- Prins T. C., Smaal A. C., 1989. Carbon and nitrogen budgets of the mussel *Mytilus edulis* L. and the cockle *Cerastoderma edule* (L.) in relation to food quality. In: *Topics in Marine Biology*. Ros J. D. (ed.). *Proc. 22nd Eur. mar. Biol. Symp., Scient. Mar.*, 53 (2-3) : 477-482.
- Proniewski F., Delalande P., Elkaim B., 1978. Utilisation d'un nouveau modèle de suceuse à macrobenthos sur des fonds estuariens. *J. Rech. Océanogr.*, 3 (4) : 20-24.
- Prou J., Héral M., Razet D., 1989. Acquiring of continuous data on the particular matter of the estuarine bay of Marennes-Oleron during the spring planktonic bloom : effects of physical parameters on the resuspension of the water sediment interface. *Hydrobiologia* (sous presse).

## BIBLIOGRAPHIE

- Purchon R. D., 1939. The effect of the environment upon the shell of *Cardium edule*. *Proc. Malacol. Soc. London* 23 : 256-267.
- Purchon R. D., 1968. The biology of the Mollusca. Kerkut (ed.), Pergamon Press, 40 : 560 p.
- Quensière J., Bénech V., 1983. Echantillonnage d'un peuplement de poissons en migration. In : *Stratégie d'échantillonnage en écologie*. Collection d'écologie 17. Frontier S. (ed.), Masson Paris et Presses de l'Université Laval, Québec, 7: 311-324.
- Quiniou F., Blanchard M., 1987. Etat de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata* L.) dans le secteur de Granville (Golfe Normano-Breton - 1985). *Haliotis* 16 : 513-526.
- Quintino V., Rodrigues A. M., 1989. Environment gradients and distribution of macrozoobenthos in three Portuguese coastal systems: Obidos, Albufeira and Alvor. In: *Reproduction, Genetics and Distributions of Marine Organisms*. Ryland J. S. & Tyler P. A. (eds.), Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark. *Proc. 23th Eur. mar. Biol. Symp.* : 441-450.
- Quintino V., Rodrigues A. M., Gentil F., 1989. Assessment of macrozoobenthic communities in the lagoon of Obidos, western coast of Portugal. In: *Topics in marine biology*, Ros J. D. (ed.). *Proc. 22th Eur. mar. Biol. Symp. Scient. Mar.*, 53 (2-3) : 645-654.
- Raimbault R., 1984. La conchyliculture en Méditerranée française. *Haliotis*, 14 : 1-22.
- Raillard O., 1991. *Etude des interactions entre les processus physiques et biologiques intervenant dans la production de l'huître Crassostrea gigas (Thunberg) du bassin de Marennes-Oléron : essais de modélisation*. Thèse Doctorat de l'Université de Paris VI : 212 p. + annexes.
- Raillard O., Menesguen A., 1991. Modélisation de la production de l'huître *Crassostrea gigas* du bassin de Marennes-Oléron (France). Etude de l'influence des apports de nitrates du fleuve Charente sur la production primaire et ostréicole. *C.I.E.M./C.M. 1991/L*: 74 : 22 p.
- Rasmussen E., 1973. Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). *Ophelia* 11 (1-2) : 1-495.
- Ravail B., Héral M., Maestrini S., 1987. Incidence du débit de la Charente sur la capacité biotique du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *Convention EPR Poitou-Charente IFREMER 1985, Rap. 30 octobre 1987* : 63 p.
- Ravail B., Héral M., Maestrini S., Robert J.-M., 1988. Incidence du débit de la Charente sur la capacité biotique du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *J. Rech. Océanogr.*, 13 (1 et 2) : 48-52.
- Razet D., Héral M., Prou J., Legrand J., Sornin J.-M., 1990. Variations des productions de biodépôts (feces et pseudofeces) de l'huître *Crassostrea gigas* dans un estuaire macrotidal : baie de Marennes-Oléron. *Haliotis*, 10 : 143-161.
- Reeve L. A., 1844. Monograph of the genus *Cardium*. Species nos 93 and 113. *Conchologica Iconica*. 2.
- Reise K., 1979. Moderate predation on meiofauna by the macrobenthos of the Wadden Sea. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 32 : 453-465.
- Reise K., 1982. Long-term changes in the macrobenthic invertebrate fauna of the Wadden Sea : are polychaetes about to take over ? In: *Dynamics aspects of marine ecosystems*. De Block J.W. (ed). *Neth. J. Sea Res.*, 16 : 29-36.
- Reise K., 1983. Biotic enrichment of intertidal sediments by experimental aggregates of the deposit-feeding bivalve *Macoma balthica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 12 : 229-236.
- Reise K., 1985. *Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions*. Springer Verlag, Berlin : 191 p.
- Remane A., 1958. Ökologie des brackwassers. *Die Binnengewässer* 22 : 1-216.
- Rhoads D. C., Young D. K., 1970. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *J. Mar. Res.*, 28 : 150-178.
- Reys J.-P., 1971. Analyses statistiques de la microdistribution des espèces benthiques de la région de Marseille. *Tethys*, 3 (2) : 381-403.
- Richards F. J., 1959. A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Bot.*, 10 : 290-300.
- Richardson C. A., Crisp D. J., Runham N. W., 1979. Tidally deposited growth bands in the shell of the common cockle *Cerastoderma edule* (L.). *Malacologia*, 18 : 277-290.
- Richardson C. A., Crisp D. J., Runham N. W., 1980. An endogenous rhythm in shell deposition in *Cerastoderma edule*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 60 (4) : 991-1004.
- Richardson C. A., Crisp D. J., Runham N. W., 1981. Factors influencing shell deposition during a tidal cycle in the intertidal bivalve *Cerastoderma edule*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 61 : 465-476.

## BIBLIOGRAPHIE

- Richardson C. A., Crisp D. J., Runham N. W., Gruffydd Ll. 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. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 60 (4) : 977-989.
- Ricker W. E., 1954. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 11 : 559-623.
- Ricker W. E., 1973. Linear regressions in fishery research. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30 (3) : 409-434.
- Ricker W. E., 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 191 : 382 p.
- Ricker W. E., 1979. Growth rates and models. In : *Fish Physiology. Vol. 8. Bioenergetics and growth*. Hoar W. S., Randall D. J. & Brett J. R. (eds.). Academic Press, New York (11) : 677-743.
- Riisgard H. U., 1991. Suspension feeding in the polychaete *Nereis diversicolor*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 70 : 29-37.
- Robert R., His E., Maurer D., 1986. Toxicité d'un désherbant, l'Atrazine-Simazine, sur les jeunes stades larvaires de *Crassostrea gigas* et sur deux algues fourrages *Isochrysis aff-galbana* et *Chaetoceros calcitrans*. *Haliotis*, 15 : 319-325.
- Robertson A. I., 1979. The relationship between annual production: biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos. *Oecologia*, Berlin, 38 : 193-202.
- Robineau B., 1986. *Les peuplements benthiques de l'estuaire de la Loire*. Thèse Doctorat de l'Université de Bretagne Occidentale, Brest : 330 p.
- Rosenberg R., 1974. Spatial dispersion of an estuarine benthic faunal community. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 15 : 69-80.
- Rosso J. C., Gaillard J. M., 1982. Faune d'invertébrés Mollusques testacés (macrofaune). Chap. 5. In : *Le Shati lac pléistocène du Fezzan (Libye)*. Petit-Maire N. (éd.), C.N.R.S., Paris : 55-66.
- Rotthschild B. J., 1989. La variabilité des écosystèmes halieutiques : au delà de la relation recrutement-stock. In : *L'homme et les ressources halieutiques. Essai sur l'usage d'une ressource renouvelable*. Troadec J.-P. (ed.), IFREMER Brest : 131-154.
- Ruggieri G., 1967. The Miocene and later evolution of the mediterranean Sea. *Publs. Syst. Ass.*, 7 : 283-290.
- Russell P. J. C., 1971. A reappraisal of the geographical distributions of the cockles *Cardium edule* L. and *C. glaucum* Bruguière. *J. Conch. London*, 27 : 225-234.
- Russell P. J. C., 1972 a. Biological studies on *Cardium glaucum*, based on some Baltic and Mediterranean populations. *Mar. Biol.*, 16 : 290-296.
- Russell P. J. C., 1972 b. A significance in the number of ribs on the shells of two closely related *Cardium* species. *J. Conch., London*, 27 : 401-409.
- Russell P. J. C., Petersen G. H., 1973. The use of ecological data in the elucidation of some shallow water European *Cardium* species. *Malacologia*, 14 : 223-232.
- Rybarczyk H., Desprez M., Ducrottoy J.-P., 1988 a. L'exploitation des ressources naturelles de l'estuaire de la Somme. La gestion de la ressource en bivalves : traitement informatique des données et cartographie évolutive automatisée. *Rap. GEMEL & Rég. Picardie* : 23 p.
- Rybarczyk H., Desprez M., Ducrottoy J.-P., 1988 b. Echantillonnage et cartographie automatique d'un gisement de coques (*Cerastoderma edule*). *J. Rech. Océanogr.*, 13 (3-4) : 137-142.
- Rygg B., 1970. Studies on *Cerastoderma edule* (L.) and *Cerastoderma glaucum* (Poiret). *Sarsia*, 43 : 65-80.
- Saavedra Martín M., 1984. Dinámica de la población natural de berberechos (*Cerastoderma edule* L.) en el Río Guadiana (SW España). *Cuadernos da Area de Ciencias Mariñas, Seminario de Estudos Galegos*, 1 : 469-497.
- Sager von G., 1982. Das längenwachstum der Nordsee-Seezunge (*Solea vulgaris* Quensel) und die Problematik der jahresschwankungen. *Anat. Anz.*, Jena, 151 : 160-178.
- Sager von G., 1983. Eigenschaften der harmonisch-saisonal modifizierten Bertalanffy-funktion des längenwachstums. *Anat. Anz.*, Jena, 154 : 169-178.
- Sager von G., 1984 a. Annuelle wachstumsschwankungen der muschel *Macoma balthica* nach daten von Bachelet (1980). *Beitr. Meereskunde*, Berlin, 50 : 43-50.
- Sager von G., 1984 b. Verlängerte saisonale wachstumsstagnation am beispiel der venusmuschel (*Mercenaria mercenaria*). *Beitr. Meereskunde*, Berlin, 51 : 57-66.
- Sager von G., 1986. Wachstumsspezifische approximationen für die herzmuschel *Cerastoderma edule* L. in der Waddenzee nach daten von Beukema (1975-78). *Beitr. Meeresk.*, Berlin 55 : 55-66.
- Sager von G., Gosselck F., 1986. Investigation into seasonal growth of *Branchiostoma lanceolatum* off Heligoland, according to data by Courtney (1975). *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 71 (5) : 701-707.

## BIBLIOGRAPHIE

- Salen-Picard C., 1981. Evolution d'un peuplement de vase terrigène côtière soumis à des rejets de dragages, dans le golfe de Fos. *Téthys*, 10 (1) : 83-88.
- Salvat B., 1968. Mollusques des plages océaniques et semi-abritées du bassin d'Arcachon. *Bull. Mus. nat. Hist. natur.* 2ème série 39 (6) : 1177-1191.
- Sanchez-Salazar M. E., Griffiths C. L., Seed R., 1987 a. 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., 1987 b. The interactive roles of predation and tidal elevation in structuring populations of edible cockle, *Cerastoderma edule*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 25 : 245-260.
- Sanders H. L., 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. I: Animal-sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, 3 (3) : 245-258.
- Santos S. L., Simon J. L., 1980 a. Marine soft-bottom community establishment following annual defaunation: larval or adult recruitment ? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2 : 235-241.
- Santos S. L., Simon J. L., 1980 b. Response of soft-bottom benthos to annual catastrophic disturbance in a South Florida estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 3 : 347-355.
- Sarkis S., 1987. Gross biochemical composition and shell growth of *Crassostrea gigas* spat, fed seven types of algal diets. *Haliotis*, 16 : 413-425.
- Sastry A. N., 1975. Physiology and ecology of reproduction in marine invertebrates. In: *Physiological Ecology of Estuarine Organisms*. Vernberg F. J. (ed.), University of South Carolina Press, Columbia : 279-299.
- Sastry A. N., 1979. Pelecypoda (excluding Ostreidae). In: *Reproduction of marine invertebrates*, Vol. 5, Molluscs: Pelecypods and lesser classes. Giese A. C. & Pearse J. S. (eds.), Academic Press, New York, 5 : 113-292.
- Saubade A.-M., Rosso J.-C., 1983. Quelques dragages et carottages récents dans le lac de tunis : la malacofaune, témoin de l'histoire de la lagune. *Bull. Inst. natn. scient. tech. Océanogr. Pêche Salammbô*, 10 : 27-47.
- Sauriau P.-G., 1986. Echantillonnage des populations naturelles de Mollusques compétiteurs trophiques des huîtres cultivées *Crassostrea gigas* du bassin de Marennes-Oléron : aspects méthodologiques. *C.I.E.M. C.M. 1986/K*: 30 : 21 p.
- Sauriau P.-G., 1987. Les Mollusques non-cultivés du bassin de Marennes-Oléron : quantification et répartition géographique des stocks. *Haliotis*, 16 : 527-541.
- Sauriau P.-G., 1989. *Cyclope neritea* (Linné, 1758) dans le bassin de Marennes-Oléron. Bilan des observations de 1984 à 1986. *Ann. Soc. Sci. nat. Charente-Maritime*, 7 (8) : 995-1004.
- Sauriau P.-G., 1990. Etude scientifique des causes et caractères de la mortalité du mullet dans l'estuaire de la Loire. Synthèse biologique, bilan des mortalités 1989, revue bibliographique. *Rap. Lab. Biologie Marine, Université de Nantes - A.P.E.E.L.* : 153 p.
- Sauriau P.-G., 1991. Spread of *Cyclope neritea* (Mollusca: Gastropoda) along the north-eastern Atlantic coasts in relation to oyster culture and to climatic fluctuations. *Mar. Biol.*, 109 : 299-309.
- Sauriau P.-G., Bacher C., 1991 a. Cartographie krigée des mollusques suspensivores compétiteurs trophiques des huîtres du bassin de Marennes-Oléron : implications pour la planification de l'échantillonnage. *J. Rech. Océanogr.*, 16 (1, 2) : 1-4.
- Sauriau P.-G., Bacher C., 1991 b. Echantillonnage des peuplements de mollusques benthiques du bassin de Marennes-Oléron : application de la méthode du krigeage. In: *Shellfish life histories and shellfishery models*. I.C.E.S. Symp. Moncton (in press).
- Sauriau P.-G., Gruet Y., 1988. Essai de reconstitution d'un paléoenvironnement marin récent dans le marais Poitevin (Charente-Maritime). *Haliotis*, 18 : 9-20.
- Sauriau P.-G., Mouret V., Rincé J.-P., 1989. Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivée du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *Oceanol. Acta*, 12 (2) : 193-204.
- Savari A., Lockwood A. P. M., Sheader M., 1991. Variations in the physiological state of the common cockle (*Cerastoderma edule* (L.)) in the laboratory and in Southampton Water. *J. Moll. Stud.*, 57 : 33-44.
- Scheltema R. S., 1975. Relationship of larval dispersal, gene-flow and natural selection to geographic variation of benthic invertebrates in estuaries and along coastal regions. In : *Estuarine Research 1*. Cronin L. E. (ed.) : 372-391.
- Scherrer B. 1983. Techniques de sondage en écologie. In *Stratégies d'échantillonnage en écologie*. Frontier S. (éd.), Masson Paris & P.U.L. Québec, Collection d'écologie 17 : 63-162.
- Scherrer B. 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin (éd.), Chicoutimi Québec, Canada : 850 p.

## BIBLIOGRAPHIE

- Schnute J., 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38 : 1128-1140.
- Schnute J., 1982. A manual for easy nonlinear parameter estimation in fishery research with iterative microcomputer programs. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1140 : 115 p.
- Schnute J. T., Fournier D., 1980. A new approach to length frequency analysis: growth structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37 : 1337-1351.
- Schnute J. T., Richards L. J., 1990. A unified approach to the analysis of fish growth, maturity, and survivorship data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47 : 24-40.
- Seed R., Brown R. A., 1975. The influence of reproductive cycle, growth, and mortality on population structure in *Modiolus modiolus* (L.), *Cerastoderma edule* (L.), and *Mytilus edulis* L., (Mollusca: Bivalvia). In : *The biochemistry, physiology and behaviour of marine organisms in relation to their ecology*. Barnes H. (ed.), Aberdeen University Press, Aberdenn. *Proc. 9th Eur. mar. biol. Symp.* : 257-274.
- 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 (Berl.)* 30 : 173-188.
- Seed R., Brown R. A., 1978. Growth as a strategy for survival in two marine bivalves, *Cerastoderma edule* and *Modiolus modiolus*. *J. Anim. Ecol.*, 47 : 283-292.
- Seed R., Lowry B. J., 1973. The intertidal macrofauna of seven sandy beaches of County Down. *Proc. R. I. A.*, 73, Sect. B : 217-230.
- Shafee M. S., 1980. Application of some growth models to the black scallop, *Chlamys varia* (L.) from Lanveoc, bay of Brest. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 43 : 237-250.
- Shafee M. S., 1981. Seasonal changes in the biochemical composition and calorific content of the black scallop *Chlamys varia* (L.) from Lanveoc, Bay of Brest. *Oceanol. Acta*, 4 (3) : 331-341.
- Shafee M. S., Sabatie M. R., 1986. croissance et mortalités des huîtres dans la lagune de Oualidia (Maroc). *Aquaculture*, 53 : 201-214.
- Shepherd J. G., 1981. A versatile new stock and recruitment relationship for fisheries and the constructions of sustainable yield curves. *J. Cons. int. Explor. Mer.*
- Shepherd J. G., 1987. A weakly parametric method for the analysis of length composition data. In: *Length-based methods in fisheries research*. Pauly D. & Morgan G. P. (eds.), *ICLARM Conf. Proc. No 13*, Manila.
- Simpson E. H., 1949. Measurement of diversity. *Nature (Lond.)*, 163 : 688-689.
- Small A. C., Scholten H., 1989. Modelling interactions shellfish culture and Oosterscheldesystem. *ICES-EMEM/No. 80* : 38 p.
- Smidt E. L. B., 1944. Das Wattenmeer bei Skallingen. The effects of ice winters on marine littoral faunas. *Folia Geographica Danica*, 2 (3) : 1-36.
- Smidt E. L. B., 1951. Animal production in the Danish Waddensea. *Meddelel. Komm. Danm. Fisk.-og Havunders.*, Serie Fisk., 11 (6) : 1-151.
- Smith W., Mac Intyre A. D., 1954. A spring-loaded bottom sampler. *J. Mar. biol. Ass. U. K.*, 33 : 257-264.
- Soares Ferreira P., Cachola R. A., 1976. Evaluation of cockle stocks in Ria de Faro - preliminary report. *I.C.E.S. CM 1976/n° 49* : 9 p.
- Sokal R. R., Rohlf F. J., 1981. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. 2nd ed. Freeman W. H. & Co. (ed.), San Francisco : 859 p.
- Soletchnik P., Prou J., Héral M., Barillé L., Razet D., Guezennec L., 1991. Influence de la charge particulière sur la filtration d'une population d'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin estuarien de Marennes-Oléron (France) : analyse de deux cycles de marée. *C.I.E.M./C.M.1991/F: 53 Réf K* : 10 p.
- Sornin J.-M., Feuillet M., Héral M., Deslous-Paoli J.-M., 1983. Effet des biodépôts de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron. *J. moll. Stud., Suppt.* 12A : 185-197.
- Sornin J.-M., Feuillet M., Héral M., Fardeau J.-C., 1986. Influence des cultures d'huîtres *Crassostrea gigas* sur le cycle du phosphore en zone intertidale : rôle de la biodéposition. *Oceanologica Acta*, 9 (3) : 313-322.
- Stephen A. C., 1931. Notes on the biology of certain lamellibranchs on the Scottish Coast. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 17 (2) : 277-300.
- Stephen A. C., 1932. Notes on the biology of some Lamellibranchs in the Clyde area. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 18 : 51-68.

## BIBLIOGRAPHIE

- Stoner A. W., Greening H. S., Ryan J. D., Livingston R. J., 1983. Comparison of macrobenthos collected with cores and suction sampler in vegetated and unvegetated marine habitats. *Estuaries*, 6 (1) : 76-82.
- Stossich M., 1887. Brani di elmintologia tergestina. *Serie quarta. Boll. soc. Adriat. Sc. Nat, Trieste*, 10 : 90-96.
- Sundberg P., 1984. A Monte Carlo study of three methods for estimating the parameters in the von Bertalanffy growth equation. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 41 : 248-258.
- Sutherland W. J., 1982 a. Spatial variation in the predation of cockles by oystercatchers at Traeth Melynog, Anglesey. I. The cockle population. *J. Anim. Ecol.*, 51 : 481-489.
- Sutherland W. J., 1982 b. Spatial variation in the predation of cockles by oystercatchers at Traeth Melynog, Anglesey. II. The pattern of mortality. *J. Anim. Ecol.*, 51 : 491-500.
- Symonds D. J., Pickett G. D., 1971. The Buxey sands. Its potential as a cockle fishery. *Shellfish Inf. Leaf. Fish. Lab., Burnham-on-Crouch*, 20 : 9 p.
- Swanberg I. L., 1991. The influence of the filter-feeding bivalve *Cerastoderma edule* L. on microphytobenthos: a laboratory study. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 151 : 93-111.
- Taylor L. R., 1961. Aggregation, variance and the mean. *Nature*, 189 : 732-735.
- Tebble N., 1966. *British bivalve seashells*. A handbook for identification. Trustees of the British Museum (natural History), London : 212 p.
- Tedengren M., André C., Johannesson K., Kautsky N., 1990. Genotypic and phenotypic differences between Baltic and North Sea populations of *Mytilus edulis* evaluated through reciprocal transplantations. III. Physiology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 59 : 221-227.
- Teissier G., 1948. La relation d'allométrie : sa signification statistique et biologique. *Biometrics* 4 : 14-48.
- Tenore K. R., Corral J., Gonzalez N., 1985. Effects of intense mussel culture on food chain patterns and production in coastal Galicia, NW Spain. *Proc. SIUEC (Symposium International on Utilisation of Coastal Ecosystems, Rio Grande, RS, Brazil)*, 1 : 321-328.
- Tenore K. R., Gonzalez N., 1975. Food chain patterns in the Ria de Arosa, Spain: an area of intense mussel aquaculture. *Proc. 10th. Eur. Mar. Biol. Symp., G. Persoone & E. Jaspers (ed.)*, Universa Press, Wetteren, Belgium, 2 : 601-619.
- Tesson M., 1973. *Aspects dynamiques de la sédimentation dans la baie de Marennes-Oléron (France)*. Thèse Doctorat 3<sup>ème</sup> Cycle, Université de Bordeaux I : 138 p.
- Thamdrup H. M., 1935. Beiträge zur Ökologie der Wattenfauna. *Meddel. Komm Danm. Fisk.-og Havunders*, 10 (2) : 1-125.
- Thompson R. J., Newell R. I. E., 1985. Physiological responses to temperature in two latitudinal separated populations of the mussel, *Mytilus edulis*. *Proc. 19th Eur. mar. Biol. Symp.*, Gibbs P. E. (ed.), Cambridge University Press, Cambridge : 481-495.
- Thompson T. E., Brown G. H., 1976. *British Opisthobranch Molluscs*. Kermack (ed.), Academic Press, Synopses of the British Fauna (New Ser.), No. 8 : 203 p.
- Thomson W. G., 1952. Measures of plant aggregation based on contagious distribution. *Contr. Lab. vertebr. Biol. Univ. Mich.*, 53 : 1-6.
- Thong L. H., 1969. Contribution à l'étude de la biologie des mugilidés (poissons Téléostéens) des côtes du Massif Armoricaïn. *Trav. Fac. Sci. Rennes, Sér. Océanogr. Biol.*, 2 : 55-182.
- Thorson G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, 25 : 1-45.
- Thorson G., 1957. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). Treatise on marine ecology and paleo-ecology. *Geol. Soc. America, Memoir* 67 : 461-534.
- Thouzeau G., 1991. Déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus* (L.) en baie de Saint-Brieuc : processus régulateurs de l'abondance, de la survie et de la croissance des post-larves et juvéniles. *Aquat. Living Ressour.*, 4 : 77-99.
- Thouzeau G., Lehay D., 1988. Variabilité spatio-temporelle de la distribution, de la croissance et de la survie des juvéniles de *Pecten maximus* (L.) issus des pontes 1985, en baie de Saint-Brieuc. *Oceanol. Acta*, 11 (3) : 267-283.
- Tomassone R., Lesquoy E., Millier C., 1983. *La régression. Nouveaux regards sur une ancienne méthode statistique*. Actualités scientifiques et agronomiques de l'INRA. Masson (éd.), Paris : 180 p.

## BIBLIOGRAPHIE

- Tomlinson P. K., 1970. Program NORMSEP. Normal distribution separator using steepest descent method. In: Abramson N.J., (ed.) Computer programmes for fish stock assessment. *FAO Fish. Tech. Pap.* 101 : 154 p.
- Tournouer M., 1878. Sur quelques coquilles recueillies par divers explorateurs dans la région des chotts sahariens. *C. R. Ass. franc. Avanc. Sci., Paris* : 608-622.
- Trueman E.R., Brand A.R., Davis P., 1966 a. The dynamics of burrowing in some common littoral bivalves. *J. Exp. Biol.* 44 : 469-492.
- Trueman E.R., Brand A.R., Davis P., 1966 b. The effect of substrate and shell shape on the burrowing of some common bivalves. *Proc. Malac. Soc.*, London, 37 : 97-109.
- Tunncliffe V., Risk M.j., 1977. Relationships between the bivalve *Macoma balthica* and bacteria in intertidal sediments: Minas Basin, Bay of Fundy. *J. Mar. Res.*, 35 : 499-507.
- Ursin E., 1963. On the incorporation of temperature in the von Bertalanffy growth equation. *Meddr. Kommn. Danm. Fisk.-og Havunders.*, 4 (1) : 1-16.
- Varela M., Penas E., 1985. Primary production of benthic microalgae in an intertidal sand flat of the Ria de Arosa, NW Spain. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 25 : 111-119.
- Van Urk R. M., 1973. Systematical notes on *Cardium edule* L. and *Cardium glaucum* Brug. in the Netherlands I. *Basteria*, 37 : 95-112.
- Vaughan D. S., Kanciruk P., 1982. An empirical comparison of estimation procedures for the von Bertalanffy growth equation. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 40 : 211-219.
- Verhagen J. H. G., 1982. A distribution and population model of the mussel *Mytilus edulis* in lake Grevelingen. *Third Int. Conf. on State-of-the-Art in Ecological Modelling*. Colorado State University : 11 p.
- Verwey J., 1954. On the ecology of distribution of cockle and mussel in the Dutch Waddensea, their rôle in sedimentation and the source of their food supply. *Arch. Néerl. Zool.*, 10 : 171-239.
- Verwey J., 1981. The cockle *Cerastoderma edule*. In *Invertebrates of the Wadden Sea*. Dankers N., Kühl H. & Wolff W.J. (eds.), Rotterdam, Balkema, 4 : 115-116.
- Vetter E. F., 1988. Estimation of natural mortality in fish stocks: a review. *Fish. Bull.*, 86 (1) : 25-43.
- Vincendeau M. L., 1987. *Etude expérimentale de la fertilité des eaux des milieux conchylicoles : influence de l'excrétion des huîtres et des palourdes sur la production des diatomées dominantes*. Thèse Doctorat, Université Paris VI : 156 p.
- Von Bertalanffy L., 1934. Untersuchungen über die Gesetzmäßigkeit des Wachstums. *J. Roux' Archiv.* 131 : 613-662.
- Von Bertalanffy L., 1938. A quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol.*, 10 : 181-213.
- Von Oertzen J.-A., 1972. Cycles and rates of reproduction of six Baltic Sea bivalves of different zoogeographical origin. *Mar. Biol.*, 14 : 143-149.
- Walford L. A., 1946. A new graphic method of describing the growth of animals. *Biol. Bull., Woods Hole*, 90 (1) : 141-147.
- Walne P. R., 1956. The biology and distribution of the slipper limpet, *Crepidula fornicata* in Essex rivers with notes on the distribution of the larger epibenthic invertebrates. *Fish. Invest. Ser. 2*, 20 (6) : 1-50.
- Walne P. R., Mann R., 1975. Growth and biochemical composition in *Ostrea edulis* and *Crassostrea gigas*. *Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp.*, Barnes H. (ed.), Aberdeen Univ. Press : 587-607.
- Warwick R. M., Price R., 1975. Macrofauna production in an estuarine mud-flat. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 55 : 1-18.
- Warwick R. M., Uncles R. J., 1980. Distribution of benthic macrofauna associations in the Bristol Channel in relation to tidal stress. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 3 : 97-103.
- West A. B., Partridge J. K., Lovitt A., 1979. The cockle *Cerastoderma edule* (L.) on the South Bull, Dublin Bay: Population parameters and fishery potential. *Ir. Fish. Invest. Ser. B*, 20 : 18 p.
- Wheatcroft R. A., Jumars P. A., Smith C. R., Nowell A. R. M., 1990. A mechanistic view of the particulate biodiffusion coefficient: step lengths, rest periods and transport directions. *J. Mar. Res.*, 48 : 177-207.
- Whitlatch R. B., 1981. Animal-sediment relationship in inter-tidal marine benthic habitats: some determinants of deposit feeding species diversity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 53 : 31-45.
- Whyte M. A., 1975. Time, tide and the cockle. In *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*. Rosenberg G.D. & Runcorn S.K. (eds.), John Wiley & Sons, London : 177-189.

## BIBLIOGRAPHIE

- Widdows J., Fieth P., Worrall C. M., 1979. Relationship between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 50 : 195-207.
- Wilbur K. M., 1972. Shell formation in mollusks. In *Chemical Zoology*, vol. 7. *Mollusca*. Florkin M. & Scheer B.T. (eds.), New York, Academic Press : 103-145.
- Wildish D. J., 1984. Geographical distribution of macrofauna on sublittoral sediments of continental shelves: a modified trophic ratio concept. *Proc. 19th Eur. Mar. Biol. Symp.*, P.E. Gibbs (ed.), Cambridge University Press : 335-345.
- Wildish D. J., Peer D., 1983. Tidal current speed and production of benthic macrofauna in the lower Bay of Fundy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40, suppl. 1 : 309-321.
- Wilson J. G., 1982. Distribution, biomass and production of bivalves in Dublin Bay. *Proc. 7th Int. Malac. Cong., Malacologia*, 22 (1-2) : 377-384.
- Wilson J. H., 1987. Spawning of *Pecten maximus* (Pectinidae) and the artificial collection of juveniles in two bays in the West of Ireland. *Aquaculture*, 61 : 99-111.
- Wolff W. J., 1973. The estuary as a habitat. An analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt. *Zool. Verhandelingen*, 126 : 242 p.
- Wolff W. J., 1987. Flora and macrofauna intertidal sediments. In: *Biological surveys of estuaries and coasts*. Baker J. M. & Wolff W. J. (eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 4 : 81-105.
- Wolff W. J., Mandos M. A., Sandee A. J. J., 1981. Tidal migration of plaice and flounders as a feeding strategy. *Mar. Sci.* 15 : 159-171.
- Wolff W. J., Vegter F., Mulder H. G., Meijs T., 1975. The production of benthic animals in relation to the phytoplankton production. Observations in the saline Lake Grevelingen, The Netherlands. *Proc. 10th Eur. Symp. Mar. Biol, Belgium*, (2) : 653-672.
- Wolowicz M., 1987. Observations écologiques sur *Cardium glaucum* (Poiret, 1789) dans les marais du bassin de Marennes-Oléron. *Ann. Soc. Sci. nat. Charente-Maritime*, 7 (5) : 609-614.
- Woodin S. A., 1976. Adult-larval interactions in dense infaunal assemblages: patterns of abundance. *J. Mar. Res.*, 34 (1) : 25-41.
- Wright C. A., 1980. The possible role of parasites in molluscan speciation. *Haliotis*, 10 (2) : p. 154.
- Wright F. S., 1926. A report on the cockle beds and the cockle industry of England and Wales. *Fishery Invest., Series II*, 9 (5) : 45 p.
- Yankson K., 1986 a. Reproductive cycles of *Cerastoderma glaucum* (Bruguière) and *C. edule* (L.) with special reference to the effects of the 1981-82 severe winter. *J. Moll. Stud.*, 52 : 6-14.
- Yankson K., 1986 b. Observations on byssus systems in the spat of *Cerastoderma glaucum* and *C. edule*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 66 : 277-292.
- Zaouali J., 1976. Contribution à l'étude de la malacofaune quaternaire de l'oued El Akarit (sud Tunisien). *Haliotis*, 6 : 233-239.
- Zaouali J., 1978. Les peuplements malacologiques de la mer de Bou-Grara. *Bull. Off. natn. Pêch. Tunisie*, 2 (1-2) : 199-209.
- Zaouali J., 1979. Les ports de Carthage : étude d'une archéothanatomalacocoenose. *C.I.E.S.M. Médit.*, 25-26 (3) : 135-136.
- Zenkevich L. A., 1963. *Biology of the seas of the U.S.S.R.* George Allen & Unwin (eds.), London : 955 p.

# ANNEXES



## ANNEXES

### Annexe 1 : Formulaire du plan aléatoire stratifié (Cochran, 1977).

$N$  : surface totale de la zone  $N = \sum_{i=1}^n N_i$

$N_i$  : surface de la strate  $i$ , ( $N_i$  est multiple de  $0,2 \text{ m}^2$ ),  
 $n_k$  : nombre d'unités d'échantillonnage prélevées dans la strate  $i$ ,  
 $W_i = N_i/N$  (poids de la strate  $i$ ),  
 $n$  = nombre de strates

Les estimateurs non biaisés de la moyenne et variance de la strate  $i$

$$\bar{y}_i = \frac{\sum_{k=1}^{n_k} y_{ki}}{n_k} \quad s^2_{y_i} = \frac{\sum_{k=1}^{n_k} (y_{ki} - \bar{y}_i)^2}{(n_i - 1)}$$

Les estimateurs non biaisés de la moyenne et variance stratifiées

$$\bar{Y} = \sum_{i=1}^n W_i \bar{y}_i \quad v(\bar{Y}) = \sum_{i=1}^n W_i s^2_{y_i} (1 - n_i/N_i) / n_i$$

Les estimateurs de la moyenne totale et variance totale

$$\hat{Y} = N \bar{Y} \quad v(\hat{Y}) = N^2 v(\bar{Y})$$

Les intervalles de confiance en acceptant l'hypothèse de normalité

$$Pr \{ \bar{Y} - t_{\alpha/2} \sqrt{v(\bar{Y})} < Y < \bar{Y} + t_{\alpha/2} \sqrt{v(\bar{Y})} \} = 1 - \alpha$$

$t$  obéit approximativement à une loi de student à  $m$  degré de liberté qui selon Satterthwaite (1946) *in* Cochran (1977) peut s'écrire :

$$m = \frac{(\sum g_i s^2_{y_i})^2}{\sum g_i^2 s^4_{y_i} / (n_i - 1)} \quad \text{avec} \quad g_i = N_i(N_i - n_i) / n_i$$

ANNEXES

Annexe 2 : Tableau de l'allocation optimale sur une base de 295 stations (370 stations ont été effectivement réalisées). STR (strate), SSTR (superstrate), SED (types édaphiques de vase pure WV, vase sableuse VS, sable fin envasé FV, sable fin SF, sable dunaire DU, sable hétérogène envasé SHV, gravier hétérogène GH, sable fin biogène SFB), ETAGE (niveau bathymétrique subtidal SUB ou intertidal INT), CULTURE (huître à plat, huître en surélevé, moule et libre de parc), N (taille de la strate en hectare), n optim (taille optimisée de l'échantillon de la strate i) et n réel (taille réelle de l'échantillon de la strate i).

STR	SSTR	SED	ETAGE	CULTURE	Ni	ni optim	ni réel
1	1	WV	SUB	-	687,87	2	2
2	1	WV	INT	-	744,21	5	5
3	1	VS	INT	H. plat	80	2	2
4	1	WV	INT	H. élevé	120,93	2	2
5	1	WV	INT	Moule	7,3	2	2
6	1	SHV	SUB	-	62,6	2	2
7	1	VS	INT	-	13,74	2	2
8	2	WV	SUB	-	81,88	2	2
9	2	VS	INT	-	617,53	2	3
10	2	WV	INT	-	2594,2	61	61
11	2	WV	INT	Moule	42,74	2	2
12	2	VS	INT	H. plat	535,23	2	4
13	2	VS	INT	H. élevé	229,53	2	4
14	2	VS	INT	-	41,62	3	7
15	2	FV	INT	-	81,86	6	6
16	2	SFB	INT	H. élevé	21,01	2	4
17	3	VS	INT	-	1168,04	13	21
18	3	VS	INT	H. plat	268,82	2	7
19	3	VS	INT	H. élevé	856,06	2	4
20	3	VS	INT	-	13,41	2	2
21	3	FV	INT	-	11,01	2	2
22	3	FV	INT	-	192,81	7	12
23	3	FV	INT	-	162,68	6	6
24	3	FV	INT	H. élevé	243,14	8	9
25	3	FV	INT	H. plat	56,48	2	2
26	3	VS	INT	Moule	47,63	2	2
27	3	SF	INT	-	70,85	2	5
28	3	SFB	SUB	-	18,57	2	2
29	3	SF	INT	-	89,77	3	3
30	3	SF	INT	-	13,76	2	2
31	3	SF	INT	-	106,89	2	5
32	3	SF-DU	INT	-	51,25	2	2
33	4	WV	SUB	-	1795,36	4	12
34	4	WV	SUB	-	42,3	2	4
35	4	VS	SUB	-	99,05	2	2
36	4	SHV	SUB	-	44,71	5	5
37	4	VS	SUB	-	1672,57	36	36
38	4	SHV	SUB	-	23,75	2	2
39	4	GH	SUB	-	67,41	2	4
40	4	SHV	SUB	-	176,44	4	5

ANNEXES

Annexe 2 (suite) : Tableau de l'allocation optimale sur une base de 295 stations (370 stations ont été effectivement réalisées). STR (strate), SSTR (superstrate), SED (types édaphiques de vase pure VV, vase sableuse VS, sable fin envasé FV, sable fin SF, sable dunaire DU, sable hétérogène envasé SHV, gravier hétérogène GH, sable fin biogène SFB), ETAGE (niveau bathymétrique subtidal SUB ou intertidal INT), CULTURE (huître à plat, huître en surélevé, moule et libre de parc), N (taille de la strate en hectare), n optim (taille optimisée de l'échantillon de la strate i) et n réel (taille réelle de l'échantillon de la strate i).

STR	SSTR	SED	ETAGE	CULTURE	Ni	ni optim	ni réel
41	4	SHV	SUB	-	56,75	2	2
42	4	SHV	SUB	-	924,16	14	14
43	4	SF-DU	SUB	-	69,82	2	2
44	4	SF-DU	SUB	-	870,16	2	9
45	4	SF	SUB	-	267,58	2	8
46	4	SF-DU	SUB	-	131,73	2	2
47	4	SHV	SUB	-	158,9	2	3
48	4	GH	SUB	-	6,88	2	2
49	5	FV	INT	H. élevé	44,88	2	4
50	5	SFB	INT	H. plat	19,51	2	2
51	5	SF	INT	-	303,08	2	3
52	5	VS	INT	-	10	2	2
53	5	SFB	INT	-	311,1	2	2
54	5	SF	INT	H. élevé	69,91	2	2
55	6	VS	SUB	-	101,12	2	3
56	6	VS	INT	H. élevé	13,19	2	2
57	6	VV	INT	H. plat	39,43	2	2
58	6	FV	SUB	-	48,15	2	2
59	6	SFB	INT	-	106,28	2	2
60	7	VV	INT	-	557,3	8	8
61	7	VS	INT	H. élevé	261,66	2	2
62	7	VS	INT	-	31,02	2	2
63	7	VS	INT	H. plat	129,15	2	4
64	7	VS	INT	H. élevé	69,55	8	8
65	7	FV	INT	-	128,63	2	4
66	7	FV	INT	-	15,48	2	2
67	7	SF	INT	-	5,8	2	2
68	7	SF	INT	-	38,18	2	4

## ANNEXES

**Annexe 3 : Présentation générale de la distribution des principales espèces de mollusques lamelibranches, gastéropodes et scaphopodes dans le bassin de Marennes-Oléron selon une triple typologie basée sur la répartition géographique, la répartition édapho-climatique et la structure démographique pondérée.**

Par ordre systématique et alphabétique :

- Mollusques Lamelibranches :

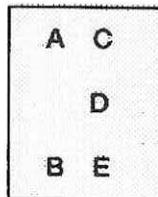
*Abra tenuis*  
*Abra nitida*  
*Abra alba*  
*Corbula gibba*  
*Mysella bidentata*  
*Nucula turgida*  
*Spisula subtruncata*  
*Venerupis decussata*

- Mollusques Gastéropodes :

*Hinia reticulata*  
*Hinia incrassata*  
*Hydrobia ulvae*

- Mollusques Scaphopodes :

*Dentalium inaequicostatum*  
*Dentalium vulgare*



A : Répartition géographique en densité pour une surface de 0,1m<sup>2</sup>.

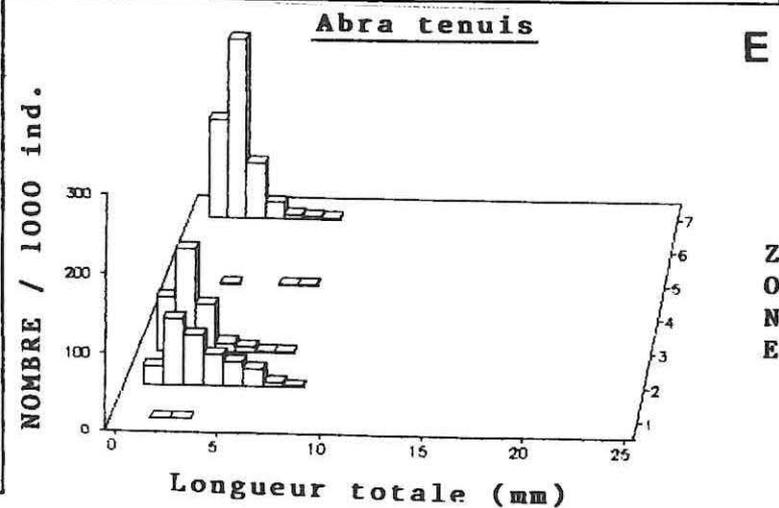
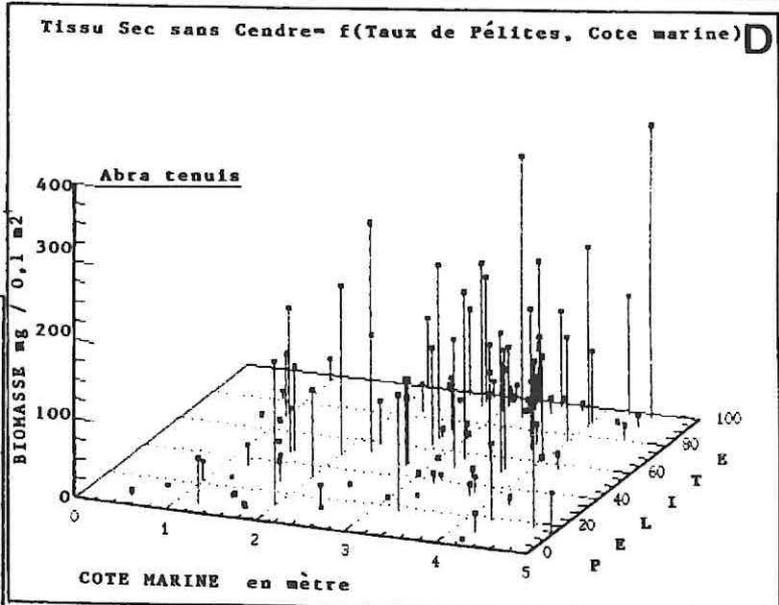
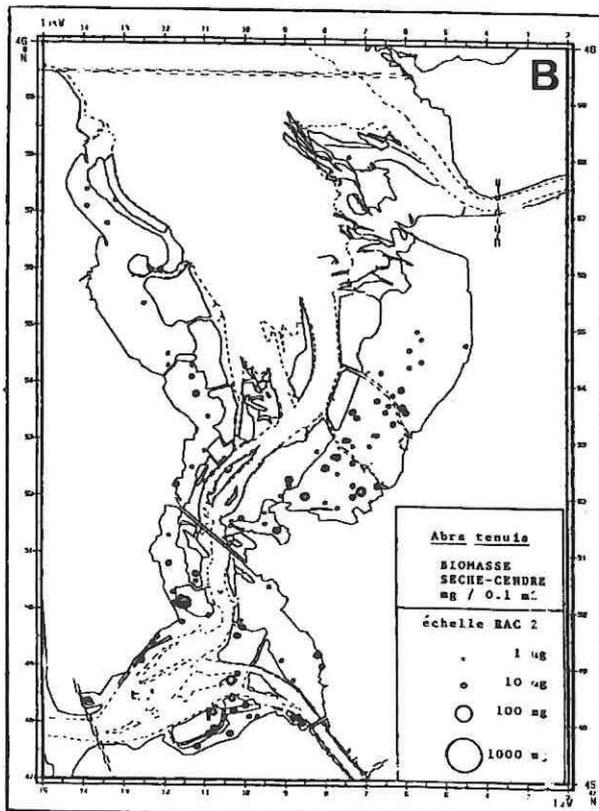
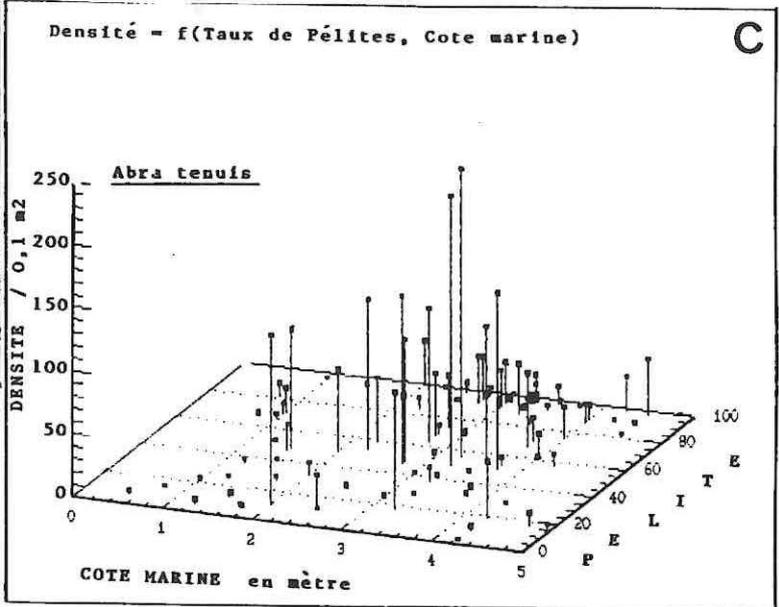
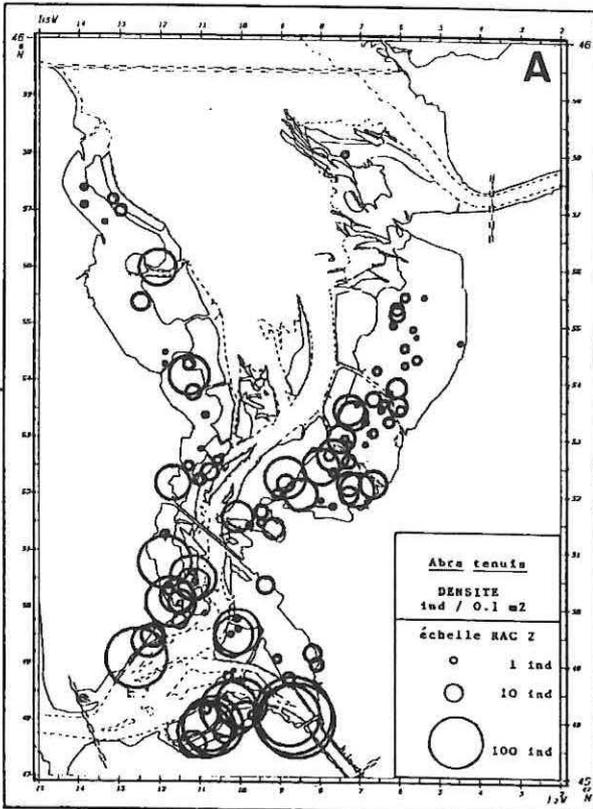
B : Répartition géographique en biomasse de tissus secs libre de cendre pour une surface de 0,1m<sup>2</sup>.

C : Dispersion édapho-climatique (taux de pélites-bathymétrie) des densités pour une surface de 0,1 m<sup>2</sup>.

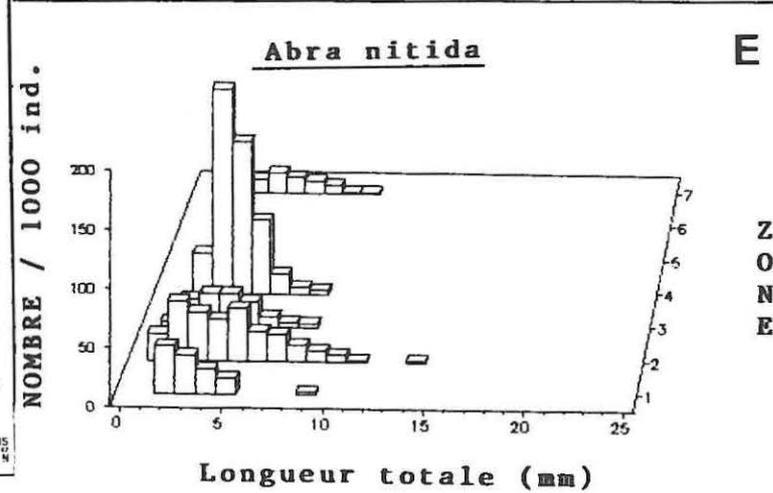
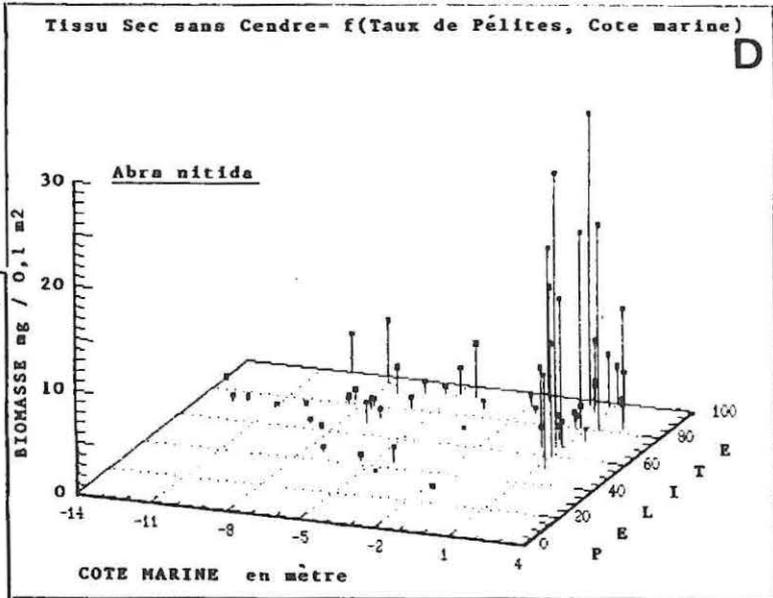
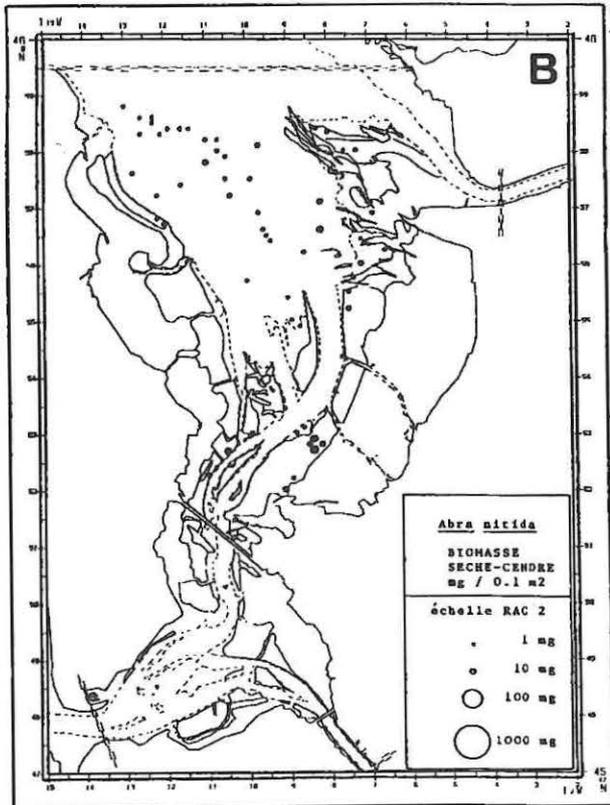
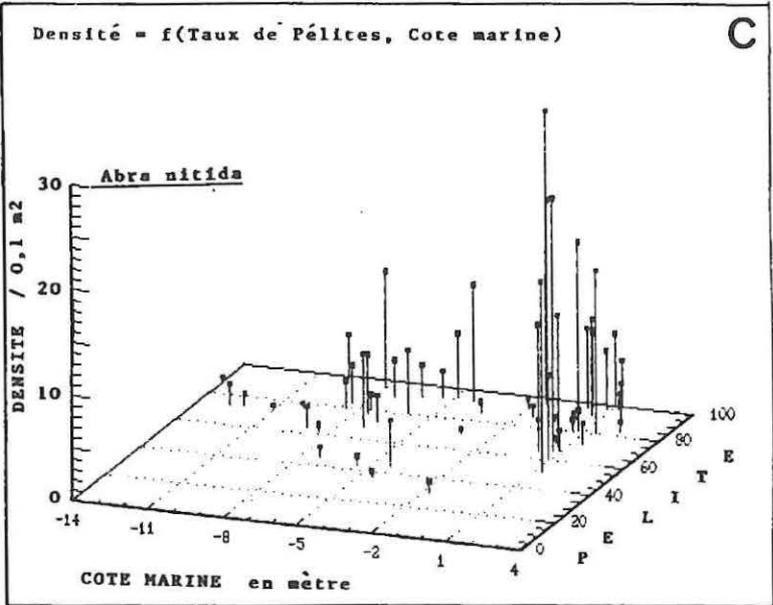
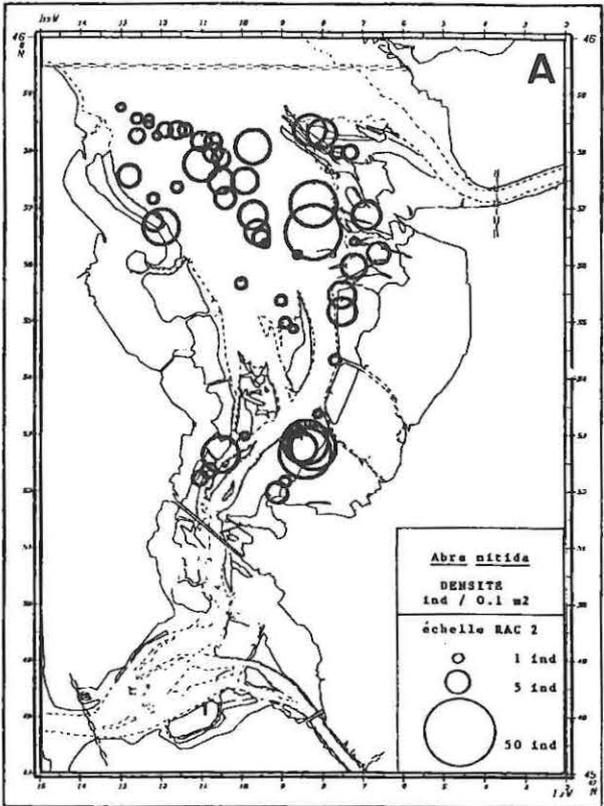
D : Dispersion édapho-climatique (taux de pélites-bathymétrie) des biomasses de tissus secs libre de cendre pour une surface de 0,1m<sup>2</sup>.

E : Structure démographique spécifique pondérée pour tenir compte des variations géographiques selon les 7 superstrates définies par le plan de sondage (Tab. 1 et Fig. 11).

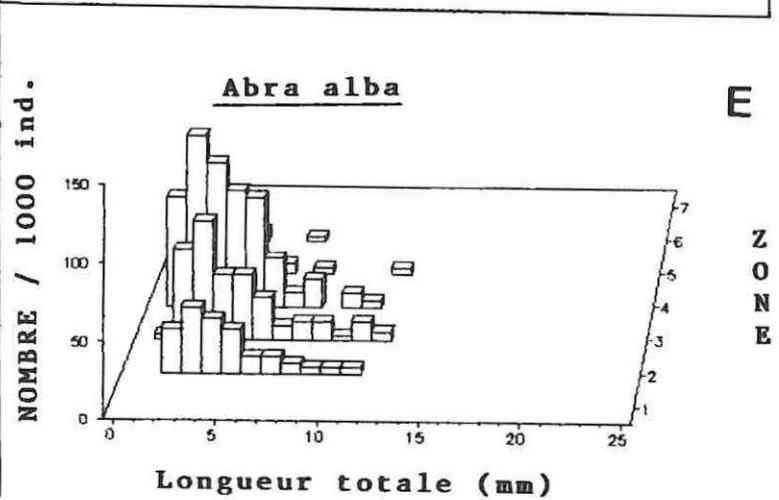
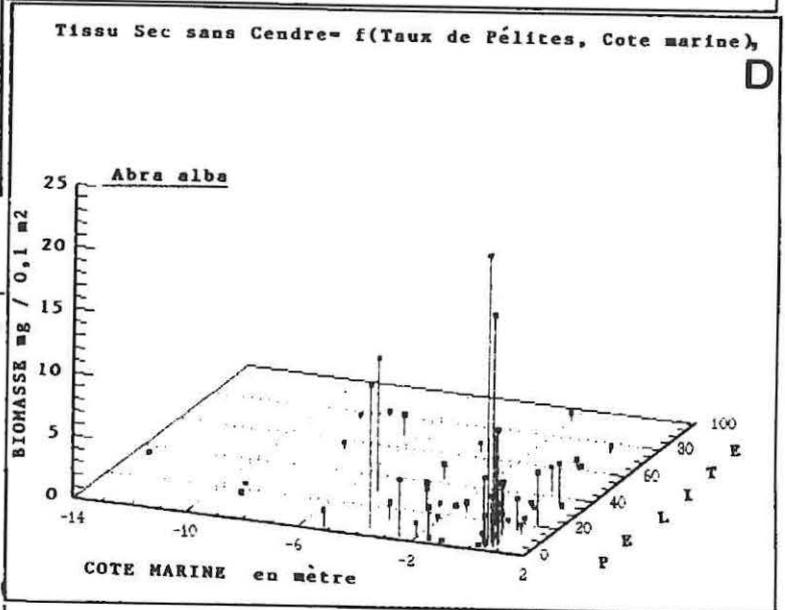
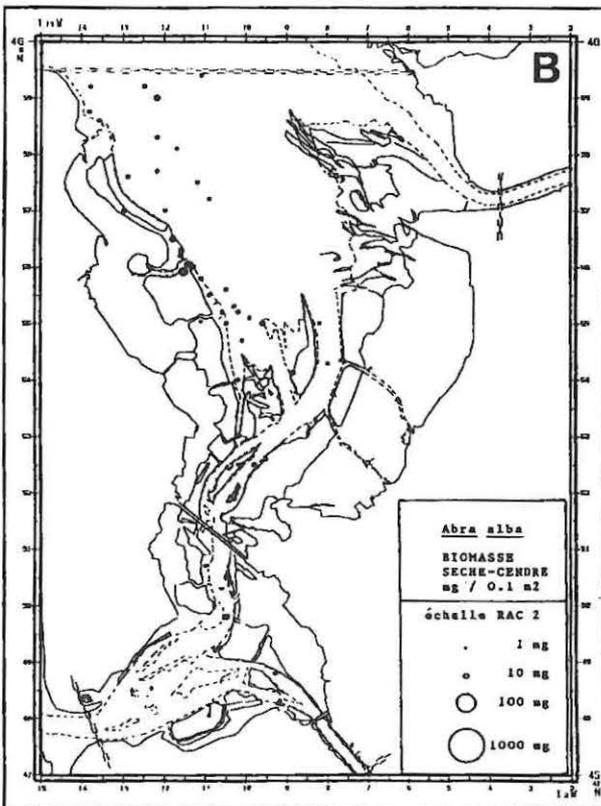
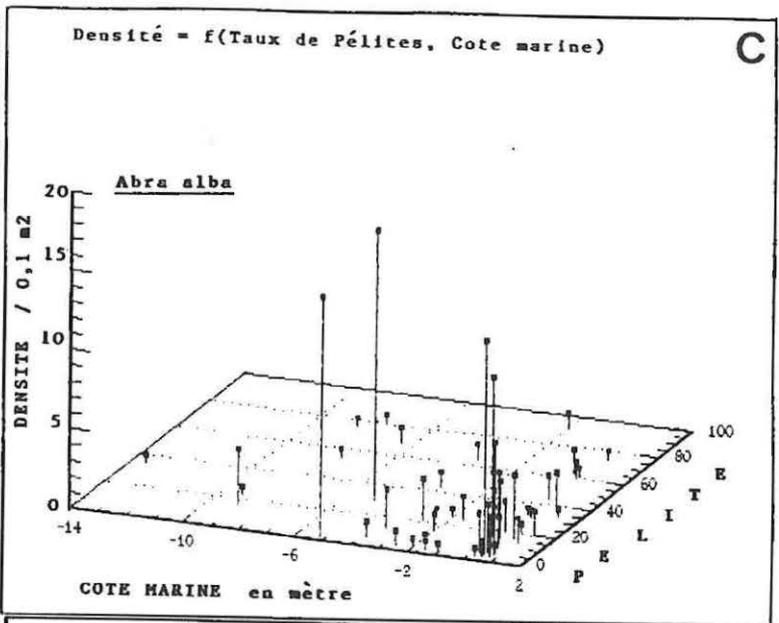
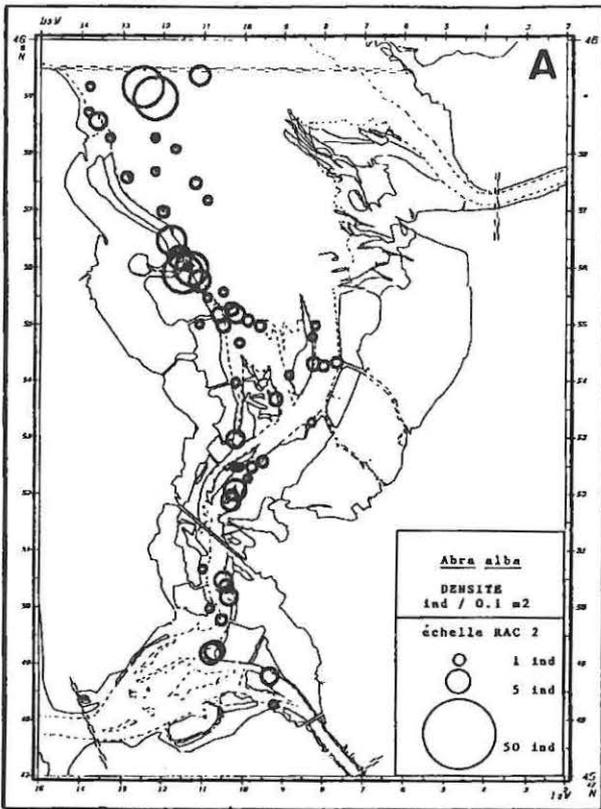
*Abra tenuis*



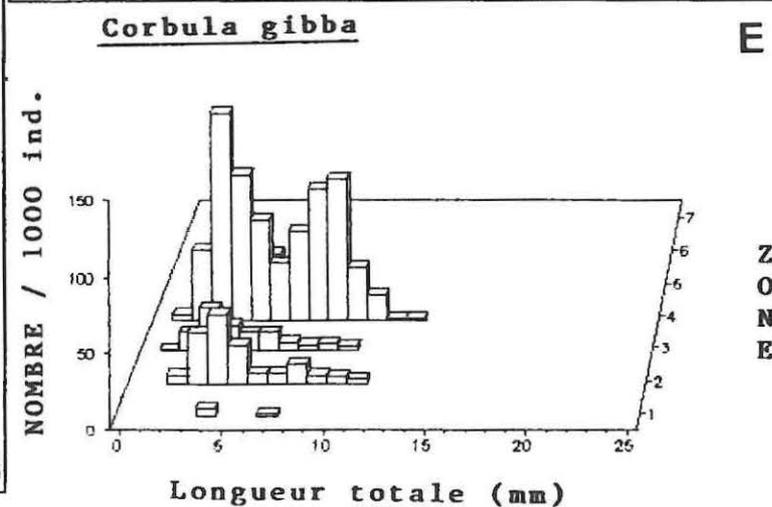
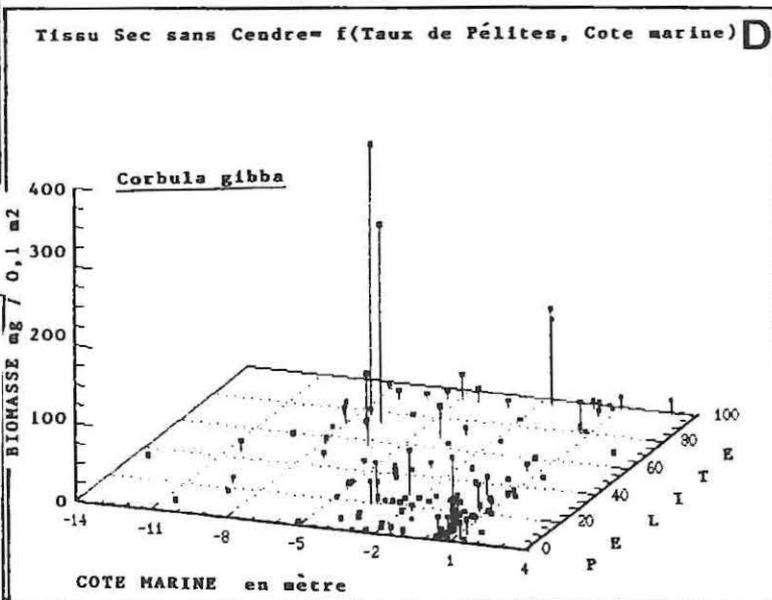
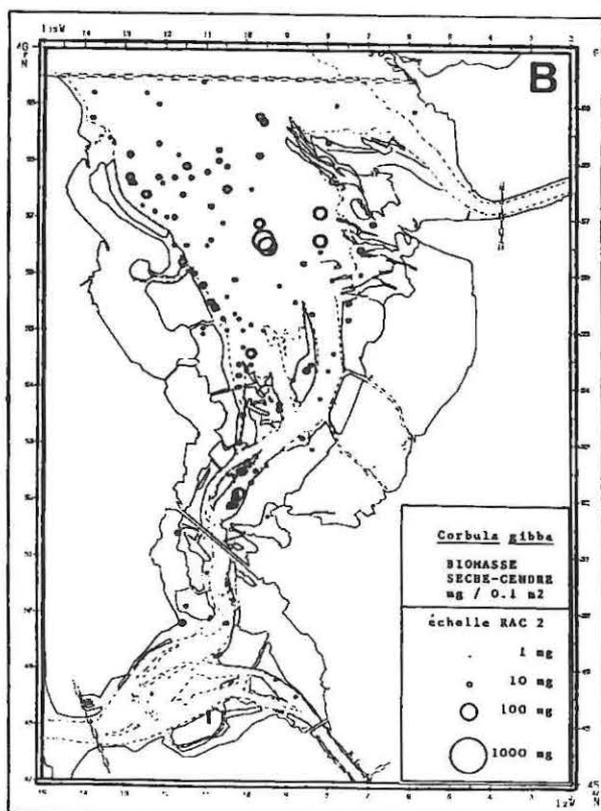
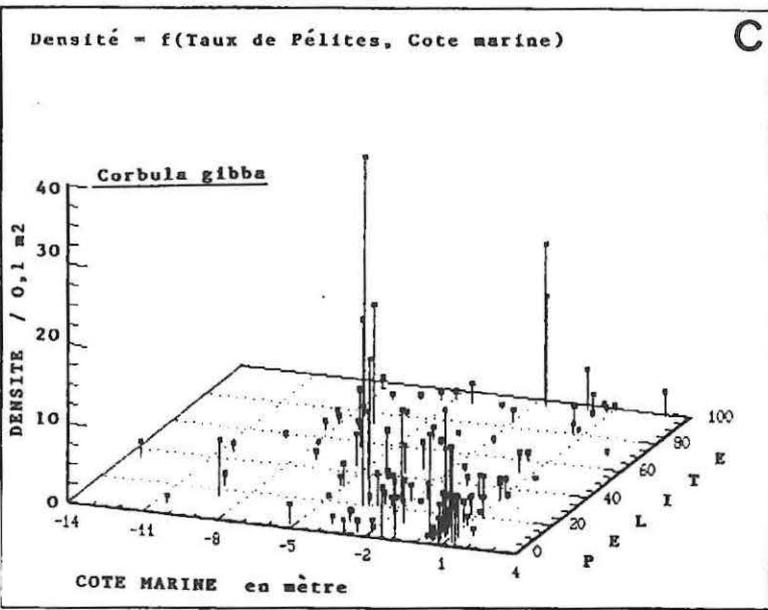
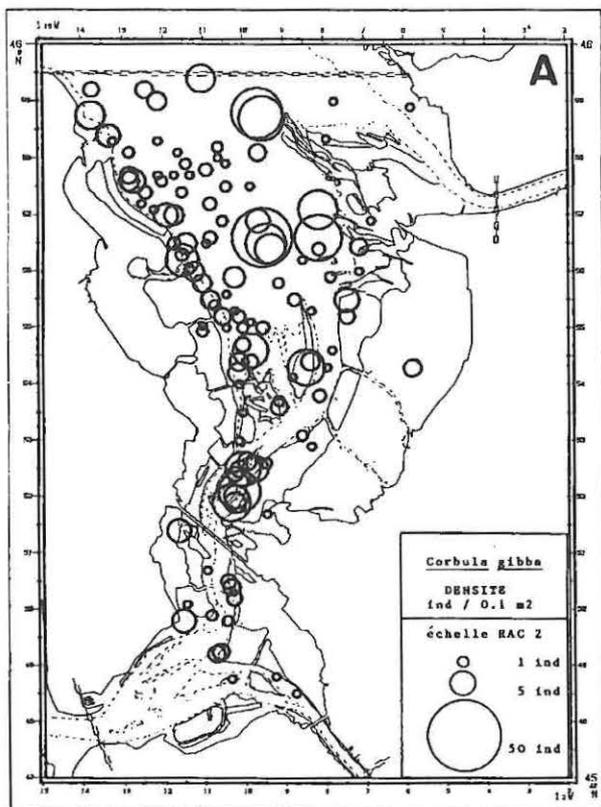
*Abra nitida*



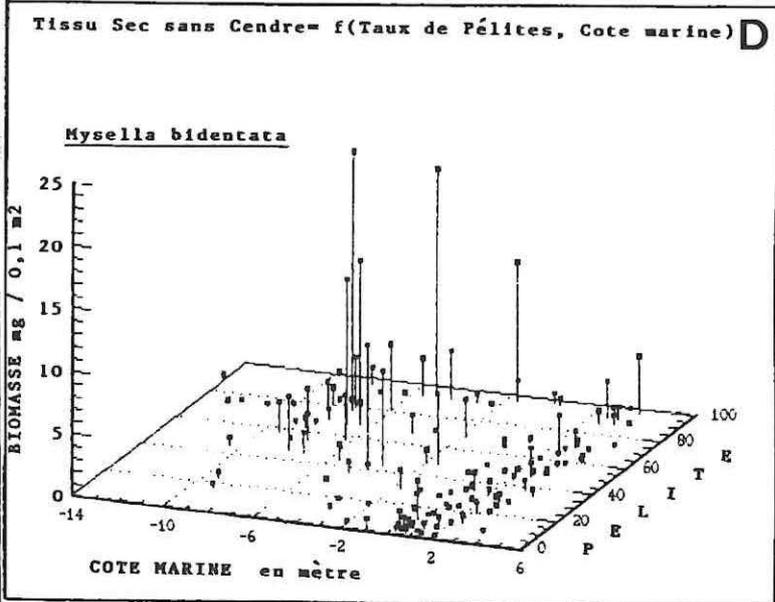
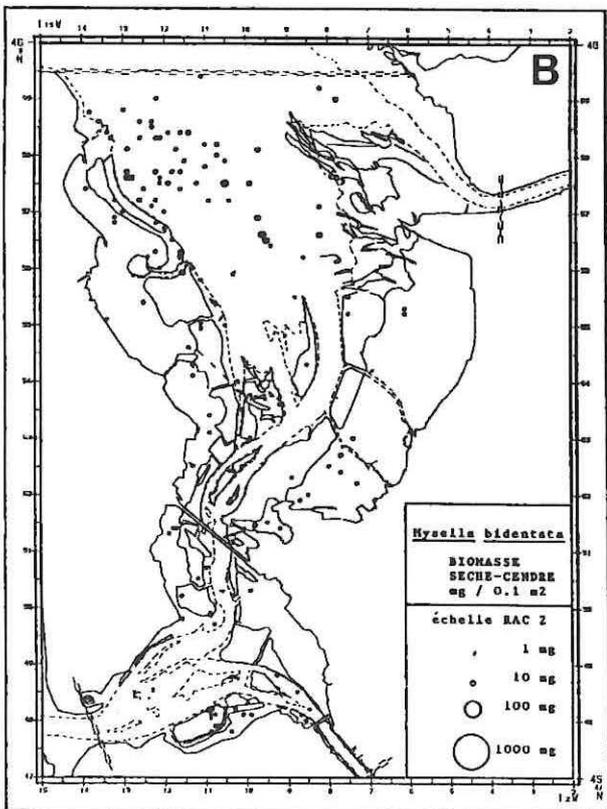
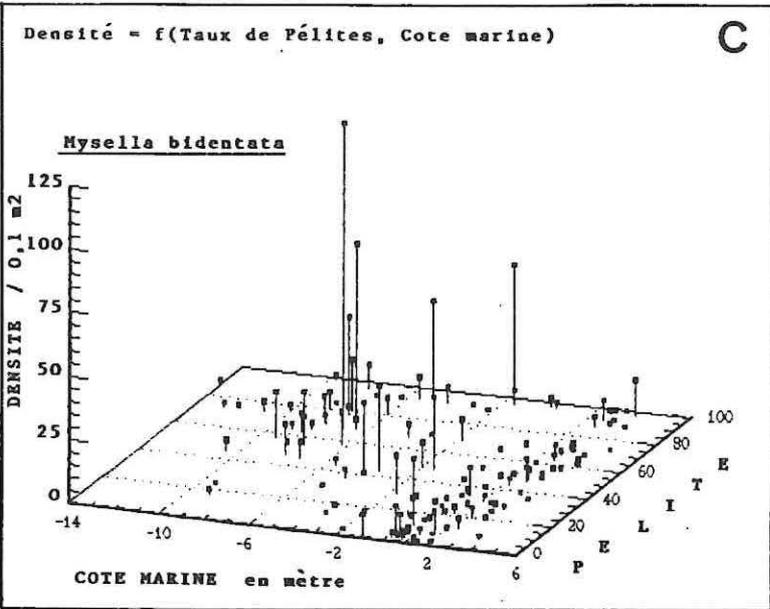
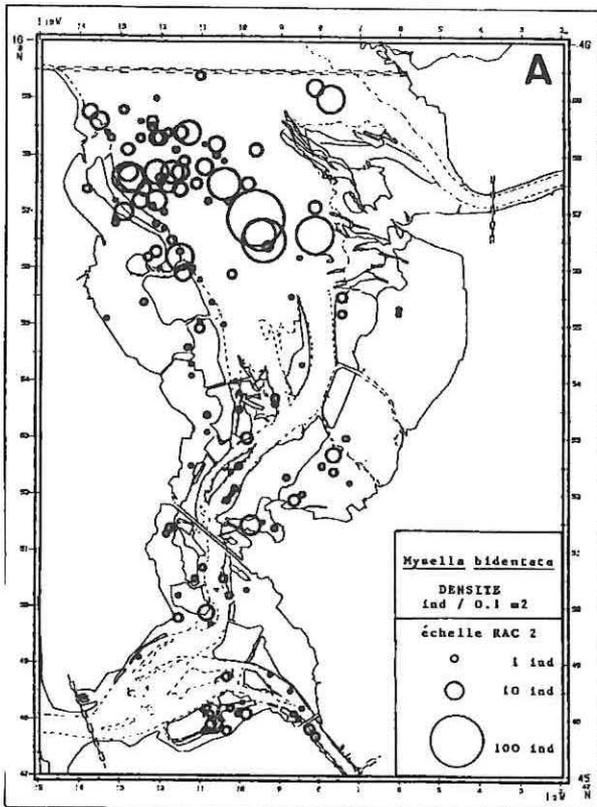
ANNEXES



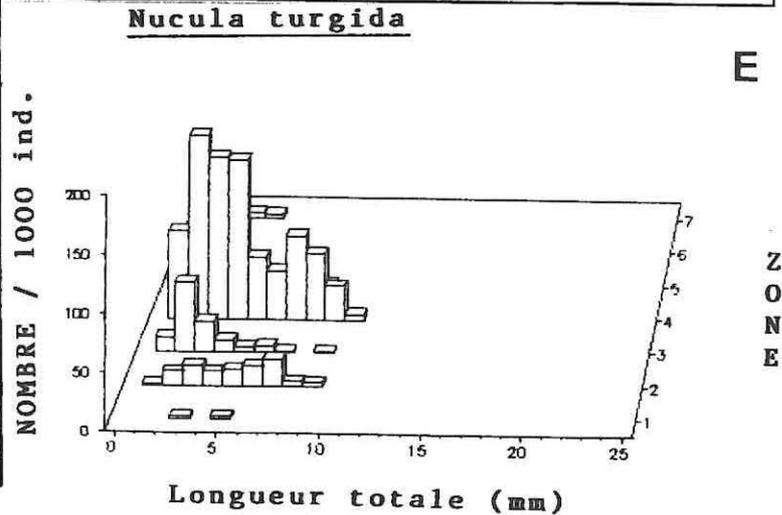
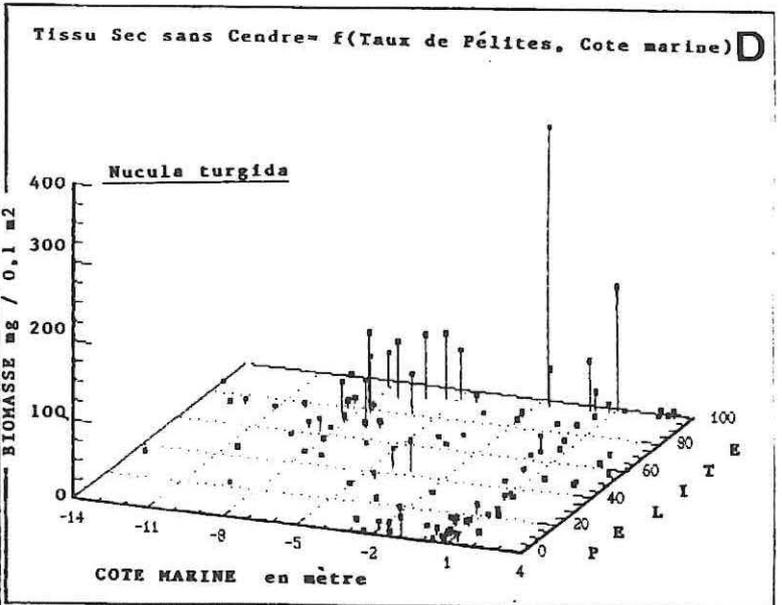
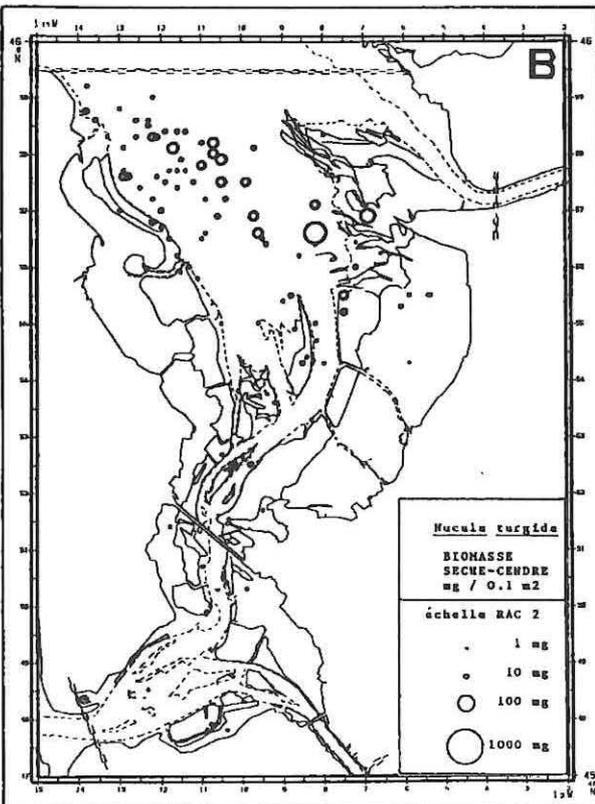
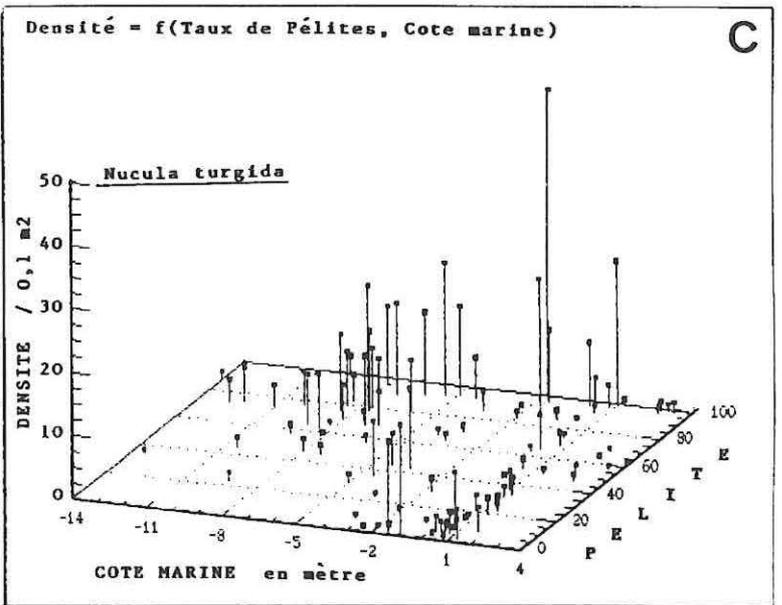
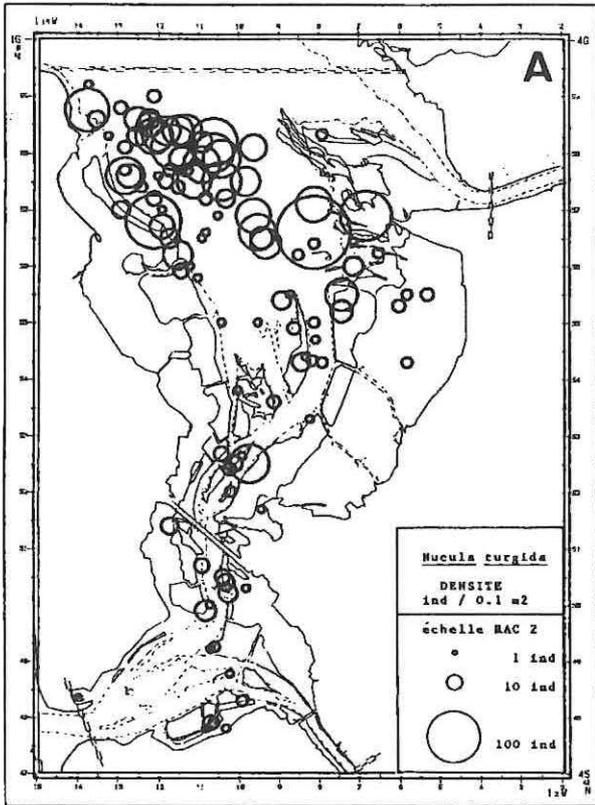
*Corbula gibba*



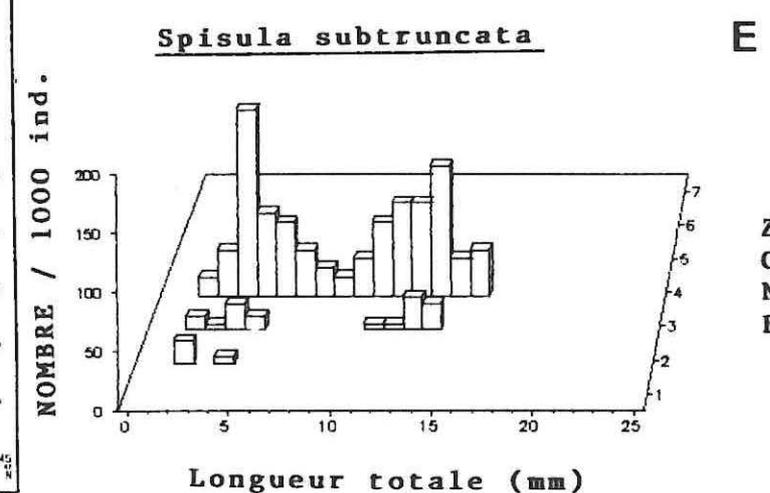
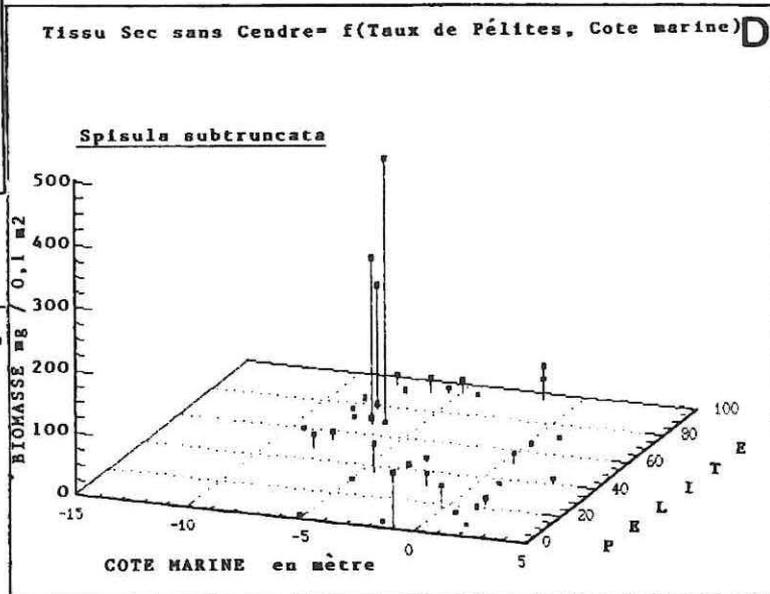
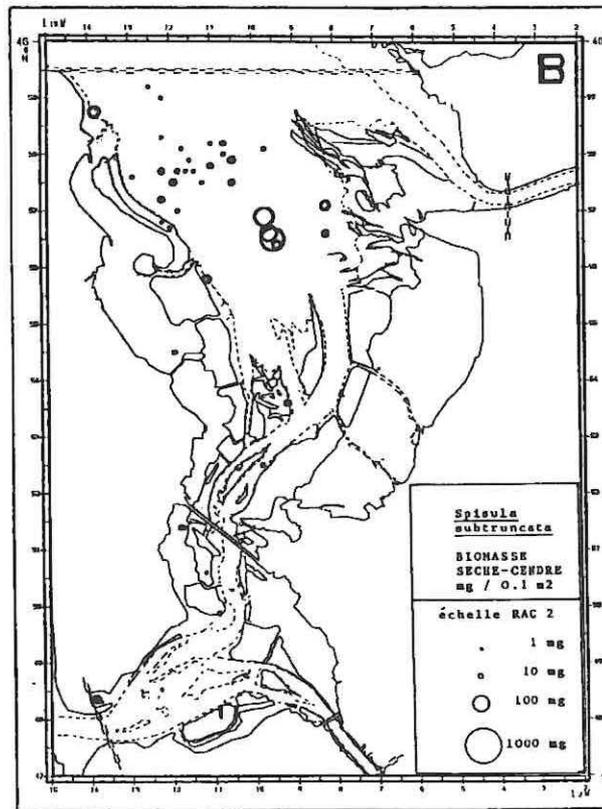
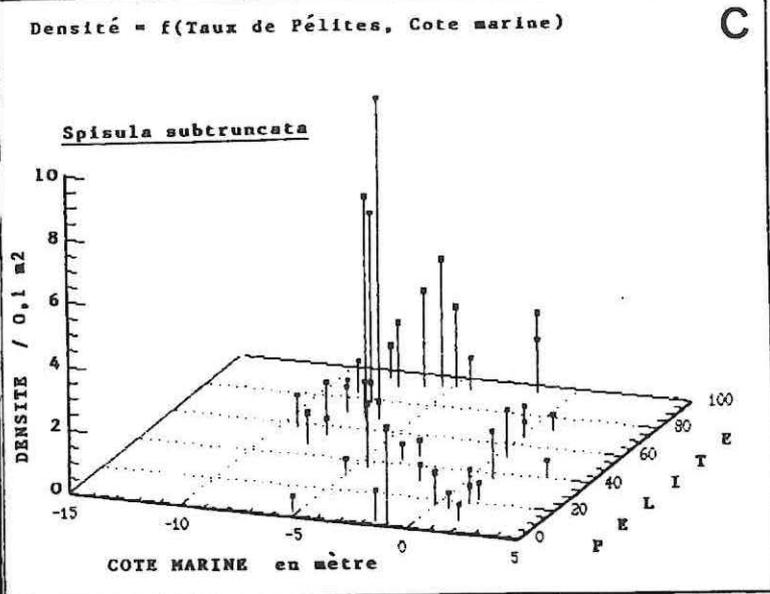
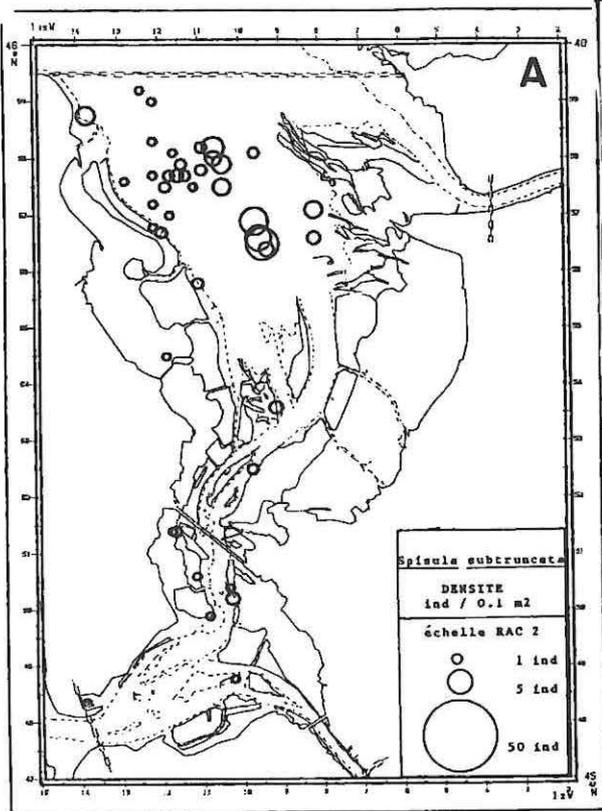
*Mysella bidentata*



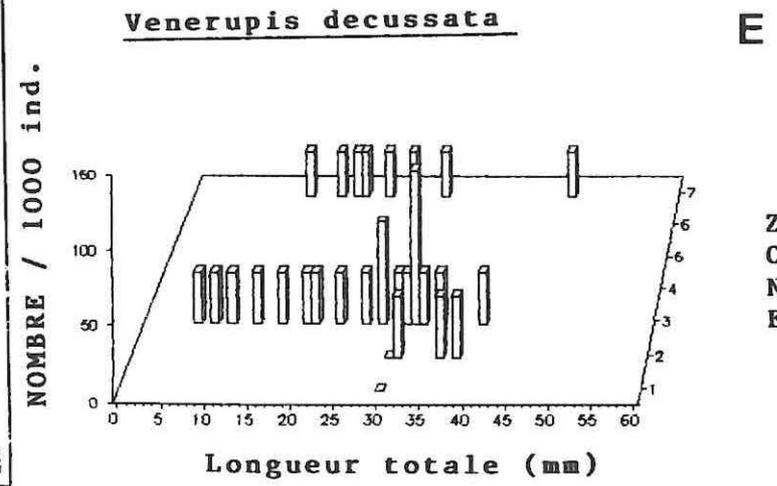
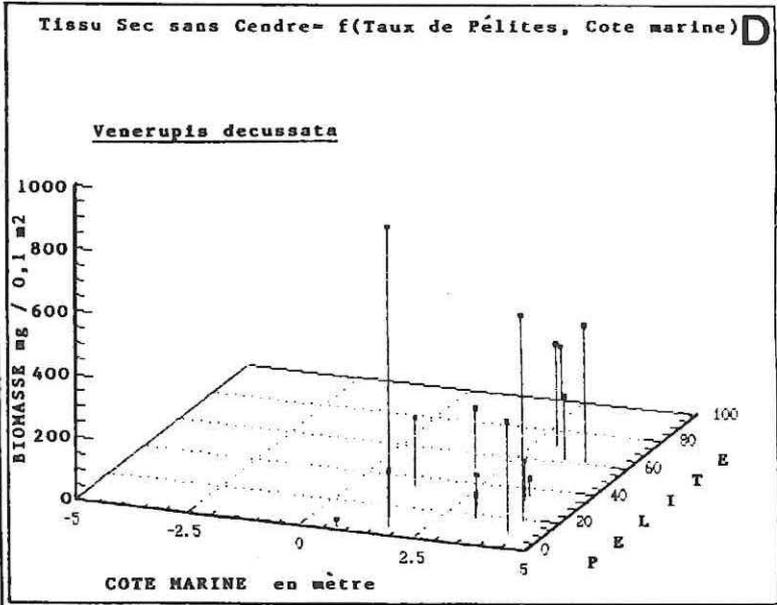
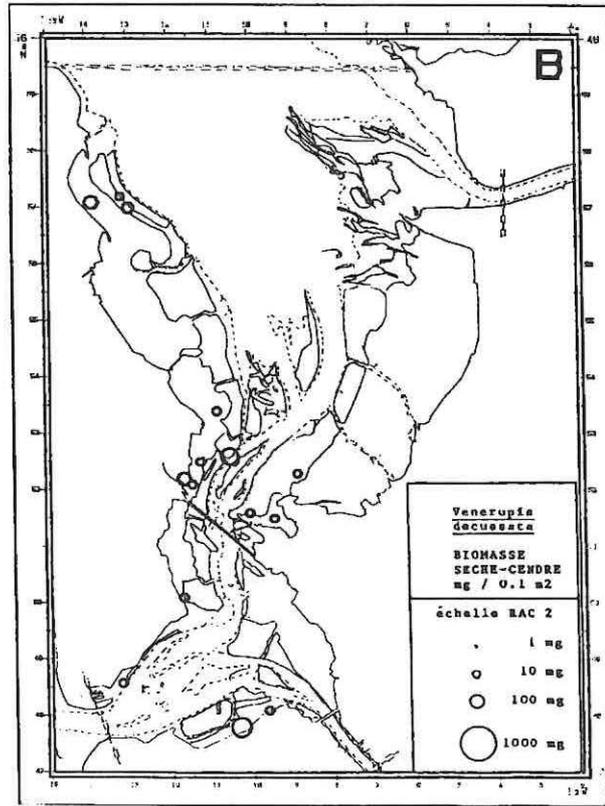
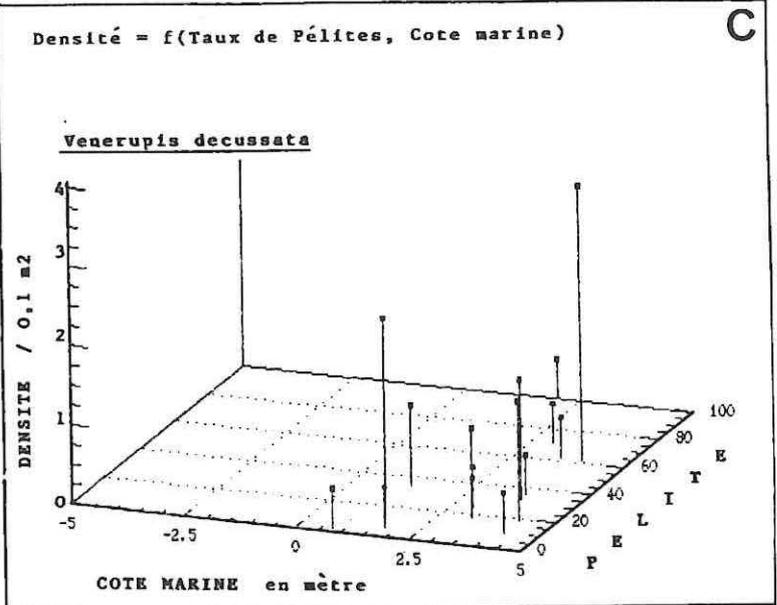
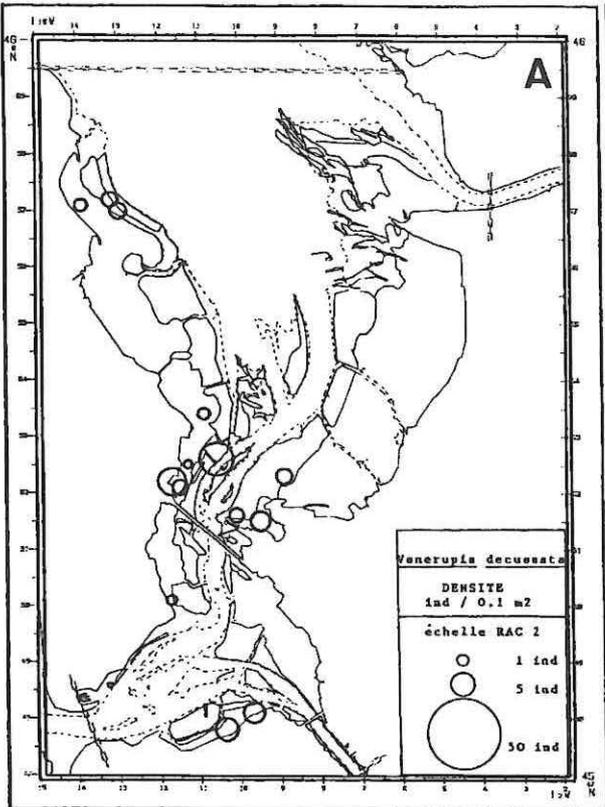
*Nucula turgida*



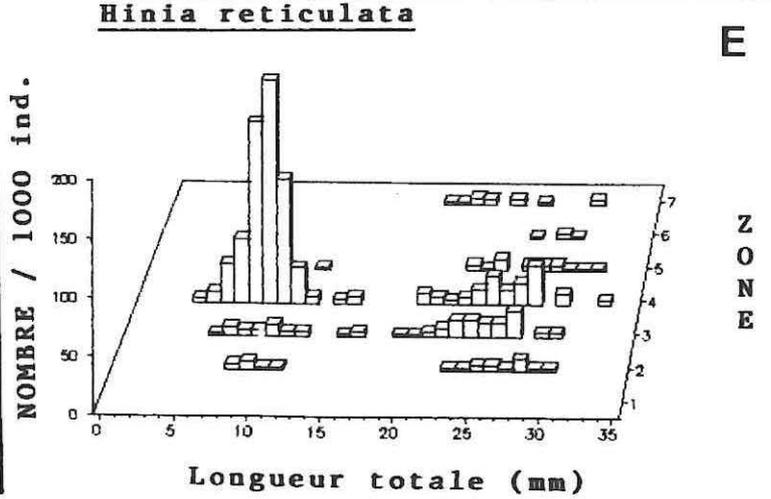
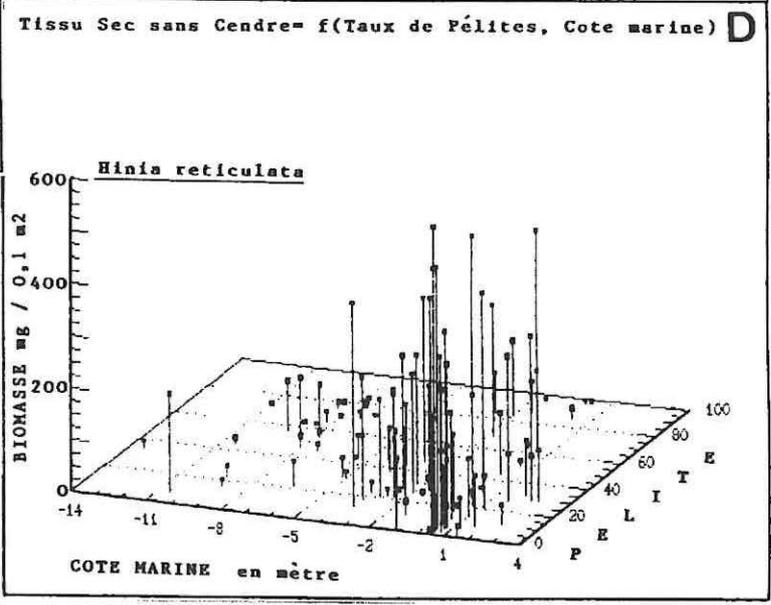
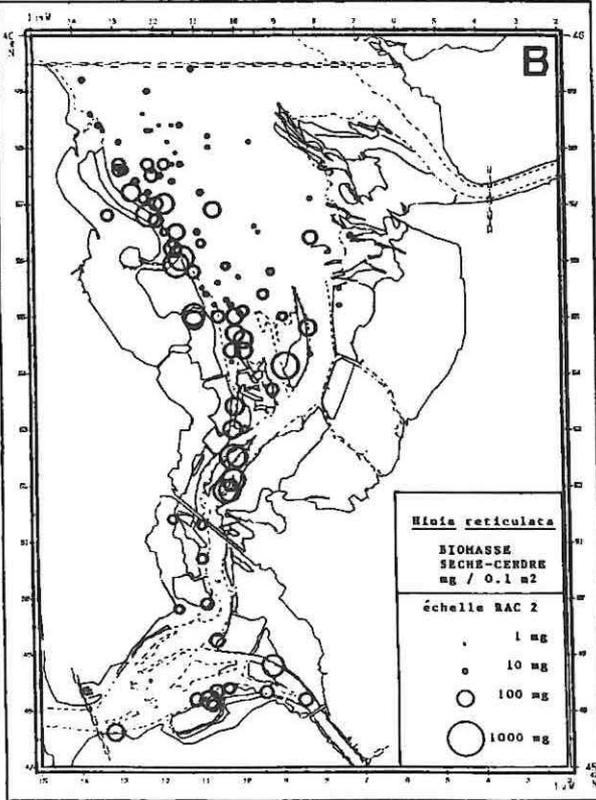
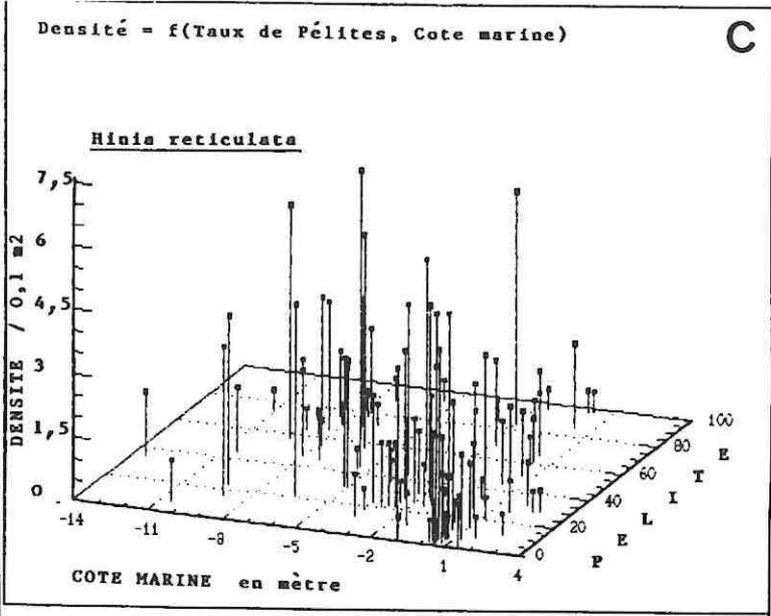
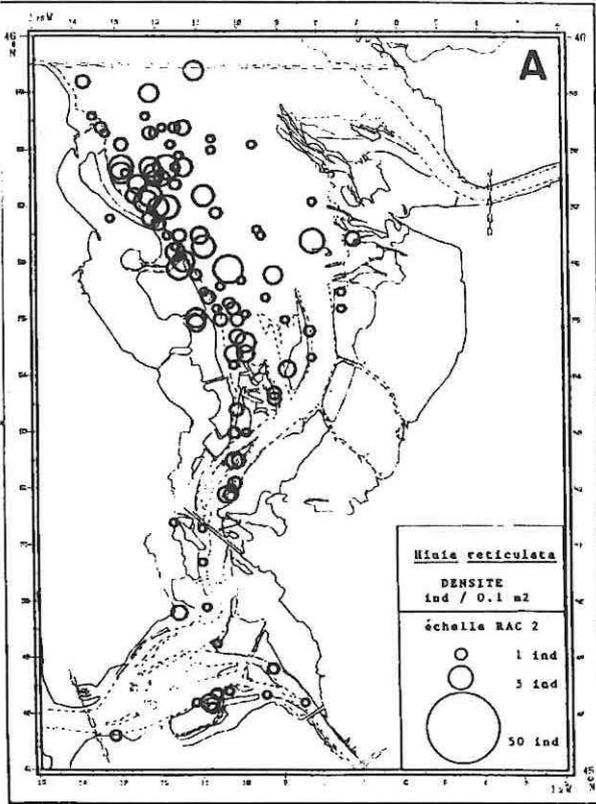
*Spisula subtruncata*



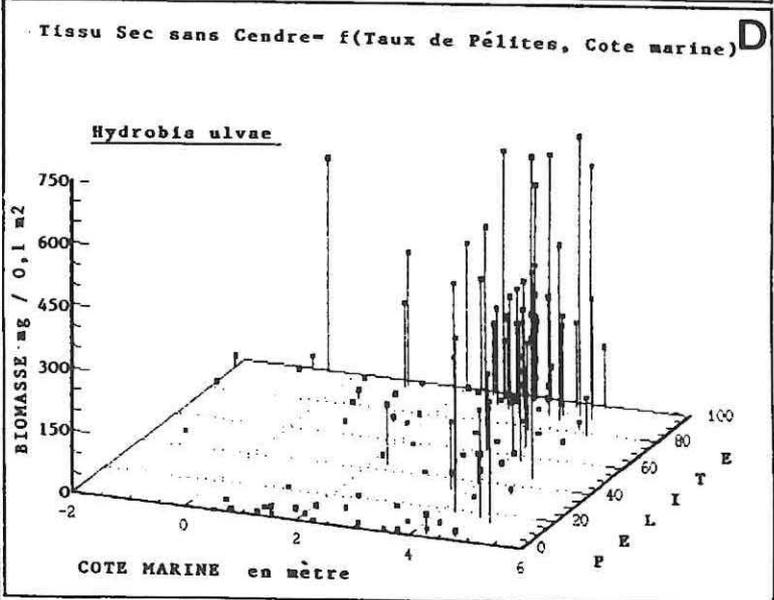
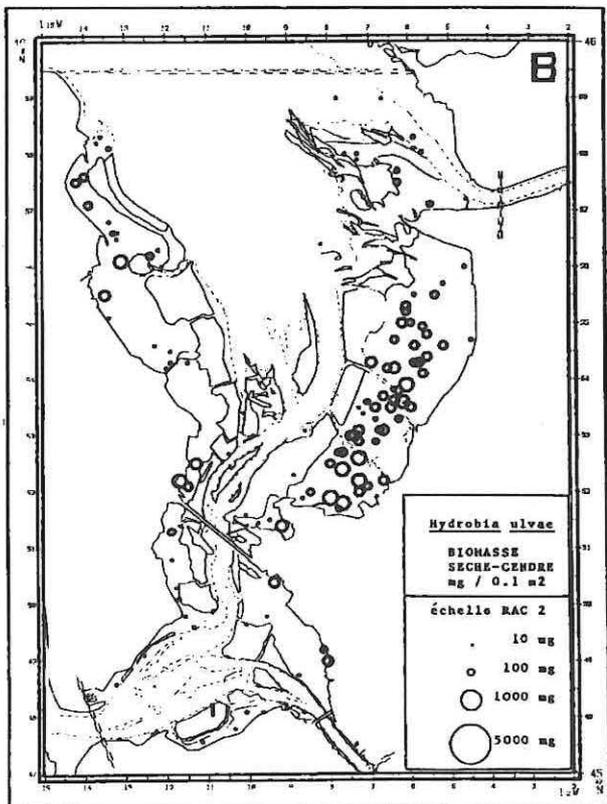
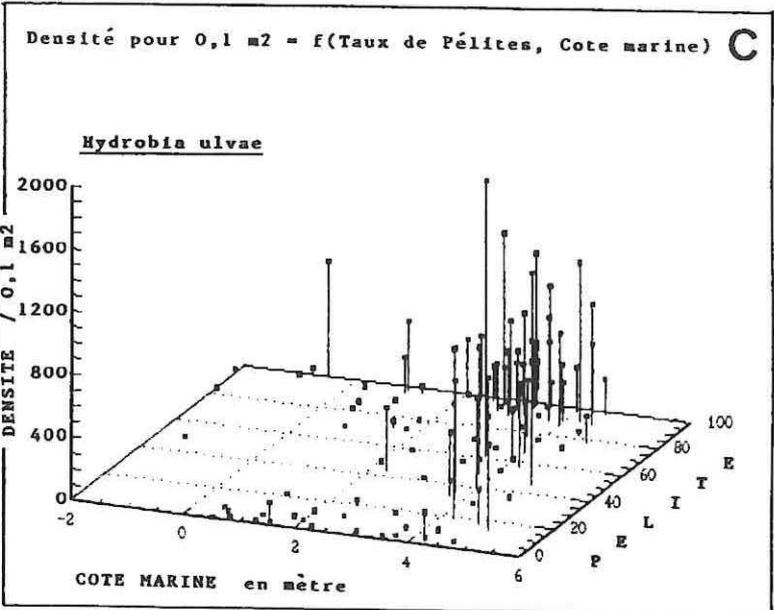
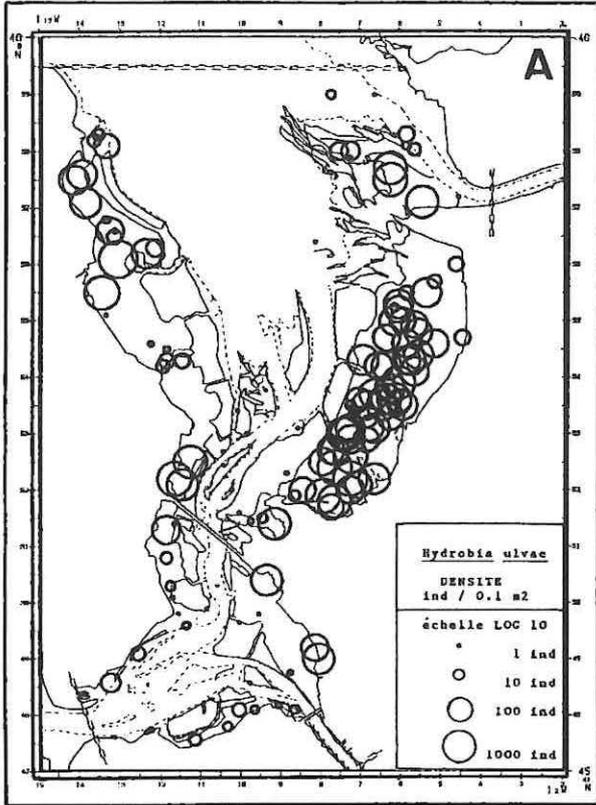
*Venerupis decussata*



*Hinia reticulata*



*Hydrobia ulvae*



*Dentalium inaequicostatum*

