

Croissance  
Mortalité  
Productivité  
Inférence statistique  
Growth  
Mortality  
Productivity  
Statistical inference

# Étude dynamique de la population de *Nucula nucleus* (bivalve, protobranch) du cap de Flamanville (Manche)

P. Chardy<sup>a</sup>, B. Guillaumont<sup>b</sup>, D. Hamon<sup>b</sup>

<sup>a</sup>Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO), Centre Océanologique de Bretagne, BP n° 337, Brest, France.

<sup>b</sup>Station biologique, 29211 Roscoff, France.

Reçu le 4/5/83, révisé le 5/9/83, accepté le 14/9/83.

## RÉSUMÉ

La production annuelle et le taux de renouvellement de la biomasse sont estimés pour une population du bivalve *Nucula nucleus* des fonds subtidiaux du cap de Flamanville (Manche). Une étude du cycle biologique fondée sur l'état de maturité des gonades au cours d'une année d'observations, établit l'existence d'une seule période de ponte en automne.

La détermination de l'âge repose sur une analyse des stries de croissance dont la signification annuelle est démontrée. La croissance est traduite de manière satisfaisante par une courbe de Von Bertalanffy, et la mortalité par une fonction exponentielle. Il est admis que la population étudiée se rapproche d'une population théorique soumise à un recrutement constant et une mortalité uniforme; cette simplification est discutée à la lumière de la comparaison des structures démographiques obtenues en 1978 et 1979 sur la même station.

L'un des objectifs de cette étude est de déterminer, à l'aide d'une méthode de simulation, l'incertitude attachée au calcul du rapport  $\overline{P/B}$  à partir de la variabilité des mesures de tailles et d'effectifs par classe d'âge.

La biomasse moyenne est de 16,6 g de poids sec de chair/m<sup>2</sup> pour une production annuelle de 9,3 g/m<sup>2</sup>. Le rapport  $\overline{P/B} = 0,56$  se situe dans un intervalle de confiance allant de 0,49 à 0,62, pour un seuil de risque de 5%.

*Oceanol. Acta*, 1984, 7, 1, 103-112.

## ABSTRACT

Population dynamics of *Nucula nucleus* (bivalvia, protobranchiata) in the Cap of Flamanville (Manche).

Annual production and turnover rate of biomass are estimated on a population of the bivalve, *Nucula nucleus*, dominant on the sublittoral area of Cap de Flamanville (Manche). Investigations on reproductive cycle established on the gonads maturity index over one year indicate a single spawning period in autumn. Age is determined from a study of the ring pattern on the shells, in which annual signification is outlined. The Von Bertalanffy curve and the exponential function give an adequate description of growth and mortality. The studied population is considered as near a theoretical population with constant recruitment and mortality; this simplification is discussed through the comparison of the demographic structures obtained in the same station in 1978 and 1979. One objective of the study is to provide, by simulation procedure, an assessment of the uncertainty of the calculated  $\overline{P/B}$  ratio taking in account the variability of the length and the effectives by age classe.

The mean biomass is equal to 16,6 g dry flesh weight/m<sup>2</sup> and production 9,3 g dry weight, m<sup>2</sup>/year.  $\overline{P/B}$  ratio is equal to 0,56 with a confidence interval between 0,49 and 0,62 ( $\alpha = 5\%$ ).

*Oceanol. Acta*, 1984, 7, 1, 103-112.

## INTRODUCTION

Une récente révision des données extraites de la littérature dans le domaine de la production du macrobenthos marin (Robertson, 1979) montre l'extraordinaire variabilité du rapport « production biomasse » au sein d'un même groupe zoologique, voire d'une même espèce. Les raisons invoquées sont nombreuses : influence de l'environnement, mais aussi échantillonnage, méthodes de calcul, structures démographiques incomplètes ou peu fiables. Dans un premier stade, une estimation de l'incertitude sur les résultats de chaque étude permettrait d'envisager des comparaisons plus judicieuses entre espèces ou entre populations d'une même espèce. Dans le cas des études préalables à l'aménagement d'une zone, cas précisément de la frange côtière du cap de Flamanville, ce problème devient fondamental pour apprécier l'impact dû aux modifications du milieu.

L'objectif de cette étude est d'estimer la production annuelle et la productivité (exprimée par le rapport P/B) d'une population de *Nucula nucleus* en Manche, accompagnée d'une appréciation de l'incertitude sur les résultats présentés. L'approche méthodologique comprend les étapes suivantes : 1) définition du cycle biologique de l'espèce; 2) choix d'un critère d'âge; 3) calcul des paramètres de croissance et de mortalité; 4) modèle de production; 5) étude d'inférence statistique par simulation.

La signification statistique du P/B et la confiance que l'on peut accorder à ce paramètre dans le cadre général des études de production font l'objet d'une discussion. Nos connaissances générales sur *Nucula nucleus* sont relativement limitées. Cette espèce présente une large répartition bio-géographique s'étendant, selon Tebble (1966), de la Mer de Norvège au Cap de Bonne Espérance. Bien que très commune autour des îles britanniques, sa présence sur les côtes françaises de la Manche est essentiellement limitée au golfe normanno-breton. Au plan écologique, *Nucula nucleus* est caractéristique des fonds de graviers ou de sables grossiers envasés.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Description du secteur d'étude

Le secteur étudié est situé dans la zone infralittorale au sud du cap de Flamanville. Balayés par des courants de marée importants compte tenu de la proximité du Raz Blanchard, les fonds sont constitués de sédiments grossiers caillouto-graveleux plus ou moins ensablés. Le faciès à *Nucula nucleus* est caractérisé par une fraction graveleuse importante et une forte dominance moyenne de nucules, soit 45% environ (Guillaumont, Hamon, 1977 et 1979).

### Échantillonnage

Neuf campagnes de prélèvements, réalisées entre septembre 1977 et août 1978, ont permis de suivre l'évolution saisonnière de la population. Les échantillons ont été récoltés à la drague Rallier du Baty. Deux missions supplémentaires ont été effectuées en vue d'une étude quantitative; les prélèvements ont été réalisés à la station 2 (fig. 1) à l'aide de la benne Smith Mac Intyre (1/10 m<sup>2</sup>) en juin 1978 et de la benne Hamon (1/4 m<sup>2</sup>) en juin 1979. Tous les échantillons ont été tamisés sur maille de 1 mm.

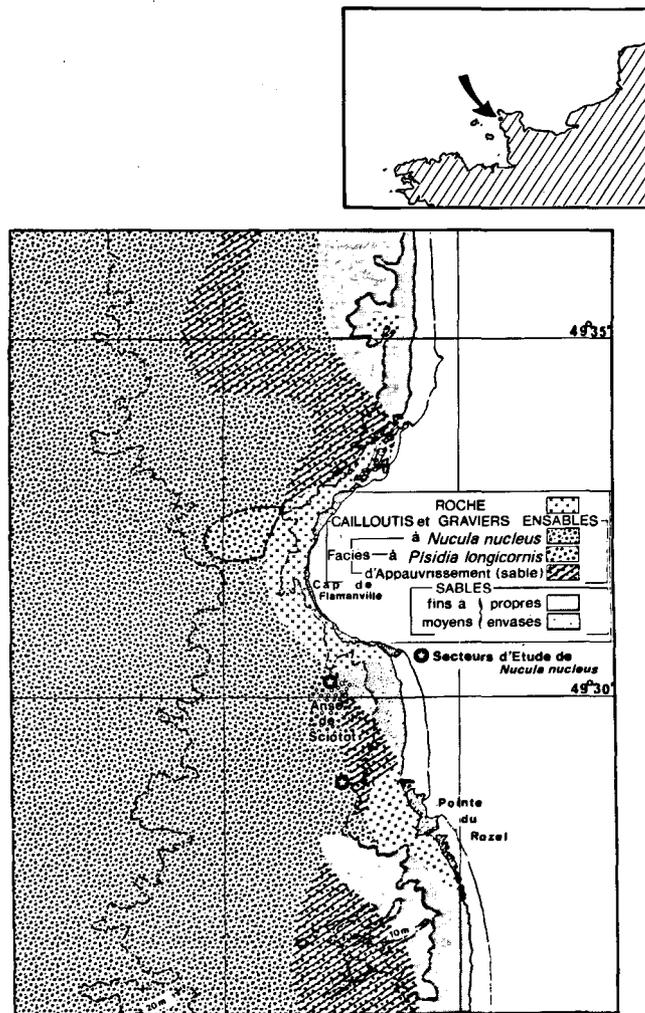


Figure 1  
Carte schématique des peuplements benthiques sublittoraux de la région du cap de Flamanville, d'après Guillaumont et Hamon (1979).  
Map of the subtidal benthic communities in the Cap of Flamanville area.

### Cycle biologique

La définition du cycle biologique est fondée sur l'état de maturité des gonades au cours du cycle annuel. L'examen extérieur portant notamment sur la coloration des gonades permet de distinguer les sexes chez *Nucula nucleus*; ainsi le testicule est généralement blanc et l'ovaire jaunâtre.

Pour définir le cycle des gonades nous avons déterminé, en nous inspirant des travaux de Trevaillon (1965), quatre stades d'évolution :

— Stade 1 : « gonades vides »

L'absence de produits sexuels apparents rend le sexe indéterminable; les gonades présentent une enveloppe transparente.

— Stade 2 : « gonades en maturation »

Les gonades se remplissent de produits sexuels; les testicules tout d'abord d'aspect diffus se raffermissent et prennent une couleur blanc-laiteux; les ovaires présentent des œufs de forme polygonale, accolés les uns aux autres pour former une couche dense de couleur jaune-marron.

— Stade 3 : « gonades mûres »

Les gonades sont bien remplies et ne semblent plus évoluer; elles occupent alors une part importante du volume interne de la coquille.

— Stade 4 : « gonades partiellement vides »

Les gonades contiennent du sperme actif ou des œufs mûrs mais en quantité moindre par rapport au stade précédent.

**Mesures de croissance**

*Mesure de la hauteur*

La mesure de taille retenue pour l'analyse de la croissance est définie comme la plus grande distance entre les bords postérieurs et antérieurs de la coquille mesurée sous binoculaire à l'aide d'une chambre claire (fig. 2a). Cette distance ne donne qu'une valeur approchée de la hauteur, le biais étant plus important pour les individus âgés en raison de l'épaisseur de la coquille.

*Analyse des stries de croissance*

Le critère d'âge étant fondé sur les stries de croissance, il est nécessaire d'interpréter clairement ces structures périodiques et donc d'associer une analyse fine des stries visibles sur la coquille à l'étude du cycle biologique.

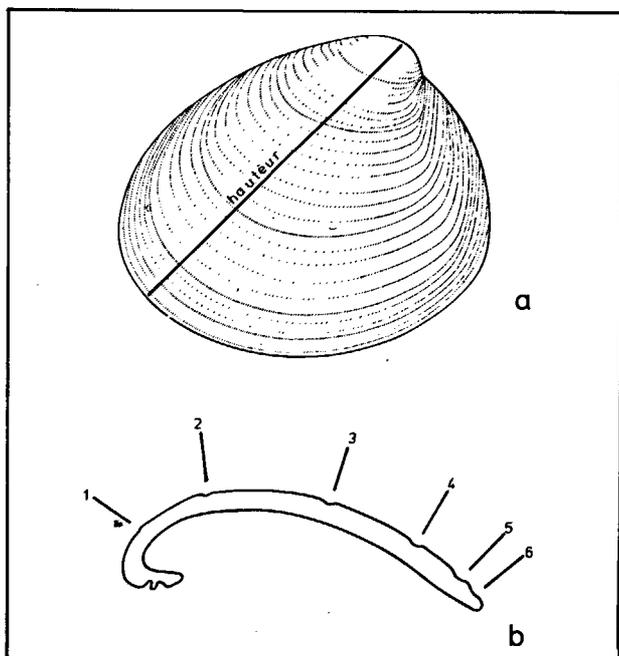


Figure 2a  
Mesure de la hauteur d'une coquille de *Nucula nucleus*.  
Height measurement of a *Nucula nucleus* shell.

Figure 2b  
Schéma de la coupe d'une coquille de *Nucula nucleus*.  
Schematic section of a shell.

L'analyse des stries est faite à partir de l'examen extérieur des coquilles et d'une série de coupes de coquilles réalisée dans une gamme de taille étendue et préparée à « l'acétate peel ». Une des valves est incluse dans une résine Épofix, puis coupée au moyen d'une scie diamantée. Après polissage, la trame organique est séparée de la partie minérale par attaque à l'HCL 1%; la matière organique laissée en relief est alors imprimée sur un film de cellulose.

Les empreintes sont observées au microscope et au projecteur de plan [X 50 (fig. 2b)].

La période de formation des stries a été déterminée en mesurant, à chaque campagne pour un lot d'individus présentant trois stries, la distance de la dernière strie au rebord de la coquille; les mesures ont été effectuées au micromètre de la loupe binoculaire. L'apparition d'une nouvelle strie se traduit par un accroissement nul.

*Relation « taille-poids »*

Le poids sec de matière organique par individu a été mesuré par différence entre le poids sec de l'ensemble « coquille + chair » et le poids de cendre après le passage au four à 550° durant 24 heures.

La relation « taille de la coquille-poids sec de chair » est généralisée à partir de la relation d'allométrie classique  $W = bL^a$ , soit en coordonnées logarithmiques  $\log W = \log b + a \log L$ , dans laquelle  $W$  est le poids d'un individu en mg,  $L$  la hauteur en mm,  $a$  la constante d'équilibre et  $b$  l'indice origine.

**Fonctions de croissance et de mortalité**

Le souci de formaliser la croissance et la mortalité par une expression mathématique répond à deux préoccupations :

- définir la tendance générale du phénomène, et si possible son intervalle de confiance, à des fins de comparaison dans le temps ou dans l'espace;
- disposer par interpolation, et dans une mesure plus discutable par extrapolation hors du domaine des observations, de résultats utilisables pour le calcul de la production.

La croissance exprimée en taille (= hauteur de la coquille) est décrite par la fonction de Von Bertalanffy selon la notation  $L_t = L^\infty (1 - e^{-K(t-t_0)})$  dans laquelle  $L^\infty$  est la longueur à l'asymptote de la courbe,  $K$  le taux de croissance et  $t_0$  l'âge théorique pour  $L_t = 0$ .

La mortalité est exprimée par la fonction  $N_t = N_0 e^{-Zt}$  où  $Z$  est défini comme le coefficient instantané de mortalité.

Ces deux fonctions simples reposent sur l'hypothèse d'un taux de croissance et de mortalité constant. Ce point sera discuté dans la présentation des résultats.

**Calcul de la production et du rapport P/B**

La production peut être définie selon deux conceptions :  
— selon Allen (1971) le calcul de la production correspond à la quantité totale de matière accumulée par une population durant une période donnée.

$$P_A = \int_{t_1}^{t_2} N_t \frac{dW_t}{dt} dt;$$

— selon Boysen-Jensen (1919) la production est définie comme la quantité totale de matière cédée par une population à l'écosystème pendant un intervalle de temps considéré.

$$P_C = \int_{t_1}^{t_2} Wt \frac{dNr}{dt} dt.$$

Sur la vie complète d'une cohorte, les deux approches aboutissent aux mêmes résultats; cependant, aux différents stades de la vie de cette même cohorte, les valeurs sont notablement différentes et méritent d'être comparées.

Le choix de la méthode de calcul (incrémentation linéaire ou méthode exponentielle) n'a pas de conséquence sur la valeur des résultats dès lors que les intervalles de temps considérées entre deux observations sont suffisamment courts. Pour l'intégration numérique des calculs de production, une année est divisée arbitrairement en 100 intervalles égaux, les valeurs  $Nt$  et  $Wt$  étant déduites des fonctions de croissance et de mortalité. On vérifie dans ce cas la convergence de l'ajustement exponentiel et de l'ajustement linéaire; cette dernière méthode ayant le mérite de la simplicité a été retenue.

Le rapport  $P/B$  a été calculé conformément à la définition proposée par Allen (1971): « Pour une cohorte donnée, le rapport « production par unité de temps/biomasse moyenne » est égal au rapport « production totale/intégrale de la biomasse ». »

#### Variation des paramètres de croissance, de mortalité et du $P/B$

Pour calculer la variation du rapport  $P/B$  de la population étudiée nous avons eu recours à la simulation. Cette technique a déjà été utilisée par Gros (1980) pour déterminer la variation des paramètres de croissance d'un Gobiidae *Lesueurigobius friesii* et par Conan (1978) dans l'étude de la production de quelques crustacés décapodes. Le principe de l'analyse est résumé dans l'organigramme ci-dessous.

«  $N$  » simulations donneront «  $n$  » valeurs de production, biomasse et  $P/B$  à partir desquelles une estimation de la variance est possible.

La démarche consiste à prendre en compte la variabilité intrinsèque des données observées. On dispose au départ d'une série de mesures de tailles  $Lt$  et d'effectifs  $Nt$  à différentes périodes «  $t$  » de la vie de la cohorte. Soient  $\bar{L}t$  les moyennes déduites des mesures de tailles et  $S_{\bar{L}t}$  les écarts types correspondants. On vérifie que pour une classe d'âge donnée, la loi de distribution des  $Lt$  est normale; la loi de distribution des moyennes  $\bar{L}t$  l'est également. Il est donc possible de générer indépendamment pour chaque âge «  $t$  » une série de «  $n$  » valeurs de distribution gaussienne  $\bar{L}'t$  correspondant à un ensemble de valeurs moyennes de taille pour un âge donné.

Par contre, les effectifs  $Nt$  pour chaque classe d'âge ne sont pas distribués normalement. On admettra cependant que la distribution des moyennes  $\bar{N}t$  est approximativement normale en raison du théorème central limite. Cette approximation serait évidemment mieux justifiée si le nombre d'échantillons était plus important.

Le calcul de  $Z$  et  $N_0$  est défini par la relation linéaire:  $\text{Log } Nt = \text{Log } N_0 - Zt$ . La méthode de simulation adoptée pour la croissance a été appliquée à l'étude de la variabilité des paramètres de la mortalité. Les valeurs  $\bar{N}'t$  tirées au hasard correspondent donc à un ensemble d'effectifs moyens par classe d'âge.

Pour chaque simulation, les valeurs  $\bar{L}'t$  et  $\bar{N}'t$  permettent de calculer la production, la biomasse et le rapport  $P/B$ .

Pour chaque simulation, les valeurs  $\bar{L}'t$  et  $\bar{N}'t$  et  $\bar{N}'t$  permettent de calculer la production, la biomasse et le rapport  $P/B$ .

Notons que la variabilité attachée à la relation « taille-poids » n'est pas prise en compte. Bien que les variances des coefficients de régression soient aisément calculables, il n'est pas possible d'effectuer des tirages

	Croissance	Mortalité
Paramètres déduits des observations	$\bar{L}t, S_{\bar{L}t}$	$\bar{N}t, S_{\bar{N}t}$
Génération de valeurs tirées au hasard	$\bar{L}'t$	$\bar{N}'t$
Paramètres Valeurs théoriques	Modèle de Von Bertalanffy $L^\infty, K, t_0$ $Li, Wi$	Modèle exponentiel $Z, N_0$ $Ni$
	<u>Production</u>	
	Biomasse	
	$\bar{P/B}$	

au hasard indépendants sur ces deux paramètres qui sont liés. On est ramené à un problème de distribution normale à deux dimensions qui complique notablement la procédure de simulation. Comme il est montré plus loin que la relation « taille-poids » est satisfaisante sur le plan statistique, elle est considérée comme constante dans cette approche.

RÉSULTATS

Densité

Les résultats portent sur les 12 prélèvements quantitatifs effectués à l'aide de la benne Hamon au point 2 (fig. 1) en juin 1979. Les densités observées varient de 186 à 758 individus pour 0,25 m<sup>2</sup> avec une moyenne de 403/0,25 m<sup>2</sup> soit 1 612 individus/m<sup>2</sup>.

L'indice de dispersion, S<sup>2</sup>/X = 58, indique une répartition spatiale fortement surdispersée.

Les indications relatives à la densité de *Nucula nucleus* sont rares. Ford (1925) note en Manche des densités de 64 individus/m<sup>2</sup>; Hily (1976) estime à 60 m<sup>2</sup> la population des Perthuis-Charentais; alors que Trévaillon (1965) trouve 6 individus/m<sup>2</sup> dans l'Oresund. Bien que limitées à un point au cours d'une campagne, les estimations obtenues sur la population du cap de Flamanville sont considérablement plus élevées.

Cycle biologique

Le cycle des gonades de *Nucula nucleus*, espèce à sexes séparés, a été décrit le plus souvent de manière incomplète. Lebour (1938) enregistre en laboratoire des fécondations d'individus récoltés en Manche en juillet, septembre, octobre et novembre. Allen (1954) émet l'hypothèse de deux périodes de reproduction par an dans le golfe de la Clyde. Les observations de Trévaillon (1965), réduites à des individus du Solent entre septembre et novembre 1962, révèlent qu'à cette période la majorité des mâles et des femelles présentent des gonades partiellement vides.

L'étude du cycle des gonades de la population de Flamanville a été limitée à une catégorie d'individus, à savoir ceux qui présentent trois stries. A chaque campagne un échantillon de 30 individus a ainsi été

analysé; le sex-ratio et le pourcentage des stades de maturité ont été établis. L'évolution du pourcentage des différents stades de maturité (fig. 3) permet tout d'abord de mettre en évidence un parfait synchronisme entre les individus. En septembre 100% des individus présentent des gonades mûres. La ponte intervient en octobre-novembre; fin novembre 90% des gonades sont complètement vides, 7% le sont partiellement et seulement 3% des individus n'ont pas encore pondu. Ces pourcentages se retrouvent en janvier et février; en mars toutes les gonades sont vides.

Avec la remontée post-hivernale de la température de l'eau, les gonades entrent dans une phase de maturation qui se prolonge jusqu'en août, période à laquelle les gonades sont bien remplies et ne semblent plus évoluer. Le sex-ratio a été calculé pour les individus des stades 2 et 3 (septembre 1977-avril, mai, juillet et août 1978): compte tenu du nombre limité d'observations (30 individus/campagne) nous ne retiendrons que la valeur moyenne qui est de 1,12.

Ces résultats concernent des individus marquant trois stries; des observations annexes non quantifiées nous permettent cependant de généraliser à l'ensemble de la population reproductive; la taille à la maturité serait très petite.

En résumé, *Nucula nucleus*, après un repos sexuel hivernal, entre dans une phase de maturation qui dure jusqu'à la fin de l'été. La ponte se produit essentiellement au début de l'automne, mais se prolonge pour un pourcentage restreint de la population pendant l'hiver.

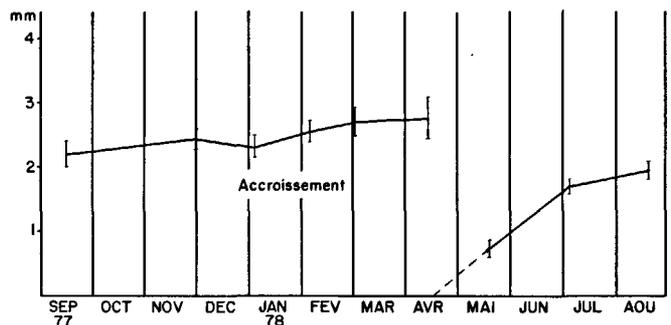


Figure 4

Évolution de l'accroissement moyen en hauteur d'individus marquant trois stries (intervalle de confiance calculé pour P=95%).

Seasonal evolution of the shell increment on the 3 rings group individuals (confidence interval: P=95%).

Annuité des stries de croissance

L'évolution de l'accroissement moyen en hauteur (fig. 4), au cours du cycle annuel, d'individus marquant trois stries, révèle un accroissement maximum en mars-avril et un accroissement minimum en mai. Cette chute brutale ne peut s'expliquer que par le passage à un accroissement nul, c'est-à-dire par l'acquisition d'une strie nouvelle. L'accroissement hauteur minimale observée en mai concerne des individus venant de former leur troisième strie. L'évolution de l'accroissement moyen permet d'autre part de noter que la reprise de la croissance est rapide, et que le maximum de croissance au cours du cycle annuel se fait entre mai et septembre.

Les stries visibles à l'extérieur de la coquille et retrouvées sur les empreintes sont donc des stries annuelles qui correspondent à un ralentissement de la croissance pendant les périodes hivernales et début printanière.

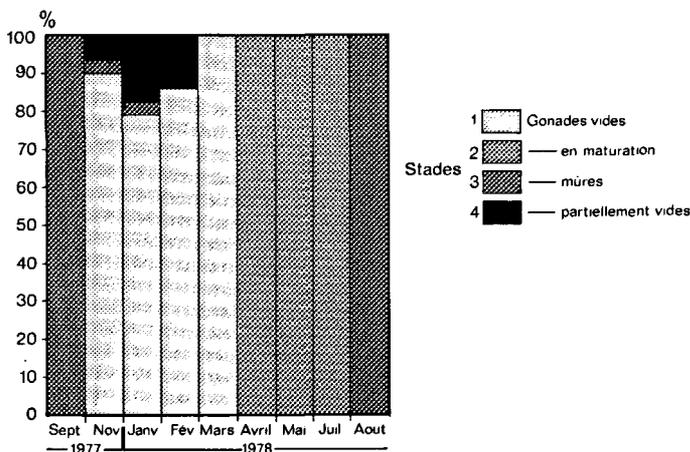


Figure 3

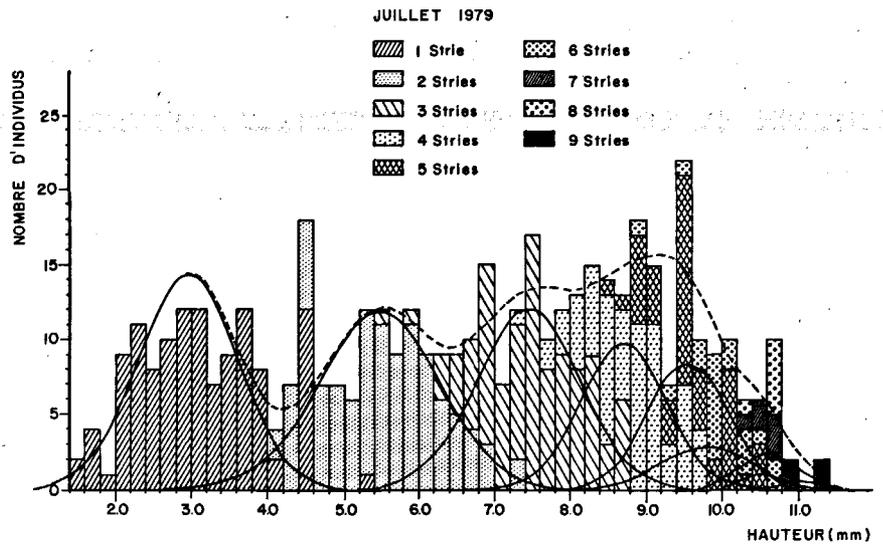
Évolution du pourcentage des différents stades de maturité au cours d'un cycle annuel chez *Nucula nucleus*.

Seasonal changes in the percentages of the various stages of maturity during an annual cycle in *Nucula nucleus*.

Figure 5

Histogramme de fréquence des tailles établi sur le prélèvement « Ha 56 » (benne Hamon). La structure démographique est définie à partir de la lecture des stries d'accroissement.

Sizes frequency distribution established from a single sample "Ha 56" (Hamon grab). Age structure is determined from the ring pattern on the shells.



Ce résultat permet de définir la taille moyenne et le nombre d'individus par classe d'âge sur l'ensemble des prélèvements. A titre d'exemple, les 482 individus d'un prélèvement effectué en juin 1979 à la benne Hamon ont été mesurés et âgés de manière à reconstituer la structure démographique complète de l'échantillon (fig. 5). La décomposition de l'histogramme de fréquence de taille en 9 gaussiennes, correspondant aux 9 classes d'âge préalablement identifiées par la lecture des stries, montre clairement à quel point il serait vain de vouloir définir une structure démographique sur cette population uniquement à partir d'une décomposition purement statistique de l'histogramme des tailles. Le télescopage des cohortes âgées rend impossible leur séparation par une analyse modale simple.

**Relation « taille-poids »**

La relation entre longueur de coquille et poids sec de matière organique établie sur un lot d'individus récoltés en novembre 1977 au point 1, se définit comme suit :  $\text{Log } W = 1,52 \text{ Log } L - 0,23$  avec un coefficient de corrélation  $r = 0,95$ ,  $W$  est exprimé en mg et  $L$  en mm. Le pourcentage de variance extrait par la régression est important (91%). Cependant cette relation ne tient pas

compte des variations saisonnières de poids de tissus pour une taille donnée, dues essentiellement au degré de maturité des gonades. Les travaux de Rachor (1976) sur *Nucula nitidosa* montrent que ces variations sont surtout importantes chez les individus âgés, où elles peuvent atteindre 20% environ du poids moyen établi sur l'année.

**Croissance**

L'ajustement proposé figure 6 repose sur 2686 mesures de hauteur prises sur des individus répartis dans les 12 récoltes effectuées à la benne Hamon lors de la campagne de juin 1979. Deux catégories de mesures ont été réalisées sur des individus indépendants : la taille au dernier anneau et la taille totale. Chaque point indique la valeur centrale de la taille pour l'âge correspondant en abscisse, la dispersion étant figurée par une barre égale à deux fois la valeur de l'écart-type. La ponte intervenant en octobre-novembre, l'origine de l'échelle des abscisses a été fixée au 1<sup>er</sup> octobre.

L'évaluation de l'âge de la première strie pose le problème de l'extrapolation dans un domaine difficilement observable : deux hypothèses peuvent être proposées. Selon Mortimer (1962) in Trévaillon (1965),

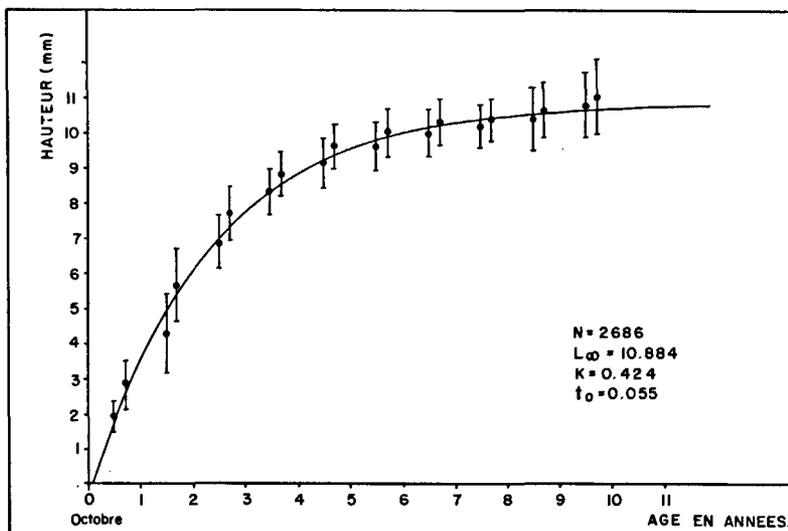


Figure 6

Croissance moyenne de la population de *Nucula nucleus* du cap de Flamanville. Chaque point indique la valeur centrale de la taille pour l'âge correspondant en abscisse. La dispersion est égale à plus ou moins l'écart-type.

Growth curve of *Nucula nucleus* population in the Cap of Flamanville. Points are mean heights at corresponding ages ( $\pm$  standard deviation).

la croissance des nucules nouvellement métamorphosées est lente; il suppose que la phase post-larvaire dure presque une année. Rachor (1976) indique qu'il n'est pas justifié d'accorder un taux de croissance relativement bas chez de jeunes nucules.

Si l'on suit la première hypothèse, les jeunes nucules marquent leur première strie au second hiver et ont environ 1,9 mm à 1 an et demi. Dans le cas de la deuxième hypothèse, ils ont 6 mois à l'apparition de la première strie. Seul le « to » diffère au niveau de la courbe théorique. Il est de 1,055 dans le premier cas et de 0,055 dans le second. Bien que nous ne disposions d'aucune donnée complémentaire, l'hypothèse conduisant à un « to » supérieur à 1 paraît peu vraisemblable. Nous avons donc opté pour un taux de croissance entre 0 et 1 an (classe 0), comparable au taux de croissance observé entre 1 et 2 ans (classe 1), soit un « to » = 0,055. Toujours selon cette hypothèse, les individus ayant 10 stries sont âgés d'une dizaine d'années.

La fonction de la courbe moyenne retenue pour la croissance générale de la population est donc  $Lt = 10,884 (1 - e^{0,424 (t - 0,055)})$ .

**Mortalité**

En toute rigueur, l'estimation de la mortalité devrait être limitée à l'étude d'une cohorte dont on suivrait les variations d'effectif au cours du temps. Cette approche conduirait à échantillonner la population considérée pendant un intervalle de temps au moins égal à la durée de vie de l'espèce, soit dix ans environ. Généralement, pour les espèces dont la durée de vie est importante, la mortalité est déduite de l'examen de la structure démographique à un instant donné en faisant appel à l'hypothèse de la stabilité dans le temps du recrutement et de la mortalité (les deux facteurs commandant le nombre d'individus par classe d'âge au temps « t »).

Afin de contrôler la vraisemblance de cette hypothèse dans le cadre de la population de *Nucula nucleus*, nous avons comparé les résultats des structures démographiques obtenues en juin 1978 et en juin 1979 (fig. 8). Les récoltes ayant été réalisées par des engins différents (7 bennes Mc Intyre en 1978 et 12 bennes Hamon en 1979), seule une comparaison des fréquences relatives du nombre d'individus par classe d'âge entre les deux années est possible. La figure 7 rend compte des différences existantes entre les structures démographiques de 1978 et 1979 par rapport à une situation théorique moyenne calculée sur les prélèvements des deux années réunies. La première classe d'âge (classe 0) n'est pas prise en considération en raison des biais liés à son échantillonnage. Le test des différences entre pourcentage de chaque classe d'âge se révèle inadéquat, puisque les valeurs des effectifs par cohorte ne sont pas indépendantes. Néanmoins, le calcul de l'intervalle de confiance de chaque pourcentage (pour un seuil de risque de 5%) fournit une estimation de la variabilité des résultats. Chaque cohorte peut être suivie un an : la classe 1 en 1978 correspond à la classe 2 en 1979, et ainsi de suite. Si la forme générale de la courbe de mortalité est respectée, il apparaît qu'un certain nombre de décalages entre les deux années puissent être imputés

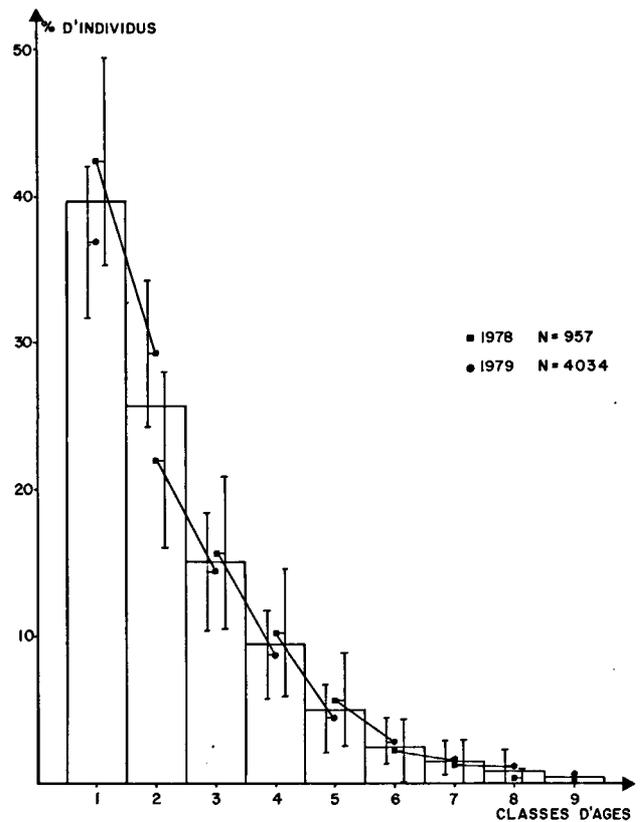


Figure 7  
Pourcentages d'individus par classe d'âge obtenus en 1978 à l'aide de la benne Mc Intyre et en 1979 à la benne Hamon. L'histogramme représente les valeurs moyennes des deux années confondues (intervalle de confiance calculé pour P=95%).  
Year classes distribution expressed in percentage of individuals for 1978 (Mc Intyre grab samples) and 1979 (Hamon grab sample). The histogram is calculated on the whole data from the two years (confidence interval: P=95%).

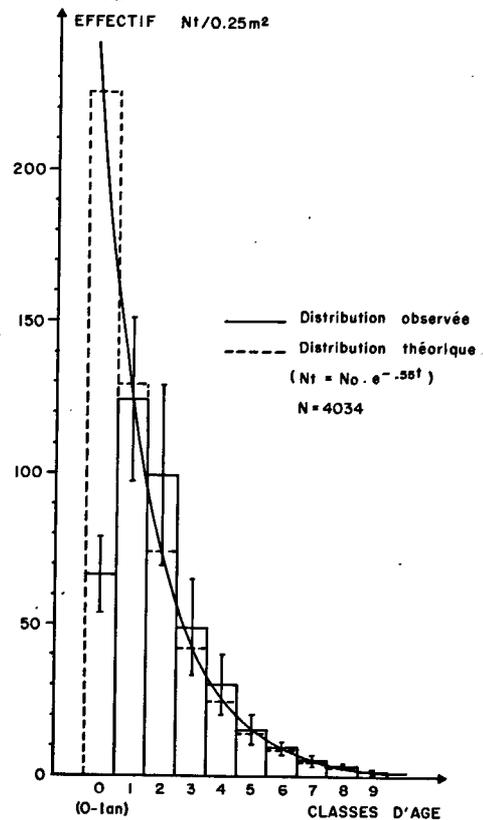


Figure 8  
Fonction de mortalité de la population de *Nucula nucleus* du Cap de Flamanville (intervalle de confiance calculé pour P=95%).  
Mortality curve of *Nucula nucleus* population in the Cap of Flamanville (confidence interval: P=95%).

aux variations de recrutement. Ainsi le recrutement 1977 aurait été plus fort que le recrutement 1976. Par conséquent, l'hypothèse d'une stabilité du recrutement est partiellement mise en défaut. En règle générale, cette hypothèse n'est jamais pleinement respectée chez les bivalves. Il demeure que chez *Nucula nucleus*, les structures démographiques offrent une certaine robustesse rendant admissible l'approche proposée dans cette étude.

L'expression générale de la fonction de mortalité établie à partir de la structure démographique obtenue sur les 12 prélèvements réalisés à la benne Hamon en juin 1979 est :

$$N_t = 332.e^{-0,55t} \text{ (fig. 9).}$$

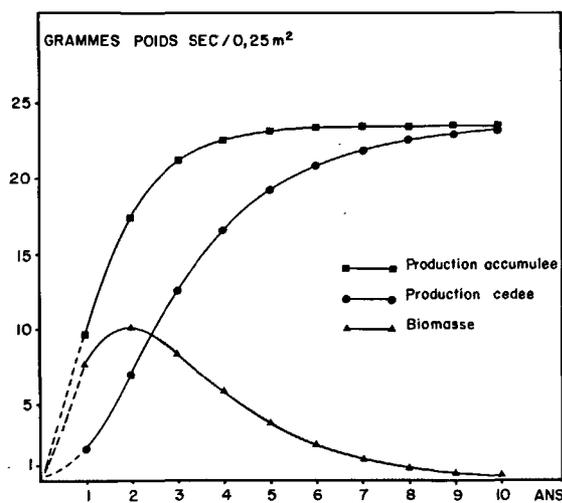


Figure 9 Variations de la biomasse et de la production cumulée au cours de la vie complète d'une cohorte. Biomass and cumulative values of production considered within a single cohort during its complete life span.

L'effectif de la classe 0 n'a pas été pris en compte dans l'ajustement.

Cette fonction associée à la fonction de croissance et à la relation taille-poids, permet d'effectuer le calcul de la production de la population pour un intervalle de temps quelconque à partir du recrutement de la première cohorte. Le principal intérêt de ces modèles réside dans la possibilité d'interpoler entre les valeurs ponctuelles des observations, mais surtout d'extrapoler dans un

domaine de classe de taille où l'observation directe est difficile. La figure 8 montre clairement que la validité des valeurs extrapolées est manifestement plus restreinte que celle des valeurs interpolées; on note en particulier un écart important entre les observations et le modèle pour la classe 0 (individus âgés de 0,7 an), dont l'échantillonnage est manifestement biaisé.

### Production, rapport $\bar{P/B}$

La production annuelle de chaque cohorte a été calculée selon les deux types de définition (fig. 9) : quantité de matière accumulée (Allen, 1971) et quantité de matière cédée (Boysen-Jensen, 1919). La production annuelle de la population est la somme des productions de chaque cohorte exprimée en mg de poids sec/0,25 m<sup>2</sup>.

La biomasse totale de la population, ou intégrale temporelle de la biomasse, est de 4 157,78 mg/0,25 m<sup>2</sup> et le rapport  $\bar{P/B}$  est de 0,56 ( $P_{acc.}/B = 0,564$ ;  $P_{cédée}/B = 0,557$ ). Au terme de la dixième année, il reste théoriquement une proportion très faible d'individus vivants (1,3), ce qui explique la différence constatée entre les deux méthodes de calcul au niveau de la production totale.

Extrapolés au m<sup>2</sup>, les résultats deviennent : biomasse = 16,6 g; production = 9,3 g/poids sec décalcifié/an. Il importe de souligner que 75% de la production accumulée par la population est assurée par les individus jeunes entre 0 et 2 ans. Par contre, dans le même intervalle, la quantité de matière cédée à l'écosystème n'est que de 32%.

### Variabilité des paramètres de la production

Les variances de P et  $\bar{B}$  ne pouvant être calculées directement, une série de 200 simulations a été réalisée sur ordinateur Iris 80 du Centre Océanologique de Bretagne, conformément au plan exposé au chapitre 2. Le coefficient de variation, ou écart-type exprimé en pourcentage de la moyenne ( $CV = s.100/\bar{x}$ ), permet d'apprécier les variabilités relatives et de comparer les fluctuations de chaque paramètre.

Un résumé des résultats est consigné dans le tableau :

Tableau

Variabilité des paramètres de croissance, de mortalité et de production calculée par la procédure de simulation (voir texte). Variability of growth, mortality and production parameters resulting from the simulation procedure (see text).

	Moyenne	Écart-type	Valeur minimale	Valeur maximale	Coefficient de variation	Valeurs calculées directement à partir des observations
k	0,419	0,052	0,272	0,588	12,39	0,424
L <sub>∞</sub>	10,91	0,447	9,95	12,241	4,10	10,88
Z	0,585	0,029	0,532	0,702	4,93	0,555
B	4 795,13	397	3 896,65	6 025,12	8,28	4 157,78
P	2 677,42	348	2 005,09	3 972,19	13,0	2 314,53
$\bar{P/B}$	0,557	0,034	0,49	0,66	6,20	0,556

L'intérêt majeur de cette expérience réside dans l'estimation du domaine d'incertitude attaché à chacun des principaux paramètres, lesquels sont d'ailleurs plus ou moins liés entre eux. Sur ce premier point on note la grande variabilité du taux de croissance «  $k$  » et de la production (coefficient de variation supérieur à 12%). Le paramètre est stable, tandis que le rapport P/B présente un coefficient de variation relativement modeste (6,20%).

Le deuxième commentaire a trait aux écarts constatés entre les résultats issus directement des observations et la moyenne déduite des valeurs simulées. Les valeurs de «  $k$  » et «  $\overline{P/B}$  » sont très proches dans les deux cas; par contre les valeurs de biomasse et de production, établies par le modèle de simulation, sont sensiblement plus fortes que les valeurs calculées directement. Cette divergence tient essentiellement à l'assymétrie de la distribution des effectifs observés par classe d'âge dans laquelle on trouve plus de valeurs faibles (valeurs au-dessous de la moyenne calculée) que de valeurs fortes. En conséquence, la moyenne des «  $Nt$  » simulés, déduite d'une distribution théorique qui, elle, est symétrique, est supérieure à la moyenne des «  $Nt$  » calculés. Ceci se traduit notamment par un «  $Z$  » simulé supérieur au  $Z$  calculé; il en est de même pour la biomasse et la production puisque la relation taille-poids est supposée constante.

Un tirage au hasard des «  $Nt$  » à partir d'une distribution logarithmique (déduite des effectifs préalablement transformés en Log) n'aurait pas évité ce type de biais: la déduction des  $Nt$  simulés à partir des Log  $Nt$  tirés au hasard aurait conduit également à une distribution assymétrique.

DISCUSSION ET CONCLUSION

La production annuelle de la population de *Nucula nucleus* du cap de Flamanville est estimée pour une surface de 0,25 m<sup>2</sup> à 2,32 g de matière sèche décalcifiée pour une biomasse moyenne de 4,15 g. Ce travail ne prend pas en compte la production gonadique au sens des produits génitaux émis. Extrapolés au m<sup>2</sup>, ces résultats deviennent: biomasse = 16,6 g; production = 9,3 g/an. Le rapport P/B, égal à 0,56, est très proche des valeurs trouvées par Hily (1976) ( $\overline{P/B} = 0,44 - 0,40$ ) sur une population de cette même espèce dans les Perthuis-Charentais. Par contre, les valeurs de biomasse et de production de la population du cap de Flamanville

sont très supérieures aux résultats indiqués par ce même auteur, en raison de la densité exceptionnelle rencontrée sur le site.

L'examen de l'ensemble des résultats obtenus sur le genre *Nucula*, dont un résumé est présenté plus bas (voir tableau des espèces) confirme la relation générale existant entre productivité et durée de vie d'une cohorte (Robertson, 1979).

*Nucula nucleus* est donc une espèce caractérisée par une vie longue, une croissance lente et un P/B bas. Néanmoins, 75% de la production accumulée au cours de la vie d'une cohorte est assurée durant les deux premières années; les P/B annuels des classes 0 et 1 sont selon cette approche de 1,26 et 0,75.

Les calculs de croissance et de mortalité présentés dans ce travail reposent sur un corps d'hypothèses dont certaines ont été rigoureusement vérifiées: une seule période de ponte localisée en automne, annuité des stries pour la définition de l'âge. Par contre, l'hypothèse de la stabilité du recrutement dans le temps n'est sans doute pas entièrement satisfaisante. De même, le ralentissement de croissance pendant la période hivernale n'a pas été pris en compte. De manière générale, l'instabilité du recrutement constitue une réelle limitation pour les études dynamiques de population à durée de vie longue. Ajoutons que l'influence de la variabilité du recrutement est surtout sensible sur l'estimation des effectifs des premières classes d'âge, lesquelles contribuent le plus à la production annuelle de la population.

La tentation d'utiliser le rapport P/B pour un calcul rapide de production à partir de données de biomasse reste forte, en dépit de la méfiance inspirée par la variabilité de paramètre. L'un des objectifs de ce travail était précisément d'apprécier le degré d'incertitude attaché au calcul du P/B d'une population de bivalves, *Nucula nucleus*, en Manche. Afin de contourner les difficultés d'une approche statistique formelle, une simulation a été réalisée à partir des variances calculées des longueurs et des effectifs par classe d'âge. Pour un P/B de 0,56 l'écart-type est de 0,034, ce qui donne un intervalle de confiance allant de 0,49 à 0,62 (pour un seuil de risque de 5%).

En dépit des réserves méthodologiques liées à l'approche utilisée, la fourchette d'incertitude obtenue n'est pas considérable et confirme l'intérêt général du P/B dans les études de production secondaire du macrobenthos.

Espèce	Auteur	$\overline{P/B}$	Durée de vie maximale en années
<i>Nucula paulula</i>	Mukai (1974), Mer du Japon (in Robertson, 1979)	3,5	1,05
<i>Nucula nitidosa</i>	Rachor (1976), Golfe de Helgoland	0,62	7 ans (approximativement)
<i>Nucula turgida</i>	Hily (1976), Perthuis-Charentais	0,54-0,69	7-8 ans
	Menesguen (1980), baie de Concarneau	2,4-3,7	2,8 (longévité moyenne)
<i>Nucula nucleus</i>	Hily (1976), Perthuis-Charentais	0,44-0,40	9-10

## Remerciements

---

Ce travail a été réalisé avec la collaboration technique de E. Desbruyères, que nous tenons à remercier pour l'efficacité de sa participation.

## RÉFÉRENCES

---

- Allen J. A., 1954. A comparative study of the British species of *Nucula* and *Nuculana*, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 33, 457-472.
- Allen K. R., 1971. Relation between production and biomass, *J. Fish. Res. Board Canada*, 28, 1573-1581.
- Boysen-Jensen P., 1919. Valuation of the Limfjord. I. Studies on the fish food in the Limfjord 1909-1917, *Rep. Dan. Biol. Stn.*, 26, 1-44.
- Conan G., 1978. Life history, growth, production and biomass modelling of *Emerita analoga*, *Nephrops norvegicus* and *Homarus vulgaris* (Crustacea, Decapoda), *Ph. D. thesis, Univ. California*, 349 p.
- Ford E., 1925. On the growth of some lamellibranchs in relation to the food-supply of fishes, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 13, 531-559.
- Gros Ph., 1980. Description mathématique de la croissance de *Lesueurigobius friesii* (Teleostei, Gobiidae). Essai de synthèse, *Oceanol. Acta*, 3, 2, 161-168.
- Guillaumont B., Hamon D., 1977. Chapitre III. Domaine benthique, in : Étude écologique de projet : site de Flamanville. 1<sup>er</sup> cycle, Rapport CNEXO/UL, 176-196; annexes : 180-185.
- Guillaumont B., Hamon D., 1979. Chapitre VIII. Benthos en étude écologique de projet : site de Flamanville. 2<sup>e</sup> cycle, Rapport CNEXO/ELGMM, Brest, France, 422-447.
- Hily C., 1976. Écologie benthique des Perthuis-Charentais, *Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Bretagne Occidentale, Brest, France*.
- Lebour M. V., 1938. Notes on the breeding of some lamellibranchs from Plymouth and their larvae, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 23, 119-144.
- Menesguen A., 1980. La macrofaune benthique de la baie de Concarneau : peuplement, dynamique de population, prédation exercée par les poissons, *Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Bretagne Occidentale, Brest, France*.
- Rachor E., 1976. Structure, dynamics and productivity of a population of *Nucula nitidosa* (Bivalvia, Protobranchiata) in the German Bight, *Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforsch.*, 24, 296-331.
- Robertson A. L., 1979. The relationship between annual production: biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos, *Oecologia*, 38, 193-202.
- Tebble N., 1966. *British bivalve seashells. A handbook for identification, British Museum of Natural History, London*.
- Trévaillon A., 1965. A study of certain protobranch bivalve molluscs and investigation on detritus, *Ph. D. thesis, Univ. Southampton*.