

T H E S E

PRÉSENTÉE

A L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE

POUR L'OBTENTION

DU DOCTORAT DE 3ÈME CYCLE

SPÉCIALITÉ : OCEANOGRAPHIE

MENTION : BIOLOGIE

PAR

MONIQUE GUILLOU

LES POPULATIONS D'ASTERIAS RUBENS L.

(ECHINODERMATA : ASTEROIDEA)

EN BAIE DE DOUARNENEZ (FINISTÈRE)

Soutenue : le 6 Mars 1981 devant la Commission d'Examen

Mme LAHAYE	Président
MM GLEMAREC	Examineur
CHARDY	"
GUILLE	"
HOLME	"

Avant de présenter ce travail, je désire exprimer ma reconnaissance à toutes les personnes qui m'ont apporté leur aide et leurs conseils.

Je remercie en particulier,

Madame J. LAHAYE, Professeur à l'Université de Bretagne Occidentale, qui me fait l'honneur de présider ce Jury. Je lui suis particulièrement reconnaissante pour la collaboration instaurée entre nos deux équipes au niveau de la Baie de Douarnenez.

Monsieur M. GLÉMAREC, Professeur à l'Université de Bretagne Occidentale, qui, après m'avoir accueillie dans son équipe, m'a fait bénéficier durant toute cette étude, de son aide matérielle et scientifique. Je l'en remercie très sincèrement.

Monsieur N.A. HOLME, Principal Scientific Officer of the Marine Biological Association of the United Kingdom, qui m'a permis de suivre sa très intéressante expérience de télévision sous-marine et d'exploiter l'ensemble des photographies dans son Laboratoire de Plymouth, qu'il trouve ici l'expression de ma profonde gratitude.

Monsieur A. GUILLE, Maître de Conférences au Museum National d'Histoire Naturelle, qui, malgré ses nombreuses occupations, a accepté de juger ce travail. En tant que spécialiste des Echinodermes, il m'a procuré de précieux conseils dont je le remercie vivement.

Monsieur P. CHARDY, Responsable Scientifique au C.N.E.X.O., dont j'ai pu apprécier l'enseignement tout au long de mon D.E.A. d'Océanographie Biologique. Ses compétences en analyse mathématique dans le domaine benthique le désignaient tout particulièrement pour juger ce travail. Je lui suis très reconnaissante d'avoir bien voulu accepter de participer à ce Jury.

Ce travail n'a pu être réalisé que grâce à l'aide des techniciens et vacataires du Laboratoire d'Océanographie Biologique, ainsi que des patrons et équipages des navires océanographiques côtiers. Il n'aurait pu être complété et approfondi sans les conseils des chercheurs du Laboratoire, ni être publié sans la compétence des secrétaires, dessinateurs et du personnel offset. Que tous trouvent ici l'expression de ma plus profonde gratitude.

Je ne saurais oublier l'aide financière du C.N.E.X.O. sous la forme de Contrats 78/1862 et 79/2065.

SOMMAIRE

	Page
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I : Approche synécologique	5
I - Le milieu étudié	7
II - L'estimation des populations d'Echinodermes par dragages	9
III - L'estimation des populations d'Echinodermes par photographies sous-marines	15
IV - Synthèse et Discussion	26
CHAPITRE II : La croissance d' <i>Asterias rubens</i>	35
I - Matériel et méthodes	37
II - La population intertidale	47
III - Les populations subtidales	61
IV - Synthèse : la croissance en baie de Douarnenez	68
V - Discussion	73
CHAPITRE III : Distribution spatiale des populations et leur évolution temporelle	83
I - Illustration des fluctuations spatio- temporelles des classes d'âge	85
II - Description des fluctuations observées	93
III - Discussion	103
CONCLUSION	109
BIBLIOGRAPHIE	113
ANNEXES	

- I N T R O D U C T I O N -

La prédation des Etoiles de mer sur les populations de Mollusques, en milieu naturel ou en élevage, est un problème dont ont pris conscience depuis bien longtemps, marins, ostréiculteurs et biologistes (FORBES, 1841).

Ces espèces dont on connaît bien peu de prédateurs, possèdent de grandes facultés d'adaptation et une extrême fécondité puisque la ponte d'une *Asterias rubens* est estimée par GEMMIL (1914), à 2.500.000 oeufs en une heure. Ceci tend à augmenter considérablement leur production sur les fonds riches en Bivalves.

Distribuée de l'ISLANDE au SENEGAL, *Asterias rubens* représente l'essentiel de l'épifaune vagile des sables fins de nos régions. Devant l'accroissement continu de sa production, il est indispensable de pouvoir cerner la dynamique des populations, c'est-à-dire évaluer les stocks présents et tenter d'en déterminer l'évolution. Cette étude qui s'inscrit dans le cadre des travaux actuellement menés sur la production benthique de divers secteurs du Golfe de Gascogne, nécessite au préalable, la connaissance des paramètres biologiques indispensables que sont l'âge et la vitesse de croissance.

Si de nombreux auteurs se sont attachés depuis le 18^{ème} siècle à étudier le développement, l'anatomie, la physiologie et le comportement de cette espèce, peu d'entre eux ont abordé le problème de la croissance, car il est très difficile de chiffrer l'âge réel des individus. Seul le développement des juvéniles a été décrit, en Atlantique, dans les travaux très limités de ORTON & FRASER (1930), BARNES & POWELL (1951), HANCOCK (1958). Ce n'est en effet qu'à titre de référence que l'on citera les données de BULL (1934) et VEVERS (1949) sur les animaux élevés en laboratoire, ce qui interdit toute comparaison avec les populations naturelles, tant la croissance de cette espèce est sensible aux facteurs externes. Estimer l'âge des *Asterias rubens* et définir un modèle général de croissance, afin de pouvoir ultérieurement étudier l'évolution des stocks, sont donc les objectifs essentiels de ce travail.

Les fortes densités que présente cette espèce en Baie de Douarnenez, font de ce secteur un site d'étude privilégié si on y ajoute les recherches actuellement menées sur la production des sables fins et l'étude des Poissons démersaux, dont *Asterias rubens* est un compétiteur direct.

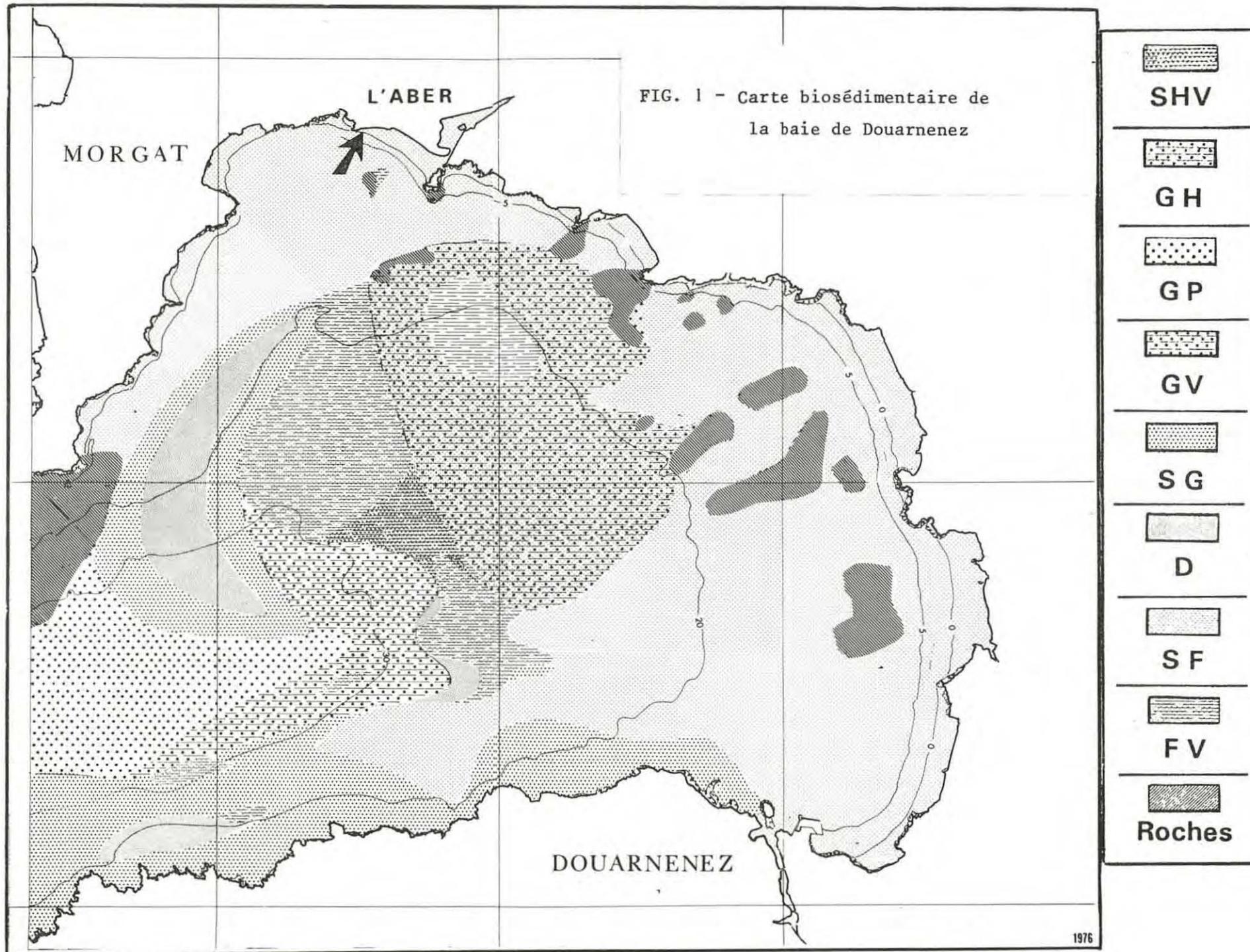
La grande diversité spécifique des Echinodermes, liée à la variété des biotopes rencontrés, permet, au préalable, de situer l'importance relative d'*Asterias rubens* au sein de cet embranchement. Après avoir justifié le choix de la technique utilisée dans la détermination de l'âge de ces animaux, la croissance de l'espèce est étudiée en différents secteurs de la baie afin de dégager une éventuelle hétérogénéité spatiale dans la distribution de la population. Celle-ci peut être liée à des variations de croissance ou à des migrations locales de classes d'âge dont nous tenterons de cerner les causes et les modalités.

- CHAPITRE I -

- APPROCHE SYNÉCOLOGIQUE -

La distribution des Echinodermes et tout particulièrement des Echinoïdes et des Ophiuroïdes a fait l'objet, ces dernières années, de nombreuses études autécologiques dont MOORE (1966), TYLER & BANNER (1977) citent les principales références, aussi n'est-ce pas notre propos de reprendre ici le détail de ces travaux approfondis.

Bénéficiant de deux techniques complémentaires d'échantillonnage et d'un secteur d'étude de grande diversité sédimentologique, nous avons cependant jugé intéressant de visualiser la distribution des Echinodermes les mieux représentés, en la reliant aux divers types de substrat rencontrés. Il est ainsi possible de mieux définir le biotope d'*Asterias rubens* et de cerner les relations de compétition pouvant exister entre les différentes espèces d'Echinodermes de la faune vagile épigée.



I - LE MILIEU ETUDIE

Les caractères hydrodynamiques de cette baie ont été rappelés dans les travaux récents de QUINIOU (1978) sur les Poissons démersaux et GUILLOU J. (1980) sur la faune des sables fins, après ceux de TOULEMONT (1972).

Située à l'extrémité de la Bretagne, elle constitue un vaste bassin d'effondrement dont la profondeur n'excède pas 40 mètres. Les formations schisteuses du socle remontent lentement et régulièrement dans la partie orientale de la baie contribuant à la formation de larges plages de sables fins. Au nord et au sud, la taille des estrans est par contre limitée par la présence de falaises abruptes.

La baie est relativement bien protégée des vents de sud-ouest par le Cap Sizun, mais assez peu des fortes houles du large, de secteur ouest à nord-ouest, qui pénètrent par l'ouverture de 9 kilomètres de large située entre le Cap de La Chèvre et les falaises du Cap Sizun.

Les courants de marée les plus nets sont enregistrés dans la partie sud mais restent faibles en général. Le courant de flot peut atteindre 1 noeud en vives-eaux moyennes dans la partie la plus profonde du goulet, le courant de jusant est faible (0,5 noeud en vives-eaux moyennes) et plus marqué au nord de la baie.

La température de l'eau est voisine de 18°C en été, de 9°C en hiver pour une salinité de 35‰, peu affectée par de faibles apports d'eau douce.

La carte biosédimentaire (Fig. 1) de la baie a été réalisée d'après les travaux de TOULEMONT (1972), CHASSÉ & GLEMAREC (1976), GUILLOU J. (1980).

L'action des agents hydrodynamiques se perçoit dans le modelé sédimentaire. Ainsi, le trajet et la force des courants se retrouvent dans la répartition des sédiments grossiers. Propres, ils sont constitués de sables grossiers sous le Cap Sizun, de graviers et de cailloutis dans la partie médiane du goulet où le courant est maximum. Puis, ces sédiments s'ensavent progressivement dans la partie centrale de la baie en direction du nord-est, formant une aire de graviers hétérogènes ensavés au sud-est de la Pierre Profonde, dont la continuité est interrompue par une langue de sables fins ensavés. La présence d'une poche centrale de vases sableuses et de maerl, au sein de ces graviers hétérogènes ensavés, est liée à des conditions topographiques et hydrologiques favorisant le dépôt des particules fines.

Les sables fins, mis en suspension dans les secteurs de forte houle se sédimentent en bordure de côte, formant un arc de cercle enserrant la partie centrale. Ces aires de sédimentation sont particulièrement bien représentées dans l'anse de Morgat et surtout dans la partie orientale de la baie, où elles relient les estrans à la partie médiane, et sont seulement interrompues par la présence de plusieurs basses rocheuses. La résultante des courants de marée et de la houle, atténuée par le promontoire du Cap de la Chèvre, contribue à l'édification d'une dune hydraulique dans la partie est de ce cap, ainsi que le long de la côte du Cap Sizun. Ces dunes sont constituées de sable moyen. On notera d'après HINSCHBERGER & al. (1967) et TOULEMONT (1972), la bonne continuité des sédiments avec ceux de l'Iroise, apportés dans la baie par les courants de flot.

II - L'ESTIMATION DES POPULATIONS D'ECHINODERMES PAR DRAGAGES

1 - METHODES.

La répartition des Echinodermes en Baie de Douarnenez a été étudiée à l'aide du Navire Océanographique "THALIA". Les prélèvements sont réalisés à l'aide d'une drague à Coquilles de 1,80 m d'ouverture, munie d'un filet de maille de 20 mm (Planche 1). Dépourvue de râtelier, elle récolte sélectivement l'épifaune où dominent les Echinodermes. La drague et le navire utilisés permettent une prospection intensive du secteur à étudier. Les traits, d'une durée de 15 minutes, sont réalisés tous les milles nautiques, selon des radiales dont la direction est imposée par le relief du fond (Fig. 2). La position de chaque point est vérifiée au radar et une journée de prospection a ainsi été effectuée en Février 1979. Quelques données complémentaires ont été obtenues en Octobre de la même année.

2 - RESULTATS.

La Figure 3 illustre la répartition des six principales espèces récoltées à chaque trait : *Asterias rubens* (Linné), *Marthasterias glacialis* (Linné), *Astropecten irregularis* (Linck), *Ophiura texturata* (Lamarck), *Ophiotrix fragilis* (Abildgaard), et *Ophiocomina nigra* (Abildgaard). Chacune d'elle est représentée par une colonne verticale dont la hauteur est proportionnelle au nombre d'individus récoltés à chaque dragage (abondance). Cet indice est préféré à la dominance qui masque souvent la présence d'espèces face à la forte représentativité de certaines Ophiures. La comparaison de cette distribution à celle des sédiments (Fig. 1) montre que, de toute évidence, la nature du fond joue un rôle prépondérant dans la distribution spatiale des six espèces étudiées.

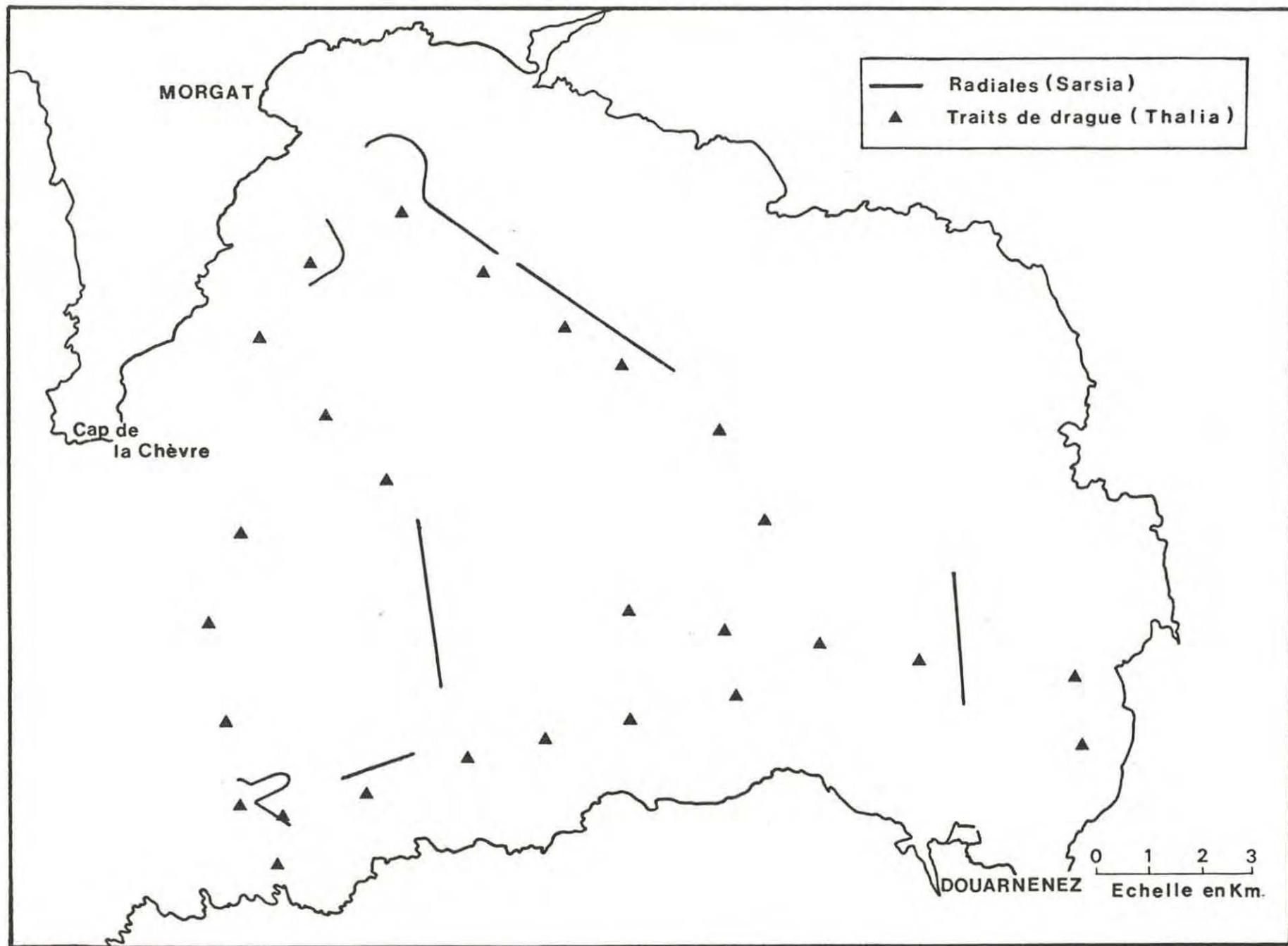


FIG. 2 : Localisation des dragages et des radiales prospectées par télévision sous-marine en Baie de Douarnenez

2-1 / Distribution en fonction de la granulométrie :

- les sables fins propres sont caractérisés par *Asterias rubens*, *Ophiura texturata*, *Astropecten irregularis* ; occasionnellement, y apparaît *Marthasterias glacialis*.

- dans les sables fins envasés, on retrouve *Asterias rubens* et en moindre proportion, *Marthasterias glacialis*.

- dans les sables grossiers propres, bien qu'en faible densité, *Asterias rubens* est toujours l'espèce dominante, accompagnée d'*Astropecten irregularis*.

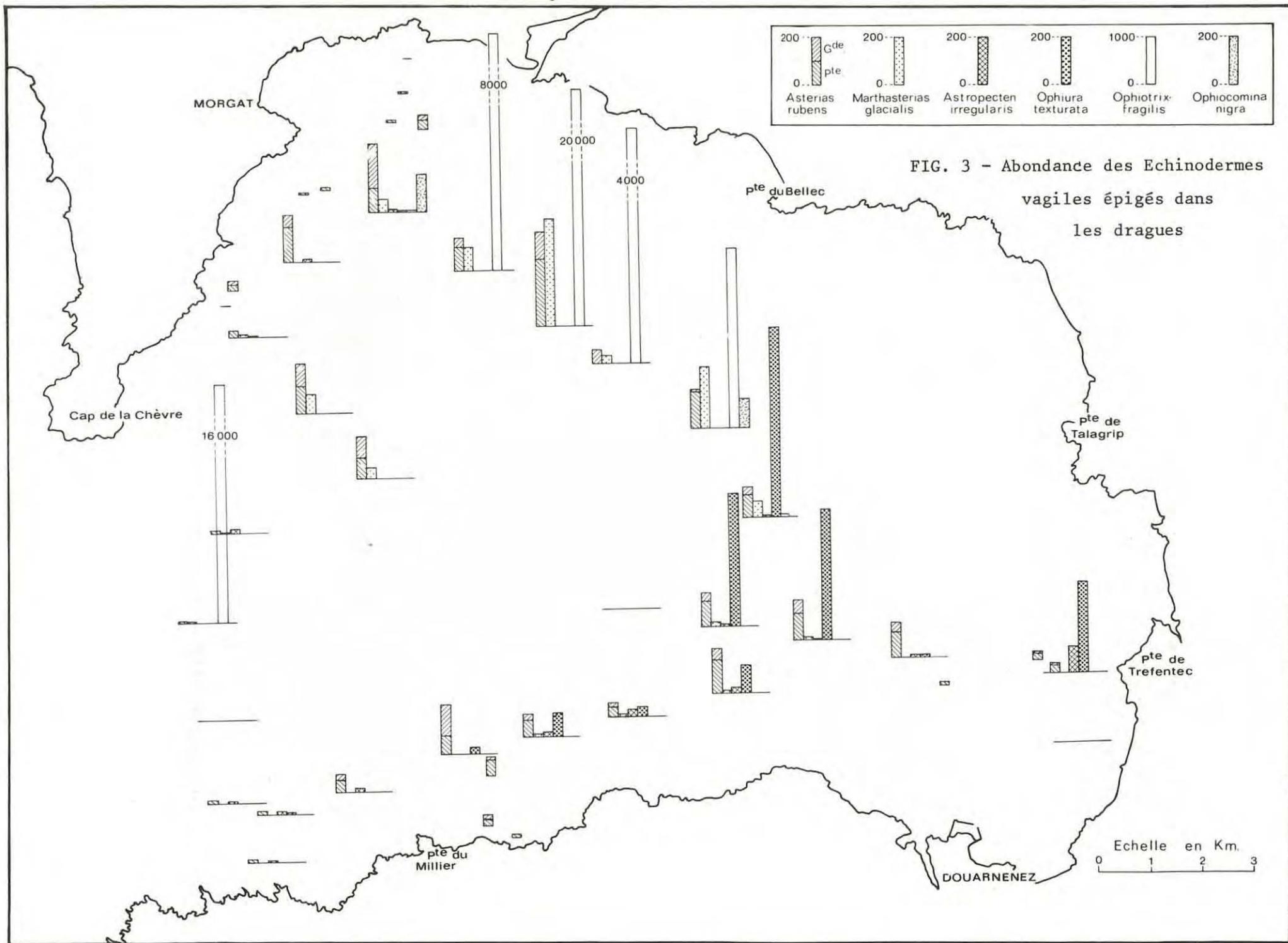
- les graviers hétérogènes envasés sont peuplés d'Ophiures : *Ophiotrix fragilis*, accompagnée dans les secteurs les plus caillouteux d'*Ophiocomina nigra*. *Asterias rubens* et *Marthasterias glacialis*, bien que peu abondantes, y sont également présentes en quantité relativement équivalente.

- les vases sableuses recouvertes de maerl sont caractérisées par *Ophiotrix fragilis* et à un moindre degré par *Marthasterias glacialis* et *Asterias rubens*.

On notera pour mémoire, la présence d'*Anseropoda membranacea* (Linck), à raison d'un individu par dragage, dans les graviers propres ou hétérogènes envasés. *Henricia sanguinolenta* (Müller) et *Luidia ciliaris* (Philippi) sont également accessoirement rencontrés (1 à 2 individus par drague) dans les sables fins et hétérogènes envasés. Les Oursins récoltés sont au nombre de deux : *Spaerechinus granulatus* (Lamarck) présent en faible densité dans les sables hétérogènes envasés, et *Psammechinus miliaris* (Gmelin), plus abondant sur le même sédiment, à proximité de roches ou de blocs de cailloux.

2-2 / Distribution en fonction de la profondeur :

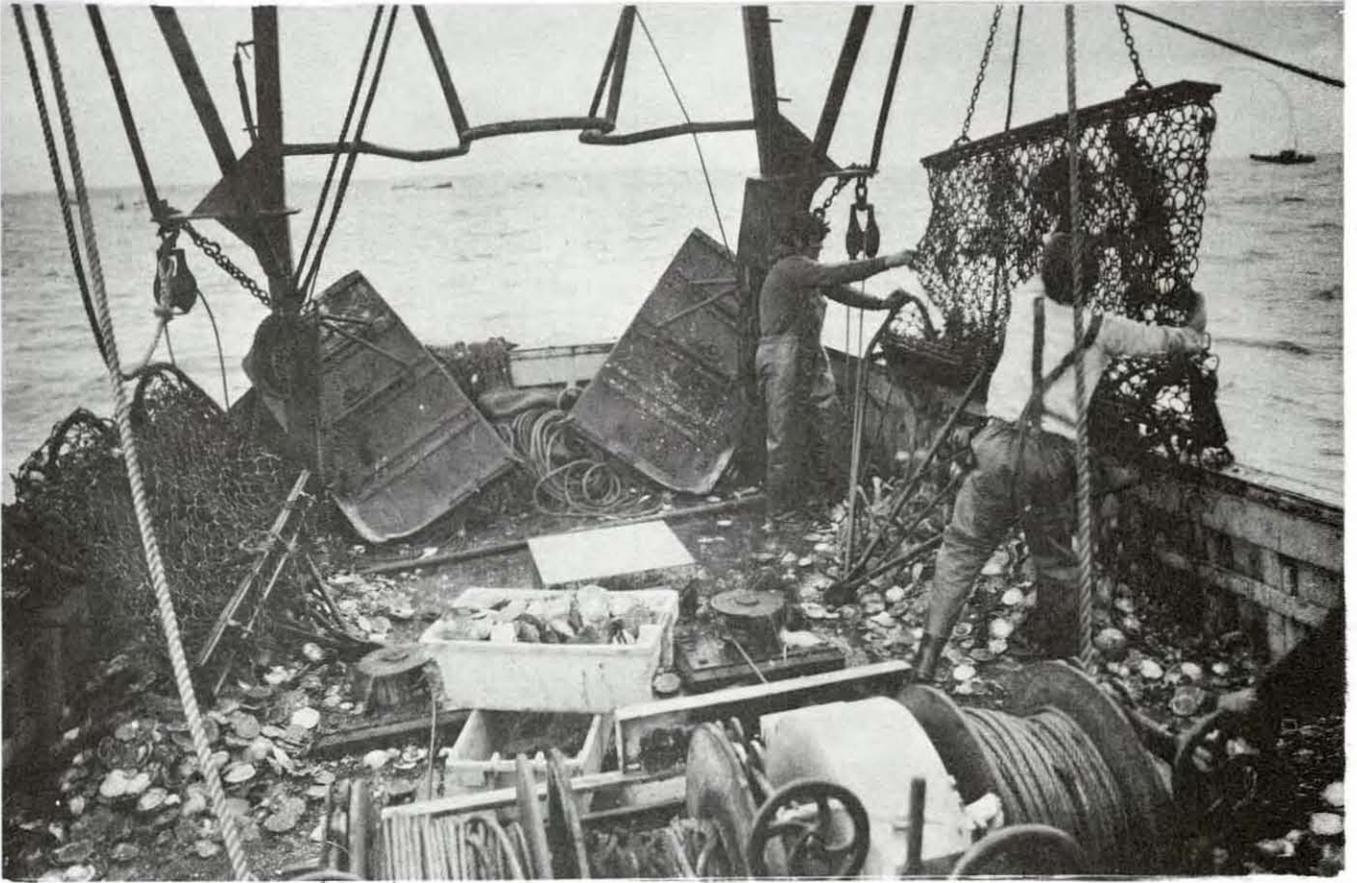
Au niveau de ces aires sédimentaires de granulométrie identique, on observe d'autre part une ségrégation avec la profondeur. Ainsi, les plus fortes densités d'*Astropecten* sont observées dans les sables fins les moins profonds (environ 10 m) et donc les plus propres.



Les densités d'*Ophiura texturata* augmentent jusqu'à un certain seuil d'envasement correspondant ici à des fonds proches de 20 m, au-delà desquels cette espèce semble disparaître. On retrouve ici les constatations effectuées par GUILLOU J. (1980), qui souligne la dominance d'*Ophiura texturata* au sein des sables fins, dans une zone de stabilisation hydrodynamique, s'étendant en baie de Douarnenez de 10 à 15 m de profondeur. Dans ce contexte de gradient hydrodynamique, *Astropecten irregularis* colonise une aire plus restreinte, correspondant aux sables fins d'instabilité. La répartition de ces deux prédateurs dans les sables fins reflète la localisation des Mollusques dont elles se nourrissent préférentiellement, et qui caractérisent chacune des deux unités précédemment citées. En fonction de ce gradient hydrodynamique et biologique, l'espèce d'Echinoderme vagile dominante peut donc varier au sein même des sables fins.

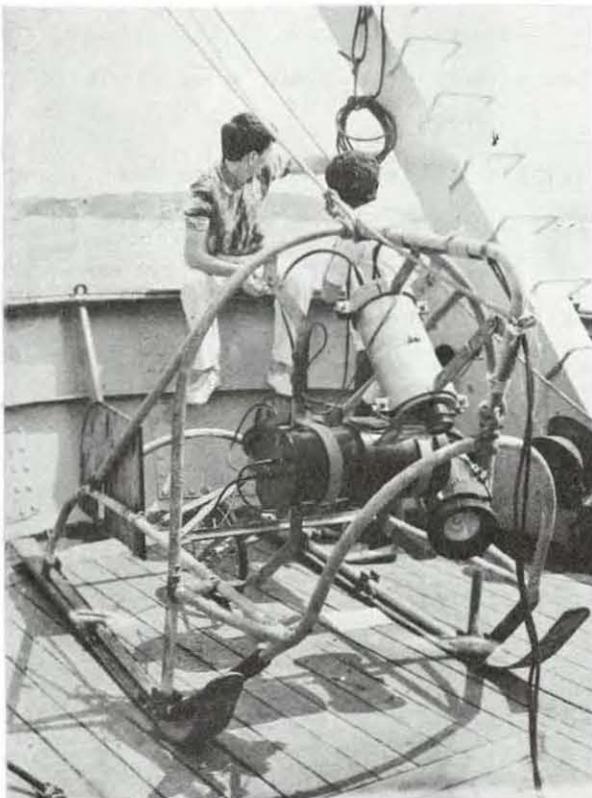
Une ségrégation des classes d'âge avec le gradient bathymétrique est également observable, comme le montre une rapide étude biométrique réalisée sur *Asterias rubens* (Fig. 3). La dominance des jeunes tend à s'atténuer avec la profondeur, ce qui suppose une migration des classes les plus âgées vers le centre de la baie, phénomène également mis en évidence dans ce secteur pour *Ophiura texturata* (GUILLOU, J. & ROBERT, R., 1980).

Les résultats acquis par cette technique restent cependant insuffisants. En effet, si la composition qualitative et quantitative relative de l'épifaune peut être déterminée par une campagne intensive de dragages réalisée à une date donnée, celle-ci fournit peu d'indication sur l'estimation quantitative des stocks et la délimitation exacte des peuplements, deux points qui peuvent être précisés par l'exploitation de photographies sous-marines.



Utilisation d'une Drague à Coquilles

(Photo transmise par l'I.E.M.)



Vue du traineau portant
l'équipement de télévision
et de photographies sous-
marines

(Photo L. Quiniou)

III - L'ESTIMATION DES POPULATIONS D'ECHINODERMES PAR PHOTOGRAPHIES SOUS-MARINES

L'utilisation de la photographie sous-marine dans la cartographie des peuplements benthiques est de plus en plus répandue et on peut citer LABAN, PERES & PICARD (1963), CABIOC'H (1967), THIEL (1970), WIGLEY & THEROUX (1970), MACHAN & FEDRA (1975), HOLME & BARRETT (1977), CHARDY, GUENEGAN & BRANELLEC (1980). Ce type d'étude n'est limité que par l'importance du matériel mis en jeu qui, dans le cas présent, réduit à quelques radiales bien précises le champ d'investigation.

1 - METHODES D'ECHANTILLONNAGE.

En Juillet 1976, nous avons fait l'expérience d'une telle méthode de prospection, menée à bord du Navire Océanographique "SARSIA" en Baie de Douarnenez, en collaboration avec N.HOLME du Laboratoire de Biologie Marine de PLYMOUTH. Le matériel photographique est monté sur un traîneau (Planche 1.) mis au point par HOLME & BARRETT (1977).

Cet appareil est tracté à faible vitesse (0,5 à 1 noeud) par le navire. Il comprend :

* une caméra de télévision montée à 45° du fond dans un boîtier étanche et reliée au bateau par un câble porteur d'alimentation électrique. Le laboratoire du navire reçoit les images sur deux récepteurs. Celles-ci sont simultanément enregistrées sur des video-cassettes de 60 minutes. Le positionnement, régulièrement contrôlé et les caractéristiques du parcours, sont notés sur une piste sonore. A la caméra est associée une lampe munie d'une batterie.

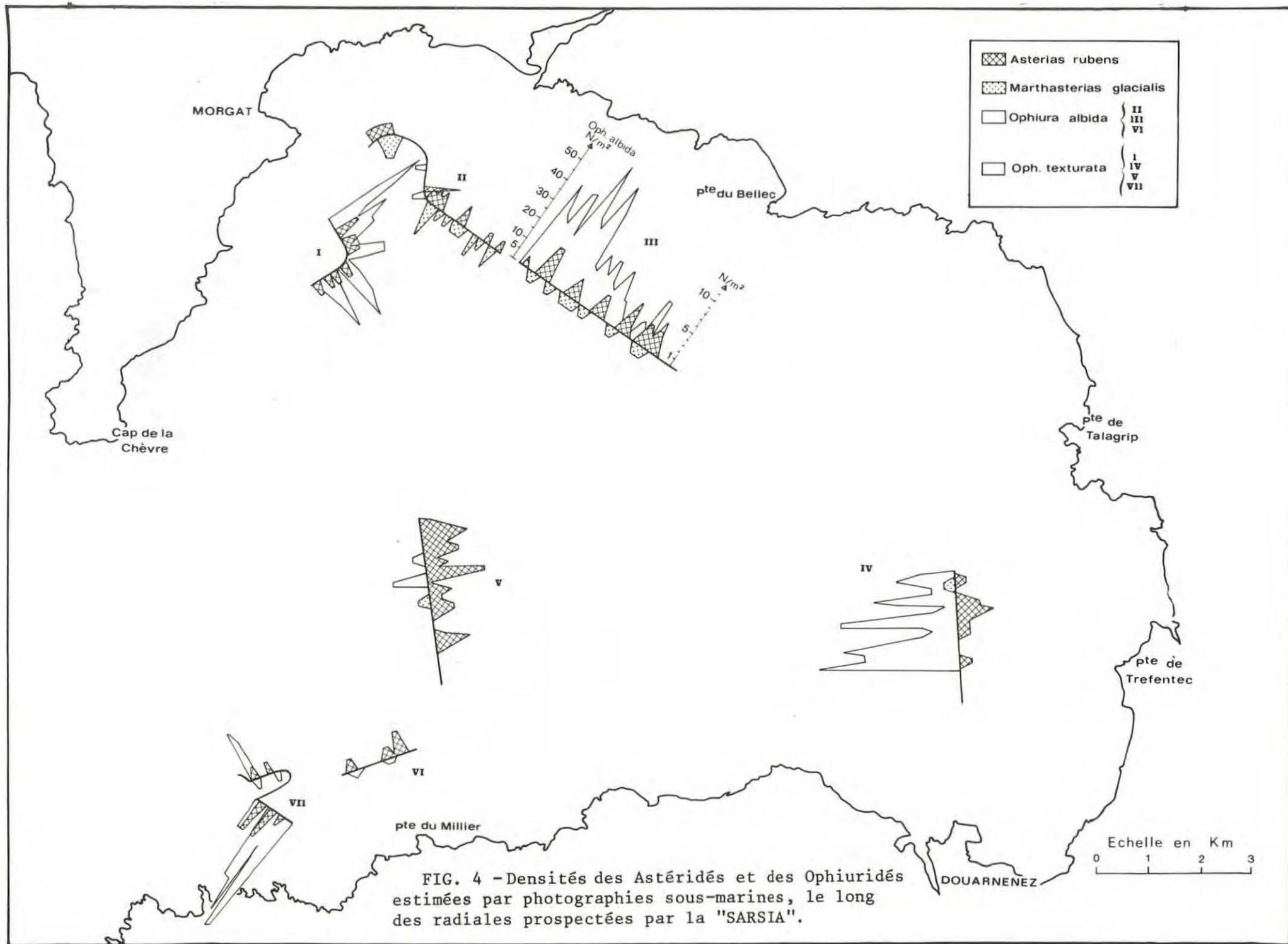


FIG. 4 - Densités des Astéridés et des Ophiuridés estimées par photographies sous-marines, le long des radiales prospectées par la "SARSIA".

* un appareil photographique placé verticalement à environ 60 cm du fond. Pourvu d'un moteur, il est équipé de pellicules de 250 photos et d'un flash électronique. L'ensemble est actionné du bateau selon des séquences variables de 10 à 120 secondes, qui sont signalées électroniquement sur la cassette vidéo.

* un compte-tour permettant de mesurer la distance parcourue. Cet appareil est matérialisé par une roue de bicyclette qui, à chaque révolution transmet un signal à la bande sonore.

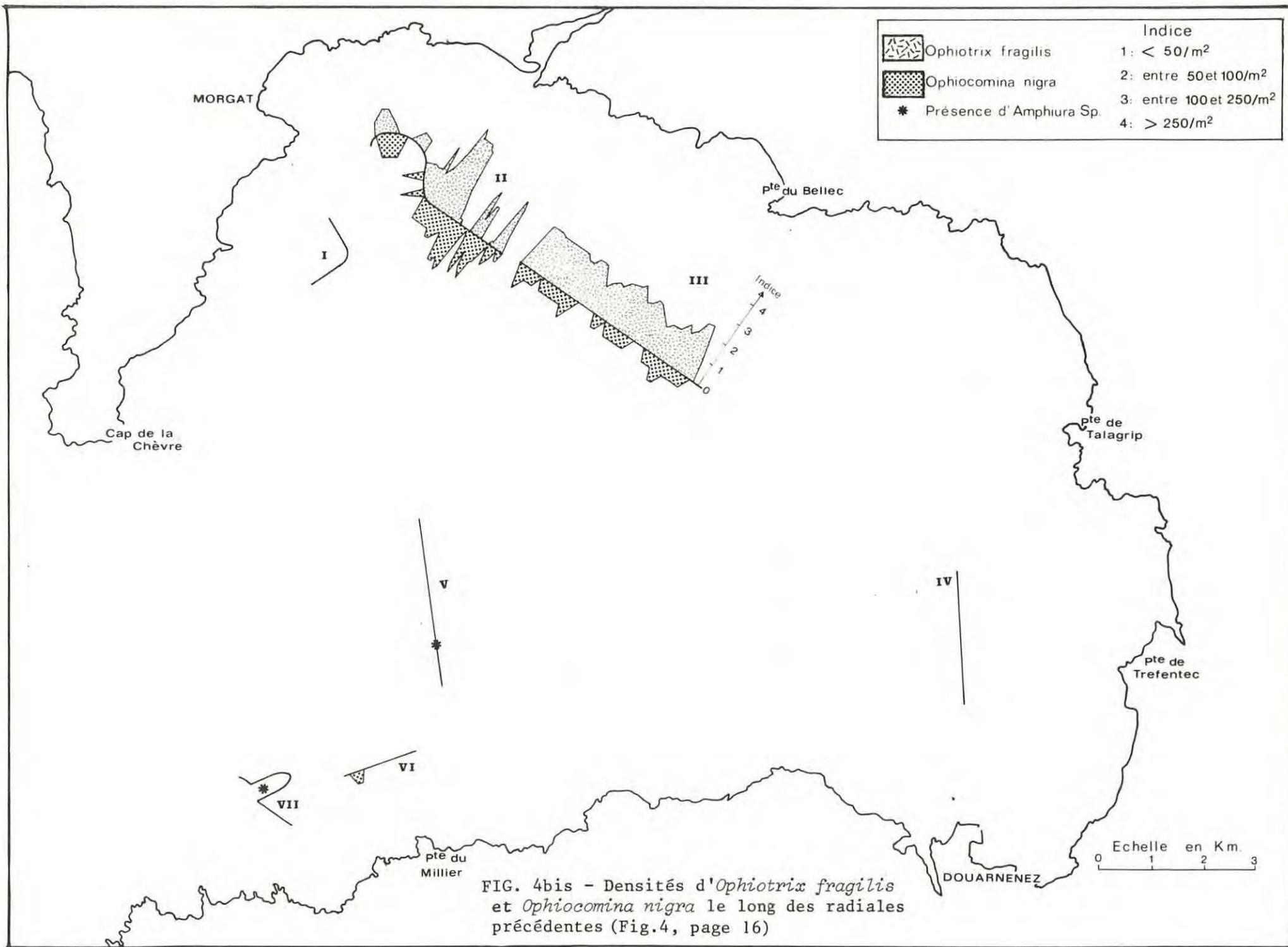
* La position du navire est déterminée toutes les cinq minutes, grâce à un système de navigation DECCA, et à l'aide d'alignements à terre.

La caméra de télévision fournit un film noir et blanc du fond, sur une surface que la roue "compte-tour" permet de calculer. Des détails plus précis sont transmis par les photographies en couleur qui couvrent une faible superficie de 0,20 m². Projetées sur un écran, les diapositives obtenues, d'excellente qualité du point de vue de la netteté et de la couleur, permettent d'identifier toute l'épifaune vagile, essentiellement constituée d'Echinodermes, ainsi que la flore et la nature du substrat. C'est à partir de cette dernière méthode quantitative d'échantillonnage que nous nous proposons de calculer les densités des espèces d'Echinodermes rencontrées, et leur mode de distribution le long des 7 radiales effectuées (Fig. 2).

2 - METHODES DE TRAITEMENT DES DONNEES.

Des moyennes de densité ont été effectuées tous les 80 m environ, ce qui correspond en général à trois photos consécutives.

Les espèces retenues sont celles aisément identifiables sur photographies (Fig. 4 et 4bis) : *Asterias rubens*, *Marthasterias glacialis*, *Ophiura texturata* et *Ophiura albida* (Forbes) sont quantifiées en nombre d'individus par m² (les densités d'*Ophiura albida* imposent une échelle spécifique), les densités d'*Ophiotrix fragilis*



et *Ophiocomina nigra* sont approchées à l'aide d'une cotation d'abondance allant de 0 à 4, détaillée sur la Figure 4bis. Si la présence d'Amphiuridés (*Amphiura filiformis* (O.F. Muller) et *Acrocnida brachiata* (Montagu)) a été décelée dans certains sédiments envasés, seuls étaient visibles les bras de ces espèces endogées dont toute évaluation numérique est impossible

La méthode statistique utilisée pour connaître le mode de distribution des espèces consiste à comparer chacune des distributions observées à une distribution de Poisson, afin de déterminer si la répartition se fait, ou non, au hasard, à un niveau de probabilité donné.

L'indice de dispersion d'ELLIOTT & DECAMPS (1973) permet de présager du mode de répartition

$$I = \frac{S^2}{m} \quad \text{où } m \text{ est la moyenne des abondances de } n \text{ photos} \\ \text{et } S^2 \text{ leur variance}$$

La répartition des individus tend à se faire au hasard lorsque I tend vers 1 ; elle est régulière quand I tend vers 0, contagieuse (en agrégats) quand I est supérieure à 1.

Lorsque I diffère significativement de 1 ou de 0, le mode de répartition est fixé plus précisément par un test de χ^2 qui permet d'évaluer la signification des écarts.

L'écart de la distribution observée avec une distribution de Poisson est donné par :

$$\chi^2_{\text{obs.}} = \frac{\sum (x - m)^2}{m} = \frac{S^2}{m} (n - 1) = I (n - 1)$$

La conformité avec une loi de Poisson est acceptée au seuil de probabilité 95 % si la valeur de χ^2 est comprise entre les seuils appropriés de signification à 5 % pour $\nu = n - 1$ degrés de liberté.

Dans le cas présent, les forts échantillons pris en compte interdisent l'application directe du test du χ^2 et nécessite le calcul de la variable normale réduite (d) :

$$d = \sqrt{2 \chi^2} - \sqrt{2 \nu - 1}$$

* FREQUENCE DES 6 ESPECES D'ECHINODERMES DANS LES PHOTOGRAPHIES SOUS-MARINES													
Fréquence de l'espèce dans les photos	Espèces	<i>Ophiura texturata</i>		<i>Ophiura albida</i>	<i>Marthasterias gracilis</i>		<i>Asterias rubens</i>			<i>Ophiura fragilis</i>		<i>Ophiocomina nigra</i>	
		Radiale	IV	I	III	II	III			V	III	II	II
En nombre d'individus par photos	0	147	25	32	140	112	75	en cotation d'abondance	0	1	76	69	100
	1	27	17	25	18	8	16		1	18	20	49	18
	2	7	6	20	1	0	5		2	88	21	29	1
	3	1	4	17					3	13	42	12	1
	4	1	1	4					4				
	5			8					5				
	6			13									
	7			1									
	8			4									
	9			0									
	10			4									
	11			0									
	12			2									
	N	181	53	120	159	120	96		120	159	159	120	

* Test de conformité avec la loi de Poisson $P > 0,05$

d	+3,91	+1,19	+12,46	-0,14	-0,41	+0,96
---	-------	-------	--------	-------	-------	-------

* Test d'ajustement

1/ à la loi binomiale négative

χ^2	1,047	*	10,23	*	*	*
ddl	3		9			

2/ à la loi de poisson

χ^2	*	2,83	*	0,016		2,8
ddl		3		1		1

TABLEAU 1 - Fréquence des 6 principales espèces d'Echinodermes dans les photographies sous-marines prises en Baie de Douarnenez, et test de leur mode de distribution.

Celle-ci est alors comparée à 1,96 pour un intervalle de confiance de 95 %. La conformité avec une loi de Poisson est acceptée si $d < 1,96$.

Ce test permet alors de conclure, au risque $P = 0,05$ au mode de répartition de l'espèce considérée. Les distributions sont décrites par une des trois lois classiques utilisées en écologie : loi normale, loi de Poisson, loi binomiale négative. Pour chaque espèce étudiée, un χ^2 calculé entre la distribution observée et la distribution théorique présagée, peut alors mesurer le degré d'ajustement à la loi correspondante (ELLIOTT, 1971), (cf. Tableau 1).

3 - RESULTATS.

Les résultats précédemment acquis, quant à la relation entre les espèces d'Echinodermes et le substrat, sont confirmés par les photographies sous-marines. Celles-ci apportent des données plus précises sur le mode de distribution et la densité des espèces que nous envisageons ici séparément.

3-1 / *Ophiura texturata* :

Ophiura texturata présente ses plus fortes densités dans les sables fins de l'est de la baie. Au niveau de la radiale IV, la conformité de sa distribution avec une loi de Poisson ne peut être exclue, et suggère une répartition au hasard de cette espèce, significative à $P > 0,05$. La densité moyenne calculée est à ce niveau, de 5 individus par m^2 .

Par contre, au niveau de la radiale I, la distribution observée s'accorde avec une distribution binomiale négative, ce qui sous-entend une répartition d'*Ophiura texturata* en agrégats. La densité y est de 1,5 individus par m^2 .

Les différences observées dans le mode de distribution d'*Ophiura texturata* résulte non seulement de l'échantillonnage, mais aussi de la densité et de l'âge des individus considérés. La distribution contagieuse est un mode de répartition reconnu chez les Ophiuroides adultes (TYLER & BANNER, 1977).

La possibilité de migration des Ophiures adultes jouerait un rôle dans leur répartition en agrégats (Radiale I), au contraire les jeunes individus sont répartis au hasard (Radiale IV) dans une zone soumise à un fort hydrodynamisme. Une radiale effectuée perpendiculairement à la Radiale IV, mettant en évidence la variation spatiale des classes d'âge, montrerait une distribution contagieuse de l'espèce.

3-2 / *Ophiura albida* :

Associée aux *Ophiotrix* là où elles sont les plus denses, cette espèce est précisément limitée à la poche de vase sableuse du nord de la baie. Sa densité décroît rapidement de part et d'autre d'un noyau central ; elle est, en moyenne, sur cette radiale de 12,5 individus / m². L'analyse de la distribution indique un mode de répartition nettement contagieux. Ceci est en accord avec les résultats de TYLER & BANNER (1977) qui montrent une distribution nettement contagieuse de cette espèce dans la Baie d'Oxwich (Angleterre). Ils suggèrent alors que ce mode de répartition est déterminé par un paramètre physique ou chimique et montrent une corrélation significative entre la distribution des adultes et le pourcentage de particules fines dans le sédiment.

3-3 / *Ophiotrix fragilis* et *Ophiocomina nigra* :

Ces deux espèces occupent les fonds hétérogènes envasés du centre de la baie, mais alors qu'*Ophiotrix* colonise l'ensemble de ces fonds, *Ophiocomina* se rassemble en paquets de plus forte densité dans des secteurs beaucoup plus restreints et en général plus caillouteux que le reste de l'aire prospectée. S'il s'avère impossible d'associer les distributions de fréquence observées à un modèle théorique de répartition spatiale, car le comptage précis du nombre d'individus n'a pas été effectué, on reconnaîtra, avec les nombreux auteurs ayant étudié ces deux espèces, un mode de distribution en agrégats de ces deux Ophiures.

Comme le soulignent WILSON & al (1977), *Ophiocomina nigra* est distribuée en paquets dont la localisation est plus influencée par la qualité de la nourriture que par la texture même du substrat. De part et d'autre de ces "taches", l'espèce est absente ou présente en faible quantité. Du fait de la tendance naturelle des *Ophiocomina* à se repousser mutuellement, les populations sont distribuées d'une manière régulière au sein des "taches". Ce mode de répartition peut cependant être perturbé par la présence d'une source de nourriture, ou de conditions hydrodynamiques défavorables qui favorisent le regroupement local des Ophiures. Les densités moyennes d'*Ophiocomina nigra* relevées en baie de Douarnenez, sont de 25 individus par m² dans la zone la plus peuplée, de 5 individus / m² dans l'aire envasée centrale où domine *Ophiotrix fragilis*.

La répartition en agrégats de cette dernière Ophiure n'est plus à démontrer après les nombreuses études dont elle a fait l'objet en Manche, en Mer du Nord, en Mer d'Irlande et en Ecosse. Elle est généralement distribuée dans les zones de courant qui lui apporte les particules en suspension dont elle se nourrit. Le dépôt de ces particules semble favorisé par une diminution locale du courant liée à la présence des agrégats (WARNER, 1971), lesquels, constitués de plusieurs couches d'Ophiures superposées, sont au départ, un mode de protection contre les prédateurs (MILEYKOWSKIY, 1967). Parmi ceux-ci, nous noterons la présence de *Luidia ciliaris* (Philippi) qui, non recensée par notre technique d'échantillonnage, a cependant été mise en évidence en quantité non négligeable sur ces fonds, lors de plongées (TOULEMONT, comm. person.). Dans les diverses aires de la baie de Douarnenez colonisées par cette Ophiure, l'intensité du courant et sa répercussion sur le milieu peuvent être variables. Ainsi dans le goulet, un courant de 1 noeud en vives-eaux moyennes se traduit édaphiquement par la présence de graviers, tandis que la limitation de son influence dans la partie centrale favorise le dépôt de particules contribuant à la formation

d'une "poche" de vase sableuse. La présence d'*Ophiotrix*, dont la densité, malgré les difficultés évoquées ci-dessus, peut être évaluée à plus de 100 individus / m², élargit aux substrats hétérogènes envasés le biotope défini en Manche par CABIOC'H (1968), à savoir les fonds propres à dominance de cailloutis. Nous nous rapprochons là des observations de GLEMAREC (1969) qui, dans le Mor Bras et au large de la Loire, souligne la présence d'*Ophiotrix* à proximité de vasières. L'importance et la qualité de la matière organique présente, en suspension, plus que la force du courant, régissent donc la distribution de cette Ophiure.

Ces deux espèces d'Echinodermes sont donc limitées aux fonds grossiers et hétérogènes, recouverts d'une fraction pélagique plus ou moins importante. Si les densités d'*Ophiotrix fragilis* sont actuellement en constante augmentation (QUINIOU, comm. pers.) une telle évolution n'est pas décelable dans la population d'*Ophiocomina nigra*, d'après les données de TOULEMONT (1972). Les densités de cette dernière Ophiure restent cependant supérieures à celles ordinairement rencontrées en Manche.

3-4 / *Asterias rubens* et *Marthasterias glacialis* :

Le substrat préférentiel de ces deux espèces tolérantes, peut être défini comme étant respectivement les sables fins et les sables hétérogènes. Lorsque ces deux espèces carnivores coexistent sur le même substrat, elles ont tendance à s'exclure mutuellement et la compétition est alors le facteur prépondérant dans leur répartition (cf. Radiale III, Fig. 4).

D'après la valeur de l'indice de dispersion, l'hypothèse de la conformité avec une loi de distribution de Poisson ne peut être exclue pour les deux espèces, dont la répartition se ferait au hasard (au niveau de probabilité $P = 0,05$). Ce mode de distribution peut cependant être influencé par la faiblesse des densités (respectivement 1,2 et 0,6 individus par m²).

Les fortes densités d'*Asterias* en baie de Lübeck (Mer Baltique) ont en effet permis à ANGER & al (1977) de mettre en évidence une distribution nettement contagieuse de cette espèce.

Les secteurs prospectés sont semble-t-il peu appropriés à une telle étude. Au sein de leur biotope, ces Etoiles se concentrent préférentiellement au niveau des fonds riches en nourriture et en abris, deux facteurs intimement liés à la présence de roches au niveau desquelles, la densité et le mode de dispersion, peuvent être nettement différents.

CONCLUSION.

Au terme de cette étude, quelques réflexions s'imposent sur l'intérêt d'une telle méthode d'échantillonnage dans l'évaluation quantitative de l'épifaune vagile. Les techniques préalablement utilisées mettaient en jeu, d'une part des dragues, d'autre part des bennes.

Le principal intérêt des photographies sous-marines réside dans l'estimation quantitative des stocks. Celle-ci est d'autant plus imprécise avec une drague que le trajet et la distance parcourue sont difficilement estimables et que la proportion d'épifaune récoltée est variable selon le substrat étudié (NAUEN, 1978). Le caractère non ponctuel des dragues interdit d'autre part une description précise des unités de peuplement dans un secteur de grande diversité sédimentologique.

Si l'utilisation de la benne compense cette imprécision, les surfaces couvertes restent cependant trop faibles, ce qui nécessite une multiplication des prélèvements. Les photographies sous-marines, en offrant des superficies plus importantes, permettent de mieux appréhender la distribution spatiale des espèces et

par là, leur densité. Enfin, offrant une image d'un milieu non perturbé par des engins mécaniques, cette technique apporte des données complémentaires sur l'éthologie de la faune épigée, parfois endogée et sur la flore qui l'accompagne. Comparée aux plongées, elle permet de mettre en réserve des documents exploitables ultérieurement.

Les limites d'une telle étude sont cependant faciles à définir. La principale est sans doute le coût des opérations et par là même la diminution du champ d'investigation. La seconde réside dans la limitation de l'étude des peuplements à la seule épifaune vagile. Les espèces endogées sont ainsi absentes de cette approche synécologique des Echinodermes : *Labidoplax digitata* (Montagu), *Cucumaria elongata* (Düben & Koren), *Pseudocucumis mixta* (Ostergren), *Holothuria forskali* (Delle Chiaje)... Enfin, l'imprécision des résultats peut être parfois liée à la difficulté d'une détermination "macroscopique" des espèces.

En conclusion, l'intérêt d'une telle technique est indéniable. Elle reste cependant adaptée à un type d'analyse faunistique bien précis.

IV - SYNTHÈSE ET DISCUSSION

La complémentarité des deux méthodes d'échantillonnage apporte dans le cas présent, une bonne estimation des populations d'Echinodermes vagiles de la baie de Douarnenez, au sein desquelles *Asterias rubens* occupe une place prépondérante.

Ainsi, les photographies sous-marines complétant les dragages, permettent de définir plus précisément la localisation sédimentologique de chaque espèce.

Les unités biosédimentaires définies par GLEMAREC (1969) peuvent ainsi être caractérisées par des espèces précises d'Echinodermes :

- dans les sables fins propres dominant *Asterias rubens* et *Ophiura texturata*, accompagnées d'*Astropecten irregularis* et *Marthasterias glacialis*.

- dans les sables grossiers propres se retrouvent les trois premières espèces précédentes : *Asterias rubens*, *Ophiura texturata* et *Astropecten irregularis*, mais en bien moindre densité.

- sur les sables hétérogènes et les graviers envasés dominant les Ophiures : *Ophiotrix fragilis* et *Ophiocomina nigra*, accompagnées d'*Asterias rubens* et *Marthasterias glacialis*.

- sur les vases sableuses, *Ophiura albida* s'ajoute aux deux précédentes Ophiures. *Marthasterias glacialis* et en moindre densité *Asterias rubens* sont toujours présentes.

Si aucun prélèvement n'a été effectué sur les sables dunaires, une série de dragages faits en Juillet 1976 sur les sables fins envasés permet de compléter la caractérisation des unités sédimentaires.

- *Asterias rubens* et *Ophiura texturata*, accompagnées de *Marthasterias glacialis* sont les espèces dominantes des sables fins envasés. On y notera la présence d'*Ophiotrix fragilis* et éventuellement d'*Ophiocomina nigra* qui, de par leur mode de distribution, se répartissent en groupes très localisés.

La synthèse de ces résultats (Fig. 5) montre que la localisation des Echinodermes épigés vagiles et leur mode de distribution sont liés à leur comportement alimentaire plus qu'à la granulométrie du sédiment. C'est ainsi, que sont représentées dans toutes les unités, les espèces prédatrices les plus mobiles : *Asterias rubens* et *Marthasterias glacialis*, cette dernière espèce

	SHV Sables envasés hétérogènes	GH Graviers sableux	GV Graviers envasés	GP Graviers propres	SG Sables grossiers	SF Sables fins	FV Sables fins envasés	VS Vases sableuses
1	<i>Ophiotrix fragilis</i> <i>Ophiocoma nigra</i>			<i>Asterias rubens</i> <i>Ophiura texturata</i> <i>Astropecten irregularis</i>		<i>Asterias rubens</i> <i>Ophiura texturata</i>	<i>Asterias rubens</i> <i>Ophiura texturata</i> <i>Marthasterias glacialis</i>	<i>Ophiura albida</i> <i>Marthasterias glacialis</i>
2	<i>Asterias rubens</i> <i>Marthasterias glacialis</i>					<i>Astropecten irregularis</i> <i>Marthasterias glacialis</i>	<i>Asterias rubens</i>	<i>Ophiotrix fragilis</i> <i>Ophiocoma nigra</i>

FIG. 5 : Caractérisation des principales unités biosédimentaires de la baie de Douarnenez par les Echinodermes vagiles épigés

- 1) Espèces dominantes
- 2) Espèces accompagnatrices

présentant cependant une nette attirance pour les sédiments hétérogènes. Leur densité liée à l'abondance des Mollusques, diminue ainsi dans les sables grossiers les plus pauvres. A cette couverture quasi-permanente se surimposent les espèces suspensivores, dans les zones où un faible courant de marée transporte les particules organiques. *Ophiotrix fragilis* est la mieux représentée, mais on dénombre également de forts agrégats d'*Ophiocomina nigra* dont le comportement alimentaire peut varier en fonction des sources de nourriture présentes (FONTAINE, 1965). Lorsque le courant augmente, *Ophiotrix* se maintient en fortes densités, mais les Asterides prédatrices tendent à disparaître. Cette réaction, mise en évidence par CASTILLA & CRISP (1973) chez *Asterias rubens*, est vérifiée au niveau des graviers propres de l'entrée de la baie. Peu d'espèces sont donc inféodées à un substrat précis. Si *Ophiura albida* remplace dans les sédiments hétérogènes envasés et les vases sableuses *Ophiura texturata*, cette dernière espèce principalement représentée dans les sables fins propres, est occasionnellement dénombrée dans les sables fins envasés. La différence de densité s'expliquerait par la seule présence des adultes dans les sédiments envasés. Cette ségrégation des tailles, en fonction du gradient pélagique a également été observée par GUILLE (1971) en Méditerranée. *Astropecten irregularis* n'est, quant à elle, distribuée que dans les sables propres, généralement fins, à une profondeur inférieure à 20 m.

L'absence de compétition entre les espèces suspensivores et celles prédatrices explique la présence de ces dernières, en fortes densités, au sein des bancs d'Ophiures, dans des secteurs généralement riches en matière organique. Elle se traduit par contre, dans une même unité sédimentaire, par l'exclusion mutuelle des espèces de même éthologie alimentaire. Dans les sables grossiers envasés, *Ophiocomina nigra* présente ainsi de plus fortes densités, quand elle n'est pas associée à *Ophiotrix fragilis*.

Quant à *Asterias rubens* et *Marthasterias glacialis* d'une part, *Asterias rubens* et *Ophiura texturata* d'autre part, elles s'excluent mutuellement au sein des mêmes aires sédimentologiques (Fig. 4). Seule la différence de taille, se traduisant par la sélection des proies, explique la coexistence locale de ces deux dernières espèces. Quant à *Astropecten irregularis*, elle se développe dans les sables peu profonds, presque exempts d'*Asterias rubens*, ce qui laisserait supposer que la présence de cette dernière espèce est un facteur pouvant limiter son extension.

Il ressort de cette étude, que la distribution d'une espèce prédatrice telle qu'*Asterias rubens* est principalement liée à la présence de nourriture, bien qu'il soit difficile de relier sa densité à la biomasse macrofaunique consommable. Sa capacité d'adaptation et sa mobilité la distribuent dans tous les sédiments au sein desquels, elle peut freiner l'extension spatiale d'une espèce de même éthologie alimentaire, mais moins adaptée, comme l'est par exemple, *Astropecten irregularis*.

CONCLUSION.

Cette approche synécologique met l'accent sur deux aspects :

- d'une part, la technique utilisée : elle permet de façon très rapide de cartographier les peuplements épigés. Un état de référence est ainsi constitué, concernant des populations susceptibles d'évoluer de façon très rapide, du fait de leur motilité, de leur production et de perturbations éventuelles dans cette région.

- d'autre part, la diversité spécifique du secteur étudié : si chaque type de sédiment peut ainsi être défini par un groupe d'Echinodermes, leur distribution semble cependant essentiellement régie par la recherche de nourriture et la compétition inter et intra-spécifique. Pour de telles espèces épigées, ce n'est pas le substrat lui-même mais bien la faune endogée susceptible d'être consommée et hébergée par ce type de sédiment, qui explique leur localisation. D'autres facteurs, tel que l'hydrodynamisme peuvent également jouer un rôle non négligeable, qu'il conviendrait de préciser.

Dans le cadre plus particulier de ce travail, *Asterias rubens* est apparue comme une espèce très tolérante. C'est l'espèce dominante des Echinodermes dans plusieurs unités biosédimentaires. Son extension n'est limitée que par l'absence de nourriture appropriée, ou par la force du courant. En effet, à l'exception des bas de plage de l'est de la baie et des fonds du goulet d'entrée soumis à des courants forts, *Asterias rubens* est largement distribuée sur l'ensemble des sédiments de la baie, et seule, comme le souligne PRENANT (1948), la diminution des proies disponibles (Bivalves essentiellement) est susceptible de freiner l'extension croissante de cette espèce, déjà signalée depuis une dizaine d'années.

- C H A P I T R E I I -

- LA CROISSANCE D' *ASTERIAS RUBENS* -

Afin d'appréhender l'évolution des stocks d'*Asterias rubens* en Baie de Douarnenez, il est, en premier lieu, nécessaire de connaître avec précision la croissance et donc l'âge des individus qui composent la population. Or, nous nous heurtons là aux deux problèmes qui jusqu'ici ont limité les études en ce domaine : la grande variabilité de la croissance étroitement assujettie aux facteurs externes et la difficulté de définir des critères d'âge.

Nous nous proposons dans cette étude :

- de démontrer que dans un milieu relativement isolé, les Etoiles peuvent grandir de manière homogène et former une population dont il est alors possible de définir les caractéristiques.
- de mettre de ce fait en évidence plusieurs stocks au sein même de la Baie de Douarnenez et de tenter de déterminer l'importance relative des facteurs externes dans les hétérogénéités spatiales observées.

I - MATERIELS ET METHODES

Dans l'étude de la dynamique d'*Asterias rubens*, la manière d'échantillonner est conditionnée par la méthode utilisée pour déterminer l'âge des individus. Notre objectif est l'utilisation d'une technique simple qui prenne en compte d'importants stocks d'*Asterias rubens* présents dans le milieu naturel. Les divers travaux effectués en ce domaine sur les Etoiles de mer en général, nous ont guidé vers ce choix.

1 - CHOIX DE LA TECHNIQUE UTILISEE DANS LA DETERMINATION DE L'AGE DES ASTERIAS.

1-1 / Rappel bibliographique :

Parmi les méthodes couramment utilisées à cet effet, nous retiendrons :

- celles qui se basent sur des critères directs, tels que l'observation de structures périodes ou le marquage.
- celles qui utilisent des critères indirects comme "l'analyse modale" correspondant à une décomposition mathématique d'histogrammes de fréquence de taille.

= Lecture de stries périodiques : cette technique, de loin la plus aisée, consiste à déterminer l'âge des individus à l'aide de l'observation des stries périodiques, inscrites dans les structures calcaires de l'animal, et correspondant à des phases régulières d'arrêt ou de ralentissement de croissance.

Cette méthode utilisée avec succès chez les Echinoïdes par de nombreux auteurs que rappellent PEARSE & PEARSE (1975), n'est cependant pas adaptable aux Etoiles de mer. En effet, de telles stries de ralentissement de croissance n'ont pu être décelées malgré les recherches de SMITH (1940) sur *Asterias vulgaris*, FEDER (1956) sur *Pisaster ochraceus*, HATANAKA & KOSAKA (1959) sur *Asterias amurensis*, CRUMP (1971) sur *Patiriella regularis* et KVALVAGNAES (1972) sur *Asterias rubens*.

= Marquage : des expériences de marquage au "Bleu de Nile" effectuées par LOOSANOFF (1937), FEDER (1955), HANCOCK (1958), KVALVAGNAES (1972) ne permettent pas de donner une idée très précise de la croissance, étant donné le faible pourcentage de recapture des animaux marqués et la rapide décoloration de ces individus. Depuis quelques années, la tétracycline dans le cas des Oursins a été utilisée avec succès par KOBAYASHI & TAKI (1969), MARKEL (1976), EBERT (1977). NAUEN & BÖHM (1979), en utilisant le même processus, à savoir l'incorporation sur les sites de dépôts de carbonate de calcium, d'une substance décelable ensuite au laboratoire, ont fait appel au carbone radioactif chez *Asterias rubens*. Cette méthode leur a permis de déceler plusieurs étapes dans la croissance de l'étoile dont ils tracent un schéma général en Baie de Kiel.

= Analyse modale : Quant à l'utilisation de l'analyse modale, elle est rendue difficile chez ces espèces par l'irrégularité de la croissance étroitement liée aux conditions du milieu et notamment à la quantité de nourriture ingérée. Citons à ce propos, les travaux de VEVERS (1949) et HANCOCK (1958) sur *Asterias rubens*. Plusieurs auteurs ont cependant utilisé les distributions de fréquence de taille pour estimer l'âge des individus. Si certains résultats sont controversés, comme ceux d'AGASSIZ (1877), nous noterons cependant les travaux plus récents de SMITH (1940) sur *Asterias vulgaris*, de BOUGIS (1951) sur *Asterina gibbosa*, HATANAKA & KOSAKA (1959) sur *Asterias amurensis*, RASMUSSEN (1965) sur le genre *Henricia*,

FENCHEL (1965) sur *Luidia sarsi*, WARWICK & al (1978) sur *Astropecten irregularis*. Mais comme l'indiquent CRUMP & EMSON (1978) leur interprétation reste sujette à caution. Ce dernier auteur propose alors de pallier au biais signalé précédemment en considérant une population qui reçoit une quantité de nourriture apparemment régulière. Il suggère pour cela de suivre, durant plusieurs années, la croissance de jeunes *Asterina gibbosa*, qui sur un estran rocheux, forme une population relativement isolée.

1-2 / Technique utilisée :

Après élimination de toute expérience de marquage par les colorants vitaux pour les raisons citées plus haut, seule était envisageable dans cette étude l'analyse modale ou le marquage au Ca^{45} . Cette dernière technique, bien qu'encourageante, nous semble cependant trop expérimentale. Outre le stress qu'elle impose aux animaux, elle met en jeu une technicité que, dans une première étape, nous ne pouvions envisager. Reste l'analyse modale, applicable sur une population dont le recrutement est limité dans le temps et où les individus de même âge présentent une croissance homogène. C'est ce dernier critère très contesté chez les Etoiles de mer, qui est vérifié par CRUMP & EMSON chez des individus issus d'un recrutement localisé dans le temps et l'espace, ayant reçu durant leur croissance un potentiel égal de nourriture, et soumis à l'influence des mêmes facteurs externes.

Les moulières des plages du nord de la Baie de Douarnenez forment un biotope relativement isolé. Elles se sont avérées favorables à un tel type de recrutement. A l'aide des échantillons prélevés mensuellement, nous nous proposons d'établir une courbe de croissance de référence et de la comparer, dans la mesure du possible, à des populations localisées plus profondément dans les Baies de Douarnenez et de Concarneau.



Différentes tailles d'*Asterias rubens* récoltées en Novembre
sur l'estran rocheux de l'Aber (baie de Douarnenez)

(Photo J. Guillou)



Planche 2

Aspects de la compétition entre *Asterias rubens*
et *Marthasterias glacialis*.

(Photo J. Guillou)

2 - METHODES D'ECHANTILLONNAGE.

Les zones étudiées ont été choisies en fonction des critères précédemment décrits. Elles ont été soigneusement prospectées afin d'obtenir un échantillonnage de toutes les classes d'âge, parfois dispersées, et un nombre suffisant d'individus pour interpréter de façon fiable les histogrammes de fréquence de taille.

2-1 / Zone intertidale :

La station étudiée se situe au nord de la baie, à l'est de MORGAT sur une plage de mode battu : l'Aber. Durant deux ans et demi, de Septembre 1976 à Avril 1979, tous les mois aux périodes de vives-eaux, plusieurs centaines d'*Asterias rubens* sont collectées à la périphérie des rochers constituant les moulières où se localisent nos prélèvements. Ceux-ci sont réalisés à différents niveaux, afin de mettre en évidence un éventuel regroupement des classes d'âge, selon le niveau bathymétrique. L'échantillonnage demeure essentiellement qualitatif, du fait du rassemblement des individus en paquets dans les fentes des rochers, sur les Moules en épave (Planche 2) ou sous les pierres. Cette méthode manuelle possède l'avantage d'être non sélective, puisque sont récoltés tous les individus d'un secteur préalablement défini.

2-2 / Zone subtidale :

Après une approche effectuée à l'aide du chalut à perche, d'une drague Picard (PICARD, 1962) et d'une drague à coquilles St Jacques, il s'est avéré que ce dernier engin apportait les résultats les plus satisfaisants. Le chalut à perche n'est pas utilisé de façon spécifique dans cette étude. Engin de prélèvement efficace dans l'étude des populations de Poissons en Baie de Douarnenez (QUINIOU F., 1975) et (QUINIOU L., 1975) et en Baie de Concarneau (MENESGUEN, 1980), il prélève des quantités importantes d'*Asterias*.

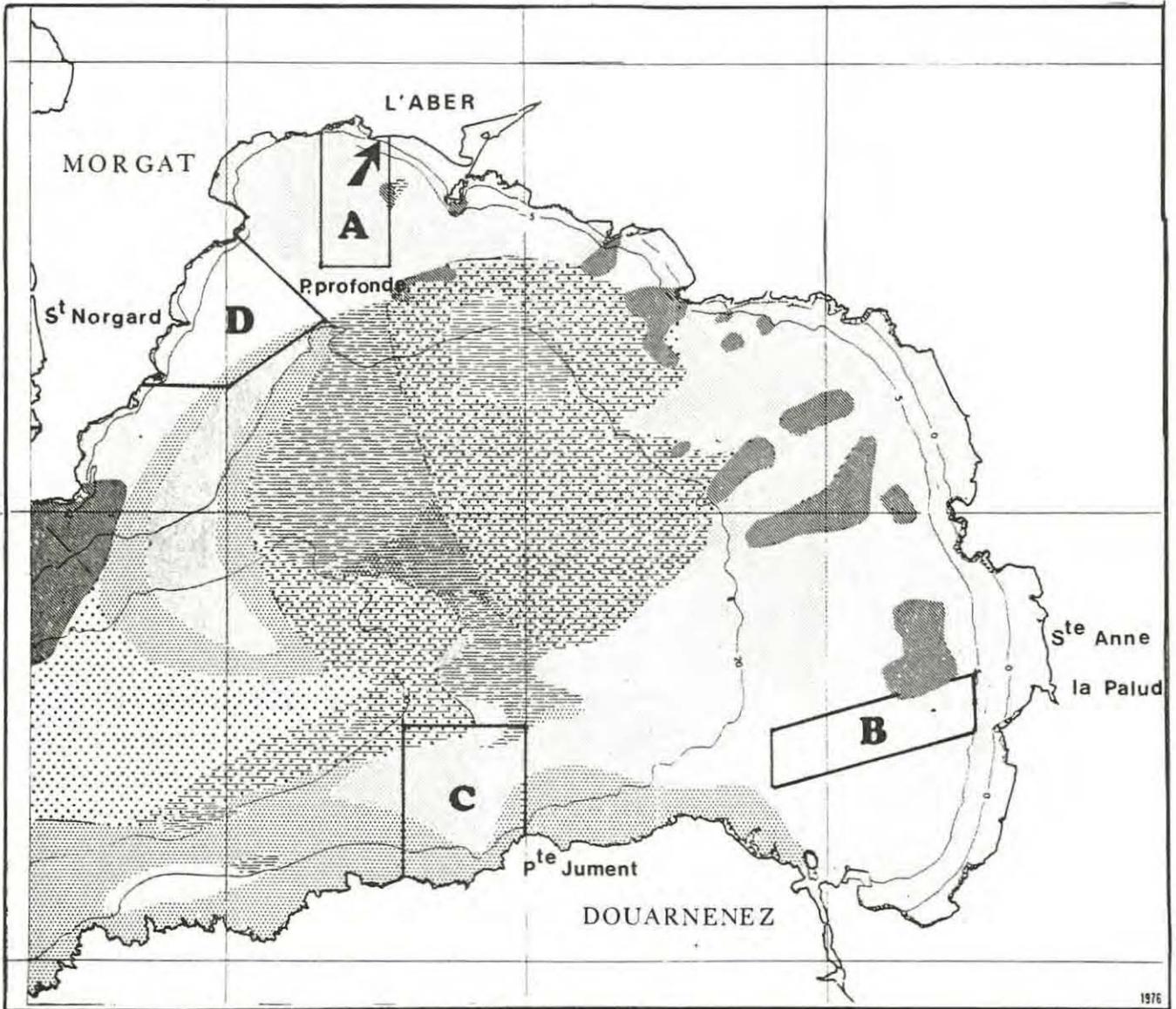


FIG. 6 - Localisation des quatre secteurs de prélèvements d'*Asterias rubens* en baie de Douarnenez.

Le maillage de 70 mm (maille étirée) ne permet cependant d'échantillonner qu'une partie de la population. Quant à la drague Picard, sa taille et son poids en font un engin peu approprié à ce type d'étude. La drague à coquilles précédemment citée nous a semblé la plus adaptée. Dépourvue de son râtelier, elle écrème la surface du sédiment. Munie d'un filet de 20 mm de maille, elle récolte la majeure partie des Echinodermes, sur d'assez longs parcours sans que les mailles soient colmatées. D'utilisation relativement simple, elle permet de multiplier les prélèvements dont la taille est fixée par la durée du trait. Nous ne pouvons cependant nier son mauvais fonctionnement sur les fonds côtiers couverts de débris de Laminaires, ou sur les champs d'herbiers pourtant propices à la fixation d'*Asterias*, et sur lesquels elle glisse sans récolter d'individus.

L'ensemble des prélèvements a été réalisé d'Avril 1977 à Juin 1979 avec ce type de drague. Comme le témoigne le calendrier (Annexe I), l'échantillonnage a été effectué de façon continue (en moyenne tous les deux mois) en Baie de Douarnenez, de manière beaucoup plus dispersée en Baie de Concarneau que nous n'étudions qu'à titre comparatif.

Quatre secteurs d'étude ont été choisis en Baie de Douarnenez (Fig. 6), en fonction de la bonne représentativité qu'y montre cette espèce :

a) au niveau des sables fins :

- à l'est, au large de la plage de Ste Anne la Palud
(Zone B - SAINTE ANNE)
- au nord, au large de la plage de l'Aber
(Zone A - ABER)
- à l'ouest, entre les pointes de Saint-Hernot et de Morgat
(Zone D - SAINT-NORGARD)

b) au niveau des sables fins et grossiers :

- au sud, entre les pointes de la Jument et du Millier
(Zone C - JUMENT)

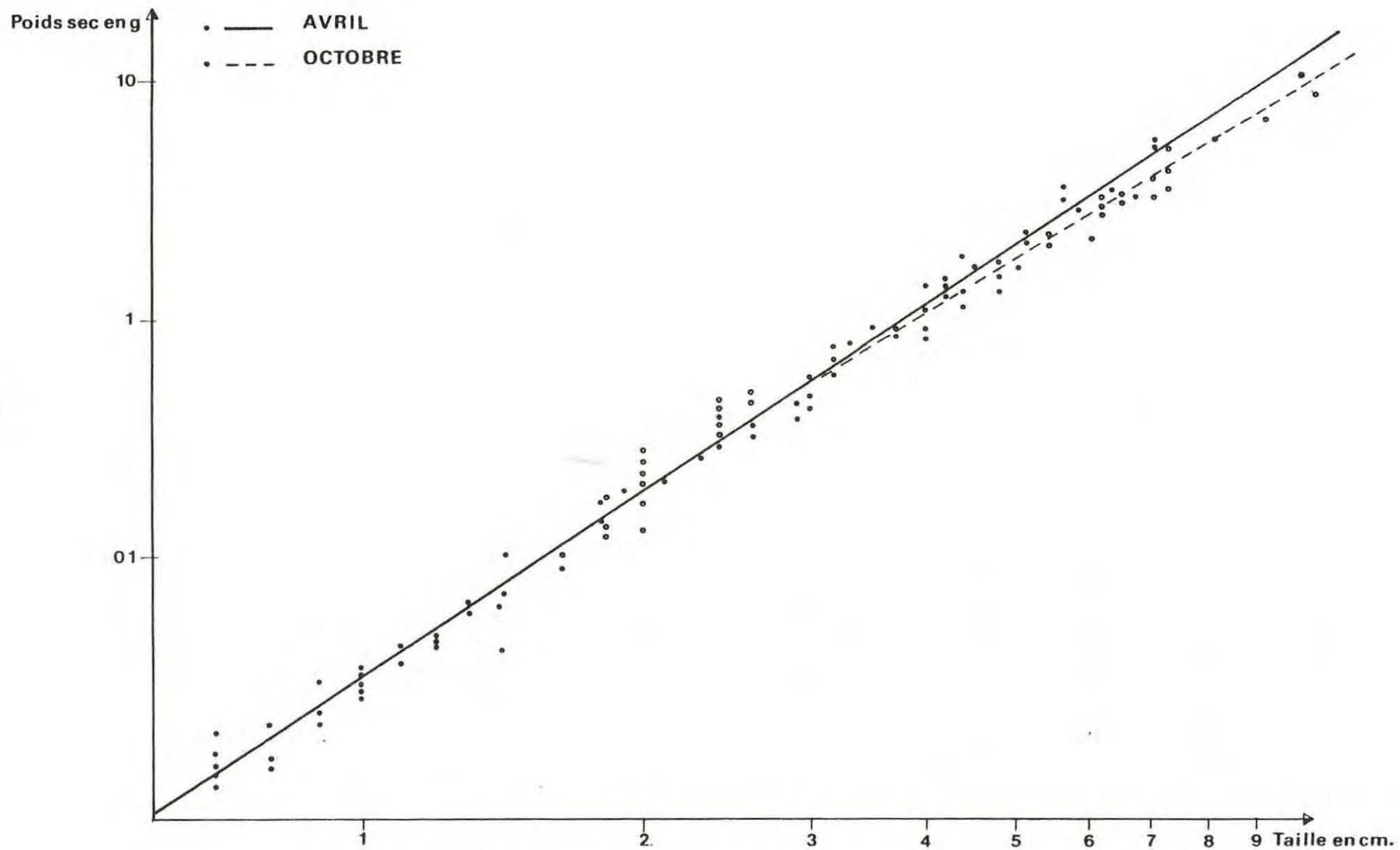


FIG. 7 - Relation entre la taille (distance entre le plus long bras et l'interradius opposé) et le poids sec d'*Astartias rubens*.

Au niveau de chaque secteur, plusieurs coups de drague sont effectués, selon la profondeur, afin de pallier à une éventuelle ségrégation des classes d'âge.

3 - TRAITEMENT DES DONNEES.

3-1 / Choix de la variable :

Les auteurs précédemment cités ayant utilisé l'analyse modale pour la description de la croissance, se sont peu basés sur des histogrammes de fréquence de poids (FEDER, 1956, FENCHEL, 1965); ils ont surtout utilisé la taille comme variable. La mesure conventionnellement adoptée est la distance comprise entre le centre du disque et l'extrémité du bras (il peut s'agir d'un bras quelconque, de la moyenne des bras, BULL (1934), ou plus couramment du plus long bras, VEVERS (1949), BARNES & POWELL (1951), HANCOCK (1958), afin d'éviter la prise en compte de bras régénéré). Certains auteurs se sont cependant servis du diamètre de l'animal, c'est-à-dire de la distance comprise entre l'extrémité de deux bras opposés - ORTON & FRASER (1930), CRUMP & EMSON (1978) , du diamètre du disque - BOQLOOTIAN (1966), ou de la distance comprise entre l'extrémité du plus long bras et l'interradius opposé - NAUEN & BOHM (1979) - . Nous avons, quant à nous, adopté cette dernière variable pour sa commodité d'utilisation. Sur une feuille de papier millimétré plastifiée, la taille de l'animal est représentée par la distance comprise entre le plus long bras en extension et l'interradius opposé, positionné contre une pointe matérialisant le zéro. Cette technique en rendant la mesure plus aisée permet d'en multiplier le nombre sans affecter la précision. Les étoiles ayant été conservées dans le formol puis dans l'alcool, on notera, d'après VEVERS (1949), une réduction de taille d'environ 5 mm par rapport à l'individu vivant. La Fig. 7 montre la parfaite corrélation entre la taille considérée et le poids sec de l'animal. La différence de pente observée entre Avril et Octobre est imputable au poids des produits génitaux.

3-2 / Analyse modale :

Les individus sont regroupés en classe de taille d'amplitude 0,4 cm dont les fréquences sont exprimées en pourcentage de l'effectif total de l'échantillon analysé. Cet intervalle correspond avec celui couramment utilisé dans l'établissement de structure de populations d'*Asterias rubens*. HANCOCK (1958), SKJAEVELAND (1973) le fixent à 0,5 cm. L'histogramme obtenu est lissé par la méthode mise au point et décrite par MENESGUEN (1980).

Une analyse mathématique dont le principe repose sur la normalité des distributions de fréquence de chaque cohorte, permet ensuite de rechercher le meilleur ajustement de la distribution à une somme de composantes gaussiennes. Elle procède en deux parties :

1 - La détermination du nombre de composantes normales de la distribution. Pour ceci, nous avons utilisé la méthode graphique de BHATTACHARYA (1967).

2 - La détermination des trois paramètres qui caractérisent chaque composante : moyenne, écart-type et effectif. La technique utilisée est celle d'HASSELBLAD (1966) qui utilise la méthode du maximum de vraisemblance. Elle procède par itération, à l'ajustement d'un histogramme empirique à une combinaison de lois normales, ce qui suppose connu le nombre de cohortes et les valeurs entre lesquelles évoluent la moyenne et l'écart-type de chacune d'elles. Cette méthode a été décrite par GROS & COCHARD (1978). En collaboration avec CONAN & GONZALES, GROS a également adapté le programme NORMSEP (FORTRAN IV) écrit par TOMLINSON (1970) au calculateur HEWLETT-PACKARD (9825 A) dont nous disposions.

Pour comparer l'ensemble de la distribution de fréquences expérimentales à la somme de composantes gaussiennes théoriques, le programme calcule dans un dernier temps la valeur du χ^2 . Il y a $N - (3K - 1)$ degrés de liberté quand aucune classe ne contient d'effectifs inférieurs à 5.

(N : nombre de classes . K : nombre de composantes normales)

II - LA POPULATION INTERTIDALE

Le choix de la zone intertidale rocheuse dans l'étude de la croissance d'une population d'*Asterias rubens* s'est avéré intéressant pour deux raisons :

- Il est bien connu que dans ce milieu, se concentrent de grandes densités d'Astérides, attirées par les populations de Moules (PRENANT, 1948) et de Balanes (HANCOCK, 1958) qui peuplent les substrats rocheux, au niveau des basses mers.

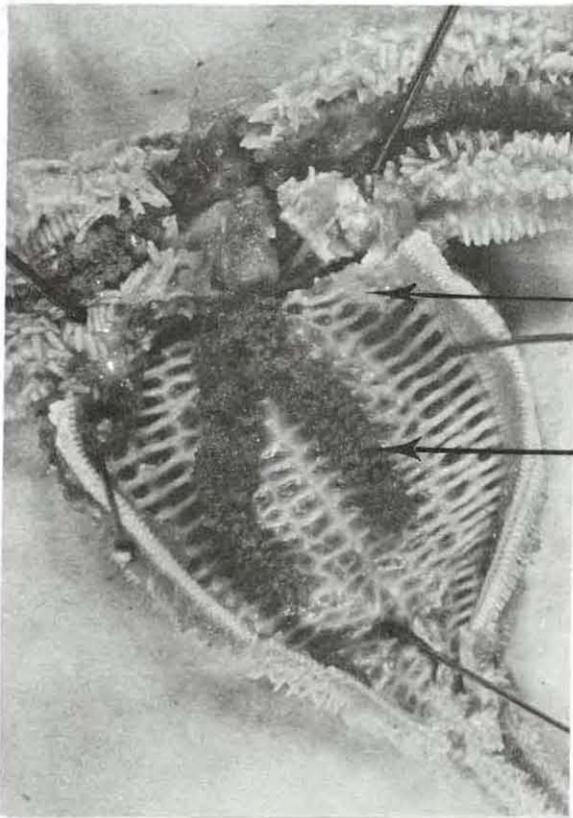
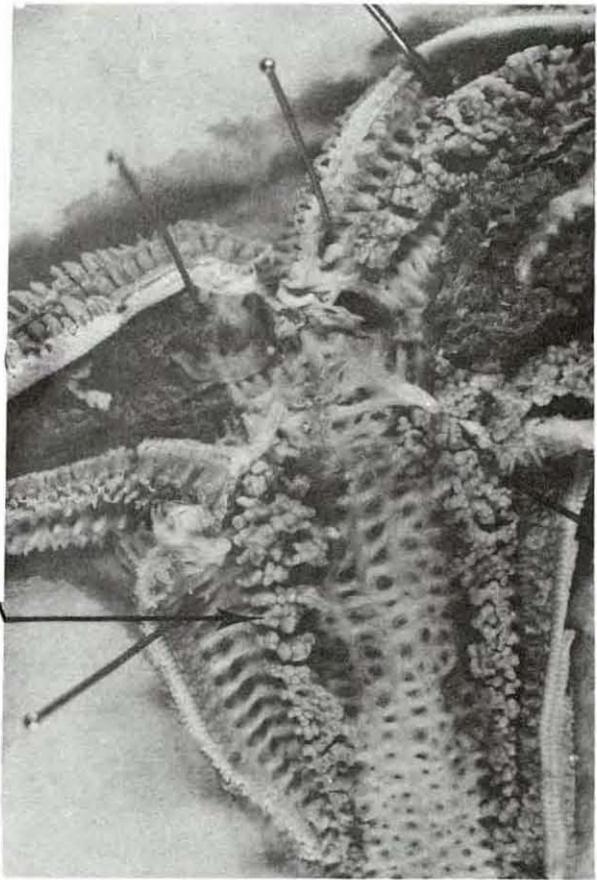
- Au bas de l'estran de l'Åber, un ensemble de grosses roches isolées de la plage d'une part, de la zone subtidale d'autre part, constituent un secteur où se concentrent les Etoiles de mer. Cette zone topographiquement bien isolée répond donc à l'une des conditions précédemment formulées, nécessaires à l'utilisation de l'analyse modale.

L'analyse des structures démographiques est, d'autre part, basée sur plusieurs hypothèses :

- Les échantillons obtenus doivent être représentatifs de toute la population. Les analyses sont, à cet effet, effectuées sur l'ensemble des histogrammes préalablement étudiés à différents niveaux bathymétriques.

- L'obtention de cohortes nécessite l'existence de régularité dans une période de ponte elle-même localisée dans le temps. Nous vérifions cette seconde condition par une rapide technique permettant de cerner les modalités de ponte et de recrutement d'*Asterias rubens*.

gonades
caecums pyloriques ôtés



gonade

caecums pyloriques

Planche 3

Evolution du système reproducteur d'*Asterias rubens*
en haut : *Asterias* prélevée fin Avril

en bas : *Asterias* prélevée en Juin, après la ponte

(Photos R. Le Mercier)

1 - MISE EN EVIDENCE DE LA SAISON DE PONTE.

Il ne s'agit pas ici d'étudier en détail le cycle reproducteur d'*Asterias rubens*, mais d'obtenir de manière simple et rapide, des données sur sa période de reproduction dans le cadre de cette étude.

1-1 / Méthode utilisée :

L'appareil reproducteur d'*Asterias rubens* comprend cinq glandes génitales. Chacune d'elle est formée de deux unités situées dans les bras, de part et d'autre d'un même interradius. Constituée d'un tronc gonadique ou "hampe" et de "bourgeons" latéraux formant les follicules, chaque unité ou "grappe" est rattachée au squelette de l'Etoile par du mésentère. Ces glandes génitales augmentent en poids et longueur avec la croissance d'une part, avec la maturité d'autre part. Ainsi, une gonade mure peut se développer jusqu'à l'extrémité du bras avant la ponte (Planche 3). Le rapport de la longueur de la gonade sur celle du bras est donc un indicateur satisfaisant du processus de maturité et un indice plus aisément mesurable que le rapport du poids de la gonade sur celui du corps, couramment utilisé chez les autres espèces. En effet, rapidement détachée de son support par rupture du mésentère, la gonade est également facilement mesurable entre sa base et son extrémité. Plusieurs auteurs ont utilisé cette technique pour obtenir rapidement des données satisfaisantes sur la saison de ponte INO & al (1955), HATANAKA & KOSAKA (1959), SKJAEVELAND (1973). La concordance entre les variations de l'indice en longueur et celles de l'indice en poids a, à cet effet, été vérifiée par KOWALSKI (1955). Nous avons nous-même établi une relation entre la taille de la gonade et son poids sec (Fig. 8). Pour ce faire, un nombre égal de données obtenues en Avril, en phase de maturité, et en Septembre en phase de repos, a été pris en compte.

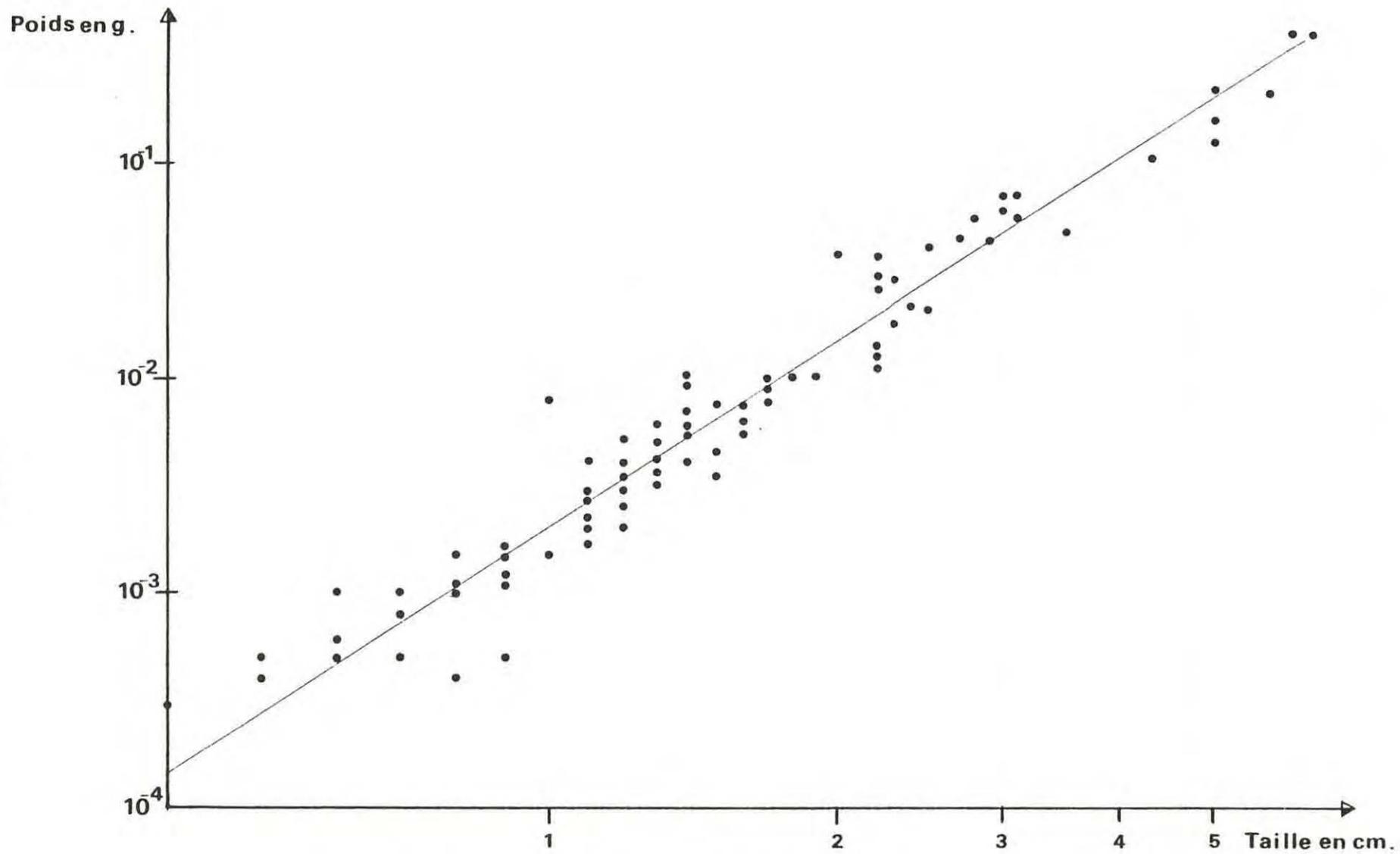


FIG. 8 - Relation entre la taille et le poids sec de la gonade d'*Asterias rubens*.

Le type de régression employée, l'axe majeur réduit de Tessier ou droite d'allométrie, donne un coefficient de régression de 0,974 et une relation Longueur/Poids sec :

$$W = 2 \cdot 10^{-3} \times L^{2,9}$$

(W en g et L en cm)

Au hasard dans la zone d'étude, nous avons prélevé tous les mois une cinquantaine d'individus dont quatre gonades ont été mesurées. L'évaluation de leur taille en fonction de la longueur du bras correspondant, fournit un indice qui, faible en période d'immaturité ou de repos sexuel, croît régulièrement jusqu'à la ponte après laquelle il chute brusquement.

1-2 / Résultats :

La Figure 9 nous montre l'évolution de ce rapport au cours de la période étudiée (d'Avril 1977 à Février 1979). Les fréquences des classes de taille (gonade/bras) d'amplitude 0,05 sont exprimées en pourcentage de l'effectif total. Ceci permet de mettre en évidence une phase de repos de Juillet à Novembre, et une phase de maturation de Décembre à Juin. La structure plurimodale des histogrammes, observable à partir de Février, montre que d'une part certains individus restent immatures (l'étude de la relation entre l'indice gonadique utilisé et la taille des bras indique qu'il s'agit en général d'individus inférieurs à 5 cm), que d'autre part la ponte s'effectue en vagues successives mais qui restent cependant localisées dans le temps, en Mai et Juin. En effet, durant les deux années étudiées, c'est en Mai que s'observent à la fois le plus grand nombre de pics et les plus forts indices ($> 0,60$), tandis qu'une structure unimodale de valeur moyenne 0,10 réapparaît en Juillet. L'hypothèse d'une seconde ponte en automne ne peut être confirmée car, même si en Septembre 1978 un second mode apparaît, sa valeur et son effectif restent trop faibles pour être significatifs. En 1977, aucune ponte secondaire ne permet d'expliquer le recrutement étalé observé cette année-là. Mais seule une technique histologique plus précise pourrait vérifier ces conclusions.

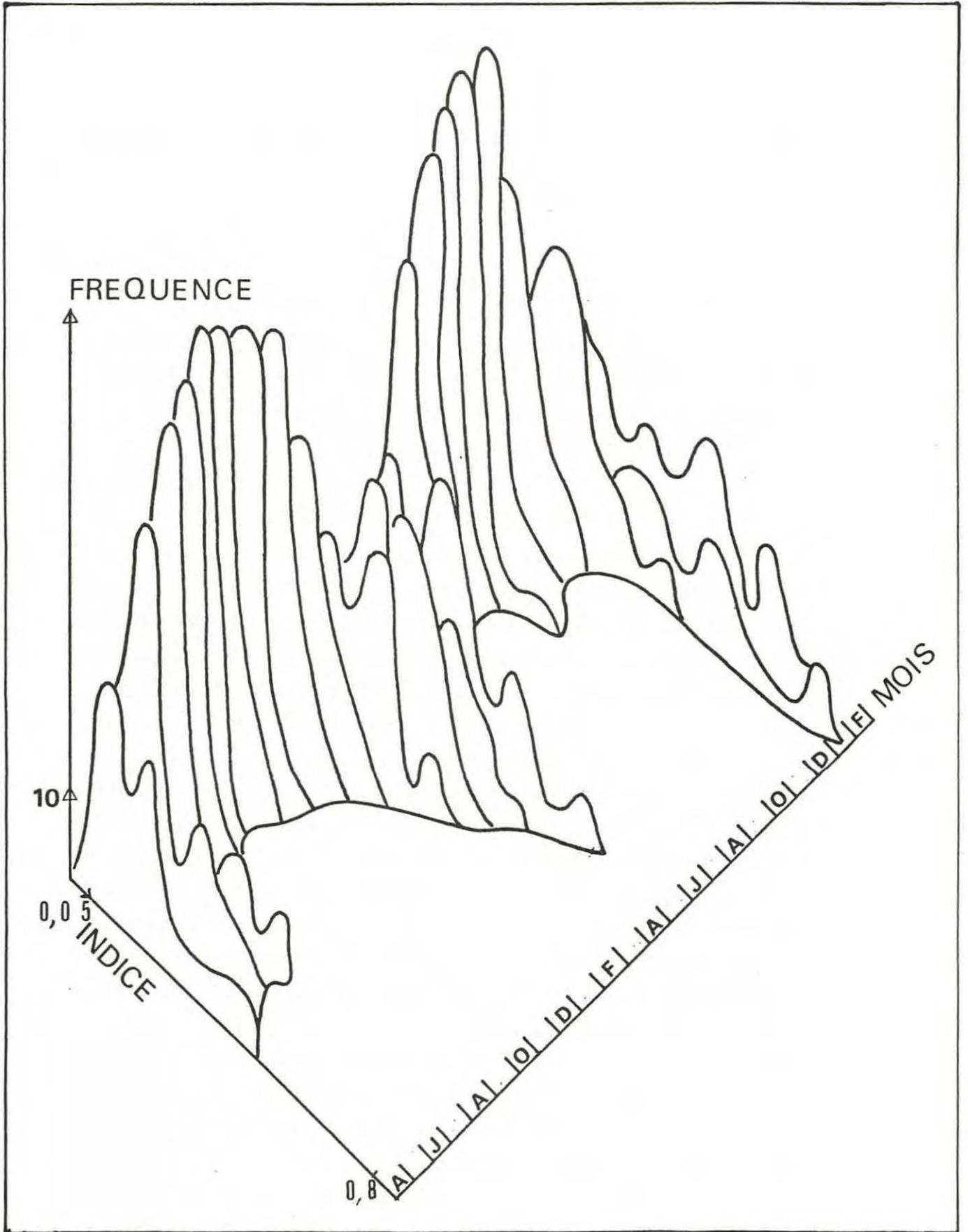


FIG. 9 : Evolution des histogrammes de fréquence de l'indice gonadique $\left(\frac{\text{Longueur de la gonade}}{\text{Longueur du bras}}\right)$ en fonction du temps

Ces observations conduisent donc à l'hypothèse d'une ponte localisée dans le temps, la majorité des produits génitaux étant libérés en Mai. Ceci est en accord avec les données de la littérature : GEMMILL (1914) la signale d'Avril à Juin à Millport, SMITH (1940) pour *Asterias vulgaris*, fin Mai et début Juin dans le Golfe du Saint Laurent, VEVERS (1949) de Février à fin Mai à Plymouth, KOWALSKI (1955) en Mai en Mer Baltique, HANCOCK (1958) fin Mai en Essex, JANGOUX & VLOEBERGH (1973) de Février à Mai sur le littoral belge et LONNING (1976) de Février à Mai en Norvège ...

2 - STRUCTURE DEMOGRAPHIQUE DE LA POPULATION.

Une première analyse des histogrammes de fréquence fait apparaître l'existence de six cohortes que l'on suit mensuellement de Septembre 1976 à Mars 1979 sur les Figures 10 et 10bis et l'Annexe II. Cependant, la forte mortalité et la grande variabilité du taux de croissance des individus âgés rendent souvent difficiles l'interprétation de la 5ème et la 6ème cohorte. Une analyse globale des histogrammes montre que chaque cohorte semble issue d'un unique recrutement annuel. Celui-ci est net en Novembre 1976 et Août 1978. Il l'est cependant moins en 1977 où l'arrivée des jeunes ne se fait pas massivement mais en trois pics de recrutement, de faible intensité, en Octobre 1977, Février et Avril 1978. Les cohortes auxquelles ils donnent lieu ont cependant de si faibles effectifs que dès Mai 1978, elles se regroupent en une seule classe, sensiblement identique à celle de Mai 1977. Cette anomalie pourrait s'expliquer par une aire de recrutement extérieure à notre champ d'étude. D'après les histogrammes de Novembre 1976, Août 1978 et Mai 1978, chaque cohorte peut donc être assimilée à une classe d'âge.

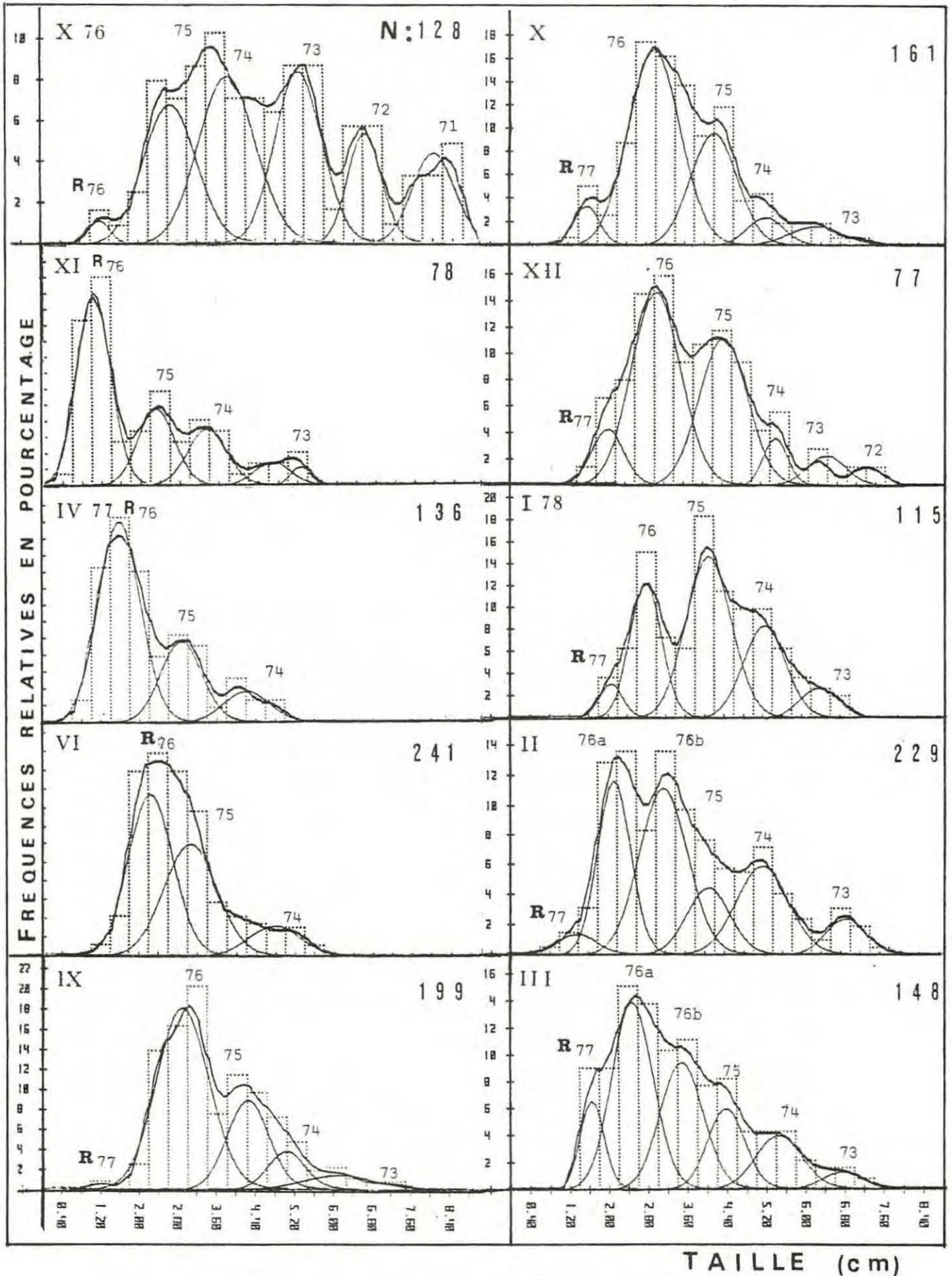


FIG. 10 - La population intertidale d'*Asterias rubens*.
 Histogrammes de fréquence de taille avec superposition de la courbe
 de lissage et des composantes modales (d'Octobre 1976 à Mars 1977).
 (La date de prélèvement est indiquée en haut à gauche, l'effectif N
 à droite, l'année de recrutement au dessus de chaque cohorte :
 ex R 76, recrutement en 1976).

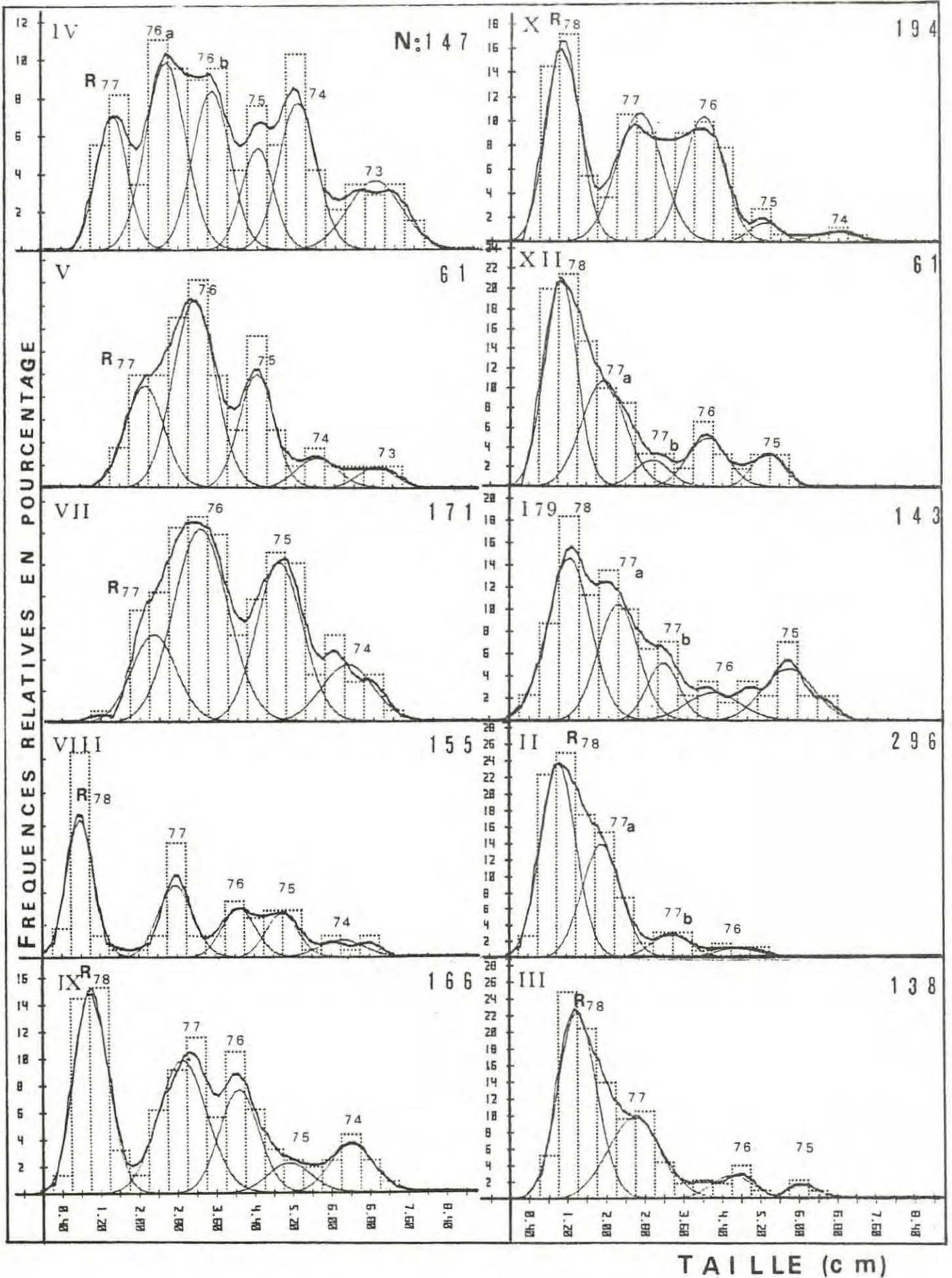


FIG 10bis - Histogrammes de fréquence de taille
(d'Avril 1977 à Avril 1979)

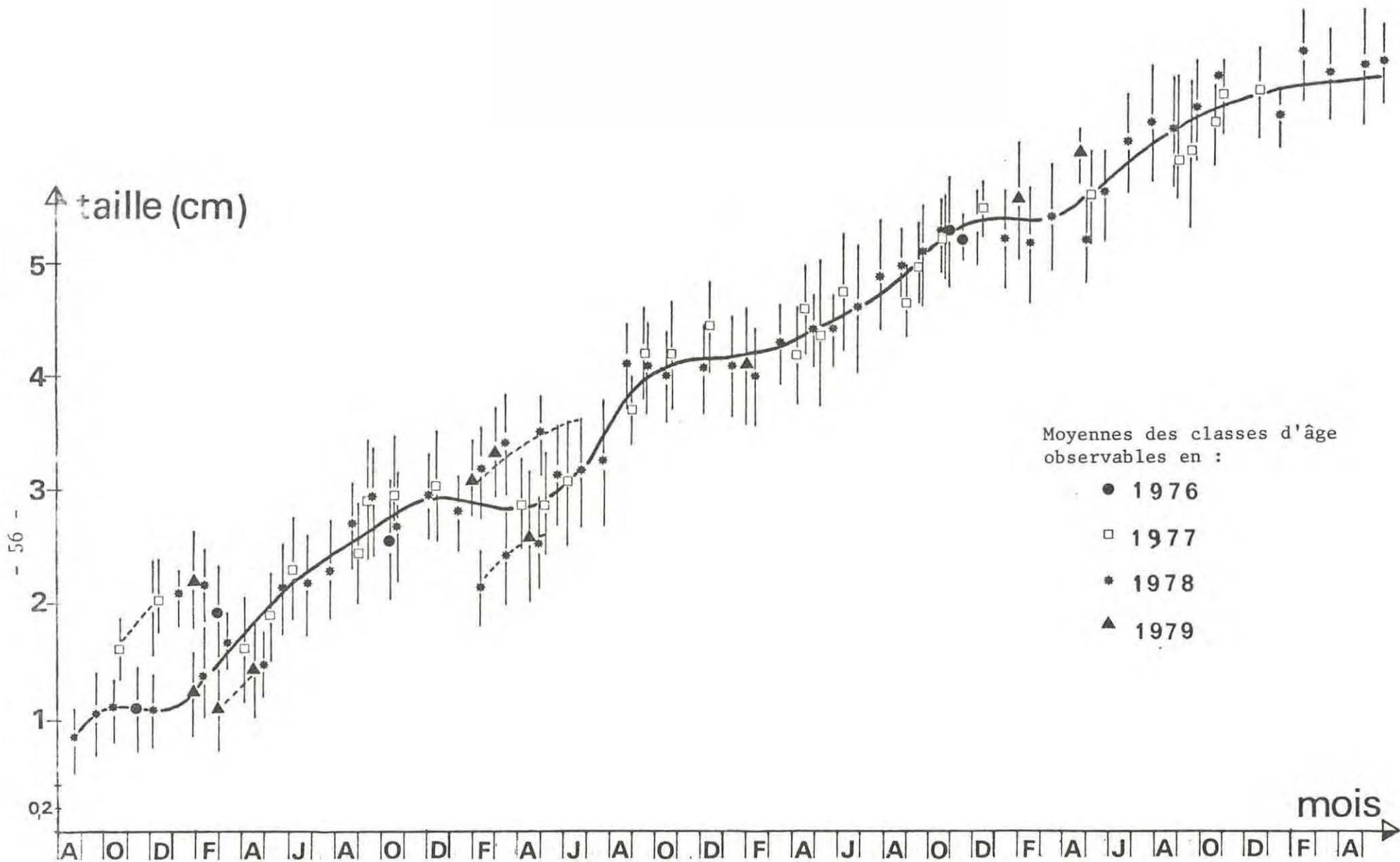


FIG. 11 - Croissance moyenne d'une population intertidale d'*Asterias rubens* durant les cinq premières années de son cycle. A chaque valeur est associée son écart-type (1σ de part et d'autre de la moyenne.) Cette courbe théorique est obtenue après raccordement des courbes de croissance de chaque cohorte (évolution de la moyenne de la cohorte durant la période étudiée). L'étude étant effectuée sur 2 ans 1/2, deux ou trois valeurs mensuelles peuvent être prises en compte.

3 - CROISSANCE MOYENNE.

L'évolution des moyennes de chaque classe d'âge durant un an permet de tracer un ensemble de courbes observées dont le raccordement réalise la courbe théorique de croissance d'*Asterias rubens* dans le secteur considéré. Devant l'imprécision des données relatives aux dernières années de vie, la Figure 11 n'illustre la croissance que durant les cinq premières années. La précision de la courbe est liée à la durée de l'étude qui prend en compte deux ou trois valeurs mensuelles. Cela permet en effet, selon une technique classiquement adoptée dans l'étude des pêcheries (GROS & COCHARD, 1978) de moyennner les valeurs obtenues aux mêmes mois, durant plusieurs années, et de pallier ainsi aux variations annuelles induites par des différences dans la période de recrutement ou les taux de croissance saisonniers. En fait, comme le montre la Figure 11, où chaque point est affecté de son écart-type, les diverses valeurs mensuelles diffèrent peu entre elles.

Les grands traits de la croissance se résument aux phénomènes suivants :

- une régression du taux de croissance à partir du second hiver de vie benthique.

- une irrégularité saisonnière schématisée, dès le second printemps de fixation par une croissance qui, ralentie durant la période printanière précédant la ponte, s'accélère durant l'été puis s'arrête en hiver. Des phénomènes de régression de taille peu nets sur la courbe moyenne, peuvent être remarqués chez les plus jeunes individus. De tels rétrécissements ont déjà été observés par MEAD (1900), VEVERS (1949), HANCOCK (1958), MACKENZIE (1969) et FEDER (1970). Ils correspondent à l'arrêt de l'alimentation auquel s'ajoute certainement chez les individus mûres, la mobilisation des réserves dans le processus de vitellogénèse.

Ce schéma général peut cependant être perturbé par des dédoublements locaux de classes d'âge. La Figure 11 en met deux en évidence : le premier correspond au recrutement étalé signalé précédemment. La sédentarisation des jeunes dans le secteur étudié peut s'effectuer en plusieurs vagues, chacune correspondant à des tailles d'individus données et donc à des cohortes bien individualisées qui ne tardent cependant pas à s'associer pour former une classe d'âge unimodale. Le second dédoublement s'observe lors de l'acquisition de la maturité sexuelle. Celle-ci n'est pas synchrone chez tous les individus ce qui se traduit par une variation dans les taux de croissance. La première maturité est observée durant le deuxième hiver qui suit la fixation mais chez une partie des individus seulement. La classe d'âge initiale se dédouble alors en deux cohortes : celle des individus mûres dont l'augmentation de taille est considérablement ralentie, celle des immatures dont le taux de croissance est semblable à celui du printemps précédent. Après la ponte, les deux cohortes se confondent à nouveau progressivement dans la classe d'âge initiale. On retrouve ici un phénomène identique à celui induit par le recrutement étalé décrit précédemment.

4 - AJUSTEMENT DE LA COURBE THEORIQUE DE CROISSANCE A UN MODELE MATHEMATIQUE.

L'ajustement de la courbe théorique de croissance au modèle de VON BERTALANFFY (1938) n'a pu être réalisé. En effet, l'équation de Von Bertalanffy décrit une croissance exponentielle. Et malgré les irrégularités observées dans la courbe théorique avec des successions de paliers durant l'hiver et d'accroissements accélérés en été, la croissance d'*Asterias rubens* peut ici être considérée comme linéaire durant les cinq années étudiées. De ce fait, une droite de régression a été calculée (Fig. 15). Le type de régression employée est la régression prédictrice de Y en X.

Si elle nous semble moins adaptée que l'axe majeur réduit de Teissier (TEISSIER, 1948), elle possède cependant l'avantage d'être utilisable par la suite, lors de comparaison de droite. Le temps 0 est considéré comme la période présumée de la ponte, soit Mai.

La droite calculée est de la forme :

$$L(\text{cm}) = 0,107 t + 0,652 \quad (\text{t en mois})$$

Le coefficient de corrélation $r = 0,992$ prouve que l'ajustement des valeurs sur la droite est très bon et que les points qui s'en écartent, le font d'une façon régulière, d'une part en hiver, d'autre part en été. Comme le montre la Figure 16, ces écarts ont par ailleurs tendance à s'atténuer avec l'âge de l'animal.

L'analyse modale nous a permis de décrire la croissance d'*Asterias rubens* sur l'estran durant simplement les cinq premières années de son cycle, aussi nous est-il difficile de conclure qu'elle présente un tel schéma linéaire durant toute sa vie. N'ayant la possibilité d'établir ni sa taille, ni son âge maximal, nous pouvons considérer que pendant cette période, l'animal est encore en phase de croissance accélérée et que le ralentissement observable chez la plupart des êtres vivants, se produit à un âge plus avancé. Cependant, la faible proportion d'individus âgés de plus de 5 ans et la présence de rares animaux dont la taille atteint plus de 15 cm (au maximum 17,5 cm) nous conduit à rejeter cette hypothèse et à conclure à la linéarité de la croissance, phénomène observé, par ailleurs, chez certaines Polychètes dont les Terebellidés (DUCHENE, 1976, CURTIS, 1977).

CONCLUSION.

Cette étude a permis de mettre en évidence de nombreux traits du cycle biologique d'une population d'*Asterias rubens*. Deux ans après leur sédentarisation en zone infralittorale, la majorité des Etoiles sont mûres. La ponte est unique et s'effectue au printemps. Après une vie larvaire d'environ trois mois, les jeunes *Asterias* sont recrutées sur l'estran à une taille minimale de 0,5 cm. Elles se fixent rapidement sur les roches où elles s'abritent et recherchent la majeure partie de leur nourriture et y vivent au minimum 5 ans, atteignant alors une taille moyenne de 8 cm. Si la mortalité naturelle est importante chez les classes les plus âgées, on ne peut cependant négliger l'existence de migrations vers des fonds plus profonds.

L'ensemble des auteurs ayant abordé l'écologie d'*Asterias rubens* s'accordent à souligner l'étroite dépendance de la croissance et des facteurs externes. Afin de mieux cerner l'importance des modulations de croissance d'un milieu à l'autre, nous nous proposons maintenant de comparer ces données à celles obtenues dans d'autres secteurs de la Baie.

III - LES POPULATIONS SUBTIDALES

Les résultats acquis précédemment nous ont incité à étendre la technique utilisée à des populations subtidales relativement bien isolées, toutes distribuées dans l'entité géographique que forme la Baie de Douarnenez. Quatre séries de radiales ont été régulièrement prospectées durant la période étudiée (Fig. 6), afin de mettre en évidence d'éventuelles variations de croissance et de cerner le rôle des facteurs d'un milieu actuellement bien étudié. Les prélèvements d' *Asterias rubens* ont principalement été effectués dans les sables fins qui ne diffèrent que par la présence à proximité, de sables grossiers, de sables dunaires ou de roches.

1 - RAPPEL BIONOMIQUE

Ainsi, les stations de la Zone A sont effectuées au large de l'estran de l'Aber préalablement échantillonné, entre les moulières citées et les roches des "Verrès" et de la "Pierre Profonde".

La Zone B se situe au large des immenses plages de sables fins de St Anne la Palud, à l'est de la Baie, dans un secteur où les fonds augmentent très progressivement.

La Zone C est comprise entre les pointes de la Jument et du Millier ; à ce niveau, les sables fins succèdent en profondeur aux sables grossiers, tandis que les fonds atteignent déjà à la côte une profondeur proche de 10 m.

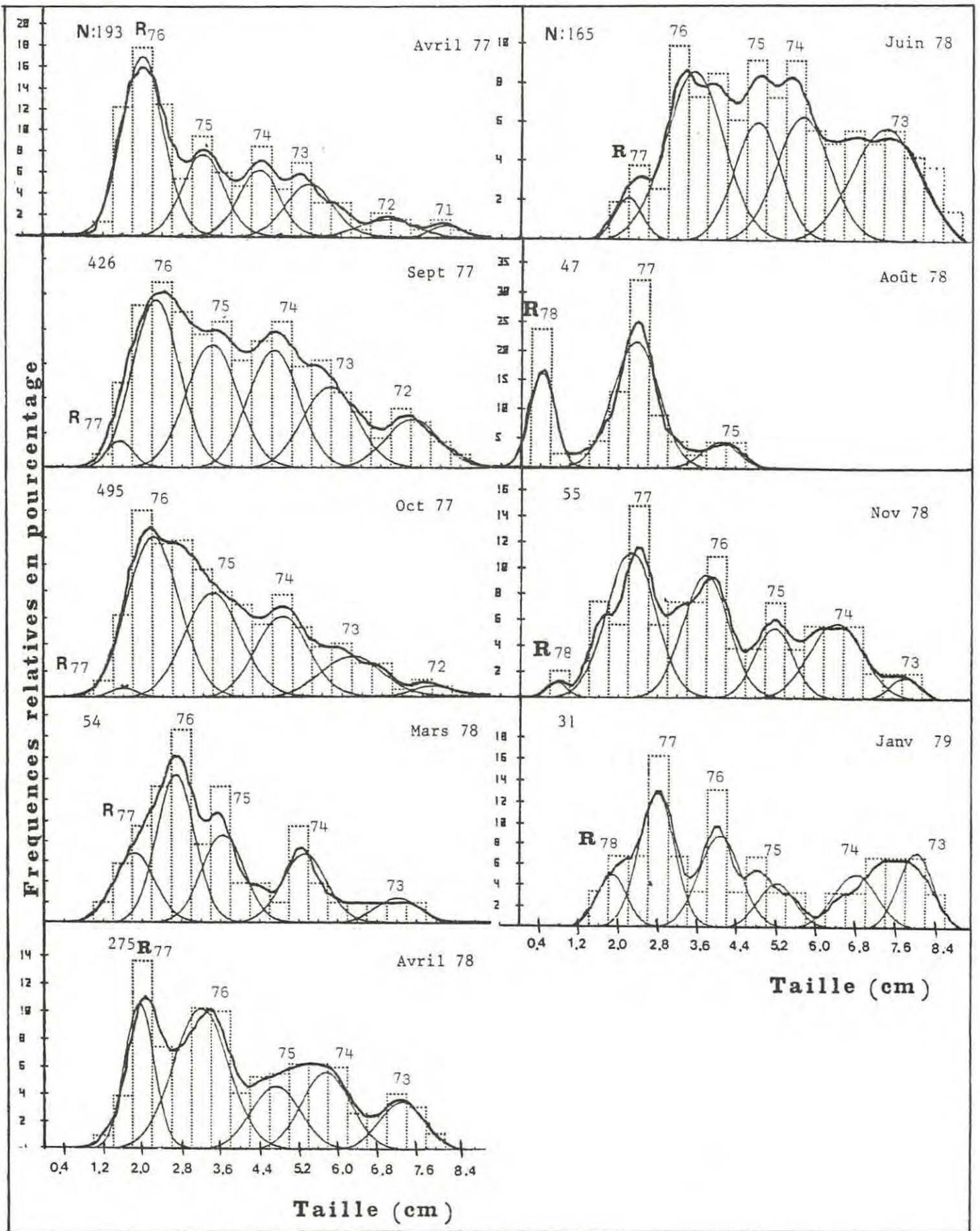


FIG. 12 - Histogrammes de fréquence de taille des Astéries de la zone A (ABER : niveau subtidal). (La date de prélèvement est indiquée en haut à droite, l'effectif à gauche, l'année de recrutement au-dessus de chaque cohorte).

Une pente similaire est également observable dans la Zone D au large de laquelle une langue de sable dunaire est bordée à sa base de sables grossiers. On notera le développement d'herbiers dans les fonds inférieurs à 10 m, au niveau des anses présentes entre le Cap de la Chèvre et la Pointe de St Hernot.

2 - RESULTATS.

L'évaluation de la croissance nécessite l'obtention de structures démographiques cohérentes échelonnées régulièrement sur plusieurs années. Si celles-ci sont obtenues dans les Zones A, B et C qui semblent relativement homogènes (Fig. 12 à 14), il n'en est pas de même dans la Zone D. Des distributions observées (Fig. 15) ne se dégagent pas de classes bien différenciées et lorsque des cohortes sont décelées, il est en général impossible de suivre la progression de leur moyenne. La multiplicité des substrats traversés par la drague dans ce secteur peut en partie expliquer cette anomalie ; en effet, de la côte vers le large, on relève successivement des sables fins peuplés d'herbiers dans la partie la plus côtière, des sables grossiers et des sables moyens possédant chacun leur endofaune respective. On notera par ailleurs, une insuffisance possible de l'échantillonnage, notamment dans la zone côtière peuplée d'herbiers sur lesquels le mauvais fonctionnement de la drague a déjà été signalé. Du fait du manque de normalité des cohortes, ces distributions n'ont donc pas été soumises à la chaîne d'analyse modale NORMSEP.

L'évolution de classes d'âge bien différenciées, suivie dans les zones A, B et C, a permis d'appliquer à chaque distribution le traitement mathématique précédemment décrit. La courbe de croissance obtenue dans chacune des zones (Fig. 17 à 19) présente, à première vue, une allure similaire à celle observée sur la plage de l'Aber (Fig. 16).

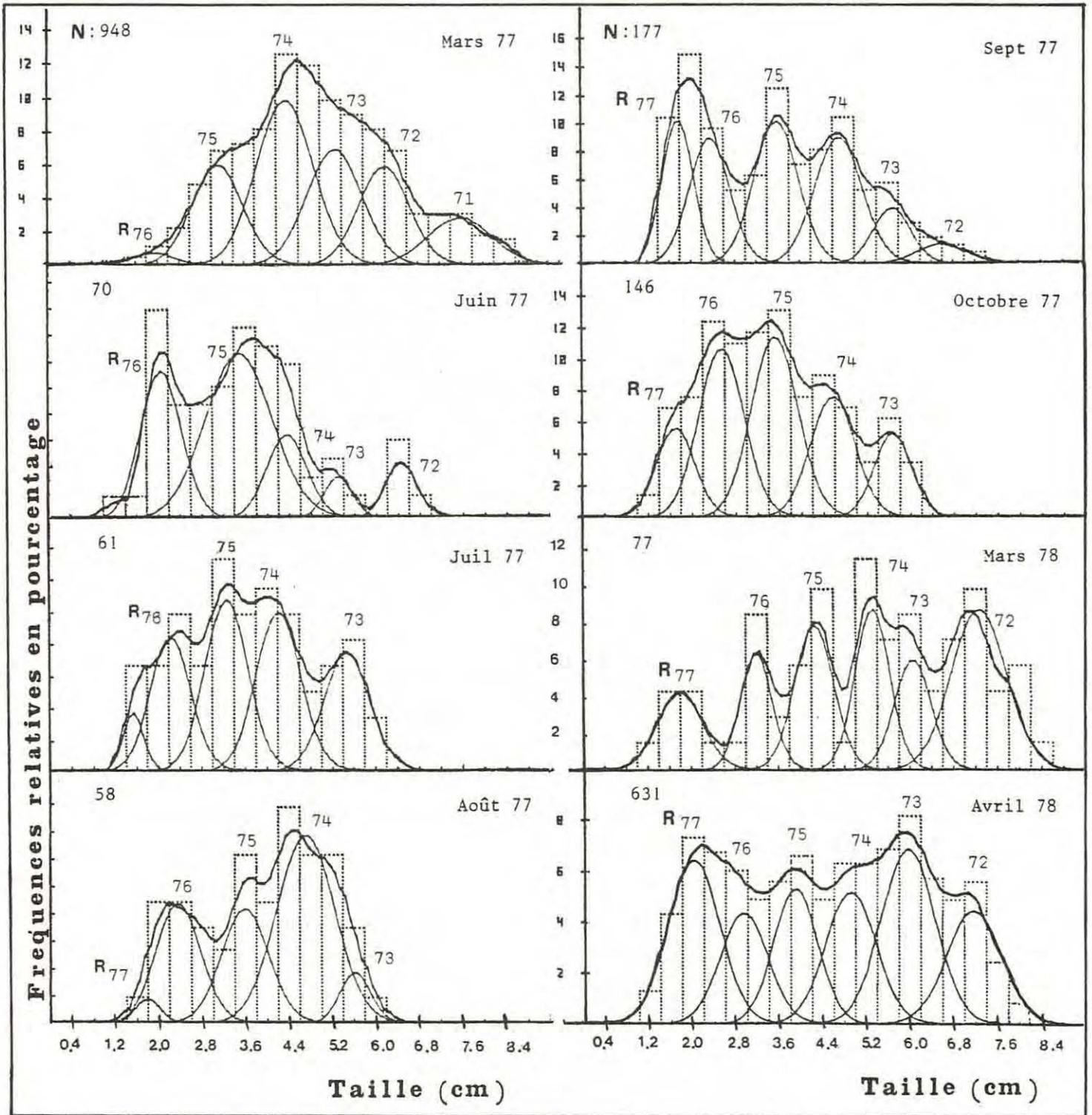


FIG. 13 - Histogrammes de fréquence de taille des Astéries de la zone B (Ste ANNE) (de Mars 77 à Avril 78)

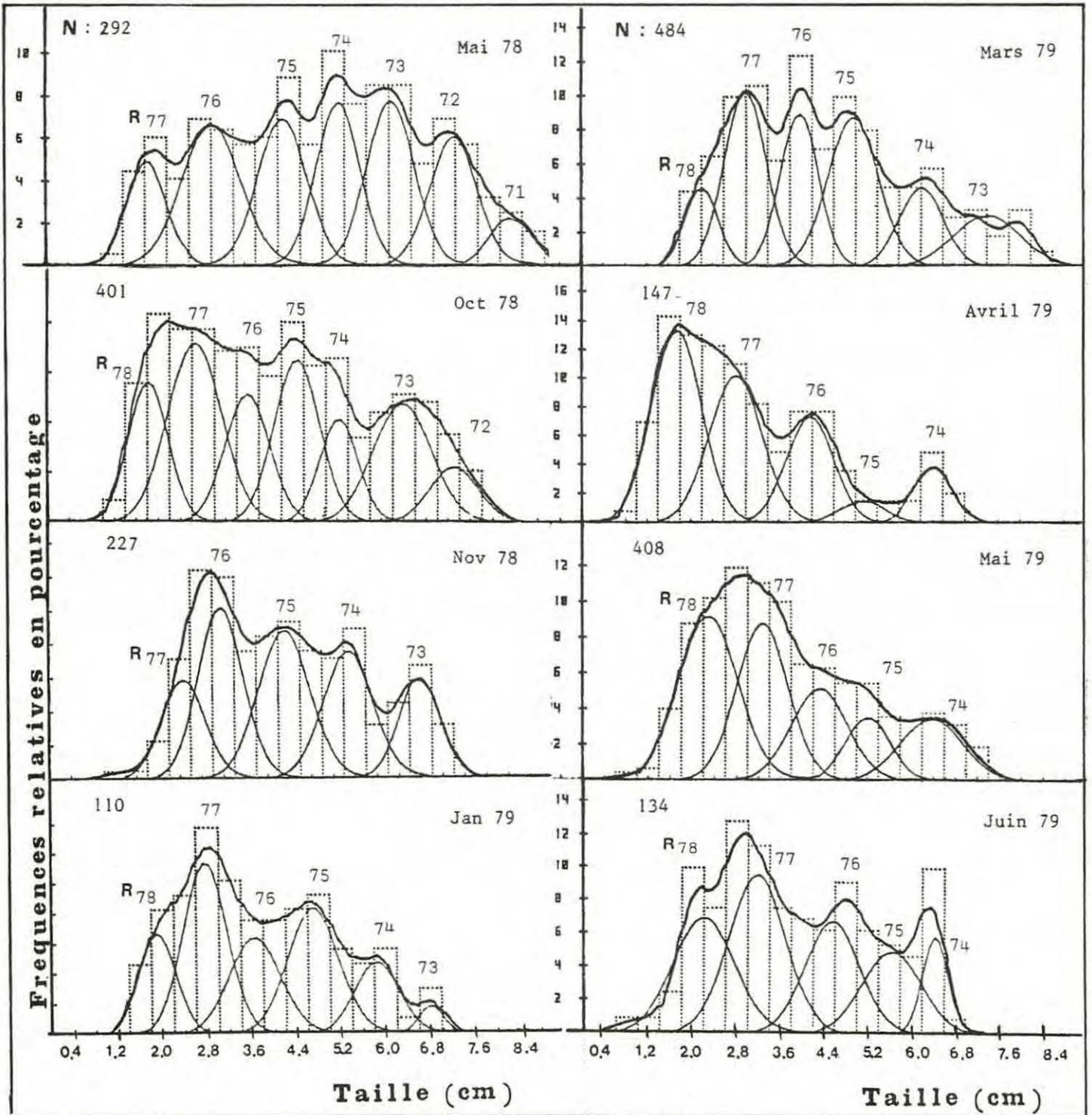


FIG. 13bis - Histogrammes de fréquence de taille des Astéries de la zone B (Ste ANNE) (de Mai 78 à Juin 79)

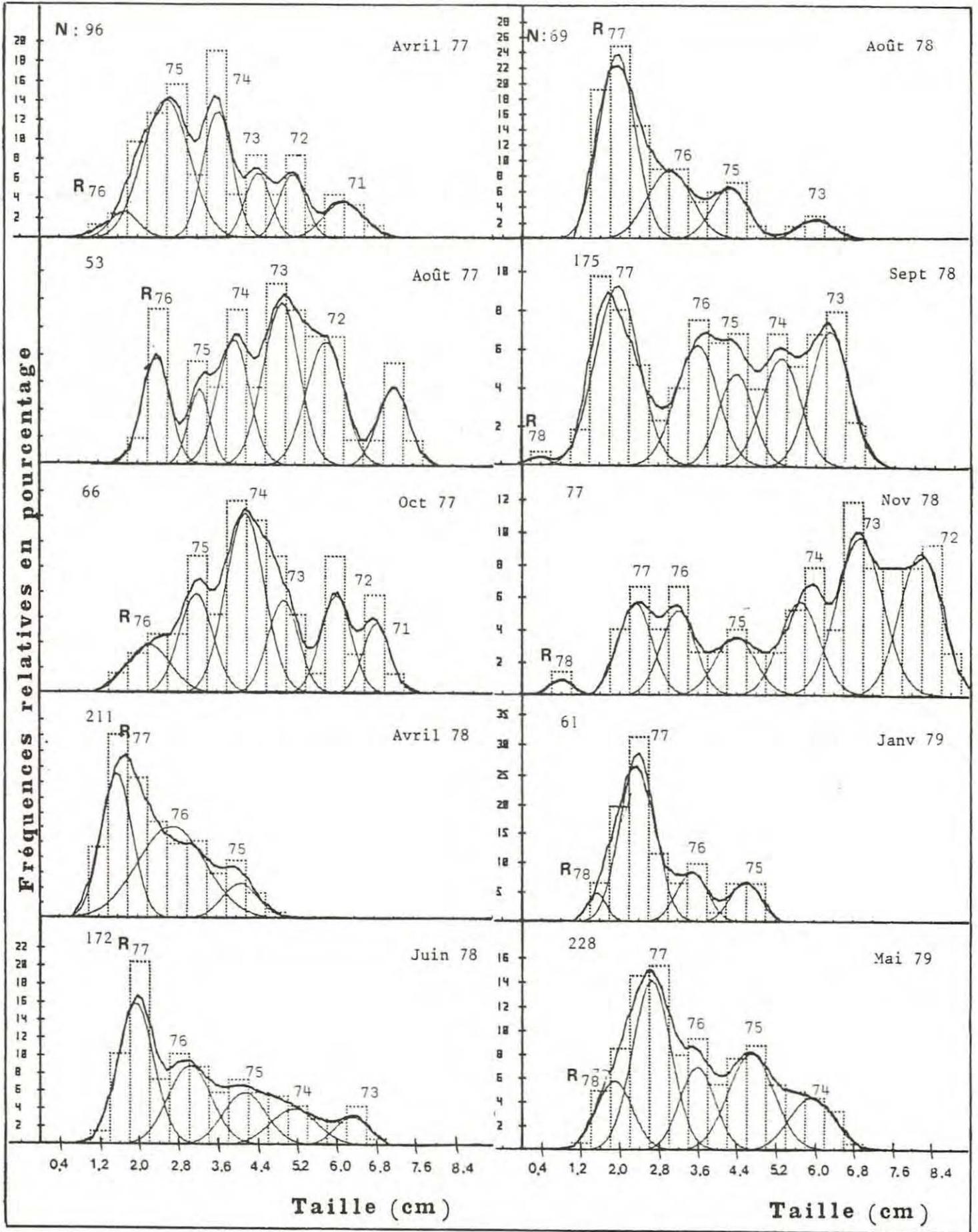


FIG. 14 - Histogrammes de fréquence de taille des Astéries de la zone C (JUMENT)

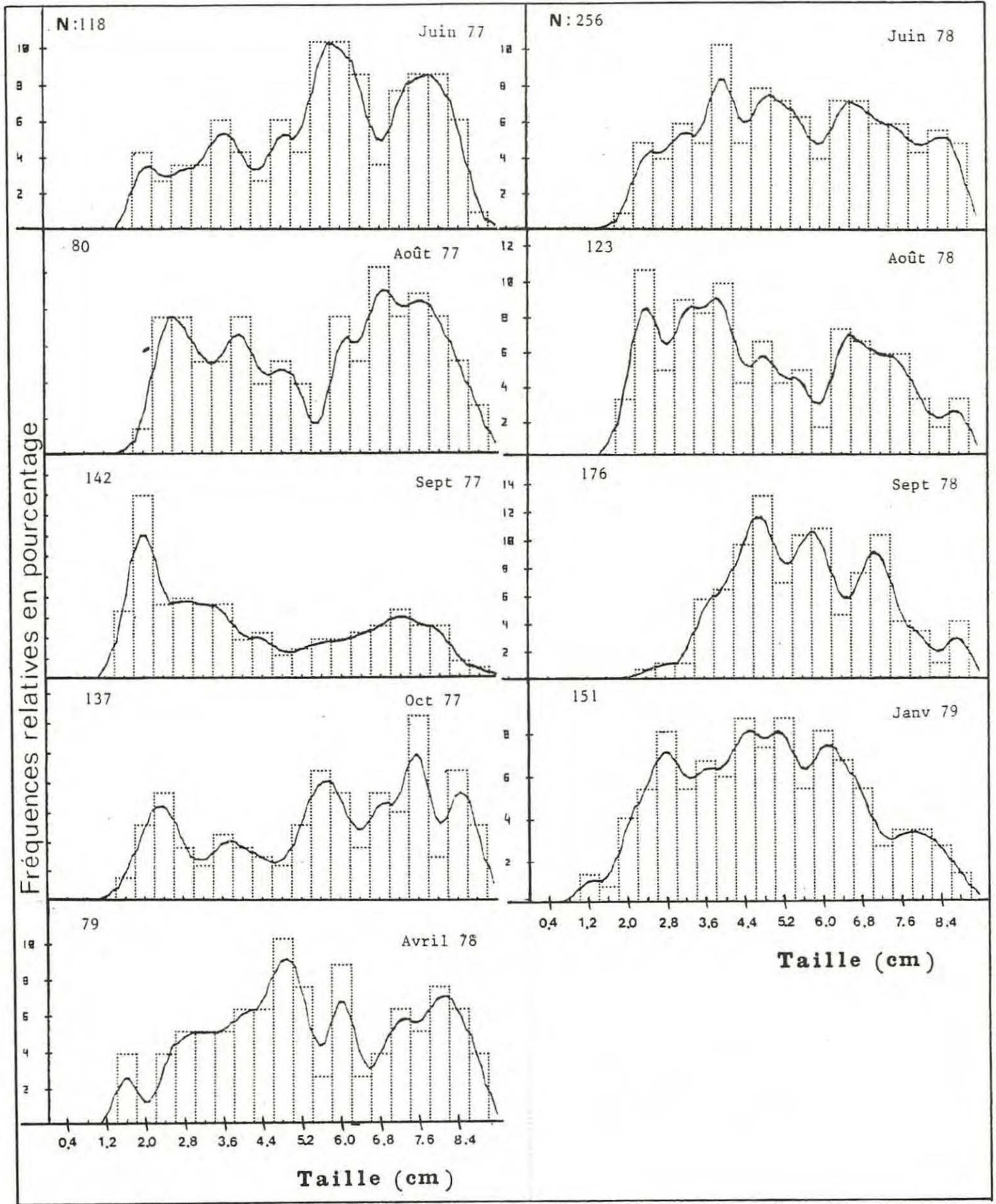


FIG. 15 - Histogrammes de fréquence de taille des Astéries de la zone D (St NORGARD)

La meilleure illustration en est celle de la Zone B, où les prélèvements sont les plus réguliers et les plus resserrés. Cette courbe met également en évidence une succession de phases de croissance printanière et estivale, fortement ralentie en Août et Septembre, et de rétrécissements automnaux en Octobre et Novembre. Des ralentissements sont également observables chaque année en Avril, durant la période qui précède l'émission des gamètes. Comme précédemment, la régularité de ces alternances, ne modifie pas l'allure générale de la croissance qui peut également être assimilée à une droite. Les régressions calculées présentent en effet de forts coefficients, supérieurs à 0,98 (Tableau 2).

IV - SYNTHÈSE : LA CROISSANCE EN BAIE DE DOUARNENEZ

Avant de définir les caractéristiques de la croissance d'*Asterias rubens* en Baie de Douarnenez, il est intéressant de comparer la croissance de cette espèce dans les différents secteurs étudiés.

1 - METHODE UTILISEE DANS LA COMPARAISON DES COURBES DE CROISSANCE.

Une manière de comparer la croissance d'une espèce consiste à porter sur un graphique les couples de valeurs de chaque courbe de croissance : généralement K et L_{∞} quand la croissance est décrite par l'équation de VON BERTALANFFY (1938), a et b, la pente et l'ordonnée à l'origine, quand la croissance est, comme dans le cas présent, décrite par une droite. Le domaine de confiance attribuable à chaque couple de valeurs est alors délimité par une ellipse de confiance (DRAPER & SMITH, 1966).

SECTEUR PARAMETRES	Z O N E A		Z O N E B	Z O N E C
	ABER (Intertidal)	ABER (Subtidal)	JUMENT	Ste ANNE
Pente a	0,10706 $L_1 = 0,1108$ $L_2 = 0,1034$	0,10409 $L_1 = 0,11038$ $L_2 = 0,0978$	0,08643 $L_1 = 0,0907$ $L_2 = 0,0822$	0,08752 $L_1 = 0,0904$ $L_2 = 0,0846$
Ordonnée à l'origine b	0,65220 $L_1 = 0,8182$ $L_2 = 0,4862$	0,84406 $L_1 = 1,0655$ $L_2 = 0,6227$	0,87695 $L_1 = 1,045$ $L_2 = 0,709$	1,20623 $L_1 = 1,329$ $L_2 = 1,083$
Coefficient de corrélacion	0,992	0,988	0,989	0,994
Variance résiduelle	0,0559	0,0535	0,0557	0,0289
∇ (Comparaison des variances)	cf: Annexe III			

TABLEAU 2 - Paramètres des droites de régression (régression prédictive de Y en X) représentant la croissance théorique d'*Asterias rubens* dans les quatre zones prospectées. Aux valeurs de a et b sont associées les limites de leur intervalle de confiance au niveau de probabilité de 95 %.

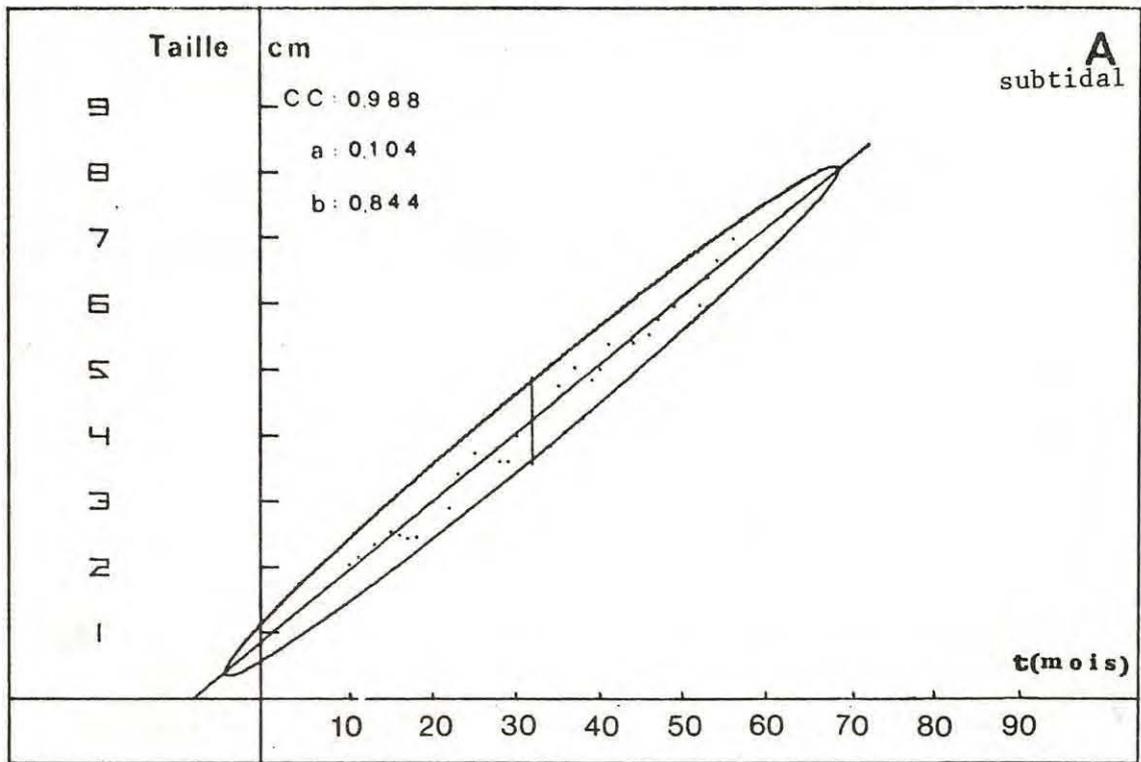


FIG. 16

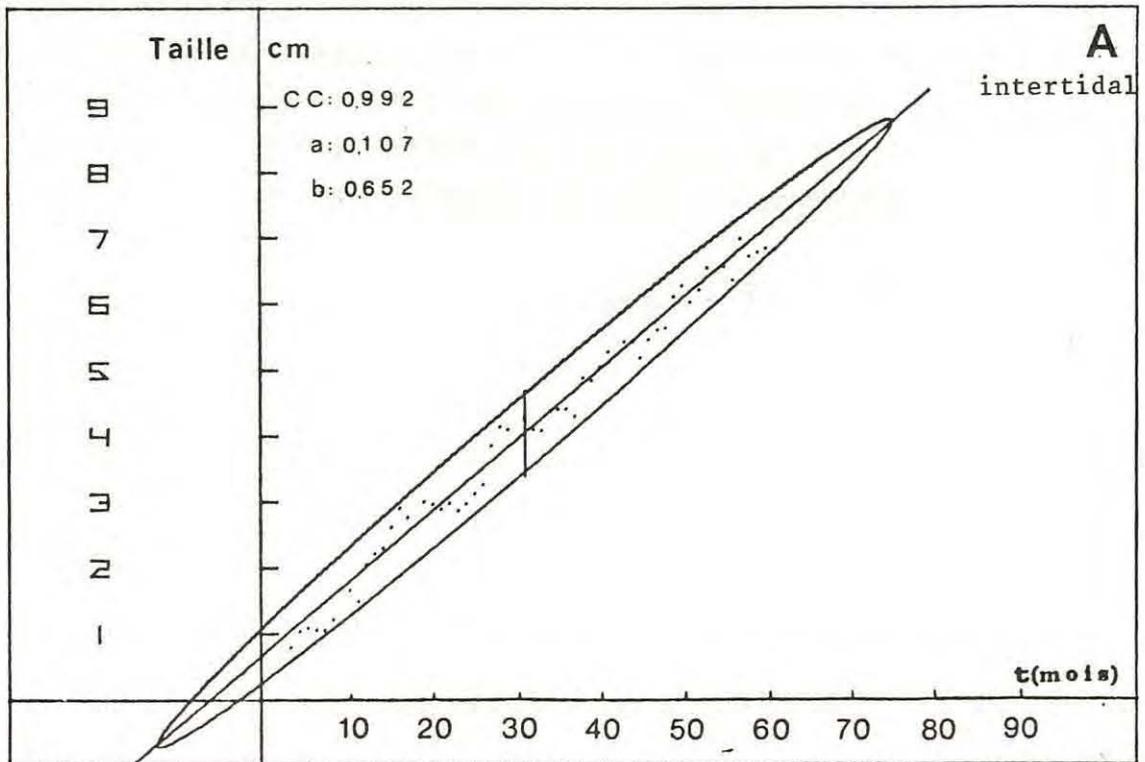


FIG. 17

FIG. 16 à 19 - Croissance moyenne théorique d'*Asterias rubens* dans les quatre secteurs prospectés. (Considérée comme linéaire, la croissance est décrite par une droite C.C représente le coefficient de corrélation, 'b' l'ordonnée à l'origine et 'a' la pente dont le domaine de confiance est défini par l'ellipse pour un intervalle de confiance de 95 %)

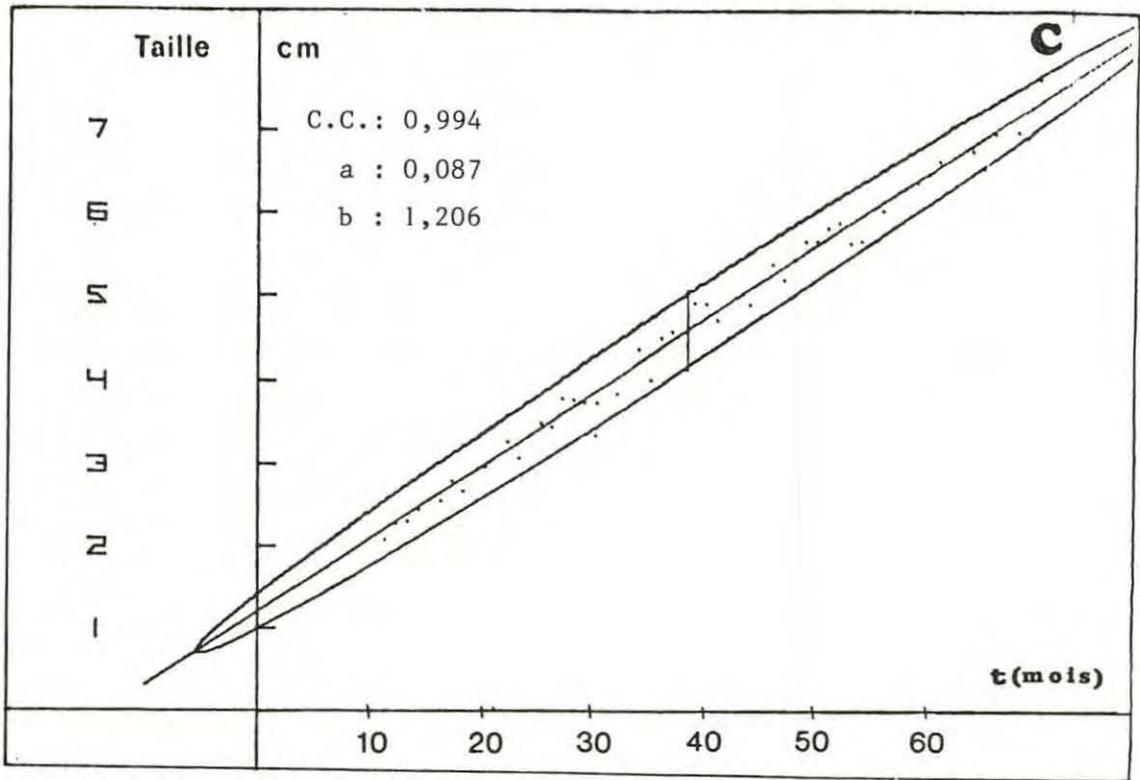


FIG. 18

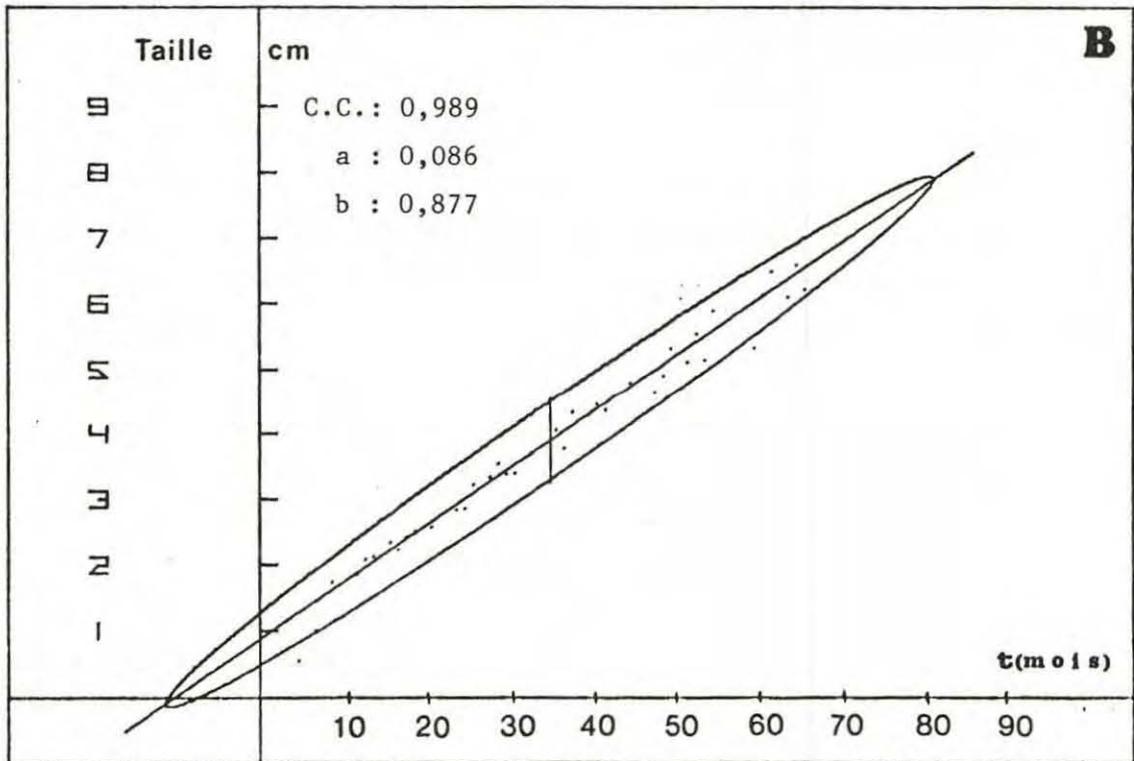


FIG. 19

Leur non recouvrement indique une différence significative entre les courbes observées.

Dans le cas présent, nous comparerons les droites de régression (régressions prédictrices) au moyen de l'analyse de variance. Une première étape consiste à comparer les pentes. Si celles-ci ne diffèrent pas significativement, on compare alors les ordonnées à l'origine. Cette démarche n'est permise qu'après vérification de l'homogénéité des variances résiduelles (SNEDECOR & COCHRAN, 1967).

2 - RESULTATS.

Les courbes de croissance théoriques sont illustrées sur les Figures 16 à 19, par des droites représentées avec leur ellipse d'équiprobabilité qui définit le domaine de confiance attribuable à la pente.

L'homogénéité des variances résiduelles permet la comparaison des pentes (Tableau 2). Celle-ci ne met en évidence aucune différence significative, au seuil de 95 %, entre le taux de croissance des deux populations de la zone A, ni entre celui des populations de la zone B et de la zone C. La comparaison des ordonnées à l'origine des droites de même pente est alors possible. Il ressort ainsi, qu'aucune différence significative, au seuil de 95 % n'apparaît entre les ordonnées à l'origine de la courbe obtenue sur l'estran de l'Aber et celle décrite dans la partie subtidale du même secteur (zone A).

Par contre les valeurs de ce paramètre diffèrent significativement entre la zone B et la zone C. D'après cette analyse, il n'existe donc pas de population intertidale bien individualisée, différente de celle de l'infralittoral non exondable (subtidale). Par contre, pour un taux de croissance identique, la taille des jeunes individus recrutés varie de la zone B à la zone C.

Cette étude permet donc :

- de mettre en évidence, dans la Baie de Douarnenez, quatre milieux géographiquement distincts au sein desquels des facteurs écologiques et biologiques homogènes permettent de décrire la croissance de chaque population d'*Asterias rubens*.

- d'isoler, à travers la comparaison des taux d'accroissement des quatre populations, deux groupes de croissance identique : celui du nord de la Baie qui croît plus rapidement que celui des côtes Sud et Est.

- enfin, de différencier la population de l'Est de celle du Sud, du fait d'une taille de recrutement différente.

Pour compléter cette étude, il nous paraissait intéressant de comparer les populations étudiées à celles d'une Baie de Bretagne relativement voisine : la Baie de Concarneau. Le nombre des histogrammes obtenus (Fig. 31) reste cependant trop faible pour utiliser de façon fiable l'analyse modale dans l'interprétation de la croissance. Nous remarquerons simplement la répétition d'histogrammes identiques chaque année, à la même époque et la variation des structures démographiques selon la zone étudiée, problème que nous envisagerons ultérieurement.

V - DISCUSSION

La délimitation précise de plusieurs classes d'âge chez *Asterias rubens* n'a pas encore été réalisée au sein des populations atlantiques. Les auteurs anglais ayant abordé ce problème se sont en effet limités à la description de la croissance durant la première année de fixation. Une comparaison de nos résultats avec ces données restreintes est cependant intéressante et nécessaire, au préalable,

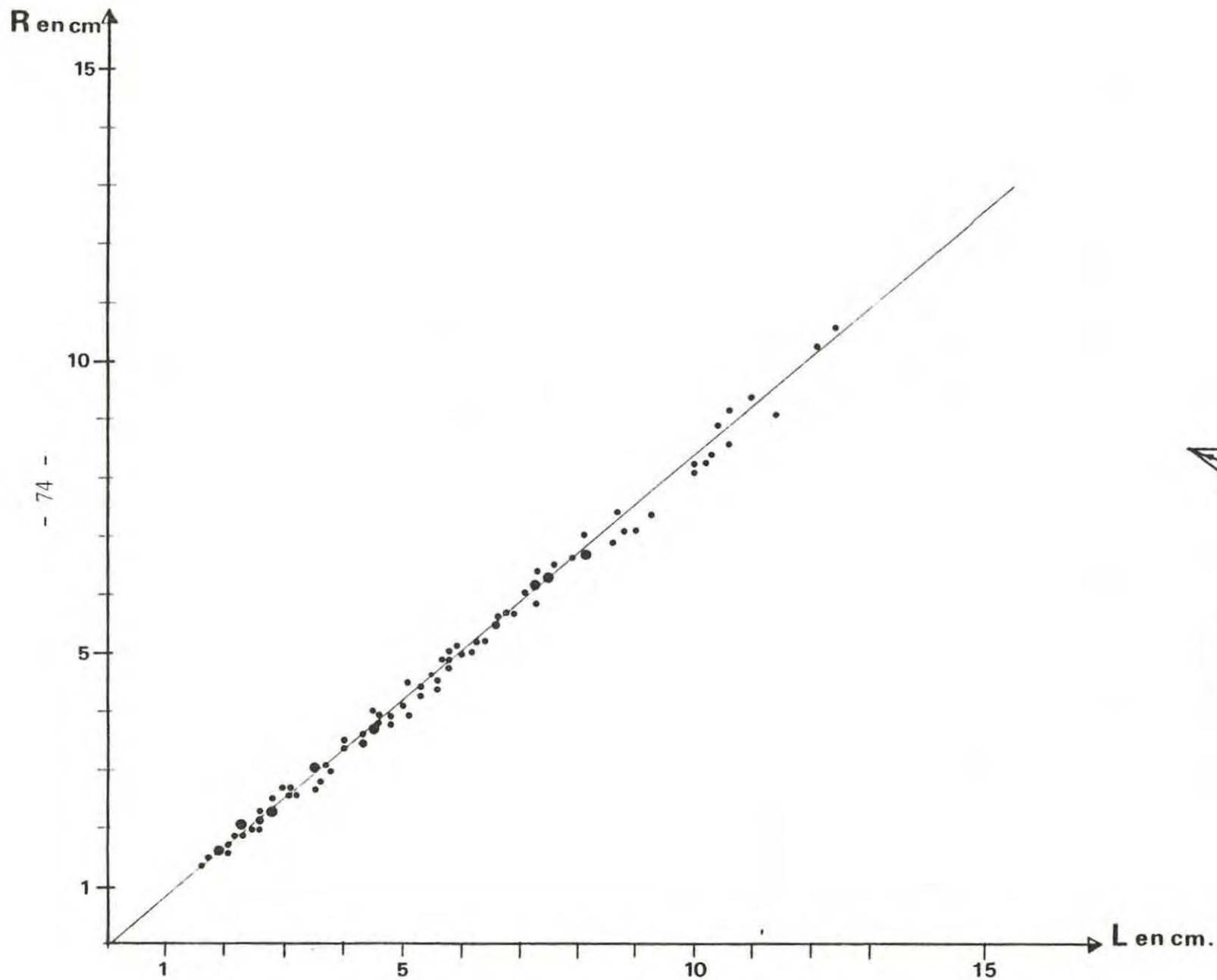


FIG. 20 - Relation entre la mesure de taille conventionnelle ou radius
 (R : distance comprise entre l'extrémité d'un bras et le centre du disque,) et la mesure ici adoptée
 (L : distance comprise entre l'extrémité d'un bras et l'interradius opposé)

la conversion de nos mesures, dans le système conventionnel, adopté par les britanniques. A cet effet, nous avons établi une droite de corrélation (Fig. 20) qui décrit la relation entre nos mesures (distance comprise entre le plus long bras et l'interradius opposé) et la mesure conventionnelle (distance entre le plus long bras et le centre du disque). La Figure 21 établie par HANCOCK (1958) illustre les principaux résultats obtenus. Après transformation de nos données, nous y avons surimposé la courbe de croissance des jeunes *Asterias rubens* sur l'estran durant leur première année de sédentarisation. Cette courbe met en évidence une croissance mensuelle moyenne de 0,15 cm durant la première année, décomposable en une phase d'accroissement nulle durant l'hiver, et maximale de 0,25 cm durant l'été. Si ces données sont bien inférieures à celles de la plupart des auteurs anglais - ORTON & FRASER (1930) observent une croissance mensuelle moyenne de 0,25 cm, BULL (1934) de 0,4 cm, VEVERS (1949) de 0,5 cm, BARNES & POWELL (1951) de 0,45 cm - elles coïncident cependant avec les résultats d'HANCOCK (1958). En effet, après une taille au recrutement légèrement inférieure à celle de nos observations, ses échantillons atteignent en un an, après des phases d'arrêt et de régression de croissance, une longueur de 2 cm identique à celle de nos individus.

Si les plus fortes valeurs d'accroissement mensuel observées (0,4 et 0,5 cm) s'expliquent par des conditions d'étude totalement différentes des nôtres, puisque VEVERS et BULL ont élevé leurs étoiles en laboratoire, les résultats d'ORTON & FRASER, de BARNES & POWELL s'appliquent à des populations naturelles recueillies sur des bouées en pleine mer. L'influence de la nourriture explique alors en grande partie les différences observées entre leurs données et celles d'HANCOCK qui étudiait une population établie sur des bancs d'Huitres. En effet, de même que dans les élevages de BULL et VEVERS, l'apport de nourriture est continu sur les bouées où les *Asterias* ont à leur portée, les naissains de Bivalves (principalement *Mytilus edulis*) et les jeunes Balanes (*B. crenatus* et *B. balanoides*)

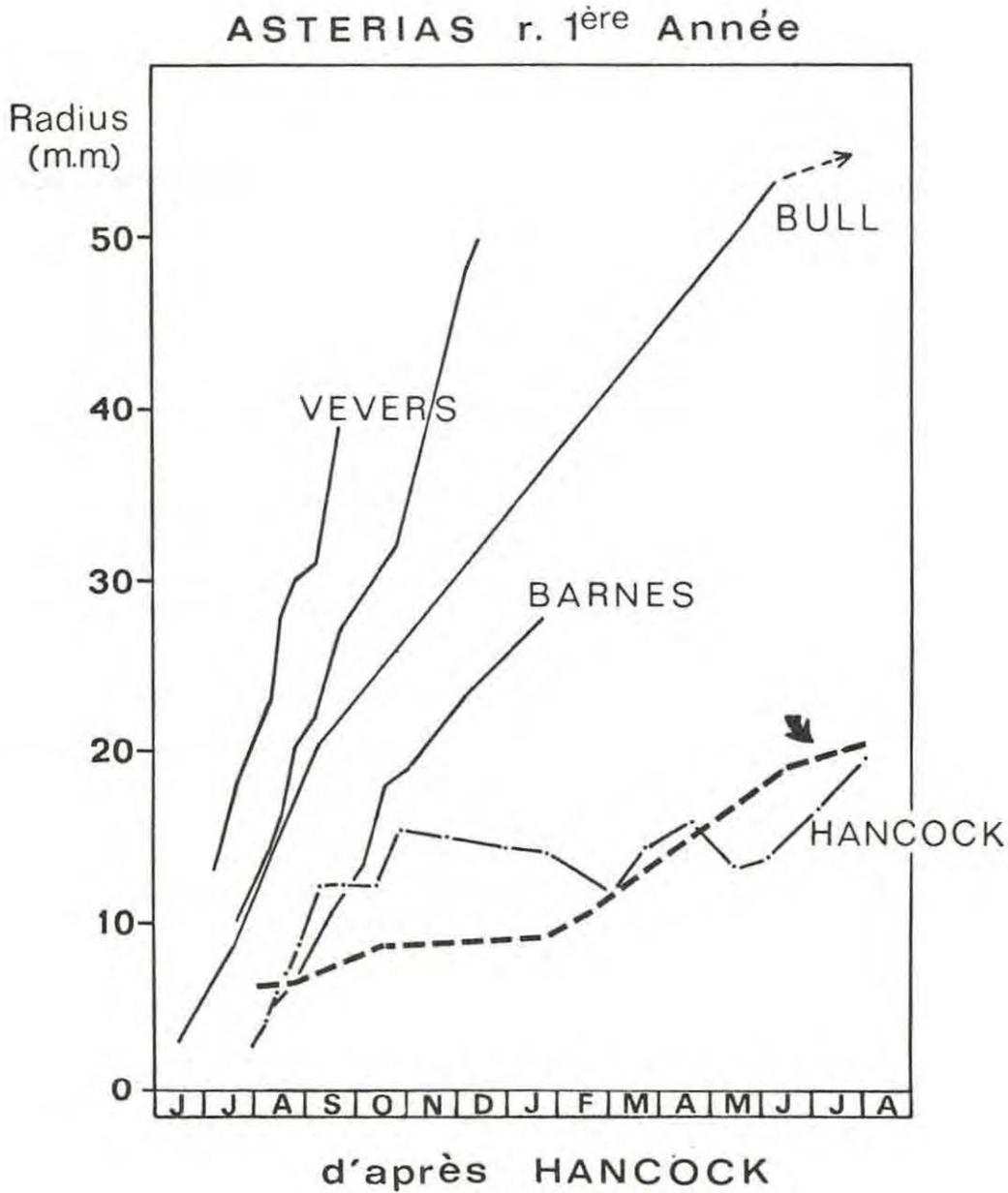


FIG. 21 : Comparaison entre la courbe de croissance de nos juvéniles durant la première année (↘) et celles obtenues par divers auteurs anglais, reproduites par HANCOCK (1958).

Evolution de la longueur de la moyenne des radius

VEVERS (1949) : de deux *Asterias* bien nourries en laboratoire

BULL (1934) : d'une *Asterias* en élevage

BARNES & POWELL (1951) : d'une population d'*Asterias* recueillie en mer sur des bouées (Millport)

HANCOCK (1958) : d'une population d'*Asterias* vivant sur un banc d'huitres en Essex

qui s'y fixent simultanément. Cette richesse alimentaire est moins évidente au niveau des parcs à Huitres, elles-mêmes peu appréciées d'*Asterias* (HANCOCK, 1955) qui doit rechercher au sein des bancs les jeunes Balanes, Patelles et Moules dont elle se nourrit préférentiellement.

Si l'apport alimentaire est un facteur limitant, l'hydrodynamisme n'est cependant pas à négliger. VEVERS notait que les différences observées entre ses résultats et ceux d'ORTON & FRASER pouvaient être en partie dues à l'action des vagues et du vent qui ralentissait la croissance des individus en milieux ouverts. Une telle constatation peut également être étendue aux populations de la baie de Douarnenez, soumises à l'action continue de la houle et expliquerait, en partie, les différences observées avec les populations naturelles anglaises.

La compétition intraspécifique reste enfin, le troisième facteur déterminant dans la limitation de la croissance. En effet, pratiquement nulle sur les bouées, elle est représentée sur les bancs d'Huitres d'Essex par une autre Asteride : *Solaster papposus* et en baie de Douarnenez, par *Marthasterias glacialis* près des roches, *Ophiura texturata* et *Astropecten irregularis* au niveau des sables fins subtidaux.

A travers ces différents travaux, le rôle des facteurs externes sur la croissance peut être appréhendé par la diversité des milieux étudiés. Mais ces résultats restent, somme toute imprécis. Or au sein même de la Baie de Douarnenez, dont les caractères physiques et biologiques sont actuellement bien connus, des différences de croissance ont été soulignées. Malgré la faiblesse des écarts observés, il est intéressant de pouvoir les comparer aux variations des facteurs physiques et biologiques décelées entre les divers secteurs étudiés.

Le Tableau suivant a été établi d'après les données de HENRY (1976), cf. : secteur A et C, et GUILLQU J. (1980) pour le secteur B, calculées en 1976. Il y donne la valeur de la biomasse moyenne en g/m^2 avec son écart-type, calculée sur un ensemble de prélèvements d'1/10 de m^2 réalisés à la benne Aberdeen dans chacun des secteurs étudiés.

TABEAU 3

A ABER	B St ANNE	C JUMENT
5,2 \pm 4,7	9,0 \pm 7,6	8,0 \pm 0,6

Aucune différence significative n'apparaît entre les valeurs de la biomasse de la macrofaune endogée enregistrées dans les différents secteurs. Si les variations observées entre le taux de croissance de la population de l'Aber et celui des autres secteurs peuvent être imputées à l'importance, dans la première zone, du secteur rocheux qui procure aux Etoiles une partie de leur nourriture sous forme de Moules et de Balanes, le facteur hydrodynamique semble cependant jouer un rôle non négligeable dans cette variation. En effet, des trois secteurs considérés, celui du nord de la baie est de loin le plus abrité, protégé par la presqu'île du Cap de la Chèvre des fortes houles d'ouest fortement ressenties dans la Zone B et à un moindre degré dans la Zone A.

Quant à la différence de taille au recrutement qui sépare la population de l'est de celle du sud de la baie, elle semble imputable aux substrats différemment adaptés à la fixation des larves et au développement des juvéniles. En effet, sans vouloir présager des causes précises de cette variabilité qui peut être due à l'interférence de plusieurs facteurs (date, intensité, durée du recrutement), nous ne pouvons négliger le rôle joué par la nature même des substrats. Ainsi, en Zone A et D, la proximité d'une côte rocheuse

relativement abritée favorise l'installation des larves, contrairement aux immenses plages de sables fins exposées à la houle qui composent la zone B. La faible quantité de juvéniles présents et leur taille significativement plus élevée que dans les autres zones s'expliqueraient par une sélection, opérée sous l'action des facteurs externes, conduisant au seul maintien dans cette zone des plus grands juvéniles mieux adaptés à lutter contre des conditions au départ défavorables.

CONCLUSION.

De ce chapitre sur la croissance d'*Asterias rubens*, il nous semble intéressant de retenir les points suivants :

- Le problème de la technique utilisée dans la détermination de l'âge de cette espèce a été en partie résolu par l'adoption de l'analyse modale, méthode qui n'est pas sans difficultés, pour les raisons précédemment citées. Des structures démographiques cohérentes ont été suivies dans quatre des cinq aires prospectées, soulignant l'homogénéité des facteurs externes au sein de chaque milieu. L'étude du cycle d'*Asterias rubens* reste cependant incomplète. En effet, la fusion des cohortes et la faiblesse des effectifs ne permet pas la décomposition du groupe d'individus âgés de plus de 5 ans. La détermination des classes âgées nécessite la présence d'un critère d'âge tel que des stries périodiques de ralentissement de croissance, qui n'ont encore jamais été mises en évidence chez cette espèce.

La synthèse des résultats obtenus sur la croissance d'*Asterias rubens* en Baie de Douarnenez, montre que cette espèce possède une croissance linéaire et un cycle de vie relativement long (supérieur à 5 ans), dû à un taux d'accroissement faible, dans ce milieu, où des phénomènes de ralentissement de croissance, voire de rétrécissement compensent les forts accroissements estivaux.

- Cette étude souligne également l'étroite dépendance d'*Asterias rubens* et de son milieu. Les résultats, de portée relativement limitée quant au secteur échantillonné, montrent qu'il existe des variations faibles mais significatives dans un secteur aussi restreint que la Baie de Douarnenez. Rien d'étonnant donc à ce que de fortes différences de croissance soient observées à l'échelle européenne.

- La comparaison de ces variations avec celles des facteurs physiques et biologiques dans les secteurs étudiés montre le rôle important joué par la nourriture disponible. L'homogénéité de la biomasse de la macrofaune des sables fins en Baie de Douarnenez souligne cependant l'action certaine de l'hydrodynamisme.

- Les différences observées dans les structures démographiques observées ne sont pas toujours liées à une différence de taux d'accroissement. On observe parfois des variations dues à une sélection des plus grands individus, opérée lors du recrutement par des facteurs du milieu défavorables à la sédentarisation de cette espèce (substrat non adapté, courant, houle, etc ...)

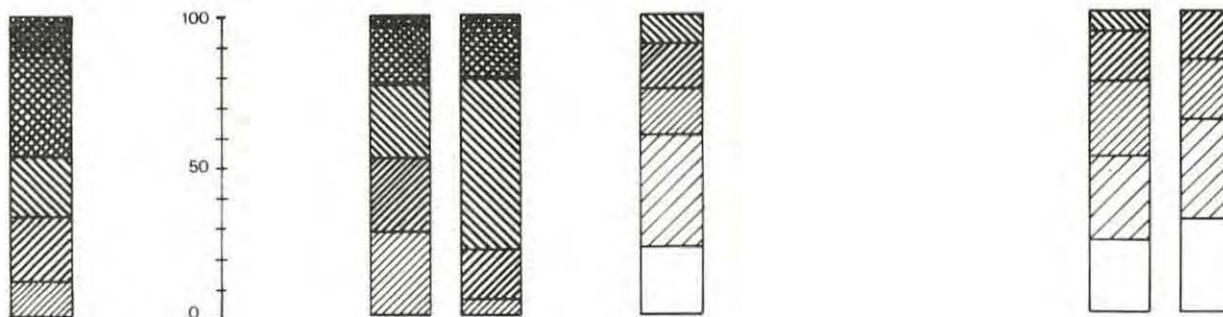
- CHAPITRE III -

- DISTRIBUTION SPATIALE DES POPULATIONS
ET LEUR EVOLUTION TEMPORELLE -

L'utilisation de l'analyse modale dans la description de la croissance sous-entend la prise en compte d'échantillons représentatifs de toute la population et donc, le regroupement de tous les histogrammes réalisés à différents niveaux bathymétriques au sein d'un même secteur. Cette technique masque cependant des hétérogénéités dans les structures démographiques, dues, non plus à des variations du taux d'accroissement des individus, mais à une ségrégation des cohortes précédemment définies. L'étude de la variation spatio-temporelle des classes d'âge sous-entend des migrations que nous nous proposons de décrire et d'interpréter dans chacun des secteurs étudiés. A titre comparatif, ce problème est également abordé en Baie de Concarneau.

ZONE A
INTERTIDALE

Niveau ; B M M



Niveau ; B M _ V E

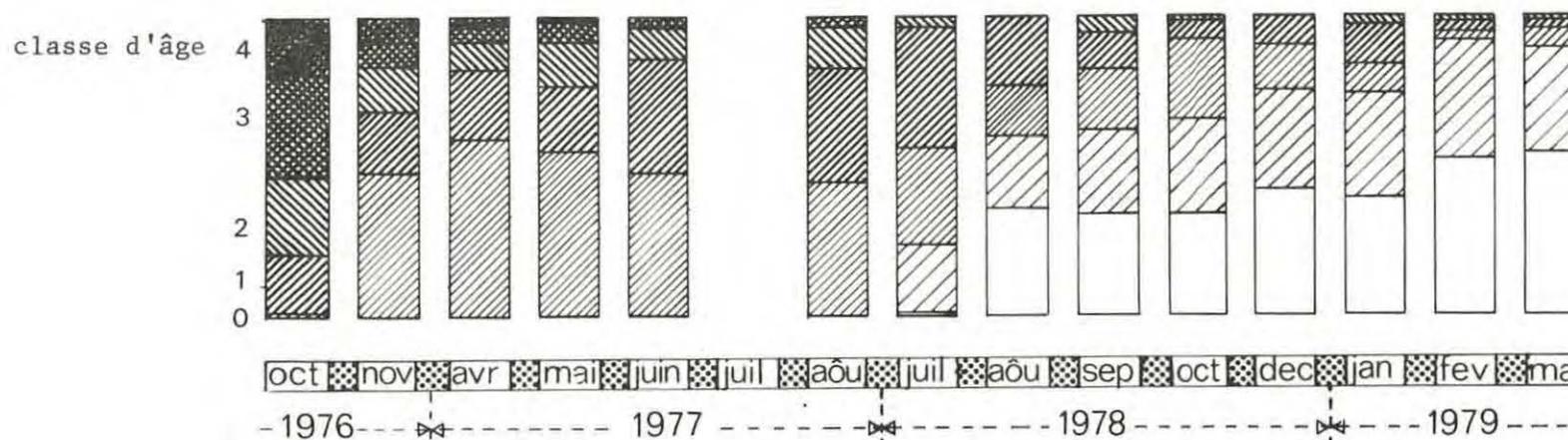


FIG. 22 à 26 - Evolution dans l'espace (axe vertical) et dans le temps (axe horizontal) de la fréquence relative des classes d'âge durant la période étudiée.

FIG. 22 - Population intertidale de la zone A (ABER)

I - ILLUSTRATION DES FLUCTUATIONS SPATIO-TEMPORELLES DES CLASSES D'AGE

Les histogrammes de fréquence de taille établis à chaque dragage reflètent la structure démographique de la population au point étudié et indiquent notamment la fréquence relative des classes d'âge en pourcentage. Chaque distribution est ainsi visualisée sur les Figures 22 à 26, où les prélèvements sont regroupés par zone d'égale profondeur au sein de chaque secteur étudié (Fig. 27).

L'évolution temporelle des classes d'âge peut être appréhendée en observant le devenir de chacune d'elle suivant l'axe horizontal, durant la période étudiée. La variation spatiale des effectifs se déduit de la comparaison des structures aux divers niveaux bathymétriques, c'est-à-dire, selon l'axe vertical, à une date donnée. Cependant, devant la complexité d'un tel schéma qui ne visualise pas rapidement les phénomènes, nous nous sommes efforcés de synthétiser l'ensemble des données en une seule figure qui retrace la distribution des classes d'âge aux différentes profondeurs dans un secteur donné.

La schématisation la plus aisée de l'évolution spatio-temporelle de la population consiste alors à illustrer sur un même graphe, l'évolution temporelle de la plus jeune cohorte dans les divers niveaux considérés. Ceci sous-entend donc la possibilité de suivre des juvéniles durant toute leur vie, tout au moins les cinq ou six années prises en compte dans ce travail. Mais si nous avons pu prélever des *Asterias* pendant près de deux ans et demi, dans la plupart des zones citées, dans le cadre de notre étude, il n'était pas possible de prolonger les prélèvements au delà de cette durée.

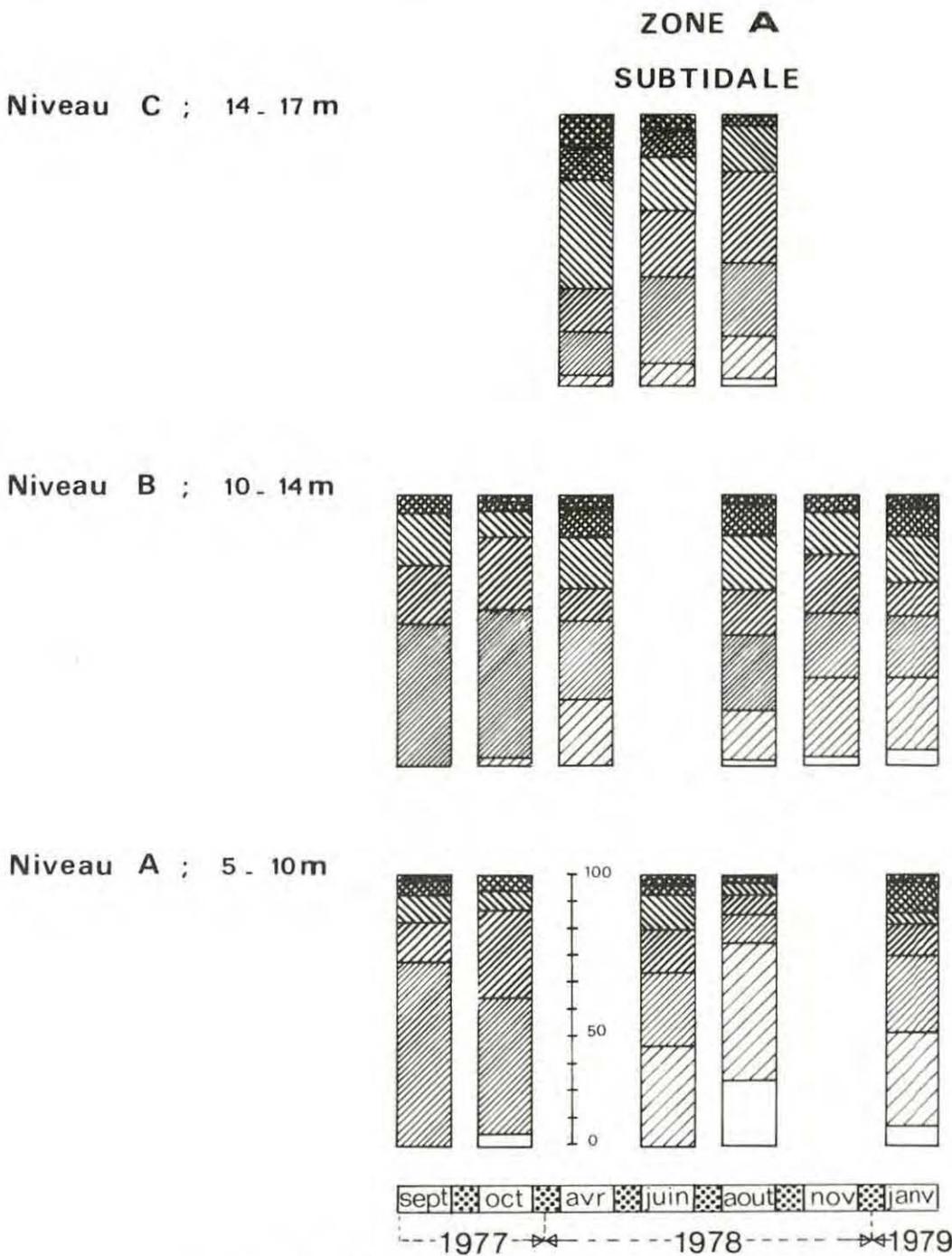
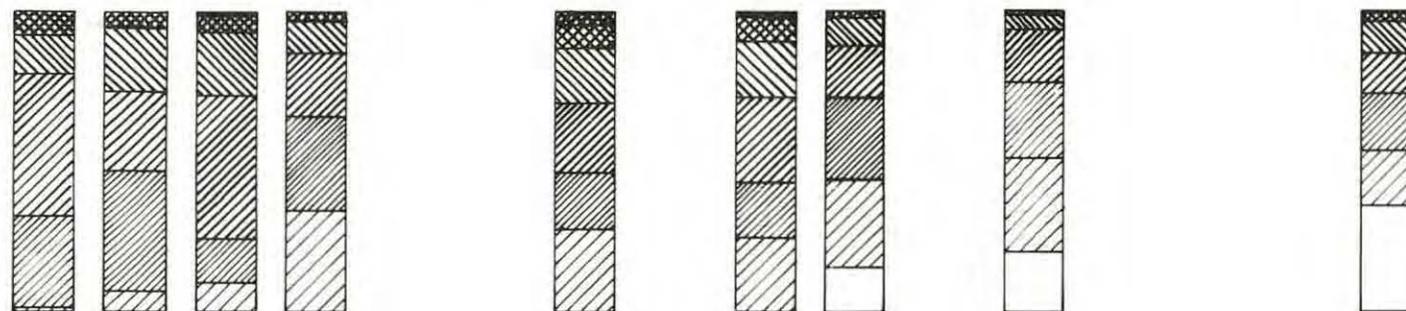


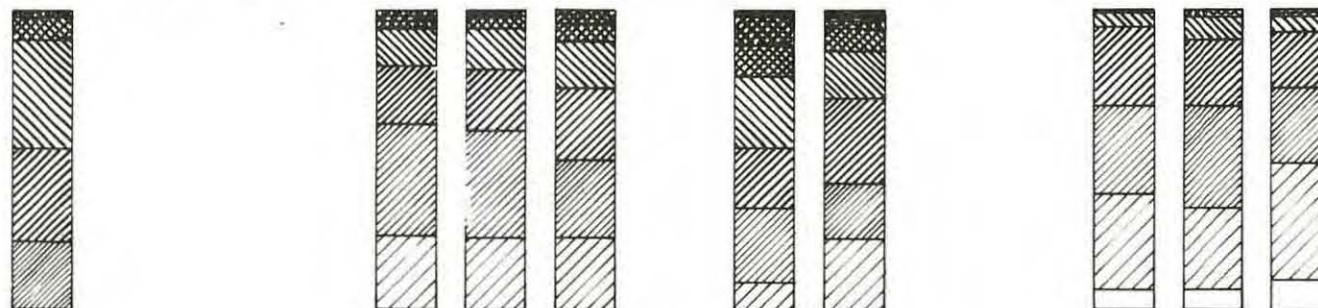
FIG. 23 - Population subtidale de la zone A (ABER)

ZONE B

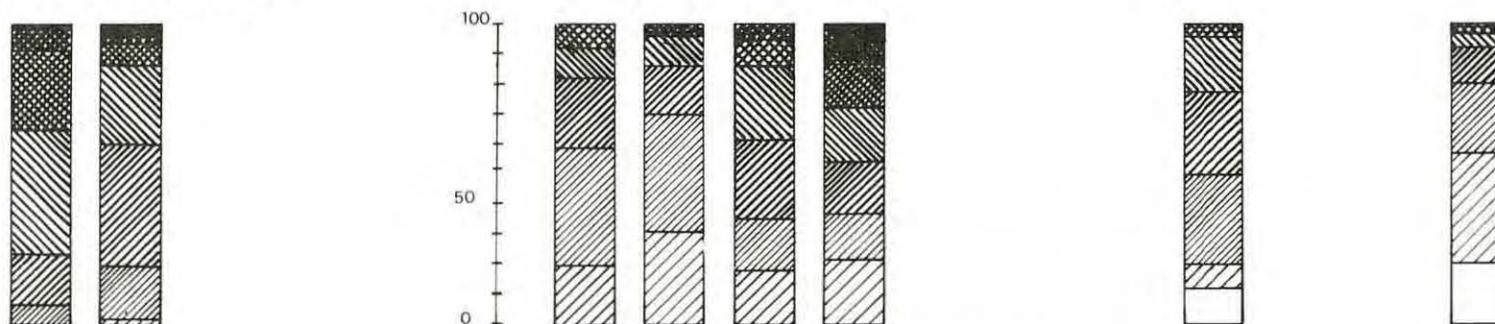
Niveau C ; ≈ 20 m



Niveau B ; 14-18 m



Niveau A ; 10-14 m



aout. mars. juin. juil. aout. sept. oct. nov. mars. avr. mai. oct. nov. jan. mars. avr. mai. juin

1976 ----- 1977 ----- 1978 ----- 1979 -----

FIG. 24 - Population de la zone B (Ste ANNE)

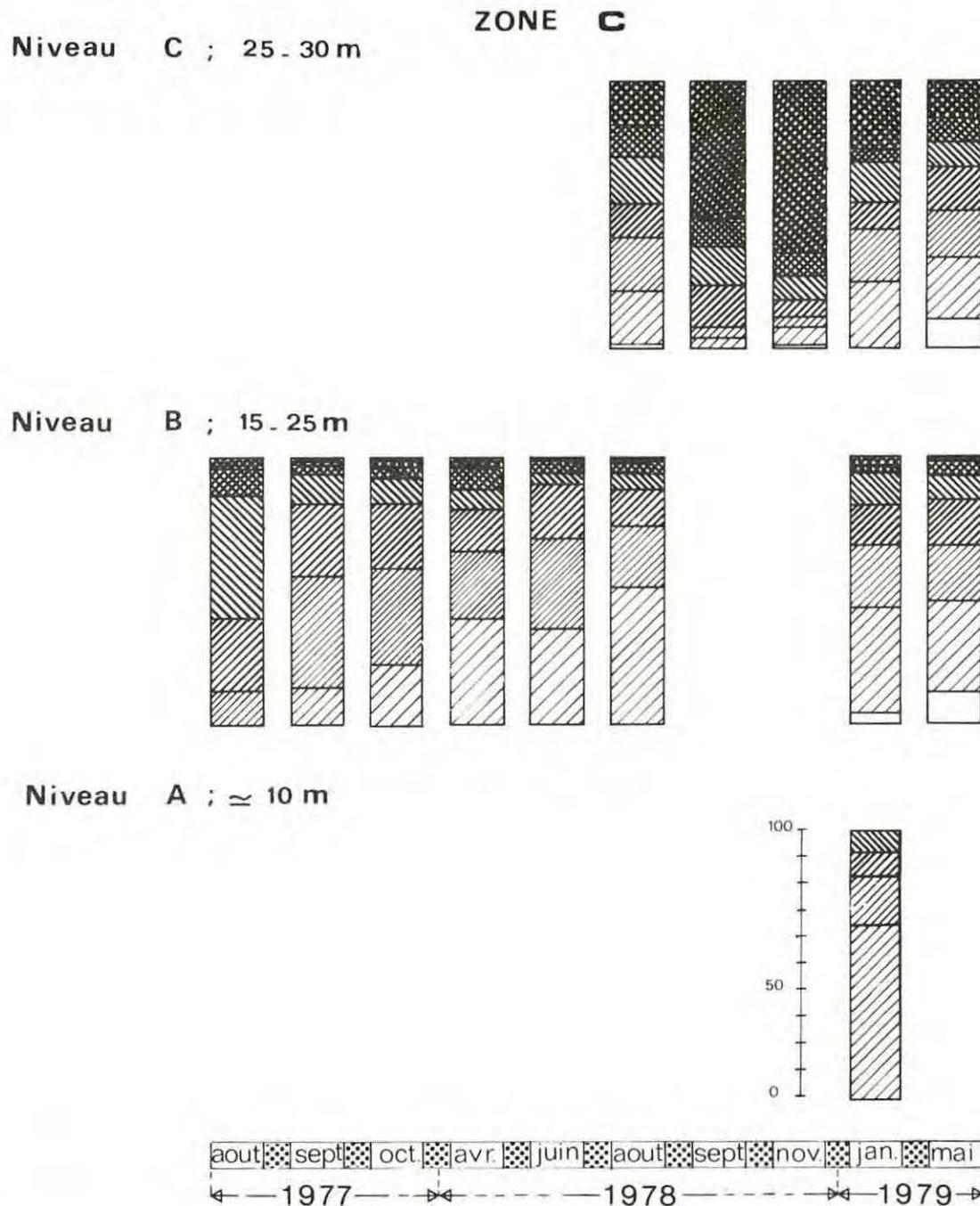


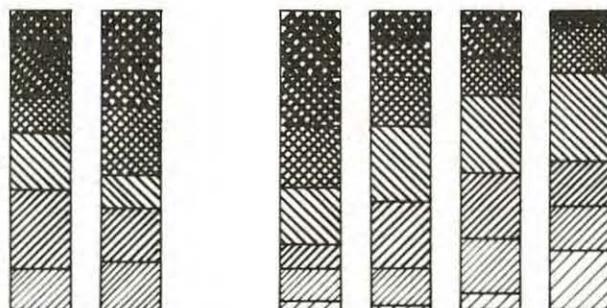
FIG. 25 - Population de la zone C (JUMENT)

ZONE D

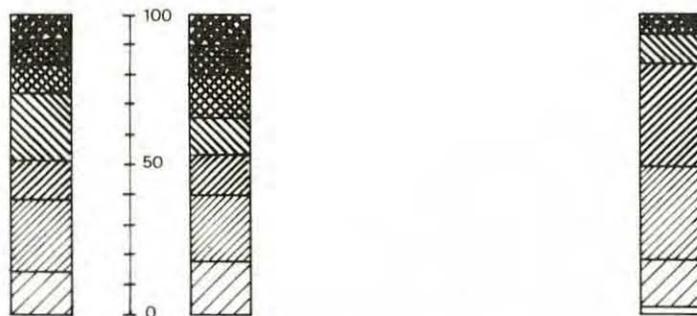
Niveau C ; 15 - 22 m



Niveau B ; 10 - 15 m



Niveau A ; ≈ 10 m



juin aout sept oct avr juin aout janv
 ----- 1977 ----- 1978 ----- 1979

FIG. 26 - Population de la zone D (St NORGD)

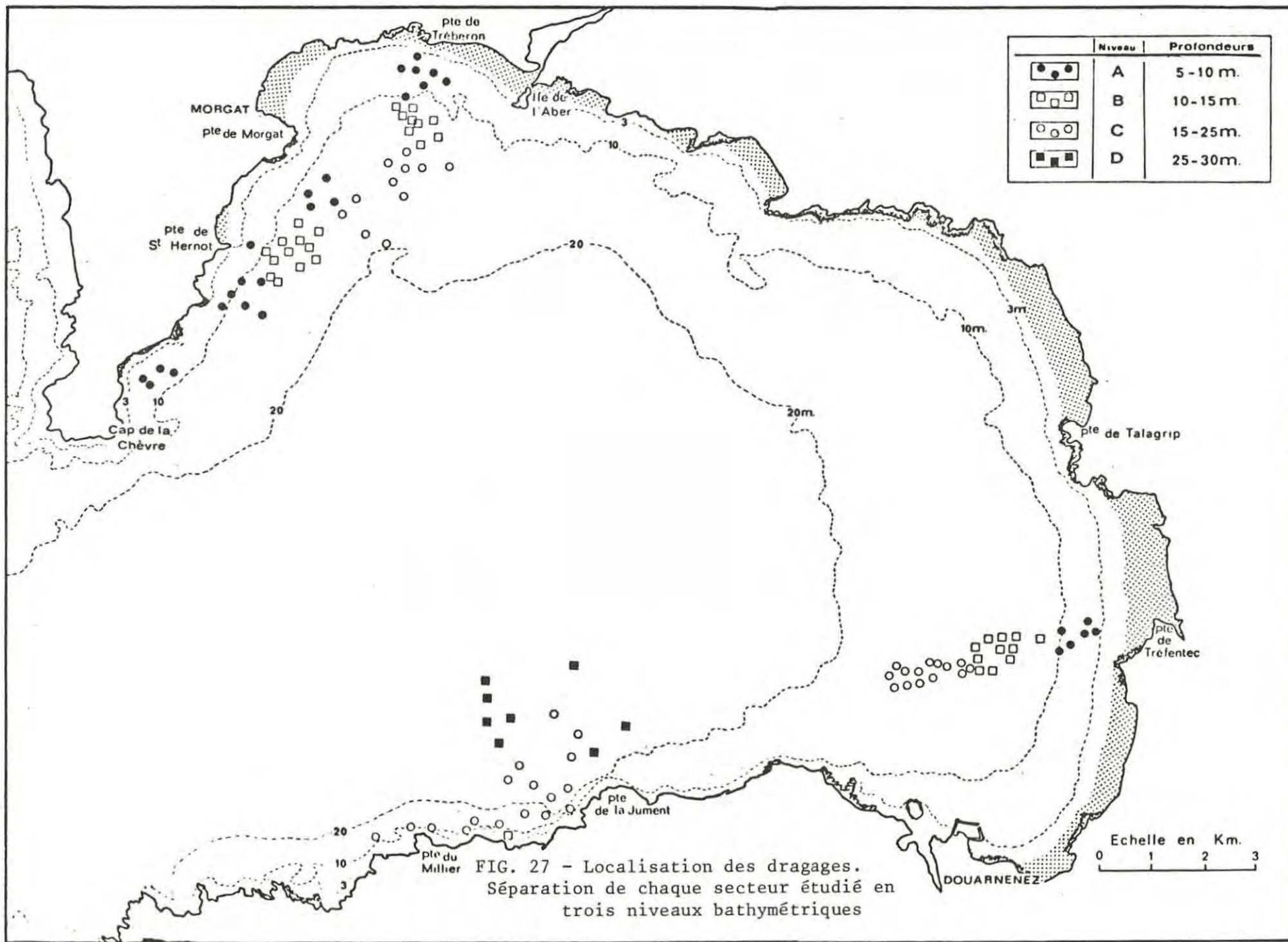


FIG. 27 - Localisation des dragages.
Séparation de chaque secteur étudié en
trois niveaux bathymétriques

Une autre technique consiste alors à représenter sur un même schéma l'évolution des densités des classes d'âge, non plus en fonction du temps, mais en fonction de la profondeur. Or cette illustration nécessite la prise en compte de chaque classe d'âge individuellement, ce qui est ici peu réalisable, étant donné leur nombre.

La première technique nous ayant paru la plus efficace, nous l'adopterons en compensant le manque de données sur le devenir des cohortes par une hypothèse théorique qui doit nous permettre de prévoir cette évolution. En effet, en nous basant sur les principes mêmes de l'analyse modale, à savoir un recrutement et une mortalité constante, nous considérons qu'au temps t la seconde classe d'âge possède un effectif identique à celui que possèdera la première classe au temps $t + 1$. Ces bases théoriques permettent alors de prévoir l'évolution à long terme des effectifs de la classe 0. Le schéma obtenu est d'autant plus justifié que nos données "théoriques" se rapprochent des données expérimentales obtenues pour chaque cohorte durant les deux ans et demi de notre étude.

Si, en ce qui concerne l'évolution temporelle, le principe utilisé peut être sujet à caution, il est d'un intérêt primordial pour cerner les variations spatiales. Il nous permet en effet de comparer, à un instant donné, des cohortes issues du même recrutement. Par ailleurs, ce schéma donne la représentation synthétique la plus simplifiée de la distribution, évitant de multiplier les paramètres et de diminuer de ce fait la compréhension du phénomène. Les résultats obtenus sont illustrés sur les Figures 28 à 30. Le temps est représenté en abscisse, la fréquence relative de la classe 0 en pourcentage, en ordonnée. Chaque figure représente l'évolution temporelle des effectifs de la classe 0, évolution mesurée durant 30 mois, puis supposée sur la base d'un recrutement et d'une mortalité constants. L'évolution à chaque niveau est illustrée par une trame différente ce qui permet de comparer aisément les pourcentages respectifs de

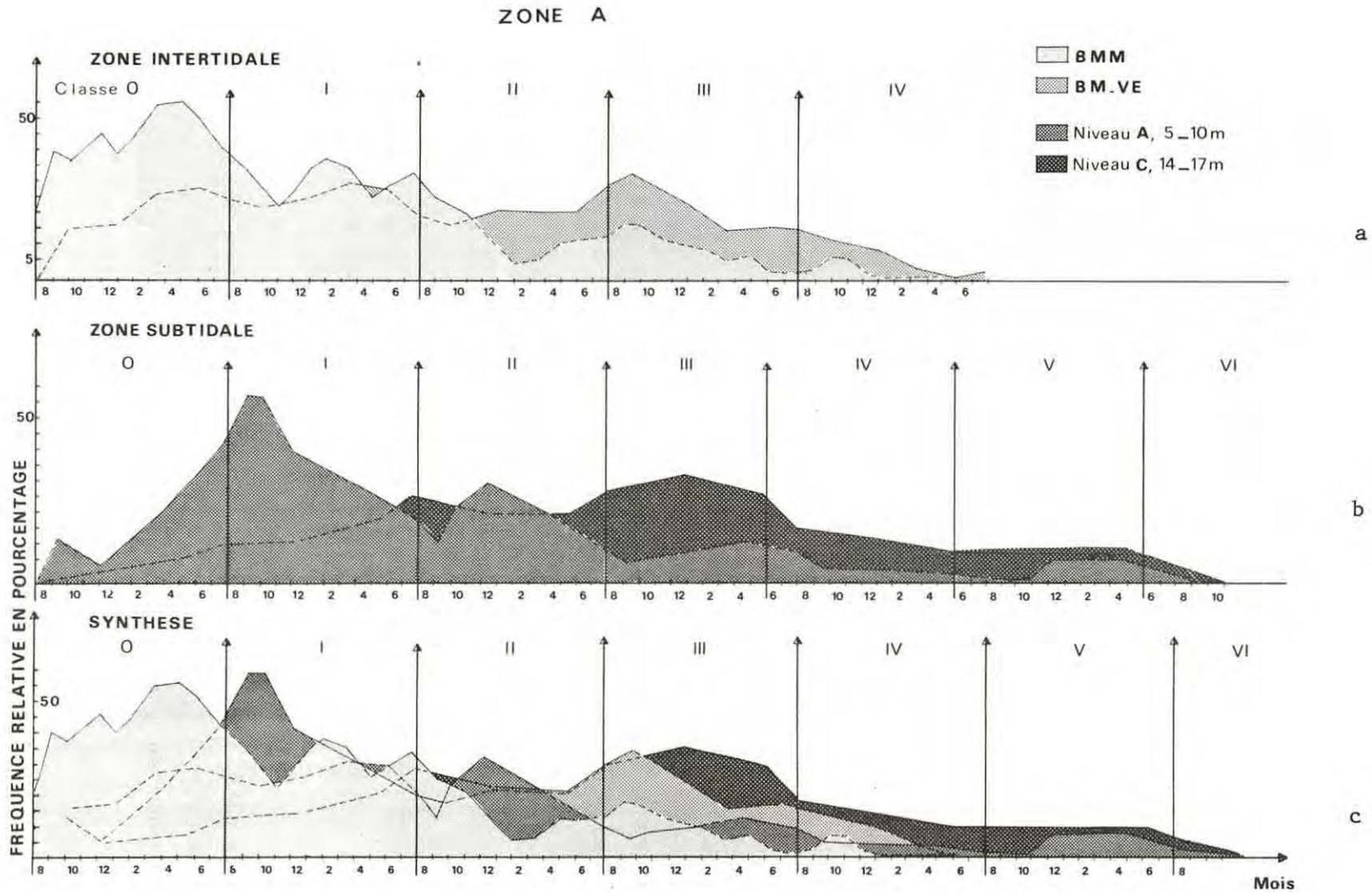


FIG. 28 (a, b, c) - Evolution temporelle de la classe 0 dans les quatre niveaux bathymétriques de la zone A (ABER)

chaque cohorte à un âge donné. Pour diminuer les fluctuations inhérentes à l'échantillonnage, chaque courbe est lissée en moyennant deux à deux l'ensemble des données.

II - DESCRIPTION DES FLUCTUATIONS OBSERVEES

1 - LA BAIE DE DOUARNENEZ.

1-1 / La Zone A :

Dans ce secteur nord, nous avons échantillonné d'une part l'estran, d'autre part la zone subtidale de 0 à 20 mètres.

= L'estran : l'ensemble des prélèvements a été regroupé en deux niveaux correspondant, l'un aux basses mers de vives eaux (BMVE), l'autre aux basses mers moyennes (BMM) (Fig.28a). Le regroupement des Etoiles dans la zone infralittorale est connu depuis bien longtemps. Attirées par les Moules et les Balanes dont elles se nourrissent, elles se concentrent, en fortes densités, à la base des rochers. Signalés par FAUVEL (1901), ces rassemblements ont ensuite été décrits par BOUXIN (1937 a et b), LE DANOIS (1953), PRENANT (1963, d'après des observations de 1935). Ce dernier les note tout particulièrement en Baie de Douarnenez où "les faciès rocheux sont caractérisés par l'extrême abondance des Moules (*Mytilus edulis*), des Oursins (*Paracentrotus lividus*, LmK.) et des Astéries (*Asterias rubens*, L. et *Marthasterias glacialis*, L.), qui se nourrissent de Moules et d'Oursins".

La Figure 28a nous montre la colonisation progressive de l'estran par les individus de la classe 0. Ceux-ci se concentrent préférentiellement au niveau des basses mers de vives eaux. La majeure partie de ces juvéniles demeurent environ deux ans (classe 0 et 1) dans cette zone qu'ils abandonnent lorsqu'en

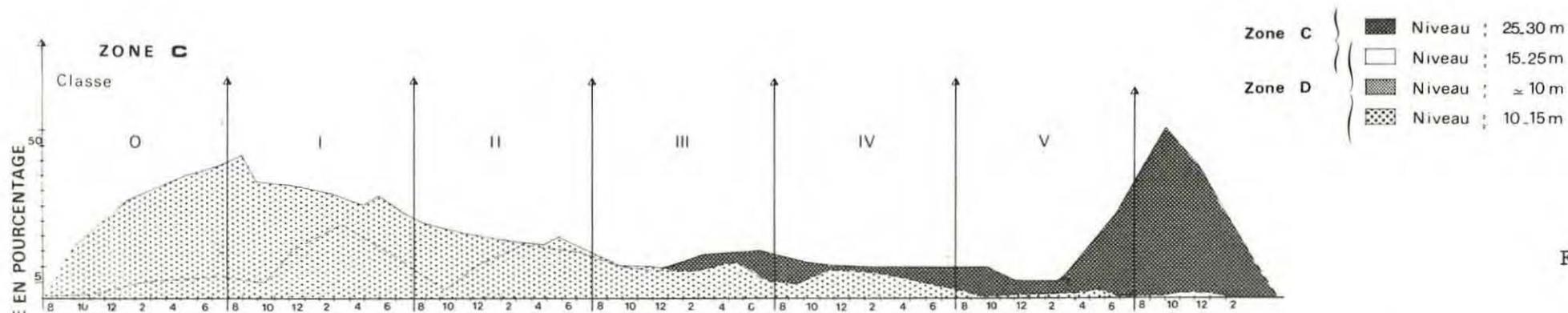


Fig. 29

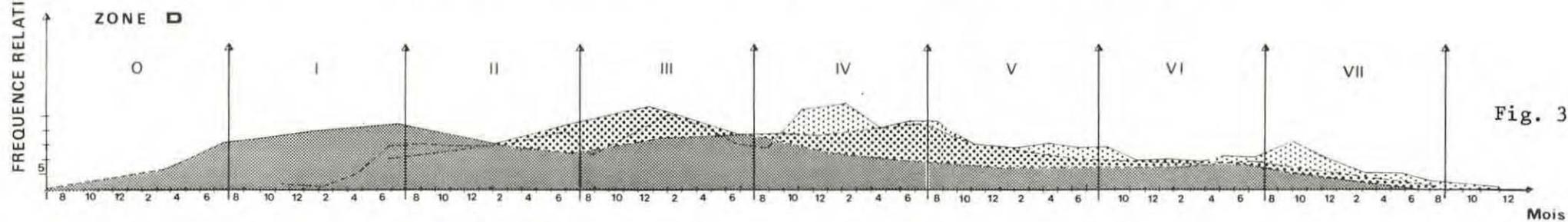


Fig. 30

FIG. 29 et 30 - Evolution temporelle de la classe 0 dans chaque niveau bathymétrique de la zone C (JUMENT) et de la zone D (St NORGDARD)

totalité dès leur troisième année. Plus faiblement colonisé par les juvéniles, le niveau des basses mers moyennes connaît quant à lui peu de fluctuations de densités des classes d'âge inférieures à 5 ans.

= La zone subtidale : des trois niveaux mis en évidence sur la Figure 28 b, A (5-10 m), B (10-14 m) et C (14-17 m), nous n'en retiendrons que deux (A et C). Le niveau B présente en effet, pour la distribution des cohortes, des caractères identiques à ceux du niveau A. La Figure 28 b montre une invasion rapide de ce secteur par des individus âgés d'environ 6 mois, qui vers un an, y constituent la majeure partie de la population. Si la classe 2 est encore bien représentée, les cohortes plus âgées disparaissent très progressivement de cette zone. En effet, dès la deuxième année une forte proportion d'individus ont commencé à migrer vers le niveau C où domine la classe 3, presque absente de la zone la moins profonde. La disparition des individus plus âgés se fait ensuite progressivement.

La Figure 28 c résume l'ensemble des phénomènes observés et montre, qu'après s'être fixées au niveau des basses mers de vives eaux - trois mois environ après la ponte - les jeunes *Asterias rubens* y demeurent en quasi totalité durant leur première année. Elles se dispersent ensuite dans toute la zone étudiée mais préférentiellement du bas de l'estran (BMVE) jusqu'à 15 m de profondeur. Vers trois ans, à dater de leur première installation, elles désertent presque entièrement ces deux zones, ayant colonisé progressivement un niveau plus élevé de la zone intertidale (basses mers moyennes) puis une zone subtidale plus profonde (15-20 m) où est présente la majorité des individus âgés de plus de quatre ans.

1-2 / La Zone C :

L'illustration du premier des trois niveaux déterminés dans ce secteur sud a dû être abandonnée du fait du peu de données le concernant. Les courbes obtenues aux niveaux B (15-25 m) et C (25-30 m) illustrent de façon nette la ségrégation des cohortes (Fig. 29). Il ressort que les individus nouvellement fixés se localisent préférentiellement à un niveau inférieur à 15 m de profondeur et ne commencent à migrer en profondeur (niveau B) que durant leur première année. Ils y sont dominants, durant leur seconde année d'existence, puis se répartissent équitablement dans les deux niveaux (B et C) de deux ans à cinq ans, tout en colonisant certainement des fonds extérieurs au champ d'investigation. Dès cinq ans, ils disparaissent pratiquement du niveau B pour envahir la zone plus profonde où la classe 6 est exclusive. Ce schéma met particulièrement en évidence la ségrégation des classes 0, 1, 2 entre 15 et 25 m, celle de la classe 6 entre 25 et 30 m.

1-3 / La Zone D :

Dans ce secteur ouest compris entre Morgat et le Cap de la Chèvre (St Norgard), l'étude des structures démographiques n'a pu aboutir à l'isolement de cohortes bien individualisées. Pour pouvoir schématiser la dynamique des individus à l'intérieur de cette zone, nous nous sommes basés sur les résultats précédemment acquis, en reliant l'âge des individus à leur taille d'après les données obtenues à partir de la population de l'Aber. Ces distributions théoriques sont illustrées sur la Figure 30, où sont représentés les trois niveaux A, B et C.

Très peu d'individus apparaissent en A (≈ 10 m) avant l'âge d'un an et en B (10-15 m) et C (15-22 m) avant l'âge de deux ans. Cet attrait pour le secteur côtier ne tarde guère à s'inverser avec le temps. En effet, malgré la présence de

l'ensemble des cohortes aux trois niveaux considérés, la classe 3 domine en zone B et les classes plus âgées en zone C, tandis que vers cinq ans, les Etoiles disparaissent progressivement de la zone la plus côtière. On notera aux niveaux B et C la présence d'individus plus grands que ceux précédemment rencontrés et dont l'âge estimé, par la méthode indiquée ci-dessus, serait de sept et même huit ans.

1-4 / La Zone B

Le secteur s'étend face aux plages de sable fin battues par la houle dans l'est de la baie. De la distribution des cohortes illustrée sur la Figure 24 et séparée en trois niveaux bathymétriques, aucune fluctuation spatiale ou temporelle n'est suffisamment évidente pour permettre de souligner les phénomènes observés dans les autres zones. Cet état de fait confirme les remarques faites au chapitre précédent. Dans cette zone en effet, l'absence de substrat rocheux et la présence d'une houle quasi-permanente diminue les potentialités d'installation des jeunes *Asterias*. La densité des juvéniles étant ainsi limitée, il n'est donc pas possible d'observer la migration progressive en profondeur de la population telle qu'elle a été décrite dans les autres secteurs. Cette aire est donc principalement colonisée par des individus issus de secteurs voisins, sans doute plus favorables à l'installation des jeunes, mais non spécialement au développement des adultes qui trouvent dans les sables fins ici prospectés, une nourriture appropriée.

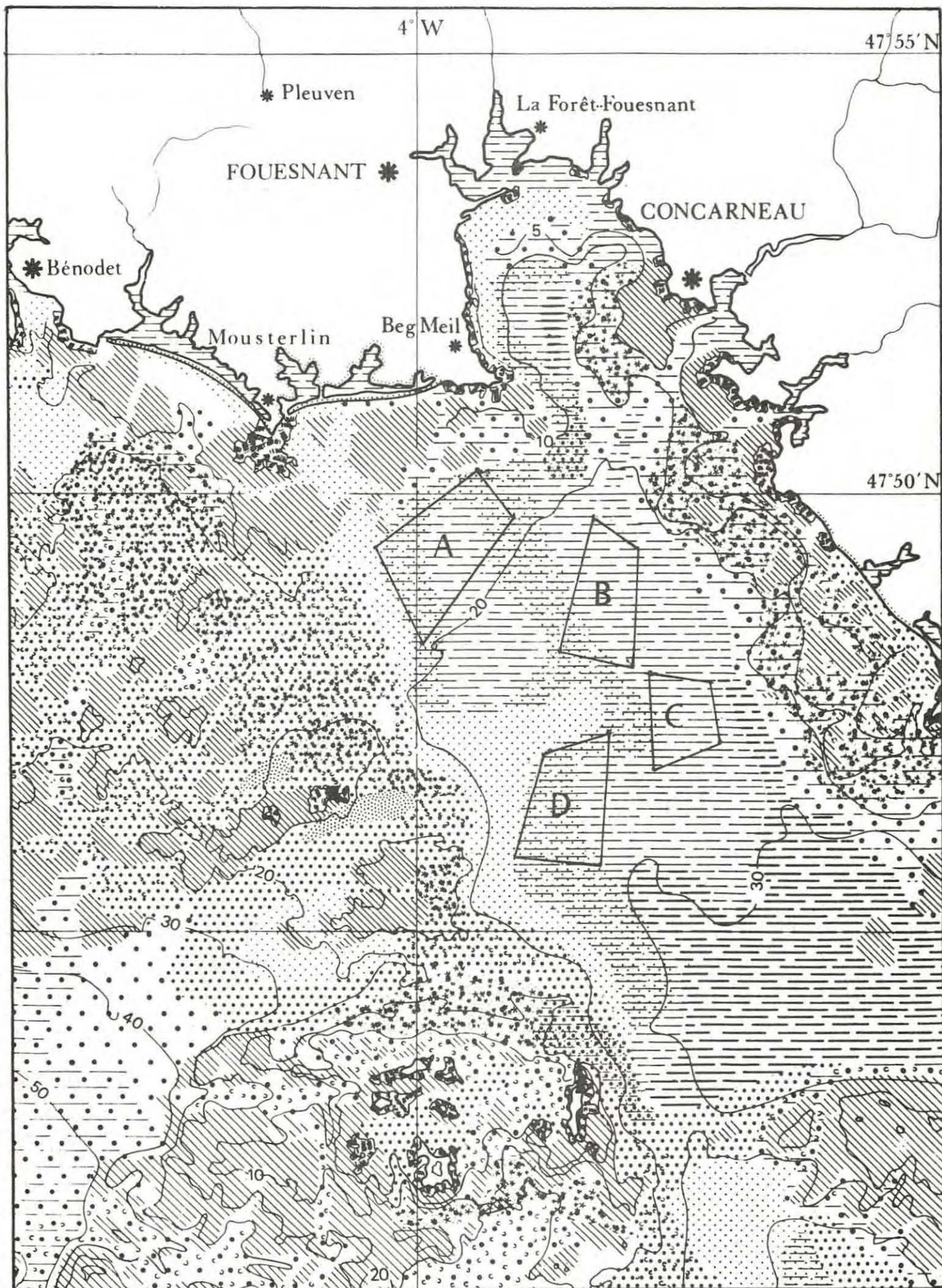


FIG. 31 : Localisation des secteurs étudiés sur la carte biosédimentaire de la Baie de Concarneau

2 - LA BAIE DE CONCARNEAU.

2-1 / Le milieu étudié :

Les prélèvements étudiés ont été effectués dans la cuvette centrale de la Baie de Concarneau (profondeur 20-30 m). Protégé des houles d'ouest, ce secteur est cependant exposé aux vents de sud et sud-ouest, ce qui a pour effet de remanier parfois profondément la surface du sédiment (GLEMAREC & MENESGUEN, 1979).

La carte biosédimentaire de la Baie (Fig. 31) a été établie d'après les travaux de GLEMAREC (1969), CHASSÉ & GLEMAREC (1976). MENESGUEN (1975) distingue dans le secteur étudié :

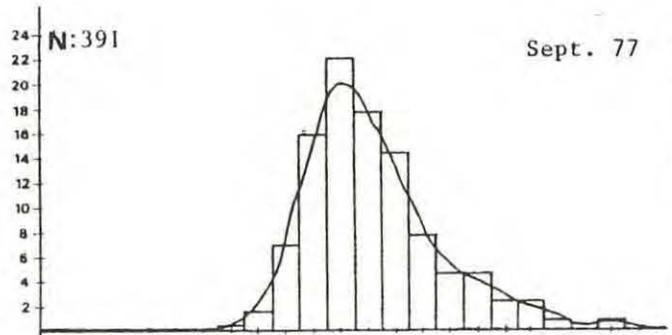
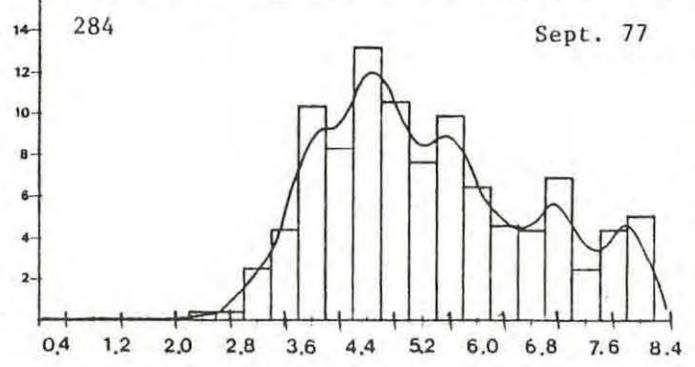
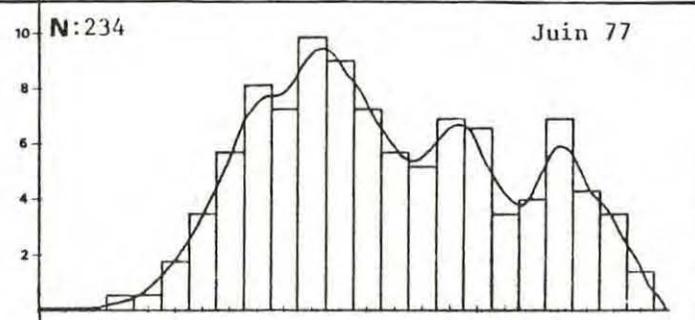
- une zone axiale, nord-sud, faite de vases sableuses
- à l'est, une large bande de vase indurée
- à l'ouest, deux zones en croissant qui forment la jonction entre des bandes de sables grossiers et fins et la cuvette axiale. Ces zones s'ensavent progressivement en allant vers la cuvette.

En Baie de Concarneau, les quatre zones prospectées ont été imposées par les impératifs du chalutage (Fig. 31). Situées dans la cuvette précédemment décrites, elles correspondent toutes à des sédiments envasés : les zones A, B et D se situent dans les vases sableuses et la zone C dans les sables envasés.

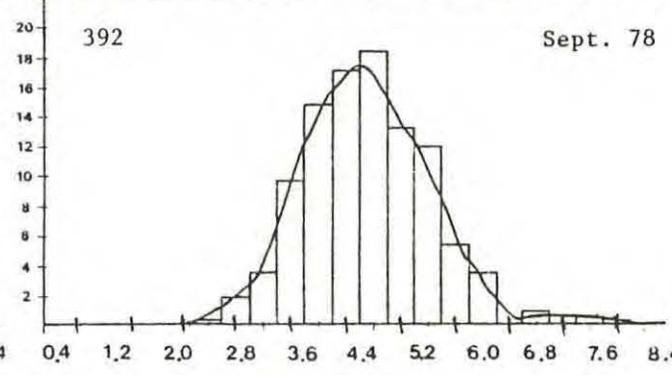
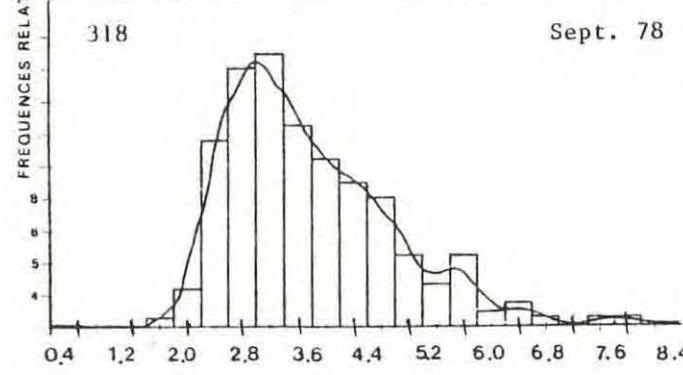
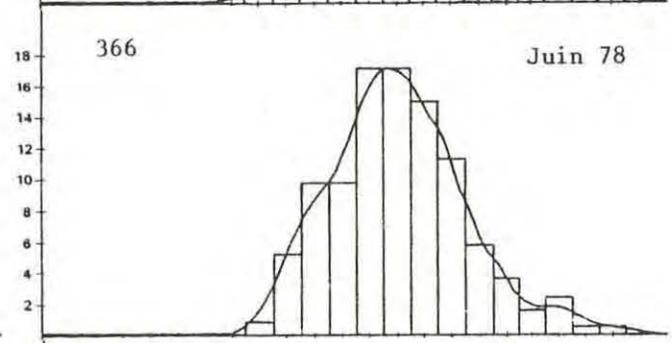
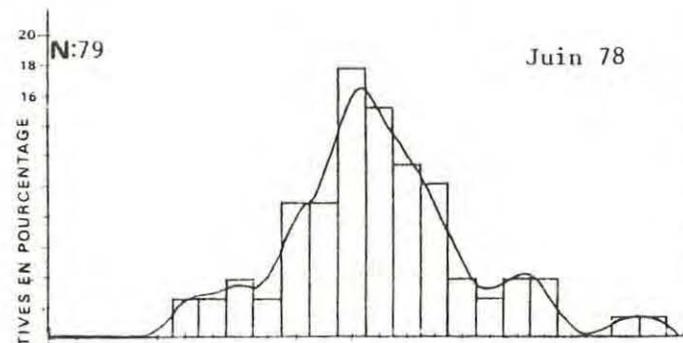
2-2 / Mise en évidence des migrations :

Nous avons précédemment remarqué que le manque de données dans ce secteur nous interdisait de décrire la croissance d'*Asterias rubens* et à fortiori, de déterminer des classes d'âge à travers les structures démographiques établies. Devant l'impossibilité de décrire la ségrégation spatiale des cohortes dans un secteur où elle semble indéniable, nous avons donc arbitrairement partagé les histogrammes (Fig. 32.) en classes de taille dont

ZONE B



ZONE A



ZONE D

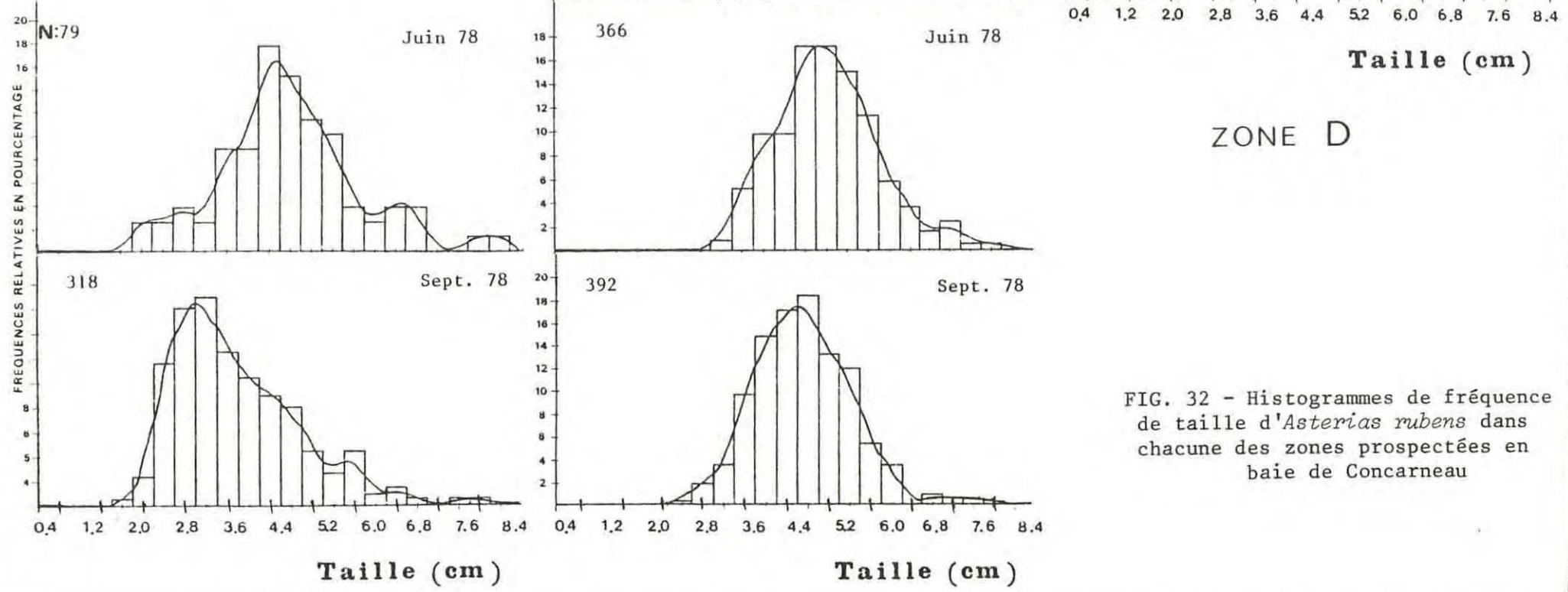


FIG. 32 - Histogrammes de fréquence de taille d'*Asterias rubens* dans chacune des zones prospectées en baie de Concarneau

l'importance relative, dans un secteur précis, à une saison donnée, doit nous permettre d'appréhender la dynamique des *Asterias rubens*.

Quatre classes ont été déterminées : taille inférieure à 3 cm, de 3 à 4,5 cm, de 4,5 à 6 cm, de 6 à 7,5 cm, supérieure à 7,5 cm. Leur importance relative en pourcentage dans les différents échantillonnages est illustrée en zone A, B et D sur la Figure 33. Elle montre que la zone A est préférentiellement colonisée par les Asterides dont la taille est comprise entre 0 et 4,5 cm, tandis que domine en zone B la classe comprise entre 4,5 et 6 cm. La zone D présente une répartition relativement équitable de l'ensemble des classes de taille supérieures à 3 cm avec une représentativité particulièrement bonne des classes supérieures à 6 cm, pratiquement absentes des deux zones précédentes. Ce schéma suggère donc l'hypothèse d'un recrutement des juvéniles en zone A. Si une partie d'entre eux émigrent en zone B, sans doute en hiver, un an après leur installation, la majorité de la population restante le fait, également en période hivernale, dès qu'elle atteint une taille individuelle moyenne d'environ 5 cm. La migration se poursuit plus tard en zone D pour les individus dont la taille excède 7 cm.

Cette étude a permis de décrire les modalités de migration d'*Asterias rubens*, qui se font par étapes vers des milieux de plus en plus éloignés de l'aire de recrutement. Cette tendance générale n'exclue cependant pas la possibilité de recrutements moins localisés, ou de migrations plus rapides des jeunes individus.

Ceci entraîne la coexistence quasi générale dans chaque zone de toutes les classes de taille et seule l'importance relative de chacune varie.

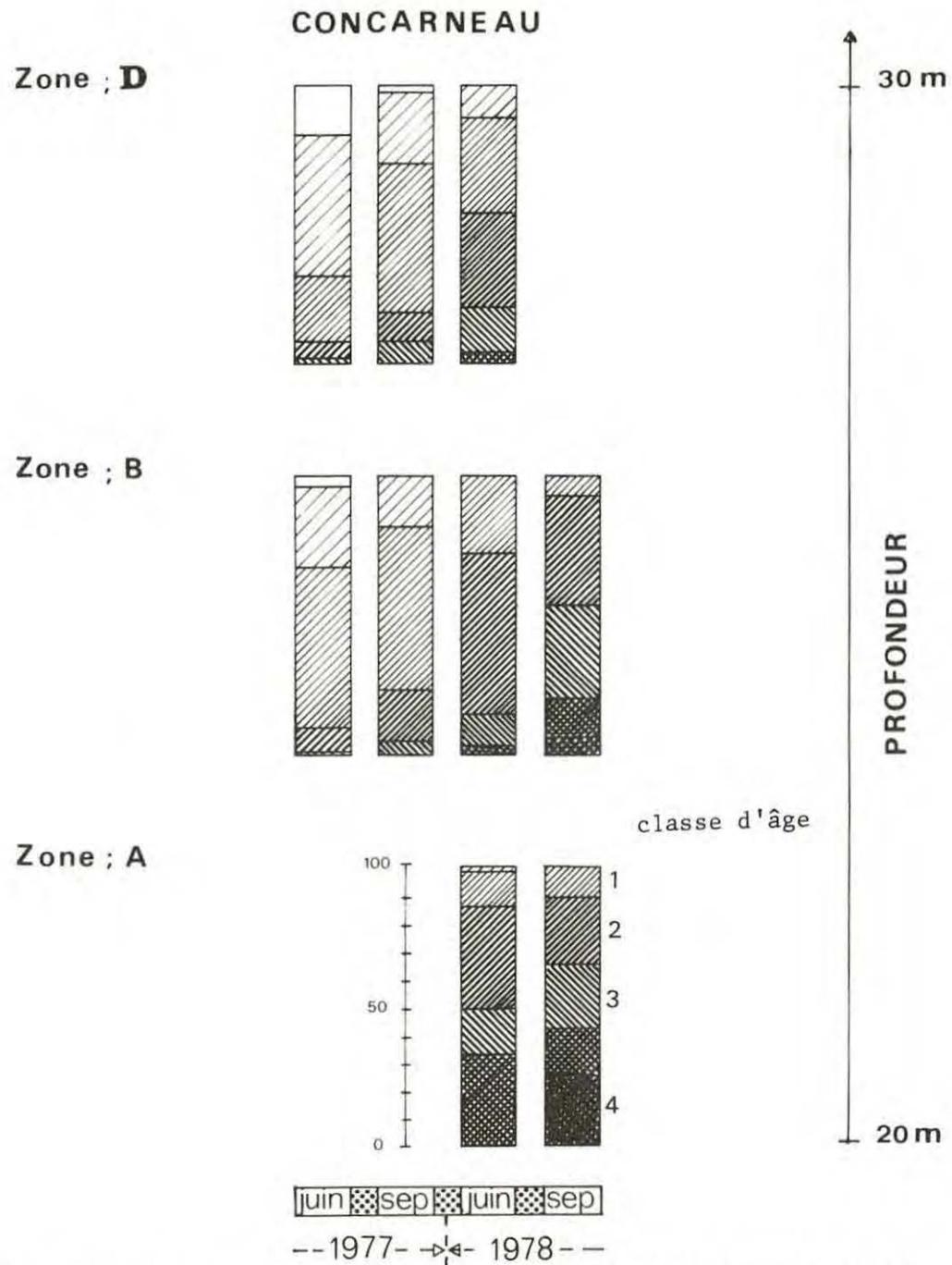


FIG. 33 - Evolution dans l'espace et dans le temps de la fréquence relative des classes de taille en Baie de Concarneau

III - DISCUSSION

Si la majeure partie des classes d'âge définies chez *Asterias rubens* est présente dans tous les fonds étudiés, la dominance de certaines d'entre elles à un niveau bathymétrique précis souligne l'existence de ségrégations spatiales des cohortes et donc de migrations. En effet, l'étude de chaque secteur montre que les jeunes classes sont généralement situées moins profondément que les classes âgées.

En Baie de Douarnenez, la fixation des larves s'effectue en zone infralittorale dans les secteurs les moins battus. Durant la première année, les juvéniles sont localisés à la partie rocheuse la plus basse de la zone intertidale. Une migration s'opère ultérieurement sous forme d'une colonisation plus intense de l'estran ou plus fréquemment, d'un envahissement progressif de la zone subtidale. Les fonds inférieurs à 15 m sont préférentiellement colonisés par de jeunes individus dont la densité diminue dès la troisième année au profit des zones plus profondes. Entre 15 et 20 m, dominant des *Asterias* de trois à cinq ans, âge auquel la forte diminution des effectifs pourrait être imputée à la mortalité naturelle. Une ségrégation très nette de la classe 6, dans le secteur C à une profondeur de 25-30 m non échantillonnée dans les autres zones, suggère cependant l'hypothèse d'une possible migration des individus les plus âgés vers des zones parfois éloignées de leur aire de fixation. L'étude, moins approfondie en Baie de Concarneau, montre la localisation similaire, dans la zone littorale, des classes les plus jeunes et l'absence d'individus âgés, qui sont décelés par contre dans la zone la plus profonde.



Rassemblement d'*Asterias rubens* dans une anfractuosité rocheuse où sont également échouées les valves des Mollusques dont elles se nourrissent : *Mytilus edulis*, *Donax trunculus*, *Pecten maximus*, *Ensis siliqua* ...

(Photo J. Guillou)

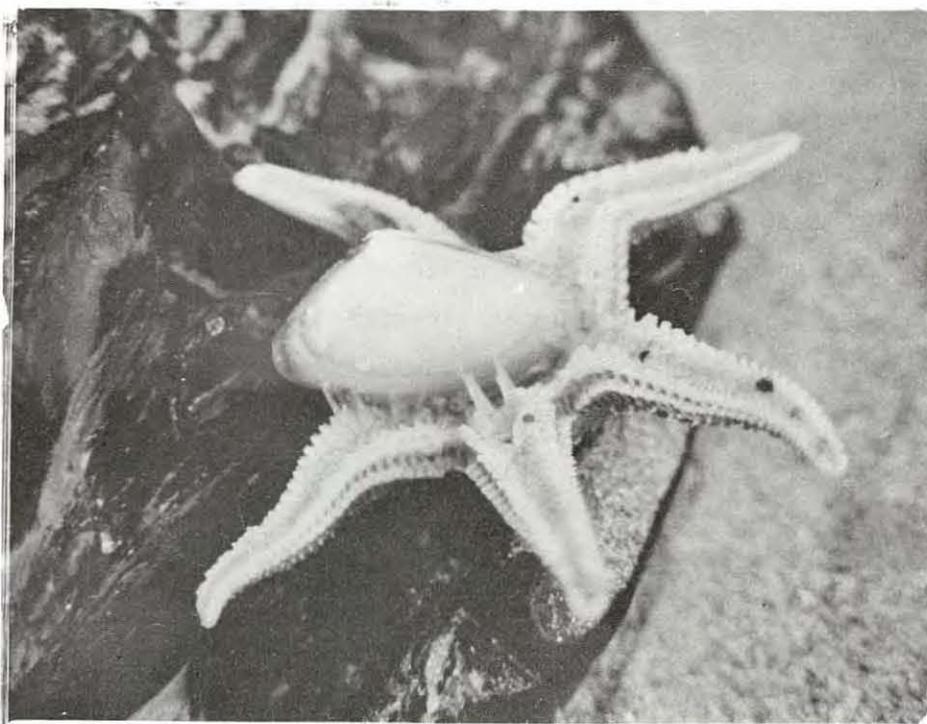


Planche 4

Asterias rubens vue par la face ventrale
Les pieds ambulacraires dressés, se nourrissant
d'un *Donax trunculus*.

(Photo J. Guillou)

Ces migrations reconnues par de nombreux auteurs (VEVERS, 1949, SMITH, 1940, ...) ont été abordées par BAKALEM (1976) dans le cadre même de la Baie de Concarneau. Elles peuvent s'interpréter comme la résultante de plusieurs facteurs dont les conditions écologiques, le comportement larvaire et le mode d'alimentation d'*Asterias rubens*, sans oublier les relations inter et intraspécifiques. De même que bien des espèces intertidales, *Asterias rubens* possède à la fin de sa vie larvaire un phototactisme positif (URSIN, 1960) qui restreint la zone d'installation des larves aux eaux peu profondes. Cette zone est elle-même limitée par des facteurs écologiques tels que la houle et le substrat. C'est ainsi, que les très jeunes *Asterias rubens* absentes des plages battues de l'est de la baie de Douarnenez, affluent en quantité sur l'estran plus abrité de l'Aber et se concentrent sur les zones rocheuses qui leur procurent une nourriture appropriée. Leur comportement alimentaire régit alors en grande partie leur dynamique durant les premiers stades du cycle. Les jeunes localisés exclusivement en zone intertidale, durant la première année, y trouvent l'alimentation qui leur convient constituée essentiellement par l'épifaune des Algues qui recouvrent les estrans rocheux (HULBERT, 1980) et un abri contre les facteurs hydrodynamiques (marée, houle, tempête). La recherche de nourriture, mais également la compétition intraspécifique explique les migrations constatées vers la seconde et la troisième année. Devant l'arrivée massive de jeunes, les "adultes"* peuvent remonter l'estran et se fixer sur les roches où abondent Moules et Balanes, ou à la limite du substrat rocheux et des sables fins, et dans ce cas, ils se nourrissent principalement de *Donax trunculus*, comme nous l'avons observé personnellement (Planche 4). La majeure partie d'entre eux colonise cependant les premiers mètres de la zone subtidale dans des secteurs où la compétition intraspécifique est moindre et où la macrofaune endogée notamment les Mollusques tels que *Cardium echinatum* et *norvegicum* leur fournit une nourriture appropriée. A ce niveau, ils

* La maturité sexuelle peut être acquise après vingt mois environ de vie benthique.

trouvent encore, en cas de perturbations météorologiques, les abris nécessaires dans les roches proches, ce qui explique leur disparition momentanée en périodes de forte houle. La plus grande motilité des adultes est estimée à 12 m par jour, environ, par HULBERT (1980). Elle permet le déplacement progressif de la majeure partie des individus âgés vers des zones plus profondes. En baie de Douarnenez, la biomasse des sables fins augmentant avec la profondeur en fonction d'une stabilisation progressive du sédiment peut expliquer en partie ces migrations. Dans les sables envasés de la Baie de Concarneau, la biomasse de la macrofaune endogée varie peu de 20 à 30 m de profondeur (CHASSE & al, 1978). La présence dans le secteur profond de gros individus absents des zones littorales s'expliquerait alors par la présence de proies qu'eux seuls sont capables d'exploiter. GLÉMAREC (1979) souligne en effet la présence en grande quantité de *Dosinia lupina*, absente de la zone A peuplée de Mollusques de taille inférieure (*Cultellus pellucidus*, *Thyasira flexuosa*, *Abra alba*, etc ...). La motilité des adultes leur permet également de fuir les milieux où se concentrent les plus jeunes classes et des espèces compétitrices moins agiles telles que, dans les sables fins de la baie de Douarnenez *Ophiura texturata* et *Astropecten irregularis* dans des fonds inférieurs à 10 m, dans les sables envasés de la Baie de Concarneau : *Amphiura filiformis* et *Acrocnida brachiata*.

Mise à part la sédentarisation des jeunes dans une zone imposée par l'éthologie larvaire, les phénomènes de dynamique observés chez les *Asterias* seraient basés presque essentiellement sur la recherche d'une nourriture appropriée. La taille des individus est sélectionnée par celle des proies. Ceci limite les jeunes essentiellement aux zones rocheuses et explique les migrations observées chez les individus les plus âgés, accentuées par l'aptitude de ces derniers à se déplacer, ce qui les soustrait à une compétition intraspécifique très poussée en milieu intertidal.

Les facteurs hydrodynamiques tels que la houle et les tempêtes peuvent cependant modifier ces distributions en chassant temporairement les *Asterias* les moins protégées ou en empêchant, tout simplement, l'installation des jeunes dans les milieux les plus exposés.

CONCLUSION.

En Baie de Douarnenez comme en Baie de Concarneau, une ségrégation des classes d'âge d'*Asterias rubens* est observable selon la profondeur croissante. Ceci correspond à une migration des individus les plus âgés, capables de se déplacer activement vers des secteurs où la compétition est plus faible ou vers des aires plus favorables sur le plan alimentaire. En évitant la surpopulation créée là où le recrutement annuel de juvéniles apparaît, c'est-à-dire, aux abords des côtes rocheuses, ils atteignent des fonds pourvus de proies que seules ces grosses *Asterias* sont capables d'appréhender.



- C O N C L U S I O N -

Au début de ce travail, nous nous étions fixés comme objectif principal la détermination de l'âge et de la croissance d'*Asterias rubens*, paramètres dont la connaissance est indispensable à toute étude de dynamique de population. Une approche synécologique, basée sur les seuls Echinodermes vagiles nous a permis, au préalable, de souligner l'existence d'un continuum lié indirectement à la granulométrie du sédiment qui héberge la faune endogée susceptible d'être consommée sélectivement par les diverses espèces. Au sein de cette distribution, *Asterias rubens* peut être considérée comme une espèce tolérante, présentant cependant une préférence pour les sables fins. Cette étude basée sur des prélèvements à la fois qualitatifs et quantitatifs confirme les données déjà acquises sur le mode de distribution des Echinodermes et permet, en évaluant les densités, d'établir un état de référence des stocks présents en Baie de Douarnenez et susceptibles d'évoluer de façon très rapide. La répartition spatiale d'*Asterias rubens* est envisagée nécessairement à différentes échelles : une macrodistribution, conditionnée par les facteurs écologiques ce qui entraîne, à l'échelle de la baie, une répartition des Etoiles en tâches plus ou moins grandes.

Au sein de ces îlots, la distribution de l'espèce est alors liée à son comportement alimentaire et se traduit par une dispersion proche du hasard (cf. exemple étudié) ou la présence de petits aggrégats concentrés sur une source unique de nourriture. (Ainsi des observations faites en plongée montre la présence de plusieurs aggrégats, composés en moyenne de huit *Asterias* se partageant un seul *Echinocardium cordatum*). On notera aisément qu'un tel mode de distribution rend difficile toute évaluation précise de densité.

L'estimation de la croissance de cette espèce a été faite à partir de l'analyse des histogrammes de fréquence de taille. Cette méthode nécessite la prise en compte d'un milieu aux conditions écologiques homogènes, critère confirmé par la distinction de classes d'âge dans quatre des cinq populations étudiées. La croissance d'*Asterias rubens* y apparaît linéaire, marquée par des paliers voire des rétrécissements hivernaux qui conduisent, dans le cas présent, à un taux d'accroissement global relativement faible. Tout en soulignant la présence de plusieurs stocks en Baie de Douarnenez, il est à noter que les différences observées entre les divers prélèvements restent, somme toute, faibles par rapport à celles constatées dans les populations anglaises. Devant l'homogénéité des valeurs de la biomasse des sables fins de la Baie, elles seraient alors attribuées à l'hydrodynamisme dont l'intensité varie selon la localisation des prélèvements.

L'étude des migrations, basées sur la fluctuation spatio-temporelle des classes d'âge fait apparaître une localisation des juvéniles en zone infralittorale et une dynamique de l'ensemble de la population essentiellement axée sur la recherche de nourriture. Le degré de motilité des individus,

la taille des proies plus que la valeur de la biomasse, conditionnent la distribution des classes d'âge. Ainsi, les *Asterias* adultes recherchent les gros individus dont elles sont les seuls prédateurs possibles.

En conclusion, si ce travail apporte des données précises sur le cycle d'*Asterias rubens* et ne nie pas l'intérêt de l'analyse modale, il reste cependant limité au stock local étudié et reconferme le caractère particulier de cette espèce dont la croissance est différemment "programmée" selon les conditions du milieu. Cette modulation correspond à une accommodation aux facteurs environnants tels que la nourriture, l'hydrodynamisme, la compétition inter et intra-spécifique, mais aussi à une sélection des plus grands individus par ces mêmes facteurs, telle qu'elle a été démontrée au niveau des plages de la Baie de Douarnenez exposées à la houle.

Malgré la portée relativement restreinte des résultats exposés, la technique utilisée garde cependant de l'intérêt sur le plan général et peut être étendue aux stocks voisins de la Baie de Concarneau et de la Rade de Brest où des milieux envasés favorisent le développement d'une biomasse benthique trois à quatre fois plus élevée que celle de la Baie de Douarnenez. Localement, une estimation précise des densités - ce qui reste toujours très difficile à réaliser - doit permettre d'évaluer la production et le mode d'évolution de ces populations prédatrices. La connaissance de ces paramètres est en effet indispensable pour mener à bien toute tentative de limitation des stocks, expressément réclamée de nos jours par les professionnels de la mer.

- BIBLIOGRAPHIE -

- ANGER, K., ROGAL, U., SCHRIEVER, G. & VALENTIN, C., 1977 -
In situ investigations on *Asterias rubens* L., as a
predator on soft bottoms in the Western Baltic Sea.
Helg. Wiss. Meeresunters, 29, 439-459.
- AGASSIZ, A., 1877 - North American starfishes.
*Memoirs of the Museum of comparative Zoology of
Harvard College*, 5 (1), iv, 136 pp., 20 pls.
- BAKALEM, A., 1976 - Les Astéries chalutables en Baie de Con-
carneau et de Douarnenez. Structure démographique.
Croissance. Production.
Rapport de D.E.A., Fac. Sci., Brest.
- BARNES, H. & POWELL, H.T., 1951 - The growth rate of juvenile
Asterias rubens L.
J. mar. biol. Ass. U.K., 30, 381-5.
- BERTALANFFY, L. Von, 1938 - A quantitative theory of organic
growth.
Human Biology, 10 (2), 181-213.
- BHATTACHARYA, C.G., 1967 - A simple method of resolution of
a distribution into Gaussian components.
Biometrics, 23 (1), 115-135.
- BOOLOOTIAN, R.A., 1966 - Reproductive physiology.
In R.A. Boolootian (ed) - *Physiology of Echinoderms*,
p. 561-613. J. Wiley & Sons.
- BOUGIS, P., 1951 - Note préliminaire sur la croissance d'*Aste-
rina gibbosa* (Pennant).
Vie et Milieu, 2, 262-266.
- BOUXIN, H., 1937 a - Evolution d'une moulière sur les plages
de la Baie de La Forêt en 1934. Peuplement et des-
truction.
Bull. Soc. Zool. Fr., 62, 244-250.

- BOUXIN, H., 1937 b - Une invasion de Moules (*Mytilus edulis* L.) sur une plage caillouteuse (plage de Kersos, près de Concarneau).
Congrès Assoc. Fr. avanc. Sc., Paris, 26-33.
- BULL, H.O., 1934 - Aquarium observations on the rate of growth and enemies of the common Star-Fish, *Asterias rubens* L.
Rep. Dove mar. Lab. Ser. 3, n°2, 60-3.
- CABIOCH, L., 1967 - Résultats obtenus par l'emploi de la photographie sous-marine sur les fonds du large de Roscoff.
Helg. Wiss. Meeresunters, 15, 361-370.
- CABIOCH, L., 1968 - Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche Occidentale.
Cah. Biol. mar., Vol. IX, cah. 5, 493-720.
- CASTILLA, J.C. & CRISP, D.J., 1973 - Responses of *Asterias rubens* to water currents and their modification by certain environmental factors.
Nether. J. Sea Res. 7, 171-190.
- CHARDY, P., GUENNEGAN, Y. & BRANELLEC, J., 1980 - Photographies sous-marines et analyses des peuplements benthiques. Essais en Rade de Brest.
C.N.E.X.O., Rapport Scientifique et Technique, N° 41.
- CHASSE, C. & GLEMAREC, M., 1976 - Atlas des fonds meubles du plateau continental du Golfe de Gascogne. Cartes biosédimentaires.
I.C.A., Brest.
- CHASSE, C., GLEMAREC, 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., Vol. IV, n° 2, 3-9.
- CRUMP, R.G., 1971 - Annual reproductive cycles in three geographically separated populations of *Patiriella regularis* (Verrill), a common New Zealand asteroid.
J. exp. mar. Biol. Ecol., 7, 137-162.
- CRUMP, R.G. & EMSON, R.H., 1978 - Some aspects of the population dynamics of *Asterina gibbosa* (Asteroidea).
J. mar. biol. Ass. U.K., 58, 451-466.

- CURTIS, M.A., 1977 - Population dynamics, life cycles and production of marine benthic Polychaetes near Godhavn, Greenland.
Thesis Ph. D., Mc Gill University, Montreal.
- DRAPER, N.R. & SMITH, H., 1966 - Applied regression analysis.
John Wiley & Sons inc., New York, London, Sydney, 407 p.
- DUCHENE, J.C., 1976 - Recherches sur les fonds meubles littoraux au large de Banyuls-sur-Mer.
Thèse 3ème Cycle, Univ. Paris VI, 176 p., multig.
- EBERT, T.A., 1977 - An experimental analysis of sea urchin dynamics and community interactions on a rock jetty.
J. exp. mar. Biol. Ecol., 27, 1-22.
- ELLIOTT, J.M. & DECAMPS, H., 1973 - Guide pour l'étude statistique des échantillons d'Invertébrés benthiques.
Ann. Limnol. Toulouse, 9, 2, 79-120.
- ELLIOTT, J.M., 1979 - Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates.
Freshwater biological Association, 2nd Edit. 2nd Impress.
- FAUVEL, P., 1901 - Les variations de la faune marine.
*Feuille des jeunes naturalistes, 363, 78-81.
364, 101-104.*
- FEDER, H.H., 1955 - The use of vital stains in marking Pacific coast starfish.
Calif. Fish Game, 41, 245-246.
- FEDER, H.H., 1956 - Natural history studies on the starfish *Pisaster ochraceus* (Brandt, 1835) in the Monterey Bay area.
Doctoral Dissertation. Stanford University.
- FEDER, H.H., 1970 - Growth and predation by ochre sea star, *Pisaster ochraceus* (Brandt), in Monterey Bay, California.
Ophelia, 8, 161-185.
- FENCHEL, T., 1965 - Feeding biology of the sea-star *Luidia sarsi* (Düben & Koren).
Ophelia, 1965, 2 (2), 223-236.

- FONTAINE, A.R., 1965 - The feeding mechanisms of the Ophiuroid *Ophiocomina nigra*.
J. mar. biol. Ass. U.K., 45, 373-385.
- FORBES, E., 1841 - A history of British Starfishes.
London : John van Voorst. 267 pp.
- GEMMILL, J.F., 1914 - The development and certain points in the adult structure of the starfish *Asterias rubens* L.
Phil. Trans. Roy.Soc., B, 205, 213-94.
- GLEMAREC, M., 1969 - Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne.
Thèse d'Etat, Fac. Sc. Paris, 167 pp. multig.
- GLEMAREC, M., 1978 - Problèmes d'écologie dynamique et de succession en Baie de Concarneau.
Vie et Milieu, 28 (I, AB) , 1-20.
- GLEMAREC, M. & MENESGUEN, A., 1979 - Functioning of a muddy sand ecosystem : seasonal fluctuations of different trophic levels and difficulties in estimating production of the dominant macrofauna species.
Benthic Dynamics Symposium, Savannah, Georgia.
- GROS, Ph. & COCHARD, J.C., 1978 - Biologie de *Nyctiphanes couchii* (Crustacea, Euphausiacea) dans le secteur nord du Golfe de Gascogne.
Ann. Inst. Oceanogr. Paris, 54 (1) , 25-46.
- GUILLE, A., 1971 - Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. VI : Données autécologiques (macrofaune), *Vie et Milieu*, XXII (3)
Vie et Milieu, XXII (3) , 469-527.
- GUILLOU, J., 1980 - Les peuplements de sables fins du littoral Nord-Gascogne.
Thèse de 3ème Cycle, Fac. Sc. Brest, 203 p.
- GUILLOU, J. & ROBERT, R., 1980 - Principaux aspects de la dynamique d'une population d'*Ophiura texturata* en baie de Douarnenez.
In, *Echinoderms Present and Past*, M.Jangoux, ed. Balkema, Publ. Rotterdam, 171-177.

- GUILLOU, M., 1980 - Données sur la croissance d'*Asterias rubens* en Bretagne Sud.
In, *Echinoderms Present and Past*, M.Jangoux, ed. Balkema, Publ. Rotterdam, 179-186.
- HANCOCK, D.A., 1955 - The feeding behaviour of Starfish on Essex Oyster Beds.
J. mar. biol. Ass. U.K., 34 , 313-351.
- HANCOCK, D.A., 1958 - Notes on starfish on an Essex oyster bed.
J. mar. biol. Ass. U.K., 37, 565-589.
- HASSELBLAD, V., 1966 - Estimation of parameters for a mixture of normal distributions.
Technometrics, 8 (3) , 431-446.
- HATANAKA, M. & KOSAKA, M., 1959 - Biological studies on the population of the starfish, *Asterias amurensis*, in Sendai Bay.
Tohoku Journal of Agricultural Research, 4, 159-178.
- HENRY, J., 1976 - Approche des relations benthos-poissons en Baie de Douarnenez.
D.E.A., U.B.O., Brest.
- HINSCHBERGER, F., SAINT-REQUIER, A. & TOULEMONT, A., 1967 - Recherches sédimentologiques et écologiques sur les fonds sous-marins dans les parages de la Chaussée de Sein (Finistère).
Rec. Trav. Inst. Pêches mar., 31 (4), 425-448.
- HOLME, N.A. & BARRETT, R.L., 1977 - A sledge with television and photographic cameras for quantitative investigation of the epifauna in the continental shelf.
J. mar. biol. Ass. U.K., 57, 391-403.
- HULBERT, A.W., 1980 - The ecological role of *Asterias vulgaris* in three subtidal communities.
In, *Echinoderms Present and Past*, M.Jangoux, ed. Balkema, Publ. Rotterdam, 179-186.
- INO, T. & al., 1955 - *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 21 (1), 32-36.

- JANGOUX, M. & VLOEBERGH, M., 1973 - Contribution à l'étude du cycle annuel de reproduction d'une population d'*Asterias rubens* du littoral belge.
Nether. J. Sea Res. 6 (3) , 389-408.
- KOBAYASHI, S. & TAKI, J., 1969 - Calcification in the sea urchins. I. A tetracycline investigation of growth of the mature test in *Strongylocentrotus intermedius*.
Calc. Tiss. Res., 4, 210-223.
- KOWALSKI, R., 1955 - Untersuchungen zur Biologie des Seesterns *Asterias rubens* L. im Brackwasser.
Kieler Meeresforsch., 11, 201-213.
- KVALVAGNAES, K., 1972 - Tagging of the starfish *Asterias rubens* L.
Sarsia, 49 : 81-88.
- LABAN, A., PERES, J.M. & PICARD, J., 1963 - La photographie sous-marine profonde et son explication scientifique.
Bulletin de l'Institut Océanographique, 60, 1-32.
- LE DANOIS, E., 1953 - La vie étrange des rivages marins.
Horizons de France, Paris, 191 p.
- LONNING, S., 1976 - Reproductive cycle and ultrastructure of yolk development in some echinoderms from the bergen area, western Norway.
Sarsia, 62 : 49-72.
- LOOSANOFF, U.L., 1937 - Use of Nile blue sulfate in marking starfish.
Science, N.Y., 85 , 412.
- MACHAN, R. & FEDRA, K., 1975 - A new towed underwater camera system for wide-range benthic surveys.
Marine Biology, 33, 75-84.
- MACKENZIE, C.L., 1969 - Feeding rates of the starfish, *Asterias forbesi* (Desor), at controlled water temperatures and during different seasons of the year.
Fishery Bull. Fish. Wildl. Serv. U.S., 68, 67-72.
- MARKEL, K., 1976 - Struktur und Wachstum des Coronarskelettes von *Arbacia lixula* Linné (Echinodermata, Echinoidea).
Zoomorphologie, 84, 279-299.

- MEAD, A.D., 1900 - On the correlation between growth and food supply in the starfish.
Am. Nat., 34, 17-23.
- MENESGUEN, A., 1975 - Liaisons poissons-benthos en Baie de Concarneau.
Rapport CNEXO 10/75 - Contrat 74-1035.
- MENESGUEN, A., 1980 - La macrofaune benthique de la Baie de Concarneau : peuplements, dynamique de populations, prédation exercée par les Poissons.
Thèse de 3ème Cycle, Fac. Sc. Brest, 127 pp.
- MILEYKOVSKIY, S.A., 1967 - Permanent mass clustering and temporary aggregation of marine free-moving benthic invertebrates in shallow water and their biological significance.
Oceanology, Moscow, 7, 508-515 (English translation from Russian).
- MOORE, H.B., 1966 - Ecology of Echinoids.
In *Physiology of Echinodermata* (Booolootian, R.A. ed) Interscience, New York, 73-86.
- NAUEN, C.E., 1978 a - The growth of the sea star, *Asterias rubens* L. and its role as benthic predator in Kiel Bay.
Kieler Meeresforsch, Sonderbd., 4, 68-81.
- NAUEN, C.E., 1978 b - Populationsdynamik und Okologie des Seesterns *Asterias rubens* L. in der Kieler Bucht.
Sonderforschungsbereich 95, SFB rep. 40 (in press).
- NAUEN, C.E. & BOHM, L., 1979 - Skeletal growth in the Echinoderm *Asterias rubens* L. (Asteroidea, Echinodermata) estimated by ⁴⁵Ca-Labeling.
J. exp. mar. Biol. Ecol., 38, 261-269.
- ORTON, J.H. & FRASER, J.H., 1930 - Rate of growth of the common starfish, *Asterias rubens*.
Nature, 126 : 567.
- PEARSE, J.S. & PEARSE, U.B., 1975 - Growth zones in the Echinoid skeleton.
Amer. Zool., 15 , 731-753.

- PICARD, J., 1962 a - Méthode d'étude qualitative des biocénoses des substrats meubles.
Rec. Trav. St. Mar. Endoume, 31 (47).
- PRENANT, M., 1963 - Etude écologique sur les sables intercotidiaux.
Cah. Biol. mar., 353-397.
- PRENANT, M., 1936 - Notes bionomiques sur le littoral de la Baie de Douarnenez.
C.R. Soc. Biogéogr., XIII, 1936.
- PRENANT, M., 1948 - Biologie et marxisme.
Ed. Hier et Aujourd'hui, 335 pp.
- QUINIOU, F., 1975 - La pêche au chalut à perche en Baie de Douarnenez. I : Aspect qualitatif et quantitatif.
D.E.A., U.B.O., Brest.
- QUINIOU, L., 1975 - La pêche au chalut à perche en Baie de Douarnenez. II : Données sur la biologie d'un Gadidé : *Trisopterus minutus* L.
D.E.A., U.B.O., Brest.
- QUINIOU, L., 1978 - Les Poissons démersaux de la Baie de Douarnenez. Alimentation et Ecologie.
Thèse 3ème Cycle, Fac. Sc., Brest, 222 p.
- RASMUSSEN, B.N., 1965 - On taxonomy and biology of the North-Atlantic species of the asteroid genus *Henricia* (Gray).
Meddelelser fra Danmarks Fiskeri-og Havundersogelser, 4, 157-213.
- SKJAEVELAND, S.H., 1973 - Ecology of Echinoderms in Borgefjorden, North-Trondelag, Norway.
Miscellanea, 8, 51 pp.
- SMITH, G., 1940 - Factors limiting distribution and size of the starfish.
Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 5, 84-103.
- SNEDECOR, G.N. & COCHRAN, W.G., 1967 - Statistical methods.
Iowa State University Press. Ames. Iowa, 593 p.

- TEISSIER, G., 1948 - La relation d'allométrie. Sa signification statistique et biologique.
Biometrica, 4 . 14-18.
- THIEL, H.J., 1970 - Ein Fotoschlitten für biologische und geologische Kartierungen des Meeresbodens.
Marine Biology, 7, 223-229.
- TOMLINSON, P.K., 1970 - The resources agency of California.
Dept. Fish and Game, Programm NORMSEP (Fortran IV).
- TOULEMONT, A., 1972 - Influence de la nature granulométrique des sédiments sur les structures benthiques. Baies de Douarnenez et d'Audierne (Ouest-Finistère).
Cah. Biol. Mar. , 13, 91-136.
- TYLER, A.P. & BANNER, F.T., 1977 - The effect of coastal hydrodynamics on the Echinoderm distribution in the sublittoral of Oxwich Bay, Bristol Channel.
Est. coast. mar. sc., 5, 293-308.
- URSIN, E., 1960 - A quantitative investigation of the Echinoderm fauna of the central North Sea.
Medd. Danm. fish, 2 (24), 204 pp.
- VEVERS, H.G., 1949 - The biology of *Asterias rubens* L. : growth and reproduction.
J. mar. biol. Ass. U.K., 28, 165-187.
- WARNER, G.F., 1971 - On the ecology of a dense bed of the brittle-star *Ophiotrix fragilis*.
J. mar. biol. Ass. U.K., 51, 267-282.
- WARWICK, R.M., GEORGE, C.L. & DAVIES, J.R., 1978 - Annual macrofauna production in a *Venus* community.
Est. coast. mar. sc., 7, 215-241.
- WIGLEY, R.L. & THEROUX, R.B., 1970 - Sea-bottom photographs and macrobenthos collections from the continental shelf of Massachusetts.
Special Scientific Report. United states Department of the Interior, Fish and Wildlife Service (Fishes), 613, 3 pp.

- WILSON, J.B., 1977 - The role of manned sumersibles in sedimentological and faunal investigations on the United Kingdom continental shelf.
In, *Submersibles and their uses in Oceanography*
(Ed. R.A. Geyer), Amsterdam : Elsevier : 151-167.
- WILSON, J.B., HOLME, N.A. & BARRETT, R.L., 1977 - Population dispersal in the Brittle-star *Ophiocomina nigra* (Abildgaard) (Echinodermata : Ophiuroidea).
J. mar. biol. Ass. U.K., 57, 405-439.

A N N E X E I

ZONES	BAIE DE DOUARNENEZ					BAIE DE CONCARNEAU			
	ZONE INTERTIDALE	ZONE SUBTIDALE				ZONE SUBTIDALE			
DATE	ABER	ABER A	Ste ANNE B	JUMENT C	St NORGARD D	A	B	C	D
MARS 75							10		
OCTOBRE 75							20		
SEPTEMBRE 76	25								
OCTOBRE 76	25								
NOVEMBRE 76	23								
MARS 77	8		22						
AVRIL 77	5	22	22	22					
MAI 77	5								
JUIN 77	3		9		30	17	17	17	
JUILLET 77	7		11						
AOUT 77	14	23	28	23	23				
SEPTEMBRE 77	16	20	21	20	20	16	16	16	16
OCTOBRE 77	14	18	17	18	18				
NOVEMBRE 77	12		22						
DECEMBRE 77	12								
JANVIER 78	10								
FEVRIER 78	9								
MARS 78	10	7	9						
AVRIL 78	25	7	4	7	7				
MAI 78	23		8						
JUIN 78	22	21		21	21	27	27		
JUILLET 78	20								
AOUT 78	21	23		23	23				
SEPTEMBRE 78	18			13	13	26	26		
OCTOBRE 78	16		10						
NOVEMBRE 78		16	13	16					
DECEMBRE 78	1								
JANVIER 79	29	31	24	31	31				
FEVRIER 79	28								
MARS 79			22						
AVRIL 79	26		4						
MAI 79			7	10	10				
JUIN 79			6						

Calendrier de l'échantillonnage

A N N E X E II

Evolution de la structure démographique des populations d'*Asterias rubens*. Résultats de l'analyse par le programme NORMSEP. Chaque cohorte est définie par sa moyenne (\bar{X}), son écart-type (σ), son effectif (N). La deuxième colonne à droite donne la valeur du χ^2 (calculé sur les différences entre la somme des composantes normales extraites par le programme NORMSEP et la distribution réelle) et le nombre de degrés de liberté correspondant (D.D.L.).

I (Zone A intertidal)

CLASSES DATE	0	I	II	III	IV	V	VI	χ^2 D.D.L.
22 MARS 77	\bar{X} 2,10 σ 0,35 N 15	3,32 0,46 164	4,57 0,52 303	5,47 0,51 207	6,39 0,46 161	7,77 0,58 98		15 61
9 JUIN 77	\bar{X} 2,27 σ 0,37 N 18	3,69 0,60 33	4,56 0,36 10	5,49 0,25 3	6,66 0,28 5			0,75 37
11 JUIL. 77	\bar{X} 1,74 σ 0,19 N 3	2,44 0,38 12	3,46 0,40 16	4,42 0,41 16	5,67 0,42 12			0,30 39
28 AOUT 77	\bar{X} 1,99 σ 0,22 N 1	2,56 0,41 13	3,79 0,44 13	4,92 0,53 27	5,82 0,28 4			0,678 27
21 SEPT. 77	\bar{X} 1,98 σ 0,28 N 32	2,55 0,37 36	3,78 0,40 45	4,92 0,43 42	5,89 0,34 15	6,78 0,43 6,61		1,143 40
17 OCT. 77	\bar{X} 1,91 σ 0,35 N 18	2,74 0,41 40	3,72 0,42 44	4,77 0,40 28	5,87 0,34 16			0,346 36
9 MARS 78	\bar{X} 2,00 σ 0,41 N 8	3,40 0,29 8	4,46 0,35 12	5,52 0,32 12	6,26 0,34 9	7,46 0,50 20		8,5 59
4 AVRIL 78	\bar{X} 2,22 σ 0,47 N 119	3,14 0,43 75	4,10 0,40 85	5,11 0,46 94	6,17 0,49 135	7,37 0,49 87		33,899 63
8 MAI 78	\bar{X} 2,05 σ 0,35 N 27	3,22 0,53 55	4,50 0,44 48	5,50 0,39 47	6,44 0,42 52	7,57 0,42 40		10,28 60
10 OCT. 78	\bar{X} 2,02 σ 0,35 N 50	2,85 0,48 86	3,79 0,40 51	4,68 0,41 66	5,43 0,34 35	6,57 0,52 62	7,50 0,44 24	7,712 58
13 NOV. 78	\bar{X} σ N	2,67 0,40 33	3,36 0,41 58	4,52 0,47 58	5,68 0,45 47	6,98 0,36 30		5,468 43
24 JANV. 79	\bar{X} 2,11 σ 0,33 N 15	2,97 0,39 30	3,85 0,45 20	4,90 0,45 26	6,04 0,39 12	7,01 0,21 3		0,28 44
22 MARS 79	\bar{X} 2,41 σ 0,30 N 24	3,20 0,38 69	4,18 0,35 55	5,17 0,46 71	6,41 0,40 33	7,60 0,60 32		7,833 51
4 AVRIL 79	\bar{X} 94 σ 0,45 N 55	3,02 0,48 45	4,37 0,43 29	5,31 0,42 6	6,61 0,35 12			1,546 46
7 MAI 79	\bar{X} 2,49 σ 0,53 N 125	3,48 0,46 104	4,53 0,51 67	5,41 0,40 36	6,57 0,56 49			5,778 64
JUIN 79	\bar{X} 2,41 σ 0,56 N 32	3,38 0,51 41	4,76 0,50 28	5,85 0,54 22	6,65 0,23 11			3,924 41

CLASSES		0	I	II	III	IV	V	VI	χ^2
DATE									D.D.L.
22 AVRIL 77	\bar{X}		2,21	3,42	4,55	5,56	7,10	8,29	3,605 54
	σ		0,41	0,41	0,40	0,46	0,51	0,29	
	N		84	38	30	27	10	4	
20 SEPT. 77	\bar{X}		1,76	2,49	3,61	4,84	5,98	7,63	1,878 56
	σ		0,26	0,47	0,51	0,50	0,55	0,54	
	N		11	120	97	90	68	40	
18 OCT. 77	\bar{X}		1,77	2,43	3,61	5,00	6,39	7,99	6,267 56
	σ		0,27	0,52	0,55	0,52	0,60	0,38	
	N		6	193	134	98	56	9	
7 MARS 78	\bar{X}		2,04	2,89	3,85	5,52	7,41		4,457 46
	σ		0,41	0,38	0,42	0,45	0,43		
	N		9	19	12	10	3		
7 AVRIL 78	\bar{X}		2,15	3,40	4,93	5,96	7,50		15,451 61
	σ		0,30	0,56	0,50	0,50	0,45		
	N		54	98	39	49	0,10		
21 JUIN 78	\bar{X}		2,39	3,73	5,02	5,96	7,63		3,769 52
	σ		0,27	0,59	0,47	0,54	0,67		
	N		6	52	29	35	39		
23 AOUT 78	\bar{X}	0,64		2,54	4,27				5,443 35
	σ	0,25		0,47	0,38				
	N	12		30	5				
16 NOV. 78	\bar{X}	0,95		2,46	3,99	5,39	6,65	8,04	2,799 54
	σ	0,20		0,49	0,47	0,39	0,54	0,29	
	N	1		19	15	7	11	2	
31 JANV. 79	\bar{X}		2,07	2,98	4,26	5,41	6,99	8,21	4,888 47
	σ		0,30	0,36	0,42	0,37	0,43	0,34	
	N		3	9	7	3	4	5	

CLASSES DATE		0	I	II	III	IV	V	VI	χ^2 D. D. L.
OCT. 76	\bar{X}	1,21	2,67	3,84	5,30	6,64	8,03		3,422 57
	σ	0,22	0,53	0,58	0,47	0,33	0,41		
	N	2	29	37	32	14	14		
NOV. 76	\bar{X}	1,06	2,33	3,36	5,26				0,684 34
	σ	0,35	0,37	0,39	0,55				
	N	41	17	13	7				
AVRIL 76	\bar{X}	1,60	2,87	4,20					3,737 34
	σ	0,43	0,42	0,46					
	N	88	34	14					
MAI 77	\bar{X}	1,98	2,87	4,41	5,63				1,950 39
	σ	0,41	0,45	0,66	0,35				
	N	131	53	35	9				
JUN 77	\bar{X}	2,26	3,07	4,77					5,995 76
	σ	0,45	0,54	0,52					
	N	119	97	25					
AOUT 77	\bar{X}		2,44	3,63	4,68	5,94			2,184 37
	σ	-	0,43	0,42	0,33	0,34			
	N		99	89	27	7			
SEPT. 77	\bar{X}		2,90	4,21	4,99	6,02			4,481 41
	σ	-	0,53	0,41	0,37	0,65			
	N		123	47	18	12			
OCT. 77	\bar{X}	1,58	2,98	4,21	5,26	6,28			1,431 42
	σ	0,27	0,53	0,47	0,38	0,55			
	N	9	89	45	9	9			
DEC. 77	\bar{X}	2,05	3,05	4,44	5,52	6,57			1,792 36
	σ	0,33	0,50	0,49	0,25	0,40			
	N	7	35	26	4	4			
JANV. 78	\bar{X}	2,07	2,80	4,10	5,25	6,37			0,861 35
	σ	0,24	0,32	0,46	0,43	0,39			
	N	5	28	48	26	7			
FEV. 78	\bar{X}	1,37		4,08	5,19	6,90			1,049 48
	σ	0,39	*	0,43	0,53	0,40			
	N	8		28	45	14			
MARS 78	\bar{X}	1,66		4,38	5,45	6,73			0,409 39
	σ	0,24	*	0,37	0,47	0,39			
	N	15		21	17	5			

3 bis (Zone B)

AVRIL 78	\bar{X}	1,46		4,42	5,24	6,79			
	σ	0,31	*	0,32	0,38	0,54			1,900
	N	20		6	27	18			49
MAI 78	\bar{X}	2,13	3,14	4,41	5,65	6,85			
	σ	0,39	0,43	0,35	0,42	0,38			0,304
	N	13	27	14	4	3			38
JUIN 78	\bar{X}	2,16	3,17	4,60	6,10	6,82			
	σ	0,45	0,47	0,58	0,43	0,31			1,336
	N	39	66	63	8	5			43
JUIL. 78	\bar{X}	2,30	3,26	4,88	6,27				
	σ	0,45	0,55	0,48	0,52				2,746
	N	27	72	52	20				44
AOUT 78	\bar{X}	0,80	2,78	4,09	4,98	6,21			
	σ	0,29	0,35	0,35	0,33	0,47			12,780
	N	40	26	17	14	8			50
SEPT. 78	\bar{X}	1,03	2,91	4,08	5,11	6,41			
	σ	0,35	0,50	0,41	0,45	0,44			2,250
	N	56	51	32	10	17			53
16 OCT. 78	\bar{X}	1,09	2,67	4,00	5,27	6,69			
	σ	0,34	0,47	0,41	0,33	0,43			10,039
	N	70	61	52	6	5			52
1 DEC. 78	\bar{X}	1,06		4,09	5,35				
	σ	0,33	*	0,41	0,32				1,109
	N	27		8	4				36
29 JANV. 79	\bar{X}	1,21		4,11	5,61				
	σ	0,43	*	0,54	0,51				2,423
	N	57		12	21				47
28 FEV. 79	\bar{X}	1,05							
	σ	0,37	*						4,561
	N	161							40
24 AVRIL 79	\bar{X}	1,41	2,59	4,60	5,99				
	σ	0,40	0,56	0,42	0,26				6,464
	N	77	47	10	4				45

* Dédoublément de la classe I

CLASSES DATE	0	I	II	III	IV	V	VI	χ^2 D.D.L.
\bar{X} AVRIL 77 σ N	1,92 0,30 5	2,78 0,47 39	3,83 0,29 23	4,65 0,26 10	5,34 0,27 10	6,38 0,40 9		0,863 35
\bar{X} AOUT 77 σ N	2,57 0,28 7	3,45 0,22 4	4,14 0,33 10	5,12 0,37 14	6,02 0,38 11	7,40 0,31 6		0,119 36
\bar{X} SEPT. 77 σ N		2,33 0,47 71	3,31 0,46 38	4,33 0,39 14	5,62 0,39 15	6,71 0,36 9		1,869 43
\bar{X} OCT. 77 σ N		2,42 0,43 7	3,38 0,34 11	4,37 0,39 23	5,15 0,31 9	6,22 0,31 10	7,05 0,27 6	0,264 35
\bar{X} AVRIL 78 σ N	1,79 0,32 80	2,90 0,68 109	4,29 0,36 22					11,594 30
\bar{X} JUN 78 σ N	2,13 0,37 62	3,22 0,44 42	4,33 0,43 27	5,32 0,47 21	6,50 0,34 12			1,175 55
\bar{X} AOUT 78 σ N	2,14 0,36 37	3,22 0,45 17	4,45 0,37 10	6,21 0,34 4				1,975 38
\bar{X} SEPT. 78 σ N	0,56 0,20 1	2,16 0,45 45	3,78 0,43 29	4,58 0,35 18	5,49 0,39 24	6,47 0,40 31		15,369 67
\bar{X} NOV. 78 σ N	1 0,21 1	2,52 0,34 9	3,40 0,35 9	4,58 0,41 7	5,90 0,42 11	7,14 0,47 22		1,946 61
\bar{X} JANV. 79 σ N	1,74 0,20 4	2,58 0,35 39	3,70 0,32 10	4,79 0,31 8				3,875 24
\bar{X} MAI 79 σ N	2,09 0,37 30	2,86 0,39 79	3,79 0,36 36	4,90 0,47 54	6,14 0,46 29			1,031 41

COMPARAISON DES QUATRE DROITES DE REGRESSION

A/ COMPARAISON DES VARIANCES RESIDUELLES AU MOYEN DU TEST DE BARTLETT :

La fonction discriminante est :

$$X^2 = \frac{1}{C} \left(\vartheta \log_e S^2 - \sum_{i=1}^K \vartheta_i \log_e S_i^2 \right)$$

K : nombre de droites comparées

N_i : nombre de couples d'une droite i

S_i² : variance résiduelle de la droite i

ϑ i : N_i - 2

X² calculé = 5,99

Or, la loi de Pearson à K - 1 = 3 degrés de liberté, donne la limite X²_{0,95} à 7,81. On ne peut donc pas refuser l'hypothèse d'une égalité des variances résiduelles.

B/ COMPARAISON DES PENTES DES DROITES DE REGRESSION 2 A 2 PAR LE TEST DE STUDENT :

Le tableau suivant donne les valeurs de la fonction discriminante :

$$t = \frac{b_1 - b_2}{\sqrt{S_{b_1}^2 + S_{b_2}^2}} \quad \text{où} \quad \begin{array}{l} b_1 \text{ est la pente d'une droite 1} \\ S_{b_1}^2 \text{ sa variance} \end{array}$$

	B/C	A ₁ /C	A ₂ /C	A ₁ /B	A ₂ /B	A ₁ /A ₂
t	0,436	-8,11	- 5,35	- 7,38	- 14,97	+ 2,59
ϑ	83	98	73	91	66	81

A₁ : ABER (intertidal)

B : Ste ANNE

A₂ : ABER (subtidal)

C : JUMENT

Les pentes sont considérées comme différentes quant t est situé en dehors des limites $\pm t_1 - \alpha/2$, soit pour t_{0,995} : $\pm 2,62$ (minimum) et $\pm 2,66$ (maximum) en fonction du nombre de degrés de liberté considéré. On ne peut donc refuser l'hypothèse du parallélisme des droites B et C d'une part, A₁ et A₂ d'autre part.

C/ COMPARAISON DES DROITES DE REGRESSION PARALLELES PAR LE TEST DE STUDENT :

Le tableau suivant donne les valeurs de la fonction discriminante :

$$t = \frac{y'_1 - y'_2}{\sqrt{S_{y'_1}^2 + S_{y'_2}^2}} \quad \text{où} \quad \begin{array}{l} y'_1 \text{ représente l'ordonnée correspondant} \\ \text{à l'abscisse } x_0 \text{ sur la droite 1} \\ S_{y'_1}^2 : \text{ la variance associée} \end{array}$$

	B/C	A ₁ /A ₂
t	+ 3,23	- 1,5
ϑ	83	81

Pour t_{0,995} seule la valeur - 1,5 se trouve à l'intérieur des limites ($\pm 2,65$).

Les droites A₁ et A₂ peuvent donc être considérées comme confondues

Estimation des biomasses d'Etoile de mer

I - Calcul des biomasses et densités dans chaque unité biosédimentaire

Ces données quantitatives ont été estimées d'après les résultats des dragages, en leur appliquant un coefficient de correction établi par NAUEN (1978), correspondant au pourcentage de capture de la drague dans chaque type de sédiment.

1) Sables fins :

	Biomasse totale (en tonnes)	Biomasse/m ² (en g)	Densité/m ²
<i>Asterias rubens</i>	900	5,5	0,4
<i>Marthasterias glacialis</i>	950	5,8	0,04
<i>Astropecten irregularis</i>	33,5	0,2	0,03

2) Sables envasés :

<i>Asterias r.</i>	330	26	1,8
<i>Marthasterias g.</i>	1000	80	0,6
<i>Astropecten i.</i>	0,8		

3) Sables hétérogènes envasés :

<i>Asterias r.</i>	1300	28	2
<i>Marthasterias g.</i>	11800	250	1,8

4) Sables grossiers :

<i>Asterias r.</i>	25	1,6	0,1
<i>Marthasterias g.</i>	10	0,7	0,005
<i>Astropecten i.</i>	1,5		

5) Graviers

<i>Asterias r.</i>	5	0,3	0,02
<i>Marthasterias g.</i>	45	3	0,02
<i>Astropecten i.</i>	0,4		

6) TOTAL

<i>Asterias r.</i>	2600	10	0,7
<i>Marthasterias g.</i>	13800	55	0,4
<i>Astropecten i.</i>	36	0,1	

Conclusion : on dénombre donc environ 16 500 tonnes d'Etoiles de mer dans la baie de Douarnenez correspondant à 1,2 individus/m².

II - Relation entre la consommation des Etoiles de mer et la production de Mollusques dans la baie.

- Si l'on considère, d'après Feeder (1970) qu'une Etoile de mer mange 1 % de son propre poids par jour, le stock de la baie consomme environ 165 tonnes d'organismes benthiques par jour, soit 60.000 tonnes par an, sous forme principalement de Mollusques.
- La biomasse de Mollusques de la baie est estimée à environ 8500 tonnes (sur 16 000 tonnes d'endofaune). Si la production des espèces de Mollusques présents, estimée d'après les calculs de Warwick et al (1978, 1980) s'élève en poids frais à environ 260 g par m² et par an, la production annuelle globale de la baie est alors proche de 65.000 tonnes.

Conclusion : La consommation annuelle des Etoiles de mer, ainsi estimée, est alors sensiblement égale à la production de Mollusques. Malgré l'imprécision du calcul, ces résultats soulignent le danger d'une prolifération des Astérides, notamment pour le maintien d'un stock d'organismes benthiques consommables par les poissons démersaux.