



Thèse de doctorat présentée à l'Université d'Aix-Marseille II

Spécialité : Sciences de l'environnement marin

Présentée par :

Marie SAVINA

en vue de l'obtention du :

Doctorat de l'Université d'Aix-Marseille II

Modélisation écologique des populations
de palourdes roses (*Paphia rhomboïdes*)
et d'amandes de mer (*Glycymeris glycymeris*)
en Manche



Jury

Mr François Carlotti
Mr Pierre Chardy
Mr Maurice Héral
Mr Jean-Christophe Poggiale
Mr Alain Ménesguen
Mr Patrick Berthou
Mr Bernard Quéguiner

Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Directeur de thèse
Responsable scientifique
Responsable scientifique
Examineur

Que Messieurs Jean-Christophe Poggiale, Alain Ménesguen, Patrick Berthou, Pierre Chardy, François Carlotti, Maurice Héral, François Carlotti et Bernard Quéguiner soient ici remerciés de l'intérêt qu'ils portent à ce travail en participant au jury de cette thèse.

Ce projet a été financé par IFREMER et par la région Bretagne, je remercie donc les personnes qui ont décidé de me faire confiance pour sa réalisation.

Ce travail a été encadré par Messieurs Alain Ménesguen et Patrick Berthou. Je remercie Alain Ménesguen pour sa présence constante tout au long de ce travail, qu'il s'agisse de m'apporter sa compétence technique et sa grande expérience en modélisation écologique, ou de corriger les divers manuscrits que j'ai pu rédiger. Il sait aussi accorder de l'autonomie à ses étudiants, et se montre attentif à leurs conditions de travail, ce qui en fait un encadrant résolument moderne. Patrick Berthou m'a initiée à l'étude des populations de coquillages exploités, et m'a apporté ses connaissances sur les pêcheries de petits bivalves du Golfe Normand-Breton. Il a tout mis en œuvre pour favoriser mes contacts avec les professionnels, et organiser les campagnes BIVALVES, qu'il en soit ici remercié.

Jean-Christophe Poggiale a accepté de diriger cette thèse, et malgré l'éloignement, nous avons pu avoir quelques discussions enrichissantes sur mon travail, je lui exprime donc toute ma reconnaissance.

Cette thèse a été réalisée à la fois au laboratoire de Biodiversité Benthique de la Direction de l'Environnement littoral, et au laboratoire brestois du département des ressources halieutiques de la Direction des Ressources Vivantes. Dans les deux cas, j'ai bénéficié d'un environnement de travail agréable et stimulant, ainsi que des compétences et des moyens mis en œuvre par ces deux laboratoires.

Je tiens à remercier particulièrement :

Philippe Cugier, qui m'a apporté ses compétences en modélisation et sa connaissance d'ELISE chaque fois que cela a été nécessaire, avec la patience et l'efficacité qui le caractérisent ;

Mathilde Pitel, mon binôme pour l'organisation de la campagne BIVALVES, le dépouillement des échantillons et la réflexion sur les résultats, dont l'efficacité, l'humour et la bonne humeur en font une compagne de travail précieuse ;

Dominique Hamon et Michel Blanchard, qui ont chamboulé leurs bureaux respectifs pour me procurer le maximum de documentation sur les études menées dans le Golfe Normand-Breton, et avec qui les discussions sur le benthos m'ont permis d'avancer ;

Spyros Fifas, qui s'est montré très disponible pour discuter de mes résultats et m'apporter ses connaissances en dynamique de populations ;

Erwann Le Gall, Jean-Dominique Gaffet, Jérôme Huet, Sylvain Bermell qui ont participé à la campagne BIVALVES.

J'exprime également toute ma gratitude à toute l'équipe du département d'Ecologie côtière au sein duquel j'ai travaillé, et bénéficié d'une ambiance de travail également stimulante et agréable. Je remercie particulièrement toutes les personnes qui m'ont aidé à un moment ou à autre, en me fournissant des données, des conseils ou des références bibliographiques, et ont manifesté de l'intérêt pour mon travail : Francis Gohin, Jean-François Guillaud, Aline Blanchet, Véronique Loizeau, Jacqueline Le Grand, Pierre Le Hir, Ricardo Silva Jacinto, Anne Marie Le Guellec, Annie Chapelle, Yves Monbet, Cédric Bacher, qui fut également mon rapporteur pour les rapports d'activité intermédiaires.

Je remercie également Philippe Gros qui s'est intéressé à mon travail et m'a fourni des références bibliographiques.

J'ai travaillé à la station IFREMER d'Argenton pendant près d'un mois, j'y ai été accueillie chaleureusement et ai pu réaliser la série d'expérimentations écophysiologiques dans les meilleures conditions, j'exprime toute ma reconnaissance à l'équipe, et remercie en particulier Stéphane Pouvreau, qui m'a initiée à l'art délicat de l'écophysiologie expérimentale, et qui s'est montré très disponible pour discuter des résultats obtenus, et m'orienter dans mon travail pour toute la partie croissance.

J'ai eu l'opportunité de travailler en collaboration avec l'équipe du PNEC Baie du Mont Saint-Michel en particulier lors des campagnes BENTHOMONT : un grand merci à Frédéric Olivier, Eric Thiébaud, Franck Gentil pour avoir permis ma participation à ces campagnes, pour les discussions enrichissantes que nous avons pu avoir et pour leurs conseils avisés.

J'adresse mes remerciements les plus sincères à Monsieur Lapie patron du PESCADOR de Granville et Mr Brézellec patron du SHAMROCK de Saint-Quay, qui m'ont donné de leur temps pour discuter de l'exploitation et de la commercialisation de la palourde rose et de l'amande de mer. Mr Brézellec m'a en outre accueillie sur son bateau, qu'il en soit ici remercié.

Merci aux personnels des criées de Saint-Quay Portrieux, Erquy et Granville qui m'ont aimablement fourni de vive voix ou par téléphone les données nécessaires à mon travail, et à Messieurs Soulas et Halary de "Côtes d'Armor Développement" d'avoir pris du temps pour discuter avec moi de l'exploitation des petits bivalves en Côtes d'Armor et de m'avoir fourni une documentation précieuse.

Mr Cabioch, de la station biologique de Roscoff, nous a fourni de précieuses informations, encore partiellement non publiées, sur la répartition des deux espèces étudiées, je lui adresse ma plus vive reconnaissance pour avoir montré de l'intérêt pour mon travail et pour ses conseils avisés.

Je n'ai pas eu le plaisir de rencontrer le mystérieux Thierry Hoch, sans qui pourtant ce travail n'aurait pas pu être réalisé. Merci pour ce merveilleux modèle compartimental, qui a résisté héroïquement à toutes mes attaques sournoises...

Merci également à Anne-Laure Le Velly qui a travaillé sur la mise en page de ce travail, et à Pierre Bodénes pour ses illustrations parfaites.

Merci au service informatique du centre, d'une efficacité redoutable, et particulièrement à Eric Bernard, David Joncourt et Daniel Courtay qui n'ont pas ménagé leurs efforts pour me sortir de situations aussi délicates qu'inédites.

Merci aux équipages du Thalia et du Côtes de la Manche.

Je remercie tous ceux qui ont contribué à rendre la vie agréable au labo et les pauses sympathiques : mes voisins de bureau successifs (Francoise, Christophe, Benoît), mes compagnons de déjeuner (Philippe et Philippe, Ricardo, Caroline, Nathalie, Anne-Marie...), et bien sûr Aline et Véro.

Hélène, Véro et Fabrice, et Pierre m'ont accueillie maintes fois à bras ouverts sur Brest, lorsque je n'y habitais plus, merci pour votre hospitalité et votre sympathie.

Enfin, merci à ma famille et à mes proches pour leur indéfectible soutien, pour leur patience et leur affection durant ces trois années.

RESUME

La Manche est une mer épicontinentale caractérisée par la richesse et la diversité de sa faune benthique, ce qui a favorisé le développement de pêcheries, de mollusques bivalves en particulier (coquilles Saint-Jacques, praires, coques, amandes de mer, palourdes roses, spisules...). Cette richesse du benthos a également suscité l'intérêt des scientifiques, et différents programmes de grande ampleur étudiant la répartition du benthos ont été menés, principalement durant les années 1970. Parmi les principaux mollusques bivalves recensés, l'amande de mer (*Glycymeris glycymeris*) et la palourde rose (*Paphia rhomboïdes*) se distinguent par leur très large répartition à la fois en Manche et dans le Golfe Normand-Breton, et par leur importance dans la biomasse totale d'organismes filtreurs du Golfe Normand-Breton. Outre ces caractéristiques, l'intérêt halieutique de ces deux espèces, ainsi que l'existence d'une base de données conséquente sur leur répartition, leur biologie et leur écologie font de *Paphia rhomboïdes* et de *Glycymeris glycymeris* des espèces modèles particulièrement intéressantes pour l'étude de la répartition des invertébrés en Manche.

La première partie de ce travail a consisté à compléter et/ou actualiser les données disponibles sur les deux espèces :

- Les données des campagnes d'évaluation directe réalisées dans le Golfe Normand-Breton dans les années 1980 et 1990, ainsi que celles acquises au cours de deux campagnes menées au cours de ce travail ont permis de reconstituer l'évolution des populations durant une vingtaine d'années, et de dégager les principales caractéristiques démographiques de chacun des deux bivalves ainsi que l'effet de l'exploitation sur les populations du Golfe Normand-Breton.
- D'autre part, une étude a été menée sur la croissance de *P. rhomboïdes* et de *G. glycymeris* dans le Golfe Normand-Breton, afin de comparer les deux espèces et d'identifier les paramètres environnementaux influant sur la croissance. Une étude écophysiological expérimentale a permis de mesurer les principaux paramètres de nutrition et de respiration et leurs variations en fonction des paramètres environnementaux (température et concentration de nourriture). Puis une étude comparée de la croissance des deux bivalves en différents secteurs du Golfe a été réalisée, de manière à étudier l'influence des paramètres environnementaux (température, concentration de nourriture, de matière inorganique particulaire, densité d'individus...) sur la croissance en poids et en taille des individus.

Parallèlement à la partie expérimentale, le travail de modélisation a consisté à :

- Développer un modèle écophysiological individuel pour chacun des deux bivalves, dans le but de reproduire correctement leur croissance pondérale dans les différents secteurs du Golfe Normand-Breton sur l'ensemble de leur vie benthique. Les paramètres ont été ajustés à partir des résultats des travaux expérimentaux menés, et les résultats obtenus confrontés aux données de poids moyens de chair par âge obtenus au cours de l'étude de croissance comparée.
- Développer un modèle de dynamique de population pour chacune des deux espèces, spatialisé sur l'ensemble de la Manche, et décrivant l'intégralité de leur cycle de vie (planctonique puis benthique), avec une approche mécaniste. Le but est de reproduire la répartition moyenne des populations réellement observée en faisant tourner le modèle en boucle sur une année météorologique type, à partir d'une situation initiale théorique, et ce jusqu'à stabilisation des résultats. Chacun des deux modèles de dynamique de population est couplé au modèle compartimental hydraulique et de production primaire de Hoch (1997), et comprend une sous-unité écophysiological permettant de simuler la fécondité et la mortalité des individus. Les variables d'état sont : la densité des individus de chaque classe d'âge (ind.m^{-2} ou ind.m^{-3} pour les larves) et le poids de chair moyen individuel de chaque classe d'âge (uniquement pour les individus benthiques). Dans le cas de la *Paphia rhomboïdes*, ce modèle permet de reproduire dans les grandes lignes la répartition observée à l'échelle de la Manche, notamment sa concentration dans le golfe Normand-Breton et le secteur sud de la Manche orientale, et sa quasi-absence de la Manche occidentale. En ce qui concerne *Glycymeris glycymeris*, ce modèle ne permet pas de reproduire correctement la répartition observée ; principalement du fait des problèmes rencontrés dans la modélisation écophysiological de cette espèce..

MOTS CLES : Manche, Golfe Normand-Breton, *Paphia rhomboïdes*, *Glycymeris glycymeris*, modélisation numérique-écologique-spatialisée-déterministe, répartition des invertébrés benthiques, écophysiological, croissance, exploitation des bivalves sauvages.

SOMMAIRE

<u>Introduction</u>	1
<u>Chapitre I : Bilan des connaissances</u>	3
1 Biologie générale des bivalves filtreurs marins, et de Paphia rhomboïdes et Glycymeris glycymeris en particulier	4
1.1 Classification et description des espèces étudiées	4
1.2 Biotope et comportement	5
1.3 La circulation de l'eau de mer dans la cavité palléale (ventilation)	6
1.4 Nutrition des bivalves	11
1.5 La respiration	13
1.6 La reproduction	15
1.7 Croissance	18
1.8 Mortalité	19
1.9 La phase larvaire et le recrutement	20
2 Les populations de bivalves en Manche	21
2.1 Caractéristiques hydrobiologiques du site d'étude	21
2.2 Le benthos de la Manche	27
2.3 Répartition des invertébrés benthiques en Manche	28
<u>Chapitre II : Outil, campagnes et équipements</u>	41
1 La base de données bivalves	42
2 Les campagnes à la mer	42
2.1 La campagne BIVALVES	42
2.2 Les campagnes BENTHOMONT	44
2.3 Le traitement des échantillons récoltés	46
3 Le banc de mesures écophysiologicals d'Argenton	47
4 Le logiciel ELISE	49
5 Le modèle compartimental de production primaire (Hoch, 1995)	49
5.1 Le modèle hydraulique	49
5.2 Le modèle de production primaire	50
<u>Chapitre III : Etude démographique des deux espèces en relation avec leur exploitation dans le Golfe Normand-Breton</u>	57
1 Présentation et historique de la pêcherie de petits bivalves dans le Golfe Normand-Breton	58
1.1 Les pêcheries de bivalves dans le GNB	58
1.2 Développement des pêcheries de palourdes roses et d'amandes de mer	59
2 Répartition et évolution des populations de palourdes roses et d'amandes de mer dans le GNB	64
2.1 Traitement des données	64
2.2 Baie de Saint-Brieuc	65
2.3 Large de Saint-Malo	75
2.4 Large Cotentin	77
3 Conclusion	83
<u>Chapitre IV : Croissance et écophysiologicals de Paphia rhomboïdes et Glycymeris glycymeris</u>	84
1 Introduction	86
2 Etude de croissance de P. rhomboïdes et G. glycymeris dans le Golfe Normand-Breton	86
2.1 Matériel et méthodes	86
2.2 Résultats	90

2.3 Conclusion	101
3 Etude écophysiological comparée des deux espèces	103
<i>3.1 Matériel et méthodes</i>	103
<i>3.2 Résultats</i>	107
<i>3.3 Discussion et Conclusion</i>	115
4 Modélisation écophysiological des deux espèces	117
<i>4.1 Introduction</i>	117
<i>4.2 Formalisation des processus</i>	118
<i>4.3 Simulations et résultats</i>	121
<i>4.4 Extension du modèle de croissance à l'ensemble de la Manche</i>	133
5 Conclusion	139
<u>Chapitre V : Modélisation spatialisée de la dynamique des populations</u>	141
1 Développement du modèle de dynamique de population	142
<i>1.1 Les modèles existants</i>	142
<i>1.2 Schéma conceptuel</i>	144
<i>1.3 Formulation des processus</i>	146
2 Cas de la palourde rose	151
<i>2.1 Formulations spécifiques et paramétrisation</i>	151
<i>2.2 Résultats sur 1 an</i>	153
<i>2.3 Résultats sur 15 ans</i>	155
3 Cas de l'amande de mer	166
<i>3.1 Formulations spécifiques et paramétrisation</i>	166
<i>3.2 Résultats sur 1 an</i>	168
<i>3.3 Résultats sur 30 ans</i>	169
4 Conclusion	171
<u>Discussion et perspectives</u>	174
BIBLIOGRAPHIE	177
ANNEXES	

INTRODUCTION

La Manche est une mer épicontinentale caractérisée par la richesse et l'abondance de sa faune benthique (Holme, 1966 ; Cabioch et al, 1977), ce qui, d'une part, a permis le développement de pêcheries traditionnelles (coquille Saint-Jacques, praire, coques ..., cf. **chapitres I-2.2.1 et III-1**) et, d'autre part, stimulé le développement de programmes d'études de grande ampleur visant à inventorier les espèces benthiques présentes et étudier leur répartition en fonction des caractéristiques environnementales (Holme, 1966 ; Cabioch, 1968 ; Retière, 1979 ; Gentil, 1976 ; Cabioch et Glaçon, 1975 et 1977 ; Cabioch et al, 1977, cf. **chapitre I, 2.2 et 2.3**).

Le golfe Normand-Breton, carrefour naturel entre la Manche orientale, la Manche occidentale et le continent, est une zone où les activités humaines sont importantes et diversifiées ; ses intérêts halieutique, touristique et patrimonial, ainsi que différents projets d'implantation de centrales nucléaires, ont conduit à développer là aussi de grands programmes d'études pluridisciplinaires, dont des études sur le benthos, exceptionnellement abondant, et dominé par les mollusques bivalves (Retière, 1979 ; Blanchard, 1982 ; Blanchard et al, 1983 ; Blanchard et al, 1986b, cf. **chapitre I-2.2.2**).

Parmi les principaux mollusques bivalves recensés, l'amande de mer et la palourde rose se distinguent par leur très large répartition à la fois en Manche (Holme, 1969) et dans le golfe Normand-Breton (Retière, 1979 ; Noël et al, 1995), ainsi que par leur importance dans la biomasse totale d'organismes filtreurs du golfe Normand-Breton (Retière, 1979 ; Blanchard et al, 1986b, cf. **chapitre III introduction**). Ces deux espèces y sont en outre exploitées depuis une quinzaine d'années. Une filière de commercialisation s'est organisée de manière à valoriser au maximum l'exploitation des ces coquillages de faible valeur commerciale, qui constitue une intéressante activité d'appoint, voire même une activité à plein temps à la belle saison pour certains bateaux (**chapitre III-1**).

A notre connaissance, la palourde rose a été essentiellement étudiée en Manche, et dans une moindre mesure dans les îles Glénan, où elle est également abondante. Les recherches ont porté sur sa répartition en rapport avec les caractéristiques du biotope (Holme, 1966 ; Cabioch, 1968 ; Gentil, 1976 ; Retière, 1979 ; Blanchard, 1982 ; Blanchard et al, 1983 ; Blanchard et al, 1986b ; Noël et al, 1995 ; Morin, 1998), sa dynamique de population et ses potentialités halieutiques (Chassé et Glémarec, 1973 ; Blanchard, 1982 ; Blanchard et al, 1983, 1986a et b ; Berthou, 1985, 1987 et 1989 ; Noël et al, 1995 ; Morin, 1998), enfin sur sa reproduction (Lucas, 1969 ; Glémarec et Bouron, 1978 ; Blanchard et al, 1986a ; Morvan, 1987). Quelques recherches ont également été publiées sur les caractéristiques de la coquille dans des populations au large de Plymouth (Eagar et al, 1984) et sur des affections parasitaires touchant des populations exploitées de Galice (Villalba et al, 1993 et 1999).

L'amande de mer semble avoir davantage suscité l'intérêt des scientifiques. Comme la palourde, elle a fait l'objet d'études sur sa répartition en rapport avec les caractéristiques du biotope (Holme, 1966 ; Cabioch, 1968 ; Gentil, 1976 ; Retière, 1979 ; Blanchard, 1982 ; Blanchard et al, 1983 ; Blanchard et al, 1986b ; Noël et al, 1995 ; Morin, 1998), sur ses potentialités halieutiques (Blanchard, 1982 ; Blanchard et al, 1983 et 1986b ; Berthou, 1985, 1987 et 1989 ; Noël et al, 1995 ; Morin, 1998), ainsi que sur sa reproduction (Lucas, 1964 et 1965 ; Morvan, 1987 ; Steingrimsson, 1989 ; Galap et al, 1997 et 1999). Dans la région de l'île de Man (mer d'Irlande), une étude de dynamique de populations a mis en évidence sa longévité exceptionnelle (50 ans environ, et jusqu'à 107 ans ; Steingrimsson, 1989), ce qui a motivé le choix de cette espèce comme indicatrice de la perturbation à long terme des écosystèmes benthiques liée à la pêche aux engins traînants (Ramsay et al, 2000 et 2001 ; Kaiser, 2000). Son éthologie (Ansell et Trueman, 1967) ainsi que sa respiration (Morris, 1978 ; Brand et Moris, 1984) ont également fait l'objet de quelques publications.

Leur large répartition et leur abondance dans le secteur d'étude, leur intérêt halieutique, ainsi que l'existence d'une base de données conséquente font de *Glycymeris glycymeris* et de *Paphia rhomboïdes* des espèces modèles particulièrement intéressantes pour l'étude de la répartition des

invertébrés benthiques en Manche. En outre, ces deux espèces semblent avoir des stratégies démographiques bien différenciées. La palourde rose vit environ une douzaine d'années, présente une croissance rapide durant 3 à 4 ans, puis lente voir nulle durant le reste de sa vie. A l'inverse, l'amande peut vivre très longtemps (de 25 à 50 ans, voire 100 ans selon les auteurs), et grandit très lentement.

L'approche adoptée jusqu'ici pour étudier la répartition de ces deux bivalves et de manière plus générale les invertébrés benthiques en Manche est descriptive. Elle a consisté à décrire les distributions des espèces (absence, présence, abondance) en les reliant aux caractéristiques des biotopes (climat, nature du substrat, profondeur, courants ...) et d'en déduire les affinités de ces espèces (cf. **chapitre I-2.3**). Nous appuyant sur les connaissances ainsi acquises, nous proposons dans ce travail une démarche qui se veut plus explicative, consistant à identifier les processus biologiques à l'origine de la répartition de ces espèces, à en proposer une formulation déterministe en fonction des conditions environnementales, pour finalement être capable de reproduire cette répartition à l'aide d'un modèle numérique spatialisé.

Le travail présenté ici s'est donc organisé en deux volets :

- Identifier les processus susceptibles d'être à l'origine de la structuration des populations au travers d'une étude bibliographique (**chapitre I**) et d'études complémentaires réalisées au cours de cette thèse (**chapitres III et IV-2 et 3**). Ces études permettant également de compléter les données disponibles sur la biologie et l'écologie des deux espèces considérées.
- Développer un modèle déterministe de dynamique de population applicable à la palourde rose et l'amande de mer, considérant toutes les étapes de la vie de ces bivalves. Il comprend, outre les sous-modèles hydraulique et biogéochimique développés antérieurement (Hoch, 1995, **chapitre II**), un module démographique (**chapitre V**) tant pour la phase larvaire pélagique que pour la phase benthique, et un module de croissance (**chapitre IV-4**) concernant la phase benthique des bivalves. Utilisé en conditions constantes (une année météorologique répétée en boucle) sur de longues périodes (de l'ordre de la dizaine d'années), la capacité de ce modèle à reproduire, à partir de conditions initiales théoriques, la répartition réelle de chacune des deux espèces en Manche est discutée par comparaison aux données expérimentales dont nous disposons, et au vu de la sensibilité des formulations choisies (**chapitre V**).

Chapitre I : Bilan des connaissances

1	BIOLOGIE GENERALE DES BIVALVES FILTREURS MARINS, ET DE PAPHIA RHOMBOÏDES ET GLYCYMERIS GLYCYMERIS EN PARTICULIER	4
1.1	Classification et description des espèces étudiées	4
1.1.1	<i>Glycymeris glycymeris</i>	4
1.1.2	<i>Paphia rhomboïdes</i>	5
1.2	Biotope et comportement	5
1.3	La circulation de l'eau de mer dans la cavité palléale (ventilation)	6
1.3.1	Déroulement et fonctions de la ventilation	7
1.3.2	Régulation de la ventilation et des fonctions associées (nutrition et respiration)	8
1.3.2.1	Influence de la charge particulaire (organique et minérale)	9
1.3.2.2	Influence de la température	10
1.3.2.3	Influence de la vitesse du courant	11
1.3.2.4	Autres facteurs	11
1.4	Nutrition des bivalves	11
1.4.1	Régime alimentaire	11
1.4.2	Variations dans le processus de nutrition	12
1.4.3	Digestion et absorption	12
1.5	La respiration	13
1.5.1	Régulation de la respiration	13
1.6	La reproduction	15
1.6.1	Anatomie et reproduction	15
1.6.2	Déroulement du cycle sexuel	15
1.6.3	La fécondité	16
1.7	Croissance	18
1.7.1	Le cycle annuel de croissance	18
1.7.2	Conséquences sur la structure de la coquille	18
1.7.3	Croissance des individus à l'échelle de leur vie	19
1.8	Mortalité	19
1.9	La phase larvaire et le recrutement	20
2	LES POPULATIONS DE BIVALVES EN MANCHE	21
2.1	Caractéristiques hydrobiologiques du site d'étude	21
2.1.1	La Manche	21
2.1.2	Le golfe Normand-Breton	26
2.2	Le benthos de la Manche	27
2.2.1	Les pêcheries d'espèces benthiques	27
2.2.2	Historique des études réalisées sur le benthos de la Manche et du Golfe Normand-Breton	28
2.3	Répartition des invertébrés benthiques en Manche	28
2.3.1	Structuration spatiale des populations benthiques : cas de la Manche	28
2.3.2	Répartition de la palourde rose	32
2.3.3	Répartition de l'amande de mer	36

1 Biologie générale des bivalves filtreurs marins, et de *Paphia rhomboïdes* et *Glycymeris glycymeris* en particulier

Cette section a pour but de résumer les principaux aspects de la biologie des bivalves, avec des références plus spécifiques aux deux espèces étudiées. Il s'agit d'une synthèse bibliographique, non exhaustive, à laquelle il sera fait référence à la fois lors des discussions sur les résultats expérimentaux obtenus au cours de ce travail et lors de la formalisation des processus biologiques pris en compte dans les modèles écologiques développés (cf. **chapitres IV et V**). Cependant, d'autres aspects de la biologie de la palourde rose et de l'amande de mer pourront être évoqués au fil des discussions.

1.1 Classification et description des espèces étudiées

1.1.1 *Glycymeris glycymeris*

La coquille de l'amande de mer est équilatérale, épaisse et quasi-ronde, de couleur blanche et brune avec une grande variété de motifs. (cf. **photo I-1 et couverture**) Elle présente des stries concentriques relativement apparentes.



photo I-1 : Vue de la coquille de *Glycymeris glycymeris*.

Classification :

Cette espèce est primitive, elle appartient :

- à l'ordre des Filibranchia ;
- au sous-ordre des Taxodonta ;
- à la super-famille des Arcoidea ;
- à la famille des Glycymeridae.

L'amande est donc caractérisée par une organisation primitive des branchies, dont les branches directes et réfléchies sont libres entre elles (*G. Glycymeris*). Le manteau est ouvert, c'est à dire que ses bords sont libres sur toute leur étendue, il n'existe pas de siphons, la circulation de l'eau dans le manteau n'est donc pas contrainte, et le pied (bien développé et adapté au fouissement peu profond) évolue librement à l'extérieur du manteau. Enfin, les palpes labiaux sont réduits et sans appendices (S.F. Arcoidea), et le bord du manteau comporte des yeux composés (F. Glycymeridae). Il n'y a pas de production de byssus (F. Glycymeridae) (*d'après Grassé, 1960*).

1.1.2 *Paphia rhomboïdes*

La palourde rose ou palourde des Glénan possède une coquille de forme triangulaire à ovale, dont la teinte varie entre le blanc crèmeux, le rose et le violet, et qui présente des stries concentriques marquées. (cf. **photo I-2 et couverture**)



Photo I-2 : Vue de la coquille de *Paphia rhomboïdes*.

Classification :

Elle est plus évoluée que l'amande, elle appartient :

- à l'ordre des Eulamellibranchia ;
- au sous-ordre des Heterodonta ;
- à la super-famille des Veneroïdea ;
- à la famille des Veneridae ;
- à la sous-famille des Tapetinae, qui comprend les genres *Tapes*, *Venerupis* et *Paphia*.

Les branchies sont cette fois à filaments réfléchis à jonctions vasculaires, organisés en feuillet branchiaux plissés (S.F. Veneroïdea). Le manteau est fermé par des sutures palléales (O. Eulamellibranchia) qui déterminent deux orifices postérieurs allongés en siphons (S.O. Heterodonta) courts et partiellement soudés. Il n'y a pas non plus de production de byssus (S.F. Veneroïdea) (*d'après Grassé, 1960*).

1.2 **Biotope et comportement**

Les deux espèces vivent enfouies dans les sédiments grossiers subtidiaux, en position verticale. L'amande possède un pied puissant avec une face ventrale aplatie horizontalement (**figure I-1**). Pour s'enfouir, elle enfonce par des mouvements saccadés son pied dont les parties latérales sont repliées l'une contre l'autre, puis, à une certaine profondeur, la face plantaire s'étale largement et ses bords dentelés tendent même à se relever. L'animal est alors ancré dans le sol, et par des contractions musculaires le corps et les valves s'enfoncent. Le même mouvement est reproduit jusqu'à ce que les valves soient totalement enfoncées (Grassé, 1960). Deux positions de vie sont observées, soit la marge ventrale de la coquille et du manteau affleure juste à la surface du sédiment (sables grossiers), soit l'amande est positionnée à quelques centimètres sous la surface (dans les graviers, Ansell et Trueman, 1967). Dans les deux cas, l'eau circule entre les deux valves légèrement disjointes. D'autre part selon les observations de Lucas (1975), les jeunes individus vivent enfouis plus profondément que les individus plus âgés.

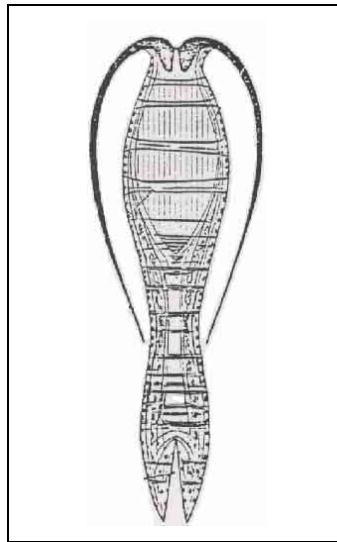


Figure I-1 : Morphologie de l'amande de mer, et de son pied en particulier. D'après Ansell et Trueman (1967)

Le comportement de la palourde rose n'a pas été décrit à notre connaissance, mais elle a un pied moins important et moins musclé que l'amande. Une espèce proche, *Venerupis pullastra*, procède de la manière suivante : les valves s'ouvrent, la pointe du pied s'allonge pour explorer le substratum, puis la partie postérieure du pied s'allonge vers le bas et en arrière en s'élargissant. Il se forme une ancre sur laquelle l'animal peut, par le jeu de ses muscles rétracteurs, s'incliner en avant, puis en arrière en pénétrant de plus en plus dans le sable ; simultanément, les ouvertures siphonales se ferment et les muscles adducteurs se contractent de sorte qu'un flux violent d'eau est dirigé de manière à favoriser l'enfouissement. La même succession de mouvements se reproduit jusqu'à enfouissement complet (Grassé, 1960). En position de vie, les siphons de la palourde rose affleurent à la surface du sédiment.

Ces bivalves sont des animaux sédentaires, vivant généralement dans des milieux côtiers caractérisés par une variabilité importante des facteurs environnementaux, et notamment de la température, de la charge sestonique de l'eau les environnant, et de la composition de ce seston. Ils subissent donc ces variations et doivent s'y adapter.

La principale activité de ces bivalves et leur unique possibilité d'échange avec le milieu extérieur consiste à pomper l'eau de mer qui traverse leur cavité palléale (**ventilation**), et leur assure un apport régulier en oxygène, en nourriture, ainsi que l'élimination des déchets métaboliques et du dioxyde de carbone. (Ne seront détaillées ici que les fonctions de respiration et de nutrition).

Il est donc logique que la ventilation constitue un élément clé à la fois pour le métabolisme individuel, et pour sa régulation en fonction des conditions environnementales.

1.3 La circulation de l'eau de mer dans la cavité palléale (ventilation)

La palourde rose possède deux siphons courts, partiellement soudés et rétractables par lesquels l'eau entre (siphon inhalant) et sort (siphon exhalant). L'amande ne possède pas de siphons, et son manteau est ouvert, c'est à dire qu'il n'existe pas de « sutures palléales » qui ferment la cavité palléale au niveau des bords du manteau. L'eau de mer entre et sort des deux côtés des valves tel que le montre la **figure I-2**.

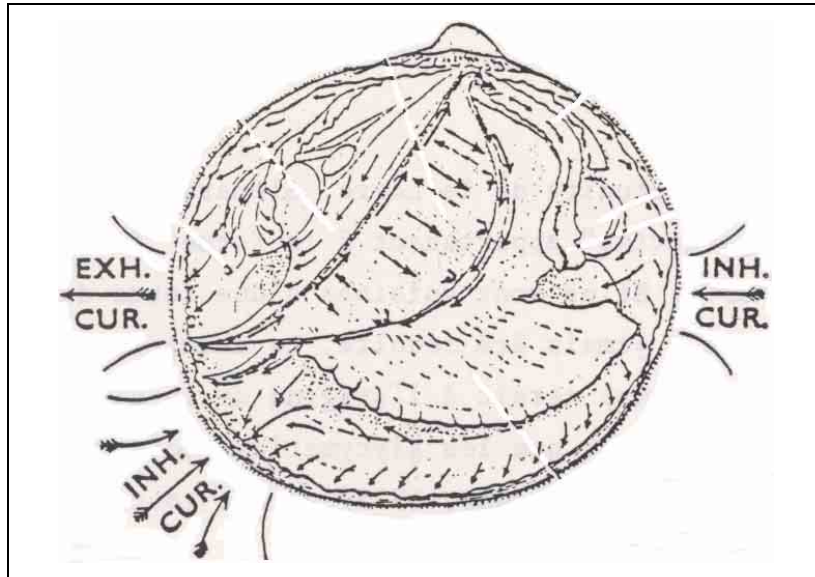


Figure I-2 : circulation de l'eau de mer dans la cavité palléale de *Glycymeris glycymeris*.

Dès lors que les valves sont ouvertes, divers courants initiés par l'activité des cils du manteau et des branchies assurent une circulation régulière de l'eau dans la cavité palléale. Celle-ci peut être également engendrée par les mouvements des filaments branchiaux synchronisés avec l'activité cardiaque, et par les contractions du manteau, de sorte qu'on peut observer, que de petites oscillations dues aux battements du cœur ou de grandes variations dues à des contractions musculaires, se surimposent au courant régulier engendré par l'activité ciliaire (Grassé, 1960).

1.3.1 Déroulement et fonctions de la ventilation

Au niveau de l'ouverture inhalante, un premier tri des éléments en suspension dans l'eau de mer pompée a lieu : seuls sont admis les éléments n'excédant pas une certaine taille, et ne possédant pas d'ornements trop épineux. Chez les formes siphonnées, comme chez *P. rhomboïdes* (mais pas chez *G. glycymeris*, dont la cavité palléale communique avec l'extérieur par une ouverture médiane très large), les tentacules siphonaux peuvent former une grille en se croisant, ce qui limite d'autant plus l'accès des grandes particules. Le siphon inhalant et ses tentacules peuvent de plus présenter des papilles sensorielles qui les rendent sensibles à diverses substances chimiques, permettant ainsi d'éviter l'entrée de corpuscules indésirables.

Le battement des cils latéraux, qui bordent les orifices donnant accès de la cavité infra-branchiale à la cavité supra-branchiale, engendre un courant de nature strictement respiratoire : les filaments et leurs jonctions se trouvent baignés dans de l'eau constamment renouvelée, d'où ils extraient, grâce à la masse sanguine qu'ils renferment, une certaine proportion de l'oxygène qu'elle contient.

Les particules tenues en suspension arrivant au contact des branchies subissent un second tri : elles sont arrêtées par les cils latéraux qui opèrent une minutieuse filtration de l'eau, ou immobilisées par le film de mucus sécrété par la surface branchiale, puis entraînées par activité ciliaire soit vers les palpes labiaux, soit vers le bord des branchies en vue de leur élimination.

Enfin, au niveau des palpes labiaux les éléments planctoniques sont ingérés, ou rejetés en raison de leur ornements épineux ou de leur taille. La nature même des proies pourrait entrer en jeu lors du tri. Les matériaux rejetés, enrobés de mucus, sont rejetés par les palpes et forment en des points déterminés du bord inférieur de la cavité palléale de petites

accumulations, les **pseudofèces**, que des contractions brusques de l'animal expulsent périodiquement (*d'après Grassé, 1960*).

L'efficacité de rétention est définie par la proportion de particules d'une taille donnée retenue sur les branchies. De manière générale, elle atteint 100% à partir de quelques microns (cf. 1.4.1).

La nourriture **consommée** correspond à celle qui est retenue par les branchies.

La nourriture **ingérée** correspond à la nourriture qui pénètre effectivement dans l'œsophage. Celle-ci présente donc un spectre de taille spécifique :

- le seuil minimal est défini par l'efficacité de rétention des petites particules de l'espèce considérée et dépend donc du type des cils branchiaux et de leur disposition (cf. 1.4.1) ; (le rôle du mucus dans la capture des particules n'est pas considéré dans ce travail faute de données plus précises sur le sujet).
- le seuil maximal est défini par le diamètre du siphon ou du pore inhalant, et la présence éventuelle de cirres. A notre connaissance, la taille maximale des particules a été moins étudiée que la taille minimale, et il est difficile de disposer de valeurs dans la mesure où le diamètre du siphon ou du pore inhalant évolue probablement avec la taille de l'animal.

Nous reviendrons sur la nature de cette nourriture dans la section 1.4.1 de ce chapitre.

1.3.2 Régulation de la ventilation et des fonctions associées (nutrition et respiration)

Un certain nombre de facteurs peuvent influencer sur la circulation de l'eau et même l'interrompre. La régulation de la ventilation s'opère au niveau des valves (ouvertes ou fermées), des siphons s'ils existent, qui sont également plus ou moins ouverts, et de l'activité ciliaire (Grassé, 1960 ; Bernard, 1983).

Les valves peuvent se fermer notamment en cas de stress thermique (températures très fortes ou très basses), chimique, ou en cas d'agression par un prédateur (Grassé, 1960 ; Bernard, 1983). Il semble également que la lumière ait une influence sur l'activité valvaire, favorable ou défavorable selon les espèces (Grassé, 1960). La fermeture des valves s'accompagne d'un arrêt de la respiration, mais dès qu'elles s'entrouvrent si peu que ce soit, la respiration reprend (Grassé, 1960).

L'efficacité de l'activité ciliaire dépend en premier lieu de l'étendue de la zone ciliée (branchies et manteau) évoluant avec la taille de l'animal (avec la surface de l'organisme). Dans la pratique, le débit palléal est exprimé en fonction du poids de l'individu au moyen d'une fonction allométrique de la manière suivante :

$$V = a \times W^b$$

V : intensité de la ventilation (l.h⁻¹) ; a : intensité de la ventilation d'un animal de poids standard, le plus souvent 1 g (L.h⁻¹.g⁻¹ de poids sec) W : poids de chair de l'animal (mg de poids sec ou de poids sec sans cendres) ; b : coefficient allométrique (s.u).

La valeur de « a » varie selon les espèces et les conditions écologiques du milieu. La valeur du coefficient allométrique « b » est le plus souvent de 2/3 (revue bibliographique de Pouvreau *et al*, 1999).

L'amplitude et la vitesse du battement ciliaire varient en fonction de l'état physiologique de l'animal (notamment l'état de maturation des gonades, la maturité sexuelle ayant un effet perturbateur sur différentes fonctions physiologiques, Bernard, 1983) et des paramètres environnementaux : la température, la charge particulaire (organique et minérale), la quantité d'O₂ dissous, la salinité, l'acidité et l'agitation de l'eau.

La ventilation est liée à deux grandes fonctions physiologiques : la respiration et la nutrition ; il est donc difficile d'en étudier les mécanismes de régulation.

1.3.2.1 Influence de la charge particulaire (organique et minérale)

Selon Grassé (et ref. in, 1960), un découplage existe entre le pompage et la filtration ou capture des éléments planctoniques. Ainsi, un animal pourrait pomper de l'eau de mer, sans pour autant filtrer les particules présentes. Ceci suggère que l'intensité du pompage serait alors plutôt régulée par ses besoins respiratoires.

Grassé (1960) précise tout de même que le débit palléal peut être influencé par la concentration des matières en suspension, lorsque celle-ci est particulièrement importante ou qu'il s'agit essentiellement de matériaux inorganiques, dans la mesure où les fortes charges particulaires ralentissent et gênent le pompage (obturation des branchies). La nourriture consommée serait donc régulée à la fois par l'activité de tri au niveau des branchies (et la production de mucus pour la capture des éléments planctoniques), et par la modulation du débit palléal.

Selon Clemmesen et Jorgensen (1987) cependant, le taux de respiration du filtreur (l'huître en l'occurrence dans ce cas) est indépendant du taux de filtration, lui-même contrôlé par la concentration de particules dans l'eau de mer. De la même manière, Bernard (1983) et Jorgensen *et al* (1986) estiment que l'intensité de la ventilation est très supérieure aux besoins respiratoires des bivalves et que par conséquent celle-ci n'est pas contrôlée directement par la demande en oxygène.

Il semble en fait que la ventilation soit influencée à la fois par les besoins nutritionnels et respiratoires de l'animal d'une manière complexe et intégrée (Brand et Morris, 1984).

Il est fréquent, probablement en partie du fait de ces incertitudes, d'étudier le **taux de clearance** d'un animal plutôt que son débit palléal. Le taux de clearance correspond en effet au volume d'eau épuré de son contenu par un filtreur par unité de temps ; il dépend donc à la fois du débit palléal, de l'activité de tri de l'animal et de son efficacité de rétention pour les différentes classes de taille des particules présentes dans l'eau de mer.

Ainsi, il a été démontré que le taux de clearance évolue en fonction de la charge particulaire de l'eau de mer de la manière suivante (**figure I-3**) : (ou le réel taux de pompage pour certaines études).

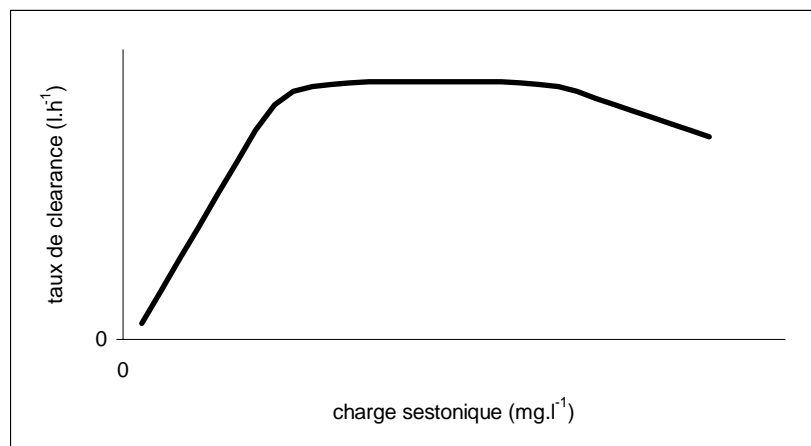


Figure I-3 : Evolution du taux de clearance en fonction de la charge sestonique de l'eau de mer.

La première phase, ascendante, indique un ajustement de la filtration à la teneur de l'eau en nourriture, probablement pour des questions de rentabilité énergétique de l'activité de

nutrition, le bivalve évitant ainsi de dépenser de l'énergie pour filtrer activement une eau pauvre en nourriture (Riisgard *et al*, 2003 ; Winter, 1979 ; Dolmer, 2000).

Les phases stabilisée et descendante sont en rapport avec la vitesse d'ingestion maximale du bivalve qui dépend de sa capacité intestinale et du temps de résidence du seston dans l'estomac (Widdows, 1979). Là encore le fait d'augmenter la filtration au delà de la capacité maximale d'ingestion ne serait pas rentable d'un point de vue énergétique (Bayne *et al*, 1989 ; Fiala-Medioni *et al*, 1983 ; Winter, 1979). Lorsque la vitesse d'ingestion maximale est atteinte, un autre processus permet de rentabiliser la nutrition, il s'agit du tri des particules avant l'ingestion par les palpes labiaux, et l'évacuation des particules non sélectionnées sous forme de pseudo-fèces (Widdows, 1979 ; Barillé, 1996 , Gouletquer *et al*, 1989 ; Defossez et Hawkins, 1997 ; Barillé *et al*, 1997).

L'arrêt total de la filtration et la fermeture des valves, lorsque la charge sestonique est trop importante (particules inorganiques) sert probablement à éviter l'envasement de la cavité palléale et des branchies, rendant impossible toute activité de tri des particules et de nutrition (Grassé, 1960 ; Bernard, 1983).

Le schéma semble être à peu près identique que l'on considère un seston naturel ou uniquement constitué de nourriture (algues de culture), et pour l'ensemble des espèces étudiées, bien que les concentrations-seuils de particules varient selon la composition du seston et d'une espèce à l'autre, selon leur biotope naturel, et leur caractère épibenthique ou fouisseur.

1.3.2.2 Influence de la température

L'activité ciliaire et par conséquent le débit palléal sont influencés par la température du milieu ambiant (Grassé, 1960 ; Gouletquer *et al*, 1989 ; Bernard, 1983 ; Riva et Massé, 1983 ; Winter, 1979). De manière générale, cette influence est mesurée et formalisée sous la forme d'une courbe en cloche (**figure I-4**), reflétant l'existence d'une gamme de température optimale, en dessous et au delà de laquelle le débit diminue (Gouletquer *et al*, 1989 ; Bernard, 1983 ; Winter, 1979).

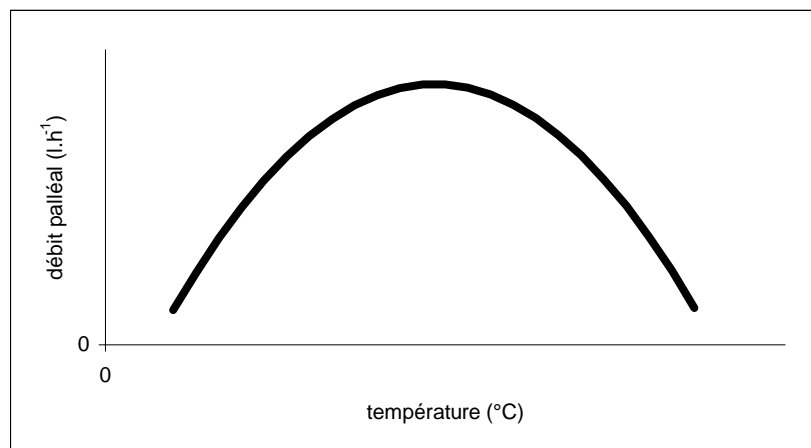


Figure I-4 : Influence de la température sur le débit palléal.

D'autre part, la température exerce également une influence sur le rythme cardiaque et les échanges gazeux au niveau des branchies. La consommation d'oxygène dépend donc de la température, qu'elle soit influencée par le débit palléal ou non.

L'influence de la température sur les processus métaboliques de manière générale n'est pas la même selon les conditions environnementales et la situation géographique du biotope d'origine et selon le caractère sténotherme ou eurytherme des espèces considérés (Grassé, 1960 ; Bernard, 1983 ; Wilson 1991 ; Wilson et Elkaim, 1997). Ainsi pour une

même température, la consommation d'O₂ d'une espèce boréale et son métabolisme sont plus élevés que ceux d'une espèce plus méridionale (Grassé, 1960).

1.3.2.3 Influence de la vitesse du courant

La plupart des expérimentations dont les conclusions sont présentées ici, ont été menées en eau statique, dans des bassins. L'influence de la vitesse du courant ou de l'agitation de l'eau sont cependant suggérés (Grassé, 1960 ; Hawkins *et al*, 1998).

Il apparaît que de faibles vitesses de courant ($\leq 0.1 \text{ m.s}^{-1}$) entraînent une augmentation du taux de filtration (Sobral et Widdows, 2000 et ref. in ; Newell *et al*, 2001), mais il s'agit d'une action indirecte. De faibles courants permettent en effet une bonne homogénéisation des concentrations de nourriture dans l'eau en évitant la création d'une zone dépourvue de nourriture aux abords immédiats de l'animal (Newell *et al*, 2001), ainsi que la remise en suspension de particules nutritives telles que du microphytobenthos (Sobral et Widdows, 2000). Ceci favorise l'activité de nutrition.

Au delà de 0.1 à 0.15 m.s⁻¹, le courant semble être défavorable à la filtration (Wildish *et al*, 1987 ; Sobral et Widdows et ref. in ; Newell *et al*, 2001). La mise en mouvement des sédiments constituant le substrat (augmentation de la turbidité, bombardement des siphons par des grains de sable, mise à nu ou recouvrement des animaux) peut gêner le bivalve dans son activité de filtration (Sobral et Widdows, 2000, *Tapes decussatus*). D'autre part, le fonctionnement de la « pompe » d'un bivalve peut également être altéré par de forts courants, et notamment du fait d'une différence de pression trop importante entre les pores inhalant et exhalant (Newell *et al*, 2001).

1.3.2.4 Autres facteurs

La salinité, la concentration d'O₂, l'acidité ou le pH sont également cités dans les paramètres influant le débit palléal (Grassé, 1960 ; Blanchard, 1989 ; Bernard, 1983 ; Riva et Massé, 1983), toutefois leurs gammes de variation en milieu subtidal brassé nous ont semblé négligeables.

1.4 Nutrition des bivalves

1.4.1 Régime alimentaire

Les bivalves dépourvus de siphons (cas de l'amande) ou possédant des siphons courts soudés (cas de la palourde rose) et/ou rigides, sont considérés comme suspensivores, c'est à dire qu'ils « filtrent » l'eau de mer et se nourrissent des particules nutritives retenues. Ceux possédant des siphons longs et mobiles peuvent avoir un régime déposévore, en aspirant la matière organique déposée sur le sédiment (Blanchard, 1989). Le comportement opportuniste de nombre d'espèces siphonnées, alternant les deux types d'alimentation est cependant signalé (Kang *et al*, 1999 ; Blanchard, 1989).

L'eau de mer pompée par les organismes filtreurs contient des organismes vivants (bactéries, protistes, phytoplancton : dinoflagellés et diatomées, œufs, spores et larves), des détritiques végétaux ou animaux (d'origine marine mais aussi terrestres en milieu côtier), ainsi que de la vase ou du sable. L'étude précise du régime alimentaire d'une espèce peut être réalisée à partir de contenus stomacaux, par traçage isotopique (Kang *et al*, 1999). D'autres études tentent de tester les sources potentielles de nourriture (pour une espèce en un lieu donné), au moyen d'un modèle de croissance en comparant les résultats obtenus avec les croissances réelles observées (Hyun *et al*, 2001). Aucune étude n'a cependant été réalisée à notre connaissance sur les deux espèces étudiées. De manière générale, le phytoplancton et

la matière détritique organique d'origine planctonique susceptibles de sédimenter semblent constituer les principales sources de nourriture (Grassé, 1960 ; Hyun *et al*, 2001).

Il a été vu précédemment que la gamme de taille des particules susceptibles d'être consommées est limitée dans sa tranche supérieure par le diamètre de l'orifice inhalant (siphon avec tentacules ou non ou pore), ainsi que par celui de la bouche, et dans sa tranche inférieure par l'efficacité de rétention de l'animal pour les particules de petite taille. Celle-ci dépend de la disposition et de la nature des cils branchiaux, et atteint les 100% entre 1 et 5-6 μm (Pouvreau *et al*, 1999). Dans notre cas, *P. rhomboïdes* présente des cils eu-latéraux frontaux bien développés (Owen, 1978) et par conséquent, est probablement capable de retenir très efficacement les petites particules ($<2 \mu\text{m}$). A l'inverse, *G. glycymeris* appartient au groupe des Microciliobranchia (Owen, 1978) et ne possède pas de cils eu-latérofrontaux. La taille minimale des particules retenues avec une efficacité de 100% doit donc être autour de 4-5 μm pour cette espèce (e.g : Pouvreau *et al*, 1999).

Cependant, la capture des petits éléments planctoniques (dont les bactéries) peut s'effectuer également grâce au film de mucus éventuellement sécrété par les branchies, détaché en lambeaux et acheminé vers les palpes grâce à l'activité ciliaire.

Les bivalves peuvent également assimiler des éléments solubles tels que des sucres ou des acides aminés directement à travers les branchies (Grassé, 1960 ; Bernard, 1983).

Concernant la limite supérieure de taille, il est difficile de donner une estimation, et ceci d'autant plus qu'elle évolue au cours de la croissance de l'animal.

1.4.2 Variations dans le processus de nutrition

Des périodes alternatives de repos et de nutrition selon la marée, l'éclairement, et la quantité de nourriture ont été observées chez les bivalves (ref. in Blanchard, 1989). Ainsi, des travaux en laboratoire ont montré une périodicité de 12 heures dans la filtration en alternance avec une production de matériel fécal chez *Venerupis pullastra* (espèce proche de *P. rhomboïdes*). Ce cycle rythmique est influencé par la qualité de la nourriture, la taille de l'individu, et la température (ref. in Blanchard, 1989 ; Bernard, 1983).

1.4.3 Digestion et absorption

Les éléments ingérés passent dans l'œsophage puis débouchent dans l'estomac. Le bol alimentaire est trituré et malaxé par le stylet cristallin (sécrété par un caecum de l'estomac) en mouvement, dont la dissolution libre des substances (diastases) permettant une première étape de digestion. Ce malaxage est favorisé par la présence d'un peu de sable. Un tri est ensuite opéré, de manière à ce que le sable et les détritiques sans valeur nutritionnelle soient éliminés par l'intestin, tandis que les particules alimentaires pénètrent dans les canaux des diverticules digestifs où ils seront digérés (Grassé, 1960). Le matériel ingéré parcourt en un temps relativement court toute la longueur du tube digestif (45 mn pour *Cardium edule*, 80 à 150 mn pour *Crassostrea gigas*, Grassé, 1960).

A quelques exceptions près, il est entendu que l'absorption est dépendante de la teneur du seston ingéré en matière organique particulaire (MOP) (Gouletquer *et al.*, 1989 ; Hawkins *et al.*, 1998 ; Winter, 1979 ; Mac Donald *et al*, 1998 ; Iglesias *et al*, 1996 ; Barillé *et al*, 1997). La dilution de la MOP dans la matière inorganique particulaire (MIP) constitue en effet logiquement un obstacle à l'absorption.

L'extrapolation à une teneur en MIP de 0% des relations absorption-MIP définies par les auteurs précédents, donne des taux d'absorption maximum de 52% à 95 % pour la matière organique du seston (plancton et détritique). Des travaux expérimentaux permettent également de connaître les taux d'absorption pour un seston uniquement constitué d'algues phytoplanctoniques.

Une partie du matériel ingéré n'est pas digéré, notamment les grandes diatomées, les spores d'algues, les larves et les dinoflagellés. Les bivalves peuvent en outre ingérer leurs propres larves, qui ressortent pour la plupart intactes. Elles n'ont cependant que très peu de chances de survivre, car elles sont enrobées de mucus et de débris organiques (Grassé, 1960).

1.5 La respiration

La consommation d'O₂ s'effectue a priori dès lors que les valves de l'animal sont ouvertes, même si son débit palléal est nul (Grassé, 1960, Bougrier *et al*, 1998). Il est par contre difficile de savoir si le débit palléal contrôle l'intensité de la consommation d'O₂, dans la mesure où l'animal pompant de l'eau de mer présente le plus souvent une activité de nutrition et a fortiori de digestion (ce qui implique une respiration), rendant ainsi impossible la dissociation des différents processus.

Selon Grassé (1960) et Vahl (1972), la quantité de CO₂ produite (ou l'énergie dépensée) est en raison directe de la quantité d'oxygène utilisée, ce qui implique que la respiration (au sens métabolique du terme) est directement proportionnelle à la consommation d'O₂ qui est mesurée expérimentalement.

De manière générale, la respiration est dissociée en deux processus :

- la respiration de maintenance, nécessaire pour maintenir l'organisme en état de jeûne ;
- la respiration d'activité, correspondant aux coûts métaboliques engendrés par les processus de nutrition (filtration, tri des particules, production de mucus...) et de digestion (Bayne, 1989 et ref. in ; Bayne, 2002).

Une relation linéaire est ainsi mise en évidence entre un indicateur de l'activité de nutrition (en général l'absorption) et la respiration (Bayne, 1989 et ref. in ; Bayne, 2002). L'ordonnée à l'origine de la droite ainsi obtenue donne la respiration de maintenance (**figure I-5**).

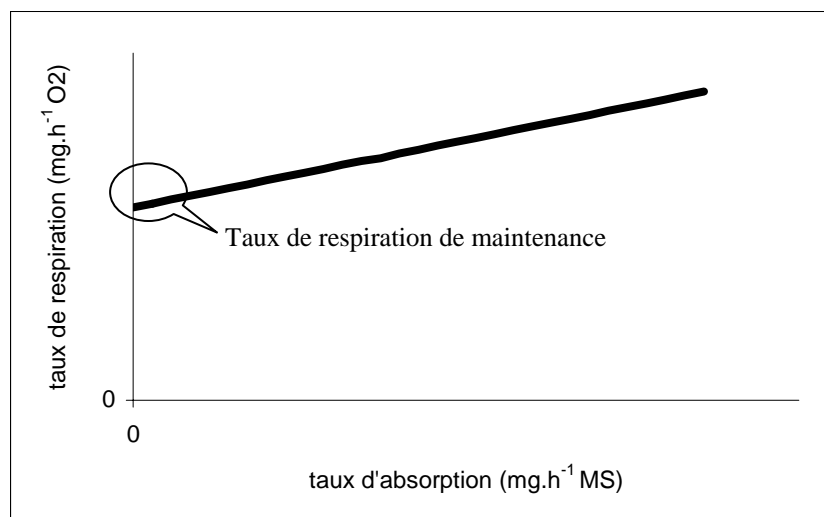


Figure I-5 : Intensité de la respiration en fonction de la température et de l'activité de l'animal.

1.5.1 Régulation de la respiration

L'intensité de la respiration d'un individu dépend de son activité (cf. **section précédente**), de son état physiologique et notamment du stade atteint dans le cycle de reproduction, et de sa taille.

L'activité de reproduction (gamétogénèse, ponte) perturbe en effet le métabolisme général, et influe sur la respiration de l'animal (Bernard, 1983 ; Widdows, 1978 ; Bougrier *et al*, 1998).

Le métabolisme d'un bivalve est d'autre part influencé par la taille de l'animal (Pouvreau *et al*, 2000 et ref in ; Bodoy *et al*, 1987), et concernant la respiration, nous considérerons qu'elle est proportionnelle au volume corporel de l'animal (en tant que dépense de maintenance, Kooijman, 2000). Dans la pratique, la respiration est exprimée en fonction du poids de chair et d'un coefficient allométrique, de la même manière que pour le débit palléal.

La valeur de « a » varie selon les espèces et les conditions écologiques du milieu. Selon les mesures réalisées chez différents bivalves et les considérations géométriques liées à l'influence de la taille d'un organisme sur son taux de respiration, la valeur du coefficient allométrique « b » est de 3/4 (West *et al*, 1997 et **tableau I-1**).

Espèces	Exposant de l'allométrie	Auteurs
<i>Cerastoderma edule</i>	0.53	Newell, 1977
<i>Crassostrea gigas</i>	0.8	Bougrier <i>et al</i> , 1995
<i>Mytilus edulis</i>	0.66	Rotthauwe, 1958 (in Riva and Massé, 1983)
<i>Mytilus edulis</i>	0.595	Read, 1962 (in Riva and Massé, 1983)
<i>Mytilus edulis</i>	0.724	Bayne <i>et al</i> , 1973 (in Riva and Massé, 1983)
<i>Mytilus edulis</i>	0.67	Bayne <i>et al</i> , 1973 (in Riva and Massé, 1983)
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	0.407	Riva and Massé, 1983
<i>Ostrea edulis</i>	0.8	Haure <i>et al</i> , 1998
<i>Ruditapes aureus</i>	1.204	Riva and Massé, 1983
<i>Ruditapes aureus</i>	0.623	Riva and Massé, 1983
<i>Ruditapes aureus</i>	0.74	Riva and Massé, 1983
<i>Ruditapes aureus</i>	0.819	Riva and Massé, 1983
<i>Ruditapes aureus</i>	0.805	Riva and Massé, 1983
<i>Ruditapes decussatus</i>	0.593	Riva and Massé, 1983
<i>Ruditapes philippinarum</i>	0.507	Gouletquer <i>et al</i> , 1989
<i>Ruditapes philippinarum</i>	0.807	Bernard, 1983
<i>Ruditapes philippinarum</i>	1.058	Bodoy <i>et al</i> , 1986
<i>Tapes decussatus</i>	0.593	Riva and Massé, 1983
<i>Tapes decussatus</i>	0.87	Bodoy <i>et al</i> , 1986
Moyenne	0.73	

Tableau I-1 : Revue bibliographique des exposants de la relation allométrique utilisée et/ou mesurée pour la respiration.

L'intensité de la respiration est également sous l'influence de paramètres environnementaux, et notamment de la température (Gouletquer *et al*, 1989 ; Laing *et al*, 1987 ; Bernard, 1983 ; Riva et Massé, 1983 ; Bodoy *et al*, 1986 ; Winter, 1979). De la même manière que pour la ventilation, celle-ci s'exprime sous la forme d'une courbe en cloche, reflétant l'existence d'une gamme de température optimale, en dessous et au delà de laquelle l'intensité de la respiration décroît (Gouletquer *et al*, 1989 ; Bernard, 1983 ; Bodoy *et al*, 1987).

La gamme de température optimale diffère selon les espèces et leur biotope habituel (Laing *et al*, 1987 ; Bernard, 1983). L'influence de la température se traduit au niveau de la respiration de maintenance (**figure I-5**) et nous considérerons que l'évolution de la respiration en fonction de l'activité reste inchangée (pente identique).

La salinité, le pH la concentration d'O₂ dissous agissent également sur la respiration (Bernard, 1983 ; Riva et Massé, 1983), toutefois leurs gammes de variation en milieu subtidal brassé nous ont semblé négligeables.

1.6 La reproduction

La reproduction de *P. rhomboïdes* et *G. glycymeris* a notamment été étudiée par Morvan, dans le secteur est du Golfe Normand-Breton, au cours des années 1984 et 1985 (Morvan, 1987).

1.6.1 Anatomie et reproduction

L'appareil reproducteur comprend les gonades et les conduits évacuateurs (gonoductes). Les gonades sont des glandes acineuses, plus ou moins ramifiées ou anastomosées, dont les prolongements s'insinuent entre les organes digestifs, dans le tissu conjonctif, de sorte qu'elles n'ont guère de forme déterminée (Grassé, 1960). Dans le cas de *P. rhomboïdes* et *G. glycymeris*, il s'agit de gonades diffuses ne présentant pas de discontinuité nette avec le reste de la masse viscérale (Morvan, 1987).

Elles peuvent occuper une très grande partie de la masse viscérale lors de la maturité sexuelle. Une différence de coloration des glandes mâles et femelles à maturité permet le plus souvent de distinguer les sexes au simple examen extérieur. Ainsi pour *G. glycymeris* la gonade femelle est rouge brun à rose, et la gonade mâle est blanche. La distinction est moins aisée pour *P. rhomboïdes*, dont les gonades mâle et femelle tendent toutes deux vers le crème (Morvan, 1987).

A leur maturité, les produits génitaux sont évacués soit directement par les gonoductes, soit par l'intermédiaire des reins (*d'après Grassé, 1960*).

Les bivalves peuvent être hermaphrodites ou gonochoriques, cependant la plupart des espèces gonochoriques étudiées en détail montrent des cas d'hermaphrodisme plus ou moins répandus selon les espèces. Ces exceptions ont été attribuées à des accidents dus au fonctionnement anormal des mécanismes de différenciation héréditaire du sexe (Grassé, 1960). Ainsi, selon Lucas (1964, 1965), il existerait chez l'amande de mer des cas d'hermaphrodisme simultané (jeunes individus), et d'hermaphrodisme successif (mâle à femelle et femelle à mâle, individus plus âgés).

P. rhomboïdes semble être quant à elle une espèce gonochorique stricte (Lucas, 1975 ; Morvan, 1987).

La fécondation est externe dans la plupart des cas, elle a lieu dans l'eau ambiante où ont été expulsés les gamètes des deux sexes. L'émission de ceux-ci se fait lors de l'ouverture des valves de l'animal, qui baillent, ou se ferment et s'ouvrent périodiquement pour favoriser la dissémination. Les spermatozoïdes peuvent être émis sous forme de cordons, de formations rappelant des spermatophores ou encore de balles, mais en peu de temps les gamètes sont libérés dans l'eau ambiante (Grassé, 1960).

A l'état adulte les 2 sexes sont rarement en proportions égales, le sexe femelle étant le sexe dominant (Grassé, 1960). Chez les deux espèces étudiées, il semble toutefois que le taux de masculinité ne soit pas significativement différent de 50% (Lucas, 1969 ; Morvan, 1987).

1.6.2 Déroulement du cycle sexuel

Chez les bivalves (et les invertébrés de manière plus générale), les processus de la reproduction (gamétogenèse, qualité de la ponte, taux d'éclosion, viabilité des gamètes) sont extrêmement dépendants des conditions environnementales et particulièrement de la température (Grassé, 1960 ; Lubet et Choquet, 1971 ; Glémarec et Bouron, 1978 ; Morvan, 1987 ; Guillou et Tartu, 1992 ; ref. in Bachelet, 1993 ; ref. in Young *et al*, 1998).

Dans les mers tempérées, la gamétogenèse débute généralement après l'hiver (correspondant à une période de repos sexuel), lorsque les eaux se réchauffent quelque peu (Grassé, 1960). Les animaux pondent une ou plusieurs fois au cours d'une période comprise entre la fin du

printemps et la fin de l'automne (Grassé, 1960), la gamétogenèse se poursuivant durant toute la période favorable.

Dans le golfe Normand-Breton, d'après les résultats de Morvan (1987), la phase de repos sexuel total de *P. rhomboïdes* couvre les mois de Novembre à Février. La gamétogenèse débute à la fin du mois de février et se poursuit jusqu'au mois de mai. Une première ponte a lieu entre les mois de mai et juin, qui ne concerne pas forcément l'ensemble des individus mâtures (ponte partielle), puis une deuxième ponte, bien plus importante (à la fois en terme de quantité de gamètes émis et de viabilité des ces gamètes) est étalée sur les mois de juillet à septembre. Suit alors une période de restauration de la gonade, qui prend fin en Novembre, où les animaux sont de nouveau en phase de repos sexuel.

La gamétogenèse et la ponte sont des processus synchrones quels que soient l'âge et la taille des palourdes étudiées. L'étude du cycle sexuel sur deux années consécutives semble indiquer un rôle important de la température dans les processus de maturation des gamètes et de ponte (existence de la ponte printanière, dates de ponte).

Le cycle sexuel de cette espèce est cependant différent dans les îles Glénan, puisque Glémarec et Bouron (1978) indiquent une période de ponte étalée sur la plus grande partie de l'année. De manière générale, les bivalves des régions tempérées ont une période de ponte plus limitée dans le temps dans des secteurs proches de leur limite nord de répartition, moins favorables d'un point de vue climatique (Grassé, 1960 ; Morvan, 1987 ; Yankson, 1986).

Chez *G. glycymeris*, la gamétogenèse semble avoir lieu toute l'année (Lucas, 1965 ; Morvan 1987 ; Steingrimsson, 1989). Dans le golfe Normand-Breton, les pontes sont espacées de 1 mois à 1 mois et demi, excepté durant environ 2 mois en hiver (décembre-janvier) et 2 mois en été (août-septembre). Les gamètes présents dans les gonades durant ces périodes sont alors probablement détruits (atrésiés) et réutilisés comme réserves. Chez cette espèce, la gamétogenèse et les pontes sont asynchrones (Morvan, 1987).

Dans le cas de cette espèce à maturation étalée et pontes multiples, le rôle des facteurs externes et notamment de la température est difficile à apprécier. Selon Lubet (1980), le cycle reproducteur de ce type d'espèce dépend plutôt d'un rythme interne, propre à chaque animal.

Le cycle sexuel des bivalves, bien que très dépendant des conditions environnementales, est également sous contrôle interne ; en effet les cellules neurosécrétrices localisées dans des ganglions cérébroïdes ou viscéraux sont le siège d'une sécrétion, dont les phases correspondent à des périodes déterminées de l'activité reproductrice (Grassé, 1960). Ainsi, selon le même auteur, la disparition d'un produit de neurosécrétion des ganglions cérébroïdes semblerait nécessaire pour que l'animal devienne réceptif aux stimuli déclenchant l'émission des gamètes.

De la même manière, Lubet et Choquet (1971) définissent la maturité sexuelle comme un état « instable », durant lequel l'application brusque d'un stimulus de nature variée (mécanique, électrique, thermique ou chimique) provoque la ponte.

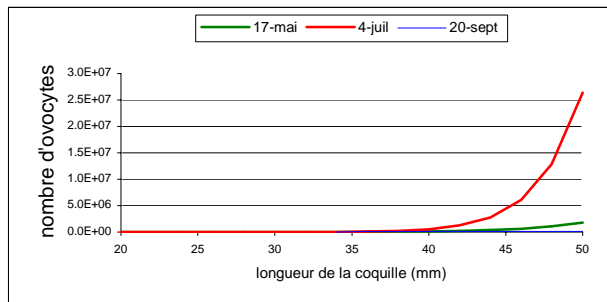
Ces stimuli dans la nature peuvent être l'atteinte d'un seuil critique ou une brusque variation de température (Grassé, 1960 ; Morvan, 1960), ou la présence de substances stimulantes, telles que du sperme d'autres bivalves, des levures, sucres ou hormones (Grassé, 1960).

1.6.3 La fécondité

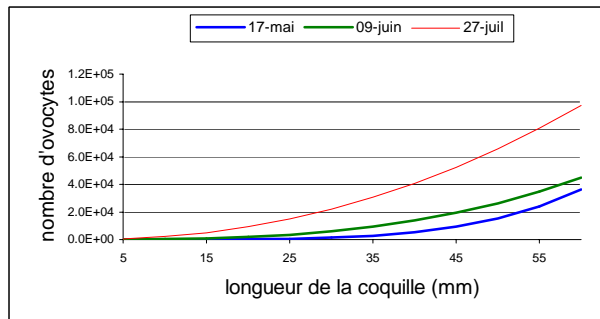
La fécondité correspond au nombre de gamètes émis par un animal lors d'une ponte. Elle a été étudiée pour les deux espèces par Morvan (1987) chez les femelles uniquement, à

différents stades de leur cycle sexuel, et en fonction de la taille des individus (longueur de la coquille). Cet auteur observe cependant une grande variabilité interindividuelle dans les résultats obtenus et en déduit que le critère de taille choisi comme référence n'est pas complètement satisfaisant.

Paphia rhomboïdes



Glycymeris glycymeris



Date :	Nombre d'ovocytes présents dans la gonade :	n :	Date :	Nombre d'ovocytes présents dans la gonade :	n :
17 mai	avant la ponte printanière	7	17 mai	après une ponte printanière	6
4 juillet	avant les pontes estivales	6	9 juin	avant une ponte printanière	9
20 septembre	après les pontes estivales	7	27 juillet	avant une ponte estivale	5

Tableau I-2 : Fécondité de *P. rhomboïdes* et *G. glycymeris*. D'après Morvan, 1987. (Concernant la fécondité de la palourde rose, les résultats obtenus à partir du prélèvement du 20 septembre sont très proches de ceux du 17 mai, aussi les deux courbes sont-elles confondues)

Après la ponte, un certain nombre d'ovocytes sont retrouvés dans la gonade (Morvan, 1987 ; Lucas, 1969). Ce nombre a pu être estimé dans certains cas dans le travail de Morvan (ponte estivale de la palourde rose, ponte printanière de l'amande, **tableau I-2 et I-3**). Dans l'hypothèse où ces ovocytes sont parvenus à maturité avant ou pendant la ponte, la fécondité réelle¹ correspond à la fécondité potentielle (nombre d'ovocytes présents dans la gonade avant la ponte) à laquelle est soustraite la quantité d'ovocytes résiduels, restés dans la gonade (Morvan, 1987).

<i>P. rhomboïdes</i>		<i>G. glycymeris</i>	
Date :	Nombre d'ovocytes présents dans la gonade d'un individu de longueur L :	Date :	Nombre d'ovocytes présents dans la gonade :
17 mai	$1.08 \times 10^{-15} \times L^{12.48}$	17 mai	$1.2 \times 10^{-5} \times L^{4.77}$
4 juillet	$3.57 \times 10^{-23} \times L^{17.58}$	9 juin	$2.88 \times 10^{-2} \times L^{2.92}$
20 septembre	$9.2 \times L^{2.4}$	27 juillet	$15.2 \times L^{2.17}$
Fécondité dite réelle d'un individu de longueur L :			
printemps	$(1.08 \times 10^{-15} \times L^{12.48}) - (9.2 \times L^{2.4})$		$(2.88 \times 10^{-2} \times L^{2.92}) - (1.2 \times 10^{-5} \times L^{4.77})$
été	$(3.57 \times 10^{-23} \times L^{17.58}) - (9.2 \times L^{2.4})$		$(15.2 \times 10^{-2} \times L^{2.14}) - (1.2 \times 10^{-5} \times L^{4.77})$

Tableau I-3 : Calcul des fécondités réelles des individus des deux espèces en fonction de la longueur de la coquille selon la méthode utilisée par Morvan (1987). Les fécondités en jaune correspondent aux fécondités dites résiduelles (nombre d'ovocytes restant dans la gonade après la ponte).

¹ Dans l'optique d'une utilisation de ces relations taille-fécondité dans un modèle numérique de dynamique de population, le choix par Morvan d'un ajustement d'une courbe de type « puissance » sur ses résultats de fécondité ne nous est pas apparu très satisfaisant. D'autres auteurs disposant d'un nombre plus important de données ont cependant trouvé le même type de relation (Pouvreau *et al*, 2000).

La différence de fécondité observée entre les premières pontes printanières et les pontes estivales s'explique par de meilleures conditions climatiques et trophiques durant la gamétogenèse (Morvan, 1987).

La fécondité moyenne individuelle pour une ponte donnée ou l'ensemble des pontes de l'année peut varier d'une année à l'autre en fonction des conditions environnementales (Paulet *et al*, 1997, coquille Saint-Jacques en rade de Brest), et les chiffres donnés par Morvan (1987) correspondent à un cas précis.

Aucune étude à notre connaissance n'a été réalisée sur la qualité des gamètes émis par les deux espèces étudiées, bien que Morvan (1987) souligne l'importance potentielle de ce paramètre pour calculer de réelles fécondités. Les résultats de Paulet *et al* (1997) sur la coquille Saint-Jacques lui donnent raison, puisque le taux d'éclosion des larves obtenues à partir de pontes provoquées avec des animaux de la rade de Brest est de 20% au printemps et de 50% en été (par rapport au nombre de gamètes émis).

1.7 Croissance

1.7.1 Le cycle annuel de croissance

Le « Scope For Growth » est défini comme l'énergie disponible lorsque les dépenses métaboliques (respiration et excrétion) ont été soustraites de la ration énergétique absorbée (nutrition) (Bayne *et al*, 1987). Cette énergie disponible est utilisée pour la croissance somatique, la reproduction (gamétogenèse), et la formation de réserves. Ces trois processus interviennent à des périodes différentes, selon les espèces et les conditions de vie, et peuvent être en compétition (Grassé, 1960 ; Gouletquer *et al*, 1988 ; Hawkins et Bayne, 1985 ; Gouletquer *et al*, 1989).

La croissance des bivalves peut être mesurée à partir de l'accroissement de leur coquille (Grassé, 1960, Blanchard *et al*, 1986 ; Bernard, 1983 ; Gouletquer *et al*, 1988) ou des variations de leur poids sec de chair (Barillé, 1996 ; Gouletquer *et al*, 1989 ; Newell *et al*, 1998 ; Gouletquer *et al*, 1988 ; Hawkins *et al*, 1995). Les résultats obtenus ne sont pas les mêmes, mais de manière générale dans les mers tempérées, la croissance des bivalves est nulle ou négative (dans le cas du poids de chair) en hiver, débute aux environs du mois d'avril, s'accélère puis décroît et tend à s'annuler vers le mois de novembre.

Les courbes annuelles de croissance montrent un parallélisme assez net avec les courbes de température :

- les basses températures de l'hiver correspondent à l'arrêt de la croissance et aussi aux conditions d'alimentation les plus défavorables (nourriture réduite, tempêtes, ensablement...)
- les périodes printanières et estivales coïncident avec une augmentation de la température puis sa stabilisation, elles sont marquées par l'abondance du phytoplancton et souvent aussi par l'absence de perturbations. Cependant, il est fréquent que la croissance soit ralentie durant l'été, malgré les conditions environnementales favorables, et ce ralentissement serait dû aux exigences de l'appareil reproducteur et aux modifications physiologiques qui accompagnent la ponte.

Ce schéma général varie selon les espèces, les biotopes, et les individus considérés.

1.7.2 Conséquences sur la structure de la coquille

Dans les conditions normales, une coquille montre de fines stries d'accroissement concentriques engendrées au cours de tout retrait d'une durée appréciable du bord du manteau par rapport au bord des valves. Ces stries se forment en toutes saisons et correspondent à des périodes successives de croissance. Elles résultent parfois d'un changement de niveau dans le substratum ou de l'action des vagues qui, entraînant le sable,

peuvent mettre à nu les bivalves. Toute perturbation s'accompagne de la fermeture des valves, de l'arrêt de la nutrition, du retrait du bord du manteau et lorsque la croissance reprend, elle s'exprime par une discontinuité plus ou moins visible, la portion nouvellement formée de la coquille se situant un peu en dessous de la précédente. Chez beaucoup d'espèces des mers tempérées la croissance, très ralentie en hiver, engendre en cette saison des stries fort rapprochées les unes des autres et dont l'ensemble, contrastant avec celui des stries imprimées au cours des mois de printemps, d'été et même d'automne, forme un cercle d'accroissement parfois très nettement délimité. Il est alors possible d'évaluer l'âge des animaux, cet âge correspondant au nombre de cercles d'accroissement (*d'après Grassé, 1960*).

L'étude des isotopes stables de l'oxygène dans l'aragonite des coquilles de *P. rhomboïdes* et *G. glycymeris* a permis de vérifier la périodicité annuelle de la formation de ces stries marquées, qui aurait lieu en hiver (Berthou *et al*, 1986). Dans le cas de l'amande de mer, Steingrímsson (1989) précise toutefois que la lecture des stries annuelles est difficile chez les individus âgés notamment du fait de l'usure des coquilles de ces animaux vivant dans un substrat grossier. Les deux études mettent en évidence la difficulté de repérer la position de la ou des première(s) strie(s) hivernale(s), moins marquée(s) que les suivantes.

1.7.3 Croissance des individus à l'échelle de leur vie

Là encore, la croissance a le plus souvent été étudiée à partir de l'accroissement de la coquille (Grassé, 1960 ; Berthou, 1983 ; Blanchard *et al*, 1986...).

Chez la plupart des espèces, la croissance est relativement lente durant la ou les premières années, puis elle s'accélère, atteint un maximum, puis décélère progressivement. La croissance peut donc être représentée par une courbe en S avec un point d'inflexion à un âge variable. La croissance est extrêmement variable d'un individu à l'autre et selon les conditions environnementales (Grassé, 1960). Les bivalves (et les invertébrés marins de manière générale) sont en effet caractérisés par une grande plasticité phénotypique (Hadfield et Strathmann, 1996). Selon la classification de Kooijman (2000, p. 20) ils pourraient faire partie des animaux « supply type² », très flexibles au niveau de leur croissance, essentiellement contrôlée par la densité de nourriture. Ils supportent de fait une large gamme de conditions trophiques.

1.8 **Mortalité**

Les facteurs de mortalité des individus benthiques peuvent être classés en différentes catégories :

- des facteurs naturels biotiques (interactions : compétition, prédation ; manque de nourriture) et abiotiques qui peuvent perturber gravement l'équilibre physiologique de l'animal (température, salinité, anoxie), l'empêcher de se nourrir convenablement ou le surexposer aux prédateurs (forte charge particulière minérale, désensablement...)
- des facteurs en relation avec l'exploitation : le prélèvement des individus par pêche mais aussi la casse due au travail des engins de pêche et au labourage des fonds, celle-ci s'appliquant également aux individus de l'espèce cible dont la taille est inférieure à la TMAC (taille minimale autorisée de capture), et aux espèces non cibles.

Dans le cas de la palourde rose, Blanchard *et al* (1986) ont mesuré un taux de mortalité annuel moyen de 49%, que l'on peut assimiler à un taux de mortalité hors pêche (l'exploitation ayant réellement démarré à la fin des années 80, cf. **chapitre III**).

² Par opposition aux animaux « demand-type », caractérisés par des courbes de croissance beaucoup moins variées et ne supportant qu'une gamme de conditions environnementales beaucoup plus restreinte (Kooijman, 2000).

1.9 La phase larvaire et le recrutement

La durée du développement larvaire des organismes à cycle de vie benthopélagique varie selon les espèces de quelques heures à quelques mois (Shanks, 1995). Elle est en outre influencée par la température et la qualité trophique du milieu (Thouzeau, 1989 et ref. in ; Bachelet, 1993 et ref. in ; Creek, 1960 in Young, 1998 ; Snelgrove *et al*, 1998). A titre d'exemple, les larves de *Placopecten magellanicus* et de *Pecten maximus* sont compétentes après 28 jours et 26 jours de développement respectivement (Pernet et Tremblay, 2004 ; Cann-Moisan *et al*, 2002 ; résultats obtenus en bacs d'élevage).

En ce qui concerne la mortalité durant la phase pélagique, différents facteurs sont avancés : la non-fécondation des œufs, et l'échec de l'éclosion, puis concernant les larves, des anomalies de développement, des conditions de nourriture inadaptées, la température, la prédation (Young et Chia, 1987 ; Paulet *et al*, 1997).

La non-fécondation des oeufs semble être négligeable pour les espèces à pontes synchrones (Young et Chia, 1987 et ref. in). L'échec de l'éclosion et les anomalies de développement semblent liés aux conditions environnementales durant la gamétogenèse et la phase larvaire elle-même, ils existent en permanence dans des proportions non négligeables (Paulet *et al*, 1997).

La température et la qualité trophique agissent indirectement par l'allongement de la phase larvaire (ref. précédentes et Young et Chia, 1987). Certains auteurs négligent même l'aspect trophique compte tenu de la capacité des larves à adapter leur régime alimentaire à la ressource (d'omnivore à consommateur de matière organique dissoute, Chicharo et Chicharo, 2000 et ref. in).

L'impact de la prédation sur les populations larvaires est discuté : certains auteurs considèrent qu'il s'agit d'un facteur de mortalité important (Young et Chia, 1987 et ref. in), d'autres le considèrent comme négligeable (Johnson, 1998 ; ref. in Thouzeau, 1989).

Les opinions divergent donc sur les facteurs de mortalité prédominants, et celle-ci est difficile à quantifier. En conditions expérimentales contrôlées, Pernet et Tremblay (2004) indiquent un taux de survie des larves de *Placopecten magellanicus* de 2 à 28% après 28 jours de développement, Hendrik *et al* (2003) mesurent un taux de mortalité des larves de *Macoma balthica* de 1 à 8% par jour.

Au terme de la phase pélagique, les larves véligères se métamorphosent en larves pédivéligères qui tombent sur le sédiment ou s'y fixent au bout de quelques jours. La métamorphose et la première année de vie benthique constituent des étapes critiques durant lesquelles la mortalité est très importante (Thouzeau, 1989 ; Muus, 1972).

2 Les populations de bivalves en Manche

2.1 Caractéristiques hydrobiologiques du site d'étude

2.1.1 La Manche

Elle est délimitée à l'ouest par une ligne allant de Lands End en Angleterre à l'île d'Ouessant, et sa limite orientale est constituée par le détroit du Pas de Calais. Les fonds de la Manche appartiennent dans leur majeure partie à l'étage circalittoral, puisque la profondeur ne dépasse que très localement 100 m (figure I-6). La frontière avec l'étage infralittoral se situe vers 25 m.

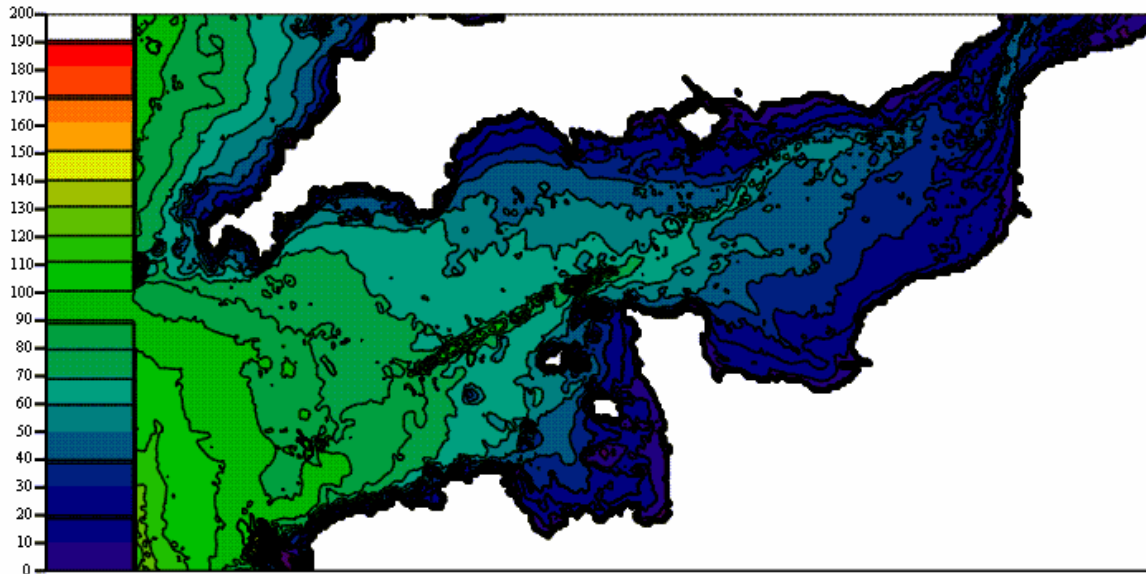


Figure I-6 : Bathymétrie de la Manche (Mènesguen, comm. pers.)

La marée constitue le phénomène hydrodynamique le plus important en Manche par ses conséquences sur les masses d'eau. Son amplitude est plus forte sur les côtes françaises que sur les côtes anglaises du fait de la force de Coriolis (due à la rotation de la terre), et elle atteint son maximum dans le golfe Normand-Breton avec environ onze mètres de marnage. Les courants induits sont maximum entre la presqu'île du Cotentin et l'île de Wight, dans le golfe Normand-Breton et dans le détroit du Pas-de-Calais. Ils sont en général d'intensité décroissante du large vers les côtes, excepté au large de la Bretagne-Nord (figure I-7).

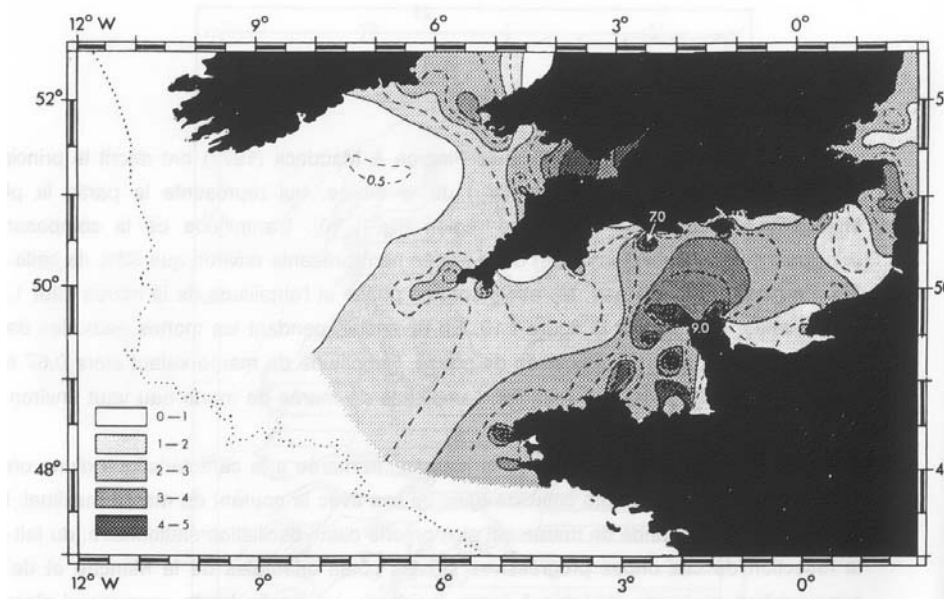


Figure I-7 : Amplitude des courants de marée en surface pour une marée de vive-eau, en nœuds (d’après Pingree et al, 1980).

La circulation résiduelle est assez faible en Manche (de l’ordre du cm.s^{-1}) ; elle est engendrée par la marée, les vents et les gradients de pression atmosphérique ou de densité de l’eau (température, salinité). Elle est globalement dirigée de l’ouest vers l’est, constituant une « rivière axiale ». Celle-ci est bordée de zones de tourbillons, dans le golfe Normand-Breton autour des îles anglo-normandes et dans la partie ouest de la Baie de Seine au niveau de Barfleur pour les côtes françaises, et à l’ouest (Great West Bay, Poole Bay) et autour de l’île de Wight pour les côtes anglaises. Ceux-ci sont sensibles aux directions et à l’intensité des vents à l’exception de ceux du golfe, particulièrement robustes (**figure I-8**).

En hiver, la masse d’eau est homogène thermiquement. Au printemps-été, une stratification thermique s’établit au Sud de l’Irlande puis progresse jusqu’à Start Point à l’Ouest et à la latitude de Jersey au Sud (**figure I-9**). Elle ne peut s’étendre plus avant du fait de l’importance des courants de marée qui entraînent un brassage vertical important des eaux.

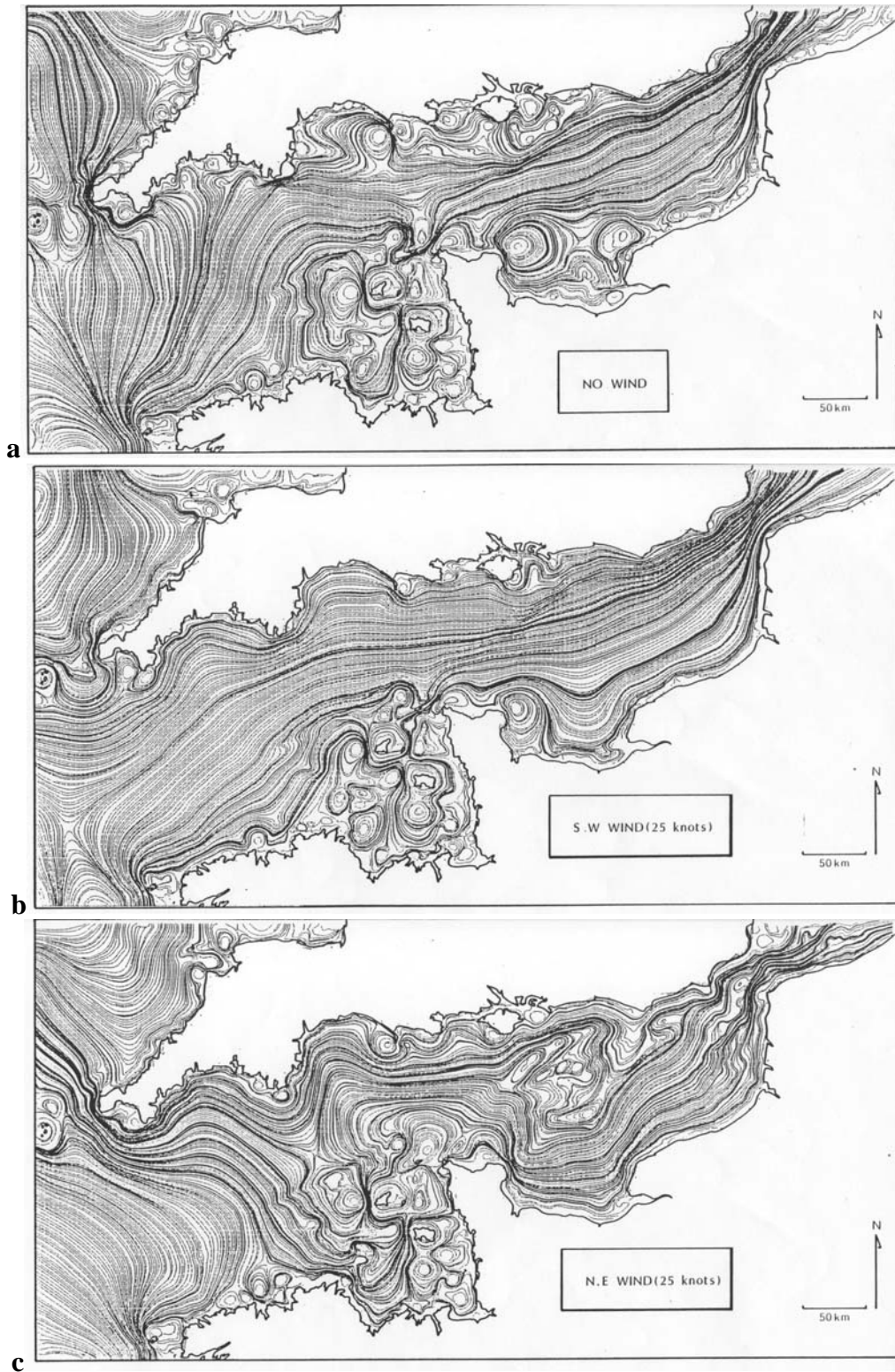


Figure I-8 : Courants résiduels en Manche calculés sans vent (a), pour un vent constant de sud-ouest (b), ou de nord-est (c), d'après Salomon (1989).

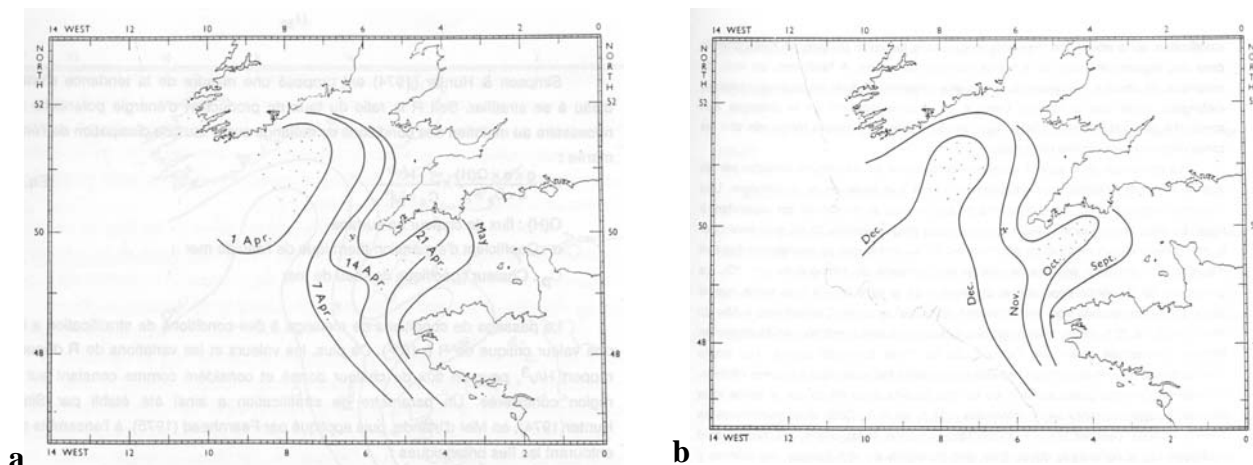


Figure I-9 : Etablissement et progression (a), puis retrait (b) de la thermocline saisonnière en Manche ouest (d’après Pingree, 1975).

Il existe également une stratification haline permanente des eaux dans la partie Est de la Baie de Seine, renforcée en été par une stratification thermique.

Les courants de marée contrôlent la répartition des sédiments. Aux forts courants, supérieurs à 2.5 nœuds environ (1.3 m.s^{-1}) en vive-eau moyenne, correspondent généralement des zones sédimentaires où les dépôts caillouto-graveleux quaternaires et parfois le substrat rocheux demeurent dégagés. A partir de ces zones, l’affaiblissement des courants permet d’abord un ensablement grossier qui passe progressivement à une sédimentation fine, pour des vitesses inférieures à 1 - 1.5 nœud ($0.5 - 0.8 \text{ m.s}^{-1}$). La Manche est ainsi affectée par des gradients édaphiques (hydrodynamiques et sédimentaires) très accusés, locaux ou régionaux (figure I-10).

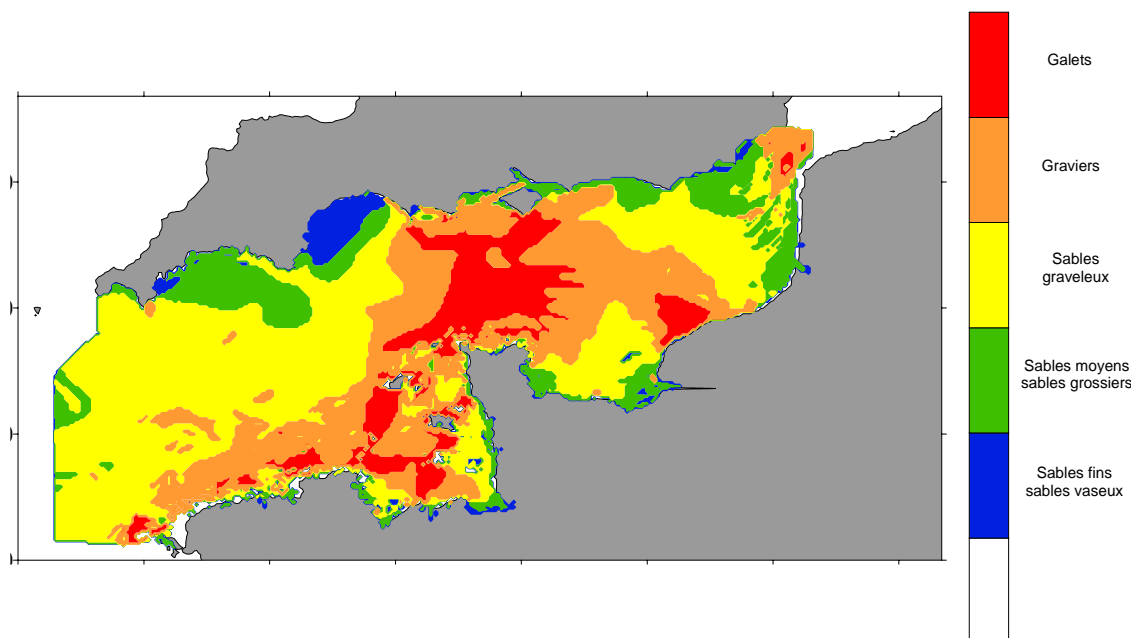


Figure I-10 : Distribution sédimentaire en Manche (Bailly du Bois, 2000, d’après Larssonneur, 1971).

En ce qui concerne la température, les isothermes hivernales et estivales, disposées en chevron, marquent une décroissance de la température d’ouest en est et du large vers les côtes en hiver et au contraire sa croissance en été dans les mêmes directions. On passe ainsi

des eaux océaniques sténothermes à des eaux de plus en plus continentales, eurythermes (figure I-11).

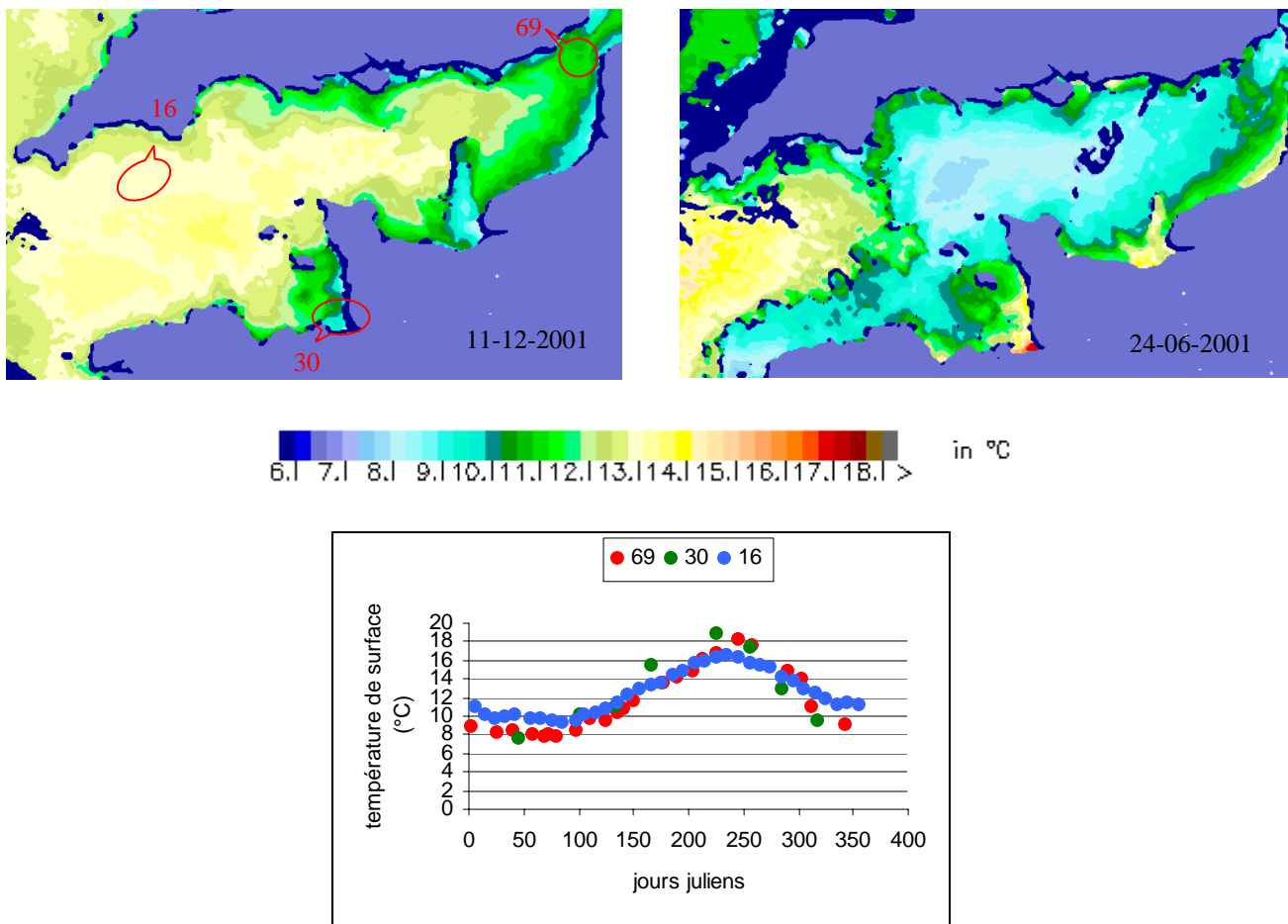


Figure I-11 : Températures hivernales et estivales en Manche (images SeaWifs : Gohin, comm. pers., les zones en bleu marine correspondent à des secteurs nuageux : pas de signal). Les séries annuelles de température sont issues d’une compilations de mesures réalisées par Ménesguen et Hoch (1997).

Les courbes isohalines, moins variables au cours de l’année, présentent la même disposition en chevrons, avec décroissance de la salinité d’ouest en est et du large vers les côtes (figure I-12). Cette disposition en chevrons est en rapport avec la tendance générale à la dérive des masses d’eau de l’Atlantique à la mer du Nord, par le canal de la Manche, indiquée par les études de circulation résiduelle.

d’après Cabioch et al, 1977; Hoch, 1995 et ref. ; Salomon, 1989

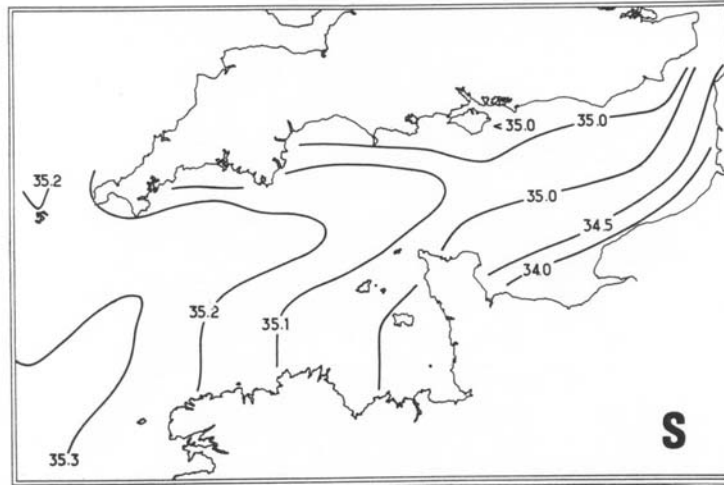


Figure I-12 : Salinité en Manche (Cabioch, 1968, d’après Lumby, 1935).

La production primaire en Manche est principalement gouvernée par les conditions météorologiques. Elles interviennent d’une part par les conditions d’éclairement et de température, qui agissent sur le développement algal, d’autre part par les stratifications qu’elles peuvent engendrer. Ainsi, la stratification, d’origine thermique ou haline, détermine l’apparition et l’importance des blooms phytoplanctoniques en Manche occidentale et en Baie de Seine. L’intégration de la production chlorophyllienne sur la colonne d’eau met en évidence de plus faibles valeurs dans les zones occidentales stratifiées thermiquement, imputables à un transfert de matière vers une couche de fond non productive (figure I-13). La turbidité de l’eau (d’origine minérale mais aussi biologique) engendre également de fortes disparités régionales dans la croissance phytoplanctonique (d’après Hoch, 1995).

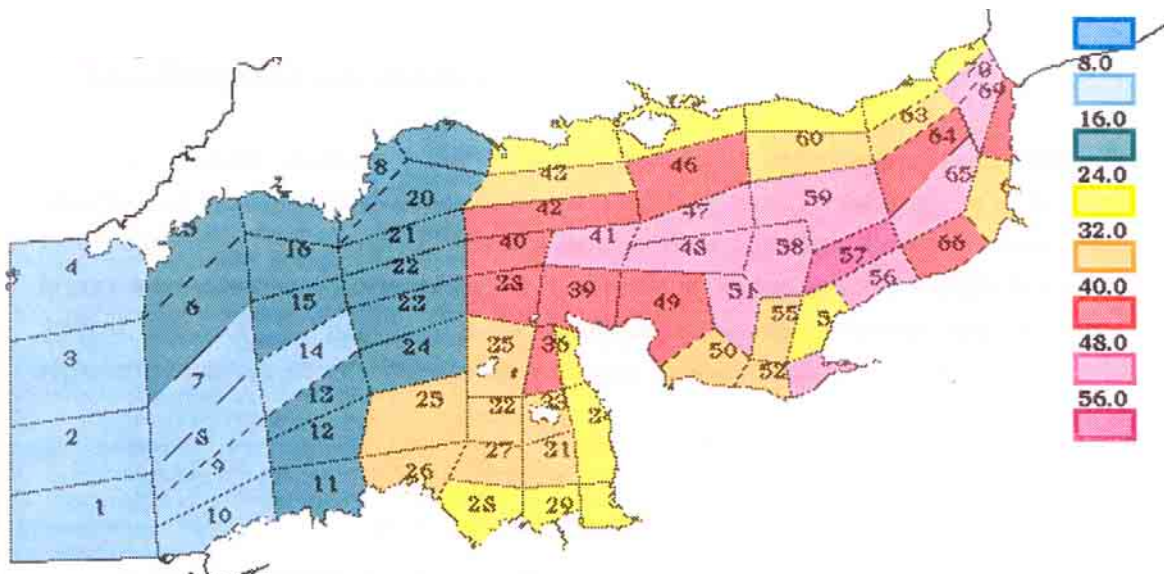


Figure I-13 : Production primaire annuelle calculée par Hoch (1995), en g. m⁻². an⁻¹ N.

2.1.2 Le golfe Normand-Breton

Le Golfe Normand-Breton (GNB) est situé en Manche Ouest, il est limité par une ligne allant de la pointe de la Hague, au nord du Cotentin, à l’archipel de Bréhat, limite ouest de la

Baie de Saint-Brieuc. Il est bordé à l'est par la côte normande du Cotentin et au sud par celle de Bretagne. Il englobe les îles anglo-normandes de Jersey, Guernesey, Serk et Aurigny. La limite externe de ce golfe est traditionnellement celle de la ligne bathymétrique des 50 mètres (Noël *et al*, 1986).

Dans ce secteur également, la marée est le phénomène physique le plus influent sur le schéma de circulation générale. L'amplitude de marée est particulièrement importante du fait de l'action de la force de Coriolis, mais aussi de la forme d'entonnoir du GNB. Les courants de marée y sont donc forts d'autant plus que la présence d'îles et de haut fonds concentre les flux en certains passages.

Les apports d'eau douce sont très faibles, et localisés près de la côte bretonne, les gradients de densité induits par des variations de densité sont donc très peu importants.

Les forts courants de marée entraînent un brassage des eaux et par conséquent une grande homogénéité thermique dans toute la zone, à l'exception d'un front thermique persistant entre Jersey et Guernesey durant l'été, dû à l'écart de température important entre les eaux du large et les eaux continentales et qui résiste aux courants de marée du fait des structures résiduelles autour de ces îles.

Le GNB est très ouvert sur le large, ce qui facilite l'entrée de la houle. Une différence nette est observée entre la côte nord-ouest du Cotentin, très exposée, et le fond du golfe, abrité par les îles anglo-normandes.

Les courants résiduels du GNB sont les plus importants de la Manche et sont principalement induits par la marée. La circulation résiduelle y est caractérisée par l'existence de tourbillons (au sein desquels les masses d'eau peuvent séjourner longtemps), autour des îles (Jersey, Guernesey, Aurigny), et des haut fonds (Minquiers), ou générés par des caps (Nord ouest de la baie de Saint-Brieuc). Les échanges avec l'extérieur du golfe sont limités. (*d'après Le Hir et al, 1986*).

En ce qui concerne la production primaire, le GNB comprend deux zones de production :

- la zone côtière enrichie par les apports de sels minéraux d'origine terrigène, délimitée par l'isobathe 20 m, caractérisée par un développement phytoplanctonique précoce et par une production importante de petites espèces phytoplanctoniques. Une compétition existe dans ce secteur entre les consommateurs zooplanctoniques et benthiques.
- la zone du large, soulignée par le front thermique entre Jersey et Guernesey, est sous influence des eaux du large. La communauté phytoplanctonique y est diversifiée, et riche en grandes espèces. (*d'après Erard et al, 1986*).

2.2 Le benthos de la Manche

La Manche se caractérise par l'abondance et la richesse de son benthos (Holme, 1966). Les profondeurs ne dépassant que rarement les 100 m, la productivité de la zone, et la grande diversité des biotopes disponibles sont autant de raisons expliquant cet état de fait.

Cette richesse de la Manche a entraîné le développement de pêcheries traditionnelles puis modernes le long des côtes françaises ; elle a aussi attiré l'attention de biologistes dans la deuxième moitié du XX^e siècle qui ont initié différents programmes d'étude du benthos de part et d'autre de cette mer.

2.2.1 Les pêcheries d'espèces benthiques

La coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*) est une espèce traditionnellement exploitée quasiment tout le long du littoral français de la Manche (Bretagne Nord, Baie de Saint-Brieuc, Baie de Seine, côtes du pays de Caux) (Fifas, 1991). D'autres pêcheries sont plus

localisées, telles que celles de la coque (*Cerastoderma edule*) en Baie de Somme (Lemoine *et al*, 1988) ou de la praire (*Venus verrucosa*) dans le secteur est du GNB (Berthou, 1983). Dans cette même région, se pêchait également l'huître « pied de cheval » sauvage (*Ostrea edulis*), aujourd'hui quasiment disparue.

Depuis une vingtaine d'années, suite aux évaluations réalisées par l'IFREMER (Berthou, 1985 et 1987), d'autres bivalves sont exploités dans le GNB : la spisule (*Spisula ovalis*), la palourde rose (*Paphia rhomboïdes*), et l'amande de mer (*Glycymeris glycymeris*). Un gastéropode fait également l'objet d'une pêche commerciale, essentiellement sur les côtes du Cotentin : le bulot (*Buccinum undatum*) (Santarelli, 1985).

L'aquaculture est également une activité économique importante en Manche. Elle concerne principalement l'huître (*Crassostrea gigas* et *Ostrea edulis*) et la moule (*Mytilus edulis*), cultivées notamment en Baie de Cancale et du Mont Saint-Michel, et en Baie de Seine.

2.2.2 Historique des études réalisées sur le benthos de la Manche et du Golfe Normand-Breton

Différentes études ont été menées au cours des dernières décennies sur la répartition des peuplements benthiques dans cette région. Holme publie en 1966 une synthèse de ses travaux sur les principales espèces de l'endofaune et de l'épifaune vagile des fonds non exondables, à l'échelle de la Manche. Du côté français, Cabioch termine sa thèse sur les peuplements benthiques en Manche Occidentale Sud en 1968, et Retière entame dans le même temps une étude dans le golfe Normand-Breton (Retière, 1979). A la suite de ces premiers travaux, un programme commun est lancé dans le but de couvrir de nouveau l'ensemble de la zone. Il associe la station biologique de Roscoff (Cabioch, Gentil), le laboratoire maritime du Muséum d'Histoire Naturelle de Dinard (Retière), et l'Institut de Biologie Marine de Wimereux (Glaçon) ; les campagnes ont lieu de 1972 à 1976. Ces données sont exploitées et publiées, sauf pour quelques secteurs (Cabioch et Glaçon, 1975 ; Cabioch et Glaçon, 1977 ; Retière, 1979 ; Gentil, 1976 ; Cabioch *et al*, 1977).

L'ensemble de ces données permet une couverture relativement complète de la Manche ; les principales conclusions obtenues sont résumées et confrontées à des résultats plus récents, ainsi qu'à des considérations plus théoriques sur la répartition des espèces benthiques dans la section 2.3.1.

Du fait de la multitude d'activités humaines pratiquées au niveau du GNB (pêche, conchyliculture, extraction d'agrégats marins, tourisme, activités portuaires et industrielles, centrales énergétiques) et de l'intérêt patrimonial et écologique de la Baie du Mont Saint-Michel, différentes études multi-disciplinaires ont été menées depuis le début des années 80. On retiendra essentiellement l'étude régionale intégrée du GNB menée par l'IFREMER-Brest de 1982 à 1985, les études en rapport avec les projets EDF de centrales nucléaires de la Hague et de Flamanville, le programme EUPHORBE mené par IFREMER-Brest en Baie de Saint-Brieuc. Le golfe fut également site atelier du PNOC Manche ouest (1991-1995), et l'est encore actuellement dans le cadre du PNEC Baie du Mont Saint-Michel (2001-2004). Les volets « benthos » de ces programmes ont permis outre l'actualisation des données de répartition de certaines espèces et de composition des communautés benthiques, d'acquérir des informations sur la dynamique de populations de certaines espèces dont la palourde rose et l'amande de mer. Enfin, un suivi des bivalves exploités est mené dans le golfe Normand-Breton par IFREMER-Brest.

2.3 **Répartition des invertébrés benthiques en Manche**

2.3.1 Structuration spatiale des populations benthiques : cas de la Manche

A l'échelle de la Manche, les conditions climatiques sont identifiées comme un facteur déterminant par plusieurs auteurs (Holme, 1966 ; Cabioch *et al*, 1977).

Ils définissent ainsi plusieurs groupes d'espèces selon leurs exigences climatiques dont :

- les espèces occidentales ou western species, dont la pénétration en Manche est limitée par l'augmentation des variations thermiques (espèces océaniques ou boréo-océaniques sténothermes) ou la baisse des températures hivernales (espèces tempérées chaudes) ;
- les espèces orientales ou eastern species, beaucoup moins nombreuses, dont la progression vers l'ouest est limitée par l'adoucissement des températures estivales (espèces boréales ou boréo-arctiques).

(Ces deux groupes sont communs aux auteurs cités ; chacun identifie des sous-groupes ou d'autres types de répartition moins évidents qui ne sont pas présentés ici.)

Du fait de la supériorité numérique des espèces occidentales sur les espèces orientales présentes dans la Manche, la diversité de la faune benthique diminue d'ouest en est.

Viennent ensuite les caractéristiques édaphiques : elles constitueraient selon les mêmes auteurs le facteur structurant les populations à l'intérieur de ces aires climatiques, et contrôlèrent la répartition des espèces présentes dans toute la Manche (moins dépendantes des conditions climatiques).

A une échelle plus réduite, Retière (1979) observe un gradient de peuplements dans le golfe Normand-Breton répondant au gradient climatique du large (Nord-Ouest) vers le fond du golfe (Sud-Est) se caractérisant là aussi par un appauvrissement de la diversité de la faune benthique. Cependant, la distribution des espèces est avant tout sous le contrôle de l'édaphisme, ce qui n'est pas contradictoire avec les conclusions précédentes compte tenu du secteur plus réduit de l'étude.

De la même manière, Cabioch (1968) identifie deux gradients contrôlant la répartition du benthos au large de la Bretagne Nord : un gradient est-ouest qui est essentiellement climatique (lié à l'augmentation de la variation thermique saisonnière d'ouest en est), et un gradient sud-nord essentiellement édaphique lié à la décroissance des courants de marée de la côte vers le large (à l'inverse de ce qui arrive plus à l'est) mais aussi partiellement climatique. En effet, les eaux dans la zone des forts courants sont proches du littoral, donc eurythermes, et ceci d'autant plus qu'elles sont très brassées verticalement par les courants de marée. Les températures estivales sont donc également plus douces dans cette zone que plus au large (confirmés par les résultats de Bowers et Simpson, 1990 in Hoch, 1995).

Cabioch *et al.* émettent donc la conclusion suivante : le climat marin de la Manche entière conditionne la composition plus ou moins riche du stock potentiel d'espèces disponibles dans chaque région, à partir duquel une association particulière d'espèces est sélectionnée en chaque point par les conditions édaphiques locales, constituant ainsi un peuplement (Cabioch *et al.*, source inconnue).

D'autres paramètres contrôlant la répartition du benthos sont identifiés, tels que la lumière (Retière, 1979), la turbidité (Retière, 1979 ; Cabioch *et al.*, 1977), ou l'influence de l'hydrodynamisme sur le transport des larves (Cabioch *et al.*, 1977), les effets des deux derniers facteurs étant beaucoup moins bien connus.

Certaines espèces présentent une répartition particulière puisqu'elles sont concentrées dans le golfe Normand-Breton autour des îles anglo-normandes, ce sont les espèces sarniennes définies par Holme en 1966. Nous nous y intéresserons particulièrement puisque la palourde rose en fait partie. Elles constitueraient l'essentiel des espèces méridionales identifiées en Manche, ce qui n'est pas selon lui sans rapport avec les températures estivales dans le golfe

Normand-Breton, les plus élevées de toute la Manche. Certaines d'entre elles sont présentes ailleurs mais en quantité moindre (palourde rose, praire). Pour celles-ci, les populations présentes dans cette région constitueraient des réservoirs, et permettraient le maintien des stocks observés dans des eaux plus profondes autour, dans lesquelles les températures ne sont pas particulièrement favorables. Il considère également le rôle éventuel du « tide-swept narrows », zone balayée par les courants entre la presqu'île du Cotentin et les côtes anglaises, qui bloquerait la progression vers le nord.

Ce concept d'espèces sarniennes est repris par les auteurs français :

- Retière (1979) confirme la concentration de certaines espèces dans le golfe Normand-Breton, par rapport au reste de la Manche. Pour expliquer l'abondance dans le golfe de certaines de ces espèces par ailleurs largement répandues (Palourde rose, *Nucula nucleus*), il invoque leur affinité pour des eaux chargées en seston. D'autre part, il signale comme Holme le caractère favorable du golfe Normand-Breton d'un point de vue climatique pour l'installation et le rayonnement des espèces tempérées chaudes, ayant pénétré en Manche par le couloir des forts courants qui longe les côtes du Léon. En effet, la zone des forts courants au large de la Bretagne Nord offre un terrain de pénétration favorable aux espèces d'affinités méridionales du fait des températures estivales relativement élevées (pour l'extrémité occidentale de la Manche) (Cabioch, 1968).
- Cabioch *et al* (1977) indiquent la présence d'espèces (de l'épifaune sessile benthique) à la fois limitées à l'Est et à l'Ouest, occupant donc la partie médiane de la Manche, ce qui conforte selon eux la notion d'espèces sarniennes de Holme.

Ces différents auteurs effectuent donc des corrélations entre la présence ou la concentration des espèces benthiques et les paramètres environnementaux ; principalement la température et la nature du substrat. La ressource trophique en tant que facteur structurant est cité par Retière (1979), et Cabioch *et al.*(1977) mentionnent le rôle potentiel de l'hydrodynamisme dans la répartition des espèces.

Plus récemment, différentes études ont permis de mieux connaître les caractéristiques hydrodynamiques de la Manche et notamment la circulation résiduelle (Pingree et Maddock, 1977 ; Lomer, 1978 ; Salomon *et al*, 1988 in Hoch, 1995). Ceci a permis de se pencher sur l'importance de l'hydrodynamique sur la répartition du benthos, au travers de son action sur le transport et la dispersion des larves pélagiques.

Ainsi, Salomon (1989) propose une lecture des cartes de courants résiduels obtenues pour la Manche en terme de répartition du benthos, et avance les idées suivantes :

- La circulation résiduelle en Manche est globalement orientée Ouest-Est, ce qui pourrait contribuer à limiter les échanges de larves entre les côtes françaises et anglaises. Il explique ainsi les observations de Holme concernant des espèces benthiques cantonnées aux côtes anglaises ou aux côtes françaises.
- Des zones présentant des courants résiduels faibles (où les déplacements de larves sont donc faibles) pourraient être favorables au maintien de populations auto-alimentées. Les Baies de Saint-Brieuc, de Lannion, de Morlaix, de Plymouth etc... sont citées en exemple.
- Les gyres autour des îles anglo-normandes permettraient de la même manière le maintien de populations auto-alimentées dans le cas où la période du gyre s'accorde avec la durée de la phase larvaire.

- Une frontière hydrodynamique naturelle créée par un « bord advectif » du large de Perros-Guirec à la pointe de Barfleur isole les masses d'eau du golfe Normand-Breton, elles-mêmes mises en mouvement au sein de gyres autour des îles anglo-normandes. Cette structure serait à l'origine de la répartition des espèces sarniennes.

D'autres études ont porté sur le transport larvaire par les courants et l'impact sur la répartition de la faune benthique. Les travaux de Lehay (1989) notamment, sur le transport des larves de *Pecten maximus* en Baie de Saint-Brieuc (en rapport avec le travail de Thouzeau, 1989), et ceux de Young (Young *et al*, 1998) sur le transport des larves de *Cerastoderma edule* dans une baie anglaise et de Ellien (2001) sur le transport des larves de *Pectinaria koreni* en Baie de Seine, permettent d'expliquer des épisodes de bon ou mauvais recrutement en rapport avec la rétention ou la sortie des larves de la zone d'étude du fait des conditions hydrodynamiques. Cependant, Young *et al* (1998) montrent que la rétention des larves n'est pas toujours suivie d'un bon recrutement (au sens halieutique du terme), ce qui indique l'importance d'étapes suivantes.

Ainsi, l'hydrodynamique (en relation avec la durée de la phase pélagique, et l'époque où elle survient) serait responsable de la géométrie des panaches de dissémination larvaire, ainsi que de leur étendue.

Surviennent ensuite d'autres étapes de structuration des populations qui permettent de passer des panaches de dissémination larvaire aux aires de répartition des adultes réellement observées sur le terrain :

◆ Le recrutement

Son succès est conditionné par des paramètres environnementaux relevant de l'hydrodynamisme « instantané » et de la nature sédimentaire des fonds : la vitesse des courants instantanés ou l'épaisseur de la sous-couche visqueuse ou la tension de cisaillement au fond qui autorisent ou non le dépôt et le maintien des post-larves sur le fond (Young *et al*, 1998 ; Butman, 1987 ; Eckman, 1990), la présence de supports de fixation pour certaines espèces (ex *Pecten maximus*, Thouzeau, 1989), le degré d'envasement (Thouzeau, 1989 ; Muus, 1972). Certains auteurs indiquent la sélectivité de certaines larves vis à vis de leur substrat mais le sujet est controversé et ceci n'a pas d'influence sur la répartition d'une espèce à l'échelle de la Manche. (Muus, 1972 ; Snelgrove *et al*, 1998 ; Young, 1998).

◆ Le stade juvénile

Les individus sont alors particulièrement vulnérables et la mortalité est très importante. Elle est différente selon les lieux de recrutement des post-larves, et contribue donc à structurer les populations dans l'espace. Ainsi le suivi des juvéniles de *Pecten maximus* en Baie de Saint-Brieuc au cours de leur premier hiver (Thouzeau, 1989) permet de mettre en évidence les facteurs de mortalité suivants (hors pêche) : la prédation (également cité par Muus, 1972 pour divers bivalves), puis au cours du premier hiver la température et l'agitation à l'interface eau-sédiment, la taille des individus au début de l'hiver (et donc l'état des réserves énergétiques accumulées, et la fragilité de la coquille). Cette dernière dépend, outre la date de recrutement, de la ressource trophique et de la compétition. Ces différents facteurs présentent une variabilité spatiale : ainsi, les juvéniles sont éliminés ou quasiment des zones en fond de Baie du fait de l'agitation et des températures trop basses en hiver. La qualité de la ressource trophique au niveau du substrat varie avec la profondeur (la proportion de matériel détritique augmente), ce qui apparaît au niveau de la croissance des classes d'âge 0. Bachelet (1993) observe une corrélation entre la survie des juvéniles de coques et la présence de compétiteurs potentiels dans le Bassin d'Arcachon.

◆ L'acquisition de la maturité sexuelle

Selon Bhaud (2000), la gamme de température dans laquelle la reproduction est possible peut être plus étroite que celle autorisant la survie des individus. Ainsi, on peut observer des populations en des lieux où les individus peuvent survivre mais ne peuvent pas se reproduire. Ces populations restent par conséquent peu importantes, et ne peuvent se maintenir que par un apport allochtone de larves provenant de populations voisines situées dans des biotopes plus favorables.

Au travers d'approches plus mécanistes, on retrouve donc dans ces conclusions les facteurs identifiés par Cabioch, Glaçon, Gentil, Retière et Holme : la température et les caractéristiques édaphiques.

Ainsi, selon Bhaud (2000) le cycle de vie des invertébrés benthiques marins impose une phase de dispersion, alors que les contraintes de vie des adultes imposent un habitat localisé. Par conséquent, l'aire de dispersion des larves ne correspond pas forcément à l'aire de répartition des adultes. Il propose le concept d'aire stérile pour désigner les zones comprises dans l'aire de dispersion des larves, mais dans lesquelles le déroulement du cycle de vie entier des organismes n'est pas possible.

Il développe suite à cette conclusion une théorie sur la capacité des organismes à contrôler la dissémination des larves en fonction de l'étendue ou la fréquence de l'habitat disponible, par la production d'un mucilage entourant les œufs puis les larves et limitant ainsi leur dispersion, ou la morphologie même de la larve se prêtant plus ou moins à son transport. Cette théorie est à rapprocher des observations de Thouzeau (1989) et Leahy (1989) sur le transport des larves de *Pecten maximus* en Baie de Saint-Brieuc. D'une part, le premier observe une corrélation entre le déclenchement des pontes et les périodes de mortes-eaux. Il note qu'il est cependant difficile de dissocier l'effet mortes-eaux de l'effet température dans une baie, et par conséquent d'identifier le stimulus.

D'autre part, les larves de *Pecten maximus* semblent rester groupées en tâches mono-cohortes durant toute leur vie pélagique, ce que Leahy parvient à reproduire dans son modèle de transport en considérant une dispersion nulle. Ces larves pourraient donc présenter des caractéristiques morphologiques ou une capacité natatoire minimum leur permettant de lutter contre la dispersion.

2.3.2 Répartition de la palourde rose

L'espèce est largement répartie sur les côtes Atlantiques de la Norvège au Maroc ainsi qu'en Manche, en mer du Nord et en Méditerranée dans les zones infra et circalittorale jusqu'à 180 mètres de profondeur (Blanchard, 1985 ; Morvan, 1987).

Nous disposons de deux cartes de répartition de la palourde à l'échelle de la Manche : une carte semi-quantitative établie par Holme (1966), et une carte de présence-absence établie par Cabioch (comm. pers.) d'après ses travaux avec Glaçon et Retière (**figure I-14**). La première doit être considérée avec prudence car tous les secteurs de la Manche n'ont pas été échantillonnés (cf. **figure I-14B**).

Il s'agit selon Holme (1966) d'une des espèces les plus largement réparties, bien que ce soit une espèce méridionale et que son abondance particulière dans le golfe Normand-Breton lui confère un caractère sarnien (confirmé par les résultats de Retière, 1979).

En Manche occidentale, la palourde rose est essentiellement présente dans les zones côtières : le long des côtes de la Bretagne nord, bien qu'elle ne semble pas y être très abondante (Cabioch, 1968), dans l'ensemble du golfe Normand-Breton, où elle peut

atteindre des densités de plus de 100 ind.m⁻² (Retière, 1979 ; Noël *et al*, 1995) et en Baie de Plymouth.

En Manche centrale, elle est répartie du cap de la Hague à la baie de Weymouth presque sans discontinuité, et quasi-absente de la Great West Bay et des environs de l'île de Wight.

En Manche orientale enfin, elle est présente en Baie de Seine (excepté dans la partie estuarienne) et s'étend très au nord et à l'est, en évitant les côtes du pays de Caux et les côtes anglaises (excepté dans la Baie de Brighton). Dans la partie Est de la Manche orientale, elle est absente sauf dans la partie sud du Pas de Calais.

Les plus grandes densités de palourdes sont observées dans le golfe Normand-Breton, cependant, Holme n'a pas ou peu échantillonné la zone au large et à l'est de la Baie de Seine dans laquelle la palourde rose semble particulièrement présente. Nous disposons de données plus précises et quantitatives dans le Golfe Normand-Breton, qui seront analysées dans le **chapitre III**.

La large répartition de cette espèce s'expliquerait par sa facilité à s'adapter à des conditions eurythermes (Gentil, 1976) et par le fait qu'elle colonise une grande variété de substrats, des sables aux fonds de cailloutis presque purs (Retière, 1979 ; Holme, 1966 ; Cabioch, 1968).

Selon Retière (1979, Golfe Normand-Breton) une relation positive existe entre la densité du matériel en suspension et la répartition de la palourde rose. Elle semble cependant mal supporter l'envasement (Blanchard, 1985) d'où sa présence dans des milieux à fort hydrodynamisme. En Bretagne Nord, elle est également plus abondante dans la bande des forts courants (2.5 à 3 noeuds en surface en vives-eaux moyennes, Cabioch, 1968). Sa fréquence optimale est entre 30 et 60 mètres de profondeur dans le golfe Normand-Breton (Retière, 1979), et vers 50 mètres le long d'un transect Est-Ouest au Nord du Golfe (Holme, 1966).

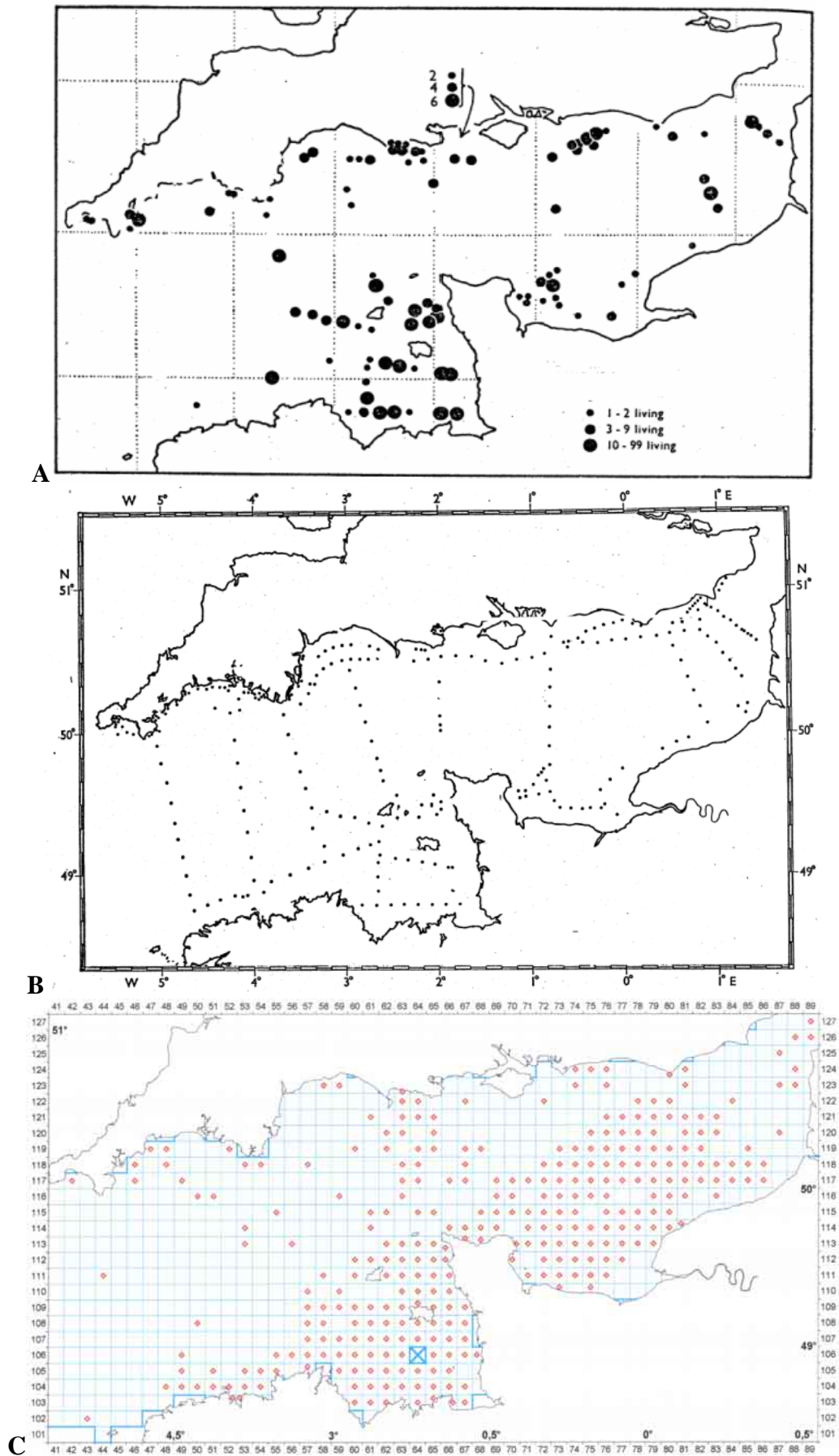


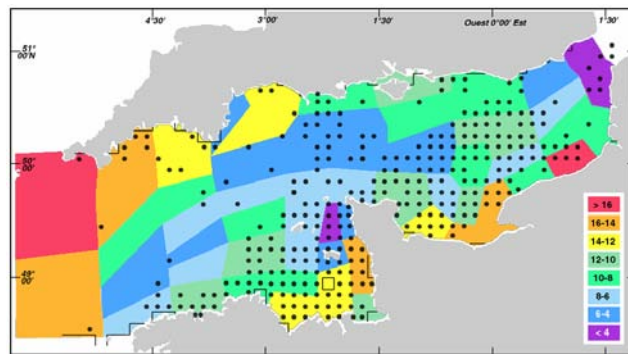
Figure I-14 : Cartes de répartition de la palourde rose en Manche : A) Holme (1966) - B) répartition des stations de Holme - C) Cabioc, Glaçon et Rétière (Cabioc, comm. pers.).

On peut confronter la carte de répartition de la palourde rose de Cabioch *et al* à celle de quelques paramètres environnementaux calculés par le modèle de Hoch (1998, cf. **chapitre II section 5.1**) (**figure I-15**). Il s'agit de paramètres cités précédemment (**2.3.1**) et potentiellement influents sur la répartition des bivalves.

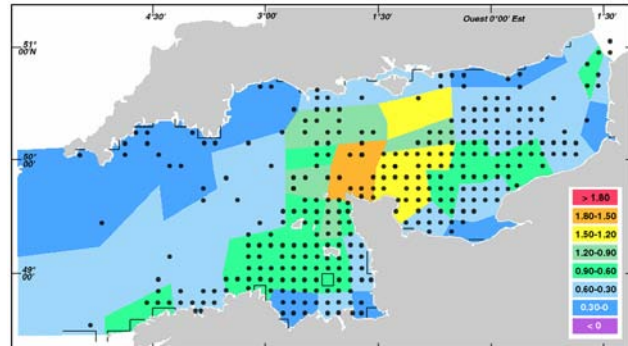
Le temps de résidence des masses d'eaux dans chaque compartiment est déterminant pour le transport larvaire et peut être en rapport avec la capacité de ces compartiments à accueillir des stocks auto-entretenus ; le golfe Normand-Breton, ainsi que la baie de Seine sont en ce sens des régions favorables. La tension de frottement détermine la possibilité pour les larves de recruter et de se maintenir au fond. Il semble que les larves de palourdes roses présentent une bonne capacité à recruter en milieu agité, puisque l'on retrouve des adultes en Manche centrale bien que l'espèce semble moins présente au large du cap de la Hague.

La production primaire annuelle et la concentration de MIP sont plutôt des paramètres influant sur la survie des juvéniles et des adultes. Le premier paramètre semble assez déterminant, et l'absence de la palourde rose de la Manche occidentale pourrait s'expliquer par la pauvreté de la zone en ressources trophiques. De même, la forte turbidité de la partie estuarienne de la Baie de Seine et de la Baie du Mont Saint-Michel pourrait être à l'origine de l'absence de palourdes roses. Ces paramètres seront pris en compte dans le modèle écologique global.

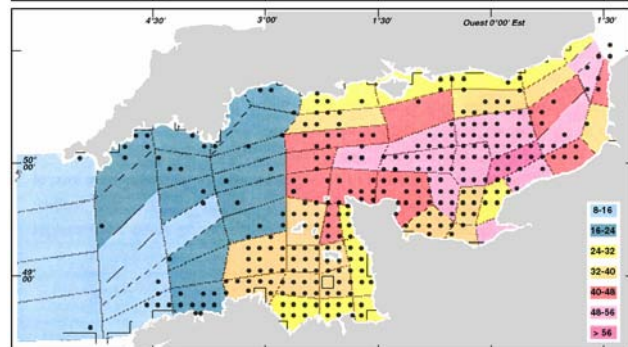
Temps de résidence moyen (jours)
pour un coefficient de marée
moyen de 70.



Tension de frottement moyenne
($N.m^{-2}$) au niveau du fond pour un
coefficient de marée moyen de 70.



Production primaire annuelle
($g.m^{-2}.N$).



Concentration de matières
inorganiques en suspension dans
l'eau de surface (MIP, $mg.l^{-1}$).
(On la considérera cependant
comme un indicateur correct de la
turbidité de fond étant donné le
brassage vertical important)

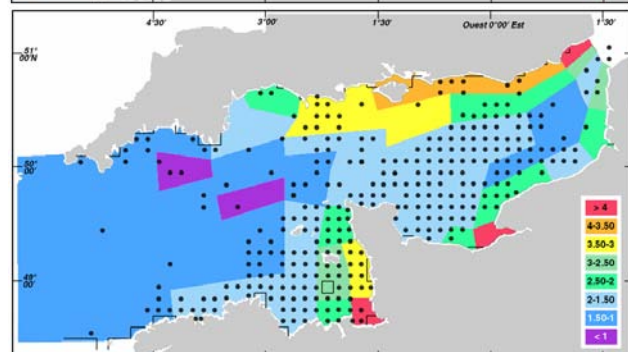


Figure I-15 : Superposition de la répartition de la palourde rose en Manche (Cabioc, comm.pers.) à celle de différents paramètres environnementaux, calculés par le modèle de Hoch (1998) (à l'exception de la carte de répartition des MIP en surface : Gohin, comm. pers., cf chapitre II section 5.1.2.1).

2.3.3 Répartition de l'amande de mer

L'espèce est largement répartie sur les côtes Atlantiques de la Norvège au Maroc ainsi qu'en Manche et en Méditerranée dans les zones infra et circalittorale jusqu'à 180 mètres de profondeur (Blanchard, 1985 ; Morvan, 1987).

De la même manière que pour la palourde rose, nous disposons de deux cartes de répartition de la palourde à l'échelle de la Manche : une carte semi-quantitative établie par Holme (1966), et une carte de présence-absence établie par Cabioc (comm. pers.) d'après ses travaux avec Glaçon et Rétière (figure I-16).

Là encore, il s'agit d'une espèce très présente en Manche :

En Manche occidentale, l'amande de mer est largement répartie, elle n'est absente que dans la baie de Plymouth, dans la Great West Bay et au large. Dans le golfe Normand-Breton, il s'agit de l'espèce la plus abondante avec la crépidule (Noël *et al.*, 1995 ; cf. **chapitre III**).

Elle est peu présente en Manche centrale, et se répartit de l'ouest de la Baie de Seine jusqu'au large de la Baie de Somme en Manche orientale, en évitant les côtes anglaises et françaises.

L'amande de mer est une espèce eurytherme (Holme, 1966), qui vit dans des substrats grossiers (sables grossiers, graviers et cailloutis) (Holme, 1966 ; Cabioch, 1968 ; Retière, 1979). Elle semble mal supporter l'envasement (Retière, 1979 ; Blanchard *et al.*, 86b) d'où sa présence dans des milieux à fort hydrodynamisme. En Bretagne Nord, elle est également plus présente dans la bande des forts courants (1.6 à 2.5 nœuds en surface en vives-eaux moyennes, Cabioch, 1968).

De la même manière que pour la palourde rose, l'amande est présente dans des secteurs caractérisés par des temps de résidence importants (golfe Normand-Breton et ouest de la Baie de Seine, large de la pointe de la Cornouaille anglaise), et par conséquent dans lesquels les stocks présents peuvent être auto-approvisionnés (**figure I-17**). La deuxième carte suggère une sensibilité plus importante des amandes à l'agitation de l'eau pour ce qui concerne leur recrutement, puisqu'elle est absente des zones dans lesquelles les tensions de frottement moyennes sont les plus fortes.

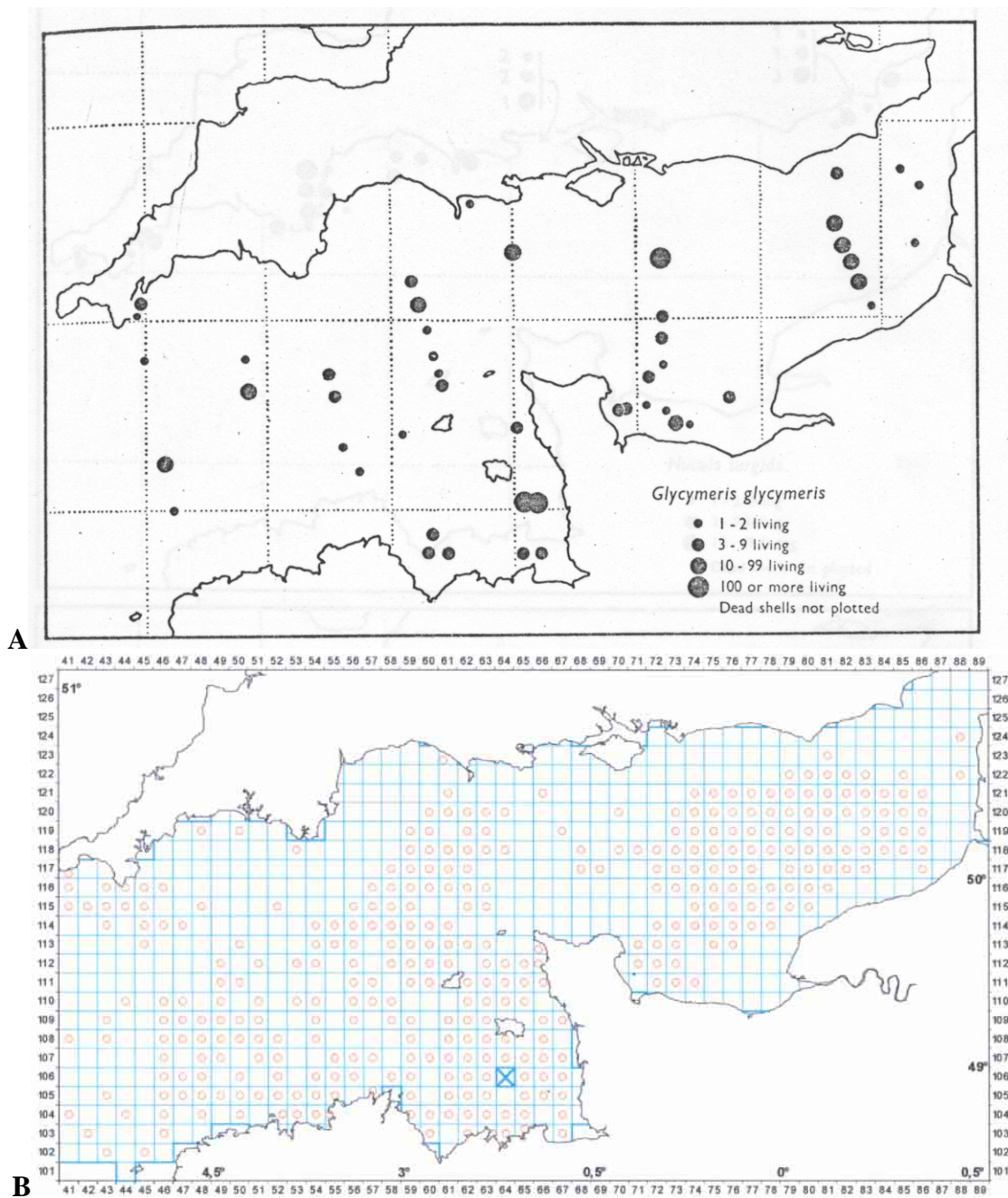
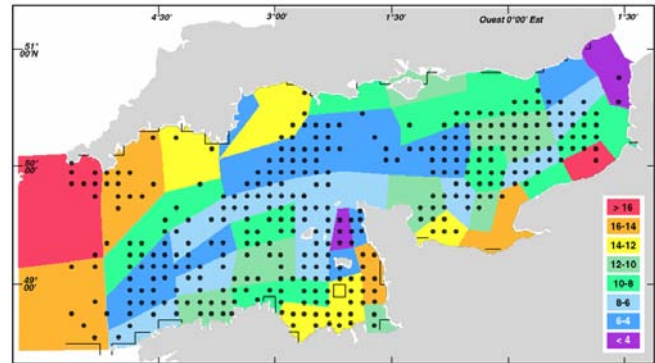
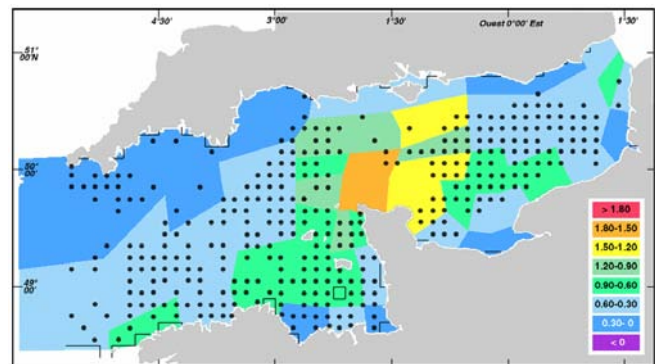


Figure I-16 : Cartes de répartition de l'amanche de mer en Manche : A) d'après les études de Holme (1966) – B) et de Cabioch, Glaçon et Rétière (Cabioch, comm. pers.).

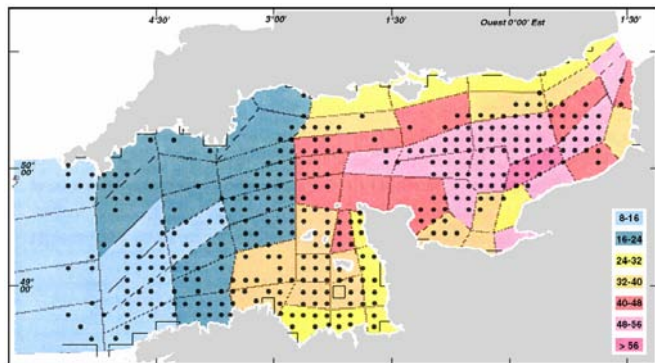
Temps de résidence moyen (jour) pour un coefficient de marée moyen de 70.



Tension de frottement moyenne ($N.m^{-2}$) au niveau du fond pour un coefficient de marée moyen de 70.



Production primaire annuelle ($g. m^{-2} N$).



Concentration de matières inorganiques en suspension dans l'eau de surface (MIP, $mg.l^{-1}$). (On la considérera cependant comme un indicateur correct de la turbidité de fond étant donné le brassage vertical important).

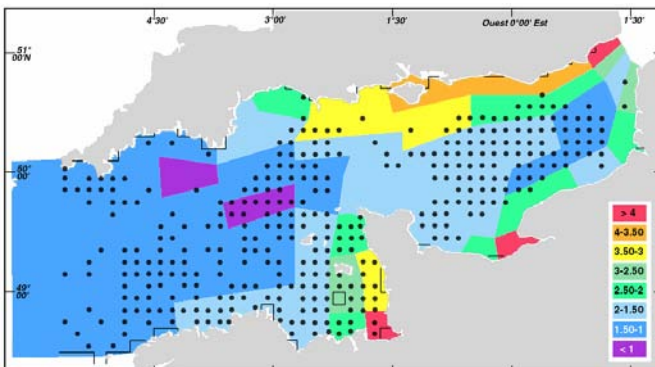


Figure I-17 : Superposition de la répartition de l'amande de mer en Manche (Cabioc, comm.pers.) à celles de différents paramètres environnementaux, calculés par le modèle de Hoch (1998) (à l'exception de la carte de répartition des MIP en surface : Gohin, comm. pers., cf chapitre II section 5.1.2.1).

La répartition de l'amande de mer ne coïncide pas avec celles des ressources trophiques potentielles, ce qui peut indiquer que l'amande ne se nourrit pas sur les mêmes ressources que la palourde ou qu'elle a un métabolisme différent (plus économe) qui pourrait lui permettre de survivre dans des zones peu favorables d'un point de vue trophique. Enfin, l'amande est absente de certaines des zones fortement turbides de la Manche (est de la Baie de Seine, côte anglaise de la Manche orientale) mais présente dans la Baie du Mont Saint-Michel. Il est cependant intéressant de noter que cette dernière présente un hydrodynamisme plus fort que les régions précédemment citées.

Chapitre II : Outils, campagnes et équipements

1	La base de données bivalves	42
2	Les campagnes à la mer	42
2.1	La campagne BIVALVES	42
2.2	Les campagnes BENTHOMONT	44
2.3	Le traitement des échantillons récoltés	46
3	Le banc de mesures écophysologiques d'Argenton	47
4	Le logiciel ELISE	49
5	Le modèle compartimental de production primaire (Hoch, 1995)	49
5.1	Le modèle hydraulique	49
5.2	Le modèle de production primaire	50
5.2.1	Prise en compte de nouvelles données concernant la matière inorganique particulaire	53
5.2.2	Introduction d'une pression de broutage par le benthos	54



Ce chapitre a pour but de présenter les différents outils et bases de travail utilisés pour réaliser cette thèse, ainsi que les campagnes auxquelles j'ai participé. Les méthodes de traitement des données acquises sont quant à elles présentées au fil des sections de ce manuscrit.

1 La base de données bivalves

Les pêcheries de petits bivalves (amandes, palourdes et spisules) du Golfe Normand-Breton sont suivies depuis leur initiation par le laboratoire Pêche de l'Ifremer DRV/RH de Brest (Patrick Berthou). Des campagnes d'évaluation de stock ont été menées à plusieurs reprises durant la quinzaine d'années écoulées, dont les résultats ont été centralisés au niveau d'une base de données développée sous le logiciel ACCESS.

Sont ainsi disponibles des données sur la répartition et la dynamique de population de l'amande de mer et de la palourde rose de 1985 (initiation de la pêche) à 1994. Celles-ci sont récapitulées dans le **tableau II-1**.

Années	Nombre de stations	Zone couverte	Données amande	Données palourde
1994	288	GNB est	Hauteur	Longueur
1993	246	GNB sud-ouest	Hauteur	Longueur
1988	356	BSB, pourtour C	-	Age
1987	138	GNB sud-ouest	Hauteur	Longueur
1986	119	GNB est et sud-ouest	Hauteur	Longueur
1985	304	GNB est et sud-ouest	Hauteur	Longueur

Tableau II-1 : Récapitulatif des données disponibles dans la base de données bivalves, outre le dénombrement des individus dans chaque prélèvement. Abréviations : GNB (Golfe Normand-Breton), BSB (Baie de Saint-Brieuc), C (Chausey).

2 Les campagnes à la mer

2.1 La campagne BIVALVES

Cette campagne a été organisée conjointement par les laboratoires du Centre Ifremer de Brest DEL/EC/Biodiversité Benthique et DRV/RH/Pêche. Elle s'est déroulée au mois de mai 2002 à bord du *Thalia*, navire océanographique de l'Ifremer.

Les objectifs de cette campagne étaient :

- d'acquérir des données récentes sur l'état des populations de palourdes roses, d'amandes, de spisules et de praires dans le cadre du suivi des pêcheries de petits bivalves dans le Golfe Normand-Breton ;
- d'acquérir des données de croissance et de dynamique de population sur la palourde rose et l'amande de mer.

Les 12 strates étudiées ont été localisées, au vu des résultats des dernières campagnes effectuées (1993-1994), dans des zones de forte abondance de palourdes roses et/ou d'amandes de mer, ayant subi des pressions de pêche variables (**figure II-1**). Cela permettait à la fois de comparer l'évolution de sites favorables à ces deux espèces, sous l'influence de la pêche, et de récolter suffisamment d'individus pour l'étude de croissance.

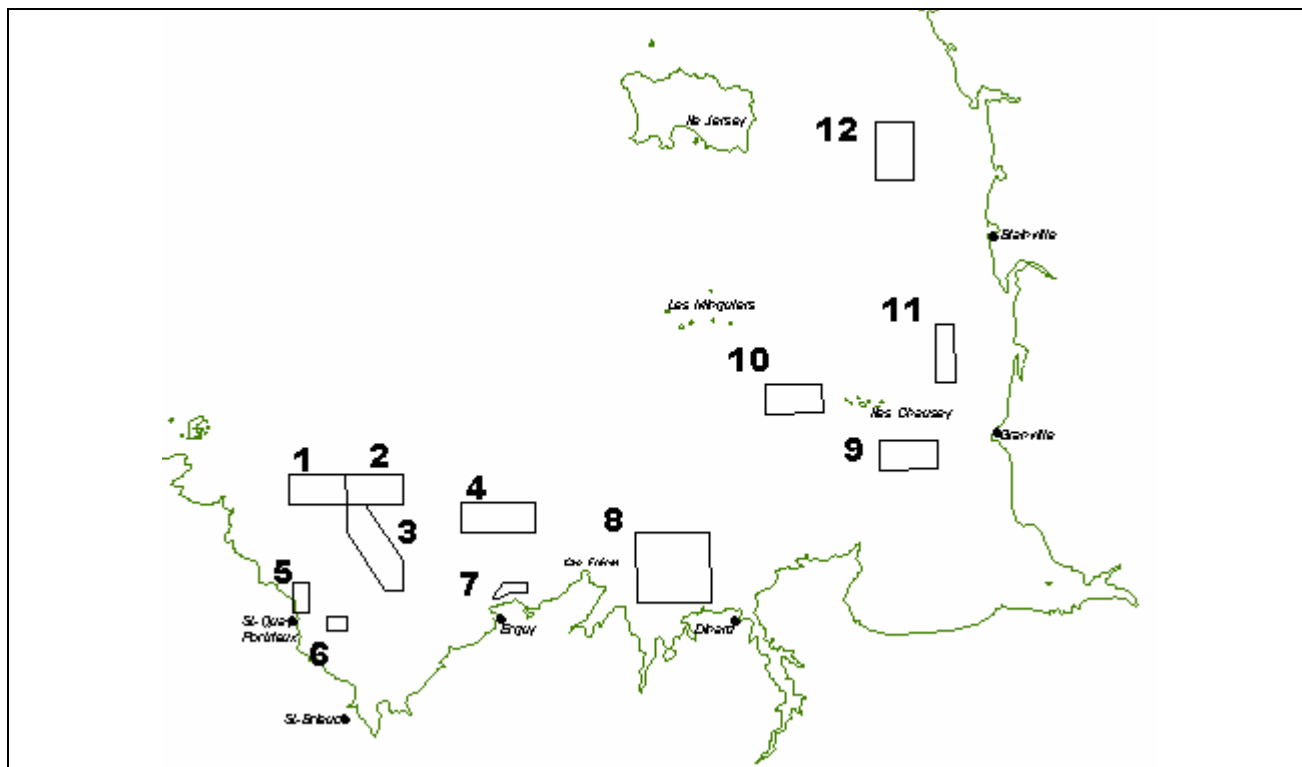


Figure II-1 : Localisation des 12 strates étudiées lors de la campagne BIVALVES 2002 dans le golfe Normand-Breton.

Le nombre total de stations a été calculé en fonction d'une productivité journalière estimée à partir des campagnes précédentes ($20 \text{ stations.j}^{-1}$), du nombre de jours de campagne programmés (10 jours), et des temps de transit estimés entre les différentes zones, ce qui donne un total de 220 stations. Celui-ci est réparti entre les 12 stations selon leur superficie, leur intérêt et leur navigabilité. Enfin, les stations sont réparties aléatoirement dans chaque strate au moyen d'un logiciel développé par Fifas (1991). Chacune des stations a été positionnée sur une carte afin de vérifier les possibilités d'accès et de réalisation d'un prélèvement (bathymétrie, courants, réglementation). Si nécessaire, la station a été supprimée, et remplacée par une station de la liste complémentaire à son tour vérifiée sur la carte.

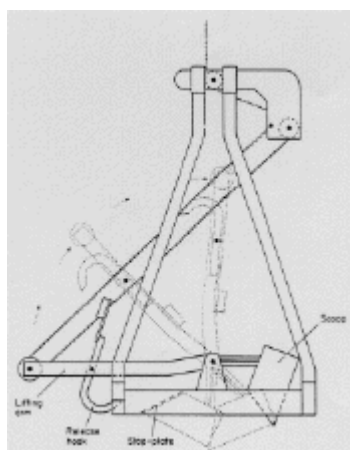


Figure II-2 : Schéma de fonctionnement de la benne Hamon, utilisée pour les prélèvements lors des deux missions BIVALVES et BENTHOMONT.

Deux prélèvements par station sont effectués à l'aide de la benne Hamon (**figure II-2**), classiquement utilisée à l'Ifremer pour les études sédimentologiques et biologiques. Lorsque la benne touche le fond, le câble se détend et libère un crochet fixé au bras de la benne ; en reprenant sa position initiale, celui-ci permet au godet d'emprisonner au passage du fond 0.25 m² de sédiment. Le godet est enfin vidé à bord en ouvrant le bras de la benne (**photos II-1**). Le tri de chaque benne est réalisé à l'aide de trois tamis superposés dont les mailles mesurent respectivement 20 mm, 15 mm puis 5 mm de côté. Une manche à eau est actionnée sur les tamis pour évacuer plus facilement le sédiment à travers les mailles (**photos II-1**).



Photos II-1 : Ouverture de la benne Hamon, et rinçage du contenu des tamis avant le tri.

2.2 Les campagnes BENTHOMONT

Elles ont été organisées dans le cadre du Programme National d'Environnement Côtier – chantier Baie du Mont Saint-Michel (PNEC-BDM), auquel participe le laboratoire DEL/EC/Biodiversité Benthique. Ces deux campagnes ont eu lieu en mars et avril 2002 (2 fois 15 jours) à bord du N.O. Côtes de la Manche de l'INSU.

Les objectifs étaient principalement d'étudier la répartition des organismes benthiques du Golfe Normand-Breton en fonction des gyres permanents ou saisonniers existant dans cette zone. Dans un secteur plus réduit (la Baie du Mont Saint-Michel), il s'agissait également de réaliser une étude quantitative du macrobenthos.

Au total, 70 stations ont donc été réalisées le long de 11 transects perpendiculaires aux principaux gyres du GNB lors de BENTHOMONT1, ainsi que 32 stations couvrant systématiquement la partie subtidale de la Baie du Mont Saint-Michel (BDM, **figure II-3**).

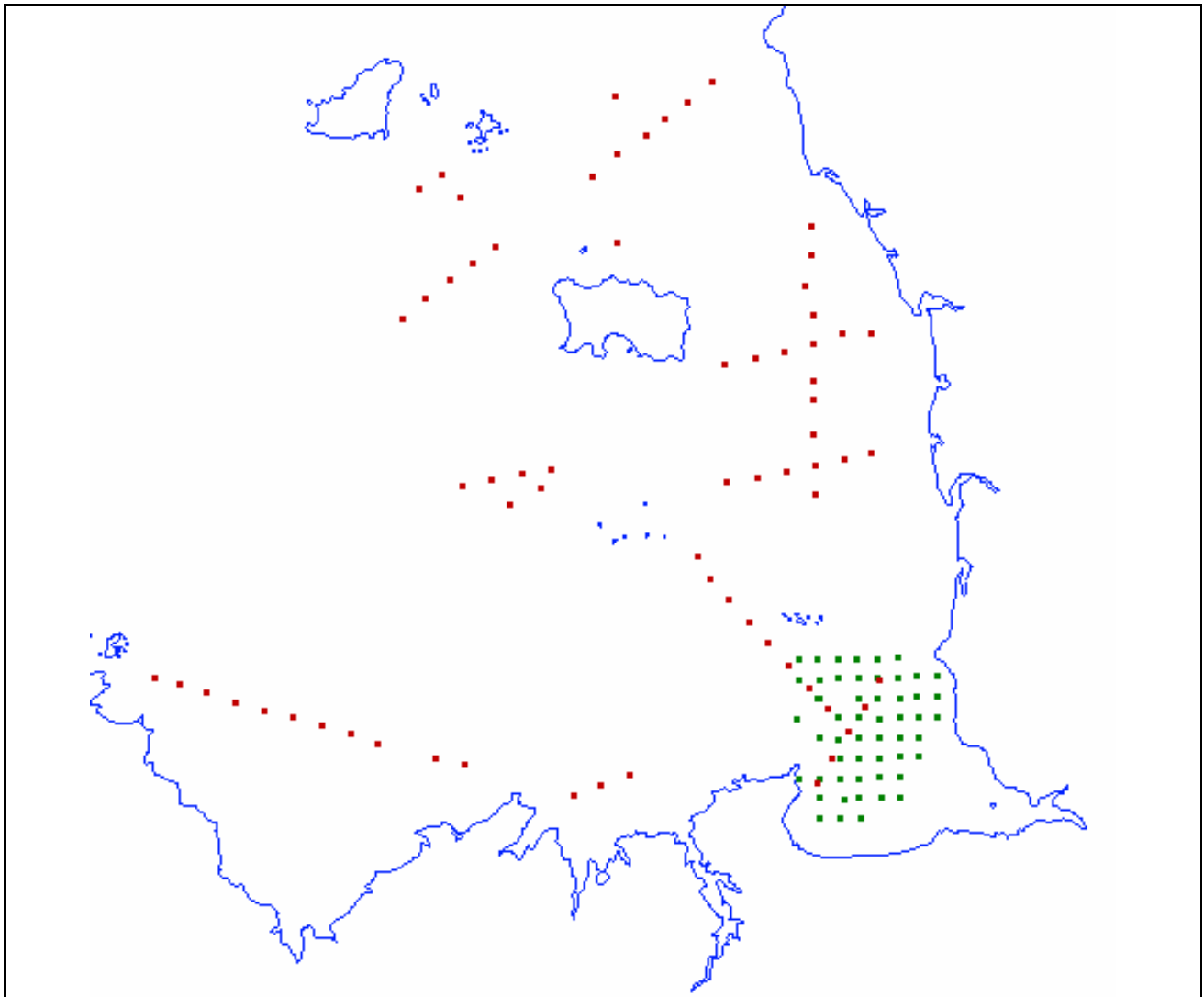


Figure II-3 : Localisation des 11 transects et des 32 stations BDM effectués lors des 2 campagnes BENTHOMONT 2002 dans le golfe Normand-Breton.

De la même manière, les prélèvements ont été effectués au moyen d'une benne Hamon, mais cette fois-ci à raison de cinq prélèvements par station (quatre prélèvements pour la faune, et un prélèvement pour la granulométrie). Le contenu de chacune des bennes « biologiques » est vidé sur un ensemble de tamis dont les mailles ont respectivement 20, 10, 5 puis 2 et 1 mm de côté, rincé à la manche à eau, puis le contenu des 3 premiers tamis est transféré sur une table de tri¹. Les contenus des 2 derniers tamis ont été stockés pour un tri en laboratoire à la station MNHN de Dinard ; les résultats obtenus sur ces 2 derniers tamis ne seront cependant pas considérés dans ce travail.

¹ La méthode de tri utilisée pendant BENTHOMONT demande plus de temps, mais il est apparu qu'elle a permis un meilleur échantillonnage des petits individus (palourdes roses et amandes) que lors de la mission BIVALVES, dans la mesure où le contenu de chaque tamis était mieux classé et favorisait donc le repérage des petits éléments. La méthode utilisée pendant la mission BIVALVES correspond plus à des études halieutiques pour lesquelles la récolte des juvéniles est relativement secondaire, le nombre de stations plus important et l'effectif de trieurs plus réduit. Il a donc été nécessaire par la suite de tenir compte de la qualité de l'échantillonnage dans le traitement des données obtenues.

2.3 Le traitement des échantillons récoltés

Nous nous limiterons ici aux mesures effectuées sur *P. rhomboïdes* et *G. glycymeris*, seules espèces qui nous concernent. Tous les individus des deux espèces ont été traités selon un protocole de base, puis un sous-échantillonnage a été réalisé sur lequel des mesures complémentaires ont été effectuées (tableau II-2).

Mesures/Espèces	<i>P. rhomboïdes</i>	<i>G. glycymeris</i>
Dénombrement	S	S
Longueur	S	SE
Hauteur (ou Largeur)	SE	S
Épaisseur	SE	SE
Age	S	SE
Poids frais par benne	S	S
Poids frais individuel	SE	SE
Poids sec sans cendre de chair	SE	SE

Tableau II-2 : Mesures effectuées de manière systématique (S), ou seulement pour le sous-échantillonnage (SE).

Les mesures de longueur, hauteur et épaisseur ont été réalisées à l'aide d'un pied à coulisse, au mm près. L'âgeage des individus a consisté à compter les stries sur la surface externe de la coquille, correspondant aux arrêts de croissance hivernaux (cf. chapitre I-1.7). Cela se fait relativement aisément à l'œil nu dans le cas de la palourde rose, si ce n'est l'incertitude existant sur la localisation de la première strie (marquant le premier hiver) souvent bien plus fine que les suivantes. L'âgeage de l'amande s'est avéré assez ardu sur les amandes de plus de 15 ans, étant donné le nombre de stries et leurs positions rapprochées. Pour ces individus, l'âgeage a été effectué sous loupe binoculaire, et les amandes de 25 ans et plus ont été regroupées dans une seule catégorie d'âge. Pour l'ensemble des individus âgés, seules trois personnes sont intervenues (Mathilde Pitel, Marie Savina et Arnaud Amos), et un double âgeage a été opéré (par deux personnes), avec recomptage à deux si désaccord.

Les poids frais par prélèvement et individuels ont été mesurés respectivement au g et au dg près.

Les poids sec sans cendre de chair et poids sec de coquille ont été mesurés selon le protocole suivant :

- les coquillages sont délicatement rincés à l'eau douce, puis décortiqués de manière à séparer les chairs de la coquille ;
- les deux parties (chair et coquille) sont passées à l'étuve à 80°C durant 24 h, puis pesées au dixième de mg près ;
- les chairs sont ensuite carbonisées au four à 450°C durant 4 h, et les cendres pesées au dixième de mg près.

On obtient ainsi le poids sec de coquille, et le poids sec de chair sans cendres par soustraction du poids de cendres au poids sec de chair.

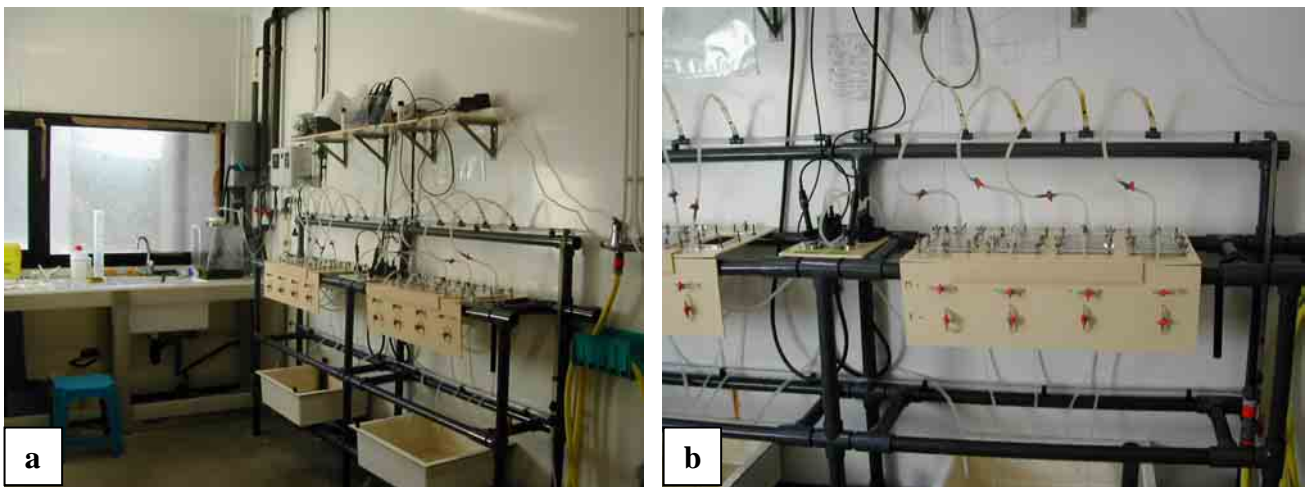
Les données ainsi obtenues sont présentées dans les chapitres III et IV. Le sous-échantillonnage opéré pour les besoins de l'étude de croissance (mesure des PSSC) et de l'étude de la dynamique de population de l'amande (âgeage des amandes) sera explicité dans le même temps.

3 Le banc de mesures écophysiologicals d'Argenton

La station Ifremer d'Argenton est spécialisée dans l'élevage et les études écophysiologicals de bivalves cultivés (huîtres, coquille Saint-Jacques).

Elle possède :

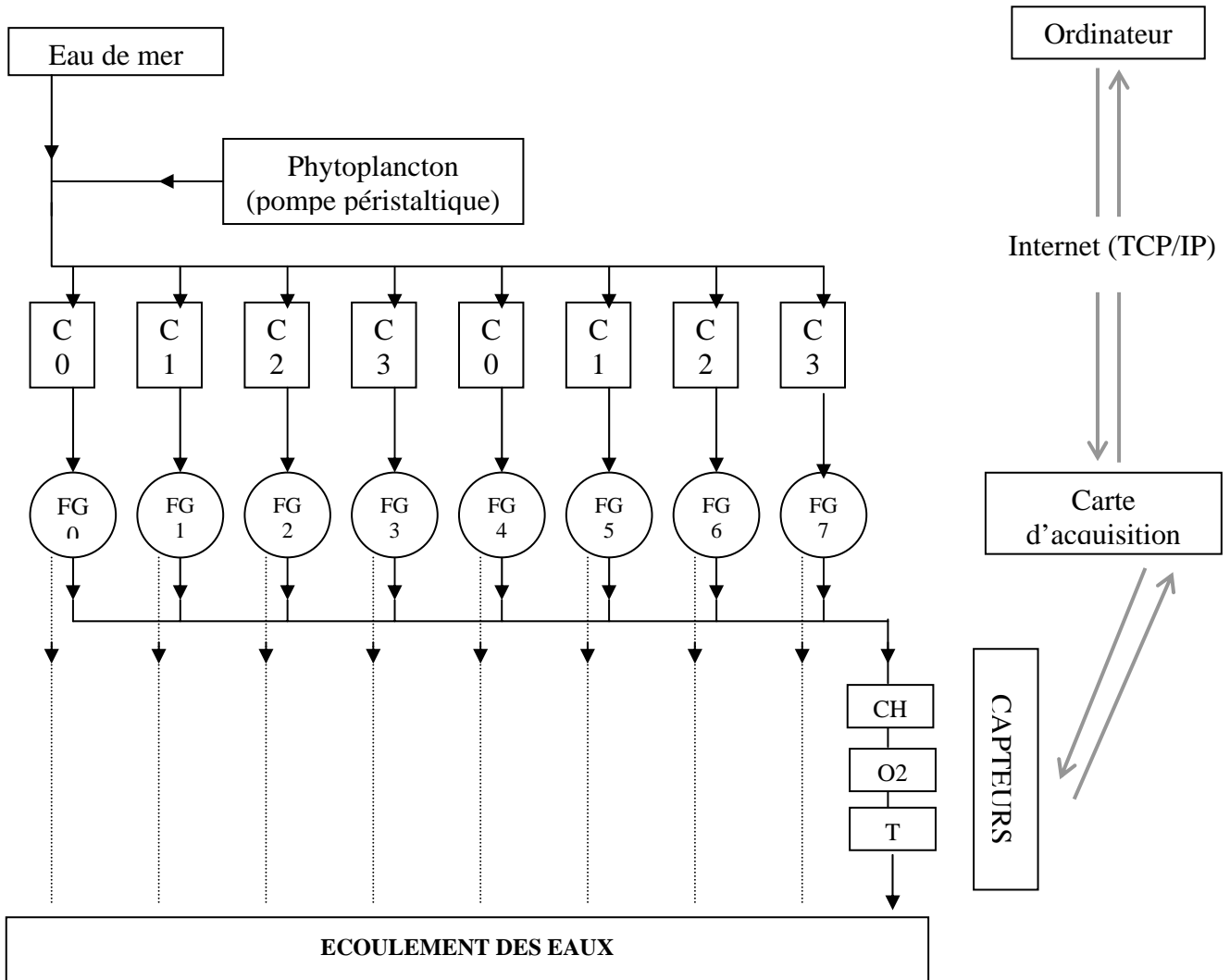
- un bassin de marée, permettant de pomper de l'eau de mer en permanence, qui une fois filtrée et thermorégulée, alimente des bassins d'élevage ou d'acclimatation ainsi qu'un banc de mesures écophysiologicals ;
- une salle de culture dans laquelle sont produites en grande quantité diverses espèces de phytoplancton, et qui alimente les bassins et le banc de mesures ;
- le banc de mesures proprement dit.



Photos II-2 : Le banc de mesures écophysiologicals d'Argenton.
a : Vue générale ; b : un des 2 groupes de 4 aquariums.

Celui-ci permet de mesurer simultanément les taux de filtration et de respiration de six individus. Ce système permet également de récupérer en fin d'expérimentation les biodépôts de chaque individu pour des mesures complémentaires.

Il est constitué de 8 aquariums individuels (volume : 1.2 L), deux d'entre eux servant de témoins (**figure II-4** et **photos II-2**). Ils sont alimentés par de l'eau de mer filtrée et thermorégulée, enrichie en algues à une concentration réglée au moyen d'une pompe péristaltique. Le débit dans les aquariums est contrôlé par des courantomètres manuels. Chaque série de quatre aquariums est connectée à un fluorimètre (Seapoint) ainsi qu'un oxymètre (WTW), un système de vannes permettant de choisir l'aquarium dans lequel la mesure est effectuée. Les mesures des deux capteurs transitent au niveau d'un système d'acquisition de données Ethernet et sont envoyées via le réseau local à un ordinateur sur lequel elles sont enregistrées à la fréquence désirée.



C : aquarium, FG : vanne, O2 : oxymètre, T : thermomètre, CH : fluorimètre

a

b

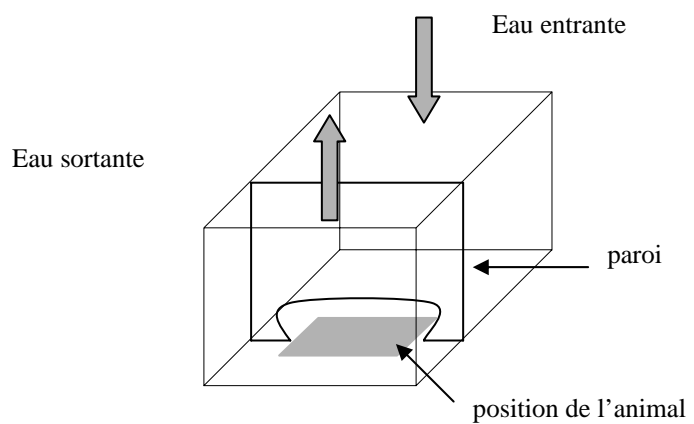


Figure II-4 : Schéma synthétique du banc de mesures écophysiques de la station d'Argenton.

Ce système a été utilisé en septembre-octobre 2002 afin d'acquérir des données sur l'écophysologie de l'amande de mer et de la palourde rose, dans un jeu de conditions de température et de nourriture proches de celles observées en Manche. Le protocole utilisé et les résultats obtenus sont présentés dans le chapitre IV-4.

4 Le logiciel ELISE

ELISE est un Environnement Logiciel Interactif pour la Simulation d'Ecosystèmes développé par Ménesguen (1991), et porté sous environnement UNIX/Xwindow/MOTIF par la société CAP GEMINI de Brest.

Le but principal de ce logiciel est de fournir un outil convivial et interactif permettant la modélisation d'écosystèmes aquatiques. Un canevas prédéfini formé de fenêtres avec menus déroulants permet de guider l'utilisateur dans la saisie des conditions initiales et des conditions limites (rejets, forçages météorologiques), ainsi que dans l'élaboration et l'écriture de la partie biologique des équations différentielles.

Concernant la modélisation de l'environnement physique, il existe plusieurs possibilités. Un module compartimental permet de construire une grande variété d'environnements théoriques (assemblage de boîtes d'eau et de sédiment de dimension variables, empilées verticalement et /ou horizontalement, avec l'introduction possible d'entrées ou de sorties d'eau), ainsi que de modéliser un environnement réel sous la forme d'une mosaïque de boîtes, avec stratification thermohaline bicouche ou tricouche. Plus récemment, un module 3D a été développé (Cugier, 1999) dans lequel l'hydraulique du système est simulée par la résolution des équations de l'hydrodynamique sur un maillage tridimensionnel, régulier ou non sur l'horizontale et la verticale.

Dans ce travail, seul le module compartimental a été utilisé.

5 Le modèle compartimental de production primaire (Hoch, 1995)

Il a été développé par Hoch au cours de son doctorat au département DEL/EC d'Ifremer/Brest (1995).

5.1 Le modèle hydraulique

Il simule l'environnement physique dans lequel les modèles de dynamique de population de la palourde rose et de l'amande de mer sont spatialisés.

La Manche y est découpée en 71 compartiments (**figure II-5**), entre lesquels les flux d'eau sont automatiquement calculés par le logiciel ELISE, à partir de la circulation résiduelle lagrangienne calculé par un modèle 2D (maillage régulier : 1 mille de côté, Salomon et Breton, 1993 ; Salomon et al, 1993). Un sous-modèle vertical bicouche permet de simuler une stratification thermique, haline ou thermo-haline, se traduisant par l'existence d'une couche de surface et d'une couche de fond séparés par une pycnocline d'épaisseur nulle. Les vitesses d'échange entre les deux couches sont alors également simulées.

Les équations sont intégrées de manière explicite selon la méthode d'Euler. Le pas de temps est déterminé par l'utilisateur, mais peut être divisé automatiquement lors de la simulation si les résultats obtenus pour une variable d'état sont négatifs (en cas d'évolution trop rapide des processus par rapport au pas de temps).

Les simulations sont toutes effectuées avec des forçages climatiques correspondant à l'année 1980. Les données de circulations résiduelles utilisées ont été obtenues en considérant un vent constant de sud-ouest, le champs de courant résiduel est donc constant toute l'année.

Quelques résultats du modèle hydraulique sont présentés dans le **chapitre I-2.3**.

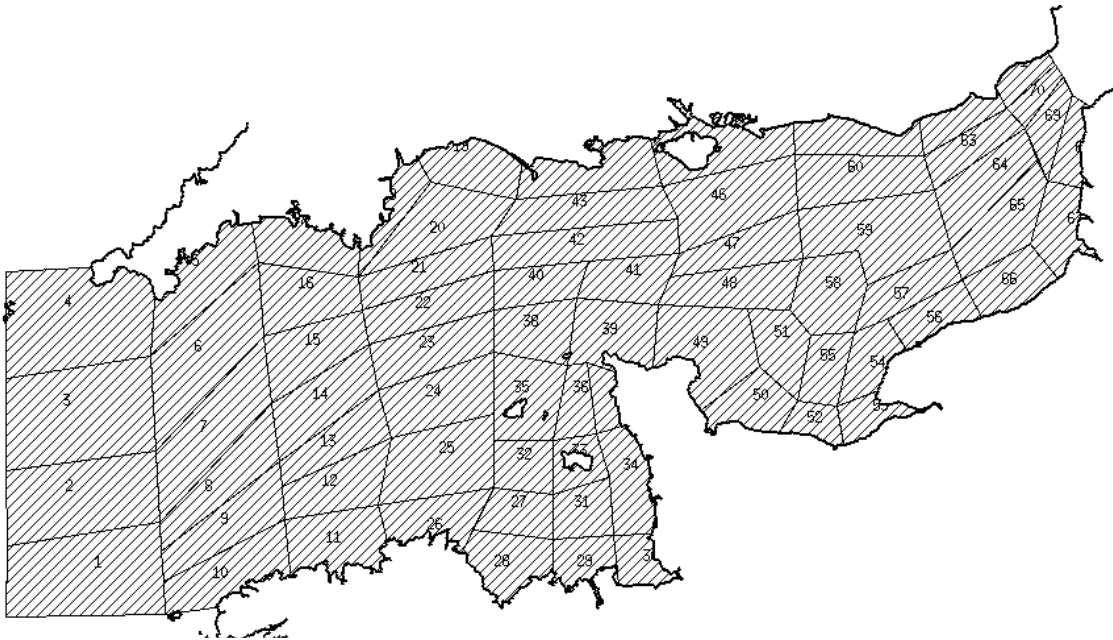


Figure II-5 : Compartimentation de la Manche dans le modèle de Hoch (1995).

5.2 Le modèle de production primaire

Il prend en compte explicitement le cycle biogéochimique de l'azote et, de manière indirecte ceux du phosphore, du silicium et du carbone.

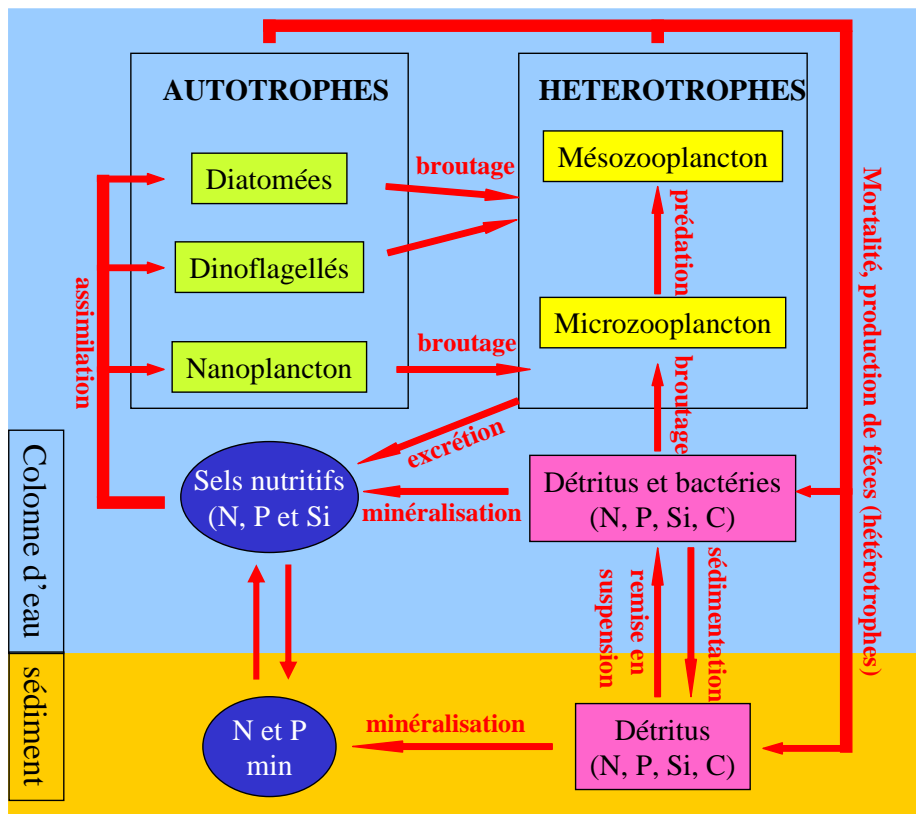


Figure II-6 : Schéma conceptuel du modèle de production primaire de Hoch (1998)

L'environnement pélagique est décrit précisément à l'aide de trois variables d'état phytoplanctoniques (diatomées, dinoflagellés et nanoplancton), deux variables hétérotrophes (mésozooplancton et microzooplancton), deux variables détritiques (pélagique et benthique), et quatre variables inorganiques dissoutes : azote, carbone, silice et phosphore (Hoch, 1998 – figure II-6).

Rappelons que les simulations sont toutes effectuées avec des conditions limites et des forçages correspondant à l'année 1980.

Les résultats de ce modèle en terme de concentrations de phytoplancton et de matière détritique pélagique sont tout à fait réalistes à l'échelle de la Manche dans son ensemble. Dans certaines zones cependant, les concentrations estivales de phytoplancton sont surestimées : elles ne chutent pas après le bloom printanier comme le montrent les mesures (figure II-7), mais restent à une valeur élevée jusque tard dans l'automne.

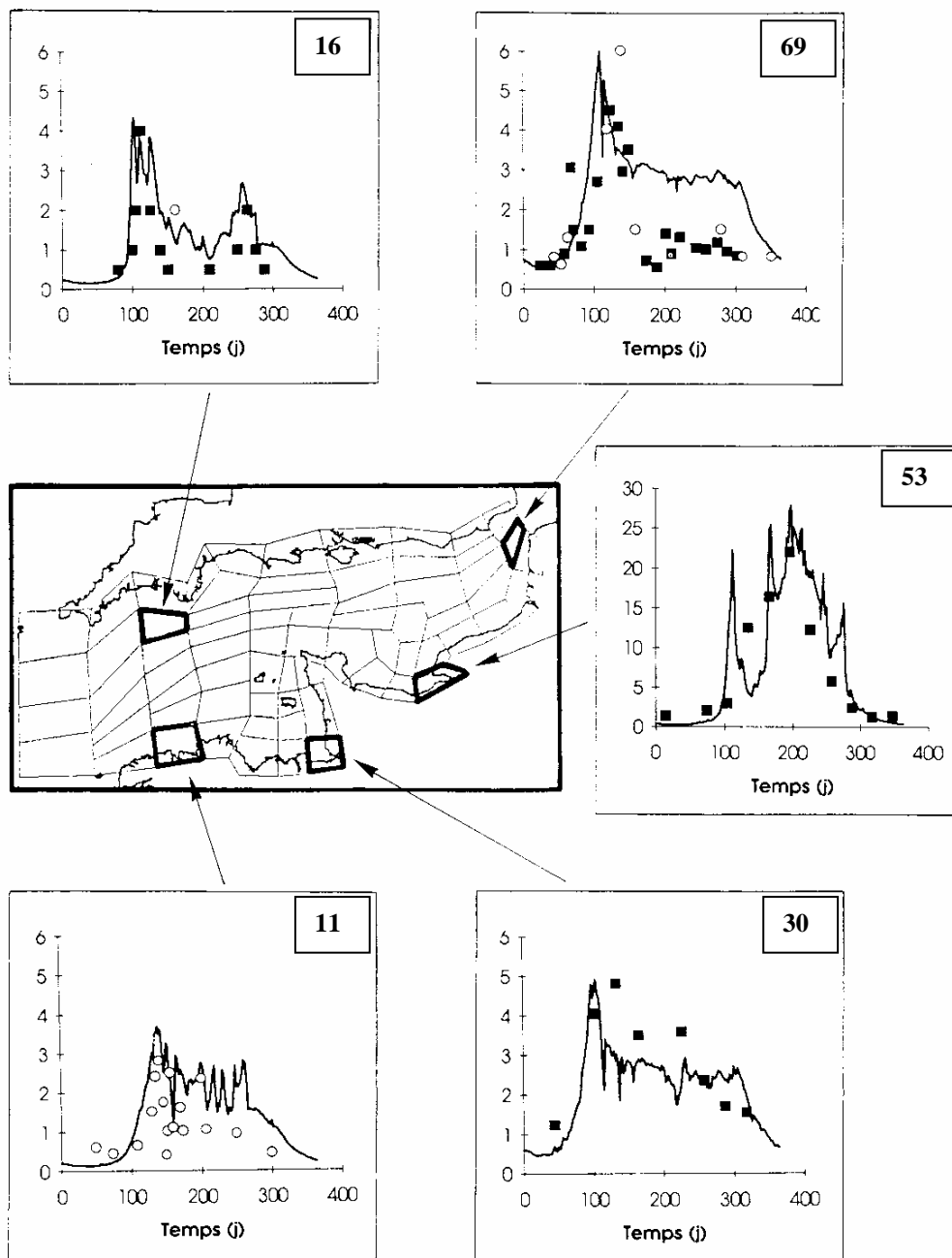
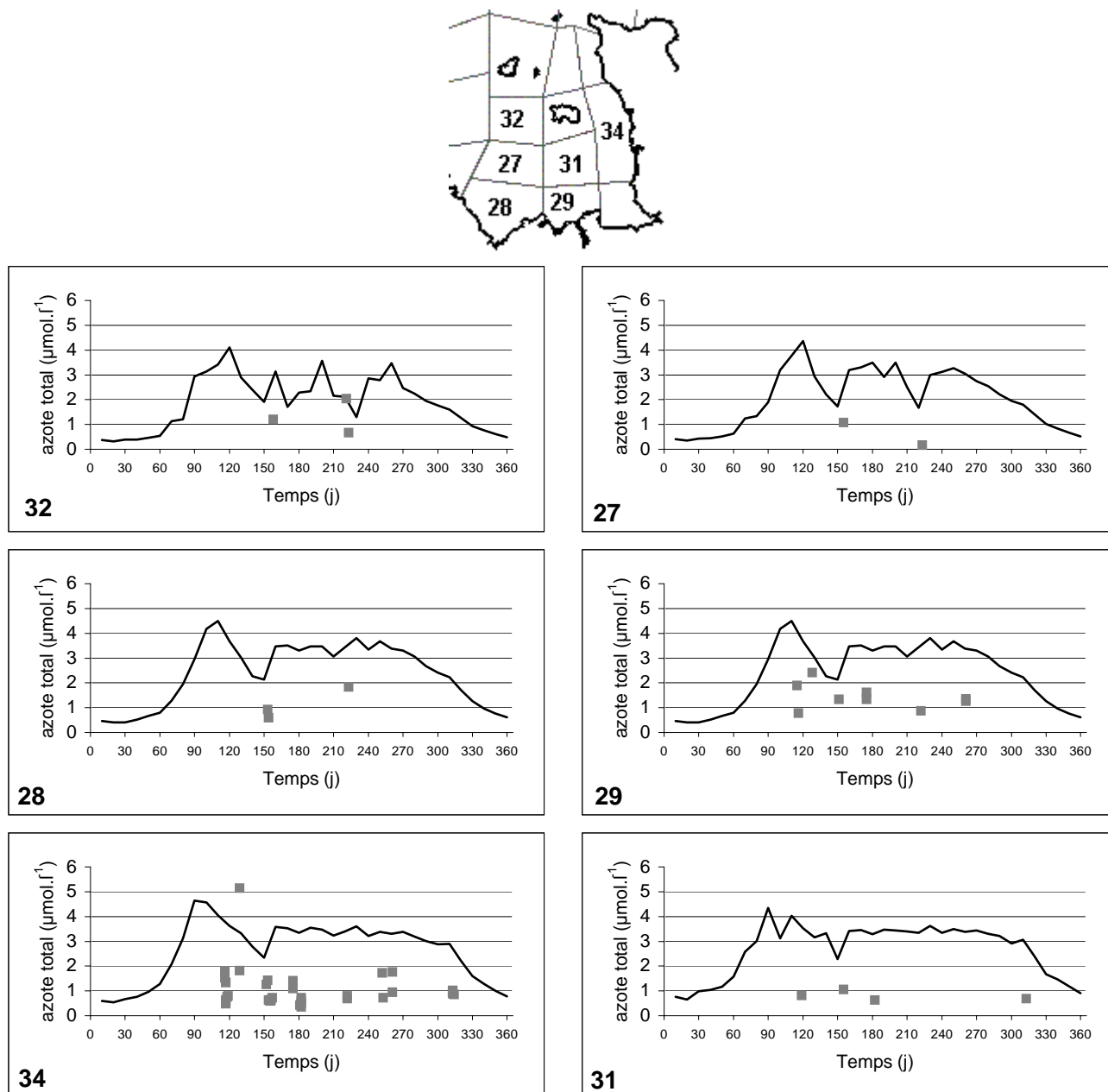


Figure II-7 : Evolution annuelle de l'azote phytoplanctonique total ($\mu\text{mol.l}^{-1}\text{N}$) en différents compartiments de la Manche (eaux de surface). Extrait de Hoch, 1998.

Cela se voit particulièrement au niveau du compartiment 69, mais il s'agit du même problème au niveau du compartiment 30. Hoch émet plusieurs hypothèses à propos de ce problème, dont particulièrement l'influence du broutage par le benthos, qui n'est pas pris en compte dans le modèle. D'autre part, Hoch a également manqué de données concernant les concentrations de matière inorganique particulaire, influant sur l'extinction lumineuse, et par conséquent la croissance du phytoplancton.

Les résultats du modèle dans l'ensemble des compartiments du GNB ont été visualisés, et comparés aux données disponibles² sur la zone, ce qui a permis de constater un problème identique de surestimation des concentrations de phytoplancton et de matière détritique dans l'ensemble de la zone (cas des concentrations phytoplanctoniques dans les eaux de surface : figure II-8).



² Il s'agit de mesures effectuées de 1980 à 1983, dans le cadre de l'étude régionale intégrée du golfe Normand-Breton (Erard et al, 1986 ; base de données Ifremer Quadrige).

5.2.1 Prise en compte de nouvelles données concernant la matière inorganique particulaire

Nous avons utilisé les données du satellite SeaWifs, traitées au département DEL/EC selon l'algorithme OC5 de Gohin *et al* (2002). A partir de deux à trois bonnes images par mois, sélectionnées sur trois années consécutives (1999-2000-2001), nous avons ainsi pu établir une moyenne mensuelle pour chaque compartiment du modèle (cf. **Annexe 1**).

Ces concentrations mensuelles de MIP ont été converties en coefficients d'extinction, au moyen de la formule de conversion de Ménesguen *et al* (1995), ajustée sur des données de la Baie de Seine. Les résultats de cette modification du modèle original en terme de concentrations phytoplanctoniques dans les eaux de surface sont présentés en **figure II-9**.

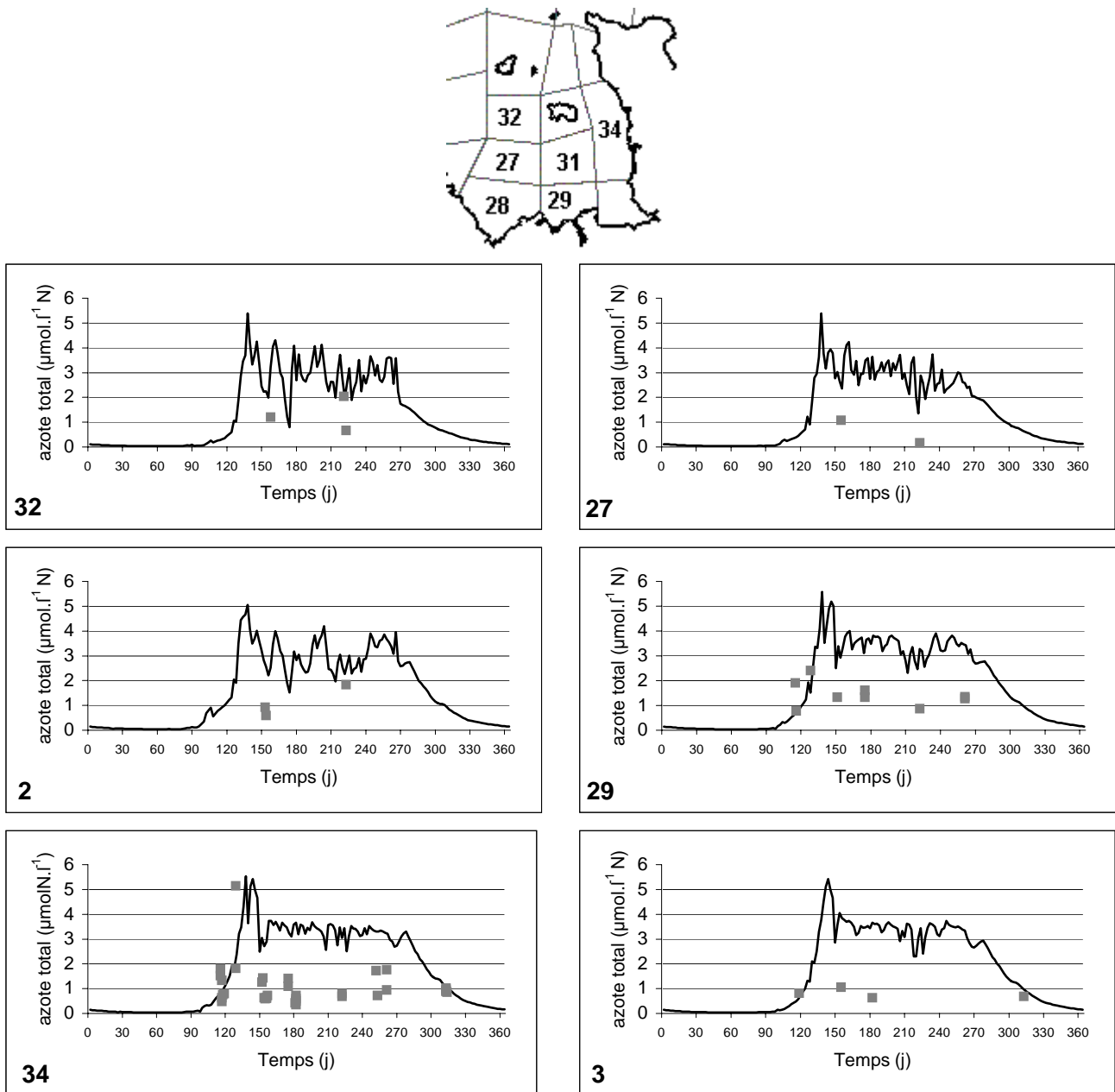


Figure II-9 : Résultats du modèle avec les nouveaux coefficients d'extinction, dans différents compartiments du GNB (eaux de surface - azote phytoplanctonique total $\mu\text{mol.l}^{-1}\text{N}$), confrontés aux mesures disponibles sur zone.

La prise en compte de ces nouvelles données n'a pas grande influence sur la stabilisation des concentrations phytoplanctoniques à des valeurs élevées en été-automne, mais permet de retarder l'apparition du bloom printanier du fait des fortes teneurs de fin d'hiver en MES

inorganiques. Cela se remarque particulièrement dans les compartiments 29, 34 et 31, pour lesquels les résultats sont maintenant plus proches des mesures.

5.2.2 Introduction d'une pression de broutage par le benthos

Une formalisation simple de la pression de broutage exercée par le benthos filtreur a été introduite dans le modèle de production primaire. Celle-ci ne s'applique qu'à la matière organique possédant une vitesse de chute (dans le modèle de Hoch) : les diatomées et la matière détritique organique.

Nous avons ainsi considéré une filtration par le benthos identique en tout point de la Manche, et évoluant au cours de l'année selon une sinusoïde paramétrant l'évolution saisonnière de la biomasse et du taux de filtration individuel en fonction de la température (figure II-10).

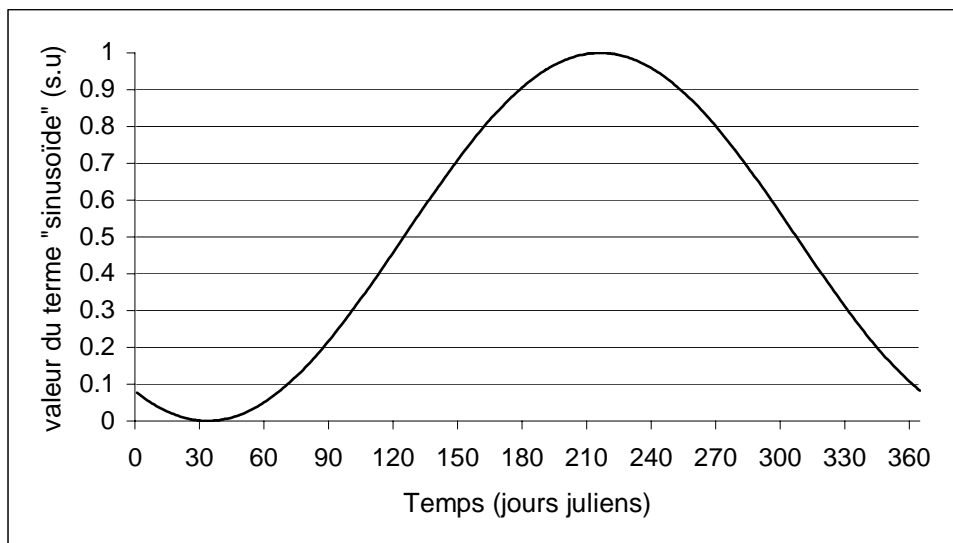


Figure II-10 : Evolution annuelle du facteur multiplicatif $S(t)$ appliqué au taux de filtration du benthos.

La ponction sur les concentrations de diatomées et de matière détritique organique (unité de poids. $L^{-1}.j^{-1}$) est donc formulée de la manière suivante :

$$Pon(t) = \frac{S(t) \times Br}{h}$$

$$\text{avec } S(t) = \frac{1 + \sin\left(\frac{2\pi}{365} \cdot (t - 125)\right)}{2}$$

$S(t)$: Facteur multiplicatif (sinusoïde) appliqué au taux de filtration du benthos (s.u) ; Br : taux de filtration du benthos (uniforme sur toute la Manche et calibré à : $10 L.j^{-1}.dm^{-2}$) ; h : épaisseur de la colonne d'eau (dm), t : date en jours juliens.

Cette ponction sur la colonne d'eau est donc d'autant plus importante en proportion que la zone sera peu profonde.

Les résultats de cette modification supplémentaire du modèle en terme de concentrations de phytoplancton dans les eaux de surface sont présentés en figure II-11. Le broutage du phytoplancton par le benthos, particulièrement important en été, entraîne une diminution importante de la concentration de phytoplancton dans les compartiments peu profonds (28, 29 et 34) et sa prise en compte permet d'obtenir des résultats bien plus proches de la réalité. C'est également le cas dans les compartiments du Pas de Calais (cf. figure II-7) dans lesquels le même problème se posait. Dans les compartiments profonds (figure II-7), l'influence du broutage par le benthos est négligeable, et les bons résultats obtenus avec le modèle original restent donc inchangés.

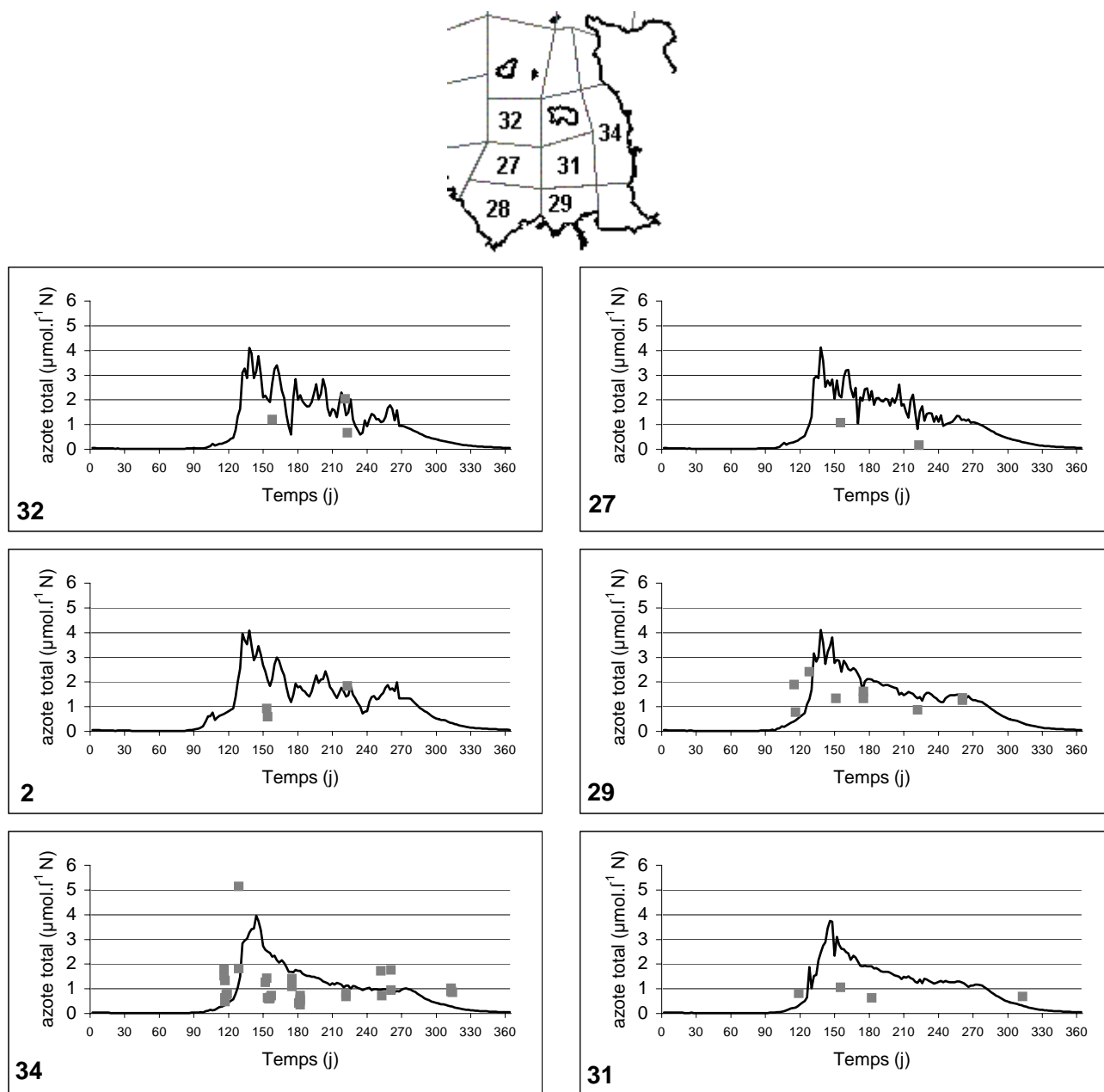
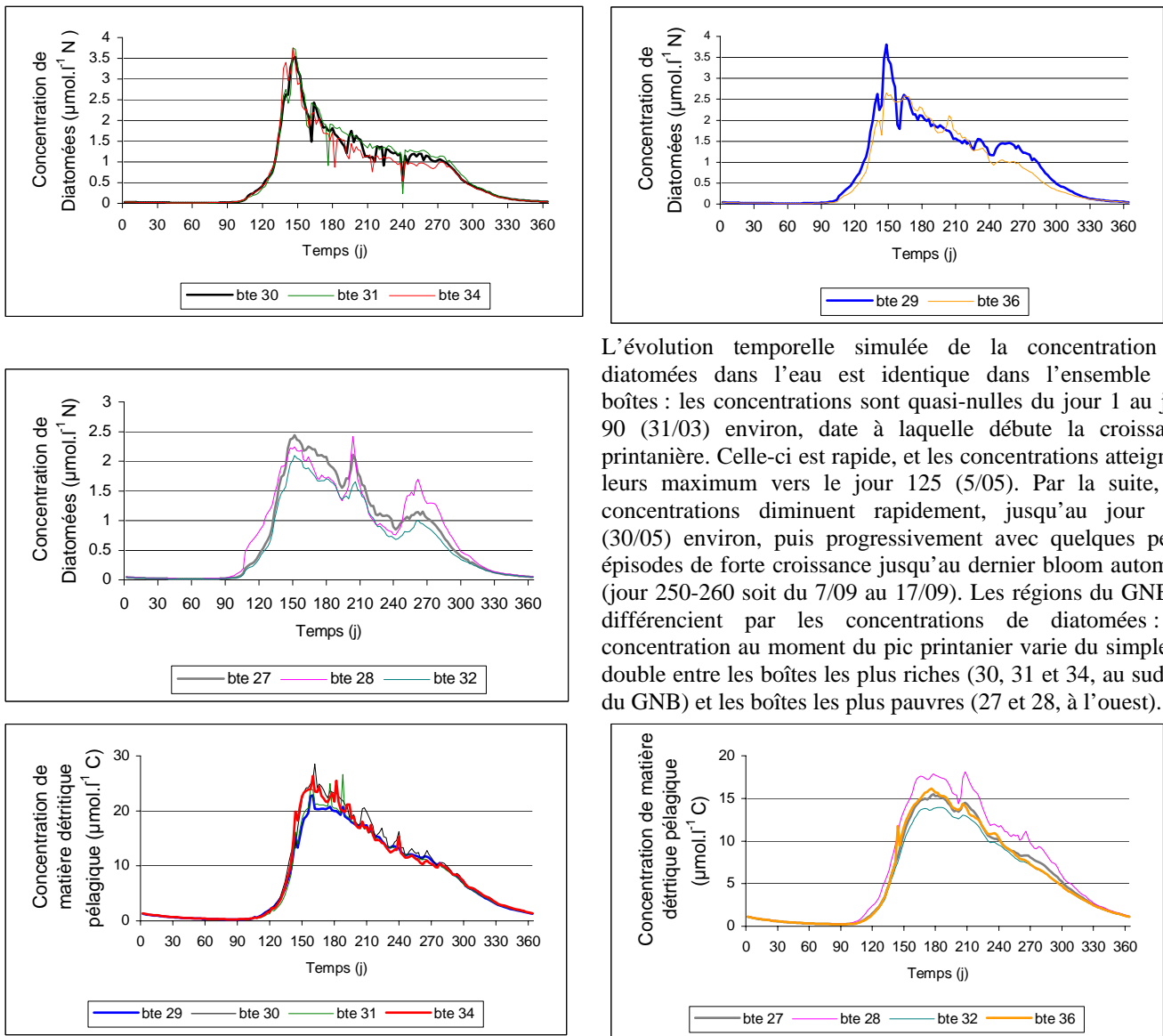


Figure II-11 : Résultats du modèle avec les nouveaux coefficients d'extinction et la prise en compte d'un broutage par le benthos, dans différents compartiments du GNB (eaux de surface - azote phytoplanctonique total $\mu\text{mol.l}^{-1}\text{N}$), confrontés aux mesures disponibles sur zone.

Cette version du modèle sera celle utilisée dans la suite de ce travail, excepté dans le dernier chapitre, dans lequel la fonction de ponction par le benthos disparaît, au profit d'un réel couplage entre le modèle de production primaire et le modèle de dynamique de population de la palourde rose ou de l'amande de mer. Les résultats obtenus en terme de concentrations de diatomées et de matière organique détritique (nourriture potentielle des deux espèces de bivalves) dans le golfe Normand-Breton sont présentés en **figure II-12**.



L'évolution temporelle simulée de la concentration en diatomées dans l'eau est identique dans l'ensemble des boîtes : les concentrations sont quasi-nulles du jour 1 au jour 90 (31/03) environ, date à laquelle débute la croissance printanière. Celle-ci est rapide, et les concentrations atteignent leurs maximum vers le jour 125 (5/05). Par la suite, les concentrations diminuent rapidement, jusqu'au jour 150 (30/05) environ, puis progressivement avec quelques petits épisodes de forte croissance jusqu'au dernier bloom automnal (jour 250-260 soit du 7/09 au 17/09). Les régions du GNB se différencient par les concentrations de diatomées : la concentration au moment du pic printanier varie du simple au double entre les boîtes les plus riches (30, 31 et 34, au sud-est du GNB) et les boîtes les plus pauvres (27 et 28, à l'ouest).

Les concentrations simulées en matière détritique pélagique évoluent parallèlement à celles des diatomées : elles sont maximum entre les jours 150 (30/05) et 230 (18/08) suite aux floraisons algales printanières. Selon les secteurs, les concentrations diminuent progressivement (boîtes 29, 30, 31 et 34, au sud-est du GNB) ou rapidement avec un replat en automne (boîtes 27, 28, 32 et 36, ouest et nord du GNB). De la même manière, les compartiments se distinguent surtout par les concentrations : les maximums sont entre 40 et 50 $\mu\text{moles.l}^{-1}\text{C}$ dans les zones les plus riches, et entre 25 et 30 $\mu\text{moles.l}^{-1}\text{C}$ dans les plus pauvres.

Figure II-12 : Concentrations de diatomées, de matière détritique pélagique, dans les compartiments du GNB pour lesquels nous disposons de données de croissance. Il s'agit de concentrations dans la couche d'eau de fond, sus-jacente au sédiment. (se référer à la figure 5 pour la position des boîtes)

Chapitre III : Etude démographique des deux espèces en relation avec leur exploitation dans le Golfe Normand-Breton

1	Présentation et historique de la pêche de petits bivalves dans le Golfe Normand-Breton	58
1.1	Les pêcheries de bivalves dans le GNB	58
1.2	Développement des pêcheries de palourdes roses et d'amandes de mer	59
1.2.1	Commercialisation	60
1.2.2	Réglementation, organisation et évolution de la pêche	60
1.2.3	Caractéristiques des dragues à petits bivalves	62
2	Répartition et évolution des populations de palourdes roses et d'amandes de mer dans le GNB	64
2.1	Traitement des données	64
2.2	Baie de Saint-Brieuc	65
2.3	Large de Saint-Malo	75
2.4	Large Cotentin	77
3	Conclusion	83

Dans le golfe Normand-Breton, les sédiments grossiers (graviers et sables grossiers) sont dominants dans la zone subtidale (43.2% de la superficie totale, Blanchard et al, 1986, **figure I-10**), et forment la strate la plus riche en terme de biomasse (Blanchard *et al*, 1983 ; Noël et al, 1995). Celle-ci est constituée à 87% par les mollusques bivalves, principalement l'amande, la palourde rose, la spisule et la praire (Blanchard et al, 1986).

Hormis la spisule, plus caractéristique des zones de sables pré littoraux, ces espèces sont présentes dans divers types de substrats (des fonds sableux aux cailloutis presque purs), bien qu'elles affichent une préférence marquée pour les graviers, ainsi que pour le maërl dans le cas de la palourde rose (Rétière, 1979 ; collectif, 1983). La palourde rose et la praire ne présentent pas de variations d'abondance marquées selon la profondeur, tandis que l'amande affectionne les secteurs plus profonds : elle est peu abondante jusqu'à 20-25 m. La spisule est cantonnée à la zone côtière entre 10 et 20 m (Noël et al, 1995).

L'amande de mer et la palourde rose sont donc présentes dans l'ensemble des sédiments grossiers du GNB (cf. zones de sables graveleux et de graviers représentés sur la **figure I-10** et **annexe 2**). Nous ne nous intéresserons cependant dans ce chapitre qu'aux zones côtières (les plus étudiées), de la Baie de Saint-Brieuc au large de la Baie du Mont Saint-Michel, puis le long des côtes du Cotentin de Granville à Portbail.

1 Présentation et historique de la pêche de petits bivalves dans le Golfe Normand-Breton

1.1 Les pêcheries de bivalves dans le GNB

La grande richesse malacologique du golfe Normand-Breton a favorisé dès le 19^e siècle le développement de pêcheries de bivalves, qui constituent encore actuellement une activité prépondérante dans la région.

Durant le 19^e siècle et jusqu'au début du 20^e siècle, les Bisquines de Cancale et Granville exploitaient d'importants gisements d'huîtres « pied de cheval » (*Ostrea edulis*) dans la partie est du GNB, quasiment disparus actuellement.

Au début des années 50, les pêcheurs de la Baie de Saint-Brieuc ont mis en œuvre des engins permettant d'exploiter les gisements de praires. Grâce au développement technologique (bateaux motorisés et dragues), cette activité nouvelle s'étendit progressivement vers le large jusqu'à des profondeurs de 25-30 mètres, puis vers l'est du GNB, d'abord en baie de Saint-Malo (1956), puis en baie de Granville (1958), où l'abondance sans précédent de la ressource devait conduire au renouveau de l'activité (Berthou, 1983). La pêche à la praire à Granville connaît cependant à partir du milieu des années 80 un recul très important consécutif à une succession de mauvais recrutements après des années fastes ayant conduit à un développement excessif de l'activité (Noël et al, 1995, **figure III-1**).

La découverte du gisement actuel de coquilles Saint-Jacques de la Baie de Saint-Brieuc eut lieu en 1961 (quelques gisements connus des pêcheurs ont existé avant cela, mais de moindre importance et sans réelle exploitation). De la même manière que pour la praire, cette activité se développa rapidement et atteignit son apogée au début des années 70 (production maximale 12 500 tonnes, Fifas, 1991). Quelques années plus tard, une succession de mauvais recrutements entraîna une forte diminution du stock briochin et de la production. Un renforcement de la réglementation et du contrôle des prises ont permis de stabiliser la production annuelle autour de 4000 à 4500 tonnes jusque dans les années 80. Cependant le stock restait fragile : du fait de l'exploitation, la population était très jeune et les prises étaient donc concentrées sur une ou deux classes d'âge (2 et 3 ans), (Fifas, 1991).

Actuellement, le gisement de coquille Saint-Jacques de Saint-Brieuc connaît de nouveau un développement conséquent, et de nouveaux gisements disséminés dans le golfe Normand-Breton sont apparus, permettant le développement de cette activité dans les autres ports de la région (figure III-1).

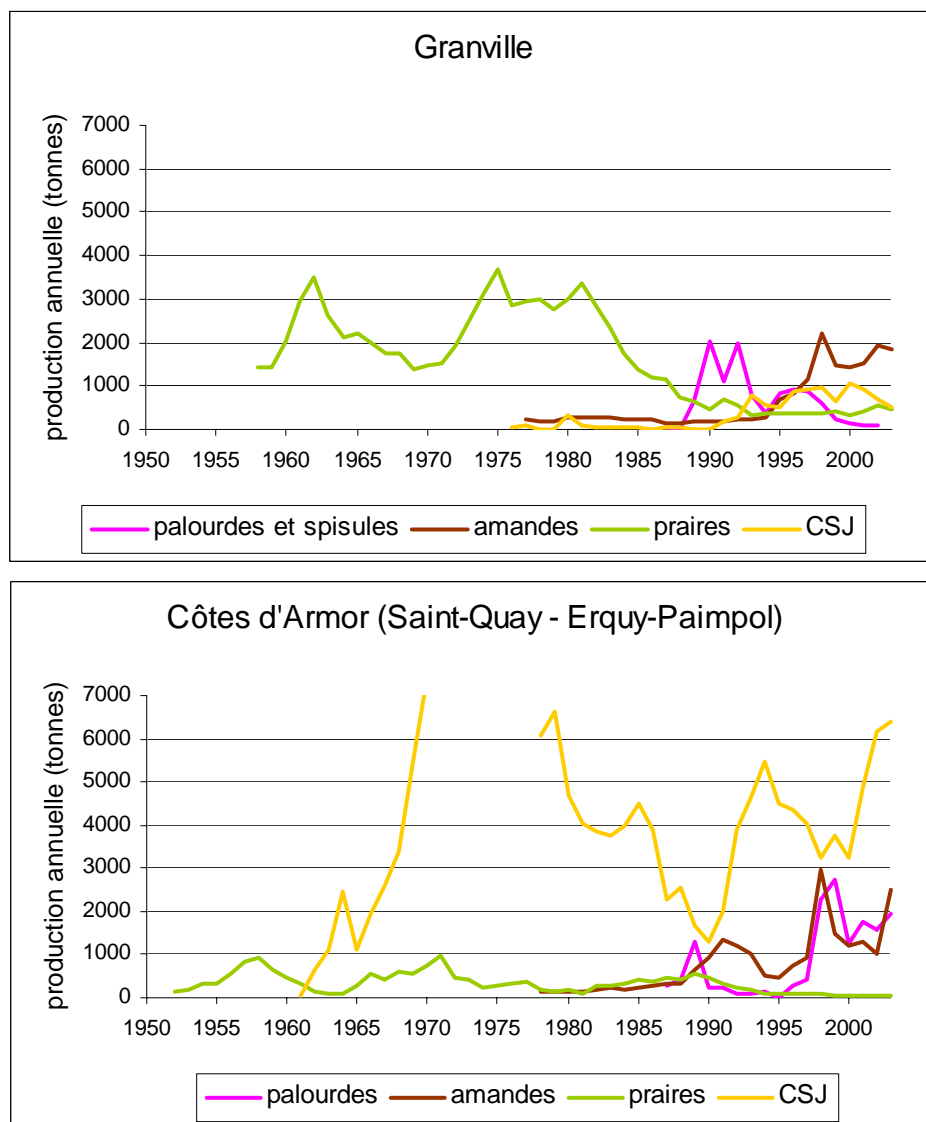


Figure III-1 : Evolution des productions annuelles de palourdes roses, d'amandes de mer, de praires et de coquilles Saint-Jacques dans le Golfe Normand-Breton. Sources : Côtes d'Armor Développement, 1999 ; Criée de Granville, 1999 ; Le Marin, bilan des produits de pêche 2000 ; Criées de Granville, de Saint-Quay et d'Erquy, comm. pers. ; Berthou, comm. pers.

1.2 Développement des pêcheries de palourdes roses et d'amandes de mer

Au début des années 1980, la viabilité des pêcheries de coquille Saint-Jacques et surtout de praires étant remise en question, les organisations de professionnels cherchent à diversifier leur activités.

L'amande faisait jusqu'alors l'objet d'une pêche accessoire lors de la pêche à la praire (Berthou, 1983 ; Blanchard *et al*, 1983). L'essentiel des prises étaient rejetées en mer au moment du tri à bord, seule une petite partie étant débarquée selon les conditions de commercialisation (vente directe au mareyeurs).

Dans le cadre d'une étude sur le recrutement des praires, l'utilisation d'une drague permettant la récolte des petites praires permet la découverte d'importants gisements de palourdes et de spisules,

jusque là inconnus (Berthou, 1984). L'écartement des barrettes des dragues à praires (21 à 25 mm) ne permettaient pas en effet de récolter ces petits bivalves.

Ces gisements sont alors évalués dans l'ensemble du GNB (Berthou, 1984 ; Blanchard et al, 1986 ; Berthou, 1989), et les résultats obtenus suggèrent la possibilité d'une production annuelle de plusieurs milliers de tonnes.

Une réflexion est donc entamée par les professionnels et l'IFREMER sur l'organisation des ces nouvelles pêcheries, les réglementations à mettre en place et les filières de commercialisation.

1.2.1 Commercialisation

Seule une petite partie de la production se vendra sur le marché du frais. La palourde rose résiste mal à l'exondation, et l'amande, plus résistante, présente des qualités gustatives assez moyennes. A l'exception des huîtres, moules et coquille Saint-Jacques, le marché du coquillage frais est de toute façon relativement peu développé en France. Une enquête est donc menée sur les produits transformés : les coquillages farcis, et la chair de coquillage surgelée ou mise en conserve après décorticage. Il n'existe pas ou peu d'entreprises spécialisées en France, mais il en existe en Europe (pays nordiques, Espagne, Italie), et les marchés français et européens sont relativement bien développés.

Dans la Baie de Saint-Brieuc, une organisation de producteurs (la COOPARMOR aujourd'hui COBRENORD) a été créée à l'initiative de Comité local des Pêches de Saint-Brieuc) et du Comité Interprofessionnel de la coquille Saint-Jacques), qui regroupe les professionnels de l'ensemble des ports de la Baie de Saint-Brieuc.

La production de Saint-Quay et Erquy est transformée en Espagne pour la fabrication de produits congelés (coquillages entiers ou décortiqués, vendus tel quel ou en plats préparés). Puis deux usines de transformation sont créées dans la région : l'usine CELTARMOR à Saint-Quay (créée en 1995 à l'initiative de la COBRENORD et d'un groupe agroalimentaire) et l'usine des Pêcheries d'Armorique (créée en 2000) à Erquy. Selon les saisons, ces usines transforment les surplus de coquilles Saint-Jacques, de palourde rose, d'amande, de pétoncles... Les palourdes roses et les amandes sont traitées pour l'export en produit entier ou décortiqué congelé.

A Granville, pour les deux espèces, les bateaux ne travaillent que sur commande (mareyeurs spécialisés). Un atelier de transformation existe également à Bréville, géré par la coopérative Granvilmer.

1.2.2 Réglementation, organisation et évolution de la pêche

Dès l'initiation de la pêche, un système de licence est instauré de manière à contrôler l'exploitation, et des quotas globaux et par bateau sont décidés. Au fil des années, la déclaration en criée est devenue quasi-systématique du fait des installations techniques (grues) et des prix fixés.

La taille minimale autorisée de première capture (TMAC, définie selon la maturité sexuelle des individus en fonction de leur taille) est fixée à 38 mm pour la palourde rose et 40 mm pour l'amande de mer (longueur de la coquille).

Compte tenu des exigences des usines de transformation en terme de rendement (poids de chair décortiquée congelée/poids frais brut), l'essentiel de l'activité a lieu l'été. En Baie de Saint-Brieuc, une période de fermeture est instaurée dans le courant des années 90 : la pêche n'est autorisée que du 1^{er} avril au 30 septembre.

Malgré quelques années de fortes productions au début des années 90 (**figure III-1**), la création d'une filière de commercialisation locale en 1995 semble jouer un rôle déterminant dans l'évolution de la production des Côtes d'Armor. Particulièrement dans le cas de la palourde, la transformation sur place

apparaissait indispensable pour lancer véritablement l'exploitation, compte tenu de la fragilité du produit frais pour la vente ou le transport.

Actuellement, environ 20 bateaux à Saint-Quay et 5 à 6 bateaux à Erquy travaillent régulièrement la palourde rose. Durant la saison, les bateaux sortent 5 jours par semaine et font des marées de 8 à 9 h (cf. **photos III-1**). La production journalière par bateau est de 1 à 1.5 tonnes. Cette espèce se travaille à l'usine en juillet – août, lorsque le rendement (poids de chair surgelé/poids frais total à l'entrée de l'usine) est supérieur à 16%.

Ces bateaux travaillent également l'amande ponctuellement tout au long de l'année (production journalière par bateau : 3 à 3.5 tonnes), selon la demande (en particulier celle de l'usine CELTARMOR). Le rendement pour cette espèce fluctue peu au cours de l'année, il est toujours entre 13 et 15%. Le marché du frais est peu actif.

Dans l'ouest Cotentin, la pêcherie s'est développée plus lentement, puisque les gisements de palourdes roses demeurent inexploités jusqu'en 1989 (**figure III-1**). La technologie de pêche de la palourde rose est jugée insuffisante, et la commercialisation de l'amande de mer est difficile.

Dans les années 1990 cependant, la production de palourdes roses et de spisules (elles sont produites en mélange) à Granville augmente (**figure III-1**). Elle fluctue entre 400 et 2000 tonnes de 1990 à 1998, puis chute à une centaine de tonnes ces dernières années. En 2000, 6 bateaux seulement travaillent la palourde rose entre juin et août. La baisse considérable de la production semble liée à la diminution des stocks disponibles bien plus qu'à celle de la demande.

La production d'amandes, restée à 300 tonnes environ jusqu'en 1995 a augmenté régulièrement pour se stabiliser actuellement autour de 1500 tonnes. En 2000, 29 bateaux travaillent occasionnellement l'amande tout au long de l'année.

A la criée de Granville, l'amande est en 1999 la 3^e espèce débarquée en tonnage, et la 9^e en chiffre d'affaires, tandis que la palourde rose arrive en 10^e position en tonnage et à la 15^e en chiffres d'affaires. L'amande et la palourde correspondent respectivement à 3.9 et 1.4% du chiffre d'affaires du secteur coquillage et à elles deux à 3.2% du chiffre d'affaires total.

Les prix de vente à la criée entre 1999 et 2001 étaient entre 4.15 et 6.10 F le kg pour la palourde, et entre 1.60 et 2 F le kg pour l'amande, avec pour les deux espèces des prix plus élevés à Granville qu'à Saint-Quay ou Erquy.



Après un trait d'une vingtaine de minutes, la drague est relevée, et vidée de son contenu dans des caisses (1), qui vont alimenter la trieuse (2). Le contenu de la drague est emmené par un tapis roulant (2) vers une cribreuse (3) constituée de deux cylindres imbriqués l'un dans l'autre. Le contenu de la drague transite le long du petit cylindre, dans lequel l'essentiel des amandes est retenu, tandis que les palourdes tombent dans le gros cylindre (3). Le contenu du petit cylindre est directement rejeté par dessus bord (4). Celui du gros cylindre est trié manuellement par l'équipage, ce qui permet d'éliminer les petites amandes et les palourdes cassées ou vides (4). Les palourdes (5) sont ensuite mises en sacs de 30 Kg.

photos III-1 : Déroulement de la pêche à la palourde rose en Baie de Saint-Brieuc, à bord du Shamrock (Patron : Mr Brézellec) en septembre 2002.

1.2.3 Caractéristiques des dragues à petits bivalves

Les usines de transformation nécessitent un approvisionnement régulier à des prix connus par avance. De plus, dans le cadre d'un marché européen, il doit être tenu compte de la concurrence étrangère éventuelle : le but est donc de produire des quantités importantes aux coûts les plus faibles.

Une telle perspective a conduit l'IFREMER à porter une attention particulière aux techniques de récolte de bivalves en mettant l'accent sur l'amélioration de l'efficacité et de la sélectivité, et sur la diminution de la mortalité par casse.

Les contraintes techniques sont liées à la petite taille de ces coquillages, qui impose une maille de sélection de 15 à 18 mm. Selon, la granulométrie du substrat (dans le cas du sédiment grossier), un tel maillage entraîne un colmatage plus ou moins rapide de l'engin et une casse parfois importante des coquillages (jusqu'à 30% pour la palourde rose). En outre, la sélectivité de la drague vis à vis de la palourde rose est faible (entre 10 et 20%). Différents prototypes développés par IFREMER ou des entreprises sont donc testés en Baie de Saint-Brieuc ou au large de Granville entre 1985 et 1988. Ils permettent de valider certains principes de fonctionnement favorisant l'élimination des sédiments et facilitant le tri, mais n'ont jamais été dans des configurations permettant une utilisation de routine par les professionnels.

Les dragues utilisées sont dérivées des dragues à praires : elles se présentent comme des cages de tri sélectionnant les animaux selon l'épaisseur de la coquille à travers des barrettes métalliques. Elles sont munies d'une lame métallique au niveau de l'ouverture qui rabote le sédiment. Pour la pêche aux petits bivalves, elles ont été rendues plus légères et l'écartement des barrettes a été réduit à 16-18 mm pour les palourdes (et les spisules à Granville, contre 21 à 25 mm pour les praires et les amandes). Elles ont évolué différemment dans les secteurs est et sud-ouest du GNB :

- la drague utilisée à Saint-Quay et Erquy (**photo III-2**) mesure 80 cm de large sur 2 m de long. La lame au niveau de l'ouverture est profonde ;
- la drague de Granville est plus grande (90 cm de large sur 2.20 m de long) et sa lame est plus courte et incurvée (**photo III-3**). Au milieu des années 90, elle a été munie d'un volet (**photo III-3**), comme les dragues à praires, de manière à supporter de plus grandes vitesses (5 à 6 nœuds contre environ 1 nœud avec la drague de Saint-Quay et Erquy).

Les rendements horaires sont de 150 à 200 Kg pour la palourde rose et de 1 tonne environ pour l'amande.



photos III-2 : drague à petits bivalves de Saint-Quay et Erquy. D'après Lart, 2003.



photos III-3 : drague à petits bivalves de Granville (photo principale). Elle est ensuite munie d'un volet, de la même manière que les dragues à praires (encart). D'après Lart, 2003.

(d'après *Le Marie-Rennes* du 5/09/1986 ; Berthou, 1986, 1989 et comm. pers. ; Noël et al, 1995 ; *Côtes d'Armor Développement*, 1999 ; *Le Marin : bilan 2000 des ports de pêche*; *Ouest-France* 30 octobre 2000 ; Lart, 2003 ; Brézellec comm. pers. ; Halary et Soulas, comm. pers.)

2 Répartition et évolution des populations de palourdes roses et d'amandes de mer dans le GNB

2.1 Traitement des données

Les strates étudiées lors de la campagne BIVALVES réalisée en 2002, ont été choisies à partir des résultats des campagnes d'évaluation directe précédentes. Il s'agit de secteurs riches en palourdes et/ou amandes, correspondant ou non à des zones de pêche selon les cas.

Le but est ici d'étudier l'évolution des populations de ces strates de l'initiation de la pêcherie à la situation actuelle, selon les données disponibles, issues des campagnes d'évaluation directe (1985 à 1988, 1993, 1994 et 2002).

Pour chacune des campagnes effectuées, les stations étudiées ont été sélectionnées selon leur appartenance à une des 12 strates définies en 2002 (figure II-1). On dispose ainsi pour chaque campagne, d'un groupe de stations localisées à l'intérieur de chaque strate, dont les données sont mises en commun.

A partir de ces données sont calculées pour les deux espèces :

- une densité moyenne par strate (ind.m^{-2}), calculée à partir du nombre d'animaux présents dans un ou deux prélèvements par station (selon les campagnes et les secteurs), en estimant la surface couverte par un prélèvement à $\frac{1}{4} \text{ m}^2$;
- une structure de taille de la population (% du nombre total d'individus récoltés dans la strate par classe de taille, lorsque l'effectif total est au moins égal à 90 individus). Les classes de taille correspondent à des longueurs de coquille pour la palourde rose et à des hauteurs de coquille pour l'amande selon l'usage au laboratoire pêche (DRV/RH) d'IFREMER/Brest.
- Une structure d'âge de la population (% du nombre total d'individus récoltés dans la strate par classe de taille) uniquement pour 2002.

Il existe une incertitude sur la récolte complète des individus des deux espèces dont la taille (longueur ou hauteur de la coquille) est inférieure à 20 mm, aussi les résultats des structures de taille dans l'intervalle 0-20 mm sont sujets à caution. De la même manière, les densités peuvent être légèrement sous-estimées.

2.2 Baie de Saint-Brieuc

P. rhomboïdes est peu présente à l'intérieur de la Baie de Saint-Brieuc, et se concentre essentiellement le long de la vaste bande de sables grossiers s'étendant ouest-nord ouest à est-sud est du large de Paimpol au large du cap Fréhel (figures III-2 et III-3). En 1993-1994, on distingue un gradient décroissant de l'ouest vers l'est, moins perceptible en 2002. Au niveau du chenal d'Erquy, les biomasses moyennes ont nettement augmenté entre 1993-94 et 2002.

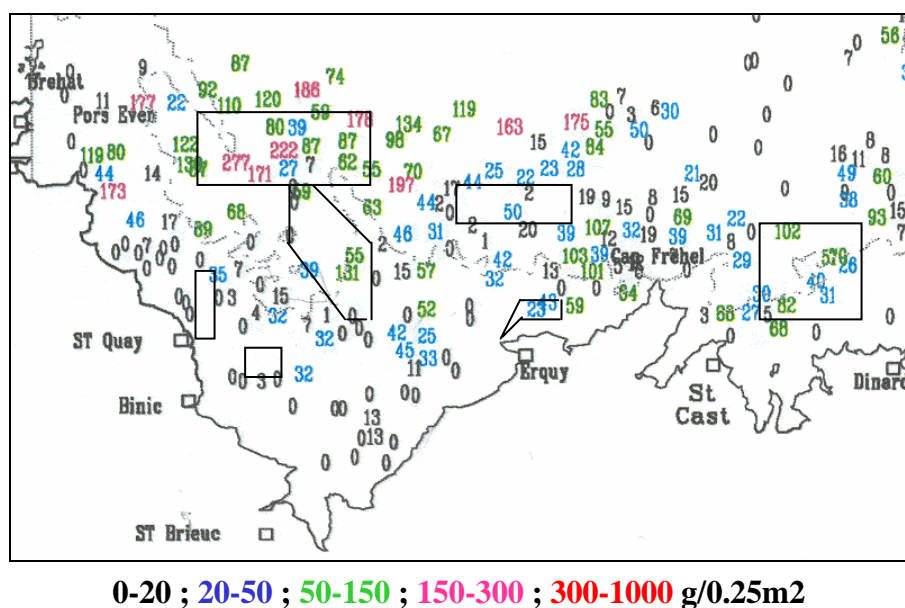


Figure III-2 : Répartition des palourdes roses dans la Baie de Saint-Brieuc en 1993-1994 (biomasse moyenne par station : $\text{g}/0.25 \text{ m}^2$).

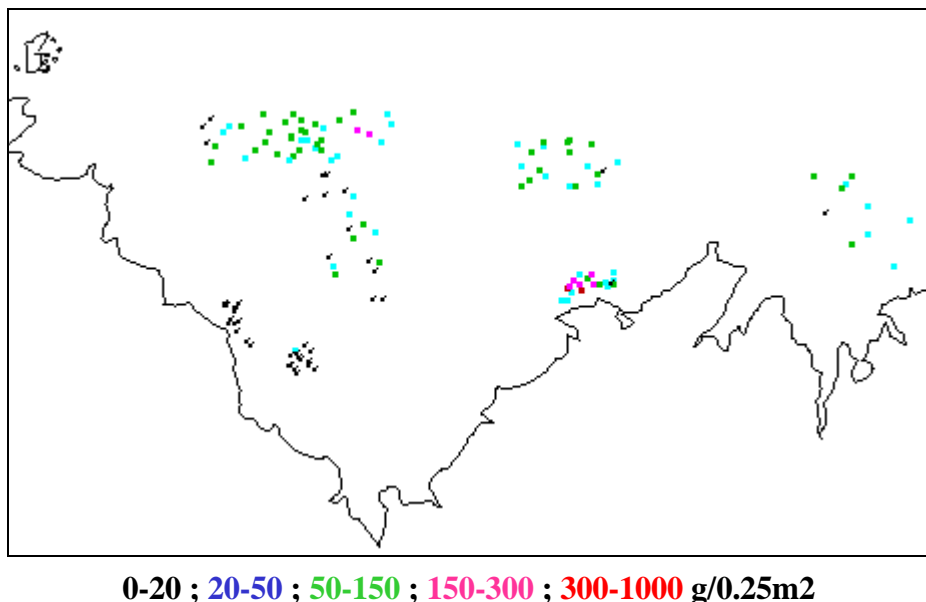


Figure III-3 : Répartition des palourdes roses dans la Baie de Saint-Brieuc en 2002 (biomasse moyenne par station : g/0.25 m²).

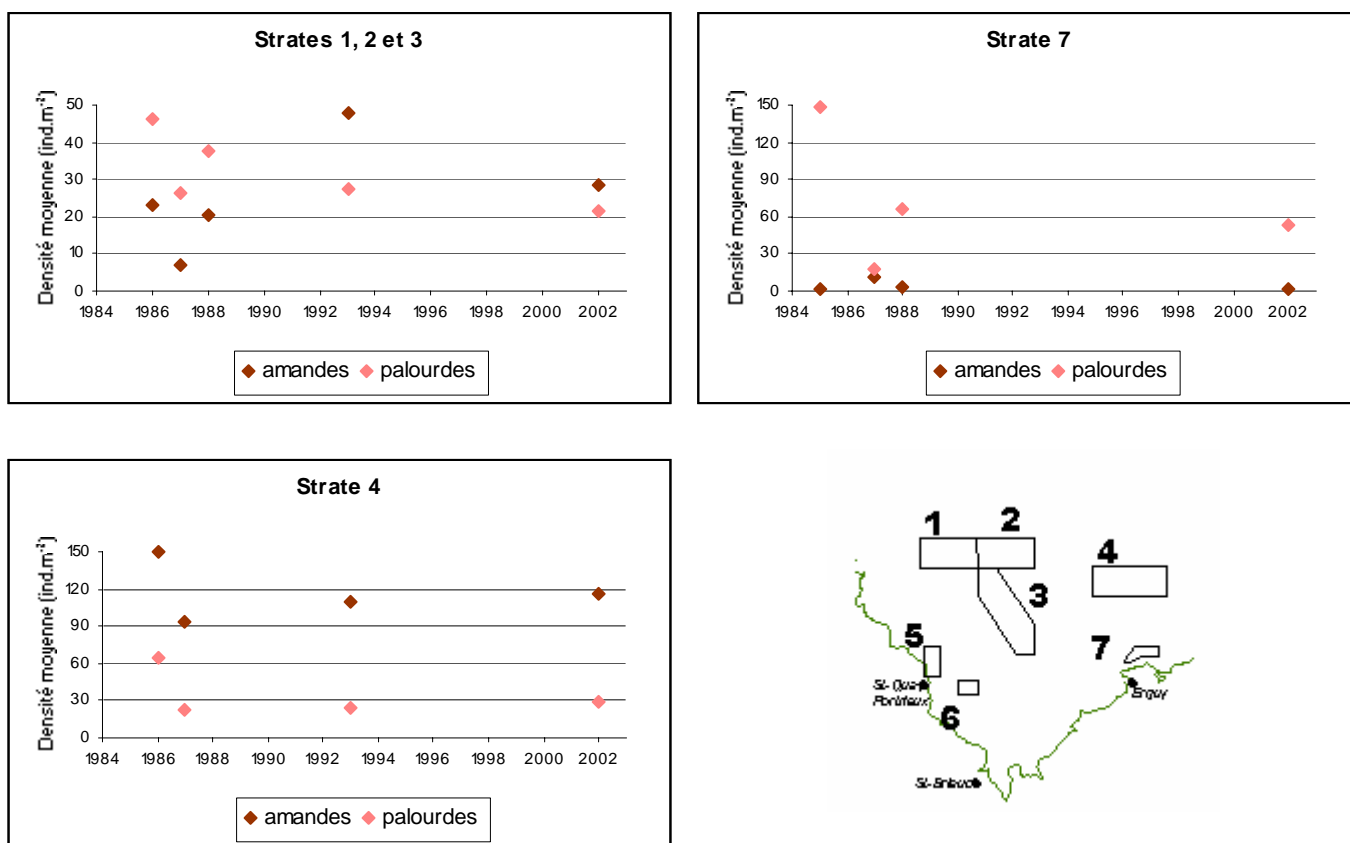


Figure III-4 : Evolutions des densités moyennes de palourdes roses et d'amandes de mer dans la Baie de Saint-Brieuc entre 1985 et 2002.

Dans les chenaux au large de Saint-Quay (strates 5 et 6), la situation a notablement évolué en l'espace d'une décennie, puisque les densités moyennes dans les strates 5 et 6 étaient respectivement de 77 et 35 ind.m⁻² en 1988, et chutent en 2002 à 4 et 5 ind.m⁻² (données non figurées).

Dans les premières années de la pêcherie, l'essentiel de la production de palourdes roses provenait des secteurs au large de Saint-Quay, qui offraient l'avantage de la proximité. Ils sont rapidement devenus inexploitable, du fait de la réduction drastique du gisement et de la colonisation par la crépidule. Les professionnels ont continué à draguer dans le secteur de manière occasionnelle, notamment pour des pêches à la praire en fin d'année. C'est ainsi que la présence notable de jeunes palourdes roses a été détectée en Décembre 2001. Les résultats de la campagne 2002 confirment ces observations puisque les animaux récoltés, en quantités modestes, ont entre 1 et 2 ans en grande majorité. Cette zone pourrait donc être en cours de recolonisation.

Dans le chenal d'Erquy (strate 7), la densité de palourdes a globalement diminué de 1985 à 2002, mais elle demeure autour d'une soixantaine d'individus par mètre carré en 2002, ce qui reste un chiffre important et intéressant pour la pêche (**figure III-4**).

La population est importante et relativement bien équilibrée en 1985, bien que vieillissante (**figure III-7**). Sa densité baisse de 1985 à 1988 et fluctue vraisemblablement entre 1988 et 2002 puisque les biomasses observées en 1993-94 sont bien plus faibles que celles de 2002 (**figures III-2 et III-3**). Pour cette dernière année, la population est bien équilibrée ; elle présente à la fois un stock actuellement exploitable intéressant (individus de taille supérieure à la T_{MAC}=38 mm) et un bon nombre de jeunes individus (**figure III-7**). Ce secteur n'est pas exploité actuellement, et nous n'avons pas pu déterminer s'il l'a déjà été. Il est probable que les variations observées de la densité ne soient que le résultat de fluctuations du recrutement.

Dans la bande au large de la Baie, les densités de palourdes roses sont globalement réduites de moitié depuis l'initiation de la pêcherie (strates 1-2-3 et 4, **figure III-4**). De manière générale, il n'y a pas de grands changements dans les structures de taille des palourdes roses (**figure III-5 et III-6**), ce qui suggère que l'exploitation n'a pas modifié la démographie de ces populations.

Sur la base des histogrammes nombre de stries – effectifs totaux de 2002, un taux de mortalité moyen a été calculé pour les strates 1-2-3, 4 et 7. Ils sont respectivement de 42, 54 et 57 % par an, ce qui confirme l'absence d'influence notable de l'exploitation sur la population des strates 1-2-3 (le taux de mortalité le plus bas).

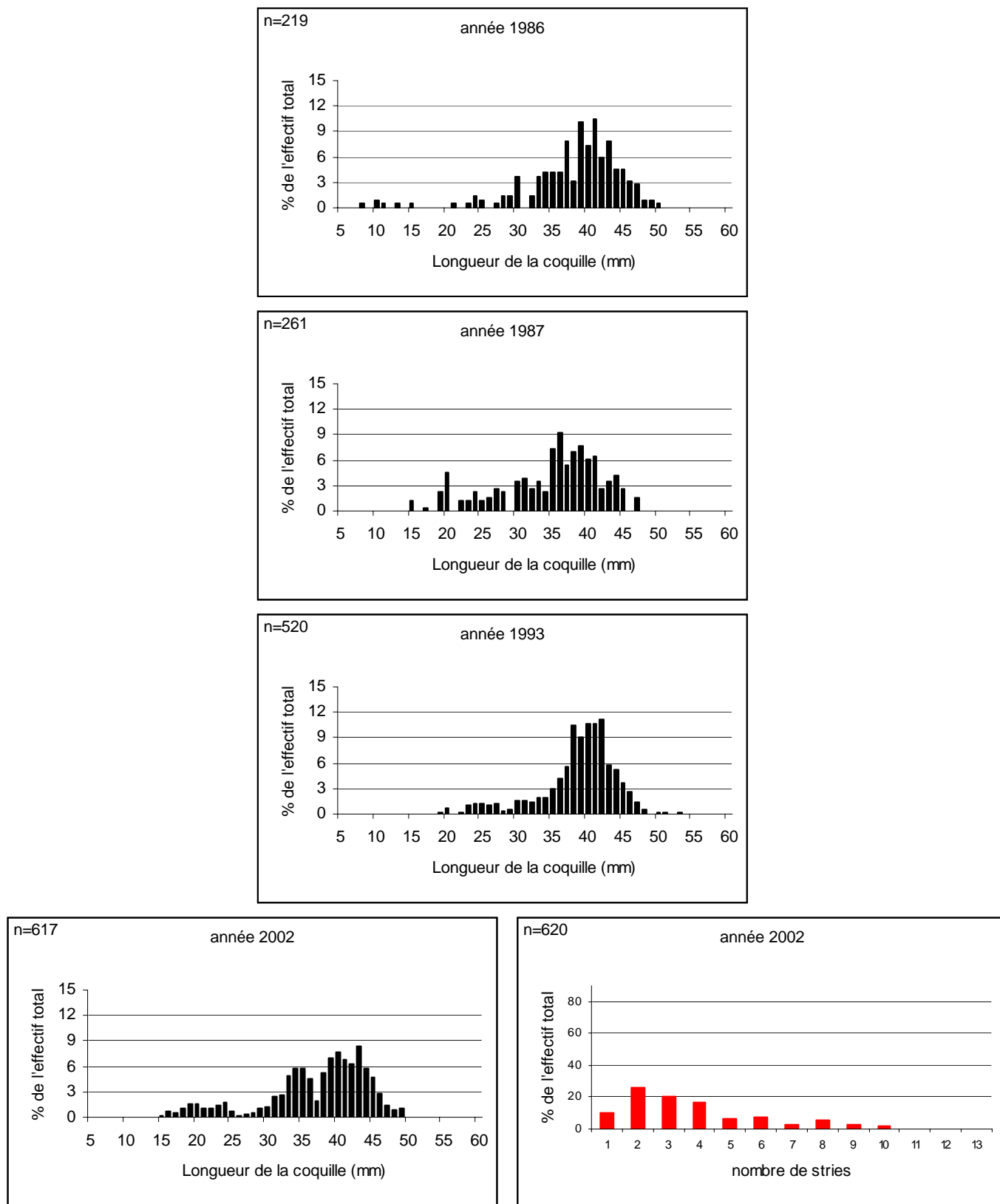


Figure III-5 : Structures en taille (et en âge pour 2002) des populations de palourdes roses des strates 1, 2 et 3.

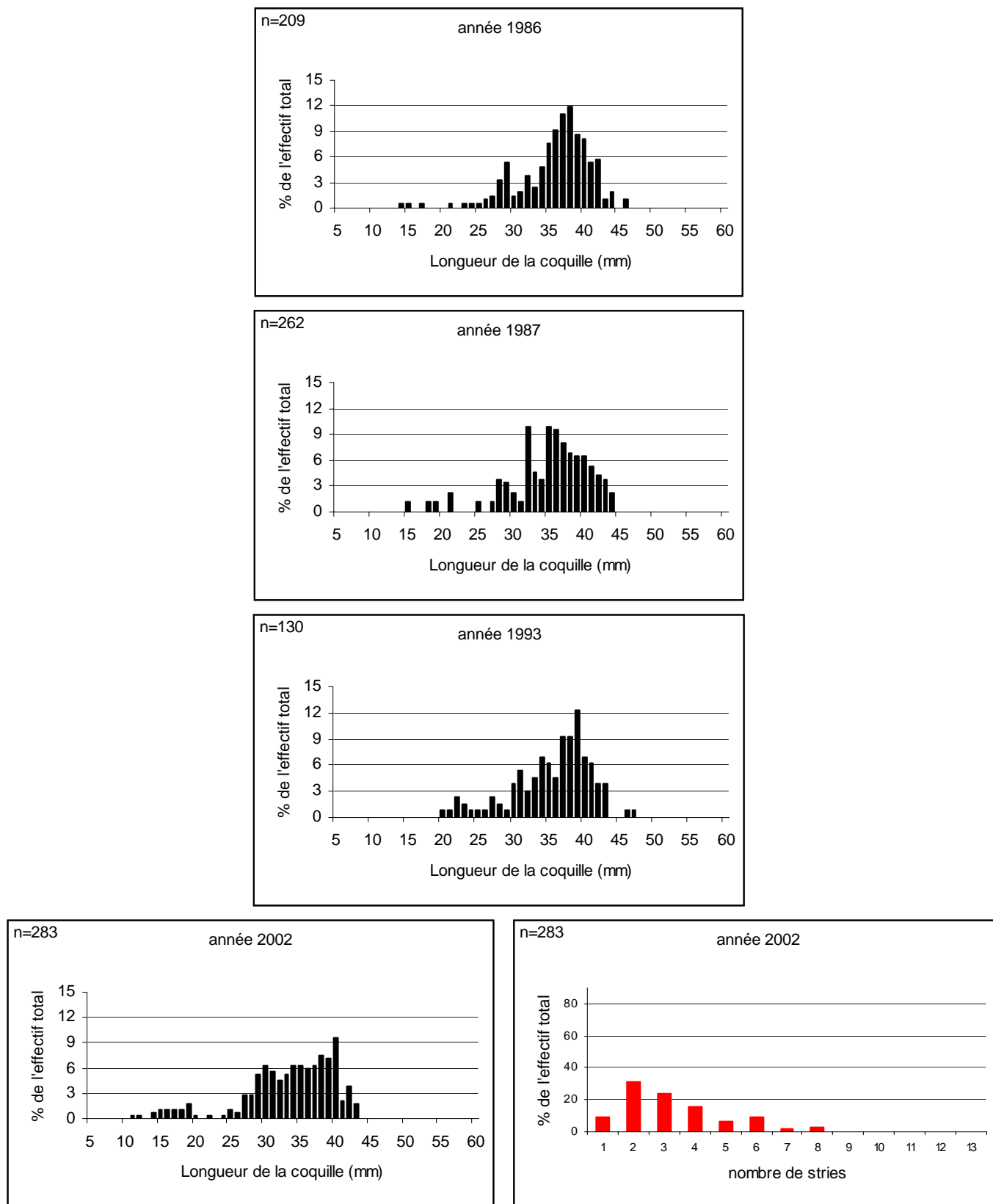


Figure III-6 : Structures en taille (et en âge pour 2002) des populations de palourdes roses de la strate 4.

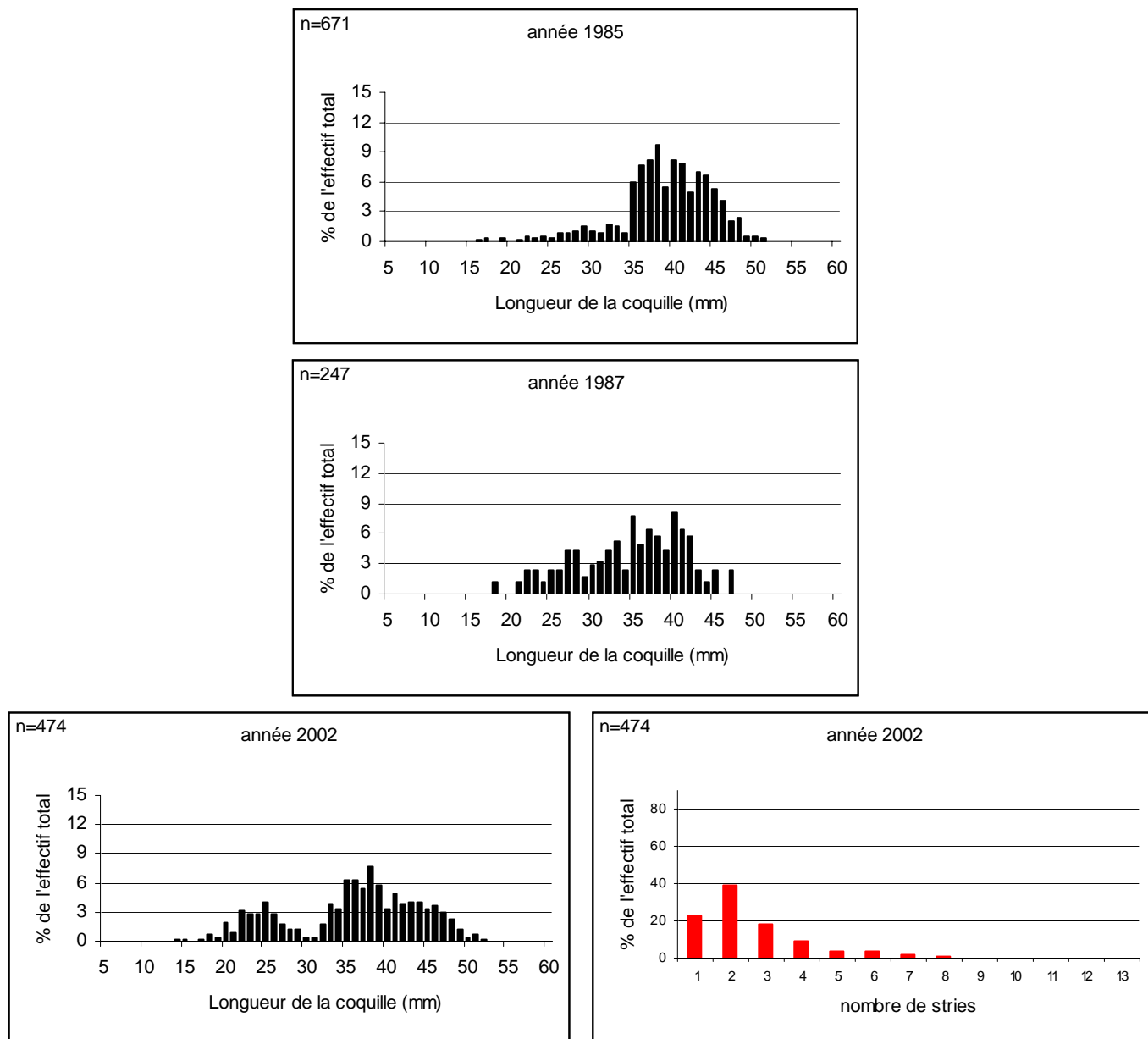
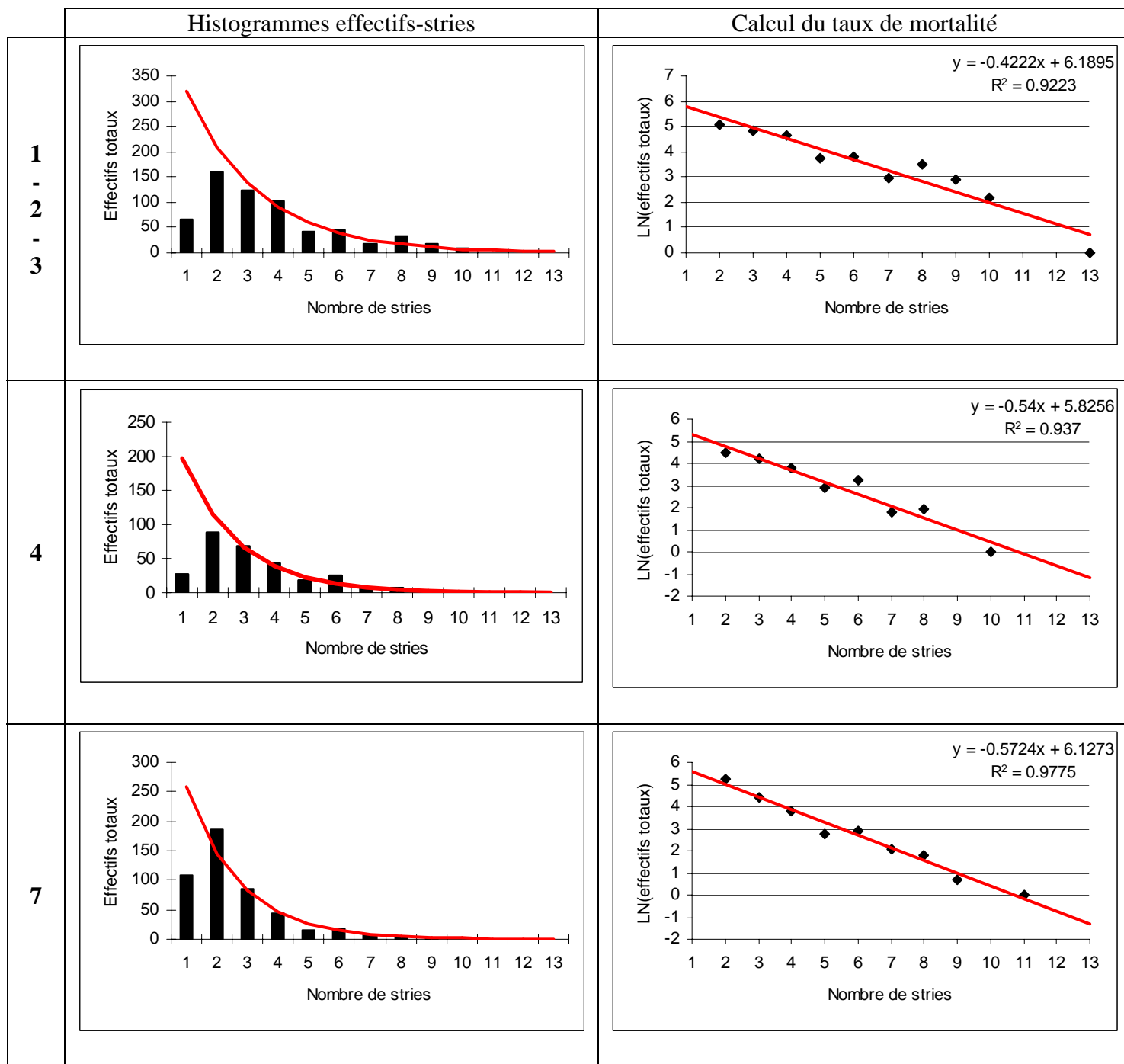


Figure III-7 : Structures en taille (et en âge pour 2002) des populations de palourdes roses de la strate 7.



Pour ce calcul, on doit faire l'hypothèse que le recrutement est constant d'une année sur l'autre. Une transformation semi-logarithmique du graphique " effectifs totaux = f(nombre de stries)" permet, par régression linéaire, d'estimer le taux de mortalité moyen dans 3 groupes de strates. Les régressions linéaires obtenues expliquent dans chaque cas plus de 90% de la variance observée, cependant, on observe quelques écarts, probablement imputables aux variations du recrutement d'une année sur l'autre. Les classes d'âge 5 et 8 notamment se caractérisent dans les trois groupes de strates par des effectifs inférieurs et supérieurs respectivement aux prévisions effectuées en considérant un recrutement constant.

Figure III-8: Calcul des taux de mortalité de la palourde rose dans les strates 1-2-3, 4 et 7.

La répartition de *G. glycymeris* semble avoir peu changé entre les deux études présentées (**figures III-9** et **III-10**) ; l'essentiel de la biomasse se situe dans la partie est de la bande de sables grossiers avec un gradient décroissant très net de l'est vers l'ouest.

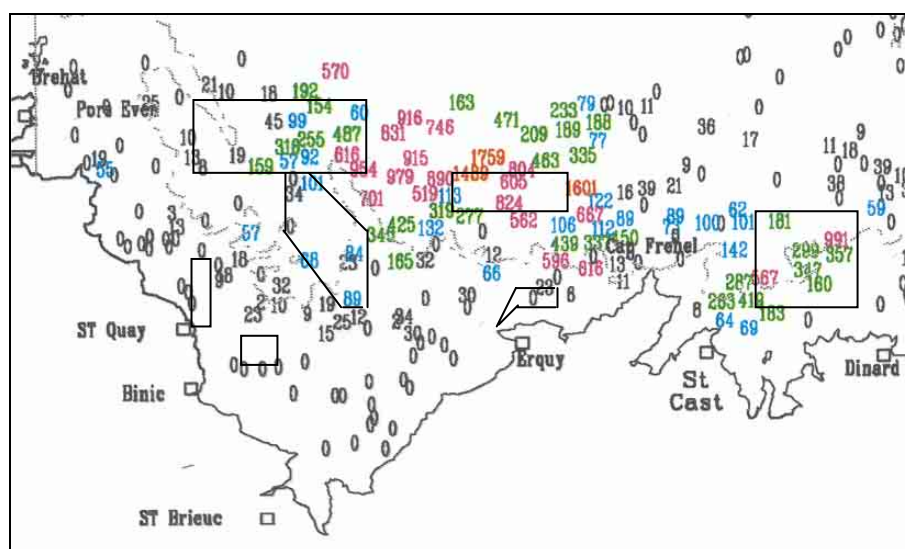
La densité moyenne d'amandes dans les strates 1-2-3 augmente du milieu des années 80 au début des années 90, puis baisse légèrement, restant cependant plus élevée en 2002 que dans les années 80 (**figure III-4**).

Dans la strate 4, l'évolution de la densité d'amande est semblable à celle de la palourde, c'est à dire une baisse globale des effectifs.

L'étude des structures suggère un vieillissement important des populations d'amandes (**figure III-11**). Cette espèce vivant longtemps et présentant une croissance très lente, on peut suivre l'évolution de la population de 1986 à 2002. Ainsi dans les strates 1, 2 et 3, la population se concentrant autour de 30 mm en 1986, se retrouve autour de 40 mm en 1993 et autour de 45 mm en 2002.

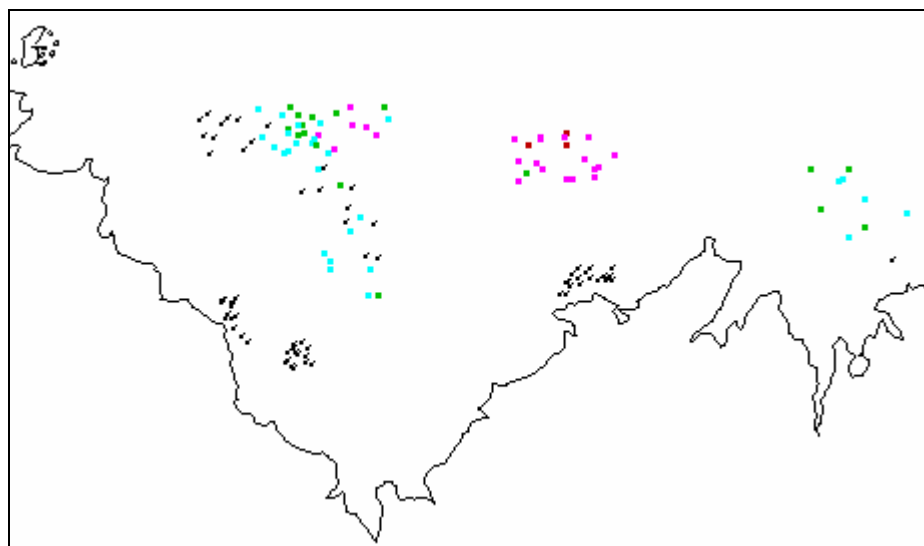
L'augmentation de la densité entre les années 80 et 90 s'explique probablement par l'arrivée de nouveaux individus, et la diminution qui suit est due à la disparition d'une proportion importante de la partie âgée de la population, et non pas par la baisse du recrutement, comme cela se voit sur la **figure III-11**. Dans la strate 4, le vieillissement de la population est plus accentué (cf. faiblesse des effectifs de jeunes individus en 2002).

Les densités d'amandes dans les chenaux au large de Saint-Quay et d'Erquy sont peu élevées (maximum 12 ind.m⁻² dans la strate 7 en 1987) ; elles ne sont pas exploitées dans ces secteurs.



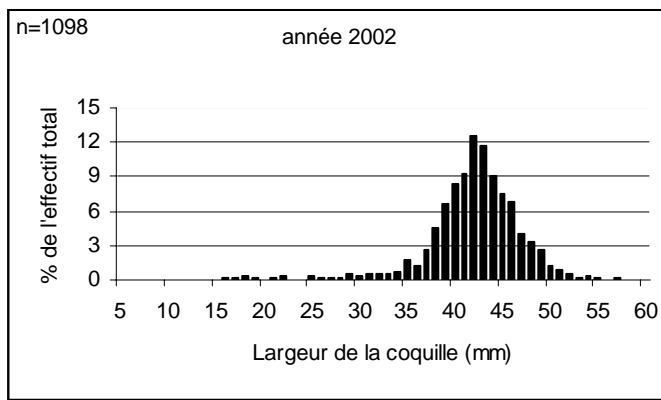
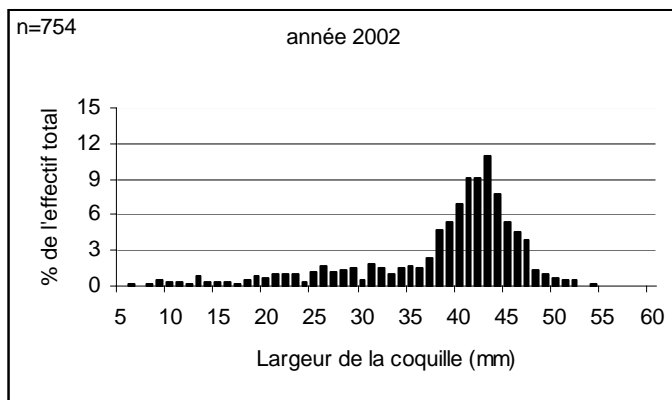
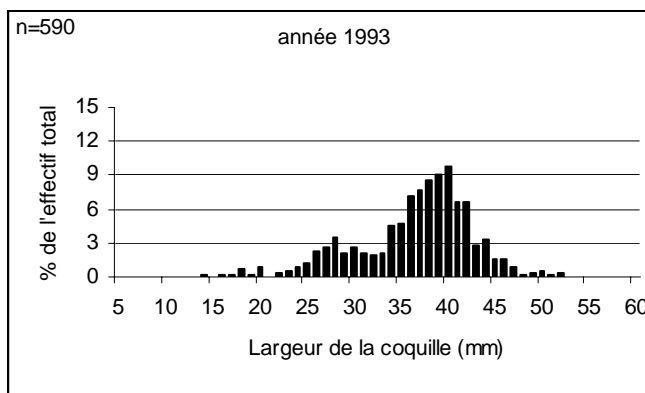
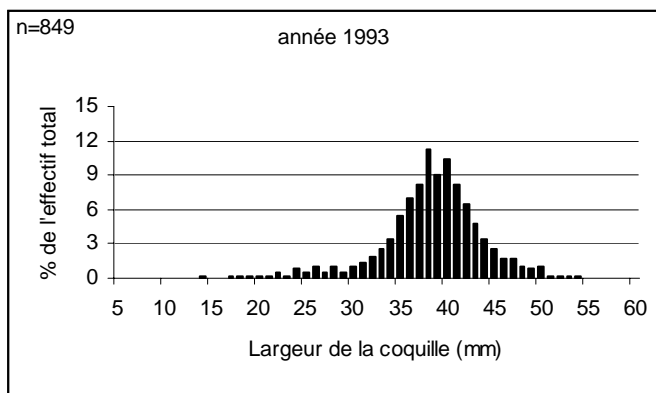
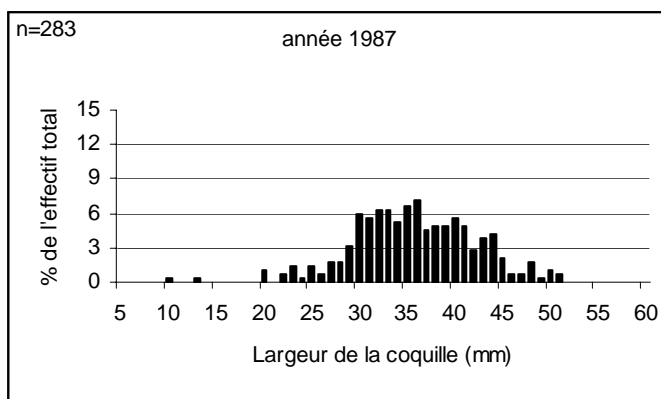
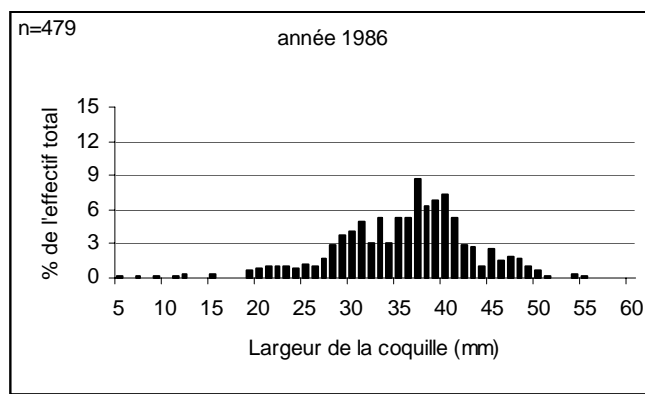
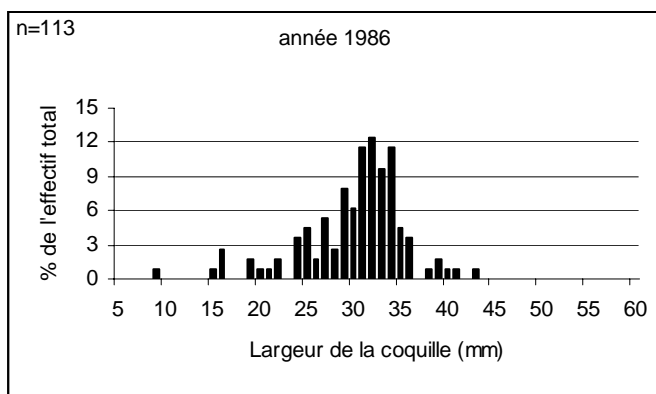
0-50 ; 50-150 ; 150-500 ; 500-1000 ; 1000-2000 g/0.25 m²

Figure III-9 : Répartition des amandes de mer dans la Baie de Saint-Brieuc en 1993-1994 (biomasse moyenne par station : g/0.25 m²).



0-50 ; 50-150 ; 150-500 ; 500-1000 ; 1000-2000 g/0.25 m²

Figure III-10 : Répartition des amandes de mer dans la Baie de Saint-Brieuc en 2002 (biomasse moyenne par station : g/0.25 m²).



STRATES 1, 2 et 3

STRATE 4

Figure III-11 : Structures en taille des populations d'amandes de mer de la Baie de Saint-Brieuc.

Les secteurs d'exploitation actuels sont la strate 1 et surtout la strate 3 pour la palourde rose, et la strate 2 pour l'amande de mer. Les deux espèces ne sont pas pêchées ensemble, les amandes récoltées lors de la pêche à la palourde (photos III-1) sont rejetées, et vice-versa.

L'effet de l'exploitation sur l'espèce non pêchée existe toutefois : la drague désenfouit les animaux et peut les casser, et ceux qui sont récoltés puis rejetés, subissent une exondation et ne sont pas forcément rejetés dans un endroit propice à leur réenfouissement. Le stress physiologique dû à l'exondation et la plus grande exposition aux prédateurs des animaux désenfouis entraîne une mortalité venant s'ajouter à la mortalité naturelle.

La strate 4 n'est pas exploitée du fait de son éloignement des principaux ports d'attache (Saint-Quay et Erquy).

2.3 Large de Saint-Malo

Les gisements d'amandes et de palourdes se prolongent à l'est de la Baie de Saint-Brieuc vers le large de Saint-Cast, Dinard et Saint-Malo dans les sables grossiers et zones de maërl, les biomasses des deux espèces (figures III-2, III-3 et III-9, III-10) étant néanmoins inférieures à celles observées dans le secteur précédent. Les biomasses moyennes de palourdes semblent avoir peu changé entre 1993-94 et 2002, tandis que les biomasses d'amandes semblent être inférieures.

La densité de palourdes a doublé entre 1986 et 2002, tandis que la population d'amandes, après une forte augmentation entre 1986 et 1993, a vu ses effectifs baisser entre 1993 et 2002 (figure III-12).

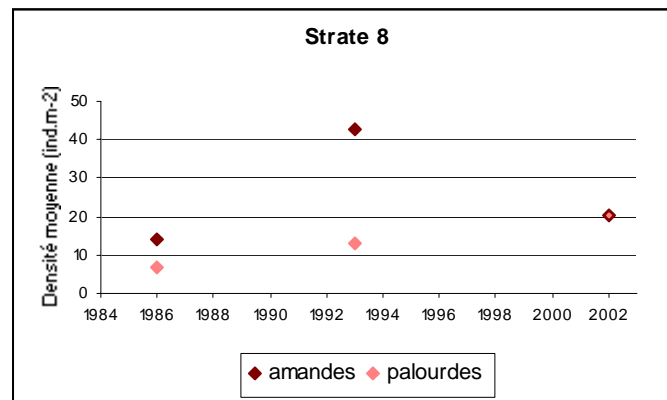


Figure III-12 : Evolution de la densité moyenne de palourdes roses et d'amandes de mer au large de Saint-Malo entre 1985 et 2002.

Cette évolution de la densité de palourdes roses s'accompagne d'une modification de la structure démographique de la population (figure III-13). Dominée en 1986 par des animaux de taille importante, le recrutement ayant probablement été faible dans cette zone les années précédentes, la population rajeunit ensuite progressivement, pour être dominée en 2002 par de jeunes individus de taille comprise entre 35 et 40 mm.

Les gisements des deux espèces n'ont a priori pas ou peu été exploités, par conséquent de bons recrutements (au sens biologique du terme) ont probablement entraîné le renouvellement de la population, ainsi qu'une augmentation de la densité totale de palourdes roses dans ce secteur.

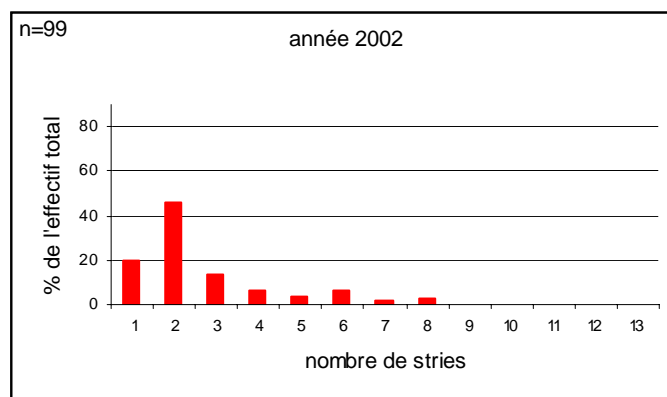
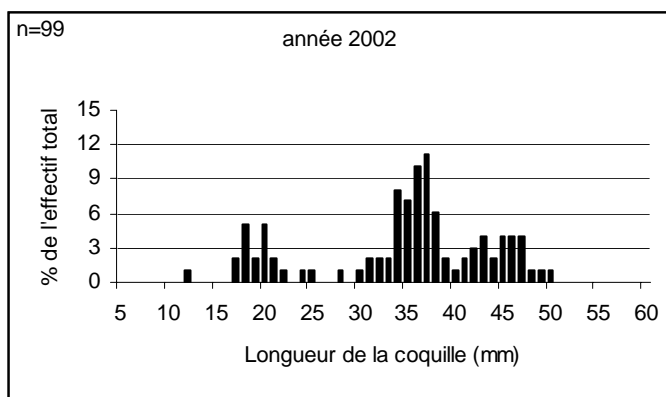
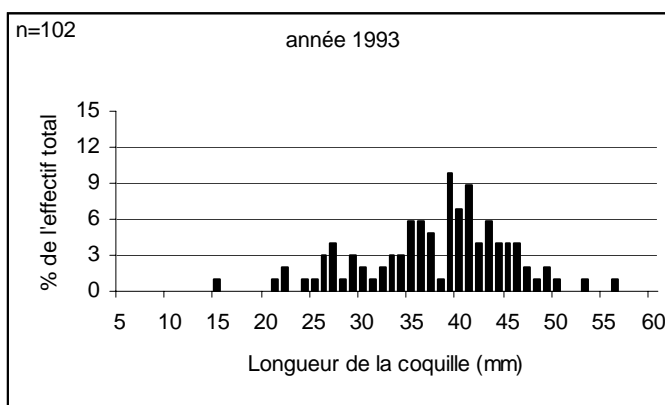
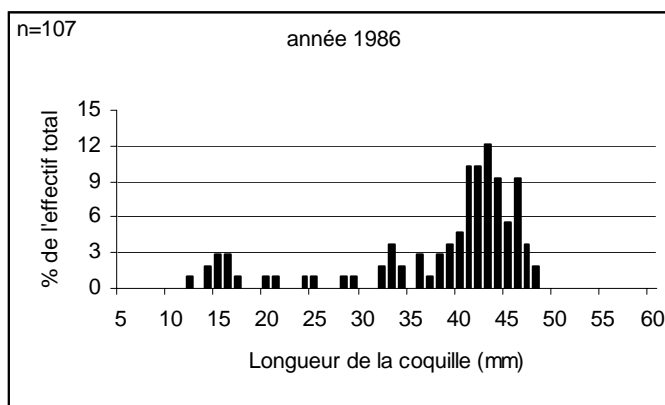


Figure III-13 : Structures en taille (et en âge pour 2002) des populations de palourdes rose au large de Saint-Malo.

Dans le cas de l'amande de mer, l'augmentation de la densité détectée entre 1986 et 1993 est probablement due à l'arrivée de jeunes individus (dans la gamme de taille échantillonnée de manière représentative). En 2002, la population est vieillie et l'apparition de jeunes individus semble très réduite.

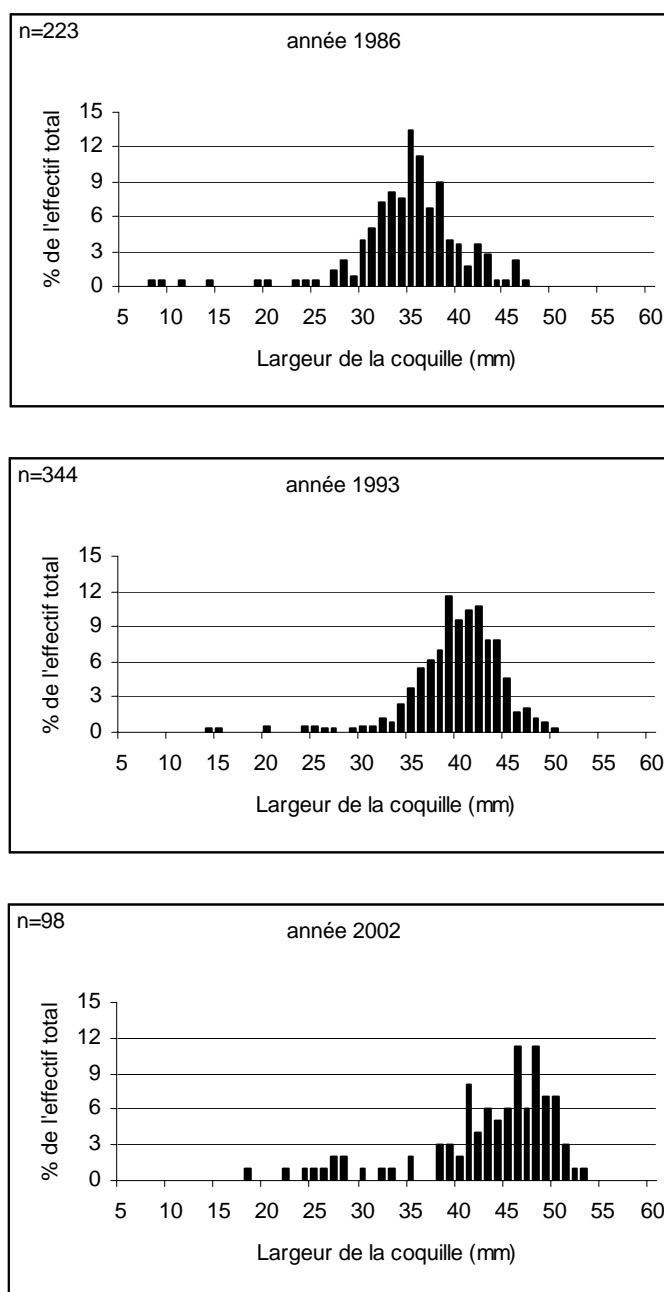
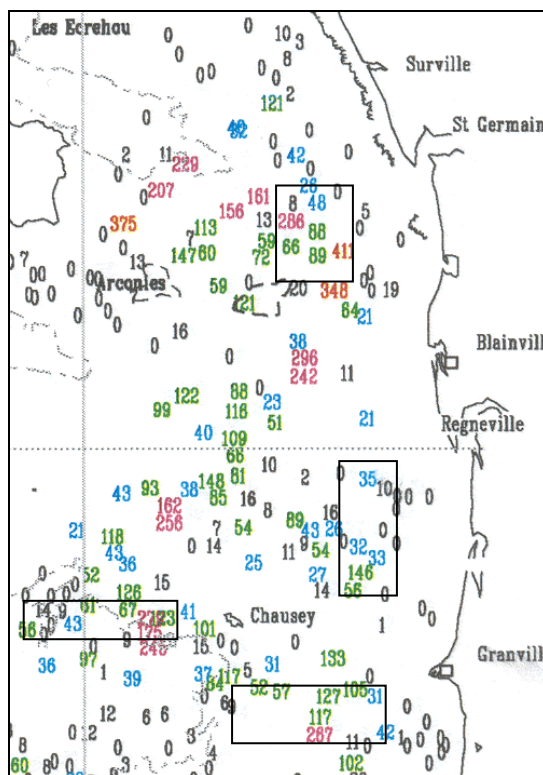


Figure III-14 : Structures en taille des populations d'amandes de mer au large de Saint-Malo.

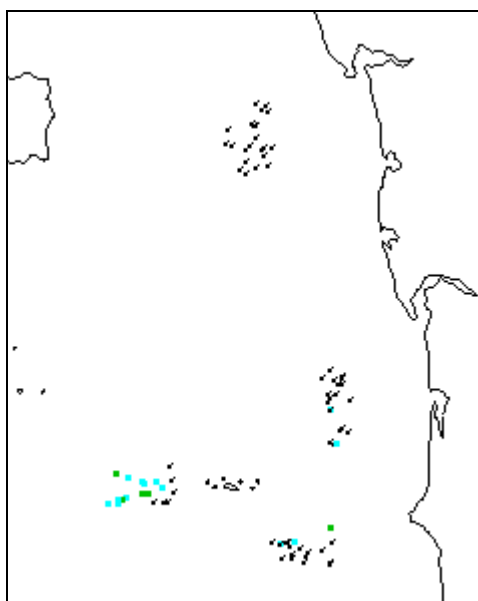
2.4 Large Cotentin

Le long des côtes du Cotentin, la palourde rose est présente dans une bande limitée au sud par Granville et les Minquiers et au nord par Saint-Germain et Jersey. Il s'agit principalement de sables grossiers avec des zones riches en maërl au nord de Chausey et à l'est de Jersey. D'autres gisements existent plus au nord-ouest, qui ne seront pas étudiés ici. Les biomasses les plus importantes sont observées en 1993-94 entre Chausey et les Minquiers et à l'est de Jersey (figure III-15). En 2002, celles-ci ont fortement baissé dans l'ensemble des secteurs (figure III-16).



0-20 ; 20-50 ; 50-150 ; 150-300 ; 300-1000 g/0.25m²

Figure III-15 : Répartition des palourdes roses au large du Cotentin en 1993-1994 (biomasse moyenne par station : g/0.25 m²).



0-20 ; 20-50 ; 50-150 ; 150-300 ; 300-1000 g/0.25m²

Figure III-16 : Répartition des palourdes roses au large du Cotentin en 2002 (biomasse moyenne par station : g/0.25 m²).

L'étude des densités moyennes de palourdes roses par strate confirme cette forte baisse dans les strates 9, 11 et 12, initiée dès les années 80 excepté dans la strate 11 dans laquelle les densités sont plus fluctuantes (figure III-17). Cette strate est toutefois de taille réduite, et les densités maximales du gisement peuvent ne pas être toujours situées dans ce secteur précis.

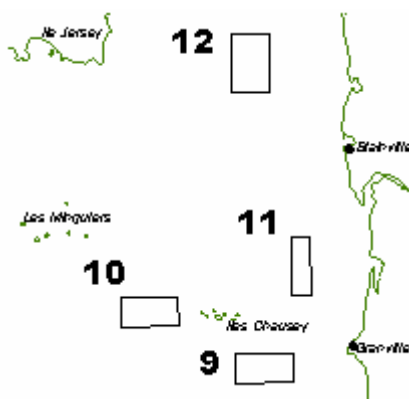
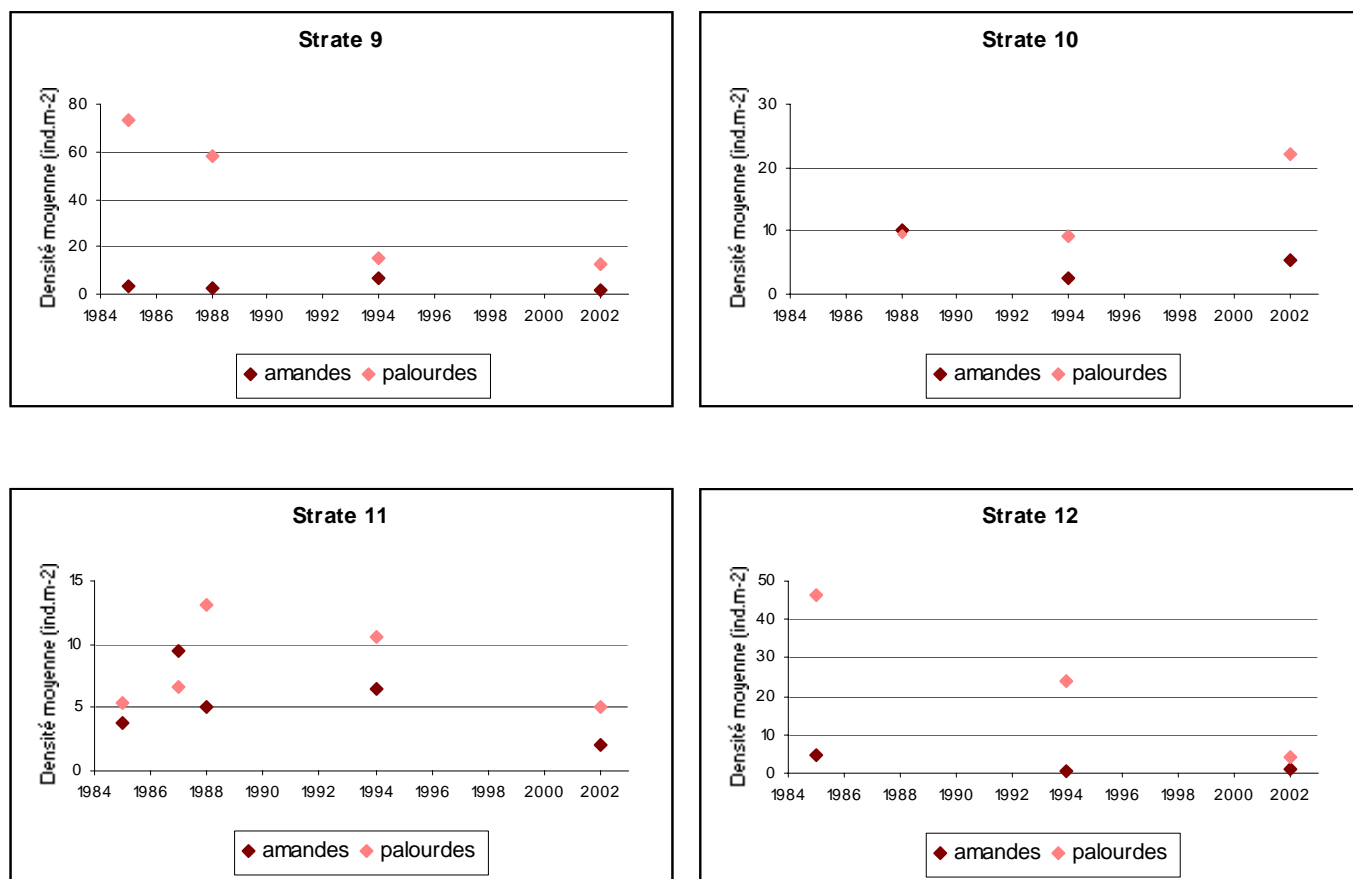


Figure III-17 : Evolution de la densité moyenne de palourdes roses et d’amandes de mer au large du Cotentin entre 1985 et 2002.

Un rajeunissement net des populations est observé dans l’ensemble des strates (figure III-18, III-19 et III-20), qui semble s’être opéré entre 1993 et 2002. Les structures démographiques sont en effet assez semblables en 1985 et 1993 (strates 9 et 12), si ce n’est la baisse conséquente des effectifs (figure III-17). Entre 1993 et 2002, on passe de populations dominées par des individus de taille supérieure à la TMAC à des populations largement dominées par de petits individus (de moins de 3 ans), de la même manière qu’au large de Saint-Malo.

Les quatre strates du secteur sont exploitées dans le cadre de la pêche à la palourde rose, et ce depuis 1989. Les fluctuations des populations sont donc probablement d’origine naturelle entre 1985 et 1989 (diminution en strate 9, augmentation en strate 11). Par la suite, la forte diminution des densités ainsi que la modification des structures démographiques sont le résultat de l’activité de pêche. En particulier, l’augmentation de la production dans la première moitié des années 1990, s’accompagnant

d'une évolution des dragues (plus lourde et plus rapide, donc entraînant probablement plus de casse) explique certainement la modification radicale des structures de populations entre 1993 et 2002.

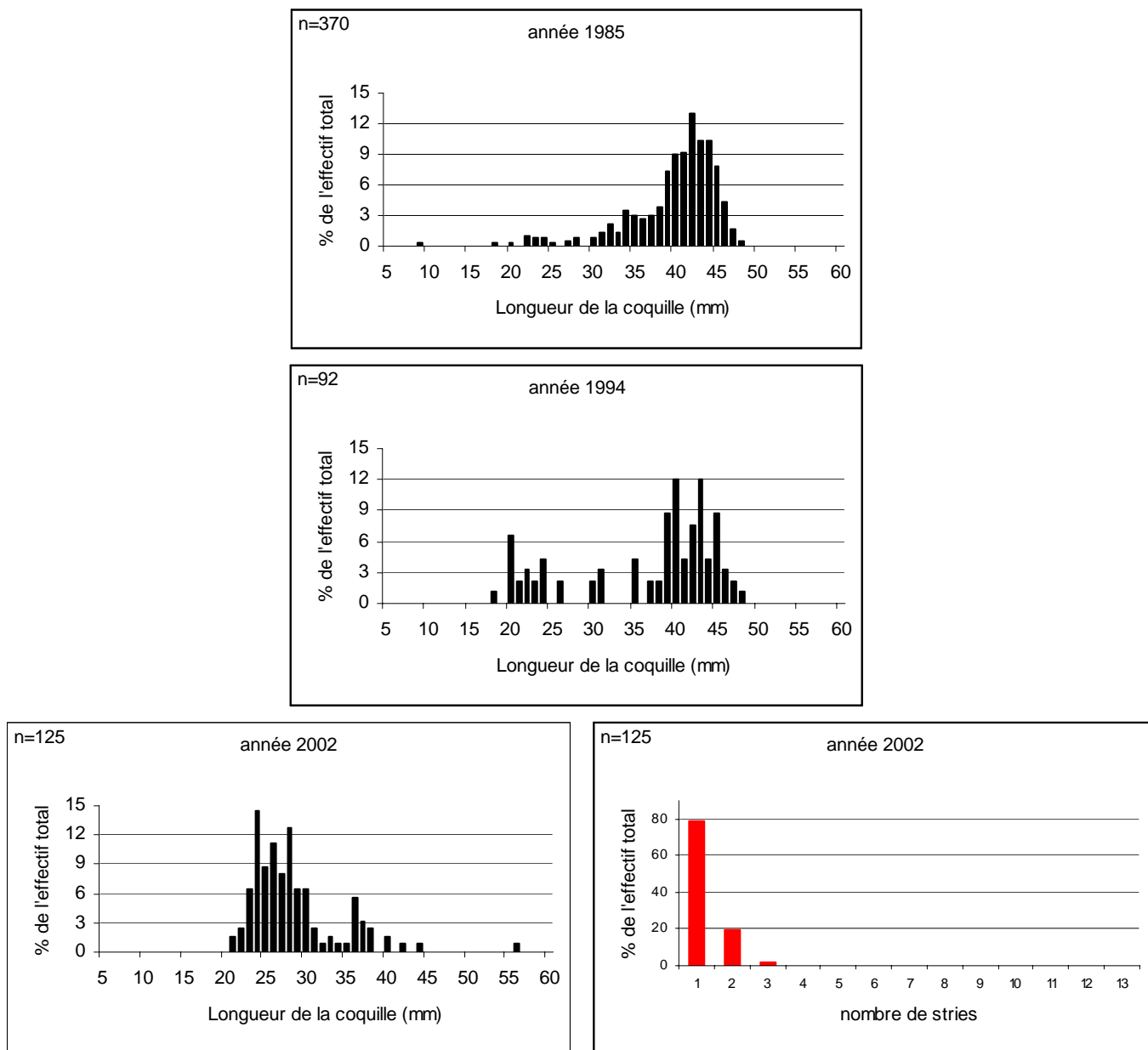


Figure III-18 : Structures en taille (et en âge pour 2002) des populations de palourdes roses de la strate 9.

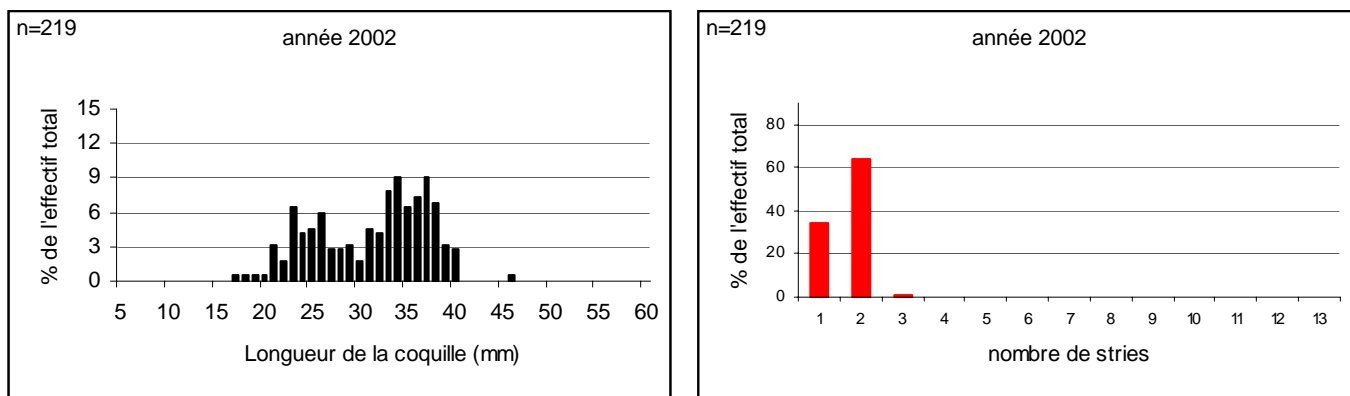


Figure III-19 : Structures en taille et en âge des populations de palourdes roses de la strate 10.

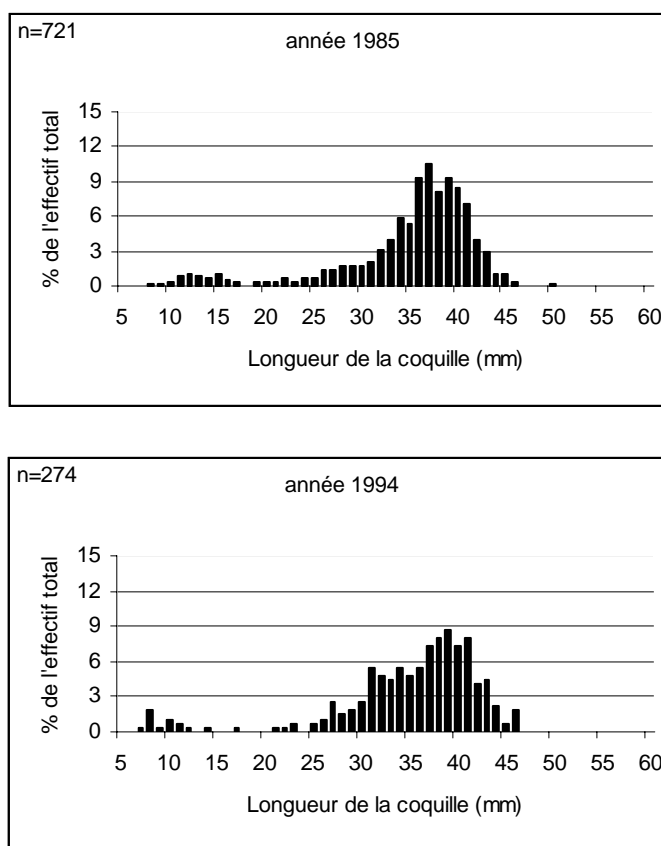
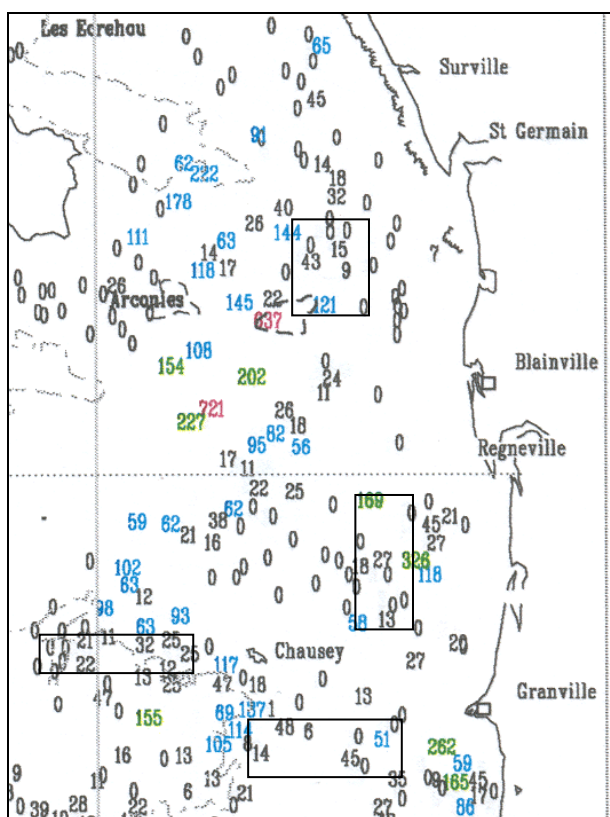


Figure III-20 : Structures en taille des populations de palourdes roses de la strate 12.

Les populations de palourdes roses semblent toujours alimentées de manière régulière en jeunes individus, ce qui signifie soit que les individus en âge de se reproduire sont toujours en quantité suffisante pour assurer le renouvellement de la population, soit que d'autres gisements proches permettent le maintien de ceux-ci par un apport de larves relativement régulier. Cependant, dans le cadre de l'exploitation de cette espèce, les prises sont probablement très dépendantes du recrutement (au sens halieutique du terme) de l'année en cours, constituant la grande majorité du stock exploitable. La mise en place de « jachères » dans certains sites pourrait permettre une reconstitution de gisements aux structures démographiques plus équilibrées en quelques années, et donc assurer des prises plus régulières d'une année sur l'autre.

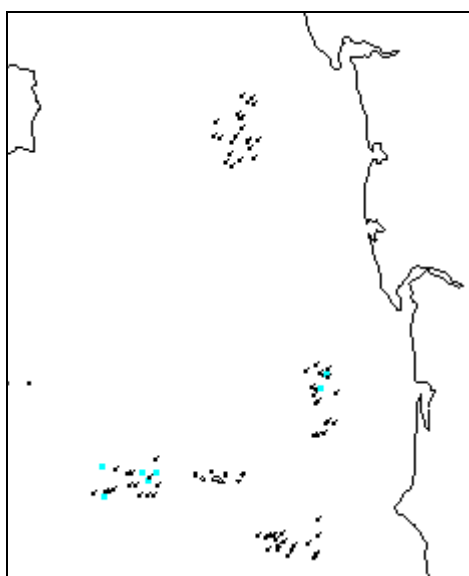
L'amande de mer est nettement moins présente dans le secteur est du golfe Normand-Breton que dans la Baie de Saint-Brieuc. Elle est globalement présente dans les mêmes secteurs que la palourde, avec toutefois des biomasses maximales dans des secteurs différents : en 1993-94 elles

sont situées au sud-est de Jersey (figure III-21). Les strates 2002 du large Cotentin (figure III-22) ont été choisies plutôt en fonction des gisements de palourdes roses, la comparaison avec 1993-94 s'avère donc difficile et aucune tendance précise n'est réellement détectable dans l'évolution des densités d'amandes si ce n'est une baisse des effectifs dans les strates 11 et 12 (figure III-17).



0-50 ; 50-150 ; 150-500 ; 500-1000 ; 1000-2000 g/0.25 m²

Figure III-21 : Répartition des amandes de mer au large du Cotentin en 1993-1994 (biomasse moyenne par station : g/0.25 m²).



0-50 ; 50-150 ; 150-500 ; 500-1000 ; 1000-2000 g/0.25 m²

Figure III-22 : Répartition des amandes de mer au large du Cotentin en 2002 (biomasse moyenne/station : g/0.25 m²).

3 Conclusion

L'évolution des populations de palourdes roses et d'amandes de mer dans le Golfe Normand-Breton n'a pu faire l'objet que d'une étude globale et simplifiée dans le cadre de cette thèse. Nous avons pu cependant dégager quelques éléments intéressants :

- Concernant la palourde rose, les résultats obtenus permettent de mettre en évidence une évolution différente des populations de la Baie de Saint-Brieuc et de l'ouest Cotentin.

Dans l'ouest-Cotentin, la production de palourdes a démarré à la fin des années 80 à l'aide d'un engin de pêche dérivé de la drague à praires locale, qui a évolué de manière à maintenir ou augmenter les rendements (cf. 1.2.3). Dans la Baie de Saint-Brieuc, la production de palourdes n'a réellement démarré que plus tard (milieu des années 90), et l'engin de pêche, de dimensions plus modestes dès le départ, n'a pas ou peu évolué.

Sous l'influence de l'exploitation, les populations de palourdes de l'ouest-Cotentin ont nettement rajeuni (du fait de la mortalité par pêche des gros individus) et les densités ont diminué. Dans la Baie de Saint-Brieuc au contraire, les observations réalisées n'ont pas réellement permis de différencier les populations de palourdes des secteurs exploités et celles des secteurs non exploités, l'ensemble de ces populations semblant plutôt évoluer de manière fluctuante probablement sous l'influence des conditions environnementales.

- L'amande de mer vit au moins 25 ans, ce qui confère une certaine inertie aux populations de cette espèce. Les populations étudiées se caractérisent de manière générale par leur vieillesse, et ceci est particulièrement vrai dans les strates de fortes densités (strate 4). Il est probable au delà d'une certaine densité, que le recrutement et/ou la survie des juvéniles fraîchement recrutés ne soit plus possible, et que la population vieillisse, jusqu'à ce que la disparition des gros individus permette à nouveau aux juvéniles de s'installer. Les populations d'amandes évolueraient alors selon des cycles bien plus longs que notre période d'étude. A ces cycles, se surimposeraient tout de même des variations plus « aléatoires » du fait de l'influence des paramètres environnementaux sur la reproduction de l'espèce.

De la même manière, l'augmentation des densités d'amandes en certains secteurs, parallèlement à la diminution de celles de palourdes (strates 1-2-3) pourrait s'expliquer par la colonisation par les juvéniles d'amandes de l'espace rendu libre suite à la disparition de palourdes roses.

De même que dans les zones de faible densité de l'amande (Cotentin), les pourtours du gisement de la Baie de Saint-Brieuc semblent plus riches en jeunes individus que les zones de fortes densités (résultats non traités). Dans des conditions favorables, les gisements d'amandes pourraient ainsi s'étendre progressivement à partir d'un noyau de vieux individus « reproducteurs » permettant (sous réserve de conditions hydroclimatiques favorables) l'approvisionnement de la périphérie en jeunes individus.

De manière générale, on ne détecte pas sur les populations d'amandes d'effet notable de l'exploitation. On peut penser que cette dernière pourrait de la même manière favoriser le renouvellement de la population par élimination des vieux individus, dans des limites raisonnables toutefois, puisque l'espèce semble être de toute façon relativement peu productive.

Chapitre IV : Croissance et écophysiologie de *Paphia rhomboïdes* et *Glycymeris glycymeris*

Table des matières

1	Introduction.....	86
2	Etude de croissance de <i>P. rhomboïdes</i> et <i>G. glycymeris</i> dans le Golfe Normand-Breton.....	86
2.1	Matériel et méthodes.....	86
2.1.1	Comparaison des longueurs et PSSC des individus.....	87
2.1.2	Modèles de croissance de von Bertalanffy.....	87
2.1.3	Comparaison des longueurs ou PSSC des individus provenant des différents compartiments.....	87
2.1.4	PSSC moyens synthétiques et modèle allométrique de croissance.....	87
2.1.5	Etude de la croissance des bivalves en fonction des paramètres environnementaux.....	88
2.1.5.1	Densité.....	88
2.1.5.2	Nourriture.....	88
2.1.5.3	Température.....	88
2.1.5.4	Matière en suspension.....	89
2.1.5.5	Vitesse moyenne du courant instantané.....	89
2.2	Résultats.....	89
2.2.1	Comparaison des longueurs et des PSSC des individus.....	89
2.2.2	Comparaison des deux espèces.....	91
2.2.3	<i>Paphia rhomboïdes</i>	91
2.2.3.1	Comparaison inter-compartiments.....	91
2.2.3.2	Influence des paramètres environnementaux.....	93
2.2.4	<i>Glycymeris glycymeris</i>	96
2.2.4.1	Comparaison inter-compartiment.....	96
2.2.4.2	Influence des paramètres environnementaux.....	98
2.3	Conclusion.....	100
3	Etude écophysiologique comparée des deux espèces.....	102
3.1	Matériel et méthodes.....	102
3.1.1	Matériel biologique et acclimatation.....	102
3.1.2	Conditions expérimentales.....	102
3.1.3	Les mesures écophysiologiques.....	103
3.1.4	Traitement des données.....	104
3.1.4.1	Taux de pompage et de clearance.....	104
3.1.4.2	Consommation d'O ₂	105
3.1.4.3	Temps d'activité de filtration et de respiration (FTA et RTA, %).....	105
3.1.4.4	Efficacité d'absorption.....	105
3.1.4.5	Standardisation des processus.....	105
3.1.4.6	Bilan énergétique (Scope For Growth).....	106
3.1.4.7	Traitement statistique.....	106
3.2	Résultats.....	107
3.2.1	Caractéristiques des animaux testés.....	107
3.2.2	La filtration.....	107
3.2.2.1	Rythmicité.....	107
3.2.2.2	Influence des paramètres environnementaux.....	108
3.2.2.3	Comparaison des deux espèces.....	109
3.2.2.4	Comparaison aux données de la littérature et discussion.....	109
3.2.3	L'absorption.....	112
3.2.4	La respiration.....	112
3.2.4.1	Rythmicité.....	112
3.2.4.2	Taux de respiration.....	113
3.2.4.3	Comparaison aux données de la littérature.....	113
3.3	Discussion et Conclusion.....	114
4	Modélisation écophysiologique des deux espèces.....	116
4.1	Introduction.....	116
4.2	Formalisation des processus.....	117
4.2.1	Calcul des concentrations de nourriture.....	117
4.2.2	La nutrition.....	117
4.2.2.1	Filtration.....	117

4.2.2.2	Ingestion.....	118
4.2.2.3	Absorption.....	118
4.2.3	La respiration.....	118
4.2.4	La reproduction.....	119
4.2.5	Bilan métabolique et formulation générale.....	120
4.3	Simulations et résultats.....	120
4.3.1	<i>Paphia rhomboïdes</i>	121
4.3.1.1	Calibration.....	121
4.3.1.2	Validation.....	122
4.3.1.3	Prise en compte de l'action de la matière inorganique particulaire (MIP).....	124
4.3.1.4	Présentation des nouveaux résultats.....	125
4.3.2	<i>Glycymeris glycymeris</i>	128
4.3.2.1	Calibration.....	128
4.3.2.2	Validation.....	129
4.3.2.3	Introduction d'un facteur de correction.....	129
4.3.2.4	Présentation des nouveaux résultats.....	131
4.4	Extension du modèle de croissance à l'ensemble de la Manche.....	133
4.4.1	Cas de la palourde rose.....	133
4.4.1.1	Effet de la température.....	133
4.4.1.2	Limitation de l'ingestion.....	134
4.4.1.3	Résultats.....	135
5	Conclusion.....	138

1 Introduction

G. glycymeris et *P. rhomboïdes* vivent dans le même type de biotope : les fonds de sédiments grossiers, et sont *a priori* toutes deux suspensivores. Il a donc semblé intéressant de réaliser une étude comparative de la croissance des deux espèces, et de tenter de déterminer si elles sont en compétition trophique directe. D'autre part, le golfe Normand-Breton semble constituer un site globalement favorable à la croissance des deux bivalves (puisque'ils y sont tous deux présents en quantité importante). Il présente cependant une variété de biotopes (identifiés notamment par leur substrat, leur hydrodynamisme, leur richesse en nourriture, en organismes filtreurs ...). Une étude comparée de la croissance de *P. rhomboïdes* et *G. glycymeris* dans ces différents sites devrait nous permettre d'identifier les principaux facteurs qui la contrôlent, ceux-ci pouvant être identiques ou non pour les deux espèces.

Cette étude comporte un traitement des données de croissance acquises sur les peuplements de palourdes et d'amandes du Golfe Normand-Breton, ainsi qu'une étude écophysiologique comparée des deux espèces en laboratoire. L'étape finale consiste à développer un modèle écophysiologique pour chacune des deux espèces, intégrant l'ensemble des informations acquises précédemment, et permettant de reproduire correctement la croissance observée dans les différents compartiments du Golfe.

2 Etude de croissance de *P. rhomboïdes* et *G. glycymeris* dans le Golfe Normand-Breton

2.1 Matériel et méthodes

Les informations acquises sur la croissance des individus des deux espèces au cours des missions BENTHOMONT et BIVALVES (cf. chapitre II) sont analysées suivant le découpage spatial du modèle compartimental de Hoch (1995). Le nombre d'individus dans chaque compartiment est fonction de l'effort d'échantillonnage mais aussi du nombre d'individus effectivement récoltés au niveau des stations échantillonnées. Rappelons que le plan d'échantillonnage n'a pas spécifiquement été prévu pour cette étude. Les compartiments 28, 30, 31 et 34 sont bien couverts en terme de nombre et de répartition géographique des stations (tableau IV-1). Les indicateurs de croissance utilisés sont la longueur de la coquille et le poids sec sans cendres de chair (PSSC, cf. chapitre II).

compartiment	<i>Paphia rhomboïdes</i>			<i>Glycymeris glycymeris</i>		
	nbre total d'individus	âge-longueur	âge-PSSC	nbre total d'individus	âge-longueur	âge-PSSC
27	33	33	0	206	206	0
28	1595	1595	170	2099	324	182
29	141	141	0	101	3	0
30	239	239	95	155	140	134
31	298	298	0	79	31	0
32	30	30	0	179	179	0
33	8	8	0	2	2	0
34	106	106	33	38	20	20
35	0	0	0	1	1	0
36	84	84	0	7	7	0

Tableau IV-1 : Récapitulation des données disponibles sur la croissance à partir des résultats des campagnes 2002. Pour chacune des deux espèces figurent : le nombre total d'individus récoltés, le nombre d'individus dont on connaît l'âge et la longueur de la coquille, et le nombre d'individus dont on connaît l'âge et le PSSC de chair.

2.1.1 Comparaison des longueurs et PSSC des individus

La première étape du travail a en effet consisté à vérifier la stabilité de la relation entre les deux indicateurs.

Ainsi, les relations PSSC - longueur ont été comparées :

- pour les individus prélevés au cours des deux campagnes. En effet, celles-ci ont eu lieu entre la fin du mois de mars 2002 et la mi-mai 2002 ; il était donc important de vérifier que le rapport longueur de la coquille - PSSC de chair restait le même au cours de la croissance printanière ;
- pour les individus prélevés dans les différents compartiments ; des conditions de vie différentes pouvant impliquer non seulement une différence de croissance, mais aussi un rapport longueur de la coquille - PSSC de chair différent (taux de remplissage de la coquille).

Les relations PSSC-longueur sont comparées graphiquement, puis une transformation log-log est opérée afin de comparer les paramètres des relations linéaires obtenues au moyen d'une ANOVA modifiée (Statgraphics Plus Software).

2.1.2 Modèles de croissance de von Bertalanffy

Une courbe de von Bertalanffy est ajustée sur les relations âge-longueur de la coquille de chaque compartiment au moyen du logiciel FISAT II (logiciel pour l'halieutique de la FAO). Les paramètres des courbes (L_{∞} et k) sont alors comparés graphiquement.

2.1.3 Comparaison des longueurs ou PSSC des individus provenant des différents compartiments

Une incertitude existe sur l'échantillonnage des individus (amandes ou palourdes) de longueur inférieure à 20 mm, et les différentes techniques de tri à bord (voir **chapitre II**) des deux campagnes donnent à penser que les petits individus furent mieux échantillonnés au cours de BENTHOMONT. Aussi n'avons-nous considéré pour cette étude que les individus de 2 ans et plus pour la palourde et de 6 ans et plus pour l'amande, tous de longueur supérieure à 20 mm (**figure IV-2**).

Les différences éventuelles de croissance entre les différentes régions sont testées au moyen :

- d'un t-test de Student ou d'un W-test de Mann-Whitney¹ dans le cas de 2 jeux de données ;
- d'une ANOVA ou d'un test de Kruskal-Wallis² sinon. Dans le cas d'un rejet de l'hypothèse nulle ($H_0 = \ll \text{pas d'hétérogénéité spatiale de la longueur ou du PSSC à tout âge} \gg$), les régions sont classées d'après les résultats d'un test de comparaison multiple (Student-Newman-Keuls) ou de méthodes graphiques (Box and Whisker plot).

Ces différents tests sont réalisés avec le logiciel Statgraphics Plus.

2.1.4 PSSC moyens synthétiques et modèle allométrique de croissance

Dans le but d'établir une comparaison générale entre les compartiments, et de disposer de données de validation pour le modèle écophysiologique, l'ensemble des données a été synthétisé sous la forme d'un PSSC moyen par âge pour chaque compartiment. Les données individuelles de PSSC de chair mesuré ont donc été complétées par celles calculées à partir des longueurs de coquille (en utilisant les relations génériques

¹ Selon que la normalité et l'égalité des variances sont respectées ou non.

² Selon que la normalité et l'égalité des variances sont respectées ou non.

longueur-PSSC en **figure IV-1**), et ceci pour chaque compartiment . Un poids moyen par âge a pu ainsi être calculé : le PSSC moyen synthétique.

Un modèle allométrique simple est ensuite ajusté à ces données :

$$\frac{dW}{dt} = a \times W^b - c \times W^d$$

avec W : poids de chair individuel en mg PSSC ; t : temps (année) ; a : coefficient correspondant à l'acquisition d'énergie (an^{-1}) ; b : coefficient allométrique appliqué au poids pour le calcul de l'acquisition d'énergie ; c : coefficient correspondant à la perte d'énergie (an^{-1}) ; d : coefficient allométrique appliqué au poids pour le calcul de la perte d'énergie.

L'ajustement des paramètres du modèle est réalisé grâce à un programme d'ajustement non-linéaire d'équations différentielles ordinaires, développé sous MathCad par Alain Ménesguen (Ménésguen *et al.*, soumis) utilisant la méthode de Newton-Marquardt.

Un premier ajustement du modèle est réalisé sur l'ensemble des données disponibles (toutes zones géographiques confondues). Les valeurs des coefficients allométriques b et d sont initialisées respectivement à 2/3 et 3/4 (cf. **chapitre I 1.3.2 et 1.5.1**), et seuls a et c et le poids initial sont ajustés.

Le modèle est alors ajusté aux données compartiment par compartiment en utilisant les valeurs de a, c, et du poids initial définies par le premier ajustement.

En cas d'ajustement visiblement infructueux lors de la première étape, les coefficients allométriques b et d peuvent aussi être ajustés, et de la même manière, ces deux nouvelles valeurs sont ensuite imposées dans la procédure d'ajustement par compartiment géographique.

2.1.5 Etude de la croissance des bivalves en fonction des paramètres environnementaux

2.1.5.1 Densité

Les densités moyennes d'amandes, de palourdes ainsi qu'une densité totale (amandes et palourdes) sont calculées par compartiment. Les résultats obtenus en terme de croissance en poids peuvent ainsi être comparés aux densités d'individus dans chaque compartiment afin de définir un éventuel effet densité-dépendance sur la croissance.

2.1.5.2 Nourriture

Certaines variables d'état du modèle de production primaire de Hoch (1998) sont utilisées comme données de référence en terme de nourriture potentielle. Il s'agit des diatomées, catégorie phytoplanctonique qui sédimente, et de la matière organique détritique pélagique. Les données sur la croissance des deux espèces dans chaque compartiment sont comparées aux moyennes hivernales, printanières, estivales, automnales et enfin annuelles de chaque type de nourriture.

2.1.5.3 Température

De la même manière que pour la nourriture, les températures simulées par le modèle de Hoch (1998) ont permis de calculer des moyennes saisonnières et annuelles dans chaque compartiment, qui sont comparées aux données sur la croissance des deux espèces.

2.1.5.4 Matière en suspension

L'estimation des concentrations de matière inorganique particulaire (MIP) à partir des données SeaWiFS par Francis Gohin (cf. **chapitre II**), a permis de déterminer une concentration moyenne de MIP annuelle par compartiment. Il s'agit bien sûr d'une donnée très synthétique et qui plus est de surface. Cependant, étant donné l'importance du mélange vertical dans le golfe Normand-Breton, nous considérons qu'il s'agit d'un assez bon traceur de la turbidité de fond dans chaque boîte.

2.1.5.5 Vitesse moyenne du courant instantané

Les vitesses moyennes de courant pour un coefficient de marée de 70 dans chaque compartiment ont été obtenues à partir d'une moyenne des courants de marée calculés sur l'ensemble des mailles appartenant à chaque compartiment, par un modèle 2D à maille carrée d'1 mille de côté (cf. Hoch, 1995 et Salomon et Breton, 1993).

2.2 Résultats

2.2.1 Comparaison des longueurs et des PSSC des individus

La **figure IV-1** présente les relations longueur-PSSC obtenues pour chacune des deux espèces, ainsi que la comparaison entre les deux missions d'une part, et les différents compartiments d'autre part.

La comparaison des paramètres des relations linéaires obtenues après transformation log-log est présentée dans le **tableau IV-2**.

Au seuil de 1%, les relations longueur-PSSC obtenues sont comparables, excepté dans le cas de la palourde rose, en ce qui concerne la comparaison entre les trois compartiments.

On observe tout de même que les spectres de taille des individus récoltés (amandes et palourdes) varient de manière importante d'un compartiment à l'autre, ce qui peut limiter la significativité des tests opérés.

Malgré la mise en évidence de certaines hétérogénéités, nous considérerons pour les besoins de l'étude, que les relations longueur-PSSC entre les deux campagnes, et entre les trois compartiments sont comparables, et ceci pour les deux espèces.

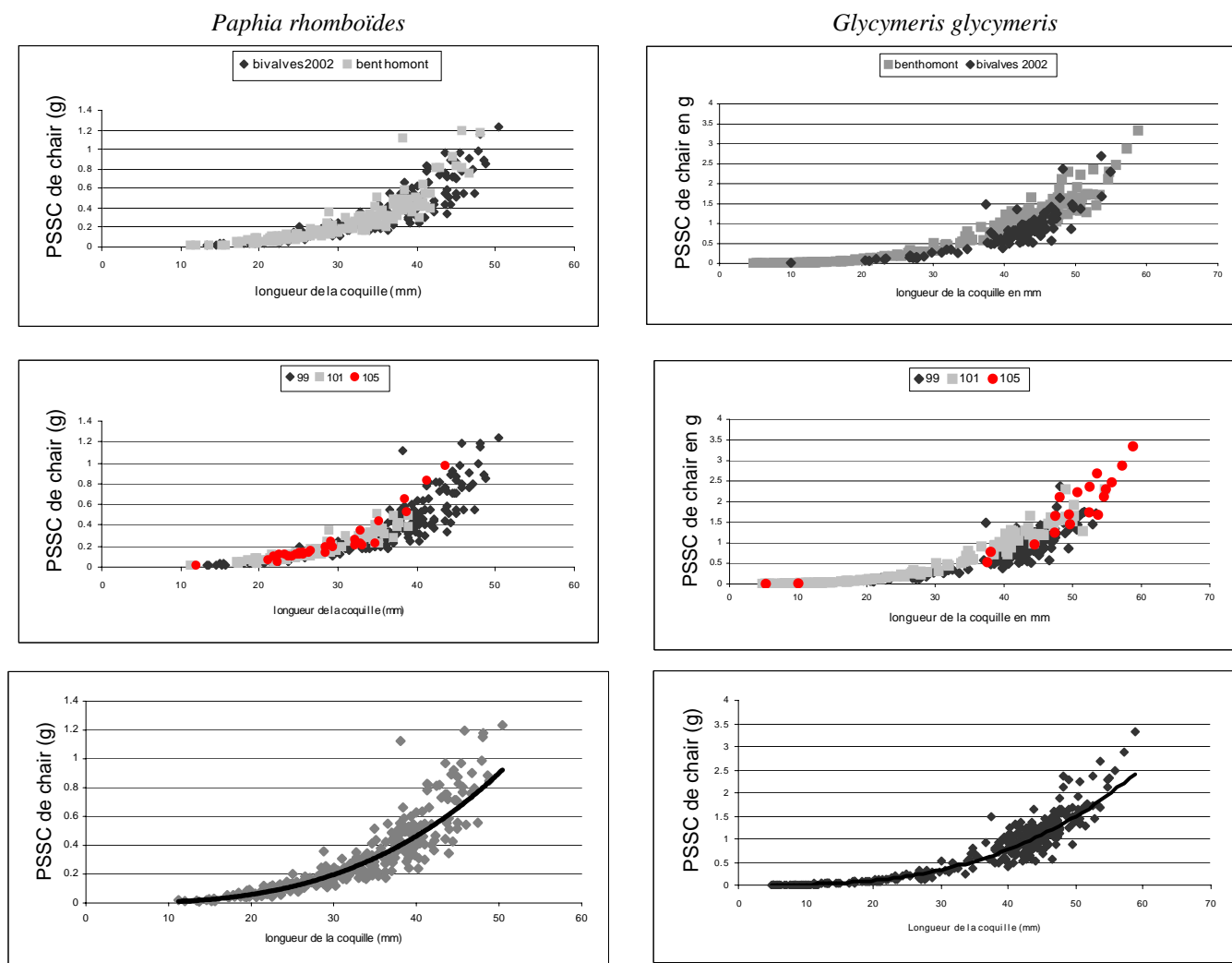


Figure IV-1 : Relations longueur de la coquille – PSSC de chair obtenues pour chacune des deux campagnes (1^{ère} ligne), pour chacun des trois compartiments (2^e ligne), et relations génériques tous compartiments et toutes campagnes confondues (3^e ligne). *P. rhomboïdes* : $PSSC = 8.10^{-6} \cdot L^{2.9697}$, $R^2=0.8868$; *G. glycymeris* : $PSSC = 10^{-5} \cdot L^{3.05}$, $R^2=0.9795$.

		<i>Paphia rhomboïdes</i>	<i>Glycymeris glycymeris</i>
campagnes	bivalves 2002	log PSSC=3.01x(log long)-5.16, n=138	log PSSC=3.24x(log long)-5.38, n=106
	benthomont	log PSSC=2.98x(log long)-5.10, n=160	log PSSC=3.01x(log long)-4.89, n=229
comparaison	pente	F=0.04, p=0.8374	F=6.72, p=0.0100
compartiments	28	log PSSC=3.30x(log long)-5.64, n=170	log PSSC=3.22x(log long)-5.32, n=182
	30	log PSSC=2.75x(log long)-4.74, n=95	log PSSC=2.95x(log long)-4.78, n=134
	34	log PSSC=3.16x(log long)-5.31, n=33	log PSSC=2.92x(log long)-4.71, n=20
comparaison	pente	F=6.61, p=0.0016	F=3.87, p=0.0219

Tableau IV-2 : Résultats des tests de comparaison des relations longueur-PSSC entre les campagnes d'une part, et les compartiments d'autre part. Dans tous les cas, H0= « les paramètres des relations sont identiques».

2.2.2 Comparaison des deux espèces

L'examen des relations âge-longueur (**figure IV-2**) fait apparaître clairement une différence de vitesse de croissance entre l'amande et la palourde : la palourde atteint sa taille « adulte » moyenne (45 mm environ) en 4 ans, après une phase de croissance rapide. La longueur des individus ne semble plus évoluer ensuite. La croissance de l'amande est étalée sur une dizaine d'années pendant lesquelles la croissance semble linéaire. Une deuxième phase de croissance semble alors démarrer, bien plus lente, de l'âge de 10 ans à la fin de la vie. Le modèle de von Bertalanffy s'ajuste correctement à la croissance en longueur des 2 espèces.

L'évolution du PSSC de la palourde rose est parallèle à celle de sa coquille (**figure IV-3**). Dans le cas de l'amande, il apparaît un découplage entre les croissances de la coquille et de la chair : la **figure IV-3** montre une phase de croissance lente jusqu'à 5 ans environ, puis une phase de croissance plus rapide, maximale entre 8 et 19 ans environ, puis de nouveau une phase de croissance lente.

Le modèle allométrique permet d'expliquer les deux types de croissance en poids, et suggère, par la différence de valeurs des paramètres obtenus, un métabolisme bien plus intense pour la palourde rose que pour l'amande de mer.

Les valeurs initiales choisies pour les coefficients allométriques ($2/3$ pour l'acquisition d'énergie et $3/4$ pour la perte d'énergie) permettent un bon ajustement du modèle allométrique dans le cas de la palourde rose. Concernant l'amande de mer, il a fallu ajuster l'ensemble des paramètres (y compris b et d). Pour les deux espèces, les meilleurs ajustements sont obtenus avec un poids initial (âge 0) de 10 mg.

Finalement donc, pour les ajustements du modèle allométrique de croissance en poids site par site, seuls les paramètres a et c sont laissés libres d'être ajustés.

2.2.3 *Paphia rhomboïdes*

2.2.3.1 Comparaison inter-compartiments

L'ajustement des modèles allométriques et de von Bertalanffy est rendu difficile par le manque de données concernant les vieux individus. Les résultats ont été sélectionnés en fonction du nombre de couples âge-longueur disponibles dans le cas du modèle de von Bertalanffy, et de la présence d'animaux âgés (>4 ans) pour les deux modèles permettant de contraindre suffisamment l'estimation des paramètres.

Les différents traitements des données disponibles sur la croissance des palourdes mettent en évidence des disparités régionales de croissance assez marquées. Les résultats obtenus sont cependant délicats à interpréter : il n'a en effet pas été possible d'appliquer l'ensemble des traitements à chacune des boîtes ; et d'autre part les modèles (allométrique et de von Bertalanffy) possèdent des propriétés intrinsèques qu'il est nécessaire de prendre en compte lorsque l'on compare les valeurs des paramètres obtenues pour chacune des boîtes. Les paramètres du modèle de von Bertalanffy sont notamment fortement anti-corrélés.

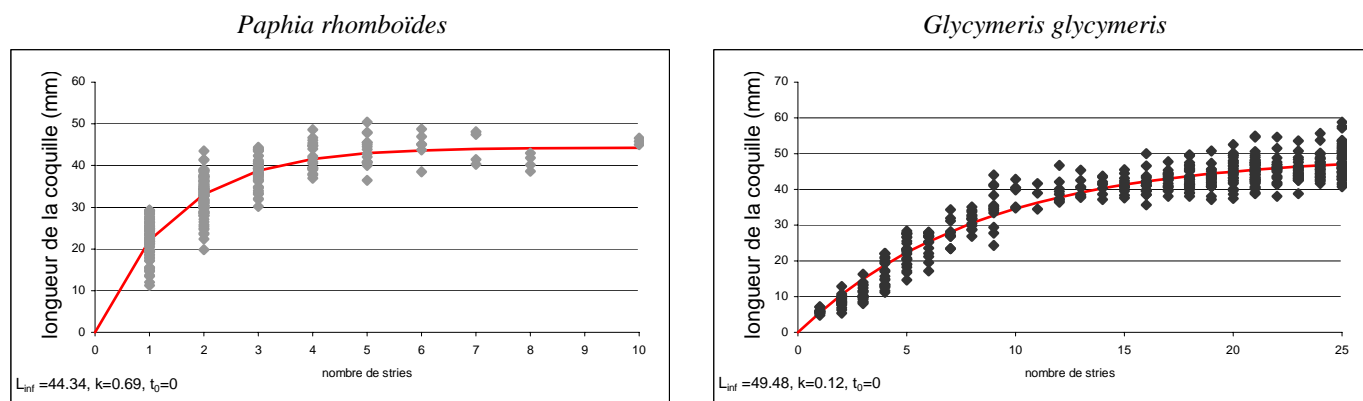


Figure IV-2 : Relations âge-longueur observées pour les 2 espèces à partir des données des deux campagnes, auxquelles est ajusté le modèle de croissance de von Bertalanffy.

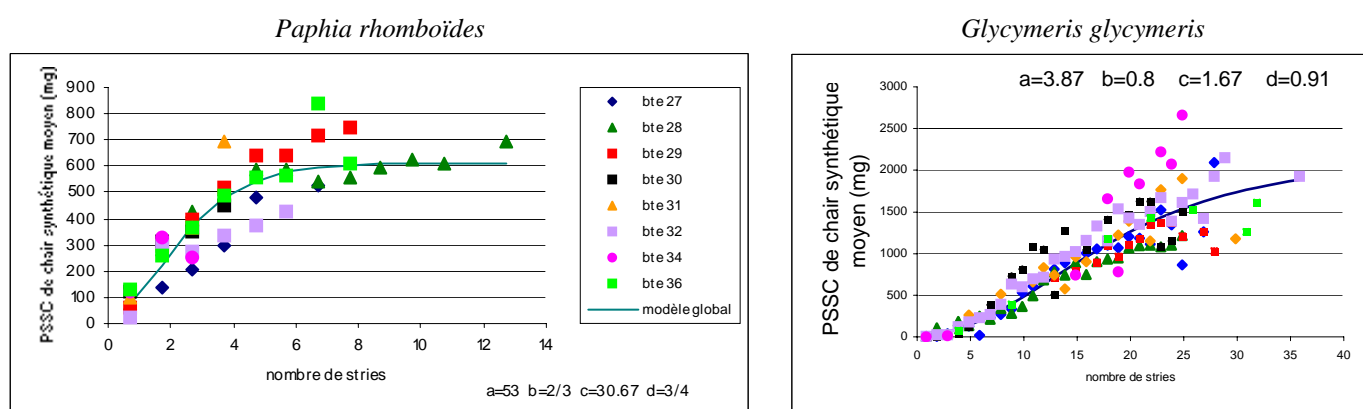


Figure IV-3 : Relations âge-PSSC de chair observées pour les 2 espèces à partir des données des deux campagnes, auxquelles est ajusté le modèle de croissance allométrique.

âge		27	28	29	30	31	32	34	36	test de Kruskal-Wallis
2 ans	longueur moyenne	24.42	33.56	34.31	32.97	37.72		33.47	31.40	H=36.84 p=0.0000
	écart-type	8.20	3.84	2.92	5.31	2.84		4.66	8.20	classification
	n	12	512	61	73	181		34	20	27<36-30-34-28-29-31
2 ans	PSSC de chair moyen		230.34		280.85			466.80		H=12.04 p=0.0024
	écart-type		87.69		113.65			275.49		classification
	n		47		40			10		28<30-34
3 ans	longueur moyenne	29.33	38.42	37.58		36.31			36.36	H=29.20 p=0.0000
	écart-type	6.84	3.84	4.87		6.17			5.32	classification
	n	12	312	19		13			28	27<31-36-29-28
5 ans	longueur moyenne		42.51	44.43			37.25		42.44	H=9.73 p=0.0210
	écart-type		3.86	4.68			1.50		4.16	classification
	n		88	7			4		9	32<36-28-29
6 ans	longueur moyenne		42.91	44.44					42.40	H=3.34 p=0.1880
	écart-type		3.55	4.22					4.98	classification
	n		98	9					5	36-28-29

Tableau IV-3 : Comparaison des longueurs moyennes et des PSSC moyens de chair des différents compartiments du GNB chez *P. rhomboïdes*. Dans tous les cas, H0= « les longueurs ou PSSC à l'âge spécifié sont spatialement homogènes ».

Il ressort de l'étude que :

- La croissance semble particulièrement faible dans les boîtes 27 et 32. (**figure IV-3** et **tableau IV-3**) ;
- Elle semble homogène et en position intermédiaire dans les boîtes 28, 31 et 36 (**figures IV-4** et **IV-5**) ;
- Elle semble forte dans la boîte 29. Les jeunes individus sont de même taille que dans les boîtes intermédiaires, mais les vieux individus (5 ans et plus) sont de taille nettement plus importante (**figures IV-3** et **IV-5**), ainsi le L_{∞} est important ;
- En boîte 30 et 34, les individus les plus jeunes (1 et 2 ans) sont de taille particulièrement importante (**figures IV-3**, **IV-4** et **tableau IV-3**), ce qui suggère également pour ces boîtes une croissance forte. Dans le cas de la boîte 34, le PSSC moyen synthétique à 3 ans est étonnamment faible, cependant il est possible que ce résultat ne soit pas fiable. Ainsi, le manque de palourdes plus âgées dans ces boîtes ne nous permet pas d'affirmer que la croissance des palourdes y est significativement plus importante tout au long de leur vie. Nous pouvons cependant raisonnablement le supposer, au vu de la croissance initiale.

2.2.3.2 Influence des paramètres environnementaux

Les paramètres du modèle allométrique ajusté à chacun des compartiments sont étudiés en fonction des paramètres environnementaux pour lesquels nous disposons de données.

Les valeurs de « a » (**figure IV-6**) sont corrélées positivement à la densité et négativement à la concentration de nourriture pélagique (diatomées). Ces tendances semblent paradoxales : une densité croissante d'individus est censée réduire la ressource disponible pour chacun d'entre eux, et une quantité croissante de nourriture est censée favoriser la croissance. « a » est corrélé négativement à la température et à la concentration de matières en suspension, ce qui semble cohérent puisque de fortes concentrations de MES gênent le processus de nutrition (cf. **chapitre I-1.3** et **1.4**).

Enfin « a » augmente avec la vitesse moyenne du courant. Ceci n'est guère surprenant puisque la palourde est identifiée comme une espèce indicatrice de forts courants.

En ce qui concerne la température et la nourriture, les moyennes saisonnières ont été testées, mais n'ont guère donné de résultats plus probants que les moyennes annuelles.

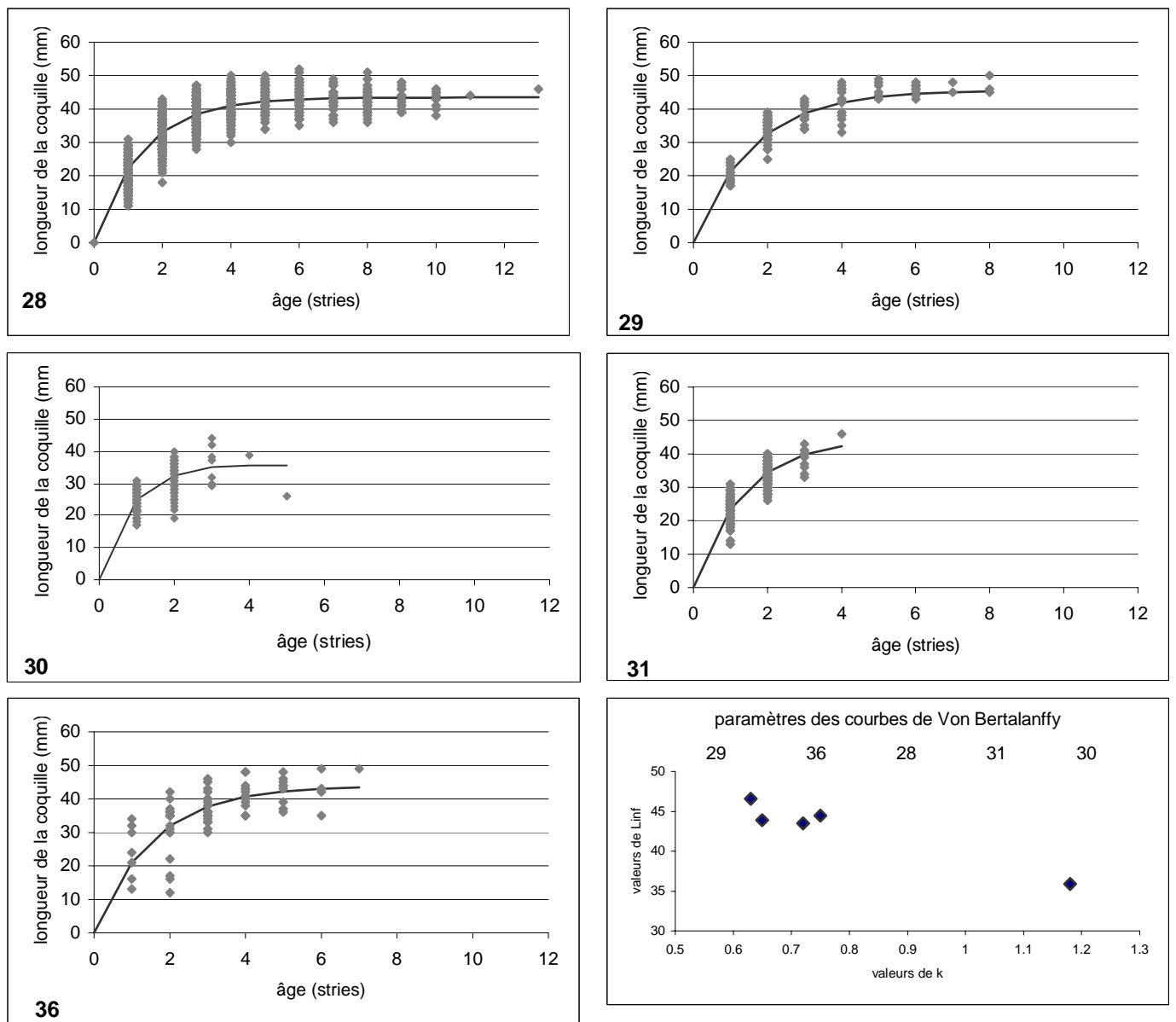


Figure IV-4 : relations âge-longueur observées pour chacun des compartiments du GNB chez *P. rhomboïdes*, auxquelles est ajusté le modèle de croissance de von Bertalanffy.

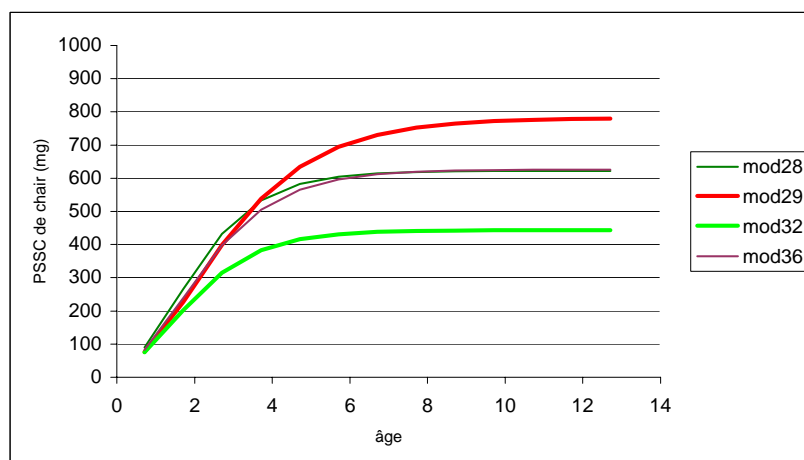


Figure IV-5 : Modèle de croissance allométrique de la palourde ajusté aux PSSC synthétiques moyens dans chaque compartiment. Seuls figurent les compartiments pour lesquels il existe suffisamment de données pour contraindre correctement le modèle.

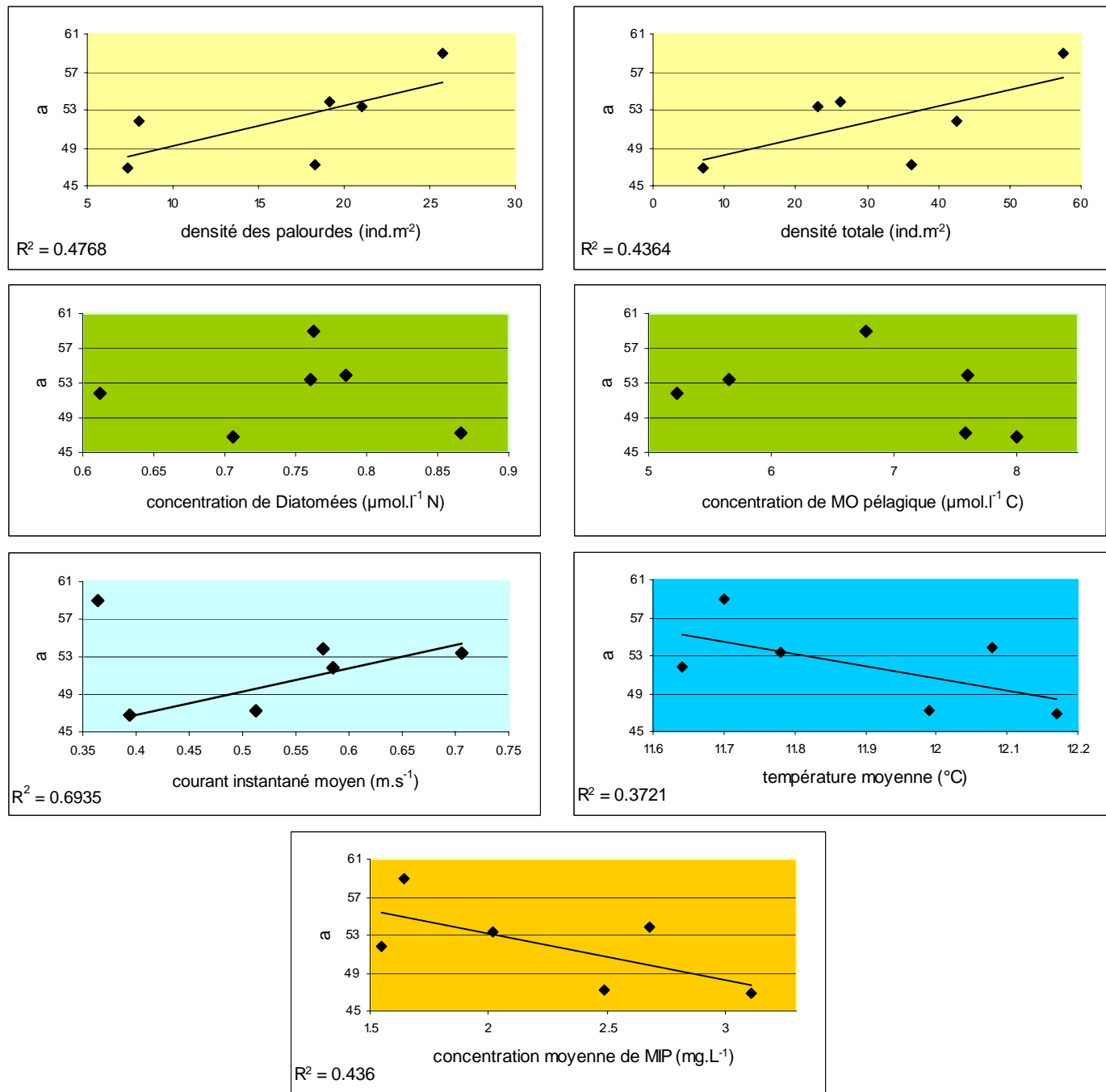


Figure IV-6 : Influence des paramètres environnementaux sur le coefficient a du modèle de croissance allométrique de la palourde. Les paramètres environnementaux sont tous sous la forme d'une moyenne annuelle, à l'exception des densités de bivalves (mesurées lors des campagnes).

Différents modèles multi-linéaires sont donc testés avec les paramètres retenus (vitesse moyenne du courant, température moyenne, et concentration de MES) afin de déterminer ceux qui expliquent la plus forte proportion de variance du terme a (fonction 'multi-linear selection' de StatGraphics +). Les proportions de variance expliquée obtenues ne sont cependant pas supérieures à celles obtenues avec les paramètres pris un à un aussi les résultats ne sont-ils pas présentés.

Le coefficient « c » a été étudié en fonction de a, puisqu'il est admis que la respiration des bivalves est en partie au moins proportionnelle à leur nutrition (cf. **chapitre I-1.5**), et de la température moyenne annuelle et de son écart-type. Les valeurs de « c » sont corrélées positivement aux valeurs de « a », et négativement à la température moyenne annuelle et à son écart-type (**figure IV-7**). Il semble toutefois que le paramètre dominant soit « a », qui explique 96% de la variance observée. Ainsi le terme perte « c », ne semble pas vraiment tributaire des fluctuations de l'environnement, si ce n'est par l'intermédiaire du terme « a ».

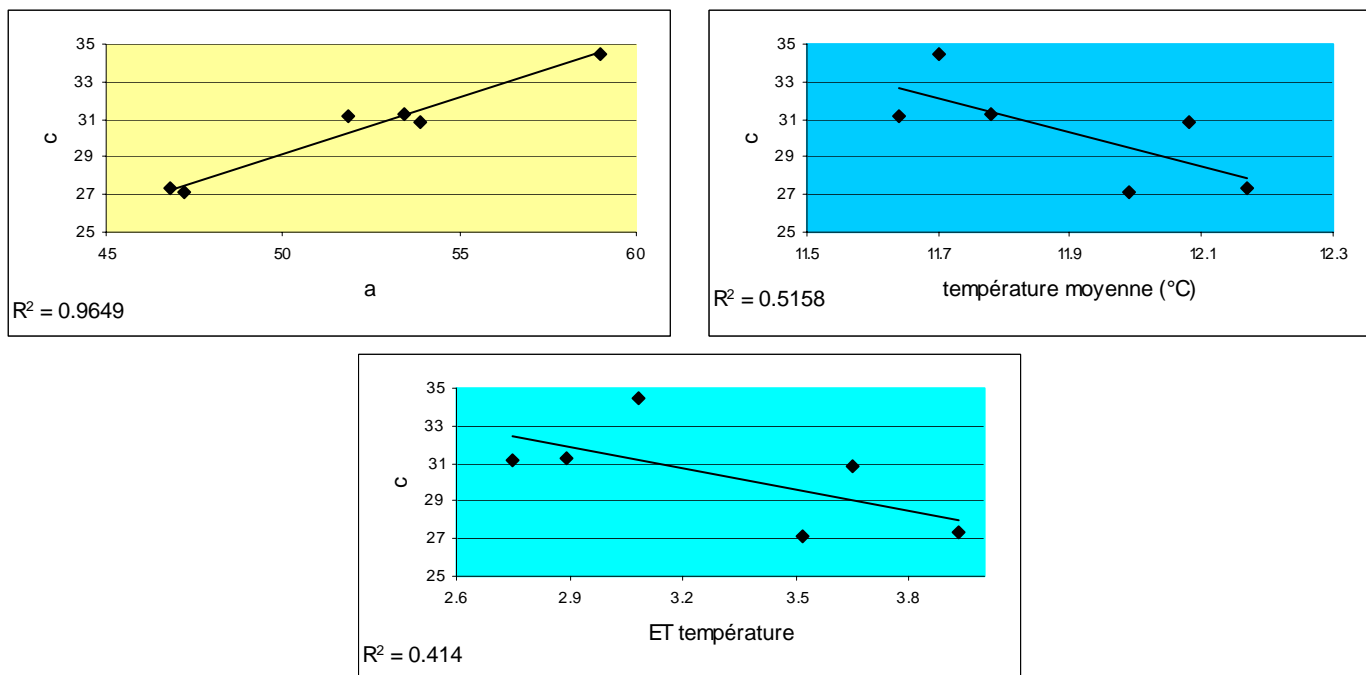


Figure IV-7 : Influence de a et de la température (moyenne annuelle et écart-type) sur le coefficient c du modèle allométrique de croissance de la palourde.

2.2.4 *Glycymeris glycymeris*

2.2.4.1 Comparaison inter-compartiment

Les courbes de von Bertalanffy ajustées aux différents jeux de données, et les paramètres des courbes sont présentés dans la **figure IV-9**. De même que pour la palourde rose, les résultats ont été sélectionnés en fonction du nombre de couples âge-longueur disponibles, et de la présence de jeunes animaux (<10 ans) permettant de contraindre suffisamment l'estimation de k.

Dans ce cas également, des différences de croissance sont observées à l'échelle du golfe Normand-Breton, même si celles-ci semblent moins marquées que pour la palourde rose.

On distingue notamment :

- Les boîtes 34, 32 et 30, dans lesquelles la croissance est forte (**tableau IV-4, figures IV-3, IV-8 et IV-9**) ;
- Les boîtes 27, 31 et 36, dans lesquelles la croissance est analogue et en position intermédiaire ;
- Les boîtes 28 et 29, dans lesquelles la croissance est faible.

âge		27	28	30	32	34	test de Kruskal-Wallis
6 ans	longueur moyenne	26.22	24.14	26.55			H=1.34 p=0.5117 classification 30-28-32
	écart-type	5.59	3.76	2.88			
	n	9	7	11			
7 ans	longueur moyenne	26	26.88		27.83		H=0.82 p=0.6636 classification 27-28-32
	écart-type	5.35	3.09		3.51		
	n	4	8		12		
8 ans	longueur moyenne	27.4	30.86	30.83	31.88		H=2.57 p=0.4635 classification 27-30-28-32
	écart-type	6.19	3.29	1.72	2.8		
	n	5	7	6	8		
9 ans	longueur moyenne	30.1		35.18	36.64		H=13.50 p=0.0012 classification 27<30-32
	écart-type	3.03		5.91	5.5		
	n	10		11	14		
20 ans et plus	longueur moyenne	46.59	44.75	45.96	49.87		H=40.26 p=0.0000 classification 28-30-27<32
	écart-type	3.87	2.89	3.54	3.97		
	n	27	160	23	30		
	PSSC de chair moyen		1107.26	1460.95	2163.29		H=40.34 p=0.0000 classification 28<30<34
	écart-type		325.05	385.32	575.73		
	n		92	19	14		

Tableau IV-4 : Comparaison des longueurs moyennes et des PSSC moyens de chair des différents compartiments du GNB chez *G. glycymeris*. Dans tous les cas, H₀= « les longueurs ou PSSC à l'âge spécifié sont spatialement homogènes ».

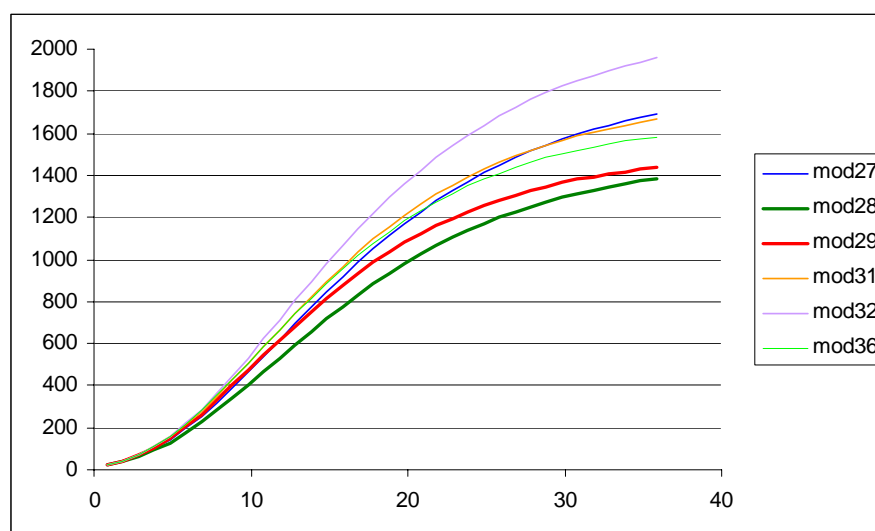


Figure IV-8 : Modèle de croissance allométrique de l'amande ajusté aux PSSC synthétiques moyens dans chaque compartiment. Seuls figurent les compartiments pour lesquels il existe suffisamment de données pour contraindre correctement le modèle.

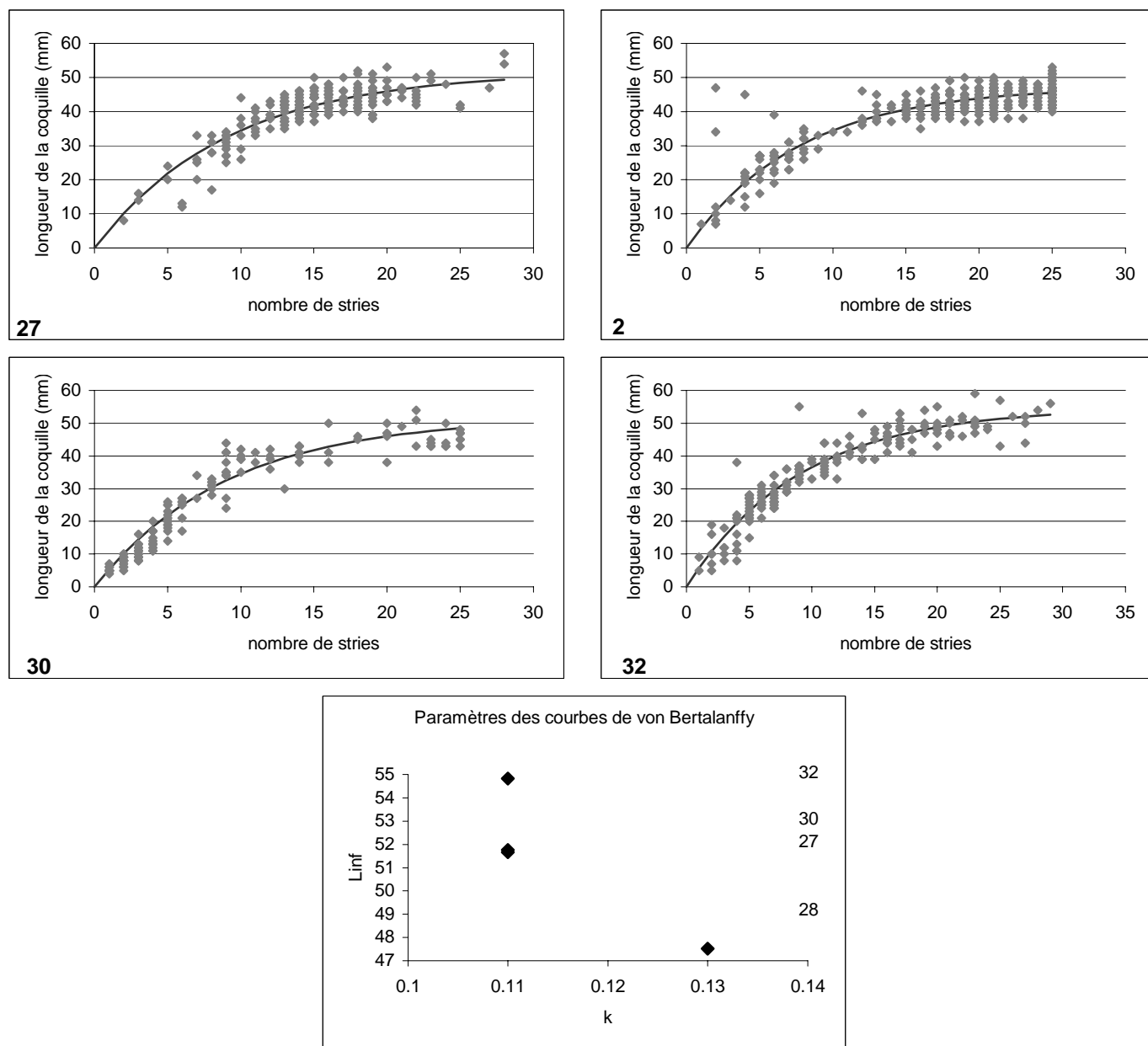


Figure IV-9 : Relations âge-longueur observées pour chacun des compartiments du GNB chez *G. glycymeris*, auxquelles est ajusté le modèle de croissance de von Bertalanffy.

2.2.4.2 Influence des paramètres environnementaux

Les paramètres du modèle allométrique ajusté à la croissance de l'amande dans chacun des compartiments sont étudiés en fonction des paramètres environnementaux pour lesquels nous disposons de données (figure IV-10). Le coefficient « a » est fortement corrélé (négativement) à la densité des individus (amandes ou palourdes et amandes), et faiblement au courant moyen (positivement), et à la concentration de Diatomées (positivement). Enfin, « a » est positivement corrélé à la température moyenne annuelle. Ces corrélations sont cohérentes : il est logique que la croissance soit plus importante pour une nourriture abondante, et que la densité des individus constitue au contraire un obstacle (compétition trophique). A l'inverse, la corrélation positive existant entre le terme « a » et la MES est paradoxale, la MES étant censée gêner les processus de nutrition (cf. chapitre I-1.3 et 1.4). Enfin, la corrélation positive entre le terme a et le courant, comme pour la

palourde, n'est pas surprenant dans le sens où l'amande est identifiée comme une espèce indicatrice de forts courants.

En ce qui concerne la température et la nourriture, les moyennes saisonnières ont été testées, mais n'ont guère donné de résultats plus probants que les moyennes annuelles.

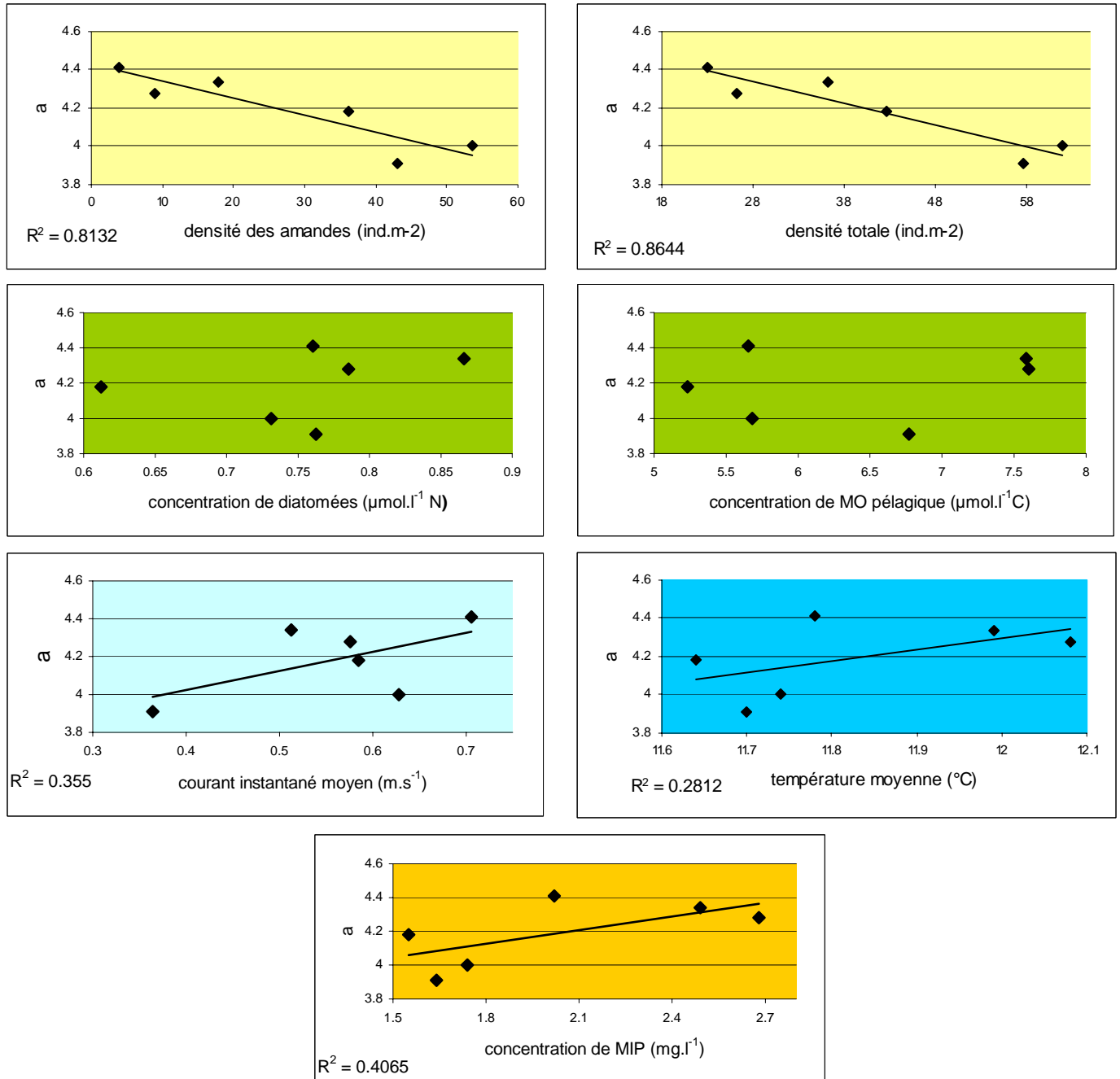


Figure IV-10 : Influence des paramètres environnementaux sur le coefficient a du modèle de croissance allométrique de l'amande. Les paramètres environnementaux sont tous sous la forme d'une moyenne annuelle, à l'exception des densités de bivalves (mesurées lors des campagnes).

Différents modèles multi-linéaires sont donc testés avec les paramètres retenus (densité totale, densité d'amandes, concentration de diatomées, température moyenne annuelle et vitesse moyenne du courant) afin de déterminer ceux qui expliquent la plus forte proportion de variance du terme a (fonction multi-linear selection de StatGraphics +). De même que pour la palourde rose, les proportions de variance

expliquée obtenues ne sont pas supérieures à celles obtenues avec les paramètres pris un à un ; aussi les résultats ne sont-ils pas présentés.

Le coefficient c a été étudié en fonction de a , de la température moyenne annuelle et de son écart-type comme précédemment. c est corrélé positivement aux trois paramètres. Il semble que là encore, le terme a seul, suffise à expliquer l'essentiel de la variance observée.

2.3 Conclusion

Cette étude permet de mettre en évidence une nette différence de croissance entre la palourde rose et l'amande de mer :

- la première présente une croissance rapide durant les quatre premières années, puis le poids se stabilise et ne varie plus qu'en fonction des saisons.
- la deuxième présente une croissance bien plus lente en 3 phases (croissance lente, rapide, puis de nouveau lente), sans réelle stabilisation en fin de vie.

Dans le cas de la palourde rose, la croissance est de plus en plus importante d'Ouest en Est, hormis dans la Baie de Saint-Brieuc plutôt en position intermédiaire (**figure IV-11**). Selon le type de traitement des données, la concentration de nourriture pélagique et la concentration de matière en suspension semblent affecter la croissance de la palourde rose dans le Golfe.

La situation est moins simple pour l'amande, puisque les zones de forte croissance se répartissent entre le Nord-Ouest et le Sud-Est du Golfe, et les zones de faible croissance sont au niveau de la côte, en Baie de Saint-Brieuc et de Saint-Malo. Quel que soit le type de traitement opéré, la densité des amandes et la densité totale semblent être déterminantes pour la croissance des amandes, la nourriture pélagique venant ensuite.

L'étude comparée de croissance, selon les secteurs et selon les paramètres environnementaux, constitue un exercice assez difficile. Tout d'abord l'échelle considérée (pour les besoins de la modélisation) lisse probablement de manière importante et les différences de croissance, et les effets environnementaux. Toutefois, nous ne disposons pas vraiment de données environnementales plus précises notamment en ce qui concerne la nourriture pour réaliser une étude plus détaillée.

D'autre part, les données disponibles ne sont pas homogènes d'un secteur à l'autre : un plan d'échantillonnage plus ciblé aurait certainement amélioré les choses, cependant les résultats obtenus seraient restés influencés par la structure démographique des populations (variable d'un secteur à l'autre selon les recrutements et l'intensité de l'exploitation). C'est la raison pour laquelle il a été choisi de considérer non seulement les courbes de croissance globales (par le biais des modèles allométriques et de von Bertalanffy), mais aussi les longueurs et PSSC moyens par âge. En ce qui concerne l'effet des paramètres environnementaux sur la croissance, la difficulté vient du fait que l'intensité de la croissance est en fait le résultat de l'influence de différents effets antagonistes. A titre d'exemple, les deux facteurs identifiés comme contrôlant la croissance de la palourde rose (la nourriture pélagique et la matière en suspension) sont répartis selon des gradients similaires dans le golfe Normand-Breton : les zones les plus riches en nourriture pélagique (favorisant la croissance) sont également les zones les plus riches en matière inorganique en suspension (gênant la nutrition et donc la croissance). Il est donc possible que les effets réels de paramètres environnementaux sur la croissance soient masqués par l'effet de paramètres antagonistes, rendant ainsi impossible la détection de leurs actions respectives. De la même manière, la vitesse moyenne du courant a un effet positif sur la croissance des deux espèces d'après les tests effectués. Il pourrait s'agir d'un effet réel du courant, comme d'un effet d'un paramètre lié au courant (ex : concentration

de matière en suspension) ou évoluant de manière fortuite dans le même sens ou dans le sens inverse.

Le développement de modèles numériques de croissance nous permettra de tester les actions antagonistes ou synergiques des paramètres environnementaux et de progresser sur ce point. Ces modèles seront validés à partir des données acquises durant ce travail.

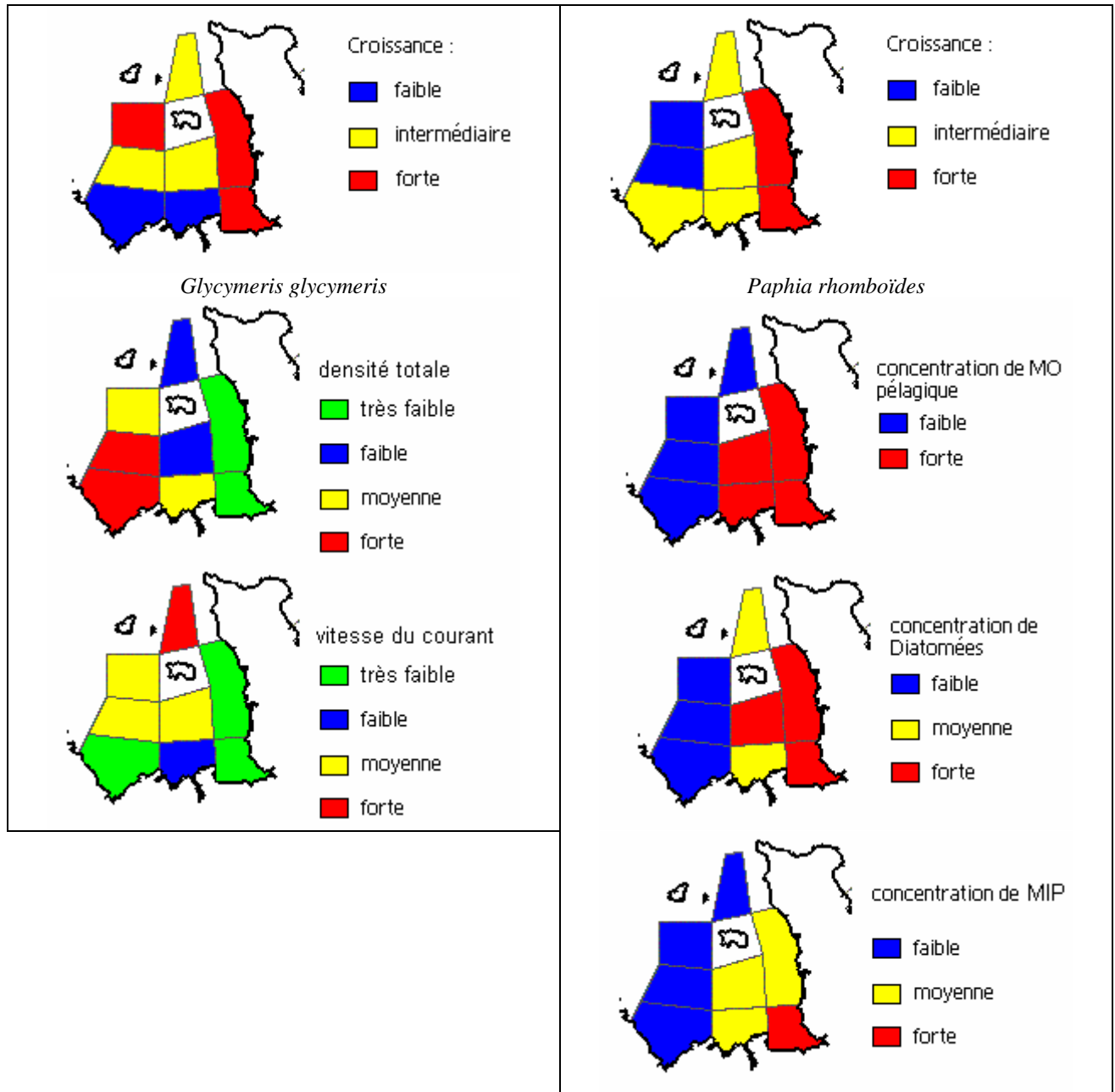


Figure IV-11 : Résumé des résultats obtenus sur la croissance des deux espèces et l'influence des paramètres environnementaux.

3 Etude écophysiologique comparée des deux espèces

Il s'agit ici d'acquérir des données sur l'écophysiologie des deux espèces dans une gamme de températures et de concentrations de nourriture proches de celles observées en Manche afin :

- de comparer les deux espèces dans des conditions identiques et d'expliquer les différences de croissance observées entre les deux espèces,
- d'acquérir des données pour les besoins du modèle de croissance.

3.1 Matériel et méthodes

3.1.1 Matériel biologique et acclimatation

Le matériel biologique a été dragué dans la Baie de Saint-Brieuc à bord du « Shamrock » (patron : Mr Brézellec), au début du mois de septembre 2002. L'acclimatation et les expérimentations ont eu lieu à la station IFREMER d'Argenton. Les animaux furent stockés dans des bacs en circuit ouvert, alimentés par de l'eau de mer pompée à mi-profondeur dans le bassin ostréicole attenant à la station. Les conditions de stockage étaient proches de celles observées dans la Baie de Saint-Brieuc à cette époque de l'année : la température, la salinité et la teneur en oxygène ont été respectivement maintenues à 16°C, 35 et 7-8 mg.l⁻¹ O₂. La nourriture était constituée de quatre espèces d'algues phytoplanctoniques (tableau IV-5), de sorte que la concentration en chlorophylle a soit maintenue à 5 µg.l⁻¹. Une semaine avant les expérimentations, les bivalves étaient progressivement acclimatés à la température appropriée (0.5°C par période de 12 heures).

Espèces	Taille µm (ESD)	chl a pg / cell	valeur énergétique J/mg MS	poids sec pg/cell	% pondéral dans le cocktail
Bacillariophyceae					
<i>Chaetoceros calcitrans</i>	5.6	0.34	12.3	43	33 ou 0
<i>Skeletonema costatum</i>	5.7	0.63		45	0 ou 33
Prasinophyceae					
<i>Tetraselmis chui</i>	8.6	3.83	10.7 (T. suecica)	220	33
Prymnesiophyceae					
<i>Isochrysis aff. galbana</i> (T-iso)	4.3	0.29	17.7	19	33

Références : Brown, 1991 ; Brown et al, 1997 ; Whyte, 1987 ; Brown and Jeffrey, 1992 ; R. Robert, unpublished data.

Tableau IV-5 : Caractéristiques des algues utilisées pour nourrir les bivalves lors des expérimentations.

3.1.2 Conditions expérimentales

Au total, quinze expérimentations de durées comprises entre 7h30 à 46h30 ont été menées à la station IFREMER d'Argenton (cf. Chapitre II-3), d'octobre à décembre 2002 afin de mesurer les paramètres écophysiologiques des deux espèces dans différentes conditions de nourriture et de température (tableau IV-6). Dans les zones subtidales du golfe Normand-Breton, la température et la concentration de phytoplancton varient respectivement de 8 à 18 °C, et de 1 à 15 µg.l⁻¹ chl a environ (Hoch, 1998). Les conditions expérimentales ont été choisies pour couvrir ces gammes de valeurs. Cependant, les températures les plus basses (8-10 °C) n'ont pu être testées suite à des problèmes techniques.

3.1.3

Les mesures écophysologiques

Trois *P. rhomboïdes* et trois *G. glycymeris* sont utilisées pour chaque expérimentation. Chaque individu est placé dans une chambre-aquarium individuelle et y reste toute la durée de l'expérimentation, sans être dérangé. La première et la dernière chambre de l'appareil sont laissées vides pour servir de témoin. Après une série d'essais préliminaires, le débit dans les aquariums a été fixé à 41 ml.mn⁻¹. Le débit d'eau de mer dans les aquariums doit être en effet suffisamment faible pour qu'il soit possible de détecter des activités de filtration et de respiration. Il doit de même être suffisamment important pour qu'il soit possible de détecter précisément dans le temps les variations dans ces activités, et pour que l'approvisionnement en nourriture soit suffisant : les bivalves ne doivent pas consommer une trop grande proportion des algues transitant dans l'aquarium.

Expérimentation	T°	Chloro	Date	Durée	<i>P. rhomboïdes</i>	<i>G. glycymeris</i>	Biodépôts
B	17.5	5	24 au 26/09	43h	3	2	
H	17.5	5	07 au 08/10	23h	3	3	
C	17.5	10	26 au 27/09	24h30	3	3	
I	17.5	10	8/10	7h30	3	3	
F	14.5	1	2 au 3/10	23h	2	2	
N	14.5	1	13 au 14/11	23h	3	2	o
G	14.5	3	3 au 4/10	22h30	3	3	
J	14.5	3	4 au 6/11	46h30	2	3	o
E	14.5	5	1 au 2/10	24h30	3	3	
L	14.5	5	7 au 8/11	25h	2	1	o
D	14.5	10	30/9 au 1/10	26h30	3	3	
K	14.5	10	6 au 7/11	24h30	2	2	o
M	14.5	15	12 au 13/11	27h	2	3	o
O	12	10	14 au 15/11	23h30	3	2	o

Tableau IV-6 : Récapitulatif des expérimentations effectuées. Les températures sont en °C, les concentrations de chlorophylle en µg.l⁻¹ Chl a. Les colonnes *P. rhomboïdes* et *G. glycymeris* indiquent le nombre d'individus testés (après élimination de ceux ayant donné des mauvais résultats), et le 'o' dans la colonne biodépôts indique qu'ils ont été récoltés en fin d'expérimentation.

L'eau sortant de l'aquarium en mesure passe successivement dans le fluorimètre, puis dans l'oxymètre. Pour chaque individu, les mesures sont effectuées durant 40 minutes, au moins 3 fois durant les 24 h. de l'expérimentation, de manière à obtenir une moyenne représentative. Durant la nuit, un enregistrement long est effectué pour un animal. Des exemples d'enregistrements sont présentés dans la **figure IV-12**. En fin d'expérimentation, les biodépôts de chaque animal sont entièrement collectés. Deux échantillons d'eau (1.8 l) sont également prélevés au niveau des aquariums témoins en cours d'expérimentations. Ces échantillons d'eau ainsi que les biodépôts sont filtrés sous vide sur des filtres Whatman GF/F préalablement brûlés (4 h. à 450 °C) et pesés. Les filtres obtenus sont soigneusement rincés à l'eau milli-Q afin d'éliminer le sel retenu, puis ils sont passés à l'étuve à 60 °C durant 24 h., et pesés. Enfin, ils sont passés au four à 450 °C durant 4 h. et repesés sur une microbalance (+/- 0.1 mg), afin de déterminer les proportions de matière organique et inorganique. L'ensemble des conditions expérimentales testées est récapitulé dans le **tableau IV-6**.

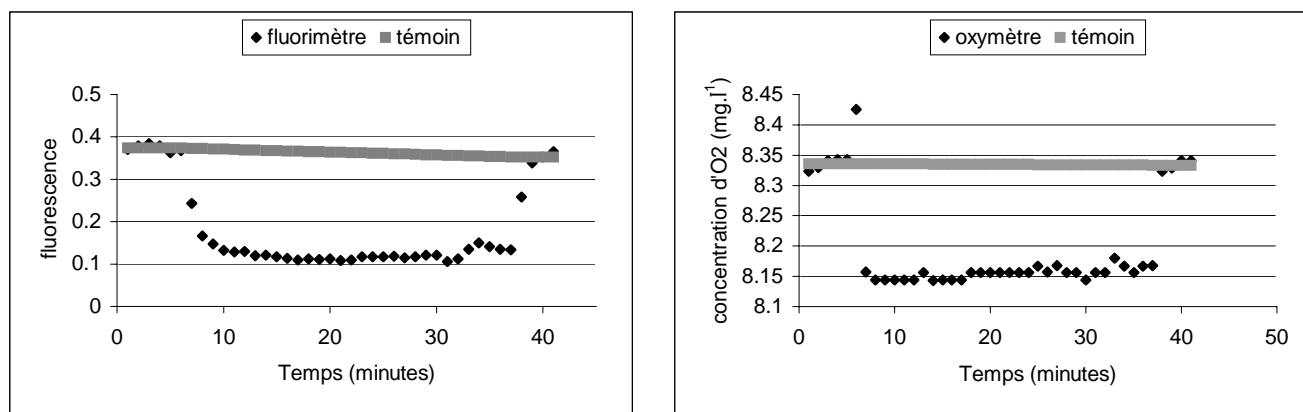


Figure IV-12 : Exemples de mesures de taux de clearance et respiration pour *P. rhomboïdes* (température : 14.5°C, concentration de phytoplancton : 10 µg chl a.l⁻¹).

3.1.4 Traitement des données

3.1.4.1 Taux de pompage et de clearance

Le taux de clearance est défini comme le volume d'eau totalement épuré de ses particules en suspension par unité de temps. Dans cette étude, le taux de clearance est estimé au moyen de deux méthodes :

La première méthode utilise les enregistrements du fluorimètre (Pouvreau et al, 1999) :

$$CR = \frac{FR \times (C1 - C2)}{C1}$$

avec CR : taux de clearance (l.h⁻¹), FR : flux d'eau dans l'aquarium (l.h⁻¹), C1 et C2 : concentrations de chlorophylle (convertie en cell.l⁻¹) dans l'eau entrant dans l'aquarium (déterminée à partir de l'aquarium de référence), et dans l'eau sortant de l'aquarium respectivement.

Les taux de clearance sont calculés pour chaque enregistrement du fluorimètre (environ 3x40 mn=120 enregistrements par animal) puis une moyenne est calculée pour chaque animal.

Avec la seconde méthode dite des biodépôts, le taux de clearance est estimé indirectement à partir du taux de biodéposition, en utilisant la matière inorganique des biodépôts comme traceur quantitatif et inerte de la quantité de matière filtrée (Iglesias *et al*, 1998).

Les observations effectuées en aquariums sur les deux espèces étudiées nous ont permis de conclure qu'elles ne produisaient pas de pseudo-fèces lors des expérimentations. Par conséquent, les biodépôts produits ne sont constitués que de fèces, ce qui permet l'application de la formule suivante :

$$CR = \frac{TF}{H} \times \frac{1 - e}{PIM}$$

avec TF : poids total de fèces produit durant l'expérimentation (mg MS), H : durée de l'expérimentation (h), e : fraction organique de la matière déféquée, PIM : concentration de matière inorganique particulaire dans l'eau entrant dans l'aquarium (ie : part minérale des algues), (mg.l⁻¹).

Le réel taux de pompage individuel ($l.h^{-1}$), correspondant au volume d'eau traversant la cavité palléale par unité de temps peut être estimé à partir du taux de clearance. Si les particules utilisées durant l'expérimentation sont retenues sur les filtres branchiaux des bivalves avec une efficacité de rétention de 100%, alors le taux de clearance et le taux de pompage sont équivalents. Nous avons utilisé un cocktail d'algues toutes de taille supérieure à $4 \mu m$ pour les expérimentations ; aussi considérons-nous que le taux de pompage est équivalent au taux de clearance mesuré (cf. chapitre I-1.4.1).

3.1.4.2 Consommation d'O₂

Le taux de consommation d'O₂ est défini comme la quantité d'O₂ consommée par un animal par unité de temps ($mg.h^{-1} O_2$). La différence de concentration en oxygène entre les sorties de l'aquarium expérimental et de celui de référence est utilisée pour calculer ce taux de la manière suivante :

$$RR = FR \times (O1 - O2)$$

avec RR : taux de respiration ($mg.h^{-1} O_2$) ; FR : flux d'eau dans l'aquarium ($l.h^{-1}$), O1 et O2 : concentration d'oxygène dans l'eau entrante (déterminée à partir de l'aquarium de référence) et dans l'eau sortante ($mg.l^{-1} O_2$).

La consommation d'oxygène est calculée pour chaque enregistrement du fluorimètre (environ $3 \times 40 \text{ mn} = 120$ enregistrements par animal), et une moyenne est calculée pour chaque animal.

3.1.4.3 Temps d'activité de filtration et de respiration (FTA et RTA, %)

Ils sont définis comme les durées totales d'enregistrement montrant une filtration ou une respiration effective, divisées par la durée totale d'enregistrement (Bougrier et al, 1998 ; Huvet, 2000). Ces paramètres ont été calculés pour chaque individu sur la base des enregistrements des fluorimètre et oxymètre. A l'inverse de certaines études (Bougrier et al, 1998), les FTA et RTA n'ont pas été utilisés pour les calculs de SFG, puisque les taux de filtration et de respiration représentent déjà des valeurs moyennes, englobant les périodes d'activité et d'inactivité.

3.1.4.4 Efficacité d'absorption

La méthode de Conover (1966) a été utilisée. De la même façon que pour la méthode des biodépôts, la matière inorganique contenue dans la nourriture est utilisée comme traceur dans la mesure du flux digestif. Ainsi :

$$AE = \frac{f - e}{f \times (1 - e)}$$

avec AE : efficacité d'absorption (%) ; f : fraction organique de la matière ingérée (ie : de la matière en suspension) ; e : fraction organique de la matière déféquée.

Cette méthode est présentée en détail dans Iglesias et al (1998).

3.1.4.5 Standardisation des processus

Dans le but de comparer les taux de clearance et de respiration des deux espèces, les processus ont été corrigés de l'effet du poids individuel des animaux. A la fin des expérimentations, les animaux ont été rincés à l'eau douce, séchés en étuve à $80 \text{ }^\circ\text{C}$ durant 24 h, pesés, puis brûlés au four à $450 \text{ }^\circ\text{C}$ durant 4 h et repesés, de manière à obtenir le poids sec sans cendres (PSSC). Les processus physiologiques mesurés

pour chaque bivalve ont été convertis en processus pour un animal standard de 1 g de PSSC avec la formule suivante :

$$Y_S = \left(\frac{W_S}{W_E} \right)^b \times Y_E$$

avec Y_S : processus standard, W_S : poids standard (1 g PSSC), W_E : poids du bivalve étudié, Y_E : processus réellement mesuré ; b : coefficient allométrique correspondant au processus physiologique considéré.

Les valeurs des coefficients allométriques sont fixées à : 2/3 pour la filtration, et 3/4 pour la respiration, sur la base des valeurs moyennes obtenues dans la littérature (cf. **chapitre I-1.3.2 et 1.5.1**).

3.1.4.6 Bilan énergétique (Scope For Growth)

Le Scope For Growth (SFG) représente au niveau d'un individu, l'énergie disponible pour sa croissance et sa reproduction, après que les dépenses de maintenance ont été effectuées. Il est calculé de la manière suivante :

$$SFG = AR - RR$$

avec SFG : bilan énergétique ($J.h^{-1}$) ; AR : taux d'assimilation ($J.h^{-1}$) ; RR : taux de respiration ($J.h^{-1}$)

L'excrétion est négligée, et par conséquent le taux d'assimilation est équivalent au taux d'absorption. Celui-ci est donné par la formule :

$$AR = (CR \times C \times AE) \times Ag$$

avec CR : taux de clearance ($l.h^{-1}$) ; C : concentration d'algues ($\mu g.l^{-1}$ chl a) ; AE : efficacité d'absorption (s.u). Ag correspond à la valeur énergétique du cocktail d'algues ($J.\mu g^{-1}$ chl a), calculée à partir des données du **tableau IV-5**.

Les taux de respiration ($mg.h^{-1}$ O₂) sont convertis en $J.h^{-1}$ avec les relations suivantes : 1 mg O₂=0.7 ml O₂ et 1 ml O₂=20.08 J.

3.1.4.7 Traitement statistique

Ils sont effectués avec le logiciel StatGraphics Plus.

L'influence d'un paramètre sur un processus physiologique est testée par une analyse de variance ou un test de Kruskal-Wallis¹. Si ce premier test donne un résultat positif, une régression simple nous permet de déterminer la tendance observée.

Pour la comparaison entre les deux espèces, un test t de Student ou un test W de Mann-Whitney¹ permet de détecter une différence significative entre les valeurs correspondant à chaque espèce pour un paramètre donné.

¹ selon que la normalité et l'égalité des variances soient vérifiées ou non

3.2 Résultats

3.2.1 Caractéristiques des animaux testés

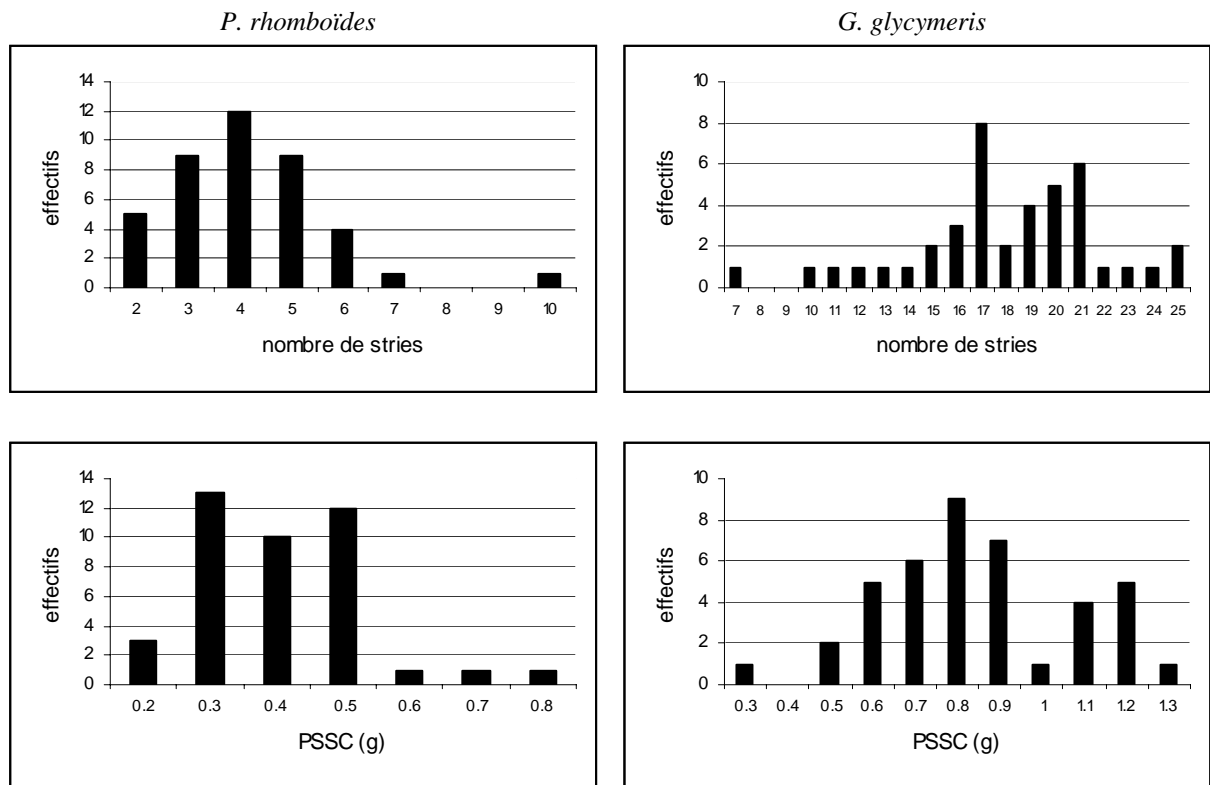


Figure IV-13 : Distribution en âge et en PSSC (g) de chair des animaux utilisées pour les expérimentations.

3.2.2 La filtration

3.2.2.1 Rythmicité

L'activité de filtration (FTA) de la palourde rose est quasi continue (moyenne : 90.3%, **tableau IV-7**), tandis que l'amande présente clairement une alternance de périodes de filtration active et de 'repos', d'après les observations effectuées durant les expérimentations et la moyenne obtenue (61.5%).

		<i>Paphia rhomboïdes</i>	<i>Glycymeris glycymeris</i>	statistique de test	valeur de p
FTA (%)	moyenne min - max n	90.3 28,6-100 34	61.5 0-100 30	W=735	0.0008
1_CR st (L/h)	moyenne min - max n	1.6749 0.1104 - 3.0334 33	0.4216 0 - 1.8521 28	W=836	0.0000
2_CR st (L/h)	moyenne min - max n	3.6957 1.2386-6.7829 13	0.6555 0.0328 - 2.0262 12	W=2	0.0000
AE (%)	moyenne interv. conf. n	89.71 86.98-92.45 14	78.27 72.42-84.12 11	t=4.2	0.0003

Tableau IV-7 : FTA et taux de filtration moyens, et résultats des tests statistiques de comparaison des deux espèces. Taux de clearance : 1= méthode par fluorimétrie, 2= méthode des biodépôts. La mesure du taux de clearance de la palourde rose par la méthode des biodépôts a donné des résultats peu fiables (cf. figure IV-16).

3.2.2.2 Influence des paramètres environnementaux

En ce qui concerne la concentration de nourriture, aucun effet significatif n'est détecté sur le taux de filtration de l'amande de mer (figure IV-14B et tableau IV-8), tandis qu'un effet positif net est décelé pour celui de la palourde rose. Le taux de filtration peut ainsi être exprimé en fonction de la concentration de nourriture par une fonction exponentielle inverse, qui explique 40% de la variabilité observée.

Les temps d'activité de filtration des deux espèces ne sont pas significativement influencés par la concentration de nourriture (tableau IV-8), bien que l'on détecte graphiquement une évolution de la FTA de l'amande lorsque la concentration de nourriture augmente (figure IV-14A).

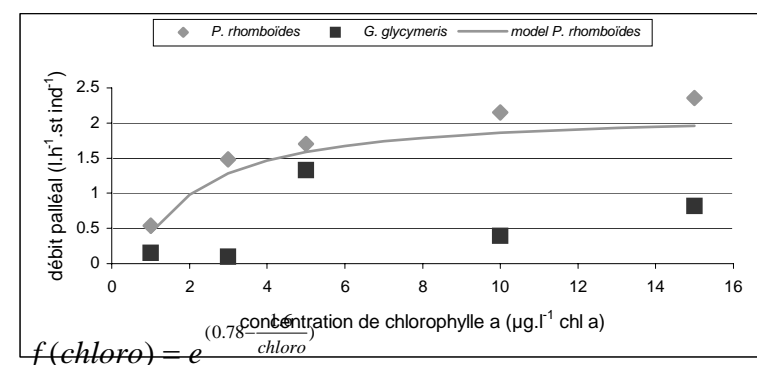
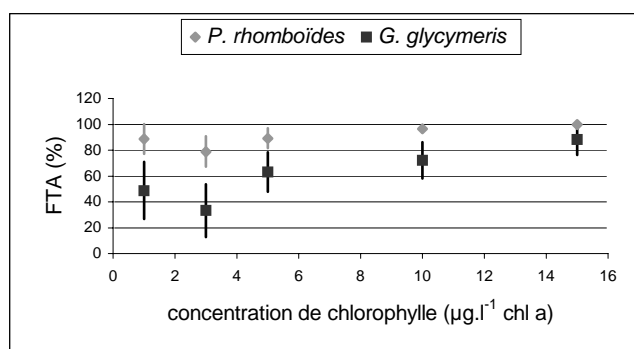


Figure IV-14 : Influence de la concentration de nourriture sur l'activité (A) et le taux de filtration (B) des deux espèces. Il s'agit des valeurs moyennes obtenues pour chaque concentration de chlorophylle, alors que les éventuelles tendances et les ajustement de relations s'effectuent sur l'ensemble des points obtenus. (ajustement sur le taux de filtration de la palourde : n=33, R2=40%, p=0.0001)

	<i>P. rhomboïdes</i>		<i>G. glycymeris</i>	
	FTA	CR	FTA	CR
effet température	H=0.66 p=0.72 n=34	F=7.53 p=0.00 33	H=2.55 p=0.28 n=30	H=0.99 p=0.61 n=28
effet nourriture	H=3.1 p=0.54 n=34	F=4.63 p=0.01 n=33	H=1.17 p=0.56 n=30	H=5.82 p=0.21 n=28

Tableau IV-8 : Résultats des tests statistiques réalisés sur l'influence de la température et la concentration de nourriture sur l'activité et le taux de filtration des deux espèces. La statistique de test est F pour une ANOVA, et H pour un test de Kruskal-Wallis. Dans les deux cas, l'hypothèse nulle est : « le paramètre testé n'a pas d'influence sur le processus considéré ».

Dans le cas de l'amande de mer, la **figure IV-15** suggère un effet positif de la température sur le taux de filtration, qui ne peut cependant pas être considéré comme significatif (**tableau IV-8**). Dans le cas de la palourde, l'ANOVA effectuée indique des différences significatives entre les trois températures (**tableau IV-8**), sans qu'il existe toutefois de tendance cohérente.

Pour chacune des deux espèces, un second test a été effectué en ne considérant que les taux de filtration mesurés avec une concentration de nourriture de $10 \mu\text{g.l}^{-1}$ chl a (concentration à laquelle toutes les températures ont été testées), afin de se départir d'un potentiel « effet nourriture », mais les résultats obtenus ne diffèrent pas des précédents.

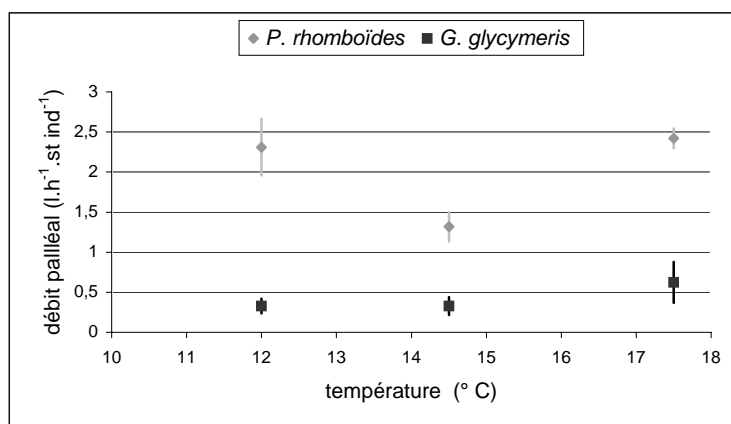


Figure IV-15 : Influence de la température sur les taux de filtration des deux espèces (méthode par fluorimétrie). Les points correspondent aux taux de filtration moyens et les barres aux erreurs standards calculées sur ces moyennes.

3.2.2.3 Comparaison des deux espèces

Le débit palléal moyen de l'amande est nettement plus faible que celui de la palourde (**tableau IV-7**), quelle que soit la méthode de mesure utilisée (**figure IV-16**). L'amande présente en effet à la fois un temps d'activité de filtration et un taux de filtration instantané plus faibles que la palourde. (Les taux de filtration moyens présentés ici recouvrent toutes les périodes d'enregistrement de la filtration que les bivalves soient en filtration active ou au repos)

3.2.2.4 Comparaison aux données de la littérature et discussion

Le taux de filtration moyen obtenu pour l'amande est de 0.4216 à 0.6555 l.h^{-1} pour un individu standard de 1 g (PSSC), selon la méthode utilisée. Il est faible comparé aux taux de filtration mesuré chez d'autres espèces, cependant l'unique travail publié à notre connaissance sur *G. glycymeris* indique un taux de filtration moyen de 0.06

$l.h^{-1}$ pour un individu identique (Brand et Morris, 1984). Selon ces auteurs, les faibles capacités de filtration de cette espèce sont à imputer à la petite taille des palpes labiaux. Le tri des particules se ferait par conséquent directement et uniquement sur les cténidies, ralentissant ainsi le flux général de la nutrition. Ce résultat est très inférieur aux nôtres, probablement du fait de la méthode utilisée et de la grande variabilité du taux de filtration chez cette espèce. Ces mêmes auteurs obtiennent un temps d'activité de filtration de 60%, très proche du nôtre (61.5%).

Il n'existe à notre connaissance aucune étude écophysiologique publiée sur la palourde rose, cependant de nombreuses études ont été réalisées sur des espèces proches, telles que *Ruditapes philippinarum* ou *Tapes decussatus*, espèces cultivées, et introduite dans le cas de la première.

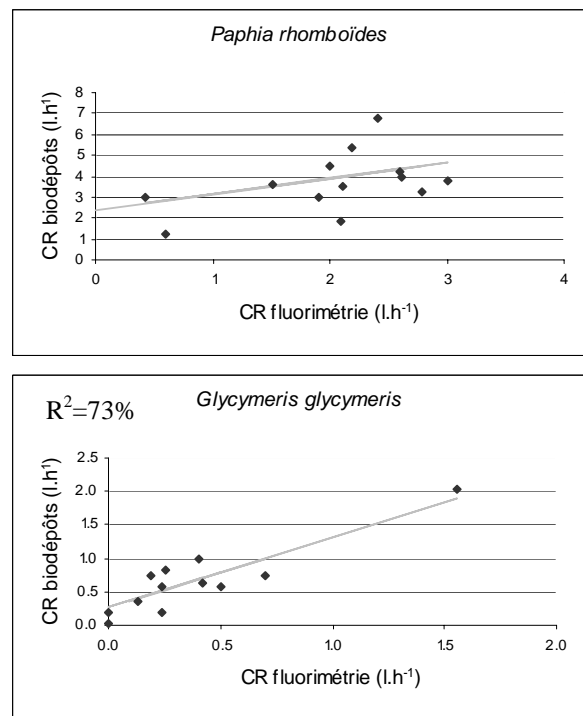
L'activité de filtration est quasi-continue (FTA : 90.8%). Par une méthode basée sur la mesure simultanée de la température dans l'eau de mer, la sédiment et la cavité palléale de *R. philippinarum*, Defossez (1995) a montré que son activité de filtration était quasi-continue. Il a cependant également observé que son intensité variait en permanence, tandis que le taux de filtration de la palourde rose était quasi-constant durant nos expérimentations. A l'inverse des conditions naturelles, les conditions expérimentales de notre étude étaient elles aussi très constantes. Les taux de filtration mesurés se situent tout à fait dans la gamme des résultats obtenus au cours d'études sur *R. philippinarum* et *Tapes decussatus* (tableau IV-9).

Dans le Golfe Normand-Breton, *P. rhomboïdes* et *G. glycymeris* sont présents dans des habitats subtidaux dans lesquels la température est comprise entre 8 et 18°C environ (Hoch, 1995). En raison de problèmes techniques, nous n'avons pas été en mesure de tester les températures les plus basses (8 et 10°C) initialement prévues. Dans la gamme finalement testée (12-18°C), il n'a pas été observé d'influence significative de la température sur les taux de filtration des deux espèces. Ce résultat est en accord avec différents travaux effectués précédemment : Gouletquer et al (1989) ont en effet trouvé que le taux de filtration de *R. philippinarum* était constant entre 12 et 20°C ; de même Defossez et Daguzan (1995) n'ont pas observé de variations significatives du taux de filtration de *R. philippinarum* et *T. decussatus* de 19 à 29°C. De manière plus générale, la production de *M. edulis* demeure constante entre 5 et 20°C selon Widdows (1978a). Nos résultats sont en accord avec le caractère euritherme de ces deux espèces, caractérisés par une large distribution et de faibles exigences climatiques (Holmes, 1966 ; Gentil, 1976).

Deux méthodes de mesures du taux de filtration ont été employées (cf. 3.1.4.1) : le suivi continu par fluorimétrie, et la méthode des biodépôts.

Les résultats obtenus concordent dans le cas de l'amande, même si les taux de filtration obtenus par la méthode des biodépôts sont légèrement supérieurs. Pour la palourde, les résultats sont plus variables, et la régression linéaire calculée n'est pas significative.

La collecte des biodépôts constitue la principale source d'erreur pour cette méthode. Or les fèces de *P. rhomboïdes*, filandreux et très peu compactés (donc épars) se sont avérés difficiles à récolter dans leur intégralité. D'autre part, la collecte des biodépôts avait lieu à la fin de chaque expérimentation, celle-ci durant de 24 à 26 h. Dans de telles conditions, il est probable qu'une activité bactérienne puisse se développer au niveau des fèces, et que celle-ci constitue une source d'erreur au moment des pesées de matière sèche. Dans ce cadre, la texture peu dense des fèces de palourde en ferait un substrat plus favorable. Pour cette espèce, la méthode d'enregistrement par fluorimétrie nous est apparue assez sûre, car les taux de filtration enregistrés se sont avérés très constants dans le temps. L'activité de filtration et l'intensité de filtration étaient de plus aisées à contrôler *de visu* d'après la position des siphons, plus ou moins ouverts et sortis des valves.



Les fèces de l'amande sont au contraire très compactés et rassemblés autour de l'animal ce qui a facilité leur récolte et donne à penser que les résultats obtenus sont fiables.

Par contre, les premiers résultats obtenus en termes de temps d'activité de filtration et de taux de filtration instantané pour l'amande ont montré une variabilité relativement importante de la filtration, suggérant que notre 'taux d'échantillonnage' du taux de filtration (trois périodes de 40 mn) pourrait s'avérer insuffisant, alors que la méthode des biodépôts permet d'obtenir un taux de filtration moyen intégré sur 24h. Il semble en fait que les deux méthodes aient bien fonctionné.

Pour les deux espèces, les résultats utilisés sont ceux obtenus par la méthode de fluorimétrie, car la seconde méthode n'a pas été utilisée systématiquement. La bonne concordance des résultats des deux méthodes pour l'amande, et la meilleure fiabilité de la fluorimétrie pour la palourde font que nous considérons ces résultats comme valables.

Figure IV-16 : Comparaison des deux méthodes utilisées pour la mesure du taux de filtration.

Dans les conditions de plus faible concentration de nourriture ($1 \mu\text{g.l}^{-1}$ chl a), le taux de filtration de la palourde est faible (environ 0.5 l.h^{-1}), les valves sont entrouvertes et les siphons peu sortis. Dès $3 \mu\text{g.l}^{-1}$ chl a et pour les plus fortes concentrations de nourriture, le taux de filtration augmente d'intensité et les siphons de la palourde s'ouvrent davantage (figure IV-14). A la fin d'une des expérimentations à $1 \mu\text{g.l}^{-1}$ chl a, une augmentation progressive de la concentration de la nourriture jusqu'à $5 \mu\text{g.l}^{-1}$ chl a a permis de confirmer que la faible concentration d'algues était bien la cause des faibles taux de filtration enregistrés.

Espèce	Zone d'étude	Auteurs	FTA (%)	Tx de filtration (l.h ⁻¹ .g ⁻¹)	Taux de respiration (mg O ₂ .h ⁻¹ .g ⁻¹)
<i>G. glycymeris</i>	Ile de Man	Brand et Morris, 1984	60	0.06	1.1
<i>R. philippinarum</i>	Marennes-Oléron	Gouletquer et al, 1989		0.5-1.5	0.15-0.5
<i>R. philippinarum</i>	G. du Morbihan	Defosse et Daguzan, 1995		2.2	
<i>R. philippinarum</i>	Japon	Nakamura, 2001		2.3	
<i>R. philippinarum</i>	Barfleur	Bodoy et al, 1986			0.9-1.1
<i>T. decussatus</i>	G. du Morbihan	Defosse et Daguzan, 1995		2.7	
<i>T. decussatus</i>	G. de Fos	Riva et Massé, 1983		2.1-3.8	0.7-1.4
<i>T. decussatus</i>	Barfleur	Bodoy et al, 1986			0.4-0.5

Tableau IV-9 : Données bibliographiques sur la filtration et la respiration des bivalves.

Effectivement, les taux de filtration des trois palourdes en présence ont bien augmenté, en parallèle de l'ouverture plus importante des valves et des siphons. Ces résultats confirment donc l'existence chez la palourde également d'une influence notoire de la concentration de nourriture sur le taux de filtration, conforme aux observations réalisées sur d'autres espèces : le taux de filtration, minimal en condition de faible concentration de nourriture, augmente avec la concentration de nourriture jusqu'à un seuil correspondant au taux d'ingestion maximal (cf. chapitre I-1.3.2.1). Les concentrations de nourriture testées ne nous ont pas permis d'identifier pour cette espèce le seuil à partir duquel le taux d'ingestion maximal serait atteint et au delà duquel il y aurait baisse du taux de filtration et/ou production de pseudo-fèces.

3.2.3 L'absorption

Les efficacités moyennes d'absorption obtenues pour les deux espèces (tableau IV-7) indiquent une meilleure rentabilité de la digestion pour la palourde.

3.2.4 La respiration

3.2.4.1 Rythmicité

L'activité de respiration est continue chez les deux espèces (tableau IV-10), ce qui constitue un argument en faveur de la validité des résultats. En effet, différents auteurs s'accordent à dire que ce paramètre (en rapport avec l'ouverture des valves) est un bon indicateur de l'état de stress des bivalves (Akberali et Trueman, 1985 ; Huvet, 2000). Une activité de respiration continue indiquerait ainsi un état « non stressé ».

		<i>Paphia rhomboïdes</i>	<i>Glycymeris glycymeris</i>	statistique de test	valeur de p
RTA (%)	moyenne	99.2	99.9	w=133	0.8238
	min - max	84,4-100	99.3		
	n	20	13		
RR (mg O ₂ /h)	moyenne	0.5547	0.3034	t=3.87	0.0005
	interv. conf.	0,4615 - 0,6480	0,2115 - 0,3954		
	n	20	13		

Tableau IV-10 : Résultats des tests statistiques réalisés sur l'influence de la température et la concentration de nourriture sur l'activité (RTA) et le taux de respiration des deux espèces. La statistique de test est F pour une ANOVA, et H pour un test de Kruskal-Wallis. Dans les deux cas, l'hypothèse nulle est : « le paramètre testé n'a pas d'influence sur le processus considéré ». Le résultat du test opéré sur l'influence de la température sur l'activité de respiration de *P. rhomboïdes* est un artéfact, dû à la présence d'une activité de respiration inférieure à 100% à 12°C, alors que toutes les autres étaient de 100%.

3.2.4.2 Taux de respiration

Le taux de respiration moyen de la palourde rose est environ deux fois supérieur à celui de l'amande (**tableau IV-10**).

Contrairement aux taux de filtration, les taux de respiration moyens ont été calculés et standardisés par séquence d'enregistrement, et non par individu. Le but était de tenir compte des variations dans l'activité de nutrition, se répercutant potentiellement sur l'intensité du taux de respiration.

Pour chaque séquence d'enregistrement, le taux de respiration moyen a été converti en mg.h^{-1} PS, et un taux d'absorption moyen de nourriture (également en mg.h^{-1} MS) a été calculé pour chaque séquence d'enregistrement (cf. 3.1.4.4 et 3.1.4.6 et 1 mg de matière sèche de chair = 20.3 joules, Bayne et al, 1987) ; les taux de respiration sont représentés en fonction du taux d'absorption et de la température (**figure IV-17**). Dans le cas de la palourde rose, une relation linéaire significative entre les taux de respiration et ceux d'absorption existe pour chacune des trois températures testées. Les pentes de ces trois régressions sont proches, et les ordonnées à l'origine, sont de plus en plus importantes lorsque la température augmente. Il en est de même pour l'amande, si ce n'est le cas de la relation à 12°C, dont la pente est supérieure aux deux autres relations, ce qui explique sa position au dessus de la relation à 14.5°C. Signalons tout de même que nous ne disposons que de peu de points à 12°C, dans une gamme étroite de taux d'absorption.

Le postulat général de la respiration (cf. **chapitre I-1.5**) est donc bien vérifié : la respiration consiste en une respiration de maintenance, dépendante de la température, et une respiration due à l'activité de nutrition. La respiration de maintenance correspond à l'ordonnée à l'origine de la régression linéaire obtenue à partir des mesures du taux de respiration en fonction du taux d'absorption.

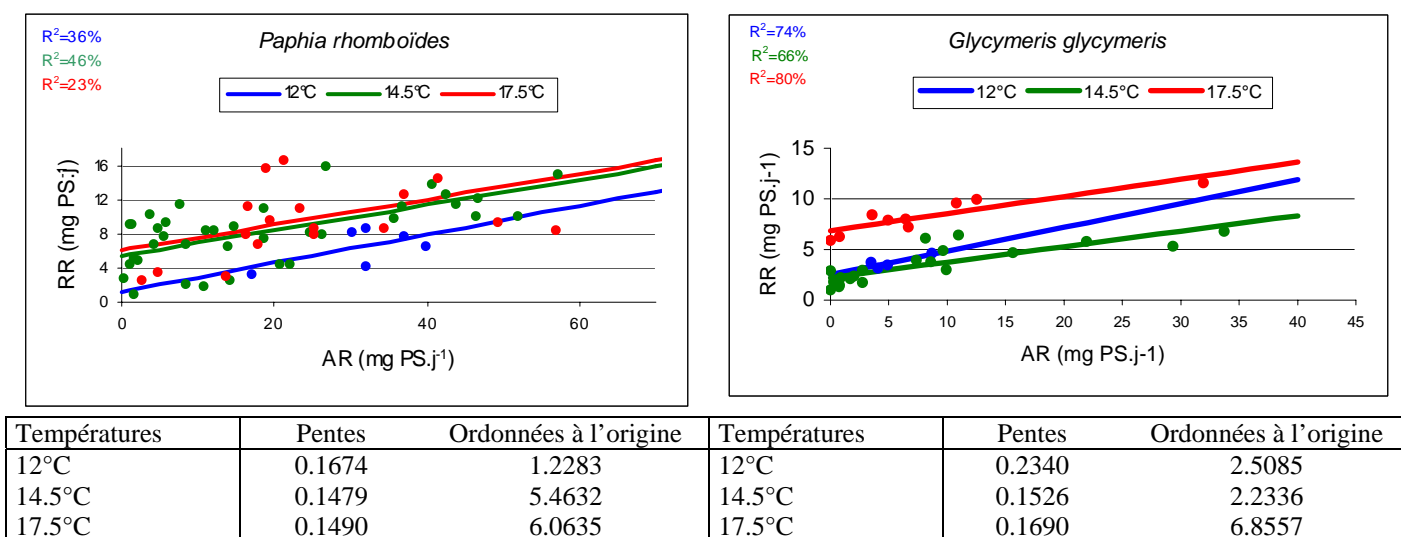


Figure IV-17 : Relations taux de respiration (RR) –taux d'absorption (AR) en fonction de la température, pour chacune des deux espèces.

3.2.4.3 Comparaison aux données de la littérature

Brand et Morris (1984) mesurent un taux de respiration moyen de 1.1 mg.h^{-1} pour *G. glycymeris*, tandis que nous obtenons 0.3 mg.h^{-1} , pour un individu standard de 1 g (PSSC).

Les taux de respiration mesurés pour la palourde rose se situent tout à fait dans la gamme des résultats obtenus au cours d'études sur *R. philippinarum* et *Tapes decussatus* (tableau IV-9).

3.3 Discussion et Conclusion

Les résultats obtenus montrent clairement que dans les mêmes conditions expérimentales, la palourde rose et l'amande de mer présentent des comportements trophiques différents : tous les paramètres mesurés à l'exception du temps d'activité de respiration (temps d'activité de filtration, taux de filtration, efficacité d'absorption et taux de respiration) présentent des valeurs supérieures chez la palourde rose. En outre, l'examen des fèces lors de leur récolte a permis de constater que ceux de l'amande de mer sont denses et bien compactés à l'inverse de ceux de la palourde qui se présentent sous la forme de filaments très peu denses. Ceci ajouté aux temps d'activité de filtration des deux espèces nous donne à penser que l'amande alternerait des phases de nutrition et des phases de digestion – défécation tandis que la palourde pourrait se nourrir, digérer et déféquer en permanence. Hily (1983) a démontré que *R. philippinarum* a effectivement une digestion continue.

La comparaison des SFG individuels des deux espèces présentés en figure IV-18A en fonction de la concentration ambiante de nourriture met en évidence une meilleure capacité de la palourde rose à tirer parti de la nourriture disponible pour sa croissance et sa reproduction. Cependant, pour de faibles concentrations de nourriture (ici, inférieures à $3 \mu\text{g.l}^{-1}$ chl a), les SFG des deux espèces sont équivalents voire à l'avantage de l'amande de mer.

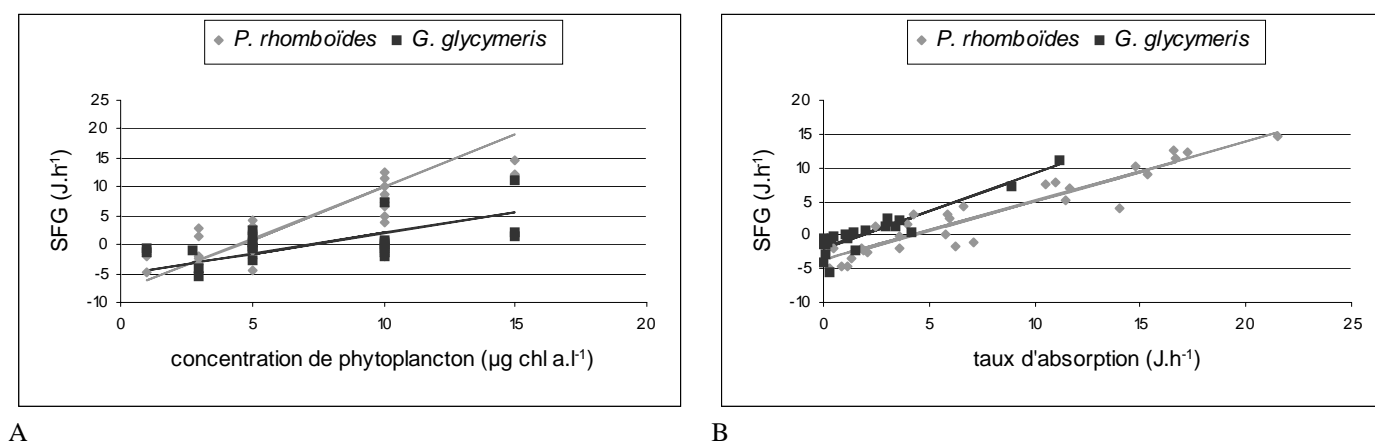


Figure IV-18 : Evolution du Scope For Growth des deux espèces en fonction de la concentration de nourriture (A), et du taux d'absorption (B).

En outre, la figure IV-18B montre que pour un taux d'absorption équivalent, l'amande de mer dispose d'une énergie disponible après respiration supérieure à celle de la palourde. Ainsi, dans les conditions de notre étude, les meilleurs bilans énergétiques de la palourde sont dus à sa meilleure capacité à se nourrir sur les algues disponibles, dans les concentrations étudiées (figure IV-19).

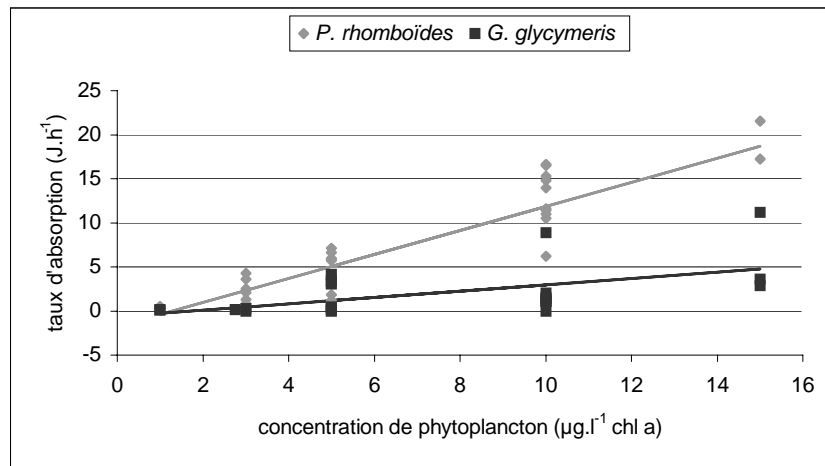


Figure IV-19 : Evolution du taux d'absorption en fonction de la concentration de nourriture pour les deux espèces.

La comparaison des SFG dans les conditions testées entre les espèces apporte un élément de réponse au moins partiel à la différence de croissance observée entre les deux espèces, vivant dans le même biotope.

Cependant, il est possible que les deux espèces ne se nourrissent pas *in situ* de la même manière et sur les mêmes sources de nourriture que lors de cette expérimentation. En effet, bien que les deux espèces vivent globalement dans le même biotope, quelques particularités caractérisent l'amande de mer. Elle affleure à la surface, les valves entrouvertes dans les sables grossiers, mais peut être enfouie à quelques centimètres de la surface dans les graviers, « disposant tout de même d'un courant d'eau suffisant pour ses besoins nutritionnels et respiratoires » (Ansell et Trueman, 1967). Elle pourrait donc se nourrir dans l'eau interstitielle, de particules de nature et en concentration différentes de celles existant dans l'eau au dessus du sédiment. Cependant, l'amande vivant dans des substrats grossiers lessivés par les courants, il est peu probable que des particules nutritives s'y accumulent en quantité notable.

D'autre part, l'animal pourrait profiter de l'agitation de l'eau dans son biotope, pour compléter sa faible activité de nutrition par une forme de nutrition par filtration passive, due aux mouvements de l'eau de mer transitant ainsi dans sa cavité palléale. Les effets négatifs potentiels du courant sur l'activité de filtration (cf. chapitre I-1.3.2.3) seraient contrés par l'absence de siphons et le fait que l'amande vit enfouie dans les graviers.

Il est intéressant de rappeler à ce sujet la corrélation positive bien qu'assez faible entre le coefficient a du modèle allométrique et la vitesse moyenne du courant chez cette espèce.

Remarques :

Lors des pesées d'animaux en fin d'expérimentation, il a été observé qu'environ 58% des amandes présentaient une gonade bien développée. Or, il a été démontré que la gamétogénèse et la ponte occasionnait des perturbations d'ordre physiologique chez les bivalves (Soletchnik et al, 1997 ; Bougrier et al, 1998). Une comparaison des taux de filtration et de respiration moyens des amandes ovigères et non ovigères n'a cependant pas montré de différences notables.

4 Modélisation écophysiole des deux espèces

4.1 Introduction

Il s'agit de mettre au point un modèle de croissance pour *P. rhomboïdes* et *G. glycymeris*, couplé au modèle hydraulique et de production primaire de T. Hoch (1998). Le but est de tester les différentes hypothèses émises sur les facteurs contrôlant la croissance des deux bivalves dans les deux derniers chapitres, et de reproduire les croissances mesurées dans chacun des compartiments pour lesquels on dispose de données.

Depuis une décennie, les modèles mécanistes de croissance des mollusques filtreurs se sont largement répandus (Bensch *et al*, 1991 ; Raillard *et al*, 1993 ; Barillé, 1996 ; Kobayashi *et al*, 1997 ; Grant et Bacher, 1998 ; Scholten et Smaal, 1998 ; Campbell et Newell, 1998 ; Pouvreau *et al*, 2000b ; Ren et Ross, 2001 ; Cardoso *et al*, 2001 ; Hawkins *et al*, 2002). Les enjeux principaux sont d'améliorer les techniques et la gestion de l'aquaculture, par une meilleure compréhension des processus à l'origine de la croissance des espèces cultivées, et la prévision de celle-ci.

Une revue des différents travaux effectués en modélisation écophysiole amène aux constatations suivantes :

- La grande majorité des modèles publiés sont opérationnels seulement dans un environnement donné de surface limitée (particularités trophiques et climatiques), les essais de transposition à d'autres secteurs (Grant et Bacher, 1998 ; Ren et Ross, 2001 ; Scholten et Smaal, 1998) étant relativement rares et posant un certain nombre de problèmes, qui seront discutés ultérieurement.
- La croissance des individus est de manière générale simulée sur des périodes allant de 9 (Grant et Bacher, 1998 ; Kobayashi *et al*, 1997) à 18 mois (Ren et Ross, 2001), c'est à dire sur des périodes de la vie de l'individu somme toute assez limitées, puisque les espèces étudiées ont en général une durée de vie d'environ 10 ans. Cette étude est donc parmi les premières à tenter de modéliser la croissance des bivalves sur plusieurs années (voir aussi Scholten et Smaal, 1998) et en l'occurrence sur leur vie entière (voir aussi Cardoso *et al*, 2001).
- Les modèles disponibles concernent pour l'essentiel des espèces épibenthiques, et généralement situées dans la colonne d'eau, fixés à des radeaux, câbles suspendus, tables. L'intérêt est plus récent pour les espèces fouisseuses (Cardoso *et al*, 2001) dont le régime alimentaire est difficile à déterminer avec précision (Urrutia *et al*, 1999, cf. chapitre I-1.4.1).

Ces modèles sont plus ou moins complexes selon les connaissances disponibles et l'usage auquel ils sont destinés, mais ils sont tous basés sur l'équation générale :

$$\frac{dW}{dt} = \text{nutrition}(t) - \text{respiration}(t) - \text{reproduction}(t)$$

avec W : poids de chair du coquillage exprimé le plus souvent en g de poids sec ou de poids sec sans cendres.

Outre le poids de chair, il peut exister plusieurs autres variables d'état telles que le poids de gonade, de coquille ou de réserves, ce qui implique la formalisation des processus de transfert de masse entre ces différents compartiments (ex : Cardoso *et al*, 2001 ; Hawkins *et al*, 2002 ; Kobayashi *et al*, 1997). D'autres approches consistent à considérer outre le

poids des différents tissus, les quantités de glucides, lipides et protides (ex : Barillé, 1996)

Dans tous les cas, un choix doit être fait entre deux solutions (et un certain nombre d'intermédiaires) :

- développer un modèle simple ne prenant en compte que les processus principaux avec un nombre limité de paramètres, le risque étant d'obtenir un modèle très sensible aux valeurs des paramètres et aux conditions environnementales, car différents niveaux de régulation sont négligés (Grant et Bacher, 1998);
- développer un modèle complexe, détaillant l'ensemble des processus connus, notamment de régulation de la nutrition et de la digestion, ainsi que la reproduction. Cette solution n'est cependant applicable qu'à la suite d'une étude écophysiologique lourde, qui aura permis de mesurer le grand nombre de paramètres nécessaires. L'obligation de calibrer trop de paramètres conduit sinon à des erreurs et notamment à celle de se méprendre sur l'importance respective des différents processus, et d'obtenir un modèle totalement en dehors de la réalité.

Nous nous situons dans le cas d'un modèle simple à peu de paramètres.

4.2 Formalisation des processus

4.2.1 Calcul des concentrations de nourriture

De la même manière que dans la section 1 de ce chapitre, on considère que la nourriture accessible aux bivalves est essentiellement constitué de diatomées et de matière détritique pélagique.

Les résultats du modèle de production primaire de Hoch (1998) en terme de concentration de diatomées ($\mu\text{mol.l}^{-1}$ N) et de matière détritique pélagique ($\mu\text{mol.l}^{-1}$ C) (cf. schéma conceptuel **figure II-6**), sont donc convertis en mg.l^{-1} MS en utilisant les facteurs de conversion présentés dans le **tableau IV-11**. Selon le processus considéré, ces deux variables forçantes sont considérées séparément sous les dénominations « PHY » et « DET », ou ensembles sous la dénomination « MOP » (matière organique particulaire).

Intitulés	Valeurs	Origine
$\mu\text{g chl a} / \mu\text{mol N}$ phytoplanctonique	1	Aminot <i>et al</i> , 1997
$\text{mg C} / \mu\text{g chl a}$ phytoplanctonique	6	Eppley <i>et al</i> , 1971
$\text{mg C} / \text{mg MS}$ (pour la MO vivante)	0.25	Le Fèvre Leoërff <i>et al</i> , 1993
$\text{mg C détritique} / \text{mg PS}$ (pour la MO détritique)	0.38	Soletchnik <i>et al</i> , 1996

Tableau IV-11 : Facteurs de conversion utilisés pour le calcul des concentrations de nourriture à partir des résultats du modèle de Hoch (1998).

4.2.2 La nutrition

4.2.2.1 Filtration

Dans le cas de *P. rhomboïdes*, le taux de filtration est fonction de la quantité de matière organique disponible dans l'eau, et du poids de l'animal :

$$FR = fa \times e^{\frac{fb}{MOP}} \times \left(\frac{W}{1000}\right)^{b1} \times 24$$

FR : taux de filtration ($l.j^{-1}.ind^{-1}$) ; MOP : matière organique particulaire ($mg.l^{-1} MS$) ; W : PSSC de chair (mg) ; fa et fb : paramètres de la relation filtration-matière organique particulaire ; b1 : coefficient allométrique pour l'anabolisme.

Le taux de filtration de *Glycymeris glycymeris* n'est fonction que du poids de l'animal :

$$FR = fa \times \left(\frac{W}{1000}\right)^{b1} \times 24$$

FR : taux de filtration ($l.j^{-1}.ind^{-1}$) ; fa : taux de filtration moyen pour un individu standard de 1 g PSSC ; W : PSSC de chair (mg) ; b1 : coefficient allométrique pour l'anabolisme.

4.2.2.2 Ingestion

Paphia rhomboïdes :

$$Ingephy = FR \times PHY$$

$$Inge det = FR \times DET$$

Ingephy : ingestion d'algues ($mg.j^{-1}.ind^{-1} MS$) ; PHY : concentration d'algues dans l'eau ($mg.l^{-1} MS$) ; Ingedet : ingestion de matière organique détritique ($mg.j^{-1} MS$) ; DET : concentration de matière organique détritique dans l'eau ($mg.l^{-1} MS$).

Glycymeris glycymeris :

$$Ingephy = FR \times PHY$$

$$Inge det = FR \times DET$$

Ingephy : ingestion d'algues ($mg.j^{-1}.ind^{-1} MS$) ; PHY : concentration d'algues dans l'eau ($mg.l^{-1} MS$) ; Ingedet : ingestion de matière organique détritique ($mg.j^{-1} MS$) ; DET : concentration de matière organique détritique dans l'eau ($mg.l^{-1} MS$).

4.2.2.3 Absorption

P. rhomboïdes :

$$Absphy = Ingephy \times AEphy$$

$$Abs det = Inge det \times AE det$$

Absphy : absorption d'algues ($mg.j^{-1} MS$) ; AEphy : efficacité d'absorption des algues ; Absdet : absorption de la matière organique particulaire ($mg.j^{-1} MS$) ; Aedet : efficacité d'absorption de la matière organique particulaire.

G. glycymeris :

$$Absphy = Ingephy \times AEphy$$

$$Abs det = Inge det \times AE det$$

Absphy : absorption d'algues ($mg.j^{-1} MS$) ; AEphy : efficacité d'absorption des algues ; Absdet : absorption de la matière organique particulaire ($mg.j^{-1} MS$) ; AEdet : efficacité d'absorption de la matière organique détritique.

4.2.3 La respiration

Concernant la respiration de maintenance, nous avons utilisé une fonction liée à la température sur le type de celle de Gouletquer *et al* (1989).

P. rhomboïdes :

$$Rm = ra \times (T - rb)^{rc} \times e^{rd \times (T - rb)}$$

$$Ra = \text{effetactiv} \times \text{Abstot} \quad (\text{avec } \text{Abstot} = \text{Absphy} + \text{Abs det})$$

$$Rtot = (Rm + Ra) \times \left(\frac{W}{1000}\right)^{b2}$$

Rtot : Respiration totale (mg.j⁻¹.ind⁻¹ MS de chair) ; Rm : respiration de maintenance (mg.j⁻¹ MS pour un individu standard de 1 g MS) ; T : température (°C) ; ra, rb, rc et rd : paramètres de la relation respiration-température ; Ra : respiration due à l'activité (mg.j⁻¹ MS pour un individu standard de 1 g MS) ; effetactiv : fraction de l'énergie absorbée dépensée lors de l'activité (de nutrition) ; b2 : coefficient allométrique pour le catabolisme.

G. glycymeris :

$$Rm = ra \times (T - rb)^{rc} \times e^{rd \times (T - rb)}$$

$$Ra = \text{effetactiv} \times \text{Abstot} \quad (\text{avec } \text{Abstot} = \text{Absphy} + \text{Abs det})$$

$$Rtot = (Rm + Ra) \times \left(\frac{W}{1000}\right)^{b2}$$

Rm : respiration de maintenance (mg.j⁻¹ MS) ; T : température (°C) ; ra, rb, rc et rd : paramètres de la relation respiration-température ; Ra : respiration due à l'activité (mg.j⁻¹ MS) ; effetactiv : fraction de l'énergie absorbée dépensée lors de l'activité (de nutrition) ; Rtot : respiration totale (mg.j⁻¹ MS) ; b2 : coefficient allométrique pour le catabolisme.

4.2.4 La reproduction

Une partie de l'énergie acquise par le bivalve est dépensée pour sa reproduction : gamétogénèse, entretien des gamètes, ponte (cf. **chapitre I-1.6**)

Dans les modèles écophysiologiques, elle est formalisée de manière plus ou moins complexe, bien souvent selon le nombre de variables d'état utilisées pour décrire l'animal. Ainsi, dans les modèles à une variable d'état (poids de chair), la reproduction est réduite à une perte de poids à l'époque présumée de la ponte.

Paphia rhomboïdes :

L'effort de reproduction (% du SGF consacrée à la reproduction) des bivalves augmente avec l'âge ou le poids (Urrutia et al, 1999 ; Pouvreau et al, 2000 ; Héral et Deslous-Paoli, 1983).

La perte de poids due à la ponte est donc ici calculée à partir du poids atteint au début de la période de ponte (les deux périodes définies par Morvan, 1987 sont regroupées pour simplifier). La proportion de « poids » investi dans la reproduction est obtenue à partir d'une relation asymptotique inspirée de Pouvreau et al (2000c).

si $t = 152$ et $W \geq W_{\text{seuil}}$

$$\text{effetreprod} = \frac{pa}{pb + pc \times e^{pd \times W}}$$

si $152 \leq t \leq 273$

$$\text{reprodday} = \frac{\text{effetreprod} \times W}{273 - 152}$$

sinon $\text{reprodday} = 0$

t : date (jour julien) ; Wseuil : poids minimal pour la reproduction (mg) ; effet reprod : fraction du poids investi dans la reproduction pour un individu standard de 1g PSSC ; reprodday : perte de poids journalière au moment de la ponte (mg.j⁻¹ MS).

Glycymeris glycymeris :

Compte tenu du cycle de reproduction particulier de cette espèce (gamétogénèse tout au long de l'année et réutilisation des gamètes dans le métabolisme général, cf. **chapitre I-1.6**), le coût énergétique de la reproduction a été assimilé à une ponction journalière de 30% de son SFG (absorption–respiration).

Si $W \geq W_{seuil}$

$$reprodday = effetreprod * (abstot - Rtot)$$

sinon $reprodday = 0$

Wseuil : poids minimal pour la reproduction (mg) ; effet reprod : fraction du SFG dépensé pour la reproduction ; reprodday : dépense journalière pour la reproduction ($mg \cdot j^{-1} MS$).

4.2.5 Bilan métabolique et formulation générale

Dans les deux cas, le bilan métabolique s'écrit sous la forme :

$$\frac{dW}{dt} = Abstot - Rtot - reprodday$$

4.3 **Simulations et résultats**

Les données d'entrée du modèle (température, diatomées, matière organique détritique) sont issues des résultats du modèle compartimental de Hoch (1995) pour l'année 80-81.

Le modèle est tout d'abord calibré sur le compartiment 28 (Baie de Saint-Brieuc), puis validé sur l'ensemble du Golfe Normand-Breton.

Les données de validation sont les mesures effectuées lors des campagnes BIVALVES et BENTHOMONT. Les PSSC de chair moyen calculés pour chaque classe d'âge en 2002 sont utilisés pour constituer une croissance type des deux espèces au cours de leur vie entière.

Les conditions trophiques et climatiques dans le compartiment 28 sont présentées en **figure IV-20**.

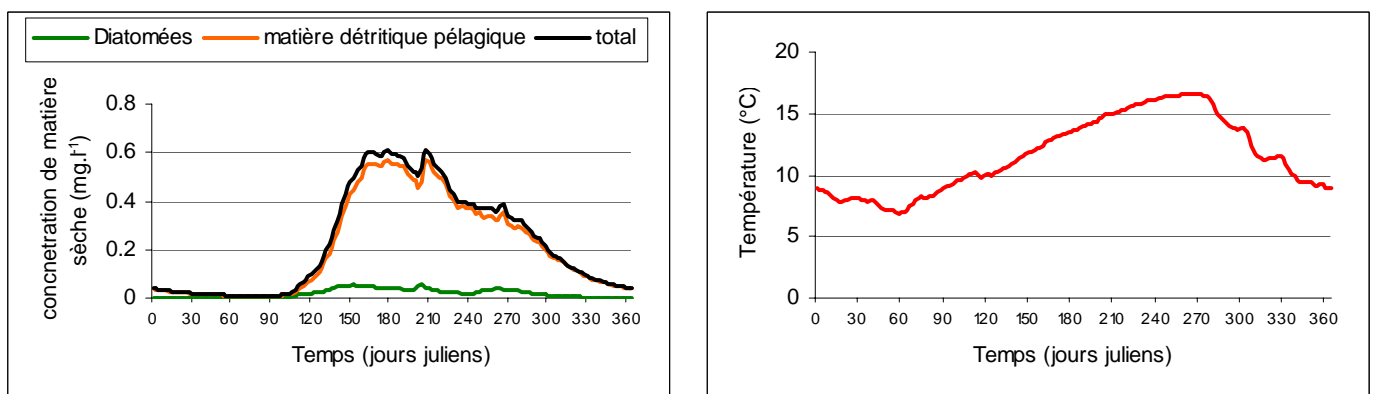


Figure IV-20 : Evolution annuelle des concentrations de nourriture et de la température simulées par le modèle de production primaire de Hoch (version du chapitre II-5.2.2) dans le compartiment 28.

4.3.1 *Paphia rhomboïdes*

Les simulations débutent au jour julien 120 soit le 29/04, à la fin de la première année de vie de l'animal. Les PSSC initiaux utilisés pour chaque compartiment correspondent aux PSSC moyens calculés à partir des données récoltées lors des campagnes 2002 (ayant eu lieu en Avril et Mai) pour les animaux possédant une strie (cf. **figure IV-3**). Lorsque nous ne disposons pas de cette donnée, différents PSSC initiaux sont testés de manière à obtenir la courbe de croissance s'ajustant le mieux au reste des données.

4.3.1.1 Calibration

Le pourcentage d'assimilation de la matière détritique, ainsi que les paramètres de la reproduction ont été calibrés empiriquement de manière à ce que les résultats du modèle s'ajustent le mieux possible aux mesures effectuées dans le compartiment 28. Les valeurs obtenues, ainsi que les valeurs des autres paramètres du modèle sont données dans le **tableau IV-12**.

	Valeur	Unités	Origine
Nutrition			
fa	2.18	L.h ⁻¹	
fb	0.1152	mg.l ⁻¹ MS	annexe 3
b1	0.67	s.u.	cf. I-1.3.2
Aephy	0.8971	s.u.	cf. 3.2.2
Aedet	0.41	s.u.	calibration
Respiration			
ra	3E-03	mg.j ⁻¹ .(°C) ⁻¹ MS	cf. 3.2.3.2
rb	0.1	°C	cf. 3.2.3.2
rc	3.88	s.u.	cf. 3.2.3.2
rd	-0.2	(°C) ⁻¹	cf. 3.2.3.2
effetactiv	0.17	s.u.	cf. 3.2.3.2
b2	0.75	s.u.	cf. I-1.5.1
Reproduction			
Wseuil	200	mg PSSC	calibration
t1	152	jours juliens	Morvan,
t2	273	jours juliens	1987
pa	0.5	s.u.	calibration
pb	1	s.u.	calibration
pc	80	s.u.	calibration
pd	-0.01	mg ⁻¹ PSSC	calibration

Tableau IV-12 : Paramètres du modèle de croissance de la palourde rose.

Les résultats du modèle sont confrontés aux données récoltées lors des campagnes BIVALVES et BENTHOMONT dans la **figure IV-21**. Le modèle permet de reproduire très correctement la croissance moyenne de la palourde tout au long de sa vie en Baie de Saint-Brieuc, tant dans sa phase de croissance rapide (malgré une petite sous-estimation au 2^e printemps) que dans le ralentissement puis l'arrêt de la croissance.

Peu d'informations sont disponibles sur l'évolution annuelle du PSSC de chair de la palourde. En ce qui concerne ce descripteur, nous disposons des rendements moyens de l'usine de décorticage de Saint-Quay-Portrieux CELTARMOR qui nous ont été fournies par Mr Brézellec. Ceux-ci correspondent au rapport du poids de chair surgelé (sortie de l'usine) sur le poids frais total (entrée à l'usine). En considérant une croissance nulle de la coquille, ce rapport donne une indication sur l'évolution annuelle du poids de chair.

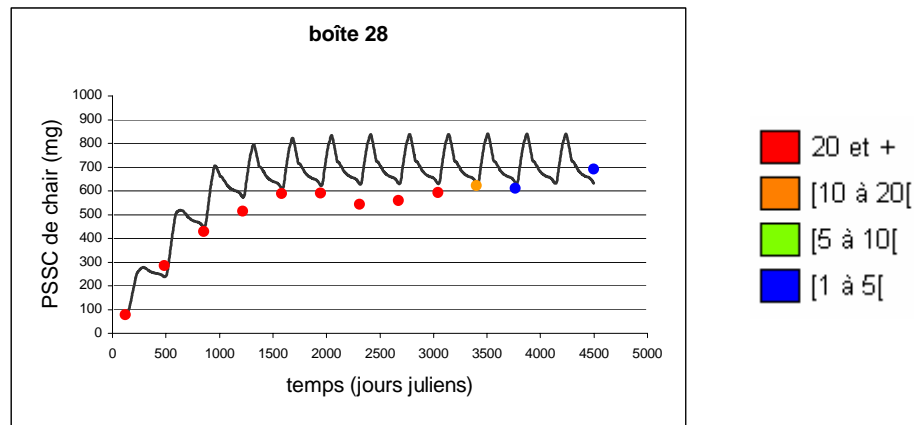


Figure IV-21 : Evolution du PSSC de chair individuel en fonction du temps, simulée par le modèle dans le compartiment Baie de Saint-Brieuc, et confrontée aux mesures effectuées lors des campagnes 2002. Le code couleur indique le nombre de mesures ayant servi à calculer le PSSC moyen.

L'hypothèse est raisonnable à partir de 5 ou 6 ans, aussi les résultats du modèle entre le 6^e hiver et le 7^e sont comparés à la série de données de rendement (figure IV-22). Les données de rendement indiquent que la phase de croissance printanière débute dans la 2^e quinzaine de Mars, ce que nous ne retrouvons pas avec le modèle. Par contre, les maximums de croissance (1^e quinzaine d'août) et la phase de décroissance (août-septembre) coïncident.

Les résultats du modèle en terme d'évolution annuelle des principaux processus physiologiques sont présentés en annexe 4.

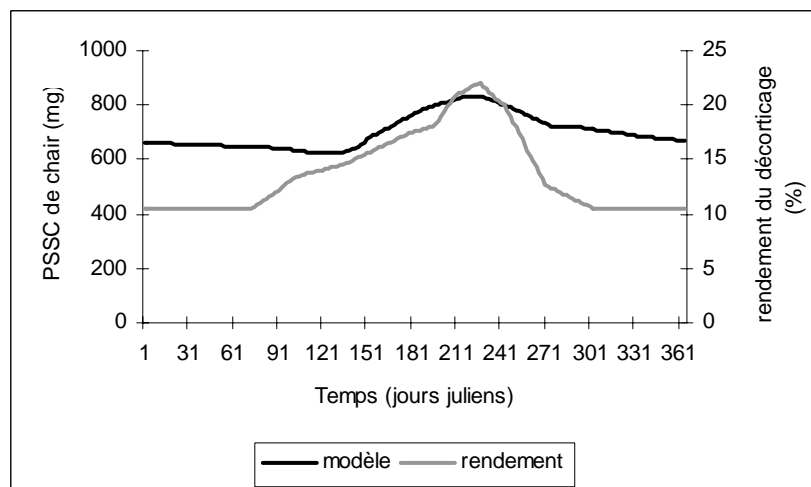
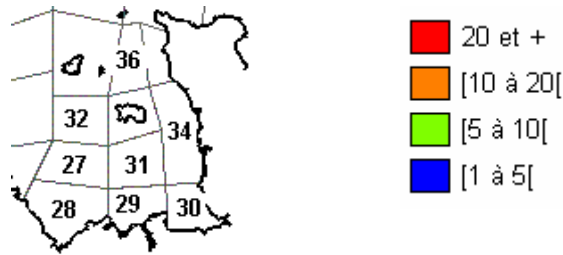


Figure IV-22 : Evolution du PSSC de chair d'un individu entre son 6^e et son 7^e hiver dans le compartiment Baie de Saint-Brieuc, confrontée à l'évolution annuelle du rendement de décorticage de l'usine CELTARMOR.

4.3.1.2 Validation

Le modèle est utilisé en l'état pour simuler la croissance individuelle de la palourde dans les autres compartiments du Golfe Normand-Breton, pour lesquels nous disposons de données suffisantes pour confirmer ou infirmer les résultats des simulations.



Nombre de mesures
ayant servi à calculer
le PSSC moyen

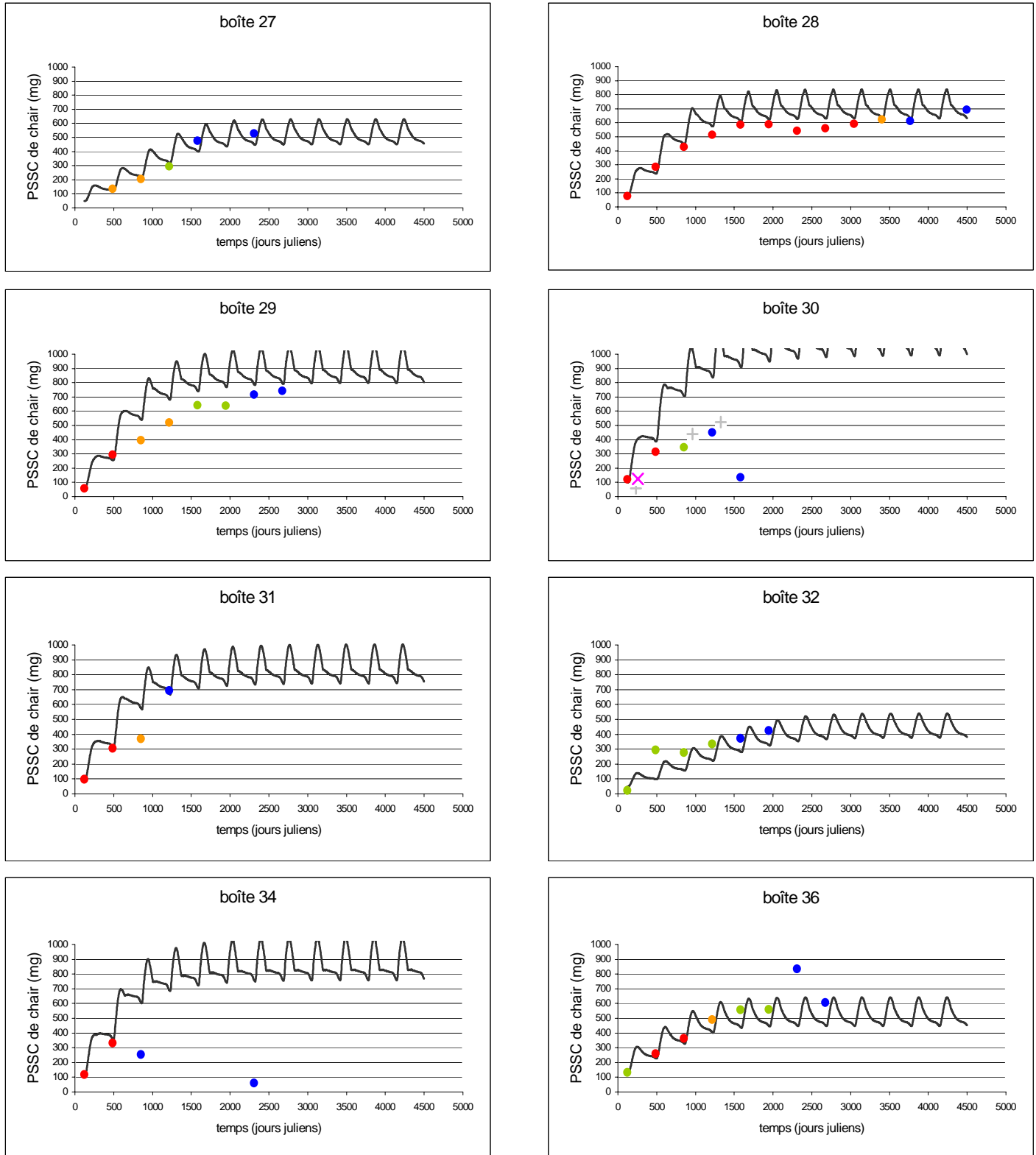


Figure IV-23 : Evolution annuelle du PSSC de chair individuel de la palourde rose dans les différents compartiments du GNB, confrontées aux mesures effectuées lors des campagnes 2002. Concernant le compartiment 30, les croix correspondent à 2 autres séries de données (cf. 4.3.1.4).

Les résultats sont présentés en **figure IV-23**. Le modèle donne des résultats qui s'ajustent bien aux données pour les compartiments 27, 32 et bien sûr 28. La croissance semble légèrement surestimée dans le cas du compartiment 36, et très largement surestimée dans le cas des compartiments 29, 30, 31 et 34.

Il s'agit de compartiments dans lesquels la concentration de matière inorganique en suspension est loin d'être négligeable, ce qui laisse supposer que les mauvais résultats obtenus avec le modèle sont dus à l'absence de la MIP dans les paramètres influant la nutrition et la croissance des palourdes.

Compte tenu du type de données dont nous disposons concernant ce paramètre et de l'emprise géographique des compartiments considérés, il n'est pas question de modéliser finement l'action de la matière inorganique sur les différents processus de nutrition et digestion (cf. **chapitre I-1.3 et 1.4**).

4.3.1.3 Prise en compte de l'action de la matière inorganique particulaire (MIP)

Nous utiliserons ici les concentrations moyennes annuelles de MIP calculées pour chaque compartiment à partir des données satellitaires traitées par Gohin (cf. **chapitre II-5.1.2.1**)

La matière inorganique particulaire influence les processus de nutrition de deux manières (cf. **chapitre I-1.3 et 1.4**) : de fortes concentrations peuvent entraîner une réduction de l'activité de filtration, et/ou le rejet d'une partie de la matière particulaire retenue sur les branchies sous forme de pseudofèces, ce qui correspond à un manque à gagner dans la consommation de matière particulaire véritablement nutritive ; en outre, une quantité importante de MIP dans le tube digestif, ou un faible rapport MOP/MPT peuvent réduire l'efficacité d'assimilation de la MOP.

Nous considérerons donc dans le modèle que la MIP agit globalement sur le taux d'absorption de la palourde selon l'équation suivante :

$$Abstot_{fin} = Abstot \times fpim$$

Abstot_{fin} : absorption totale après correction (mg. j⁻¹ MS), fpim : facteur de correction de l'absorption en fonction de la concentration de MIP.

Afin de déterminer cette fonction de correction, nous avons calibré fpim pour chaque compartiment, de manière à obtenir des résultats les plus proches possibles des mesures effectuées dans chacune d'elles. Les valeurs obtenues pour fpim dans chaque compartiment en fonction de la concentration moyenne annuelle de MIP sont présentées en **figure IV-24**. Les valeurs de fpim obtenues par calibration présentent bien une évolution cohérente en fonction de la concentration de MIP, validant ainsi notre démarche. Une droite est ajustée aux données, qui définira dans le modèle fmip(MIP).

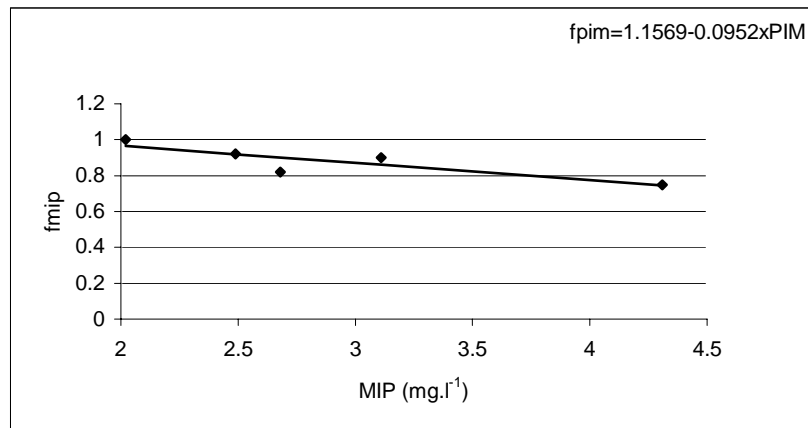


Figure IV-24 : Calibration de la relation fmip(MIP).

4.3.1.4 Présentation des nouveaux résultats

Les résultats du modèle complété par la prise en compte de l'action de la MIP sont bien meilleurs (**figure IV-25**). Dans le cas des compartiments 31 et 32, le modèle ne s'ajuste pas à certains points de mesure (3 ans pour 31, 2 ans pour 32), mais il est probable que les points de mesures ne reflètent pas tous la réalité en raison du petit nombre de mesures disponibles pour calculer les poids moyens par âge comparé à la grande variabilité observée. Concernant le compartiment 30, deux autres séries de mesures ont été considérées, qui proviennent d'un travail réalisé par Blanchard (1983) en deux sites (Baie du Mont-Saint-Michel et Sud-Chausey). Les PSSC moyens de chair obtenus en août et septembre à 1 an par Blanchard, sont bien inférieurs aux PSSC prévus par le modèle, et même à nos propres mesures datant pourtant de fin avril.

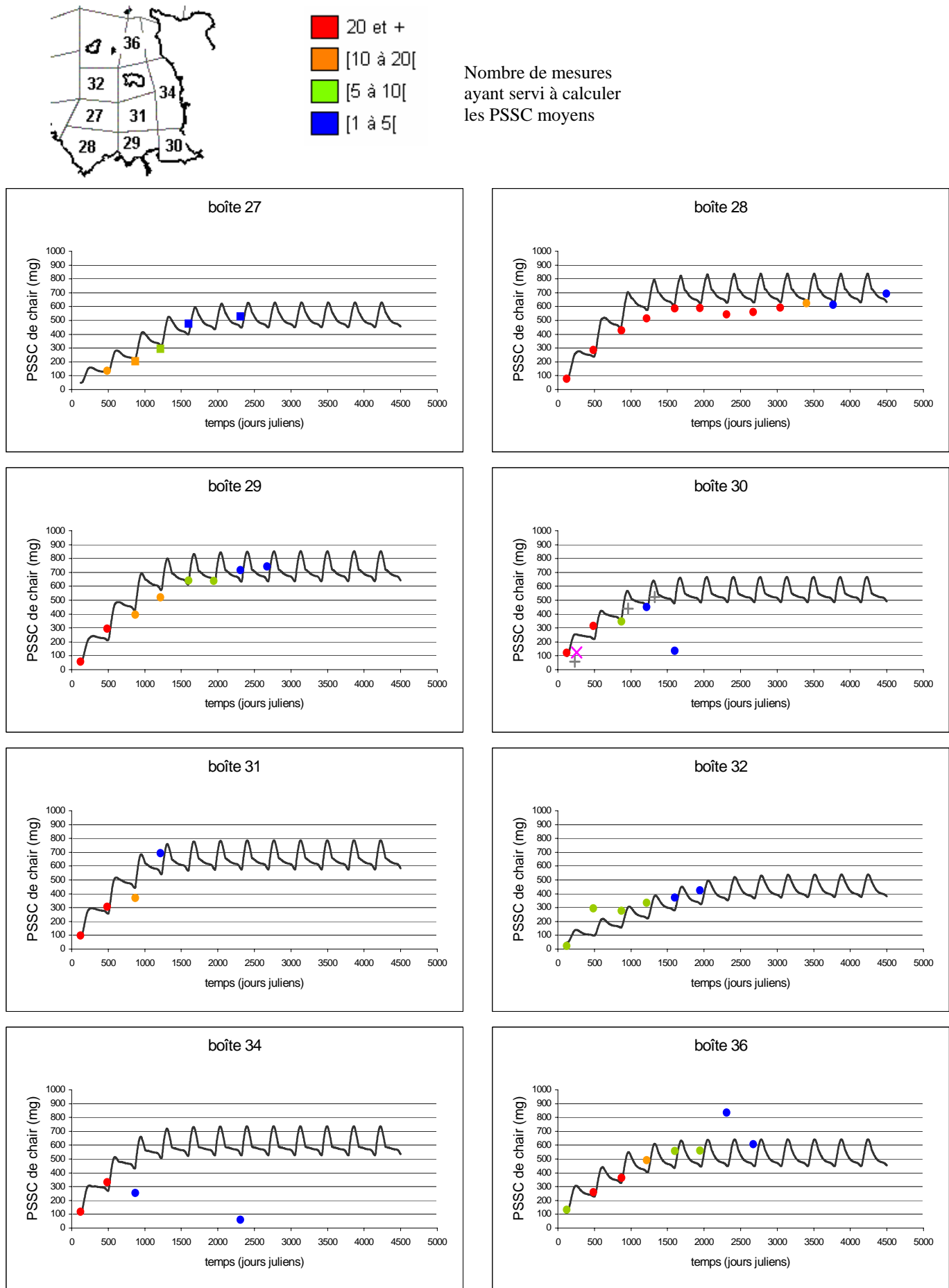


Figure IV-25 : Evolution annuelle du PSSC de chair individuel de la palourde rose dans les différents compartiments du GNB, confrontés aux mesures effectuées lors des campagnes 2002.

Il est possible que les conditions aient été moins favorables à la croissance des jeunes individus l'année précédant ses mesures, mais il est également probable que ces résultats aient pris en compte des cohortes tardives, que nous n'étions pas en mesure de capturer en avril compte tenu de notre protocole d'échantillonnage (cf. **chapitre II-2.3**). Par contre, l'écart entre les résultats du modèle et les mesures de Blanchard est réduit pour les individus de 3 et 4 ans, ce qui confirme l'hypothèse de cohortes tardives. En effet, l'écart entre les PSSC des individus des différentes cohortes se réduirait progressivement à mesure de la croissance.

L'évolution annuelle de l'indice de condition moyen (poids de chair séchée/poids total sec) de la palourde a été étudié par Morvan (87) dans un secteur correspondant au compartiment 34. De la même manière que pour les données disponibles en compartiment 28, cet indice renseigne sur l'évolution du PSSC de chair si l'on fait l'hypothèse que le poids de coquille ne varie pas au cours de l'année. Le poids d'un individu entre son 6^e et son 7^e hiver (modélisé pour le compartiment 34) est comparé aux indices de conditions définis par Morvan pour 1984 et 1985 (**figure IV-26**). La courbe de croissance obtenue par le modèle est semblable à celle de Morvan, avec un décalage de 80 jours environ. Ceci peut être dû à la grande emprise du compartiment 34 par rapport au site de dragage de Morvan (1987), ou au fait que les dates d'échantillonnage et de simulation ne coïncident pas.

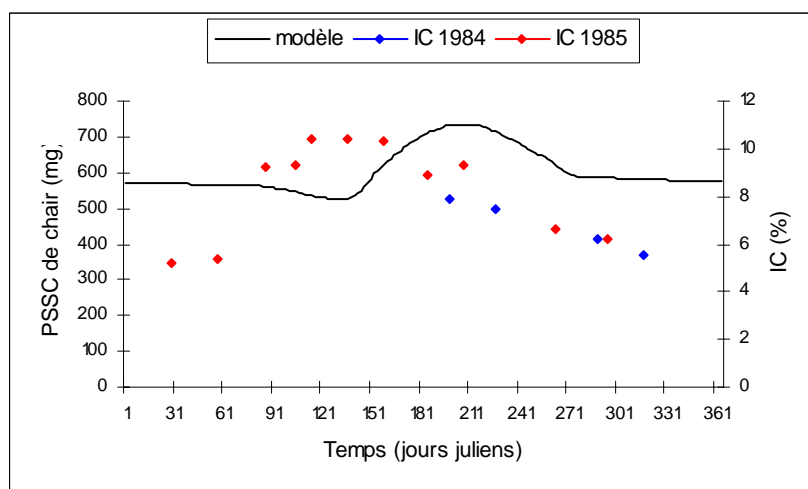


Figure IV-26 : Evolution du PSSC de chair d'un individu entre son 6^e et son 7^e hiver dans le compartiment Cotentin, confrontée à l'évolution annuelle de l'indice de condition de Morvan (1987).

Enfin, une dernière vérification consiste à estimer la ponction annuelle de la palourde sur le milieu et de l'extrapoler à un gisement naturel de palourde afin de contrôler que la ponction globale est raisonnable par rapport aux ressources disponibles.

Le calcul est réalisé dans la boîte 28, où selon le modèle, une palourde de 10 ans consomme 0.1621 g MS de diatomées, et 4.4191 g MS de matière détritique pélagique par an. La densité moyenne de palourdes y est de 25.72 ind.m⁻². En ne considérant que des individus de 10 ans, la ponction totale serait donc de 4.1692 g.m⁻² MS de diatomées, et 113.6595 g.m⁻² MS de matière détritique pélagique par an, en ce qui concerne les palourdes. La production primaire annuelle dans ce compartiment étant comprise entre 600 et 800 g.m⁻² MS, ces chiffres nous paraissent compatibles.

4.3.2 *Glycymeris glycymeris*

Les simulations débutent au jour julien 120 soit le 29/04, à la fin de la quatrième année de vie de l'animal. Les PSSC initiaux utilisés pour chaque compartiment correspondent aux PSSC moyens calculés à partir des données récoltées lors des campagnes 2002 (ayant eu lieu en Avril et Mai) pour les animaux possédant quatre stries (cf. **figure IV-3**). Lorsque nous ne disposons pas de cette donnée, différents PSSC initiaux sont testés de manière à obtenir la courbe de croissance s'ajustant le mieux au reste des données.

4.3.2.1 Calibration

Le pourcentage d'assimilation de la matière détritique, ainsi que les paramètres de la reproduction ont été calibrés de manière à ce que les résultats du modèle s'ajustent le mieux possible aux mesures effectuées dans le compartiment 28. Les valeurs obtenues, ainsi que les valeurs des autres paramètres du modèle sont données dans le **tableau IV-13**.

	Valeur	Unités	Origine
Nutrition			
fa	0.4216	l.h ⁻¹	cf. 3.2.1.2
b1	2/3	s.u.	cf. 3.1.5.5
AEphy	0.7827	s.u.	cf. 3.2.2
AEdet	1.10	s.u.	calibration
Respiration			
ra	0.005	mg.j ⁻¹ .(°C) ⁻¹ MS	cf. 3.2.3.2
rb	6	°C	cf. 3.2.3.2
rc	3.9	s.u.	cf. 3.2.3.2
rd	-0.2	(°C) ⁻¹	cf. 3.2.3.2
effetactiv	0.16	s.u.	cf. 3.2.3.2
b2	3/4	s.u.	cf. 3.1.5.5
Reproduction			
Wseuil	130	mg PSSC	calibration
effetreprod	30	s.u.	cf. 4.2.3

Tableau IV-13 : Paramètres du modèle de croissance de l'amande de mer.

Les résultats du modèle sont confrontés aux données récoltées lors des campagnes BIVALVES et BENTHOMONT dans la **figure IV-27**. Le modèle permet de reproduire correctement la croissance moyenne de l'amande tout au long de sa vie en Baie de Saint-Brieuc.

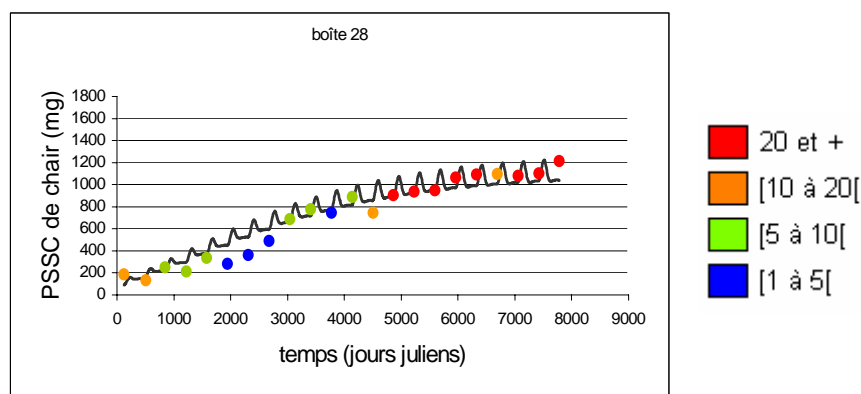


Figure IV-27 : Evolution du PSSC de chair individuel en fonction du temps, simulée par le modèle dans le compartiment Baie de Saint-Brieuc, et confrontée aux mesures effectuées lors des campagnes 2002. Le code couleur indique le nombre de mesures ayant servi à calculer le PSSC moyen.

La coquille de l'amande étant particulièrement volumineuse et lourde, les fluctuations du rendement moyen de l'usine CELTARMOR (rapport du poids de chair surgelée, ie : sortie de l'usine, sur le poids frais total, ie : entrée à l'usine) sont bien plus faibles pour cette espèce que pour la palourde rose.

Le rendement se situe tout au long de l'année entre 13 et 15%, et nous ne disposons pas de l'évolution précise de ce rendement au cours de l'année.

La calibration de l'efficacité d'absorption du détritique pour un ajustement optimal des résultats du modèle aux mesures conduit à une valeur de 110%, ce qui ne semble pas logique. En fait, il est possible que la formalisation des processus de nutrition ne soit pas correcte ou complète, ou bien que les sources de nourriture prises en compte ne soient pas les bonnes. Quelques essais ont été réalisés en considérant la matière détritique benthique calculée par le modèle comme source de nourriture principale, cependant les résultats du modèle de production primaire concernant cette variable d'état n'ont absolument pas été étudiés ni validés, et les résultats ne se sont pas avérés plus concluants.

4.3.2.2 Validation

Le modèle est utilisé en l'état pour simuler la croissance individuelle de l'amande dans les autres compartiments du Golfe Normand-Breton, pour lesquels nous disposons de données suffisantes pour confirmer ou infirmer les résultats des simulations. Les résultats ne sont pas bons ; le modèle s'avère extrêmement sensible aux variations de concentration de nourriture d'un compartiment à l'autre. D'autre part, la comparaison des résultats des simulations avec les données mesurées suggère que la croissance des amandes n'est pas directement reliée à la concentration de nourriture, et qu'un ou plusieurs processus déterminant(s) ne sont effectivement pas pris en compte dans le modèle.

4.3.2.3 Introduction d'un facteur de correction

Un facteur de correction appliqué à la consommation a donc été calibré dans chaque compartiment de manière à obtenir des résultats les plus proches possibles des mesures effectuées dans chacun d'eux.

Afin de ne pas avoir plus d'un paramètre à calibrer, il a été choisi de fixer l'efficacité d'absorption à une valeur définie relativement arbitrairement : le rapport existant entre l'efficacité d'absorption du phytoplancton (mesuré expérimentalement) et celle de la matière détritique (calibrée) chez la palourde rose a été appliqué à l'efficacité

d'absorption du phytoplancton (mesuré expérimentalement) chez l'amande de mer, ce qui donne une efficacité d'absorption de la matière détritque de 36%.

Les facteurs de correction obtenus pour chaque compartiment sont étudiés en fonction des paramètres environnementaux pour lesquels nous disposons de données, et qui ne sont pas pris en compte dans le modèle. Il s'agit de la vitesse du courant, la matière inorganique en suspension, la profondeur et la densité moyenne d'amandes ou totale (amandes et palourdes).

Pris un à un, les paramètres les plus corrélés au facteur de correction sont la profondeur puis la vitesse du courant (tous les deux positivement). Notons tout de même que dans le cas du GNB, ces deux paramètres sont assez liés et évoluent dans le même sens.

Différents modèles multi-linéaires sont donc testés avec l'ensemble des paramètres afin de déterminer ceux qui expliquent la plus forte proportion de variance du terme a (fonction 'multi-linear selection' de StatGraphics +).

Ils sont sélectionnés en fonction de la proportion de variance expliquée et de la cohérence des relations obtenues au vu des connaissances acquises sur l'influence des paramètres environnementaux sur la croissance des bivalves.

La meilleure combinaison obtenue est constituée de la densité totale (amande et palourdes) et de la profondeur (**figure IV-28**). On voit mal *a priori* pourquoi la profondeur en tant que telle aurait une influence sur la croissance, mais elle pourrait être un marqueur de l'absence de compétition (la densité du benthos diminuant avec la profondeur) ou d'autres paramètres évoluant dans le même sens tels que la vitesse du courant.

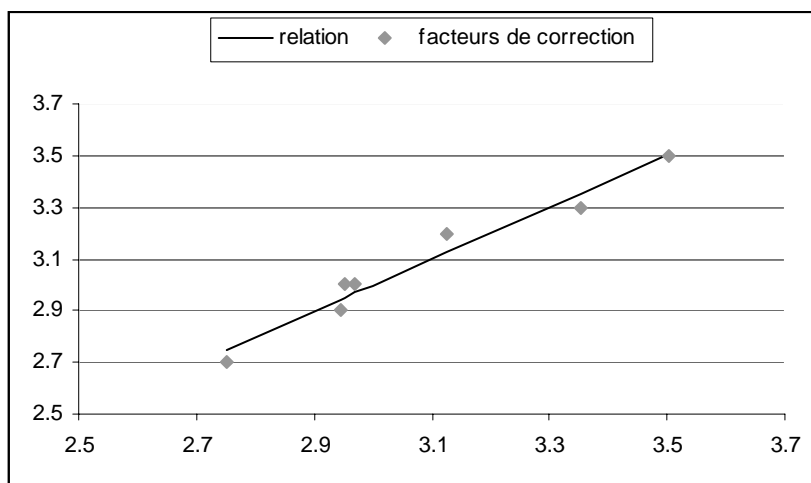


Figure IV-28 : Comparaison entre valeurs du facteur de correction de la consommation déterminées pour chaque compartiment (en abscisse) et valeurs calculées par la régression bilinéaire fonction de la densité totale (amandes et palourdes) et de la profondeur (en ordonnée).

Nous considérerons donc dans le modèle que la consommation des amandes de mer doit être corrigée de la manière suivante :

$$ingephy = ingephy \times (2.64862 - 0.00992432 \times dens + 0.022303 \times prof)$$

$$inge\ det = inge\ det \times (2.64862 - 0.00992432 \times dens + 0.022303 \times prof)$$

ingephy : ingestion d'algues (mg. j⁻¹ MS) ; ingedet : ingestion de matière organique détritque (mg. j⁻¹ MS) ; dens : densité totale (palourdes et amandes, ind.m⁻²) ; prof : profondeur du compartiment (m).

4.3.2.4 Présentation des nouveaux résultats

Les résultats du modèle complété de cette correction s'ajustent très correctement aux données disponibles (**figure IV-29**), bien que celui-ci ne permette pas de reproduire exactement le point d'inflexion observé dans la plupart des courbes de croissance aux environs de 8-9 ans. (Rappelons que les simulations présentées ici concernent des amandes initialement âgées de 4 ans).

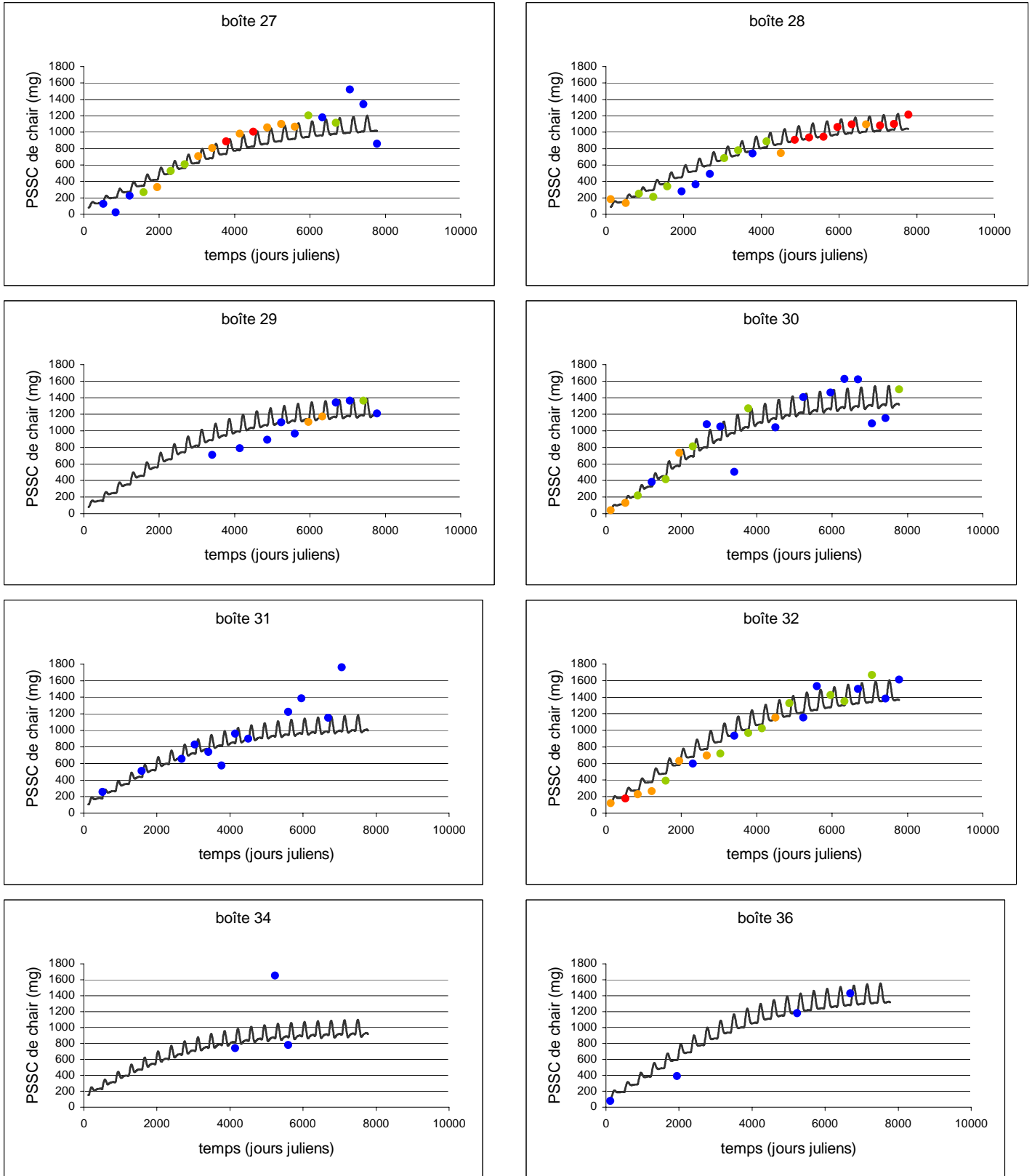
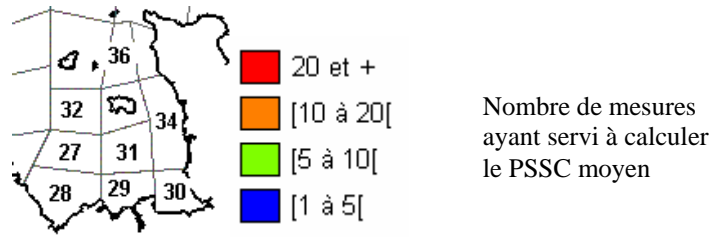


Figure IV-29 : Résultats du modèle de croissance de l'amande dans le GNB, confrontés aux mesures effectuées lors des campagnes 2002.

4.4 Extension du modèle de croissance à l'ensemble de la Manche

Etant données les difficultés rencontrées dans le cas de l'amande de mer, et la nécessité d'introduire un facteur de correction fonction de la densité des individus, l'extension du modèle de croissance à la Manche n'a été réalisée que pour la palourde rose.

4.4.1 Cas de la palourde rose

Quelques modifications ont été effectuées sur le modèle de croissance de la palourde rose, afin de tenir compte de la plus grande variabilité des paramètres environnementaux.

4.4.1.1 Effet de la température

Les concentrations de nourriture (diatomées et matière organique particulaire) en Manche orientale sont de manière générale plus élevées que dans le golfe Normand-Breton. En particulier, elles peuvent rester relativement importantes en hiver en certains endroits. Dans le modèle de croissance précédemment présenté, le taux de filtration des palourdes varie en fonction de la concentration de nourriture uniquement. En l'utilisant sur l'ensemble de la Manche, les résultats obtenus indiquent un poids stationnaire voire une poursuite de la croissance en hiver dans les secteurs les plus riches. Il paraît plausible que les palourdes puissent montrer une croissance plus importante en Manche orientale que dans le golfe Normand-Breton, mais peu réaliste qu'elles continuent d'y grossir en hiver.

Il nous a donc semblé opportun de formaliser le taux de filtration non plus seulement en fonction de la concentration de nourriture, mais aussi en fonction de la température.

En effet, dans le Golfe Normand-Breton, la température de l'eau descend bien sûr en hiver, mais le facteur limitant semble être tout de même plutôt la concentration en nourriture très proche de 0 durant tout l'hiver. Le modèle de croissance donne donc de bons résultats.

En Manche orientale, le facteur limitant responsable de la baisse du taux de filtration en hiver pourrait être plutôt la faible température.

Le taux de filtration de *P. rhomboïdes* devient donc :

$$FR = e^{\frac{fa - fb}{MOP}} \times [fc \times T^2 + fd \times T + fe] \times \left(\frac{W}{1000}\right)^{b1} \times 24$$

FR : taux de filtration ($l \cdot j^{-1} \cdot ind^{-1}$) ; MOP : matière organique particulaire ($mg \cdot l^{-1}$) ; fa et fb : paramètres de la relation filtration-matière organique particulaire ; fc, fd et fe : paramètres de la relation filtration-température ; W : PSSC de chair (mg) ; b1 : coefficient allométrique pour l'anabolisme.

Le taux de filtration calculé précédemment en fonction de la concentration de nourriture est modulé par un coefficient dont la valeur est fonction de la température. Il s'agit d'un polynôme du second degré, calibré de sorte que le taux de filtration varie peu dans la gamme de température du golfe Normand-Breton mais rapidement en deçà.

Les valeurs des coefficients du polynôme sont les suivantes :

fc : -0.0173 ; fd : 0.5026 ; fe : -2.5882

4.4.1.2 Limitation de l'ingestion

Malgré la grande plasticité avérée des mollusques (cf. chapitre I-1.7.3), il semble raisonnable de penser que leur croissance est limitée dans une certaine mesure, quelle que soit la quantité de nourriture disponible.

Plusieurs hypothèses peuvent être avancées :

- Hypothèse « géométrique »
Il est généralement admis que les processus anaboliques sont liés à la surface corporelle, tandis que les processus cataboliques sont liés au volume corporel (cf. synthèse bibliographique in Kooijman, 2000). Or ce dernier augmente plus vite que la surface. Ainsi, lorsque la taille d'un individu augmente, l'intensité de son anabolisme augmente moins vite que celle de son catabolisme.
- Hypothèse de la reproduction
Pour les individus parvenus à maturité sexuelle, la gamétogénèse entre en compétition avec la croissance en terme d'investissement énergétique, et celui-ci est proportionnel au poids de l'animal.

Ces deux postulats sont pris en compte dans le modèle, et conduisent à la stabilisation du poids de la palourde après une phase de croissance rapide de quelques années.

- Hypothèse hormonale
Les bivalves ne présentent pas d'organes endocrines, ce qui n'a probablement pas encouragé l'étude d'éventuelles régulations hormonales. Cependant, dès 1960, Grassé fait mention de l'existence de cellules neuro-sécrétrices dans les centres nerveux des bivalves, entre autres chez les genres *Cardium*, *Venerupis* (ancien *Paphia*) et *Venus*. Il existe selon lui une étroite relation entre ce cycle sécrétoire et le cycle sexuel. Plus tard, des études sont réalisées sur ces substances sécrétées ou sur la réactivité d'organes potentiellement cibles, qui confirment la régulation hormonale du cycle sexuel (Deridovitch et al, 1993 ; Osada et al, 1998). Sur le même principe, d'autres auteurs suggèrent l'existence de facteurs de croissance chez les bivalves (Moss, 1989 ; Toullec et al, 1989 ; Giard et al, 1998). Le cas échéant, la régulation de la croissance serait en partie due aux variations de la production de ces facteurs. Il existerait alors un déterminisme de la croissance, qui dans le modèle ne pourrait être que forcé.

Enfin, il existe certainement également une vitesse maximale de croissance définie par les capacités de l'organisme à produire de la biomasse à partir de la nourriture assimilée qui ne serait atteinte qu'en conditions optimales.

Dans le modèle, la production de biomasse est directement déduite du Scope For Growth :

$$\text{biomasse produite (mg.j}^{-1}\text{ PSSC)} = \text{nourriture absorbée (mg.j}^{-1}\text{ MS)} - \text{nourriture respirée (mg.j}^{-1}\text{ MS)} - \text{ponte (mg.j}^{-1}\text{ PSSC)}$$

Nous avons donc choisi d'introduire la notion de vitesse maximale de croissance au niveau de la nourriture absorbée. Dans le Golfe Normand-Breton, la croissance maximale est obtenue au niveau du compartiment 29 (large de Saint-Malo). L'étude de l'évolution de la vitesse d'absorption de la nourriture normalisée au poids standard de 1 g PSSC, indique une valeur maximale de 13.8 mg.j⁻¹ MS. Cette valeur a donc été définie comme la vitesse maximale d'absorption de la nourriture.

$$Abs\ max = 13.8 \times W^{2/3}$$

$$Abstotfin = \min(Abstotfin, Abs\ max)$$

Abs max : vitesse d'absorption maximale (mg.j^{-1} MS) ; Abstotfin : absorption totale de nourriture après correction en fonction de la MIP (mg.j^{-1} MS).

4.4.1.3 Résultats

Une série de 6 simulations a été effectuée, cette fois sur la vie entière de l'individu. Les dates de départ correspondent à jours moyens de recrutement (**tableau IV-14**), et le poids initial individuel de 10 mg correspond d'après les ajustements du modèle allométrique (cf. 2.2.2) au poids d'une toute jeune recrue (poids initial pour la croissance de l'adulte).

Simulations	Dates de départ	Recrutement	PSSC initial
A	137+21=158 (7/06)	1- début	10 mg
B	149+21=170 (19/06)	1- milieu	10 mg
C	161+21=182 (1/07)	1- fin	10 mg
D	180+21=201 (20/07)	2- début	10 mg
E	225+21=246 (3/09)	2- milieu	10 mg
F	270+21=291 (18/10)	2- fin	10 mg

Tableau IV-14 : Conditions initiales des 6 simulations effectuées avec le modèle de croissance de la palourde rose étendu à l'ensemble de la Manche. La colonne recrutement indique la position dans la période de recrutement de chacune des deux cohortes.

Les dates de recrutement sont calculées en considérant :

- les périodes de ponte de la palourde rose définies par Morvan (1987) et simplifiées pour les besoins de la modélisation (cf. **chapitres I-6** et **V**) : la première période de ponte débute le 17/05 (j 137) et se termine le 10/06 (j 161), la deuxième débute le 29/06 (j 180) et se termine le 27/09 (j 270).
- Une phase larvaire moyenne de 21 jours (Noël et al, 1995).

Les conditions trophiques et climatiques forçant le modèle de croissance dans ce compartiment sont présentées en **annexe 5**.

Les résultats (**figure IV-30**) indiquent de fortes disparités de croissance : celle-ci augmentant de manière générale d'est en ouest.

En Manche occidentale, la zone grise située ne dispose pas de ressources trophiques suffisantes pour permettre la survie des palourdes roses, tandis que dans la zone bleue, le PSSC individuel se maintient à des valeurs très faibles, ne permettant pas la reproduction (le poids seuil de maturité sexuelle étant aux environs de 200 mg). Dans la zone verte, située principalement en Manche centrale et le long des côtes anglaises, on observe une réelle croissance de la palourde rose jusqu'à 7 ans environ puis son poids se stabilise entre 400 et 500 mg. Le poids de maturité sexuelle étant atteint entre 4 et 5 ans. La zone jaune correspond au Golfe Normand-Breton ainsi qu'à une partie de la Manche orientale, on y retrouve le type de croissance

précédemment étudié : la croissance est rapide durant les quatre premières années, le seuil de 200 mg étant atteint entre 2 et 3 ans, puis le poids se stabilise entre 600 et 800 mg. Les zones rouge et brune correspondent au panache de la Seine, dans des secteurs peu profonds, riches en nourriture mais aussi en matière inorganique particulière. Le type de croissance obtenu en zone rouge nous paraît assez vraisemblable. Toutefois les résultats obtenus aux abords immédiats de l'estuaire sont inexacts. La croissance y paraît en effet beaucoup trop importante.

Cela est probablement dû à la fois :

- à la formulation simple utilisée pour l'effet de la matière inorganique particulière sur les processus de nutrition, calibrée sur un secteur dans lequel la dynamique de la MIP est totalement différente ;
- à la sous-estimation de la concentration en MIP ; à l'inverse de celles du reste de la Manche, les eaux du panache de la Seine sont stratifiées de manière quasi-permanente, or les données de MIP utilisées concernent en fait les eaux de surface ;
- enfin, les concentrations en MIP utilisées dans le modèle sont des moyennes annuelles

Les différences de poids entre les deux cohortes sont plus ou moins marquées selon les secteurs, et disparaissent dans tous les cas lorsque le poids se stabilise. Blanchard et al (1986a) observaient de la même manière que le bimodalisme observé au niveau des longueurs de coquille par classe d'âge s'estompait progressivement vers l'âge de 5 ans.

Ces différences de poids sont marquées durant la phase de croissance dans les secteurs favorables (en particulier jaune et rouge) : selon la date de recrutement de l'animal, il dispose de plus ou moins de temps avant le premier hiver pour prendre du poids, et le retard éventuellement pris durant le premier été ne sera rattrapé que plusieurs années plus tard, étant donné l'influence du poids sur les processus de nutrition. Dans les secteurs peu favorables, les différences sont nettement moins marquées compte tenu des faibles possibilités de croissance durant la belle saison.

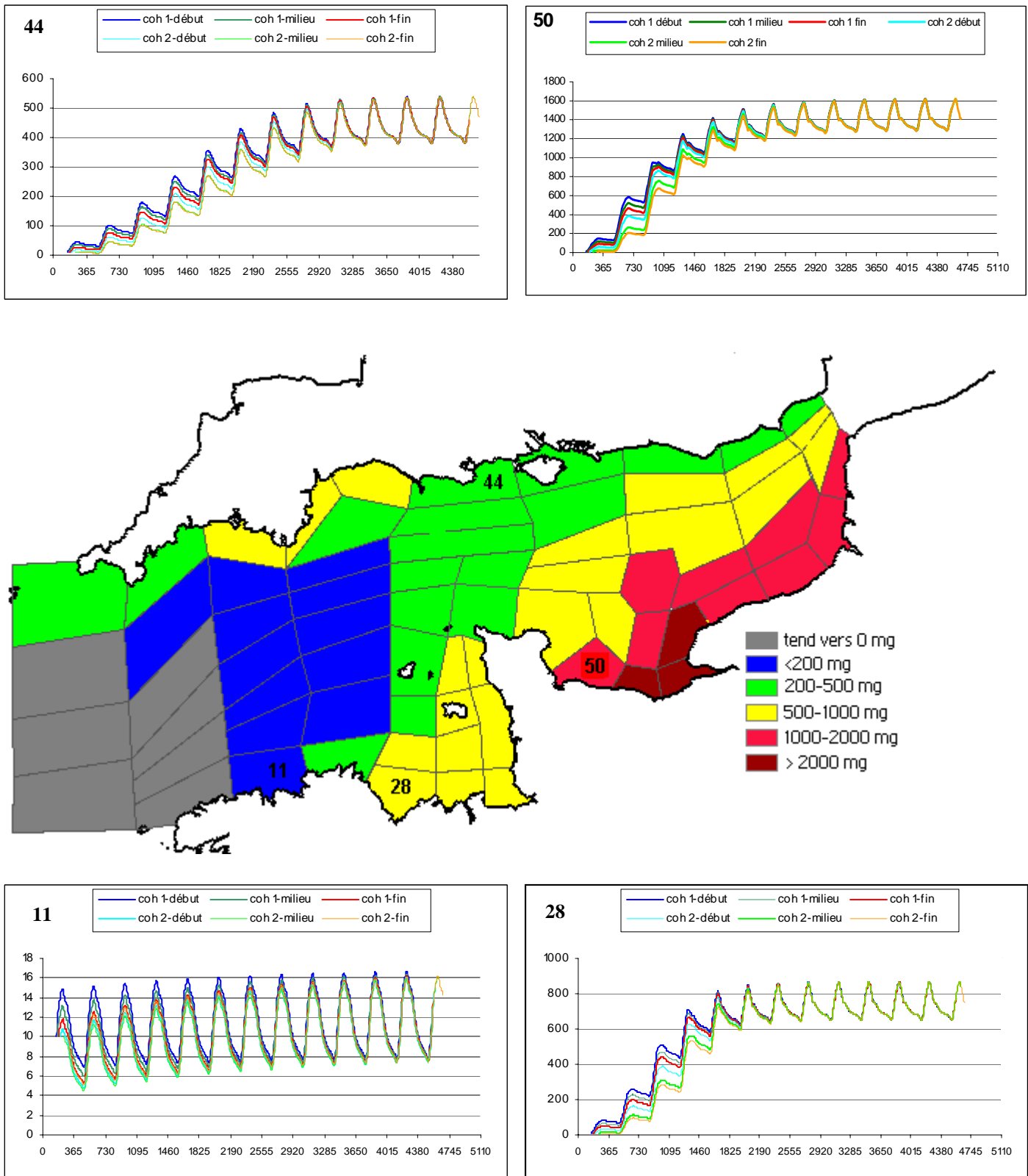


Figure IV-30 : Résultats du modèle de croissance de la palourde rose, les graphiques indiquant l'évolution du PSSC individuel (mg) au cours du temps (jours juliens) sur 12 ans environ pour 6 dates de recrutement.

5 Conclusion

L'étude de la croissance des amandes de mer et palourdes roses du golfe Normand-Breton permet de mettre en évidence des cinétiques de croissance différentes, suggérant ainsi des métabolismes d'intensités différentes.

Les expérimentations réalisées en écophysiologie indiquent effectivement que la palourde rose a une activité de nutrition importante et continue, correspondant à une filtration permanente, et probablement une digestion et une production de pseudo-fèces également continue. A l'inverse, *G. glycymeris* a une activité de nutrition faible et périodique, avec un temps d'activité de filtration de 60% et une production de fèces épisodique. Le calcul des SFG indique toutefois que si la palourde rose semble mieux tirer parti d'un point de vue énergétique de la nourriture présente lorsqu'elle est en quantité suffisante, l'amande de mer semble plus économe : pour un taux d'absorption équivalent, elle respire moins que la palourde. Ces résultats ont été obtenus dans le cas d'une alimentation à base de phytoplancton et de matière détritique pélagique, dans une gamme de concentrations caractéristique du golfe Normand-Breton, dans la colonne d'eau.

L'étude de la croissance de la palourde rose dans le GNB suggère qu'elle est principalement contrôlée par les concentrations de nourriture et de matière inorganique pélagique, ce qui est confirmé par le modèle de croissance développé, qui donne des résultats très satisfaisants. Il a pu être étendu à l'ensemble de la Manche, et indique des conditions de croissance particulièrement favorables dans le GNB, le long des côtes de la Cornouaille anglaise et de celles du pays de Caux, ainsi qu'en Baie de Seine, régions dans lesquelles la palourde rose est effectivement bien présente. Il demeure cependant un problème au niveau de l'embouchure de la Baie de Seine, dans laquelle le modèle prédit une croissance extrêmement forte, probablement du fait de problèmes de la prise en compte de l'action de la MIP sur l'ingestion et la nutrition, ainsi que de problèmes de fiabilité des concentrations de MIP imposées.

Concernant l'amande de mer, il semble que sa croissance soit influencée par la densité de filtreurs (ici : la palourde rose et l'amande). Nous obtenons également des résultats corrects avec le modèle de croissance développé, mais à condition d'introduire une fonction de correction de la nutrition, ce qui n'est pas très satisfaisant dans le cadre d'une approche mécaniste. En outre, le paramètre environnemental agissant (en plus de la densité) n'est pas clairement identifié, mais semble relié à la profondeur dans la fonction de correction.

Nous proposons trois hypothèses :

- Le régime alimentaire de l'amande est différent de celui de la palourde et serait constitué plutôt de matière détritique benthique. Des travaux sur cette espèce indiquent en effet que l'amande est entièrement enfouie dans les graviers (Ansell et Trueman, 1967), et filtre donc l'eau interstitielle. Si celle-ci était plus riche en nourriture que l'eau sus-jacente, cela pourrait compenser son faible taux de filtration. Cela expliquerait de plus, la grande influence de la densité des amandes sur leur croissance. Les fonds grossiers dans lesquels vit l'amande sont cependant soumis à de forts courants et donc lessivés, ce qui rend improbable l'accumulation de matière organique dans leurs eaux interstitielles.
- L'amande est particulièrement sensible à la compétition trophique intra et inter-spécifique. La croissance dépend donc de la densité des amandes et des palourdes, ainsi que de la profondeur qui correspondrait à un marqueur de la densité des autres filtreurs (qui décroît globalement avec la profondeur). Dans ce cas, le modèle de croissance est mal paramétré, puisque la consommation « réelle » de l'amande (calculée avec le taux de filtration moyen mesuré, et les concentrations de nourriture simulées par le modèle de production primaire)

doit être multiplié par un facteur supérieur à 1 dans tous les compartiments du GNB pour obtenir des résultats proches des données.

- L'amande est sensible à la vitesse du courant, qui serait représentée dans le modèle par la profondeur (les 2 paramètres évoluant dans le même sens dans le GNB). La filtration de l'amande se décomposerait alors en une filtration active (créée par l'activité de l'animal) très faible, et en une filtration passive, constituée par un transfert d'eau dans l'animal du fait de la turbulence près du fond. Des expérimentations écophysiologiques supplémentaires seraient nécessaires pour tester cette hypothèse.

Dans le chapitre suivant, les deux modèles de croissance seront couplés aux modèles de dynamique de population des deux espèces, et permettront de modéliser la fécondité et la mortalité individuelle en fonction de l'état énergétique de l'animal et de sa taille.

Chapitre V : Modélisation spatialisée de la dynamique des populations

1	Développement du modèle de dynamique de population.....	142
1.1	<i>Les modèles existants.....</i>	<i>142</i>
1.2	<i>Schéma conceptuel.....</i>	<i>144</i>
1.3	<i>Formulation des processus.....</i>	<i>146</i>
1.3.1	La reproduction.....	146
1.3.1.1	Fécondité des femelles.....	146
1.3.1.2	La ponte.....	146
1.3.2	La phase larvaire.....	146
1.3.2.1	recrutement $rL_i(t)$ et vieillissement $vL_i(t)$	147
1.3.2.2	Sédimentation des larves.....	148
1.3.3	La phase benthique.....	149
1.3.3.1	Recrutement et vieillissement.....	149
1.3.3.2	Transfert des poids individuels.....	150
1.4	<i>Couplage du modèle démographique aux modèles trophique et biogéochimique.....</i>	<i>151</i>
2	Cas de la palourde rose.....	151
2.1	<i>Formulations spécifiques et paramétrisation.....</i>	<i>151</i>
2.2	<i>Résultats sur 1 an.....</i>	<i>153</i>
2.2.1	La reproduction.....	153
2.2.2	Vie des adultes.....	154
2.3	<i>Résultats sur 15 ans.....</i>	<i>155</i>
2.3.1	Simulation nominale.....	155
2.3.2	Etude de sensibilité.....	162
2.3.3	Colonisation de la Manche.....	165
3	Cas de l'amande de mer.....	166
3.1	<i>Formulations spécifiques et paramétrisation.....</i>	<i>166</i>
3.2	<i>Résultats sur 1 an.....</i>	<i>168</i>
3.2.1	La reproduction.....	168
3.2.2	Vie des adultes.....	169
3.3	<i>Résultats sur 30 ans.....</i>	<i>169</i>
4	Conclusion.....	171

1 Développement du modèle de dynamique de population

1.1 Les modèles existants

La modélisation écologique du benthos est une discipline relativement récente. Jusqu'au début des années 80, les modèles biogéochimiques d'écosystèmes côtiers font la part belle aux processus pélagiques, limitant la description du benthos à un agent de reminéralisation de la matière organique (Chardy, 1993 ; Hoch, 1995 ; Guillaud et Ménesguen, 1998). Cependant, du fait de la prise de conscience de l'importance du benthos dans le fonctionnement des écosystèmes côtiers, et de l'effort dirigé sur l'étude fonctionnelle et quantitative, et non plus uniquement descriptive des communautés benthiques (Chardy, 1993 ; Gili et Coma, 1998), différents modèles fonctionnels du système benthique ont été développés, essentiellement axés sur l'étude de la capacité trophique des écosystèmes côtiers, et du couplage entre les processus benthiques et pélagiques (Chardy, 1987 ; Le Pape et al, 1999 ; Ortiz et Wolff, 2002 ...). Le benthos est divisé en catégories trophiques (suspensivores, carnivores ...) décrites par leurs poids total. Les interactions entre ces compartiments, les compartiments benthiques détritiques et les compartiments pélagiques correspondent à des flux énergétiques ou de matière, reproduisant de manière schématique les processus d'ingestion, de respiration, de mortalité... Selon les études, les buts recherchés et les échelles de temps considérées, ces modèles fonctionnent à l'équilibre ou de manière dynamique.

L'étude des bivalves sauvages exploités a permis de mettre en évidence l'extrême variabilité des processus de reproduction (gamétogénèse, ponte, recrutement et survie des jeunes recrues) ainsi que leur dépendance vis à vis des conditions environnementales (Ménesguen et Dréves, 1987 ; Gros, 1991). Quelques travaux ont permis de relier l'intensité du recrutement en une zone donnée, aux conditions environnementales existant durant différentes phases de la reproduction (gamétogénèse, ponte, phases larvaire et post-larvaire) au moyen de modèles statistiques simples (Ménesguen et Dréves, 1987 ; Fifas *et al*, 1990).

Concernant plus particulièrement la phase larvaire pélagique, les trajectoires des larves émises par les populations adultes et leur recrutement sur le substrat dépendent des conditions hydrodynamiques qui varient dans le temps et l'espace. Cette phase pélagique a été étudiée au moyen de modèles hydrodynamiques 2D ou 3D : il peut s'agir de simuler simplement les trajectoires larvaires à partir de différents points d'émission et à différentes dates durant une période limitée dans le temps (Lehay, 1989), ou de développer un sous-modèle plus complet pouvant prendre en compte outre le transport par advection-diffusion, la mortalité larvaire, la chute vers le substrat (au travers d'une vitesse de chute acquise au bout d'une certaine durée de vie) et le recrutement en fonction du courant ou de la tension de frottement au fond (Young et al, 1998 ; Ellien, 2001). D'autres auteurs ont développé des modèles plus complets dans lesquels la population larvaire est structurée en taille, ce qui permet de décrire plus précisément le transport larvaire en fonction de l'état de maturation de la larves, en rapport avec ses caractéristiques morphologiques, et abordent en particulier la distribution verticale des larves (Carlotti, 1990 ; Dekshenieks *et al*, 1996).

Concernant la phase benthique, la plus grande partie des efforts de modélisation a porté sur la croissance des bivalves filtreurs depuis une dizaine d'années. Du fait de leur intérêt économique, l'écophysiologie de ces animaux (principalement huîtres et moules) a et fait toujours l'objet de nombreuses études expérimentales, ce qui a permis de développer des modèles de croissances individuels (cf. **chapitre IV-4.1**), le plus souvent spécifiques aux problématiques de l'aquaculture.

D'autre part, il existe également des modèles spatialisés de dynamique de population, appliqués à différentes problématiques : gestion de pêcheries d'espèces sauvages (Bertignac et al, 1998 ; Gros,

1991 ; Barbeau et Caswell, 1999), ou gestion de stock d'espèces cultivées (Gangnery et al, 2004), dynamique des espèces invasives et de leur prédateurs ou compétiteurs potentiels (Coquillard et al, 2000), ou enfin écologie fondamentale (Carlotti, 1990 ; Lee et Deangelis, 1997 ; Mac Ardle et al, 1997) . (Il ne s'agit pas forcément de bivalves) Ces modèles peuvent être structurés en classes d'âge (Bertignac et al, 1998 ; Coquillard et al, 2000 ; Lee et Deangelis, 1997 ; Mac Ardle et al, 1997), de taille (Gros, 1991 ; Barbeau et Caswell, 1999), ou de poids (Gangnery et al, 2004). La population est le plus souvent décrite par l'effectif ou la densité d'individus dans chaque classe. La spatialisation de ces modèles est plus ou moins complexe, elle varie entre des cas simples à quelques compartiments théoriques (Barbeau et Caswell, 1999) et la reproduction d'un environnement réel, dont chaque secteur (maille, compartiment) est caractérisé par la valeur (ou l'évolution temporelle) de différents paramètres environnementaux (nourriture, prédateurs, ...) (ex : Bertignac et al, 1998). Deux grandes options sont possibles concernant la structure « mathématique » du modèle. La première utilise une seule variable d'état qui décrit l'évolution de la population dans 2 dimensions, le temps et la caractéristique démographique choisie : âge, poids ou taille (ex : Gros, 1991 ; Gangnery et al, 2002). La seconde consiste à « discrétiser » la population en autant de variables d'état qu'il existe de classes d'âge par exemple, et prévoir les transferts d'individus d'une classe à l'autre selon le temps (s'il s'agit de classe d'âge), le poids atteint (s'il s'agit de classes de poids) etc ... (ex : Coquillard et al, 2000 ; Barbeau et Caswell, 1999) Les schémas numériques de résolution des équations ne sont pas les mêmes dans les deux cas : équations de propagation aux dérivées partielles dans le premier cas, systèmes d'équations différentielles ordinaires du temps dans le second. Etant donné que le logiciel ELISE a été initialement conçu pour traiter les modèles compartimentaux, ce travail utilisera la deuxième option.

Selon les modèles et les problématiques, tout ou partie des processus conduisant à l'évolution des populations considérées (croissance, prédation, pêche, compétition spatiale et trophique, déplacements...) sont formalisés de manière mécaniste, les autres processus étant sous la forme de relations simples, ajustées sur les données disponibles.

Lors de la phase benthique, la mortalité des bivalves et leur fécondité sont les deux processus qui déterminent la structuration spatiale des populations. Ils sont l'un et l'autre fortement influencés par l'état physiologique des animaux (cf. **chapitre I**). Il est donc intéressant de coupler un modèle écophysiologique et un modèle de dynamique de population, afin de pouvoir simuler la fertilité et tout ou partie de la mortalité du modèle de dynamique de population en fonction des résultats du modèle de croissance. Ce type de couplage a déjà été réalisé (dans le cas des bivalves : Deksheniaks et al, 2000 ; Solidoro et al, 2003), cependant de réelles interactions entre les deux modèles n'existent que dans le travail de Deksheniaks et al (2000). Il s'agit d'un modèle structuré en taille, dans lequel la prise ou la perte de poids détermine le transfert dans la classe d'âge supérieure ou inférieure respectivement, les classes de taille étant caractérisées par des mortalités différentes.

Dans le but de comprendre et de reproduire la répartition d'une espèce benthique à phase larvaire pélagique, il est important de comprendre l'importance relative des différents processus affectant les individus à la fois durant les phases pélagique et benthique, et par conséquent de les considérer au sein d'un même modèle. Ce type de modèle est encore rare, car il nécessite à la fois une bonne connaissance de l'espèce considérée et du site d'étude (pour lequel un modèle hydrodynamique doit être développé), et des moyens de calcul importants. A notre connaissance, il existe un seul travail de ce type (Deksheniaks et al, 2000), bien qu'une sorte d'étude de faisabilité aie été publiée antérieurement (Eckman, 1996). Le modèle développé par Deksheniaks et al (2000) comprend une sous-unité hydrodynamique, une sous-unité « larves » et une sous-unité « adultes » ainsi que des modules complémentaires concernant le parasitisme des adultes et la compétition avec d'autres filtreurs. Cependant, les couplages ne sont pas complets puisque les larves ne sont pas advectées-dispersées par le modèle hydrodynamique : elles restent dans la maille dans laquelle elles ont été émises. D'autre part, les concentrations de nourriture sont forcées et la compétition trophique intraspécifique n'est donc pas prise en compte.

Deux modèles distincts de dynamique de populations sont développés pour la palourde et l'amande. Ils sont structurés en âge, et décrivent à la fois la phase larvaire pélagique, et la phase « adulte » benthique. Les modèles de croissance décrits dans le chapitre précédent, et couplés au modèle de production primaire de Hoch (1998) y sont inclus en tant que sous-modèles, ils complètent la description de la population benthique de chacune des deux espèces, et permettent le calcul de trois paramètres des modèles « démographiques » : la mortalité, la fécondité, et l'auto-prédation des larves (par filtration des adultes). Le schéma conceptuel et les équations du modèle générique sont présentés dans un premier temps, puis les adaptations nécessaires à chacune des deux espèces, ainsi que les résultats obtenus.

1.2 Schéma conceptuel

L'environnement physique comprend :

- une couche de sédiment, dans laquelle vivent les individus benthiques (que nous appellerons simplement les adultes) ;
- une ou deux couches d'eau, selon qu'il y aie ou non stratification, dans lesquelles vivent les larves. On distinguera la couche d'eau de fond ou couche d'eau principale (elle seule subsiste si il n'y a pas de stratification), et la couche d'eau de surface (facultative).

Le modèle de dynamique de population présenté ci-dessous est couplé au modèle de croissance présenté dans le chapitre précédent, et au modèle de production primaire de Hoch (1998). La version utilisée est celle présentée dans le **chapitre II-5.2.1**, dans laquelle de nouvelles données sur la matière inorganique particulaire sont prises en compte. La formulation d'une pression de broutage estimée par le benthos est abandonnée, au profit d'une réelle modélisation du broutage par *P. rhomboïdes* ou *G. glycymeris*.

La population adulte benthique est décomposée en classes d'âge annuelles dans laquelle on distingue éventuellement des cohortes correspondant à différentes périodes de reproduction donc de naissance. Dans chacun des compartiments géographiques, chaque classe d'âge est décrite par son effectif (ind.m⁻² de substrat) et son poids individuel de chair (mg PSSC) (**figure V-1**).

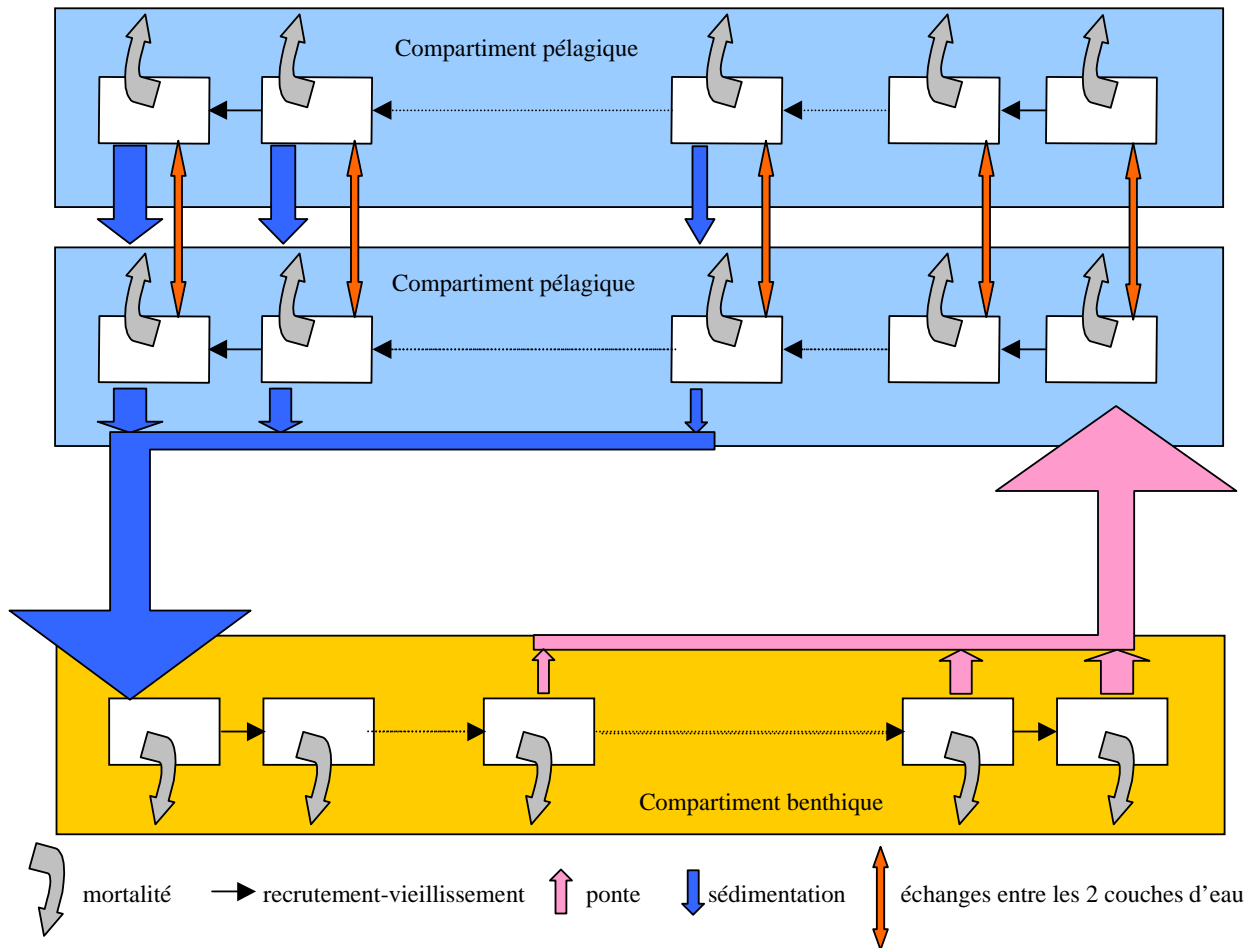


Figure V-1 : Schéma conceptuel du modèle de dynamique de population.

L'effectif de chaque classe d'âge dépend :

- du recrutement, correspondant à l'arrivée des individus de la classe d'âge précédente,
- de la mortalité,
- du vieillissement, correspondant au passage des individus dans la classe d'âge suivante.

Le poids de chair individuel dépend du bilan énergétique calculé à chaque pas de temps par le modèle de croissance présenté dans le chapitre précédent.

La population larvaire pélagique est décomposée en classes d'âge de deux jours, qui ne sont décrites que par leurs effectifs (ind.m^{-3} d'eau).

Ils dépendent :

- du recrutement, correspondant à l'arrivée des individus de la classe d'âge précédente,
- de la mortalité,
- du vieillissement, correspondant au passage des individus dans la classe d'âge suivante,
- des flux horizontaux entre les différents compartiments géographiques du fait de l'advection et de la dispersion,
- des flux verticaux
 - entre le compartiment pélagique de fond et le compartiment benthique du fait de la sédimentation des larves ;
 - entre les compartiments pélagiques en période de stratification, du fait de la sédimentation des larves et des échanges diffusifs.

1.3 Formulation des processus

1.3.1 La reproduction

1.3.1.1 Fécondité des femelles

C'est le nombre total d'œufs pondus par chaque femelle de la classe d'âge i , lors de la période de reproduction considérée n . Le poids de chair est tout d'abord converti en longueur de coquille à partir d'une relation ajustée sur les données biométriques acquises au cours des campagnes 2002¹. La fécondité des femelles a été mesurée et exprimée en fonction de la longueur de la coquille par Morvan (1987, cf. **chapitre I-1.6.3**).

$$L_i = ta.(W_i)^{tb}$$

$$F_{i,n} = fa_n.L_i^{fb_n} - fc_n.L_i^{fd_n}$$

L_i : longueur de la coquille de l'individu à l'âge i (mm) ; avec ta et tb : paramètres de la relation longueur-poids ;
 $F_{i,n}$: fécondité d'une femelle de la classe d'âge i pour la période de reproduction n ; avec fa_n , fb_n , fc_n et fd_n : paramètres de la relation fécondité-taille pour la période de reproduction n .

1.3.1.2 La ponte

Elle est répartie sur la période de reproduction n par une courbe de Gauss. Ainsi, le nombre d'ovocytes pondus par m^2 au temps t , $OE(t)$, est défini par :

Pour $td_n \leq t \leq tf_n$,

$$OE_n(t) = \sum_{i=a}^b \text{frep}_n(t) \times X_i(t) \times F_{i,n} \times SR$$

$$\text{frep}_n(t) = \frac{1}{\sigma_{T,n} \times \sqrt{2} \times \pi} \times \exp\left(-\frac{(t - t_{\max_n})^2}{2 \times \sigma_{T,n}^2}\right)$$

td_n : début de la période de reproduction n ; tf_n : fin de la période de reproduction ; a : première classe d'âge pour laquelle $W_i \geq W_R$; b : dernière classe d'âge ; $\text{frep}_n(t)$: fonction de répartition (gaussienne) de la ponte sur la période de reproduction n ; $X_i(t)$: densité d'individus de la classe d'âge i (ind.m^{-2}) ; SR : sex-ratio de la population ; t_{\max_n} : date de ponte maximum, correspondant à $(td+tf)/2$; $\sigma_{T,n}$: écart-type sur la date de ponte

1.3.2 La phase larvaire

Les effectifs de larves sont divisés en 24 classes d'âge i de 2 jours, et le nombre d'individus par mètre cube d'eau dans chacune d'entre elles est décrit par l'équation suivante :

$$\frac{dXL_i(t)}{dt} = rL_i(t) - vL_i(t) - XL_i(t) \times mL - XL_i(t) \times \frac{Filt}{epeau} + Fsed(i)$$

$XL_i(t)$: concentration de larves au temps t (ind.m^{-3}) ; mL : taux de mortalité des larves (j^{-1}) ; $epeau$: hauteur du compartiment considéré (m) ; $Filt$: taux de filtration global du benthos ($\text{m}^3.\text{m}^{-2}.j^{-1}$), fonction de la densité de palourdes dans la boîte de sédiment pour la boîte d'eau de fond, **et nul pour la boîte d'eau de surface**. Les taux de filtration individuels pour chaque classe d'âge sont calculés par le sous-modèle de croissance.

¹ Les couples de valeurs de poids de chair et de longueur de coquille obtenus au cours des campagnes 2002 correspondent à un taux de remplissage de la coquille mesuré au printemps. En réalité, la relation longueur-poids de chair évolue au cours de l'année, mais faute de données et pour des raisons de simplification, nous n'en tiendrons pas compte.

Aux processus présentés ci-dessus, s'ajoutent les processus physiques suivants, que nous ne détaillerons pas (cf. Ménesguen et Hoch, 1997) :

- arrivée et/ou départ de larves par advection-dispersion horizontale ;
- arrivée et/ou départ de larves par diffusion verticale (entre les deux couches d'eau) si il y a stratification.

Concernant la filtration des larves par le benthos, la formulation choisie est en conformité avec les observations présentées dans le **chapitre I-1.4.3**. Les bivalves consomment les larves de leur espèce, ne les digèrent pas, mais le taux de survie des larves après leur passage dans le système digestif des adultes est proche de 0. Ainsi dans le modèle, la filtration des larves équivaut à une sortie définitive du système, sans pour autant constituer une source de nourriture pour les adultes.

1.3.2.1 recrutement $rL_i(t)$ et vieillissement $vL_i(t)$

Dans le cas particulier de la première classe d'âge, le recrutement correspond au transfert des œufs dans le compartiment larvaire :

$$rL_1(t) = p_n \times \frac{OE(t)}{e_{\text{eau}}}$$

$OE(t)$: quantité d'œufs pondus dans la couche de sédiment sous-jacente (œufs.m⁻²) ; p_n : taux de fécondation des ovocytes et d'éclosion des œufs de la ponte n.

Il n'a lieu que dans la couche d'eau de fond (ou principale).

Cas général :

Le transfert des individus d'une classe d'âge à la suivante a lieu tous les 2 jours en un pas de temps (0.05 jour) et s'effectue en commençant par la plus grande classe d'âge pour finir par la plus petite :

si $t \equiv 0(\text{mod } 2)$,

Vieillessement :
$$vL_i(t) = -\frac{XL_i(t)}{dt}$$

Recrutement :
$$rL_i(t) = \frac{XL_{i-1}(t)}{dt}$$

$rL_i(t) = 0$ et $vL_i(t) = 0$ sinon

$XL_i(t)$: nombre total de larves dans la classe d'âge i à l'instant t (ind.m⁻³).

La **figure V-2** permet de mieux comprendre le processus de transfert des larves d'une classe d'âge à l'autre.

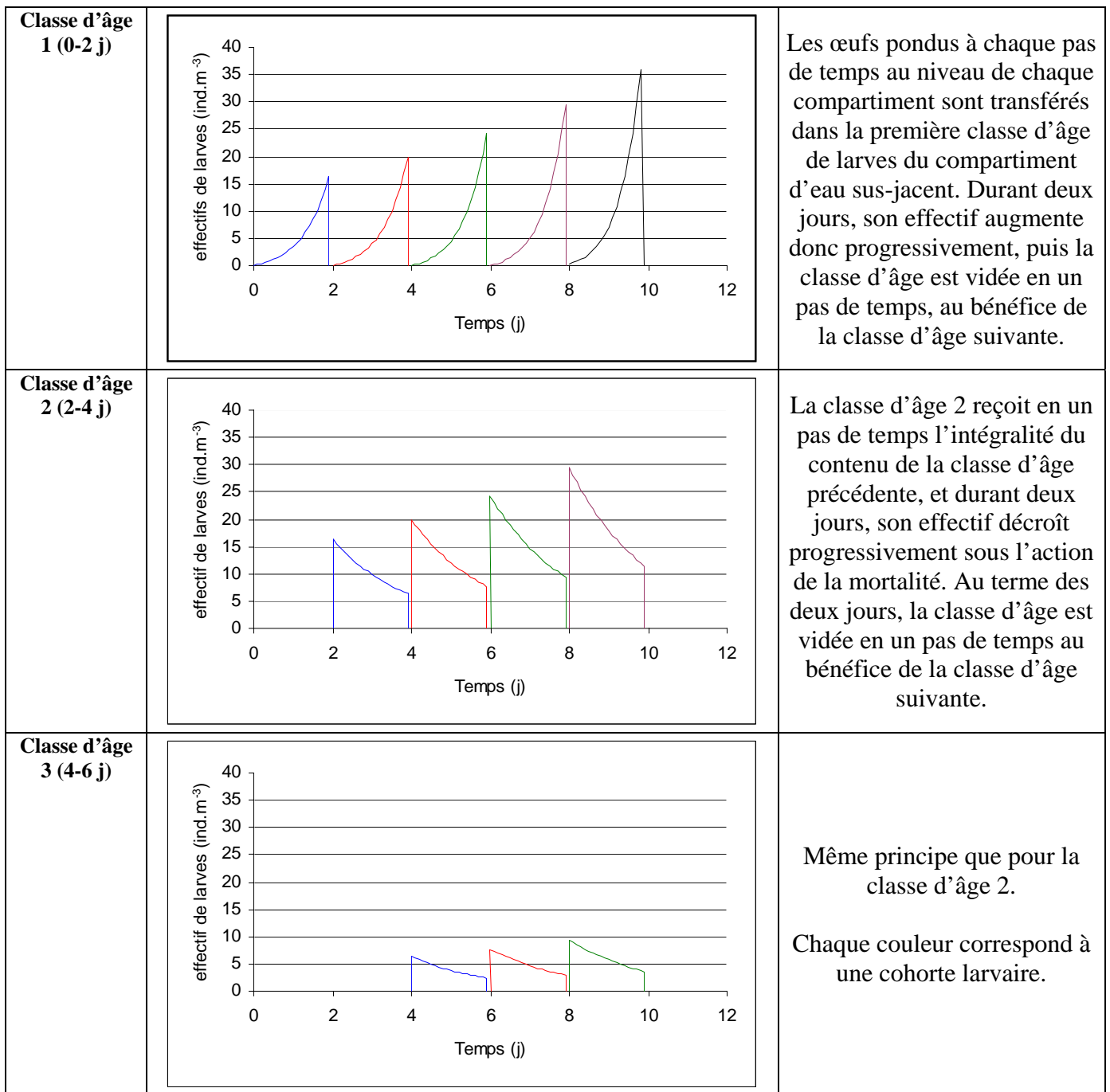


Figure V-2 : Evolution temporelle théorique de quelques cohortes larvaires au sein des trois premières classes d'âge.

1.3.2.2 Sédimentation des larves

La vitesse de sédimentation des larves est une fonction de leur âge :

Si $i \geq a$

$$vitS(i) = \frac{va}{vb + e^{(vc \cdot 2i + vd)}}$$

vitS(i) : vitesse de sédimentation des larves ($m \cdot j^{-1}$) ; a : classe d'âge à partir de laquelle les larves ont une vitesse de chute ; va, vb, vc et vd : paramètres de la relation ; 2i : âge maximum des larves de la classe d'âge i (classe d'âge de 2 j.)

Le flux de sédimentation des larves d'une couche est donc calculé de la manière suivante :

Dans la couche d'eau de surface :

$$F_{sed}(i) = -XL_i(t) \times \frac{vitS(i)}{epeau}$$

Dans la couche d'eau de fond :

$$F_{sed}(i) = -XL_i(t) \times \frac{vitS(i)}{epeau} + XL_i^*(t) \times \frac{vitS^*(i)}{epeau}$$

$F_{sed}(i)$: flux de sédimentation des larves de la classe d'âge i ($ind.m^{-3}.j^{-1}$) ; dans le cas de la couche de fond, $XL_i^*(t)$: effectif de larves de la classe d'âge i dans la couche d'eau sus-jacente ($ind.m^{-3}$) et $vitS^*(i)$: vitesse de sédimentation des larves de la classe d'âge i dans la boîte d'eau sus-jacente ($m.j^{-1}$).

La figure V-3 récapitule l'ensemble des processus contrôlant les effectifs de larves dans un compartiment donné.

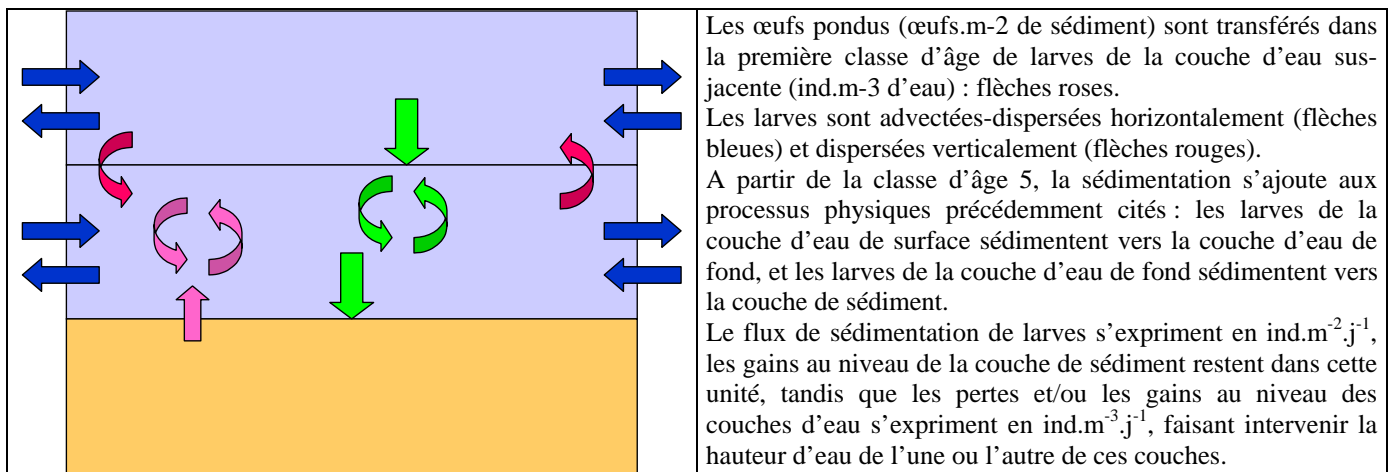


Figure V-3 : Processus physiques contrôlant l'évolution des effectifs de larves au niveau d'un compartiment.

1.3.3 La phase benthique

L'abondance dans une classe d'âge benthique est décrite par l'équation suivante :

$$\frac{dX_i(t)}{dt} = rA_i(t) - vA_i(t) - mA(W_i) \times X_i(t)$$

avec $mA(W_i) = \frac{ma + (mb - ma) \times e^{-mc \times W_i}}{365}$

$X_i(t)$: densité d'individu de la classe d'âge i au temps t ($ind.m^{-2}$) ; $mA(W_i)$: mortalité des adultes selon leur PSSC de chair individuel (j^{-1}) ; ma , mb et mc : paramètres de la relation PSSC-mortalité.

1.3.3.1 Recrutement et vieillissement

Dans le cas particulier de la première classe d'âge, le recrutement correspond au transfert des larves dans le compartiment benthique :

Si $\tau_F \leq \tau_D$

$$rA_1(t) = \sum_{i=a}^b XL_i(t) \times vitS(i) \times \left(1 - \frac{\tau_F}{\tau_D}\right)$$

$$\text{avec } \tau_F = \rho \times \left(\frac{K}{\ln\left(\frac{H}{z_0}\right) - 1} \right)^2 \times (\bar{U})^2$$

$$rA_i(t) = 0 \text{ sinon}$$

$X_i(t)$: effectifs de larves de la classe d'âge i de la boîte d'eau sus-jacente (ie : boîte d'eau de fond) (ind.m^{-3}) ;
 $\text{vitS}(i)$: vitesse de sédimentation des larves de la classe d'âge i dans la boîte d'eau sus-jacente (m.j^{-1}) ; τ_F : tension de frottement au fond (N.m^{-2}) ; τ_D : tension critique de dépôt (N.m^{-2}) ; ρ : densité de l'eau ; K : constante de Karman ; H : hauteur totale de la colonne d'eau (m) ; z_0 : longueur de rugosité² ; \bar{U} : vitesse moyenne du courant instantané³ (m.s^{-1}).

Il dépend :

- du flux de larves parvenant à l'interface eau-sédiment, qui correspond pour chaque classe d'âge de larves affectée d'une vitesse de sédimentation, au produit de la vitesse de sédimentation et de la concentration de larves dans le compartiment considéré ;
- des conditions hydrodynamiques régnant à l'interface eau-sédiment, représenté par la tension de frottement au fond.

Cas général :

Le transfert des individus d'une classe d'âge à l'autre a lieu tous les ans en un pas de temps (0.05 jours) et s'effectue en commençant par la plus grande classe d'âge pour finir par la plus petite. En effet, les bivalves n'étant pas suivis de manière individuelle, il importe peu que le transfert d'une classe d'âge à l'autre s'effectue en respectant la gaussienne de ponte ou en un seul pas de temps. Ce transfert est effectué avant la période de recrutement des larves de manière à éviter la dispersion numérique (si le transfert a lieu pendant la période de recrutement, une partie des individus fraîchement recrutés seraient transférés directement en classe d'âge suivante).

$$t_i = t_n - (3 \times \sigma_{T,n} + 2)$$

$$\text{Si } t \equiv t_i \pmod{365}$$

$$\text{Recrutement : } rA_i(t) = \frac{X_{i-1}(t)}{dt}$$

$$\text{Vieillessement : } vA_i(t) = -\frac{X_i(t)}{dt}$$

$$rA_i(t) = 0 \text{ et } vA_i(t) = 0 \text{ sinon.}$$

t_i : date de transfert ; t_n : date anniversaire moyenne du recrutement de la cohorte n .

1.3.3.2 Transfert des poids individuels

Le transfert des poids individuels est effectué de la même manière que pour les individus, en un pas de temps et en commençant par la plus grande classe d'âge pour finir par la plus petite :

² la longueur de rugosité caractérise la nature du fond. Dans ce travail, elle est fixe pour des raisons de simplification, et faute de données. Il pourrait cependant être intéressant de l'estimer pour les différentes strates sédimentaires de la Manche.

³ La vitesse moyenne du courant instantané utilisée dans chaque compartiment est une moyenne des résultats obtenus par Salomon et Breton (1993) avec un modèle 2D plus fin et un coefficient de marée de 70. Dans le modèle hydraulique, elle est modulée par le coefficient de marée du jour.

$t_i = t_n - (3 \times \sigma_{T,n} + 2)$
 Si $t \equiv t_i \pmod{365}$
 transfert : $= W_i(t) = W_{i-1}(t)$
 t_i : date de transfert ; t_n : date anniversaire moyenne du recrutement de la cohorte n.

1.4 Couplage du modèle démographique aux modèles trophique et biogéochimique

Le principe du couplage entre les trois modèles est présenté en **figure V-4**. Le modèle trophique calcule le poids de chair moyen pour chaque classe d'âge d'adulte, utilisé pour deux paramètres du modèle démographique : le taux de mortalité des adultes, et la fécondité des femelles. Les modèles trophique et démographique calculent respectivement le taux de filtration et l'effectif pour chaque classe d'âge, et par conséquent le taux de filtration global de la population qui détermine la ponction effectuée sur les concentrations de diatomées et de matière détritique pélagique calculées par le modèle biogéochimique. Ces dernières variables constituent pour le modèle trophique la quantité de nourriture disponible. Enfin, le taux de filtration global détermine également la ponction effectuée sur les densités larvaires.

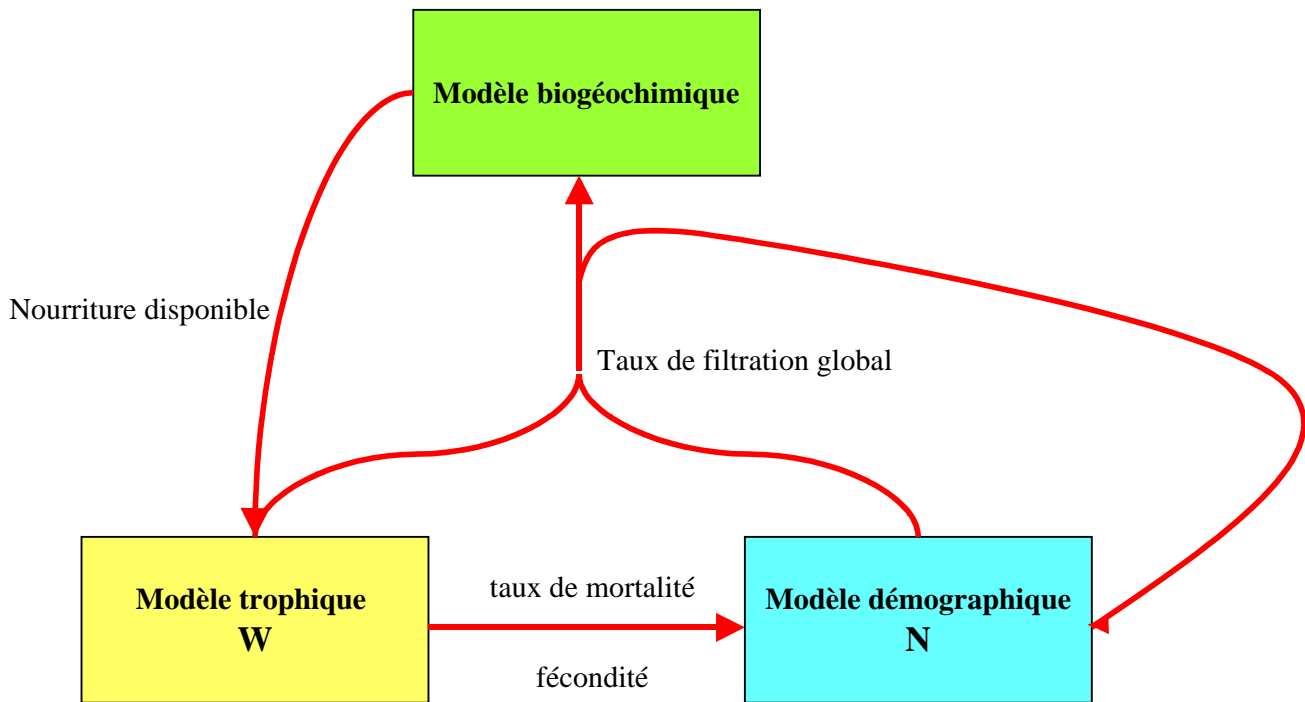


Figure V-4 : Interactions entre les trois modèles.

2 Cas de la palourde rose

2.1 Formulations spécifiques et paramétrisation

Les valeurs des différents paramètres du modèle sont présentés dans le **tableau V-1**. Dans le cas de la palourde rose, sont considérées deux périodes de ponte, et 12 classes d'âge à deux cohortes chacune. La première ponte est en principe partielle, et peu importante (Morvan, 1987, cf. **chapitre I-1.6**) ; cependant, Blanchard *et al* (1986a) notent, à l'occasion d'une étude des populations de palourdes dans le golfe Normand-Breton, la présence d'un bimodalisme annuel des tailles, qui confirme la contribution effective de la première ponte, et l'existence de deux cohortes distinctes. Les relations taille-fécondité obtenues par Morvan (1987) sont de type exponentiel (cf. **chapitre I-1.6.3**). Compte tenu du peu de données dont elle disposait sur les gros individus, il nous a semblé plus

raisonnable de limiter la fécondité des femelles à la plus grande fécondité mesurée de la manière suivante :

$$L_i = ta \cdot \ln(W_i) - tb$$

$$\text{Si } L_i \leq L \lim_n \quad F_{i,n} = fa_n \cdot L_i^{fb_n} - fc_n \cdot L_i^{fd_n}$$

$$\text{Sinon } F_{i,n} = F \lim_n$$

L_i : longueur de la coquille de l'individu à l'âge i (mm) ; ta et tb : paramètres de la relation longueur-poids ; $L \lim_n$: longueur du plus gros animal étudié ; $F_{i,n}$: fécondité d'une femelle de la classe d'âge i pour la période de reproduction n ; $F \lim_n$: fécondité du plus gros animal étudié ; avec fa_n , fb_n , fc_n et fd_n : paramètres de la relation fécondité-taille pour la période de reproduction n .

Cette relation implique que les femelles commencent à être fertiles aux environs de 200 mg PSSC.

Paramètres	Intitulés	Valeurs	Unités	Sources
n	Nombre de périodes de ponte dans l'année	2	s.u	Morvan, 1987
td ₁	Date de début de la 1 ^{ère} période de ponte	137	jours juliens	paramètres calculés d'après l'estimation des périodes de pontes par Morvan, 1987
tmax ₁	Date moyenne de ponte (max. de la gaussienne 1)	149		
σ _{T1}	Ecart-type sur la 1 ^{ère} ponte	4		
tf ₁	Date de fin de la 1 ^{ère} période de ponte	161		
td ₂	Date de début de la 2 ^e période de ponte	180		
tmax ₂	Date moyenne de ponte (max. de la gaussienne 2)	225		
σ _{T2}	Ecart-type sur la 2 ^e ponte	15		
tf ₂	Date de début de la 2 ^e période de ponte	270		
ta	Paramètres de la relation taille-poids	6.07	mm.mg ⁻¹	Données campagnes 2002
tb		0.3035	mm	
fa ₁	Paramètres de la relation taille-fécondité pour la 1 ^{ère} ponte	1.08x10 ⁻¹⁵	w.mm ⁻¹	Morvan, 1987
fb ₁		12.48	s.u	
fc ₁		9.20	w.mm ⁻¹	
fd ₁		2.40	s.u	
fa ₂	Paramètres de la relation taille-fécondité pour la 2 ^e ponte	3.57x10 ⁻²³	w.mm ⁻¹	
fb ₂		17.58	s.u	
fc ₂		9.20	w.mm ⁻¹	
fd ₂		2.40	s.u	
SR	Sex-ratio (pourcentage de femelles)	0.5	s.u	Morvan, 1987
p ₁	Taux d'éclosion des œufs de la 1 ^{ère} ponte	0.2	s.u	Paulet et al, 1997 (pour <i>Pecten maximus</i>)
p ₂	Taux d'éclosion des œufs de la 2 ^e ponte	0.5	s.u	
<i>mL</i>	<i>Taux de mortalité des larves</i>	<i>0.5</i>	<i>j⁻¹</i>	<i>calibration (cf. chap. 1-1.9)</i>
a	Classe d'âge minimum pour la chute des larves (9-10 j)	5	s.u	calibration
va	<i>Paramètres de l'équation de vitesse de chute des larves</i>	<i>100</i>	<i>m.j⁻¹</i>	<i>calibration d'après Mileikovsky, 1973)</i>
vb		<i>1</i>		
vc		<i>-0.6</i>	s.u	
vd		<i>12</i>		
ma	<i>Paramètres de la relation PSSC-mortalité</i>	0.3	an ⁻¹	calibration
mb		2.5	an ⁻¹	
mc		0.01	mg ⁻¹	
τ _D	<i>Tension critique de dépôt des larves</i>	3	N.m ⁻²	calibration
t ₁	Date moyenne d'anniversaire du recrutement suivant la 1 ^{ère} ponte	149+21	jours juliens	d'après Morvan, 1987 en comptant une durée moyenne de vie larvaire de 21 jours
t ₂	Date moyenne d'anniversaire du recrutement suivant la 2 ^e ponte	225+21		
ρ	Densité de l'eau de mer	1000	Kg.m ⁻³	Hoch, 1995
K	Constante de Karman	0.4	s.u	
z	Longueur de rugosité	0.0001	m	

Tableau V-1 : Valeurs des paramètres du modèle dans le cas de la palourde rose. Les lignes en italique correspondent aux paramètres pour lesquels plusieurs valeurs ont été testées.

2.2 Résultats sur 1 an

Une simulation est réalisée sur un an, avec un enregistrement quotidien des résultats. Elle débute le premier jour de l'année, avec une densité initiale de palourdes roses de 10 ind.m⁻² de la classe d'âge 4 (2^e cohorte) dans tous les compartiments. Le poids individuel de cette classe d'âge est initialisé à 500 mg. Les résultats sont présentés pour le compartiment 28 (Baie de Saint-Brieuc).

2.2.1 La reproduction

Les palourdes adultes pondent à 2 reprises, la deuxième ponte étant bien plus importante et sur une plus grande période que la première (figure V-5A).

La densité de larves dans la colonne d'eau (intégrée par m² de fond) évolue parallèlement à la quantité d'œufs pondus : leur mortalité est forte, et l'essentiel de la population larvaire est donc

constitué de la première classe d'âge (**figure V-5B**). Les courbes d'évolution de la densité de chaque classe d'âge oscillent avec une fréquence de 2 jours du fait de l'alternance de l'arrivée et du départ des larves d'une classe d'âge à l'autre.

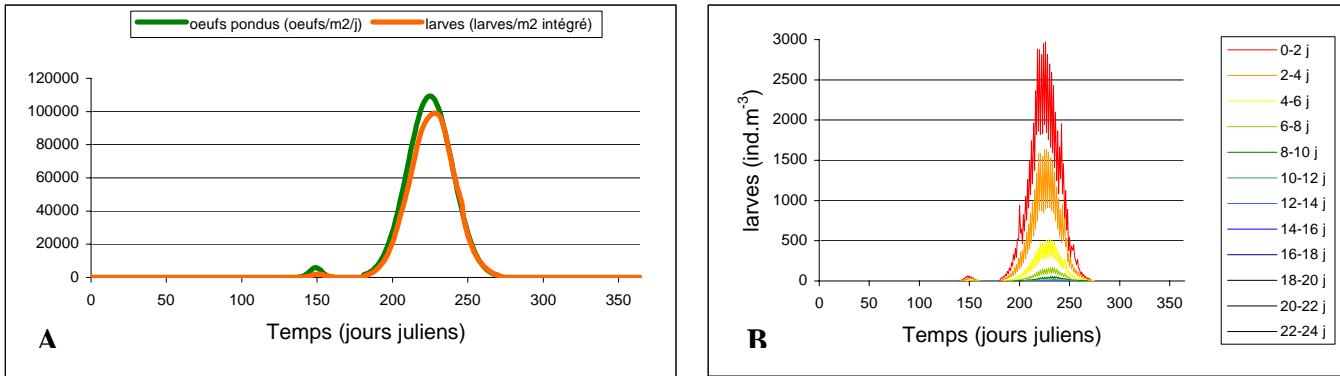


Figure V-5 : Ponte des palourdes roses par m² de fond, et densité totale de larves par m² intégrée sur toute la colonne d'eau (A) ; évolution de la densité larvaire dans la boîte d'eau de fond par classe d'âge de 2 jours (B).

Les larves se déposent sur le fond et recrutent, le recrutement de la 2^e cohorte étant 150 fois environ plus important que celui de la première cohorte (**figure V-6**). Ce rapport est variable d'un compartiment à l'autre puisque le dépôt des larves dépend des conditions hydrodynamiques instantanées (tension de frottement) variant dans l'espace et dans le temps. Lorsque le recrutement est terminé, la densité des juvéniles cesse d'augmenter et diminue du fait de la mortalité importante (elle est fonction du poids individuel).

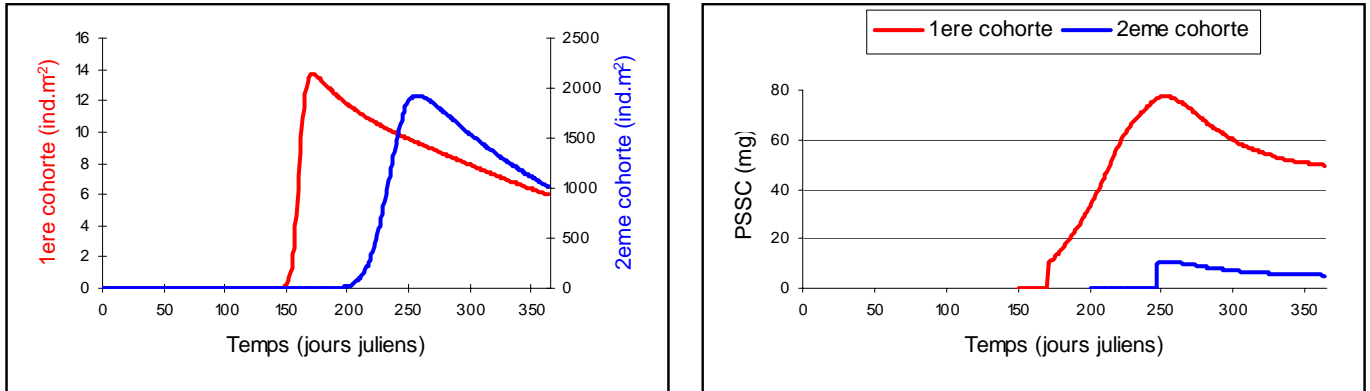


Figure V-6 : Recrutement des juvéniles des deux cohortes sur le fond : densité et croissance.

Le poids des juvéniles est initialisé à 10 mg à la date moyenne de recrutement (1^{ère} cohorte : jour 170, 2^e cohorte : jour 246). Comme cela a été observé dans le chapitre précédent, les juvéniles de la première cohorte disposent de plus de temps avant l'hiver pour prendre du poids, ce qui entraîne une meilleure survie, et une avance dans la croissance qui se prolongera quelques années (**figure V-6**).

2.2.2 Vie des adultes

Une seule classe d'âge benthique était représentée au départ de cette simulation, la classe d'âge 4 (2^e cohorte). Les individus survivants ainsi que leur poids sont transférés dans la classe d'âge 5 (**figure V-7**) avant la date anniversaire de leur recrutement (pour éviter des problèmes de dispersion cf. section 1.3.3.1), mais leur âge est bien sûr calculé avec la date anniversaire du recrutement. La

densité des individus diminue sous l'effet de la mortalité (plus faible que pour les juvéniles, car leur poids est plus important), tandis que le poids individuel évolue selon le « Scope For Growth » calculé par le sous-modèle de croissance (cf. **chapitre IV-4**).

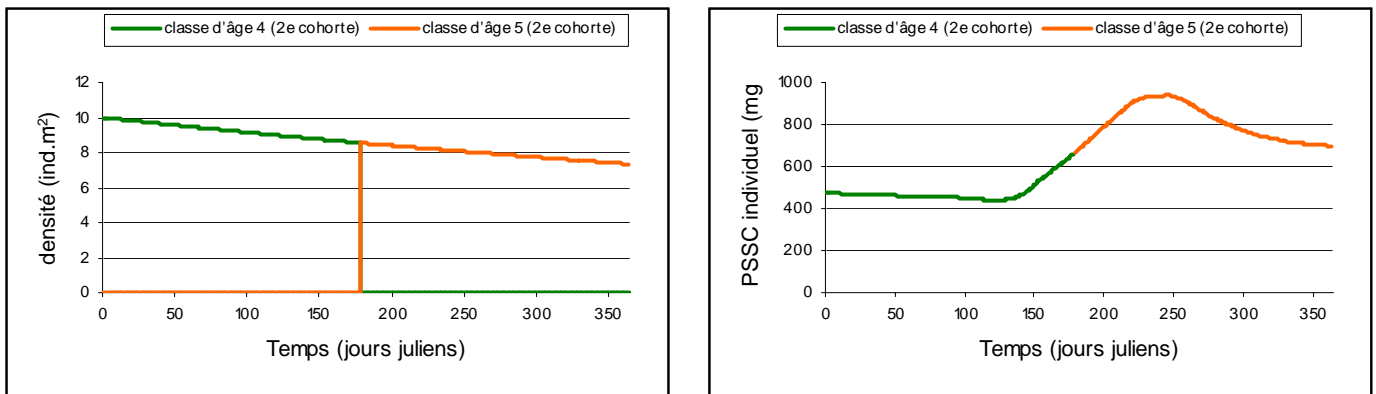


Figure V-7 : Evolution annuelle de la densité et du poids des palourdes rose de la classe d'âge 4 puis de la classe d'âge 5.

Le taux de filtration de la population de palourde est sensible aux recrutements de juvéniles qui filtrent très peu mais sont nombreux (**figure V-8**). L'augmentation brutale du taux de filtration au jour 246 s'explique par le fait que bon nombre de juvéniles ont déjà recruté au moment où leur poids est initialisé à 10 mg (date moyenne de recrutement), or le taux de filtration individuel est calculé avec ce poids (cf. **chapitre IV-4**), puis multiplié par le nombre d'individus dans la classe d'âge.

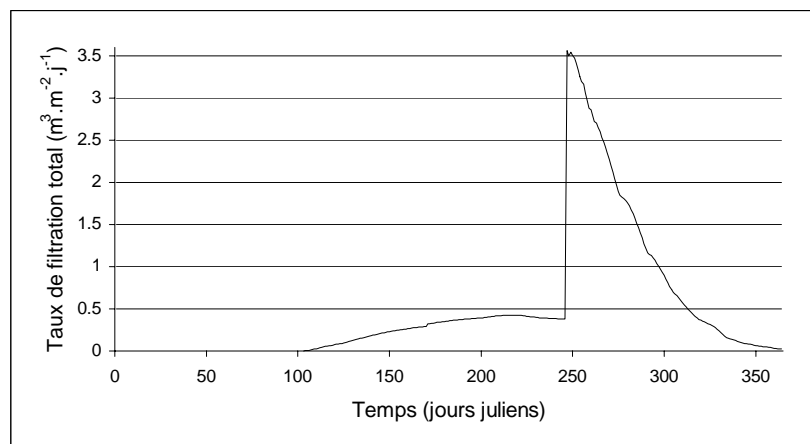


Figure V-8 : Evolution annuelle du taux de filtration de la population de palourdes.

2.3 Résultats sur 15 ans

2.3.1 Simulation nominale

Il s'agit de la même simulation poursuivie sur 15 ans, avec un enregistrement tous les 30 jours. La situation se stabilise relativement rapidement (après 10 ans environ, **figure V-9**). Les oscillations de période annuelle de la densité moyenne de palourdes roses sont dues à l'apport annuel de jeunes recrues dont une grande proportion disparaît rapidement.

Les résultats obtenus en terme de concentrations de nourriture et de température en situation stabilisée (15^e année de simulation) sont présentées pour quelques compartiments en **annexe 6**.

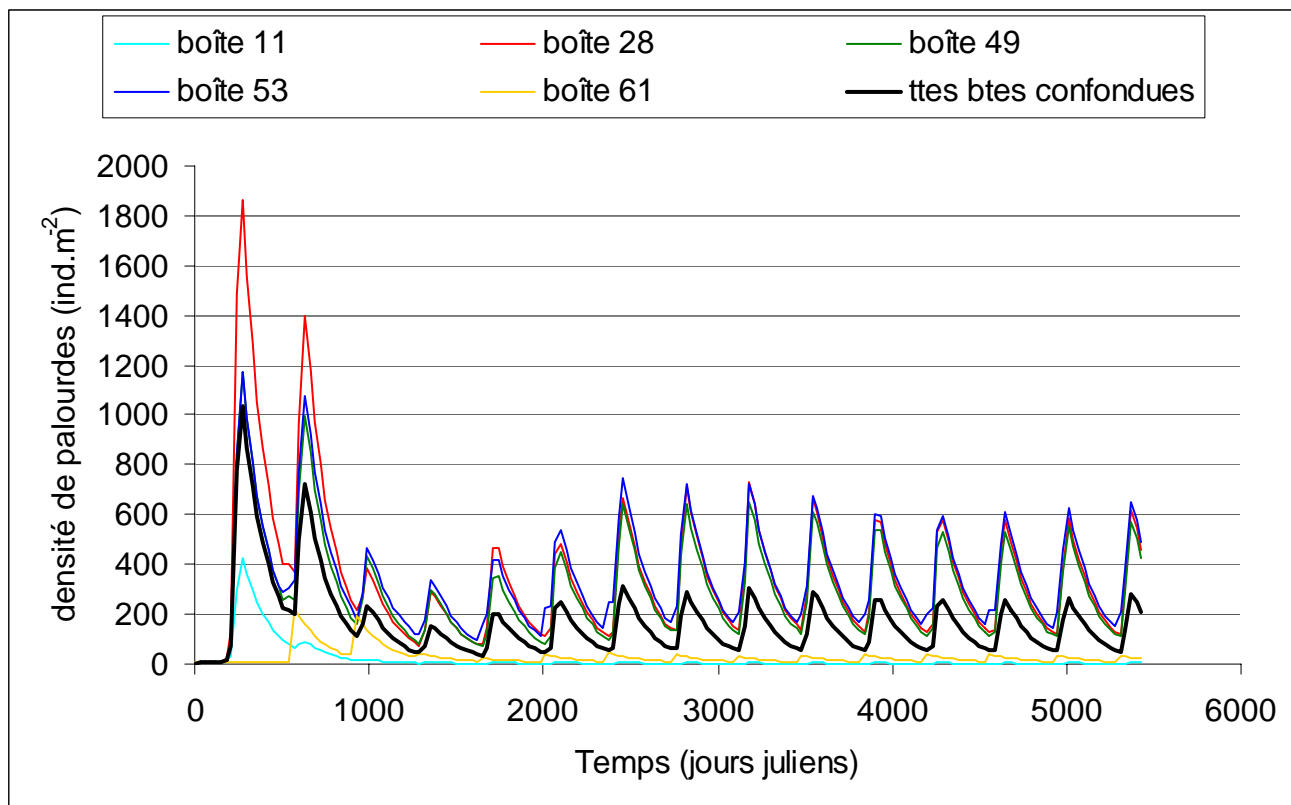


Figure V-9 : Evolution de la densité moyenne de palourdes roses (toutes classes d'âge confondues) dans l'ensemble des compartiments de la Manche.

En situation stabilisée (figure V-10A), le recrutement de la première cohorte est peu important, les densités maximales de juvéniles en fin de période de ponte (jour 180) ne dépassant pas les 8 ind.m⁻², en Baie de Seine. Les zones de recrutement préférentiel sont en Baie de Saint-Brieuc, au sud du cap de la Hague, dans la partie occidentale de la Baie de Seine et au large, à l'embouchure de la Seine et enfin le long des côtes de la Cornouaille anglaise. Après le recrutement de la 2^e cohorte (jour 260, figure V-10B), les densités maximales de juvéniles sont bien plus élevées (jusqu'à plus de 500 ind.m⁻²), les zones de recrutement préférentiel s'étendant à l'ensemble du GNB avec toujours des densités maximales en Baie de Saint-Brieuc, au large de la Cornouaille anglaise et à l'ensemble des côtes françaises de la Manche orientale. Dans cette dernière zone, l'importance du recrutement est dû notamment au nombre (cf. figure V-11) très important des adultes (reproducteurs) que le modèle génère dans la partie orientale de la Baie de Seine, ce qui ne correspond pas à la réalité.

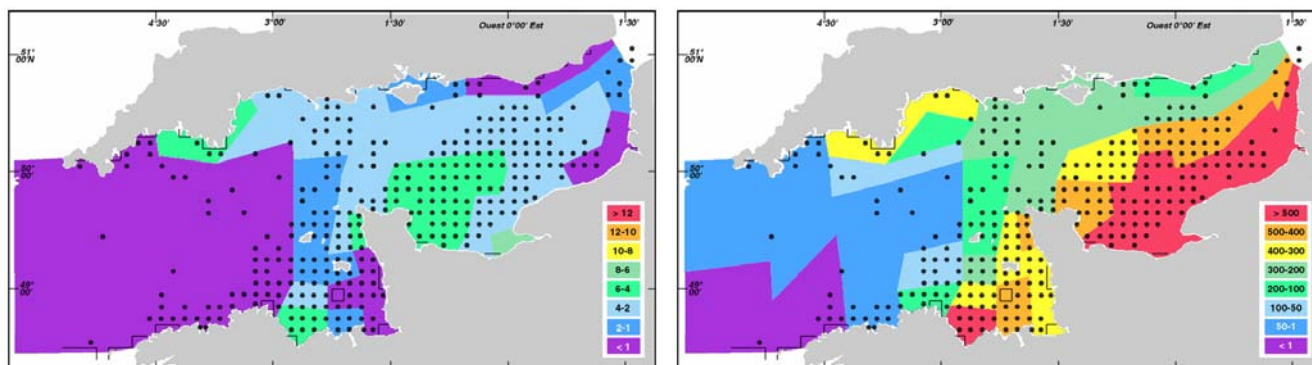


Figure V-10 : Recrutements après la première (a) et la deuxième période de ponte (b), au cours de la 15^e année de simulation, comparés aux données de présence-absence de la palourde rose d'après Cabioch, Gentil, Glaçon et Rétière, 2002.

Dans le but de confronter les résultats du modèle aux données de répartition dont nous disposons, nous avons choisi de ne représenter que les palourdes de 2 ans et plus (**figure V-11**). En effet, il a été vu précédemment que dans les conditions du GNB, cet âge correspondait à une taille seuil à partir de laquelle nous étions certains que toutes les palourdes prélevées étaient repérées et comptées. Cette constatation correspond à notre propre protocole d'étude, mais il semble raisonnable de l'appliquer aux données fournies par Mr Cabioch.

Les résultats du modèle indiquent l'absence des palourdes dans l'ensemble de la Manche occidentale, ce qui est relativement conforme à la réalité (**figure V-11**). Le faible recrutement observé dans ce secteur après la deuxième ponte (cf. **figure V-10**, et **V-12** : boîte 11) est donc d'origine allochtone et il ne permet pas le maintien de populations. Les faibles ressources trophiques disponibles entraînent une croissance nulle ou très faible (**figure V-13** : boîte 11) et par conséquent une forte mortalité. L'existence de populations le long des côtes bretonnes n'est pas reproduite dans le modèle. A l'ouest du méridien 3° W, la palourde n'est présente selon le modèle qu'en Baie de Cornouaille, dans la Great West Bay (GWB) et au large de celle-ci. Ceci est confirmé par les mesures, excepté dans la partie occidentale de la GWB où le modèle indique pourtant de fortes densités. Les conditions trophiques plus favorables (**figure V-13** : boîte 5) combinés aux temps de résidence importants caractérisant le nord-ouest de la Manche occidentale sont à l'origine de cette présence.

Dans le GNB, les densités maximales sont observées en Baie de Saint-Brieuc, ainsi qu'au sud du cap de la Hague. Dans la réalité, ces zones abritent effectivement des populations importantes de palourdes (**figure I-14**), cependant les gisements existant autour de Chausey, entre Jersey et la côte, et au sud-ouest de Jersey sont moins bien représentés. La précision du modèle ne permet toutefois pas une reproduction détaillée de la situation réelle dans ce secteur, et la présence importante de l'espèce y est reproduite de manière très satisfaisante. La forte capacité de rétention des larves (**figure V-10**), et des conditions trophiques favorables au maintien de populations importantes et fécondes sont à l'origine de cet état de fait.

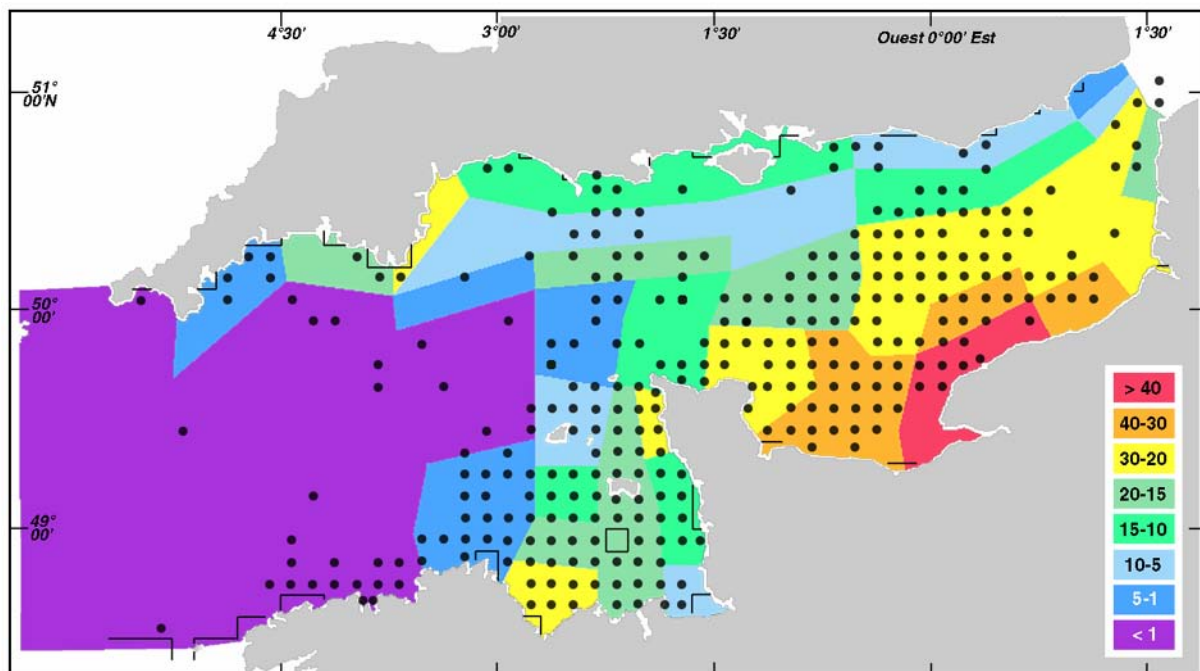


Figure V-11 : Répartition des palourdes de deux ans et plus à la fin de la 15^e année de simulation, comparés aux données de présence-absence de la palourde rose d'après Cabioch, Gentil, Glaçon et Rétière, comm. pers.

Les forts courants de la Manche centrale sont à l'origine d'un transit rapide des larves qui n'y recrutent donc que très peu, lorsque les coefficients de marée sont faibles et dans certaines zones abritées où la tension de frottement au fond n'est pas trop importante.

Le découpage du secteur en compartiments limite l'aptitude du modèle à reproduire ceci, d'autant plus que les tensions de frottement au fond sont calculées de manière relativement sommaire. La tension critique de dépôt a donc été un paramètre difficile à calibrer (voir aussi la simulation E de l'étude de sensibilité). Les résultats du modèle indiquent néanmoins des densités moyennes relativement peu importantes dans ce secteur, ce qui constitue une représentation correcte à l'échelle considérée.

Aux environs de l'île de Wight, les vitesses de courants chutent rapidement, ce qui favorise à la fois une meilleure rétention des larves d'origine autochtone et la concentration de larves d'origine allochtone. Les conditions trophiques y semblent en outre favorables (la production primaire y est du même ordre de grandeur que dans le GNB, **figure I-15**). Les palourdes sont toutefois absentes de ce secteur, contrairement aux résultats du modèle.

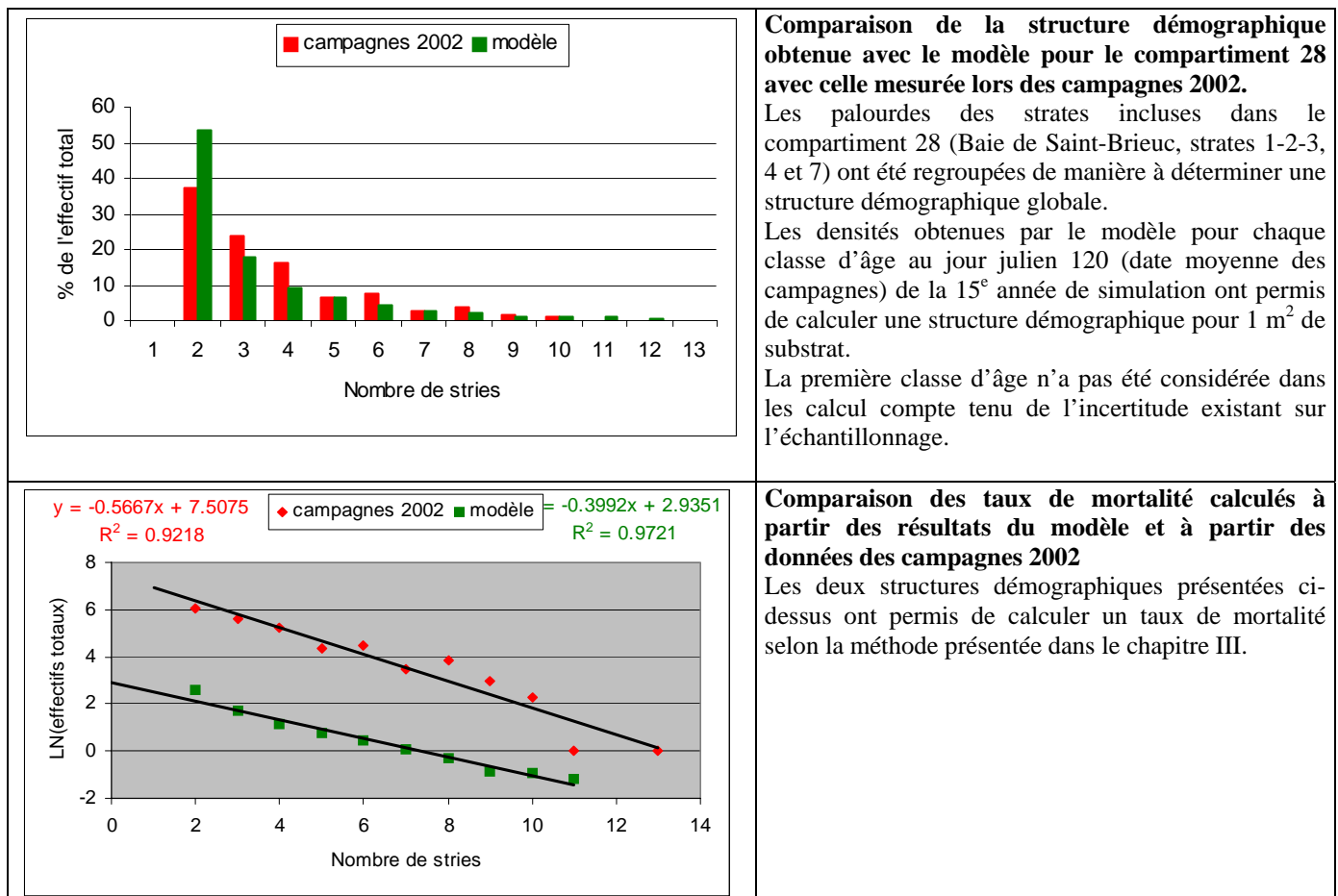
En Manche orientale, le modèle indique des densités importantes dans un vaste secteur en Baie de Seine et le long des côtes du pays de Caux. La palourde y est effectivement largement répartie sauf dans la partie orientale de la Baie de Seine et dans une large bande au large de la baie de Somme.

En Manche orientale, les conditions hydrodynamiques et trophiques sont particulièrement favorables à l'implantation et au maintien de populations importantes de palourdes, si ce n'est certaines zones dans lesquelles les courants restent forts (large de Fécamp, détroit du Pas de Calais) et surtout de vastes zones caractérisées par leur forte turbidité : environs de l'île de Wight, Baie de Seine orientale, et environs de la Baie de Somme. Il a été vu précédemment que les palourdes ne se maintiennent pas dans les zones turbides ; ceci est pris en compte dans le modèle tout au moins pour ce qui concerne la nutrition (**chapitre IV-4**). Cela ne suffit visiblement pas à expliquer l'absence totale de l'espèce de ces zones, ce qui sera discuté ultérieurement.

Les structures démographiques des populations de divers secteurs de la Manche (**figure V-12**) se caractérisent par leur régularité : contrairement à ce qui se passe dans la réalité, les conditions environnementales durant la reproduction (gamétogenèse, ponte, transport larvaire, recrutement) sont identiques d'une année sur l'autre. Ainsi en situation stabilisée, le recrutement est le même d'une année sur l'autre, et l'évolution de chaque génération est semblable à celle de la précédente et de la suivante.

La quantité de recrues dépend de la densité de la population et de sa fécondité dans le secteur, de la rétention des larves émises par cette population, mais aussi de l'apport de larves provenant d'autres populations. La mortalité est très importante durant les deux premières années de vie benthique : 87 à 90% des individus recrutés disparaissent la première année, puis 76 à 81% des individus de 1 an disparaissent au cours la 2^e année. Ces proportions varient selon l'adéquation entre la capacité trophique du milieu (régulant le poids individuel et par conséquent la mortalité), le nombre de recrues au départ et la population déjà installée.

Les résultats obtenus avec le modèle au niveau du compartiment 28 Baie de Saint-Brieuc ont été comparés avec les données acquises lors des campagnes 2002 (**encadré V-1**).



Encadré V-1 : Comparaison des résultats du modèle avec les données des campagnes 2002 en Baie de Saint-Brieuc

A l'exception des compartiments dans lesquels la croissance des individus est impossible ou extrêmement faible, quelle que soit la quantité d'individus présents, les courbes de croissance restent assez uniformes, comparées à celles obtenues avec le modèle de croissance seul (**chapitre IV-4**). Les courbes de croissance du GNB sont comparées aux mesures disponibles (cf. **chapitre IV**, les résultats du modèle présentés en **figure V-13** correspondent au jour 115 : le 25 avril), et la croissance dans les compartiments 28, 29 et 30 à l'équilibre est bien plus faible que la croissance réelle.

Il semble que la situation d'équilibre obtenue par le modèle corresponde à une occupation maximale de chaque secteur en fonction de sa capacité trophique, avec par conséquent une compétition trophique particulièrement forte. La courbe de croissance moyenne obtenue dans l'ensemble des secteurs favorables (compartiment 28, 29, 49, 53) correspond alors à l'équilibre du rapport : poids (donc mortalité et fécondité) – occupation de la zone pour la paramétrisation choisie.

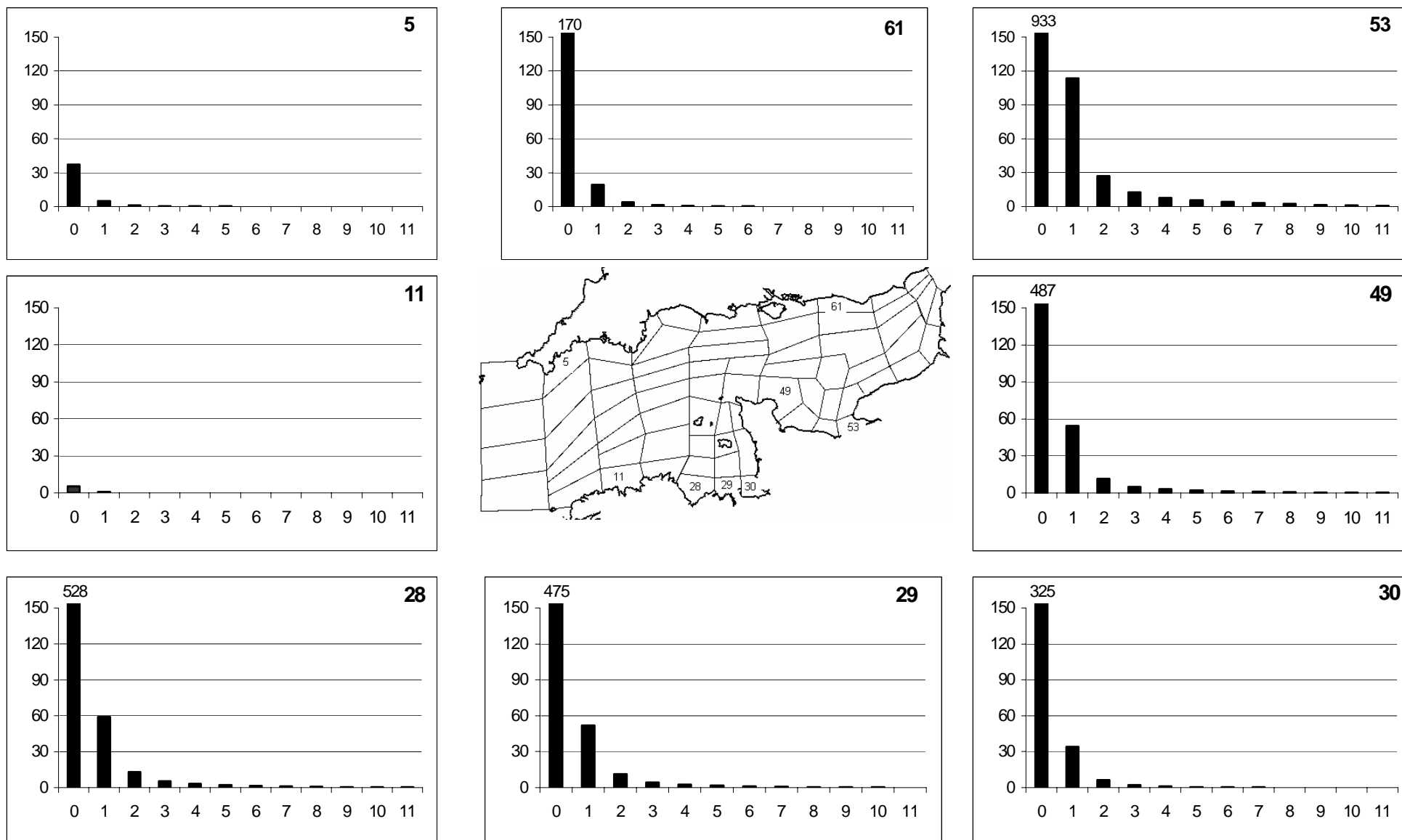


Figure V-12 : Résultats de la simulation nominale en terme de structure démographique la 15^e année de simulation. Il s'agit de la deuxième cohorte, représentée à la fin du recrutement suivant la 2^e ponte (jour 260). La population est représentée par le nombre d'individus par m^2 en fonction du nombre de stries.

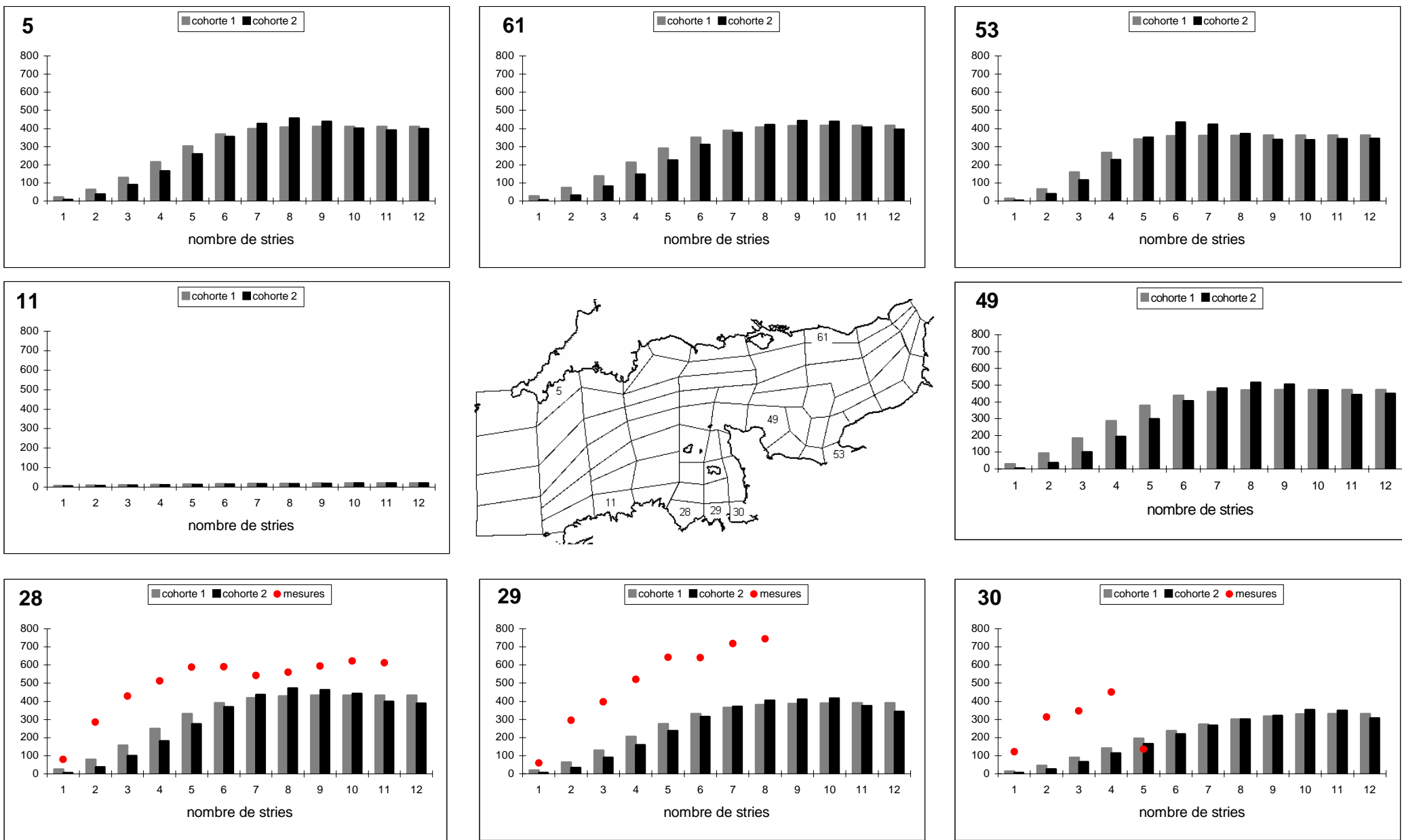


Figure V-13 : Résultats de la simulation nominale en terme de croissance individuelle la 15^e année de simulation (j 115). Les poids secs sont exprimés en mg.

2.3.2 Etude de sensibilité

Il s'agit avant tout de tester le comportement du modèle en cas de paramétrisation différente, et de vérifier la cohérence des résultats obtenus. Nous n'avons pas réalisé d'analyse de sensibilité systématique et quantitative.

Cinq paramètres du modèle sont concernés, correspondant aux deux étapes de la structuration des populations de palourdes :

- la phase larvaire :

Les larves sont considérées selon les auteurs et les échelles spatiales comme de simples particules passives, auxquelles leur forme, leur structure, leur poids confèrent un ensemble de propriétés physiques comme n'importe quel grain de sédiment (à ceci près que ces propriétés varient au cours du développement larvaire), ou comme des particules avec un compartiment actif capable de modifier dans certains cas leur propriétés physiques « de structure » (Butman, 1987 ; Mileikovsky, 1979 ; Chia et al, 1984 ; Deksheniaks *et al*, 1996).

Les propriétés physiques (qu'elles soient structurelles ou comportementales) prises en compte dans le modèle sont, leur comportement vis à vis de la dispersion (au travers du facteur de dispersion $\beta^{(4)}$), leur vitesse de chute (fonction de l'âge dans le modèle), et enfin leur comportement vis à vis de la turbulence lors du recrutement sur le substrat (au travers de la tension critique de dépôt). Ces trois paramètres sont testés.

Le taux de mortalité des larves constitue un paramètre également important et difficile à estimer.

- la phase benthique :

L'unique processus de structuration pris en compte à ce stade correspond à la croissance individuelle moyenne, selon les conditions trophiques et climatiques, qui détermine la survie des animaux. Deux autres formulations de la relation entre la mortalité et le poids de chair individuel ont été testés, qui sont présentées en **figure V-14**.

⁴ En pratique ce facteur de dispersion sert à calculer le volume d'eau échangé par dispersion entre les compartiments (Hoch, 1995) donc il n'est pas spécifique aux larves. Après vérification, il s'est avéré cependant que sa modification n'avait pas d'influence notable sur les résultats du modèle de production primaire.

Simulations	LARVES				ADULTES
	Dispersion β	Tx de mortalité	Vitesse de chute	Tension critique de dépôt	Tx de mortalité
A	3	0.5	$100/(1+e^{-0.6.age+12})$	3	$0.3+2.2.e^{-0.01.W}$
B	7	0.7	$100/(1+e^{-0.6.age+12})$	3	$0.3+2.2.e^{-0.01.W}$
C	7	0.3	$100/(1+e^{-0.6.age+12})$	3	$0.3+2.2.e^{-0.01.W}$
D	7	0.5	$50/(1+e^{-0.6.age+12})$	3	$0.3+2.2.e^{-0.01.W}$
E	7	0.5	$100/(1+e^{-0.6.age+12})$	1.5	$0.3+2.2.e^{-0.01.W}$
F	7	0.5	$100/(1+e^{-0.6.age+12})$	3	$0.3+2.2.e^{-0.015.W}$
G	7	0.5	$100/(1+e^{-0.6.age+12})$	3	$0.3+2.2.e^{-0.007.W}$

Tableau V-2 : Récapitulation des simulations effectuées pour l'étude de sensibilité.

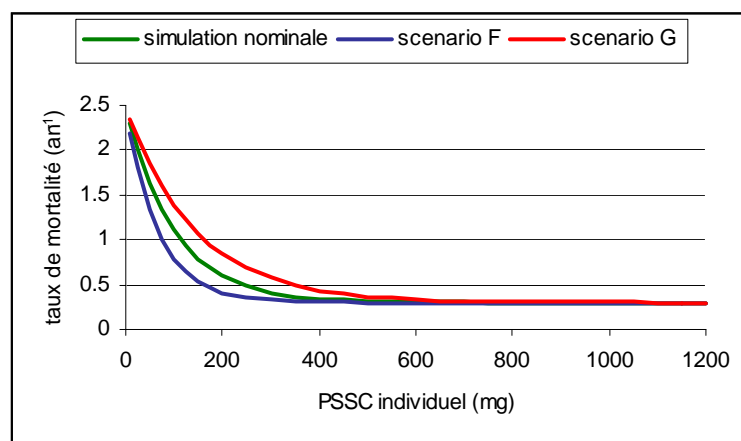


Figure V-14 : Relations entre la mortalité et le poids de chair individuel : la relation nominale et les deux relations testées.

Les résultats des 7 simulations effectuées sont présentées en **figure V-15**. Seules sont étudiées les cartes de répartition en situation stabilisée des juvéniles des deux cohortes après le recrutement et des adultes de plus de 2 ans. (Les conditions initiales et la durée de la simulation sont identiques à celles de la simulation nominale)

La simulation A correspond à une dispersion plus réduite des larves, ce qui entraîne a priori un transport larvaire plus conforme à la circulation résiduelle, globalement dirigée d'ouest en est (**figure I-8**). Ainsi en Manche occidentale, il avait été observé que le maintien de populations de palourdes était impossible, et que le recrutement observé était d'origine allochtone. Les résultats de la simulation A indiquent une réduction nette de la zone approvisionnée en larves, ce qui se traduit par une moindre implantation des palourdes dans la partie centrale de la Manche occidentale, au profit des zones périphériques, probablement à l'origine de l'approvisionnement : la Baie de Cornouaille et le sud-ouest du GNB.

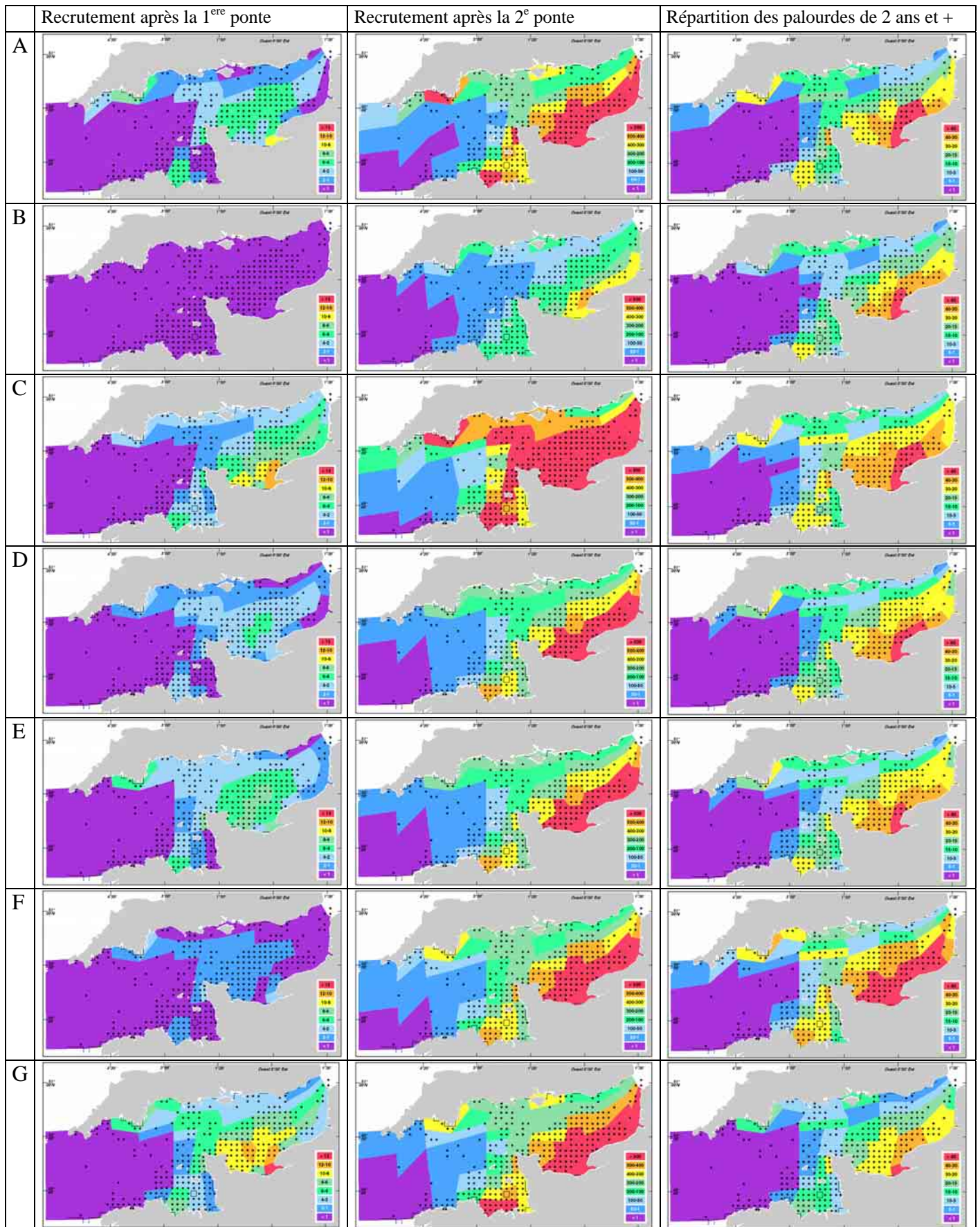


Figure V-15 : Résultats des simulations effectuées pour l'analyse de sensibilité

De la même manière, en Manche orientale, les palourdes sont plus concentrées le long des côtes françaises, au détriment des zones nord et centre.

Les variations du taux de mortalité larvaire (scenarii B et C, **figure V-15**) se traduisent par des changements très importants au niveau du recrutement. Au niveau de la population adulte, ceux-ci sont relativement atténués : l'augmentation du taux de mortalité se traduit par une régression des populations de palourdes en Manche occidentale, et une diminution des densités en Manche orientale sud et centre. Il y a peu de variations dans le GNB et en Manche centrale. La baisse du taux de mortalité entraîne au contraire l'extension des populations en Manche occidentale au centre et le long des côtes anglaises, une augmentation des densités dans le GNB, et en Manche orientale.

Dans le scénario D (**figure V-15**), la vitesse maximale de chute des larves est divisée par 2. Ceci a pour effet global de réduire uniformément le recrutement dans l'ensemble de la Manche : la phase larvaire se trouve en effet prolongée et une proportion plus importante des larves disparaît du fait de la mortalité. La population d'adultes est peu affectée : sa répartition reste identique hormis en Manche occidentale. La diminution du recrutement dans la partie centrale implique une baisse des densités de palourdes voire leur disparition.

L'effet de la baisse de la tension critique de dépôt sur le recrutement et la densité de la population adulte (scenario E, **figure V-15**) se fait principalement sentir en Manche centrale, au large du cap de la Hague, là où les tensions de frottement sont les plus importantes. Le recrutement est cependant encore suffisant pour y permettre la présence des palourdes.

Une baisse plus rapide du taux de mortalité en fonction du poids (scénario F, **figure V-15**) se traduit par des densités plus importantes de palourdes adultes (particulièrement le long des côtes anglaises à l'ouest, dans le GNB, et en Manche orientale de manière générale). Cependant, la compétition trophique se fait plus sentir, et les palourdes adultes sont moins grosses, par conséquent moins fécondes, ce qui entraîne un recrutement moins important notamment pour la 1^{ère} ponte.

A l'inverse, un taux de mortalité diminuant moins rapidement avec le poids (scénario G, **figure V-15**) entraîne une baisse des densités de palourdes (particulièrement en Manche occidentale centrale, dans le GNB, et en Manche orientale de manière générale). La compétition trophique est alors plus faible, les individus plus gros et par conséquent plus féconds, ce qui se répercute sur le recrutement plus important. Les courbes de croissance obtenues pour ce scénario (non figurées) se rapprochent plus des mesures dans le GNB que celles obtenues avec la simulation nominale (**figure V-13**), cependant, les résultats en terme de répartition des palourdes ne sont pas aussi satisfaisants (cf. carte de répartition des palourdes de 2 ans et + du scénario G, **figure V-15**).

2.3.3 Colonisation de la Manche

Il nous a semblé également intéressant de tester le comportement du modèle en situation de colonisation. Selon Rétière et Cabioch (cf. **chapitre I-2.3.1**), la palourde rose aurait pu pénétrer en Manche par le couloir de forts courants le long des côtes bretonnes, atteindre le GNB et s'y développer, puis rayonner à partir de cette région favorable. En considérant une situation initiale de 30 palourdes de 4 ans (cohorte 2) par mètre carré uniquement dans le compartiment au nord de la mer d'Iroise, une simulation est réalisée sur 30 ans, avec un enregistrement tous les ans. Les valeurs des paramètres sont celles de la simulation nominale.

Les résultats figurent en **annexe 3**. De manière générale, la colonisation de la Manche par la palourde rose s'effectue dans le sens inverse des aiguilles d'une montre. La population d'origine sur la côte nord du Finistère disparaît peu à peu ; elle est à l'origine de l'implantation progressive

de la palourde dans le GNB, puis dans le sud de la Manche centrale, en Baie de Seine et le long des côtes du pays de Caux (8 ans). Par la suite, la palourde atteint les côtes anglaises en Manche centrale, et en Manche orientale, là où les côtes sont les plus proches, et progresse d'est en ouest. Sa répartition est stabilisée au bout de 16 ans.

3 Cas de l'amande de mer

3.1 Formulations spécifiques et paramétrisation

Les valeurs des différents paramètres du modèle sont présentés dans le **tableau V-3**.

Il a été vu précédemment que chez l'amande de mer, la gamétogenèse semble avoir lieu toute l'année, les pontes étant espacées de 1 mois à 1 mois et demi, excepté durant environ 2 mois en hiver (décembre-janvier) et 2 mois en été (juillet-août). De plus, la gamétogenèse et les pontes sont asynchrones (cf. **chapitre 1-1.6.2**). Sur la base des résultats de Morvan (1987), cinq périodes de ponte d'environ 10 jours ont été considérées.

Pour des raisons de simplification, nous avons considéré que les pontes étaient synchrones. De la même manière, le modèle comporte 25 classes d'âge avec une seule cohorte afin de limiter le nombre de variables d'état.

Comme cela a déjà été vu pour la palourde, la fécondité des femelles a été limitée à la plus grande fécondité mesurée de la manière suivante :

$$L_i = ta.(1000.W_i)^{tb}$$

$$\text{Si } L_i \leq L \lim_n \quad F_{i,n} = fa_n.L_i^{fb_n} - fc_n.L_i^{fd_n}$$

$$\text{Sinon } F_{i,n} = F \lim_n$$

L_i : longueur de la coquille de l'individu à l'âge i (mm) ; W_i : poids individuel de chair sèche à l'âge i ; avec ta et tb : paramètres de la relation longueur-poids ; $L \lim_n$: longueur du plus gros animal étudié ; $F_{i,n}$: fécondité d'une femelle de la classe d'âge i pour la période de reproduction n ; $F \lim_n$: fécondité du plus gros animal étudié ; avec fa_n , fb_n , fc_n et fd_n : paramètres de la relation fécondité-taille pour la période de reproduction n .

D'après les résultats de Morvan, l'amande de mer est fertile à partir d'une taille d'environ 20 mm (longueur de la coquille).

Paramètres	Intitulés	Valeurs	Unités	Sources
n	Nombre de périodes de ponte dans l'année	5	s.u	Morvan, 1987
td ₁	Date de début de la 1 ^{ère} période de ponte	40	jours juliens	paramètres calculés d'après l'estimation des périodes de pontes par Morvan, 1987
tmax ₁	Date moyenne de ponte (max. de la gaussienne 1)	46		
tf ₁	Date de fin de la 1 ^{ère} période de ponte	52		
td ₂	Date de début de la 2 ^e période de ponte	89		
tmax ₂	Date moyenne de ponte (max. de la gaussienne 2)	95		
tf ₂	Date de début de la 2 ^e période de ponte	101		
td ₃	Date de début de la 3 ^e période de ponte	119		
tmax ₃	Date moyenne de ponte (max. de la gaussienne 3)	125		
tf ₃	Date de fin de la 3 ^e période de ponte	131		
td ₄	Date de début de la 4 ^e période de ponte	160		
tmax ₄	Date moyenne de ponte (max. de la gaussienne 4)	166		
tf ₄	Date de fin de la 4 ^e période de ponte	172		
td ₅	Date de début de la 5 ^e période de ponte	252		
tmax ₅	Date moyenne de ponte (max. de la gaussienne 5)	258		
tf ₅	Date de fin de la 5 ^e période de ponte	264		
σ _T	Ecart-type sur chacune des pontes	2		
ta	Paramètres de la relation taille-poids	43.394	mm.g ⁻¹	obtenus à partir des données des campagnes 2002
tb		0.3305	s.u	
fa ₁	Paramètres de la relation taille-fécondité pour les pontes de printemps	2.88x10 ⁻²	w.mm ⁻¹	Morvan, 1987
fb ₁		2.92	s.u	
fc ₁		1.2x10 ⁻⁵	w.mm ⁻¹	
fd ₁		4.77	s.u	
fa ₂	Paramètres de la relation taille-fécondité pour la ponte d'été	15.2	w.mm ⁻¹	
fb ₂		2.14	s.u	
fc ₂		1.2x10 ⁻⁵	w.mm ⁻¹	
fd ₂		4.77	s.u	
SR	Sex-ratio (pourcentage de femelles)	50	0.5	Morvan, 1987
p ₁	Taux d'éclosion des œufs	70	0.5	calibration
mL	Taux de mortalité des larves	0.5	j ⁻¹	calibration (cf. chap. 1-1.9)
a	classe d'âge minimum pour la chute des larves (9-10 j)	5	s.u	calibration
va	Paramètres de l'équation de vitesse de chute des larves	100	m.j ⁻¹	calibration d'après Mileikovsky, 1979
vb		1	s.u	
vc		-0.6		
vd		12		
ma	<i>Paramètres de la relation PSSC-mortalité</i>	0.3	an ⁻¹	<i>calibration</i>
mb		2.5	an ⁻¹	
mc		0.08	mg ⁻¹	
τ _D	Tension critique de dépôt des larves	2	N.m ⁻²	calibration
t ₁	Date moyenne d'anniversaire du recrutement suivant la 1 ^{ère} ponte	46+21	jours juliens	d'après Morvan, 1987 en comptant une durée moyenne de vie larvaire de 21 jours
ρ	Densité de l'eau de mer	1000	Kg.m ⁻³	Hoch, 1995
K	Constante de Karman	0.4	s.u	
z	Longueur de rugosité	0.0001	m	

Tableau V-3 : Valeurs des paramètres du modèle dans le cas de l'amande de mer. Les lignes en italique correspondent aux paramètres pour lesquels plusieurs valeurs ont été testées.

3.2 Résultats sur 1 an

Une simulation est réalisée sur un an, avec un enregistrement quotidien des résultats. Elle débute le premier jour de l'année, avec une densité initiale d'amandes de 10 ind.m^{-2} de la classe d'âge 5 dans tous les compartiments. Le poids individuel de cette classe d'âge est initialisé à 150 mg. Les résultats sont présentés pour le compartiment 28 (Baie de Saint-Brieuc).

3.2.1 La reproduction

Les amandes adultes pondent donc à 5 reprises, la ponte de fin d'été étant bien plus importante que celles de printemps (**figure V-16A**). La mortalité des larves est forte, par conséquent comme pour la palourde, l'essentiel de la population larvaire est constituée de la première classe d'âge (**figure V-16B**). Les concentrations larvaires sont nettement moins importantes dans le cas de l'amande que dans le cas de la palourde, la première espèce étant nettement moins fertile.

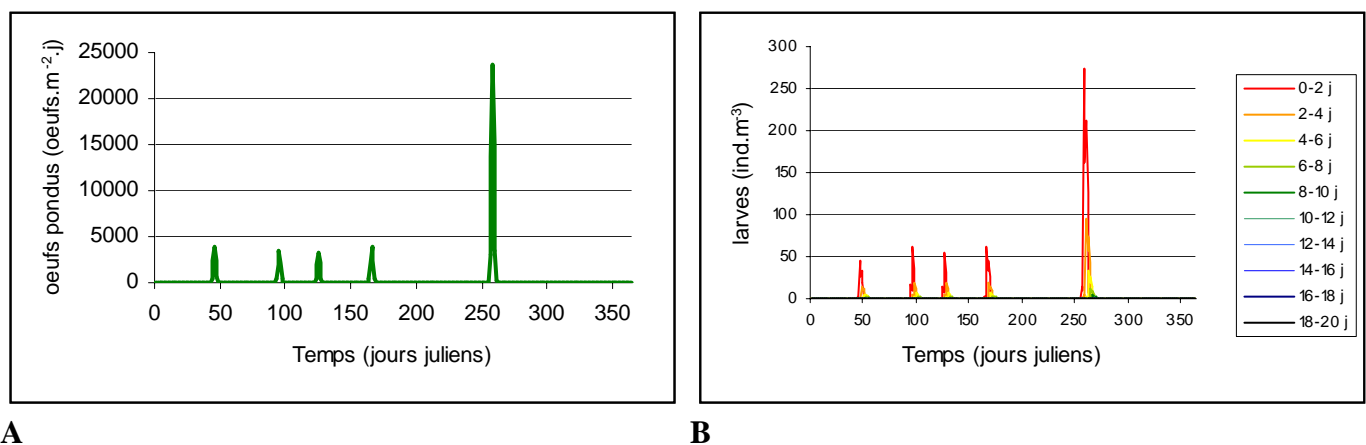


Figure V-16 : Ponte des amandes par m² de substrat (A) ; évolution de la densité larvaire dans la boîte d'eau de fond par classe d'âge de 2 jours (B).

La densité des juvéniles augmente progressivement au fil des recrutements printaniers, puis à l'occasion du recrutement de fin d'été, plus important (**figure V-17**). Lorsque le recrutement est terminé, la densité des juvéniles cesse d'augmenter et diminue du fait de la mortalité importante (elle est fonction du poids individuel). Le poids des juvéniles est initialisé à 10 mg à la date moyenne de recrutement (jour 204).

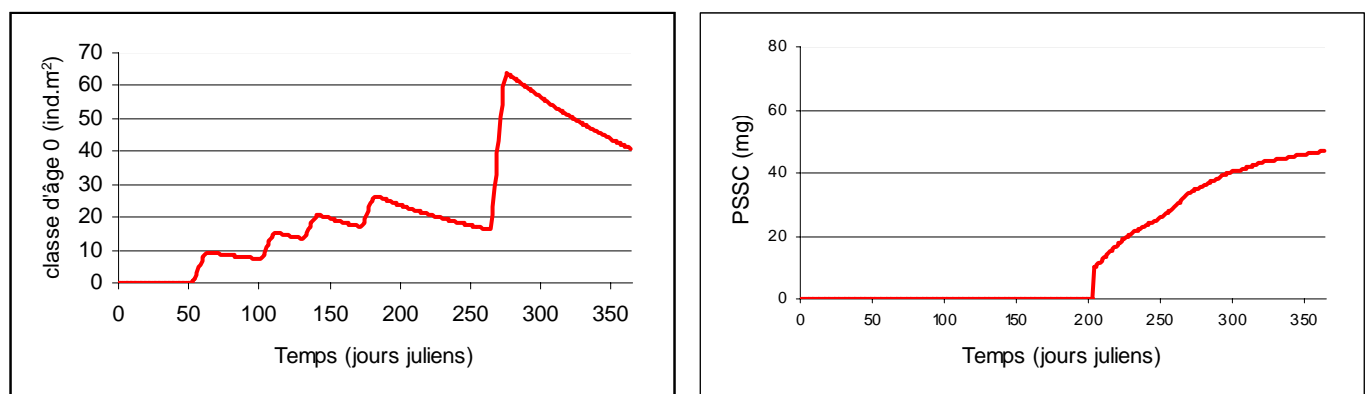


Figure V-17 : Recrutement des juvéniles des deux cohortes sur le fond : densité et croissance.

3.2.2 Vie des adultes

Une seule classe d'âge était représentée au départ de cette simulation, la classe d'âge 5. Les individus survivants ainsi que leur poids sont transférés dans la classe d'âge 6 (figure V-18) avant la date anniversaire de leur recrutement. La densité des individus diminue sous l'effet de la mortalité (plus faible que pour les juvéniles, car leur poids est plus important), tandis que le poids individuel évolue selon le « Scope For Growth » calculé par le sous-modèle de croissance (cf. chapitre IV-4). La croissance est bien moins rapide chez l'amande, et à 5 ans elle est loin d'être terminée (comme dans le cas de la palourde).

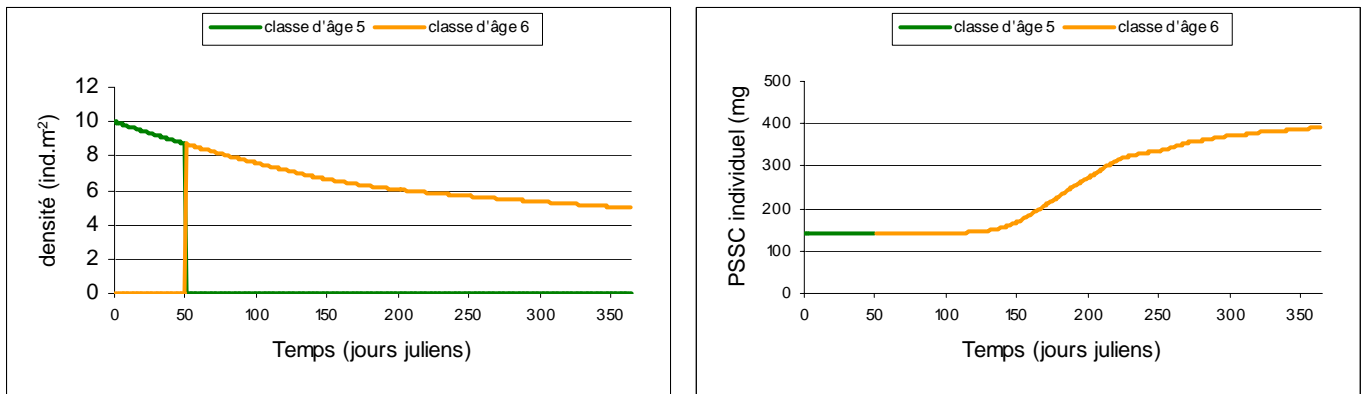


Figure V-18 : Evolution annuelle de la densité et du poids des amandes de la classe d'âge 5 puis de la classe d'âge 6.

3.3 Résultats sur 30 ans

Il s'agit de simulations sur 30 ans, avec un enregistrement tous les 30 jours. Avec une durée de vie plus longue et une fertilité plus faible, la situation se stabilise plus lentement chez l'amande (20 ans environ, non figuré).

Dans le but de confronter les résultats du modèle aux données de répartition dont nous disposons, nous avons choisi de ne représenter que les amandes de 4 ans et plus (figure V-19). En effet, il a été vu précédemment que dans les conditions du GNB, cet âge correspondait à une taille-seuil à partir de laquelle nous étions certains que toutes les amandes prélevées étaient repérées et comptées. Cette constatation correspond à notre propre protocole d'étude, mais il semble raisonnable de l'appliquer aux données fournies par Mr Cabioch.

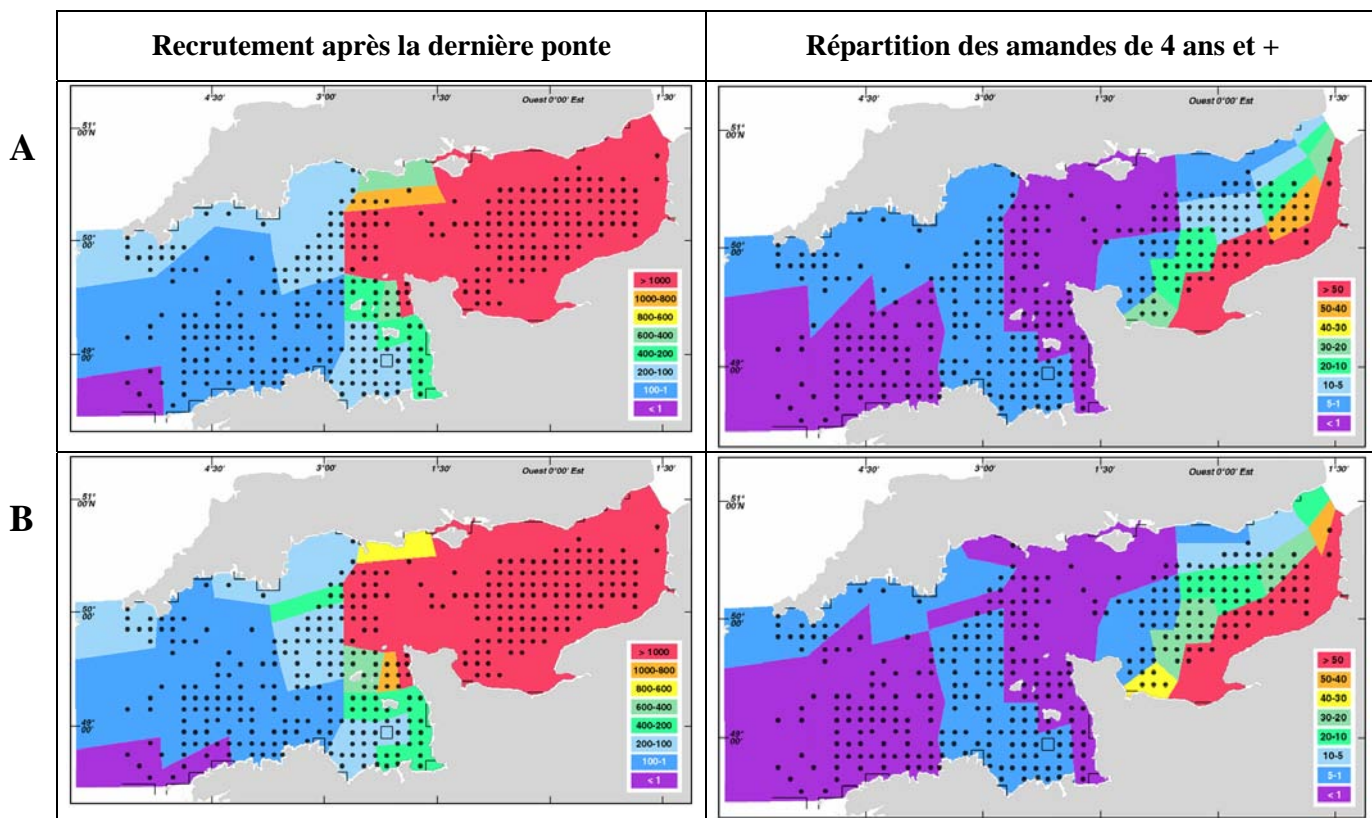


Figure V-19 : Répartitions simulées des juvéniles (classe d'âge 0) après le dernier recrutement (jour julien 300), et des amandes de 4 ans et plus à la fin de la 30^e année de simulation, comparées aux données de présence-absence d'après Cabioch, Gentil, Glaçon et Rétière, 2002.

De nombreux essais de simulations ont été effectués, dont deux seulement sont présentés ici (figure V-19). Seul le taux de mortalité des adultes varie, comme indiqué dans le tableau V-4.

Taux de mortalité des amandes adultes	
A	$mA(W_i) = \frac{0.3 + 2.2 \times e^{-0.005 \times W_i}}{365}$
B	$mA(W_i) = \frac{0.3 + 2.2 \times e^{-0.008 \times W_i}}{365}$

Tableau V-4 : Paramétrisation du taux de mortalité des amandes adultes.

Les résultats obtenus pour cette espèce ne sont pas satisfaisants, le modèle indique une concentration de l'amande en Manche orientale sud-est, et sa quasi-absence de tout le reste de la Manche, ce qui est éloigné de la répartition réellement observée.

Dans le GNB, la courbe de croissance obtenue ne s'éloigne pas trop des mesures (figure V-20), cependant le taux de mortalité calculé pour les jeunes individus est bien trop important, et entraîne la disparition de la grande majorité des juvéniles.

Le modèle de croissance (**chapitre IV-4.3.2**) ne fonctionne pas convenablement sur l'ensemble de la Manche, il indique des croissances faibles en Manche occidentale et le taux de mortalité des adultes calculé en fonction du poids est extrêmement fort. A l'inverse, les croissances sont grandement surestimées en Manche orientale, ainsi que la fécondité des femelles par conséquent, et les taux de mortalité des adultes ne sont pas suffisants pour ramener les densités d'amandes à un niveau raisonnable.

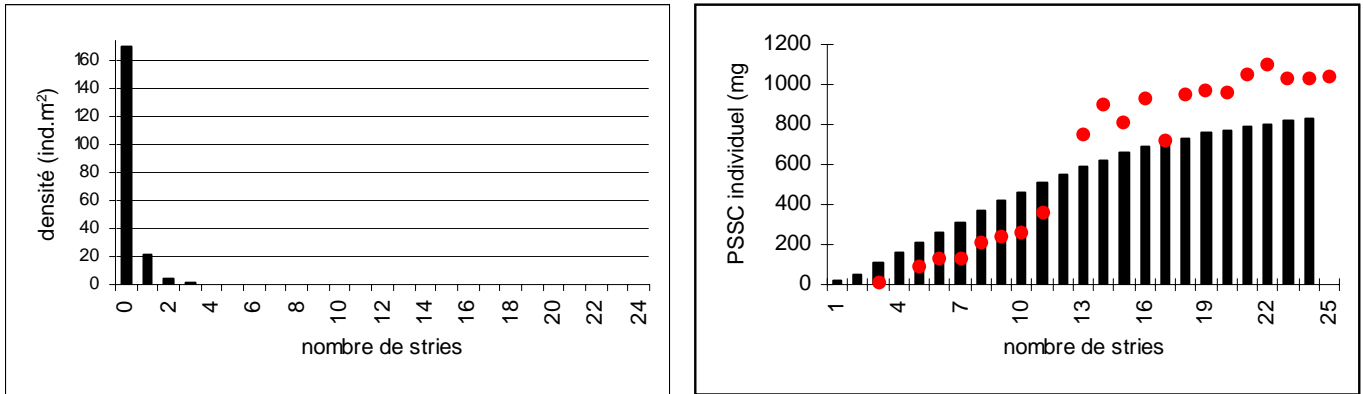


Figure V-20 : Structure en âge et poids de chair individuel des amandes en baie de Saint-Brieuc (boîte 99) au cours de la 30^e année de simulation.

4 Conclusion

Le modèle de dynamique de population développé prend en compte l'ensemble du cycle de vie des deux bivalves, et une grande partie des processus identifiés comme influant sur la répartition des mollusques filtreurs de manière générale (**chapitre I-2.3**).

Dans ce modèle, les larves issues de la reproduction des adultes benthiques sont caractérisées par :

- un taux de mortalité fixe ;
- une vitesse de chute augmentant progressivement avec l'âge, de manière à reproduire l'évolution de leur morphologie et/ou de leur capacité natatoire qui leur donnent la possibilité de chuter et/ou se mouvoir vers le substrat ;
- une tension critique de dépôt, qui de la même manière découle de leur morphologie (forme, poids, densité) et de leur éventuelles capacités natatoires.

La concentration de larves dans chaque compartiment varie selon l'importance de la ponte dans le compartiment benthique sous-jacent, les flux d'eau entre le compartiment considéré et les compartiments voisins, qui déterminent la rétention des larves d'origine autochtone et l'apport et la rétention de larves d'origine allochtone.

Le recrutement des larves sur le substrat correspond à une proportion du flux de larves chutant sur le fond déterminée en fonction du rapport entre la tension de frottement et la tension critique de dépôt. La tension de frottement varie dans l'espace et dans le temps puisqu'elle est calculée à partir de la vitesse moyenne du courant instantané dans chaque compartiment modulée par le coefficient de marée du jour.

Le sous-modèle écophysologique permet de calculer la croissance moyenne individuelle dans chaque compartiment selon les conditions environnementales (ressources trophiques phytoplanctonique et

détritique, température, MES) et la densité des individus (puisque la ponction des bivalves sur les ressources trophiques est prise en compte dans le modèle de production primaire).

La mortalité des juvéniles puis des adultes est ensuite calculée en fonction de leur poids :

- les juvéniles meurent en intégralité dans les secteurs trop pauvres et/ou trop turbides, parce qu'ils ne peuvent pas y grandir, en proportion importante dans les secteurs plus favorables parce qu'ils sont petits donc vulnérables aux mauvaises conditions hivernales (peu de réserves, faible résistance aux perturbations d'ordre mécanique : désenfouissement ...) et à la prédation.
- les adultes meurent en proportion importante dans les secteurs pauvres parce qu'ils ont peu grandi et présentent donc les mêmes faiblesses que les juvéniles. Dans les secteurs favorables dans lesquels la croissance a été plus importante, les individus restent vulnérables durant la mauvaise saison, lorsqu'ils ont perdu leurs réserves.

De la même manière, la fertilité des adultes est fonction du poids des individus car elle est liée à l'énergie et/ou les réserves disponibles chez l'animal pour la gamétogenèse (cf. **chapitres I-6.3** et **IV-4.2.3**).

En ce qui concerne *Glycymeris glycymeris*, le modèle que nous avons développé ne permet pas de reproduire correctement la répartition observée. Il ne semble pas opportun d'envisager le développement du modèle de dynamique de population de cette espèce avant d'avoir résolu le problème de la croissance (cf. **chapitre IV-4**).

Dans le cas de la palourde rose, ce modèle donne des résultats tout à fait intéressants, dans la mesure où il permet de reproduire dans les grandes lignes la répartition de la palourde rose à l'échelle de la Manche, notamment sa concentration dans le golfe Normand-Breton et le secteur sud de la Manche orientale, et sa quasi-absence de la Manche occidentale. Les densités obtenues se situent en outre tout à fait dans l'ordre de grandeur des densités réelles de palourdes, pour lesquelles nous ne disposons toutefois de données chiffrées que dans le golfe Normand-Breton et en Baie de Seine orientale (cf. **chapitre III**, Noël et al, 1995, Morin, 1998).

Des difficultés demeurent cependant, qui sont liées à l'estimation de la turbidité de fond, et son influence sur la répartition de la palourde :

- les données de turbidité utilisées dans le modèle de croissance correspondent à des turbidités de surface, moyennées sur l'année. L'hypothèse d'une répartition homogène de la turbidité sur toute la hauteur d'eau du fait du mélange vertical important est valable dans la plupart des régions de la Manche, excepté dans les zones fortement stratifiées : Baie de Seine orientale, Manche occidentale Nord-ouest durant la belle saison. En outre, dans les secteurs de sédiments fins sablo-vaseux (Great West Bay, environs de l'île de Wight), la turbidité près du fond est inévitablement bien plus importante que dans le reste de la colonne d'eau, et ne peut être que sous-estimée par la méthode que nous avons utilisée. Enfin, l'utilisation de moyennes annuelles de turbidité, bien qu'étant raisonnable compte tenu des données dont nous disposons, n'est pas totalement satisfaisante.
- seule l'action de la turbidité sur les processus de nutrition est prise en compte dans le modèle. Des concentrations importantes de matières inorganiques fines pourraient également, en colmatant les branchies, gêner la respiration (cela n'a cependant jamais été formalisé à notre connaissance). Dans le cas d'un substrat vaseux, il peut être également difficile pour les larves de se maintenir dans une couche de matières en suspension mobile et donc de recruter (Blanchard et al, 86b).

Ainsi, l'absence de la palourde rose de la Great West Bay, des environs de l'île de Wight, de la Baie de Seine orientale et du large de la Baie de Somme est très probablement à la turbidité trop forte, ce que ne peut reproduire le modèle.

D'autre part, le modèle est mono-spécifique, il ne prend pas en compte les processus de compétition spatiale et trophique interspécifique, qui pourraient à la fois réguler les densités de palourdes dans les secteurs qui lui sont vraiment favorables, et contribuer à empêcher l'installation de l'espèce dans des zones qui le sont moins. Les densités moyennes obtenues avec le modèle doivent donc être vues comme des densités potentielles, en l'absence de compétiteurs.

Le découpage de la Manche en compartiments de grande taille ainsi que l'utilisation d'un modèle hydrodynamique simple nous ont permis de réaliser des centaines de simulations de 20 à 30 ans pour tester le modèle de dynamique de populations à mesure de son développement, et d'obtenir des résultats probants à l'échelle de la Manche. Il sera par la suite intéressant de coupler le modèle biologique ainsi développé avec un modèle hydrodynamique plus élaboré avec une maille plus fine. Cela permettra bien sûr d'avoir une meilleure définition géographique, afin d'étudier plus précisément la répartition de l'espèce dans des zones d'intérêt telle que le golfe Normand-Breton et la baie de Seine orientale si l'exploitation doit s'y développer (Morin, 1998). Les résultats pourront également être améliorés au large de la Bretagne Nord et en Manche centrale. Dans la première zone, des populations éparses de palourdes existent le long des côtes, dans la zone de forts courants. La production primaire doit être localement suffisante (du fait des apports nutritifs terrestres et du mélange vertical important) pour permettre leur croissance. La Manche centrale est également caractérisée par des populations éparses de palourdes qui ne peuvent se maintenir que dans de petites zones dans lesquelles la turbulence est localement moins forte. Une meilleure résolution spatiale permettra en outre de tenir compte de la nature du substrat dans le calcul de la tension de frottement, en affectant une valeur réaliste au paramètre z « longueur de rugosité » liée à la granulométrie du sédiment, et par conséquent de calibrer plus correctement la tension critique de dépôt des larves. Il sera par ailleurs possible de modéliser plus finement les déplacements horizontaux et verticaux des larves au moyen d'un modèle hydrodynamique 3D. Enfin le développement d'un sous-modèle de turbidité permettrait d'améliorer la prise en compte de cet important paramètre.

Conclusion générale et perspectives

Le principal objectif de ce travail de thèse était de créer un outil permettant d'étudier la structuration des populations de bivalves filtreurs à cycle de vie benthopélagique au cours des différentes étapes de leur vie. Dans cette perspective et devant l'ampleur de la tâche, un certain nombre de choix ont été effectués :

➤ Un choix d'échelle

Nous avons décidé de travailler à l'échelle de la Manche, une zone vaste comparée aux sites d'étude habituellement choisis dans le cadre des thématiques abordées (dynamique de population, croissance, transport larvaire). Outre cet aspect novateur, l'existence d'un modèle opérationnel avec des temps de calcul raisonnables, ainsi que d'une base de données de répartition intéressante ont motivé ce choix.

Le Golfe Normand-Breton a cependant constitué une zone d'étude privilégiée : la grande majorité des données (issues de la bibliographie et de ce travail) sur la biologie et l'écologie des espèces étudiées y ont été acquises.

Une des grandes hypothèses émises au cours de ce travail est donc : les données acquises dans le GNB sont transposables à l'échelle de la Manche. Par exemple, les périodes de reproduction de la palourde rose, définies par Morvan (1987) dans le secteur oriental du GNB sont imposées dans le modèle à l'ensemble de la Manche. De la même manière, la croissance des deux espèces ont été étudiées en fonction des paramètres environnementaux à l'échelle du GNB, et dans les gammes de variations propres à ce secteur. Des problèmes ont donc été rencontrés lors de l'extension des modèles de croissance à l'échelle de la Manche, par rapport à l'influence de la matière inorganique en suspension ou de la température dans le cas de la palourde rose. En outre la résolution spatiale du modèle est telle que le GNB comprend une dizaine de compartiments environ. Nous avons choisi de réaliser l'étude de croissance selon cette grille, car les valeurs des paramètres environnementaux (température, nourriture ...) provenaient du modèle compartimental, et que cette étude était réalisée dans le but de développer le modèle de croissance sur la même grille. Dans le cas complexe de l'amande de mer, il n'a pas été possible d'obtenir de résultats corrects, probablement en partie du fait de l'échelle choisie.

La résolution spatiale du modèle utilisé limite également bien sûr la précision des résultats obtenus :

- dans certains secteurs, le lissage opéré (concentration de nourriture en Bretagne Nord, hydrodynamisme en Manche centrale, cf. conclusion du **chapitre V**) ne permet pas de reproduire la répartition réelle de la palourde rose ;
- il n'est pas possible d'étudier précisément sa répartition à l'échelle d'un golfe ou d'une baie.

Cependant, dans le cas de la palourde rose tout au moins, les résultats obtenus apparaissent comme très satisfaisants ; d'autre part, il devrait être facile de coupler maintenant ce modèle de dynamique de population calibré à un modèle hydrodynamique et biogéochimique de meilleure résolution spatiale (sur la Manche entière ou sur une partie).

➤ Un choix dans les processus

Le degré de complexité adopté pour la formalisation des processus a été conditionné par :

- le modèle utilisé : un modèle compartimental bicouche ne permet pas une étude détaillée du transport larvaire et du recrutement ;
- les données disponibles sur les processus. Par exemple les modèles de croissance sont simples car nous ne disposons que des données écophysologiques acquises au cours de ce travail.

Dans le cadre d'une approche mécaniste, nous avons tenté d'étudier l'ensemble des processus conduisant à la structuration des populations et de réduire au minimum les « forçages ».

En particulier, deux principes de modélisation ont été adoptés :

- l'habitat (d'un point de vue édaphique) des deux espèces n'est pas imposé : nous avons jugé plus intéressant de chercher à comprendre pourquoi certains secteurs permettaient le recrutement et le maintien des individus. En accord avec la bibliographie existant à ce sujet, le dépôt des larves sur le substrat est sous l'influence des caractéristiques hydrodynamiques de l'habitat (en l'occurrence la tension de frottement au fond). Cette approche ne prendra tout son sens que dans le cadre d'un couplage avec un modèle hydrodynamique plus fin, cependant cela permet d'ores et déjà de limiter la densité des palourdes en Manche centrale, dans laquelle les substrats durs (blocs et galets) sont dominants.

Si la palourde est absente de ce type de substrat, elle l'est également dans les sédiments fins, dans lesquels les larves peuvent a priori aisément se déposer (faible turbulence). La présence de vases peut gêner l'implantation des larves, la respiration et la nutrition des juvéniles, ce qui expliquerait l'absence d'individus dans ces zones. Visiblement, l'influence négative des fortes turbidités sur la nutrition des palourdes, seule prise en compte dans notre modèle, ne suffit pas à empêcher le maintien de populations, si les autres conditions (trophique et hydrodynamique) sont favorables (ex : Baie de Seine).

- la mortalité ainsi que la fécondité des individus benthiques sont modélisées en fonction de leur croissance. La fécondité des bivalves est classiquement exprimée en fonction de la taille des individus (longueur de la coquille ou poids, cf. **chapitre I** et **IV**) ; pour ce qui concerne la mortalité, cela permet de considérer de manière globale la plus grande fragilité des petits individus (fragilité physiologique : peu de réserves, et fragilité mécanique vis à vis de la prédation, du désenfouissement..., cf. conclusion **chapitre V**). Elle permet en outre de considérer la compétition trophique intraspécifique, dans la mesure où les modèles de croissance et de production primaire sont couplés : des palourdes en fortes densités doivent se partager la nourriture disponible. Si elles sont en trop grand nombre, les concentrations de diatomées et de matière détritique pélagique sont faibles, la croissance des palourdes est donc faible et leur mortalité forte.

Cette approche nous paraît intéressante, et donne de bons résultats dans le modèle de la palourde rose. Trois autres aspects mériteraient d'être pris en compte dans le futur :

- la compétition trophique interspécifique ;
- la compétition spatiale intra et interspécifique : les bivalves filtreurs de l'endofaune doivent pouvoir se mouvoir dans le substrat, pour se maintenir en position adéquate pour la ventilation, ainsi que pour éviter les prédateurs et les stress physiques (Brenchley, 1982). Dans des secteurs particulièrement favorables, il est possible que l'espace constitue le facteur limitant les densités de filtreurs. Les interactions adultes-larves sont déjà prises en compte dans le modèle, dans la mesure où les adultes filtrent une partie de leurs larves. Celles-ci sont alors considérées comme mortes, mais elle ne contribuent pas à la nutrition des bivalves en accord avec les données bibliographiques existant à ce sujet (cf. **chapitre I-1.4.3**)

- la prédation (crabes, étoiles de mer) : elle est considérée comme un facteur structurant déterminant par de nombreux auteurs (Olafsson et al, 1994 ; Seitz et al, 2001 ; Beal et al, 2001), ayant cependant travaillé le plus souvent à des échelles plus petites.

Concernant la compétition trophique, il est intéressant de noter la similitude de la répartition de *Ophiotrix fragilis*, avec celles de la palourde rose et de l'amande de mer (Holmes, 1966). Cette espèce particulièrement abondante en Manche orientale, pourrait constituer un compétiteur d'autant plus redoutable qu'elle peut également s'avérer carnivore dans certains cas (obs. pers.).

- Nous avons choisi de nous focaliser au cours de ce travail sur l'étude de la répartition moyenne des populations de palourdes roses et d'amandes de mer. Le modèle est utilisé en conditions constantes, c'est à dire qu'une année météorologique est répétée en boucle durant toute la durée de chaque simulation (cf. **chapitre II**). Dans une perspective d'étude de la variabilité temporelle des populations, il pourra cependant être forcé par une succession d'années météorologiques réelles.
- Seuls quelques essais de prise en compte de l'exploitation de la palourde rose ont pu être effectués, dont aucun n'est malheureusement assez abouti pour figurer dans ce travail. Le modèle développé promet d'être toutefois un outil intéressant pour étudier les effets à long terme les effets de l'exploitation sur la répartition et la dynamique de population de bivalves exploités, dans le sens où il est aisé d'introduire différents types de taux de mortalité additionnels ; cela pourrait se faire en conditions constantes, ou en tenant compte de la variabilité temporelle des populations.

BIBLIOGRAPHIE

- Akberali HB, Trueman ER, 1985.** Effects of environmental stress on marine bivalve molluscs. *Adv. Mar. Biol.* 22 : 101-136
- Aminot A, Guillaud JF, Kerouel R, 1997.** La Baie de Seine : hydrologie, nutriments et chlorophylle (1978-1994). *Repère Océan*, 14. Editions IFREMER.
- Ansell AD, Trueman ER, 1967.** Observations on burrowing in *Glycymeris glycymeris* (L.) (Bivalvia, Arcacea). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1 : 65-75
- Bachelet G, 1993.** Le modèle bivalve au sein du PNDR : une aide à la hiérarchisation des processus régulant le recrutement. *Rapport PNDR* 18 : 12-23
- Bailly du Bois P, 2000.** Représentation continue des classes granulométriques des sédiments superficiels de la Manche à partir des travaux de Larsonneur (1971). *IPSN Rapport DPRE/SERNAT/2000-23*. 14 p
- Barbeau MA, Caswell H, 1999.** A matrix model for short-term dynamics of seeded populations of sea scallop. *Ecol. Appl.* 9 (1) : 266-287
- Barillé AL, 1996.** Contribution à l'étude des potentialités conchylicoles du Pertuis Breton. Thèse de doctorat de l'université d'Aix-Marseille II, 311 p
- Barillé L, Prou J, Héral M, Razet D, 1997.** Effects of high natural seston concentrations on the feeding, selection, and absorption of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 212 : 149-172
- Bayne BL, Hawkins AJS, Navarro E, 1987.** Feeding and digestion by the mussel *Mytilus edulis* L. (Bivalvia : Mollusca) in mixtures of silt and algal cells at low concentration. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 111 : 1-22
- Bayne BL, Hawkins AJS, Navarro E, Iglesias IP, 1989.** Effects of seston concentration on feeding, digestion and growth in the mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 55 : 47-54
- Beal BF, Parker MR, Vencile KW, 2001.** Seasonal effects of intraspecific density and predator exclusion along a shore-level gradient on survival and growth of juveniles of the soft-shell clam, *Mya arenaria* L., in Maine, USA. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 264 : 133-169
- Bensch A, Bacher C, Baud JP, Martin JL, 1991.** Modélisation de la croissance de *Ruditapes philippinarum* dans un système expérimental. *Haliotis* 13 : 71-82
- Bernard FR, 1983.** Physiology and the mariculture of some northeastern Pacific bivalve molluscs. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 63 : 1-24
- Berthou P, 1983.** Contribution à l'étude du stock de praires (*Venus verrucosa* L.) du golfe Normand-Breton. Thèse de doctorat de l'université de Bretagne occidentale, 157p
- Berthou P, 1984.** Gestion rationnelle des stocks de praires sur la côte ouest du Cotentin. *Rapport intermédiaire du Comité local des pêches de Granville*, 10 p
- Berthou P, 1985.** Etude des praires et des bivalves associés en Bretagne nord. *Rapport intermédiaire CRUSCO*, 10 p
- Berthou P, 1987.** Note concernant la mise en valeur des bivalves autres que les pectinidés. 27 p
- Berthou P, 1989.** Notes sur l'exploitation des petits bivalves, 27 p
- Berthou P, Blanchard M, Noël P, Vergnaud-Grazzini C, 1986.** L'analyse des isotopes stables de la coquille appliquée à la détermination de l'âge de quatre bivalves du Golfe Normand-Breton (Manche occidentale). *Rapport pour l'ICES-Shellfish committee*, 18 p
- Bertignac M, Lehodey P, Hampton J, 1998.** A spatial population dynamics simulation model of tropical tunas using a habitat index based on environmental parameters. *Fish. Oceanogr.* 7 (3/4) : 326-334
- Bhaud M, 2000.** Two contradictory elements determine invertebrate recruitment : dispersion of larvae and spatial restrictions on adults. *Ocean. Acta* 23 : 409-422
- Blanchard M, 1982.** Peuplement des sables grossiers. In : *Etude écologique d'avant-projet du site marémoteur du golfe Normand-Breton : Le benthos subtidal*. *Rapport final EDF/CNEXO/MNHN* p 35-67

- Blanchard M, 1985.** Etude bibliographique de quelques espèces planctoniques et benthiques littorales de la Manche. Rapport DERO-EL/EDF Volume III. 150 p
- Blanchard M, 1989.** Analyse fonctionnelle et méthodologique pour l'étude bioénergétique de mollusques. Rapport interne IFREMER DERO-EL/89-18, 99 p
- Blanchard M, Chardy P, Dreves L, Guennegan Y, 1983.** Bivalves. In : Etude écologique du site Cotentin centre. Volume 3 : Le subtidal. Rapport CNEXO/EDF 150 p
- Blanchard M, Morvan C, Quiniou F, 1986.** Dynamique de population de la palourde rose *Tapes rhomboïdes* (Pennant, 1977) dans le golfe Normand-Breton. Haliotis 15 : 91-101
- Blanchard M, Morvan C, Quiniou F, 1986a.** Dynamique de population de la palourde rose *Tapes rhomboïdes* (Pennant, 1977) dans le golfe Normand-Breton. Haliotis 15 : 91-101
- Blanchard M, Piriou JY, Berthou P, Morvan C, Quiniou F, Chardy P, Retiere C, Heliez A, Le Calvez JC, 1986b.** Le benthos subtidal. Tome 3 de l'Etude Régionale Intégrée du Golfe Normand-Breton. DERO-86.27-EL, 180 p
- Bodoy A, Riva A, Maitre-Allain T, 1986.** A comparison of oxygen consumption in the carpet-shell clam, *Ruditapes decussatus* (L.) and the manila clam *R. philippinarum* as a function of temperature. Vie et milieu 36 (3) : 83-89
- Bougrier S, Collet B, Geairon P, Geffard O, Héral M, Deslous-Paoli JM, 1998.** Respiratory time activity of the Japanese oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 219 : 205-216
- Bougrier S, Geairon P, Deslous-Paoli JM, Bacher C, Jonquieres G, 1995.** Allometric relationships and effects of temperature on clearance and oxygen consumption rates of *Crassostrea gigas* (Thunberg). Aquaculture 134 (1-2) : 143-154
- Brand AR, Morris DJ, 1984.** The respiratory responses of the dog cockle *Glycymeris glycymeris* (L.) to declining environmental oxygen tension. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 83 : 89-106
- Brenchley GA, 1982.** Mechanisms of spatial competition in marine soft-bottom communities. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 60 : 17-33
- Brown M R, 1991.** The amino-acid and sugar composition of 16 species of microalgae used in mariculture. J Exp Mar Biol Ecol 145 : 79-99.
- Brown MR, Jeffrey SW, 1992.** Biochemical composition of microalgae from the green algal classes Chlorophyceae and Prasinophyceae. 1. Amino acids, sugars and pigments. J Exp Mar Biol Ecol 161 : 91-113
- Brown MR, Jeffrey SW, Volkman, JK, Dunstan, GA, 1997.** Nutritional properties of microalgae for mariculture. Aquaculture 151 : 315-331.
- Butman CA, 1987.** Larval settlement of soft-sediment invertebrates : the spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging role of hydrodynamic processes. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 25 : 113-165
- Cabioch L, 1968.** Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche Occidentale. Cah Biol Mar IX 5. 720p
- Cabioch L, Gentil F, Glaçon R, Retière C, 1977.** Le macrobenthos des fonds meubles de la Manche : Distribution générale et écologie. In : Biology of benthic organisms. 11 th European Symposium on Marine Biology, Galway, October 1976. Keegan BF, Ceidigh PO, Boaden PJS (eds). Pergamon Press Oxford UK 1977 p : 115-128
- Cabioch L, Gentil F, Glaçon R, Retière C.** Le climat marin de la Manche et ses conséquences biogéographiques. Source inconnue
- Cabioch L, Glaçon R, 1975.** Distribution des peuplements benthiques en Manche Orientale, de la Baie de Somme au Pas-de-Calais. C. R. Acad. Sc. Paris 280 D : 491-494
- Cabioch L, Glaçon R, 1977.** Distribution des peuplements benthiques en Manche Orientale, du Cap d'Antifer a la Baie de Somme. C. R. Acad. Sc. Paris 285 D : 209-212
- Campbell DE, Newell CR, 1998.** MUSMOD, a production model for bottom culture of the blue mussel, *Mytilus edulis* L. J. Exp; Mar. Biol. Ecol. 219 : 171-203

- Cann-Moisan C, Nicolas L, Robert R, 2002.** Ontogenic changes in the contents of dopamine, norepinephrine and serotonin in larvae and postlarvae of the bivalve *Pecten maximus*. *Aq. Liv. Res.* 15 (5) : 313-318
- Cardoso JFMF, Van der Meer J, Van der Veer HW, 2001.** Interspecies comparison of energy flow in some North Atlantic bivalve species by means of dynamic energy budgets. *ICES CM* 2001/J :43
- Carlotti F, 1990.** Modèle de recrutement d'espèces marines. Couplage du bilan de matière individuel et de la dynamique de population. Thèse de doctorat de l'université de Paris VI. 130 p
- Chardy P, 1987.** Modèle de simulation du système benthique des sédiments grossiers du Golfe Normand-Breton (Manche). *Oceanol. Acta* 10 : 421-434
- Chardy P, 1993.** La modélisation du système benthique : niveau de représentation des processus biologiques. *Océanis* 19 (6) : 119-145
- Chassé C, Glémarec M, 1973.** Les bancs de *Venerupis rhomboïdes* des Glénans. *Fac. Sci. Brest.* Rapport contrat CNEXO 72/527.
- Chia FS, Buckland-Nicks J, Young CM, 1984.** Locomotion of marine invertebrate larvae : a review. *Can. J. Zool.* 62 : 1205-1222
- Chicharo LMZ, Chicharo MA, 2000.** Estimation of the life history parameters of *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck) larvae in a coastal lagoon (Ria Formosa-South Portugal). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 243 : 81-94
- Coquillard P, Thibaut T, Hill DRC, Gueugnot J, Mazel C, Coquillard Y, 2000.** Simulation of the mollusc *Ascoglossa Elysia subornata* population dynamics : application to the potential biocontrol of *Caulerpa taxifolia* growth in the Mediterranean Sea. *Ecol. Modell.* 135 : 1-16
- Côtes d'Armor développement, 1999.** Evolution de la production de palourde rose et d'amande de mer en Côtes d'Armor, 17 p
- Criée de Granville, 1999.** Bilan 1999 des activités du port de pêche de Granville, 20 p
- Criée de Granville, 2001.** Bilan 2001 des activités du port de pêche de Granville, 22 p
- Cugier P, 1999.** Modélisation du devenir à moyen terme dans l'eau et le sédiment des éléments majeurs (N,P,Si) rejetés par la Seine en Baie de Seine. Thèse de doctorat de l'université de Caen, 249 p
- Defossez JM (1995)** Activité de pompage in situ de *Ruditapes philippinarum* (Bivalvia, veneridae). *J Rech Oceanogr* 20 (3-4) : 149
- Defossez JM et Hawkins AJS, 1997.** Selective feeding in shellfish : size-dependent rejection of large particles within pseudofaeces from *Mytilus edulis*, *Ruditapes philippinarum* and *Tapes decussatus*. *Mar. Biol.* 129 : 139-147
- Defossez JM, Daguzan J (1995)** Mesure comparative du débit palléal des bivalves *Tapes decussatus* et *Ruditapes philippinarum* lors de changements de température et de turbidité. *Cah Biol Mar* 36 : 299-307
- Deksheniaks MM, Hofmann EE, Klinck JM, Powell EN, 2000.** Quantifying the effects of environmental change on an oyster population : a modeling study. *Estuaries* 23 (5) : 593-610
- Deksheniaks MM, Hofmann EE, Klinck JM, Powell EN, 1996.** Modeling the vertical distribution of oyster larvae in response to environmental conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 136 : 97-110
- Deridovich I, Reunova OV (1993)** Prostaglandins : Reproduction control in bivalve molluscs. *Comp. Biochem. Physiol. A.* 104A (1) : 23-27
- Dolmer P, 2000.** Feeding activity of mussels *Mytilus edulis* related to near-bed currents and phytoplankton biomass. *J. Sea Res.*, 44 : 221-231
- Eagar RMC, Stone NM, Dickson PA, 1984.** Correlations between shape, weight and thickness of shell in four populations of *Venerupis rhomboïdes* (Pennant). *J. Moll. Stud.* 50 : 19-38
- Eckman JE, 1990.** A model of passive settlement by planktonic larvae onto bottoms of differing roughness. *Limnol. Oceanogr.* 35 (4) : 887-901
- Eckman JE, 1996.** Closing the larval loop : linking larval ecology to the population dynamics of marine benthic invertebrates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 200 : 207-237.

- Ellien C, 2001.** Modélisation du transport larvaire en Manche et conséquences sur le recrutement d'invertébrés à cycle benthopélagique. Importance relative des processus biologiques et hydrodynamiques. Thèse de doctorat de l'université de Paris VI, 193 p
- Eppley RW, Rogers JB, Mc Arthy JJ, Sournia A, 1971.** Light/Dark periodicity of nitrogen assimilation of the marine phytoplankton *Skeletonema costatum* and *Coccolithothus huxleyi* in N limitation chemostat culture. *J. Phycol.*, 7 : 150-154
- Erard E, Arzul G, Lehoërff G, Quiniou F, Vercelli C, Gentien P, Quintin JY, 1986.** Etude régionale intégrée du golfe Normand-Breton : 2. Milieu pélagique. Rapport IFREMER DERO-86.27-EL. 143 p.
- Fiala-Medioni A, Copello M, Colomines JC, 1983.** Relations trophiques entre huîtres et milieu; influence de la concentration et de la taille des particules. Bases biologiques de l'aquaculture, Montpellier, 1983. IFREMER Actes de colloques 1 : 63-74
- Fifas S, 1991.** Analyse et modélisation des paramètres d'exploitation du stock de coquilles Saint-Jacques (*Pecten maximus*, L.) en Baie de Saint-Brieuc (Manche Ouest, France). Thèse de l'université de Bretagne Occidentale, 422 p.
- Fifas S, Dao JC, Boucher J, 1990.** Un modèle empirique du recrutement pour le stock de coquilles Saint-Jacques, *Pecten maximus* (L.) en Baie de Saint-Brieuc (Manche, France).
- Galap C, Leboulenger F, Grillot JP, 1997.** Seasonal variations in biochemical constituents during the reproductive cycle of the female dog cockle *Glycymeris glycymeris*. *Mar. Biol.* 129 : 625-634
- Galap C, Netchitailo P, Leboulenger F, Grillot JP, 1999.** Variations of fatty acid contents in selected tissues of the female dog cockle (*Glycymeris glycymeris* L., Mollusca, Bivalvia) during the annual cycle. *Comp. Biochem. Physiol.* 122A (2) : 241-254
- Gangnery A, Bacher C, Buestel D, 2004.** Modelling oyster population dynamics in a Mediterranean coastal lagoon (Thau, France): sensitivity of marketable production to environmental conditions. *Aquaculture* 230 : 323-347
- Gentil F, 1976.** Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. Thèse de doctorat de l'université de Paris VI, 470 p
- Giard W, Lebel JM, Boucaud-Camou E, Favrel P (1998)** Effects of vertebrate growth factors on digestive gland cells from the mollusc *Pecten maximus* : an in vitro study. *J. Comp. Phys.* 168 : 81-86
- Glemarec M, Bouron D, 1978.** Evolution de la maturité sexuelle chez six espèces de bivalves des Glénan. *Haliotis* 9(1) : 45-48
- Gohin F, Loyer S, Lunven M, Labry C, Froidefond JM, Delmas D, Huret M, Herbland A, (submitted).** Satellite-derived parameters for biological modelling in coastal waters: Illustration over the eastern continental shelf of the Bay of Biscay. *Remote Sensing of Environment*.
- Gohin F, Druon JN, Lampert L, 2002.** A five channel chlorophyll concentration algorithm applied to SeaWiFS data processed by SeaDAS in coastal waters. *Int. J. Remote Sensing* 23(8) :1639-1661
- Gouletquer P, Heral M, Deslous-Paoli JM, Prou J, Garnier J, Razet D, Boromthanasart W, 1989.** Ecophysiologie et bilan énergétique de la palourde japonaise d'élevage *Ruditapes philippinarum*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 132 : 85-10
- Gouletquer P, Nedhif M, Héral M, 1988.** Production de palourdes japonaises *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve) en bassin semi-fermé : Approche énergétique et relations trophiques. *Aquaculture* 74 : 331-348
- Grant J, Bacher C, 1998.** Comparative models of mussel bioenergetics and their validation at field culture sites. *J. Exp. Mar Biol. Ecol.* 219 : 21-44
- Grassé PP, 1960.** Les mollusques bivalves. in *Traité de zoologie : Anatomie, systématique, biologie*. Tome V Fascicule II : 1846-2129
- Gros P, 1991.** Prévision à moyen terme des fluctuations des ressources halieutiques : modèles tautologiques ou auto-régénérants ? Colloque PNDR 01-03/10 IFREMER NANTES. 12p
- Guillaud JF, Ménesguen A, 1998.** Modélisation sur vingt ans (1976-1995) de la production phytoplanctonique en Baie de Seine (France). *Ocean. Acta* 21 (6) : 887-906

- Guillou J, Tartu C, 1992.** Reproduction et recrutement de la coque *Cerastoderma edule* à Saint-Pol-de-Léon (Bretagne-Nord). IFREMER Actes de colloques 13 : 29-38
- Hadfield MG, Strathmann MF, 1996.** Variability, flexibility and plasticity in life histories of marine invertebrates. *Ocean. Acta* 19 (3-4) : 323-334
- Haure J, Penisson C, Bougrier S, Baud JP, 1998.** Influence of temperature on clearance and oxygen consumption rates of the flat oyster *Ostrea edulis* : determination of allometric coefficients. *Aquaculture* 169 : 211-224
- Hawkins AJS et Bayne BL, 1985.** Seasonal variation in the relative utilization of carbon and nitrogen by the mussel *Mytilus edulis* : budgets, conversion efficiencies and maintenance requirements. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 25: 181-188
- Hawkins AJS, Bayne BL, Bougrier S, Héral M, Iglesias JIP, Navarro E, Smith RFM, Urrutia MB, 1998.** Some general relationships in comparing the feeding physiology of suspension-feeding bivalve molluscs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 219 : 87-103
- Hawkins AJS, Duarte P, Fang JG, Pascoe PL, Zhang JH, Zhang XL, Zhu MY, 2002.** A functional model of responsive suspension-feeding and growth in bivalve shell fish, configured and validated for the scallop *Chlamys farreri* during culture in China. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 281 : 13-40
- Hendriks IE, Van Duren LA, Herman MJ, 2003.** Effect of dietary polyunsaturated fatty acids on reproductive output and larval growth of bivalves. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 296 (2) : 199-213
- Héral M, Deslous-Paoli JM, 1983.** Energetic value of the tissue of the oyster *Crassostrea gigas* estimated by microcalorimetric measures and by biochemical evaluation. *Ocean. acta.* 6 (2) 193-199
- Hily A (1983)** Etude histoenzymologique de la digestion chez *Ruditapes philippinarum*. Bases biologiques de l'aquaculture, Montpellier, 1983. IFREMER Actes de colloques 1 : 97-108
- Hoch T, 1995.** Modélisation du cycle biogéochimique des éléments limitant la production biologique en Manche (N, P, Si). Thèse de doctorat de l'université de Paris VII. 205 p
- Hoch T, 1998.** Modélisation du réseau trophique pélagique et de la production primaire en Manche. *Ocean Acta* 21 : 871-885
- Holme NA, 1966.** The bottom fauna of the English Channel. Part II. *J. Mar. Biol. Assoc. U K* 46 : 401-493
- Huvet A (2000)** Ressources génétiques et phylogéographie des huîtres creuses *Crassostrea gigas* et *C. angulata* : variabilité, différenciation et adaptation des populations naturelles et introduites. Thèse de 3^e cycle de l'université de Tours : 153-169
- Hyun KH, Pang IC, Klinck JM, Choi KS, Lee JB, Powell EN, Hofmann EE, Bochenek EA, 2001.** The effect of food composition on Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) growth in Korea : a modeling study. *Aquaculture* 199 : 41-62
- Iglesias JIP, Urrutia MB, Navarro E, Alvarez-Jorna P, Larretxea X, Bougrier S, Héral M, 1996.** Variability of feeding processes in the cockle *Cerastoderma edule* (L.) in response to changes in seston concentration and composition. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 197 : 121-143
- Iglesias JIP, Urrutia MB, Navarro E, Ibarrola I (1998)** Measuring feeding and absorption in suspension-feeding bivalves : an appraisal of the biodeposition method. *J Exp Mar Biol Ecol* 219 : 71-86
- Johnson KB, 1998.** Predation on planktonic marine invertebrates larvae. Ph. D University of Oregon. 169 p
- Jorgensen CB, Mohlenberg F, Sten-Knudsen O, 1986.** Nature of relation between ventilation and oxygen consumption in filter feeders. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 29 : 73-88
- Kaiser MJ, Ramsay K, Richardson CA, Spence FE, Brand AR, 2000.** Chronic fishing disturbance has changed shelf sea benthic community structure. *J. Anim. Ecol.* 69 : 494-503
- Kang CK, Sauriau PG, Richard P, Blanchard GF, 1999.** Food sources of the infaunal suspension-feeding bivalve *Cerastoderma edule* in a muddy sand-flad of Marennes-Oléron Bay, as determined by analyses of carbon and nitrogen stable isotopes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 187 : 147-158
- Kobayashi M, Hofmann EE, Powell EN, Klinck JM, Kusaka K, 1997.** A population dynamics model for the Japanese oyster, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture* 149 : 285-321

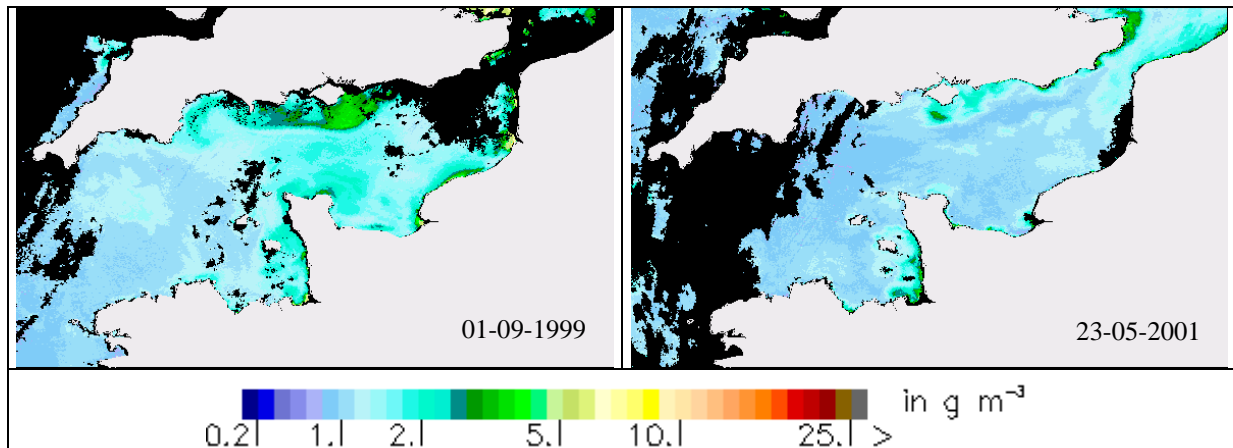
- Kooijman SALM, 2000.** Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems, 2nd Edition. Cambridge University Press, 424 p
- Laing I, Utting SD, Lilada RWS, 1987.** Interactive effect of diet and temperature on the growth of juvenile clams. *J. Ex. Mar. Biol. Ecol.*, 113 : 23-38
- Lart W (ed.), 2003.** Evaluation and improvement of shell fish dredge design and fishing effort in relation to technical conservation measures and environmental impact. ECODREDEGE FAIR CT98-4465 : Final report vol. 1 : Review of dredge fisheries : 191 p.
- Le Fevre-Lehoërff G, Erard-Le Denn E, Arzul G, 1993.** Planktonic ecosystems in the channel. Trophic relations. *Oceanol. Acta*, 16 : 661-670
- Le Hir P, Kempf M, Bassoulet P, 1986.** Hydrodynamique du golfe Normand-Breton. In Etude régionale intégrée du golfe Normand-Breton. Rapport IFREMER DERO-86.27-EL, tome 1, 8-100
- Le Pape O, Jean F, Ménesguen A, 1999.** Pelagic and benthic model coupling, application to the Bay of Brest, a semi-enclosed zone of western Europe. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 189 : 135-147
- Lee HL, DeAngelis DL, 1997.** A simulation study of the spatio-temporal dynamics of the unionid mussels. *Ecol. Modell.* 95 : 171-180
- Lehay D, 1989.** Etude de l'hydrologie et de l'hydrodynamique de la Baie de Saint-Brieuc, approche du rôle de l'hydrodynamisme sur la coquille Saint-Jacques. Thèse de doctorat de l'université de Bretagne Occidentale 338 p
- Lemoine M, Desprez M, Ducrotoy JP, 1988.** Exploitation des ressources en bivalves de la baie de Somme. Aménagement de la pêche à pied et état de la ressource en coques. Rapports scientifiques et techniques de l'IFREMER n°8, 177 p
- Lubet P, 1980.** Influence des facteurs externes sur la reproduction des lamellibranches. *Oceanis* 6 (5) : 469-489
- Lubet P, Choquet C, 1971.** Cycles et rythmes sexuels chez les mollusques bivalves et gastéropodes. Influence du milieu et étude expérimentale. *Haliotis* 1 (2) : 129-149
- Lucas A, 1964.** Mise en évidence de l'hermaphrodisme successif de *Glycymeris glycymeris* (L.) (Mollusque Bivalve) par l'analyse des pourcentages sexuels. *C. R. Acad. Sc. Paris* 258 : 5742-5744
- Lucas A, 1969.** Remarques sur l'hermaphrodisme juvénile de quelques veneridae (bivalvia). *Malacologia* 9 (1) : 275-276
- Lucas A, 1965.** Recherche sur la sexualité des mollusques bivalves. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 99 : 115-247
- Mac Ardle BH, Hewitt JE, Thrush SF, 1997.** Pattern from process : it is not as easy as it looks. *J. Exp. Mar Biol. Ecol.* 216 : 229-242
- Mac Donald BA, Bacon GS, Ward JE, 1998.** Physiological responses of infaunal (*Mya arenaria*) and epifaunal (*Placopecten magellanicus*) bivalves to variations in the concentration and quality of suspended particles. II : absorption efficiency and scope for growth. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 219 : 127-141
- Ménesguen A, 1991.** "ELISE", an interactive software for modelling complex aquatic ecosystems. In, *Computer Modelling in Ocean Engineering*, 1991, Arcilla A.S., Pastor M., Zienkiewicz O.C. and Schrefler B.A., eds, Balkema, Rotterdam, 87-94
- Ménesguen A, Dreves L, 1987.** Sea-temperature anomalies and population dynamics variations : effects on growth and density of three bivalves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 36 : 11-21
- Ménesguen A, Guillaud JF, Aminot A, Hoch T, 1995.** Modelling the eutrophication process in a river plume : the Seine case study (France). *Ophelia* 42 : 205-225
- Ménesguen A, Guillaud JF, Aminot A, Hoch T, 1999.** Modelling the eutrophication process in a river plume : the Seine case study (France). *Ophelia* 42 : 205-225
- Ménesguen A, Hoch T, 1997.** Modelling the biogeochemical cycles of elements limiting primary production in the English Channel. I. Role of thermohaline stratification. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 146 : 173-188
- Ménesguen A., Videau C., Cann P. (soumis)** Estimating parameters of ecological models from bioassays performed on natural phytoplankton.

- Mileikovskiy SA, 1973.** Speed of active movement of pelagic larvae of marine bottom invertebrates and their ability to regulate their vertical position. *Mar. Biol.* 23 : 11-17
- Morin J, 1998.** Prospection et évaluation des stocks de « petits bivalves » en Manche Est. Potentialités d'exploitation. Rapport interne DRV/RH/RST/98-13. 84 p
- Morris DJ, 1979.** The respiratory physiology of the subtidal bivalves *Glycymeris glycymeris* (L.), *Anomia ephippium* L. and *Modiolus modiolus* L. Ph.D Thesis, University of Liverpool, 121 p
- Morvan C, 1987.** Cycle de reproduction et fécondité de deux espèces de bivalves dans le golfe Normand-Breton. Thèse de doctorat de l'université de Bretagne occidentale, 138 p
- Moss SM (1989)** Effects of exogenous androgens on growth, biochemical composition, and reproduction of the coot clam, *Mulinia lateralis*.
- Muus K, 1972.** Settling, growth and mortality of young bivalves in the Oresund. *Ophelia* 12 : 79-116
- Nakamura Y (2001)** Filtration rates of the Manila clam, *Ruditapes philippinarum* : dependence on prey items including bacteria and picocyanobacteria. *J Exp Mar Biol Ecol* 266 : 181-192
- Newell CR, Wildish DJ, MacDonald BA, 2001.** The effects of velocity and seston concentration on the exhalant siphon area, valve gape and filtration rate of the mussel *Mytilus edulis*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 262 : 91-111
- Newell RIE, 1977.** The ecophysiology of *Cardium edule* (L.). Ph.D Thesis, University of London, London, England.
- Noël P, Blanchard M, Berthou P, 1995.** Cartographie et évaluation des principaux mollusques filtreurs du golfe Normand-Breton. Rapport interne DEL-DRV/RH /95.11, 31 p
- Olafsson EB, Peterson CH, Ambrose WG, 1994.** Does recruitment limitation structure populations and communities of macro-invertebrates in marine soft sediments : the relative significance of pre- and post-settlement processes. *Oceano. and Mar. Biol. : an annual review* 32 : 65-109
- Ortiz M, Wolff N, 2002.** Trophic models of four benthic communities in Tongo Bay (Chile) : comparative analysis and preliminary assesment of management strategies. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 268 : 205-235
- Osada M, Nakata A, Matsumoto T, Mori K (1998)** Pharmacological characterization of serotonin receptor in the oocyte membrane of bivalves molluscs and its formation during oogenesis. *J. Exp Zool.* 281 (2) : 124-131
- Owen G, 1978.** Classification and the bivalve gill. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 284 : 377-385
- Paulet YM, Bekhadra F, Devauchelle N, Donval A, Dorange G (1997)** Cycles saisonniers, reproduction et qualité des ovocytes chez *Pecten maximus* en rade de Brest. *Ann Inst Oceanogr Paris* 73(1) : 101-112
- Paulet YM, Bekhadra F, Devauchelle N, Donval A, Dorange G, 1997.** Cycles saisonniers, reproduction et qualité des ovocytes chez *Pecten maximus* en rade de Brest. *Ann. Inst. Oceanogr.* 73 (1) : 101-112
- Pernet F, Tremblay R, 2004.** Effect of varying levels of dietary essential fatty acid during early ontogeny of the sea scallop *Placopten magellanicus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Available online 24 May 2004.
- Pouvreau S, Bacher C, Héral M, 2000b.** Ecophysiological model of growth and reproduction of the black pearl oyster, *Pinctada margaritifera* : potential applications for pearl farming in French Polynesia. *Aquaculture* 186 : 117-144
- Pouvreau S, Bodoy A, Buestel D, 2000a.** In situ suspension feeding behaviour of the pearl oyster, *Pinctada margaritifera* : combined effects of body size and weather-related seston composition. *Aquaculture*, 181 : 91-113
- Pouvreau S, Gangnery A, Tiapari J, Lagarde F, Garnier M, Bodoy A, 2000c.** Gametogenic cycle and reproductive effort of the tropical blacklip pearl oyster, *Pinctada margaritifera* (Bivalvia : Pteriidae), cultivated in Takapoto atoll (French Polynesia). *Aquat. Living Res.* 13 (1) : 37-48

- Pouvreau S, Jonquières G, Buestel D, 1999.** Filtration by the pearl oyster, *Pinctada margaritifera*, under conditions of low seston load and small particle size in a tropical lagoon. *Aquaculture* 176 : 295-314
- Raillard O, Deslous-Paoli JM, Héral M, Razet D, 1993.** Modélisation du comportement nutritionnel de *Crassostrea gigas* dans le bassin de Marennes-Oléron. *Oceanol. Acta* 16 : 73-82
- Ramsay K, Kaiser MJ, Richardson CA, Veale LO, Brand AR, 2000.** Can shell scars on dog cockles (*Glycymeris glycymeris* L.) be used as an indicator of fishing disturbance? *J Sea Res* 43 : 167-176
- Ramsay K, Richardson CA, Kaiser MJ, 2001.** Causes of shell scarring in dog cockles *Glycymeris glycymeris* L. *J. Sea Res.* 45 : 131-139
- Ren JS, Ross AH, 2001.** A dynamic energy budget model of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Ecol. Modell.* 142 : 105-120
- Retière C, 1979.** Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du Golfe Normand-Breton. Thèse de doctorat de l'université de Rennes, 421 p
- Riisgard HU, Kittner C, Seerup DF, 2003.** Regulation of opening state and filtration rate in filter-feeding bivalves (*Cardium edule*, *Mytilus edulis*, *Mya arenaria*) in response to low algal concentration. *J Exp Mar Biol Ecol* 284 : 105-127
- Riva A, Massé H, 1983.** Etude écophysiological de quelques mollusques bivalves. In, Bases biologiques de l'aquaculture, edited by IFREMER, Act. Coll., Vol. 1: 45-62
- Salomon JC, 1989.** Hydrodynamic action on benthic macrofauna in tidal coastal zones : The case of the Manche. International Council for the Exploration of the Sea 1989 EMEM/n 55
- Salomon JC, Breton M, 1993.** An atlas of long term currents in the Channel. *Oceanol. Acta*, 16 : 439-448
- Salomon JC, Breton M, Guéguéniat P, 1993.** Computed residual flow through the Dover Strait. *Oceanol. Acta*, 16: 449-455
- Santarelli L, 1985.** Les pêcheries de buccin (*Buccinum undatum* L. : Gastropoda) du golfe Normand-Breton. Eléments de gestion de la ressource. Thèse de doctorat de l'université d'Aix-Marseille II, 194 p
- Scholten H, Smaal AC, 1998.** Responses of *Mytilus edulis* L. to varying food concentrations : testing EMMY, an ecophysiological model. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 219 : 217-239
- Seitz RD, Lipcius RN, Hines AH, Eggleston DB, 2001.** Density-dependent predation, habitat variation, and the persistence of marine bivalves prey. *Ecology* 82 (9) : 2435-2451
- Shanks AL, 1995.** Mechanisms of cross-shelf dispersal of larval invertebrates and fish. In *Ecology of marine invertebrate larvae*. Mc Edward L. (Ed.), C.R.C. Press, New York, p. 323-368
- Snelgrove PVR, Grassle JP, Butman CA, 1998.** Sediment choice by settling larvae of the bivalve, *Spisula solidissima* (Dillwyn), in flow and still water. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 231 : 171-190
- Sobral P, Widdows J, 2000.** Effects of increasing current velocity, turbidity and particle-size selection on the feeding activity and scope for growth of *Ruditapes decussatus* from Ria Formosa, southern Portugal. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 245 : 111-125
- Soletchnik P, Gouletquer P, Héral M, Razet D, Geairon P, 1996.** Evaluation du bilan énergétique de l'huître creuse, *Crassostrea gigas*, en baie de Marennes-Oléron (France). *Aquat. Living Resourc.*, 9 : 65-73
- Soletchnik P, Razet D, Geairon P, Faury N, Gouletquer P (1997).** Ecophysiology de la maturation sexuelle et de la ponte de l'huître creuse *Crassostrea gigas* : réponses métaboliques (respiration) et alimentaires (filtration, absorption) en fonction des différents stades de maturation. *Aquat Liv Res* 10 : 177-185
- Solidoro C, Melaku Canu D, Rossi R, 2003.** Ecological and economic considerations on fishing and rearing of Tapes philippinarum in the lagoon of Venice. *Ecol. Modell.* In Press.
- Steingrimsson SA, 1989.** A comparative ecological study of two *Glycymeris glycymeris* (L.) populations of the isle of Mann. PhD, University of Liverpool, 121 p
- Thouzeau G, 1989.** Déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus* (L.) en Baie de Saint-Brieuc. Thèse de doctorat de l'université de Bretagne Occidentale 431 p

- Toullec JY, Lenoir F, Van Wormhoudt A, Mathieu M (1989)** An experimental approach to growth control in bivalves. *Oceanis* 15 (4) : 511-517
- Urrutia MB, Ibarrola I, Iglesias JIP, Navarro E, 1999.** Energetics of growth and reproduction in a high-tidal population of the clam *Ruditapes decussatus* from Urdaibai Estuary (Basque Country, N. Spain). *J. Sea Res.* 42 : 35-48
- Vahl O, 1972.** Porosity of the gill oxygen consumption and pumping rate in *Cardium edule* (L.) (Bivalvia). *Ophelia* 10 : 109-118
- Villalba A, Carballal MJ, Lopez C, Cabada A, Corral L, Azevedo C, 1999.** Branchial rickettsia-like infection associated with clam *Venerupis rhomboïdes* mortality. *Dis. Aquat. Org.* 36 (1) : 53-60
- Villalba A, Lopez MC, Carballal MJ, 1993.** Parasites and pathologic conditions of three clams species, *Ruditapes decussatus*, *Venerupis pullastra*, and *Venerupis rhomboïdes*, in the Galician rias. In : Cervino A, Landin A, De Coo A, Guerra A, Torre M (eds) ; *Actas del IV^c congreso nacional de acuicultura*. Vilanova de Arousa, Galicia, 21-24 Sep 1993, pp 551-556
- West GB, Brown JH, Enquist BJ, 1997.** A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276 : 122-126
- Whyte JNC (1987)** Biochemical composition and energy content of six species of phytoplankton used in mariculture of bivalves. *Aquaculture* 60 : 231-241
- Widdows J (1978a)** Combined effects of body size, food concentration and season on the physiology of *Mytilus edulis*. *J. Mar. Biol. Ass. UK* 58 : 109-124
- Widdows J (1978b)** Physiological indices of stress in *Mytilus edulis*. *J Mar Biol Assoc U K* 58 : 125-142
- Wildish DJ, Kristmanson DD, Hoar RL, De Coste AM, Mac Cormick SD, White AW, 1987.** Giant scallop feeding and growth responses to flow. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 113 : 207-220
- Wilson JG, 1991.** Tolerances to high temperature of infaunal bivalves and the effect of geographical distribution, position on the shore and season. *J. Mar. Biol. Ass. UK* 71 : 169-177
- Wilson JG, Elkaim B, 1997.** Seasonal and geographical differences in oxygen consumption with temperature of *Cerastoderma glaucum* (Poiret) and a comparison with *C. edule* (L.). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 45 : 571-577
- Winter JE, 1979.** A critical review on some aspects of filter-feeding in lamellibranchiate bivalves. *Haliotis* 7 : 71-87
- Yankson K, 1986.** Reproductive cycles of *Cerastoderma glaucum* (Bruguère) and *C. edule* (L.) with special reference to the effects of the 1981-82 severe winter. *J. Moll. Stud.* 52 : 6-14
- Young CM, Chia FS, 1987.** Abundance and distribution of pelagic larvae as influenced by predation, behavior, and hydrographic factors. In : Giese AC, Pearse JS (Eds) *Reproduction of marine invertebrates*, Vol. 9, Academic Press, New York, p 385-463
- Young EF, Bigg GR, Grant A, Walker P, Brown J, 1998.** A modelling study of environmental influences on bivalve settlement in the Wash, England. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 172 : 197

Annexe 1 : Traitement des données satellitaires de matières inorganiques en suspension (MIP)



Exemples d'images satellitaires de MIP obtenues après application de l'algorithme OC5 Gohin *et al* (2002).

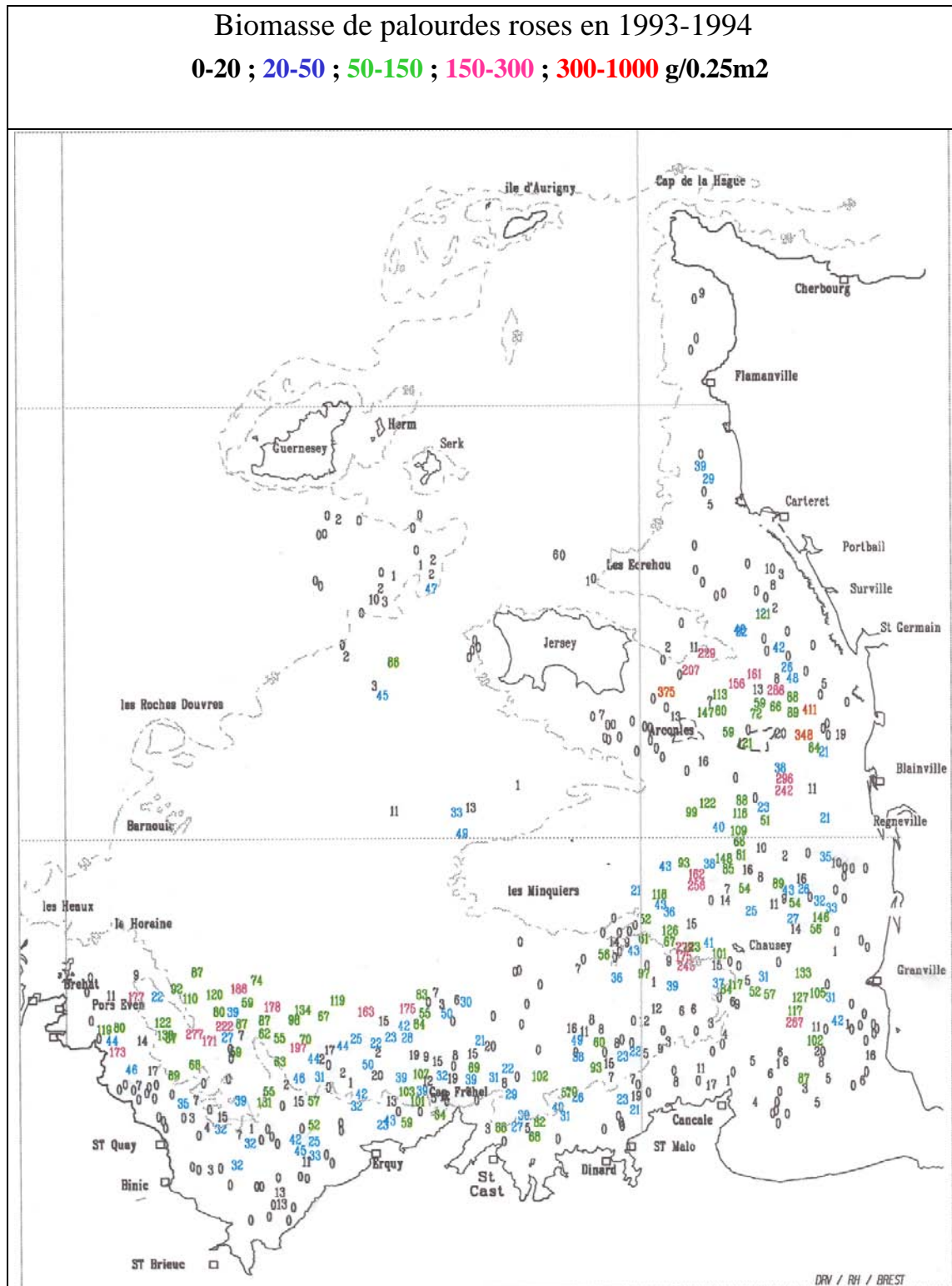
Deux à trois images par mois ont été sélectionnées sur trois années consécutives (1999-2001). Chacune d'entre elles a été superposée à la grille du modèle compartimental de Hoch, de manière à calculer une concentration moyenne de MIP par compartiment (moyenne des valeurs de chaque pixel contenu dans le compartiment considéré).

Pour chacun des compartiments, les résultats obtenus ont été regroupés par mois (sans tenir compte de l'année), de manière à obtenir finalement une séquence de douze situations mensuelles moyennes de la teneur en PIM de l'eau.

Une conversion des teneurs en MIP en valeurs de coefficient d'extinction lumineuse a ensuite été opérée, à partir de la relation obtenue par Ménesguen *et al* (1995).

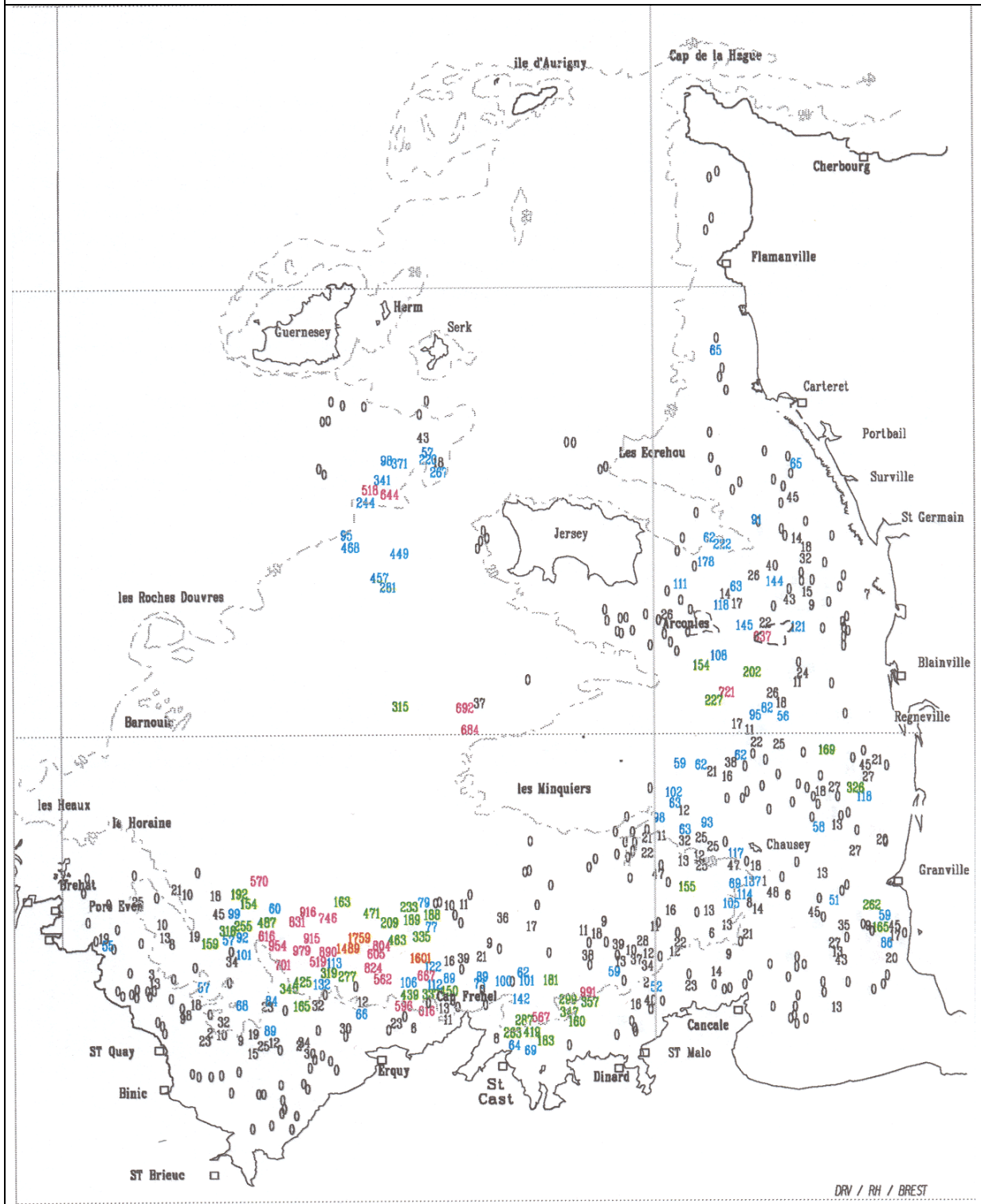
Les séries annuelles moyennes du coefficient d'extinction lumineuse ainsi obtenues pour chacun des compartiments sont ensuite utilisées sous forme de variables forçantes dans le modèle de production primaire de Hoch, à la place des séries théoriques (sinusoïdes) utilisées par ce dernier.

Annexe 2 : Carte de répartition de la palourde rose et de l'amande de mer, d'après les évaluations directes 1993-1994 (Noël et al, 1995)



Biomasse d'amandes de mer en 1993-1994

0-50 ; 50-150 ; 150-500 ; 500-1000 ; 1000-2000 g/0.25 m2



Annexe 3 : Calcul des paramètres du modèle de croissance de la palourde rose

1 – Paramètres de la relation entre le taux de filtration de la palourde rose et la concentration de nourriture.

La relation déterminée à partir des expérimentations effectuées sur cette espèce (**chapitre III-3.2.1.2**) est la suivante :

$$FR = e^{0.78 - \frac{1.6}{C}}$$

avec FR : taux de filtration (L.h⁻¹) ; C : concentration de phytoplancton (µg.L⁻¹ chl a).

La concentration de nourriture dans le modèle de croissance est exprimée en mg.L⁻¹ de matière sèche, aussi a-t'il été nécessaire d'adapter cette relation.

Espèces	pg.cell ⁻¹ chl a	pg.cell ⁻¹ MS
<i>Chaetoceros calcitrans</i>	moyenne :	moyenne :
<i>Skeletonema costatum</i>	0.485	31.75
<i>Isochrysis aff. galbana</i> (T-iso)	0.29	269
<i>Tetraselmis chui</i>	3.83	29.7
Moyenne	1.535	110.15

Les données de ce tableau sont issues de Brown (1991), et permettent d'effectuer le calcul suivant :

$$1 \mu\text{g chl a} = 1 \times 10^6 \text{ pg chl a} = 1 \times 10^6 / 1.535 \text{ cell} = 0.651 \times 10^6 \text{ cell} = 0.651 \times 110.15 \times 10^6 \text{ pg MS} = 71.708 \times 10^6 \text{ pg MS} = 0.072 \text{ mg MS}$$

Donc la relation devient :

$$FR = e^{0.78 - \frac{1.6}{C}} = e^{0.78 - \frac{1.6 \times 0.072}{C \times 0.072}} = e^{0.78 - \frac{0.1152}{N}}$$

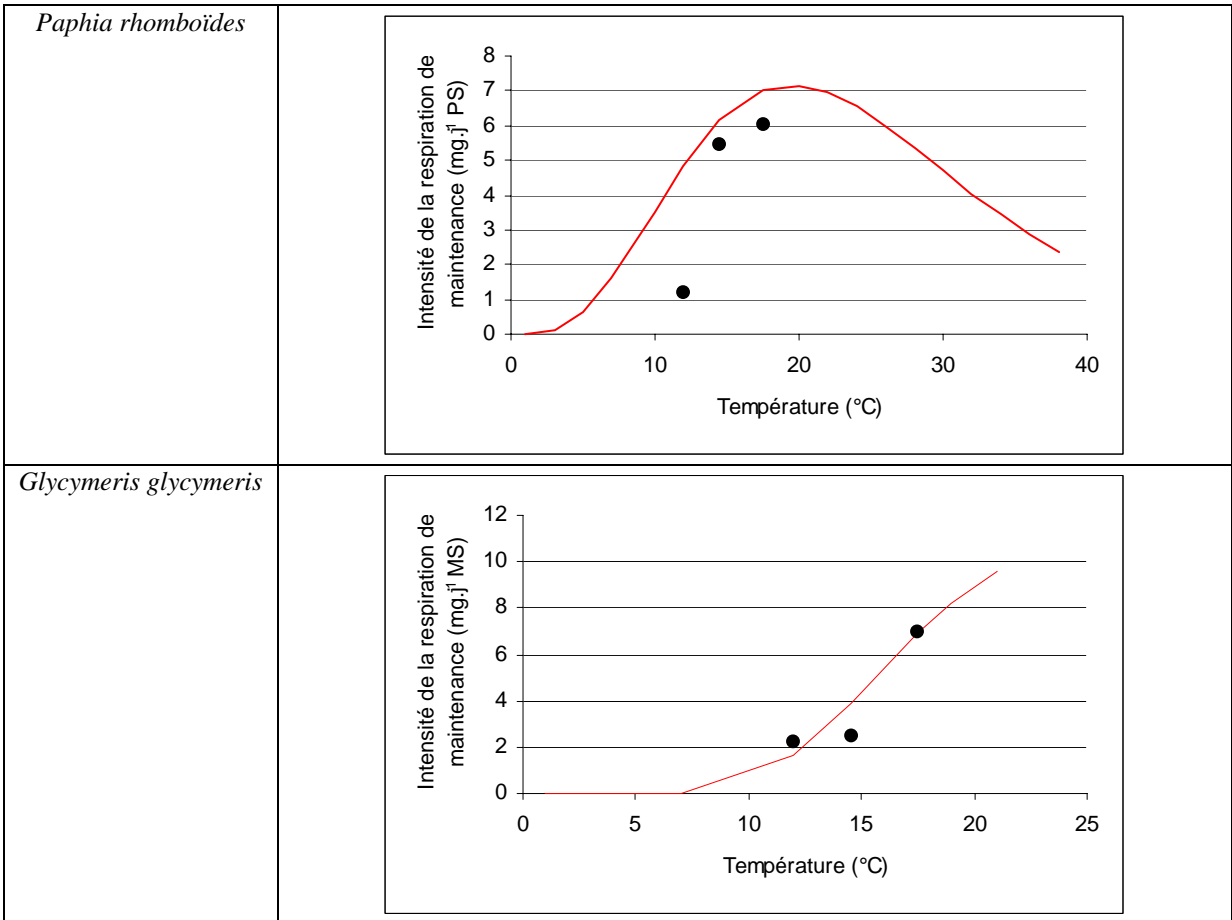
avec N : concentration de nourriture (mg.L⁻¹ MS).

2 – Paramètres de la relation entre la respiration de maintenance et la température pour les deux espèces.

Les taux de respiration de la palourde et de l'amande sont exprimés en fonction de la température et du taux d'absorption dans la **figure IV-17**. Pour chacune des trois températures, l'ordonnée à l'origine de la relation linéaire obtenue correspond à la respiration de maintenance. Ces points sont présentés en fonction de la température sur les graphes suivants. Une relation du type de celle utilisée par Gouletquer *et al* (1989) est « ajustée » sur ces mesures.

Dans le cas de la palourde rose, il ne s'agit pas d'un ajustement au sens propre, nous avons choisi d'imposer un optimum de température aux environs de 20°C, et dans la phase ascendante de la courbe, une pente relativement modérée, ce que nous n'aurions pas obtenu sinon.

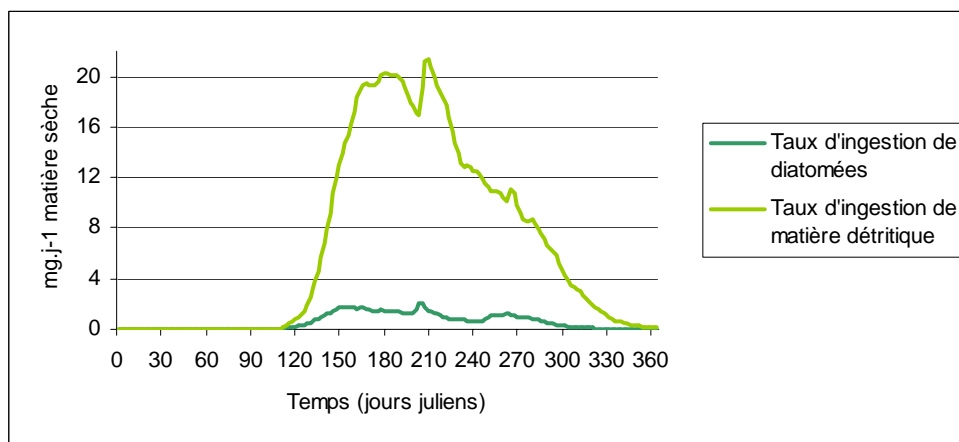
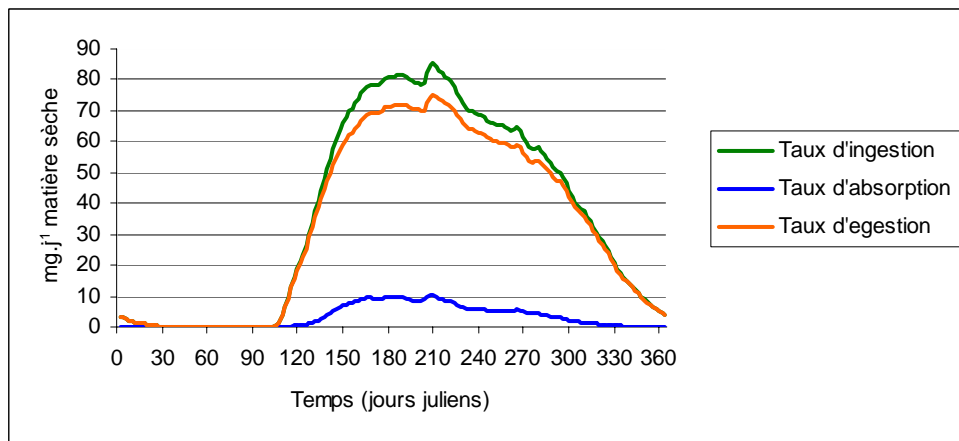
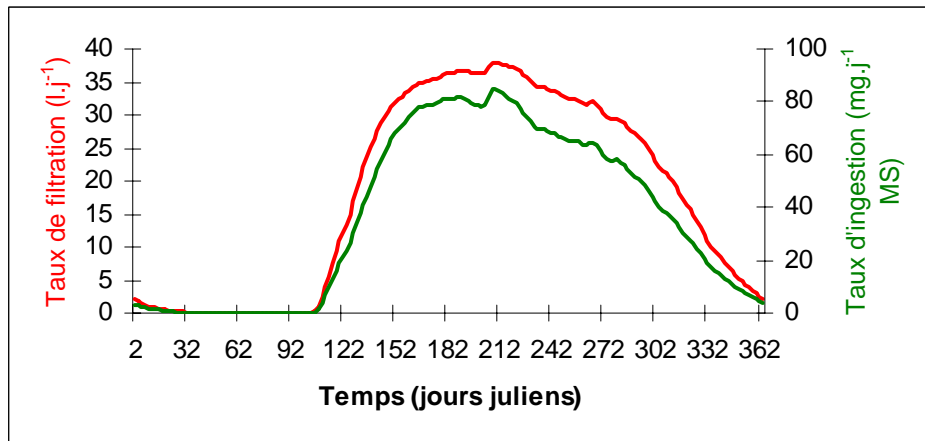
Dans le cas de l'amande de mer, les points dont nous disposons suggèrent un optimum de température bien au delà de 17.5°C. Nous avons alors réaliser un véritable ajustement de la courbe aux points disponibles, faute de meilleures données.

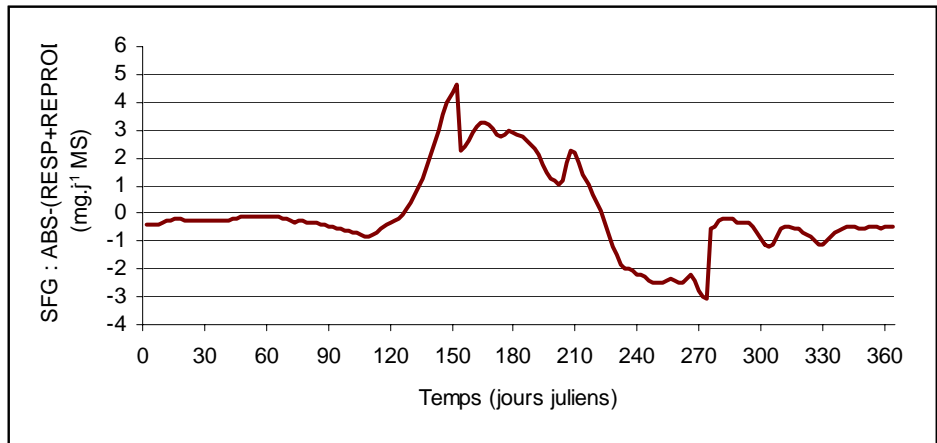
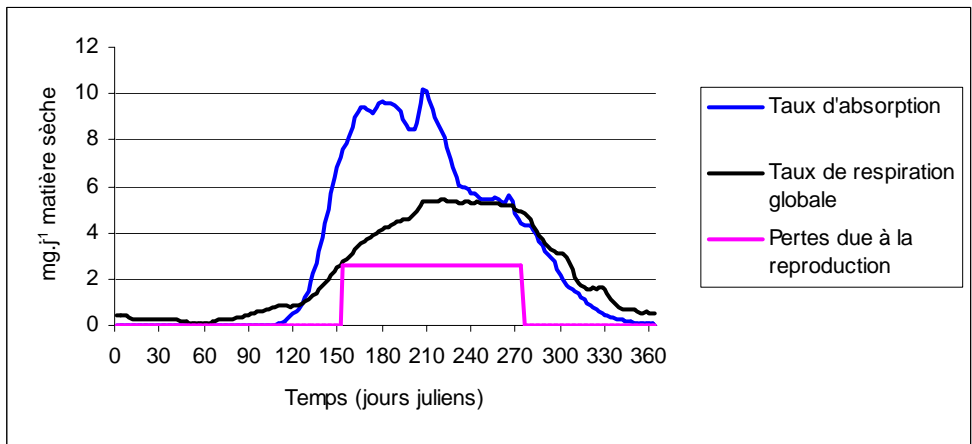
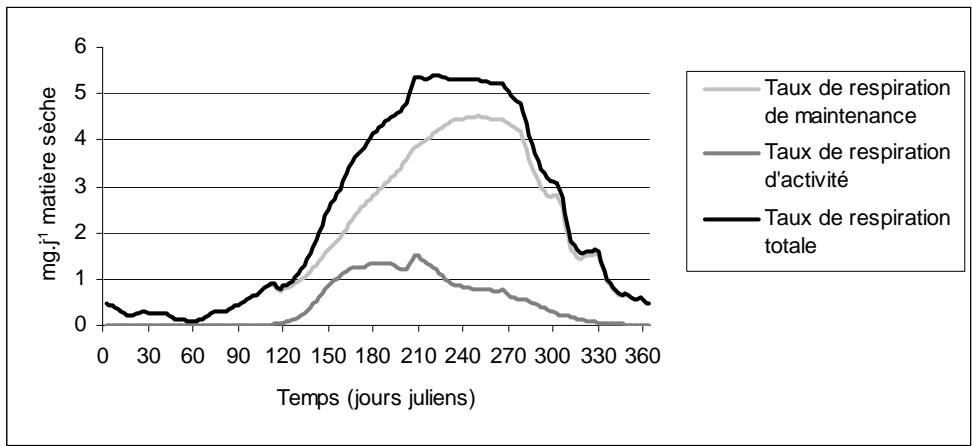
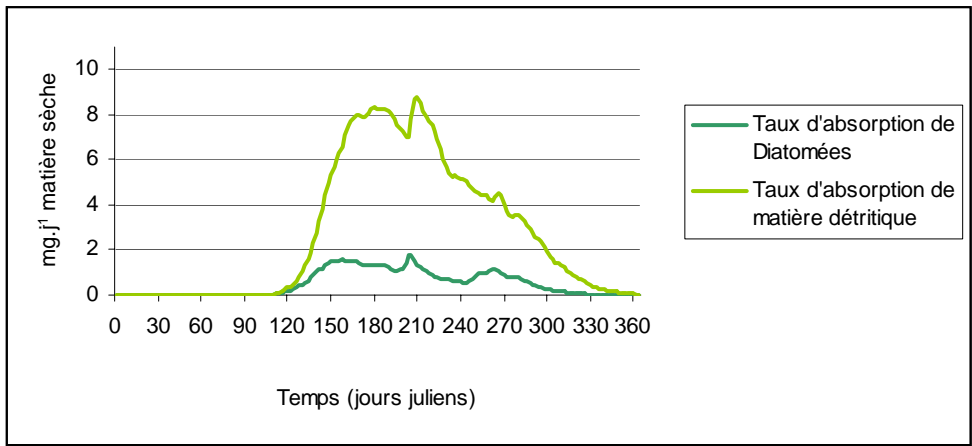


Ajustement d'une relation du type de celle utilisée par Gouletquer et al (1989) aux taux de respiration de maintenance déterminés expérimentalement pour trois températures.

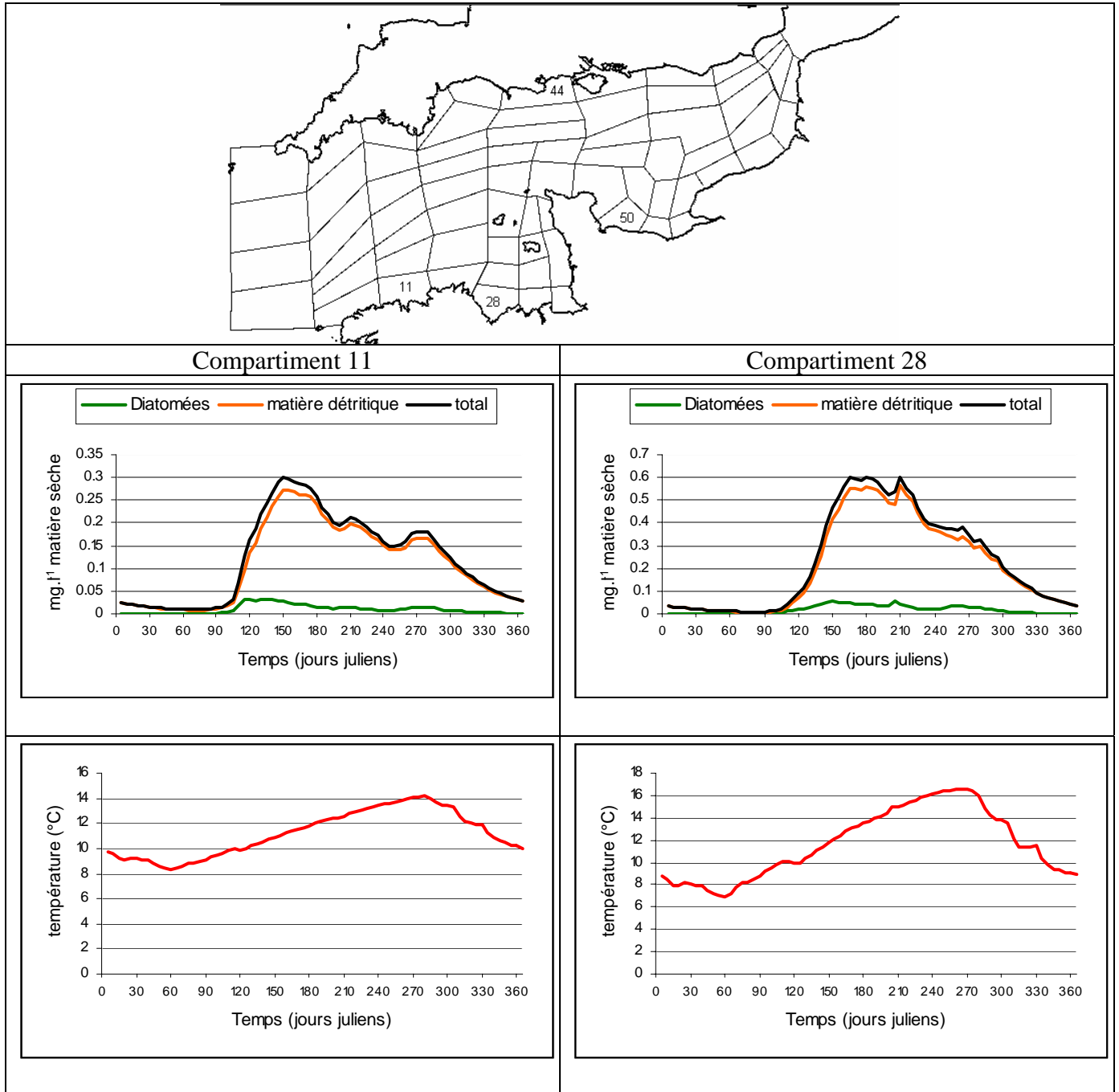
Annexe 4 : Résultats du modèle de croissance de la palourde rose dans le compartiment 28 (Baie de Saint-Brieuc)

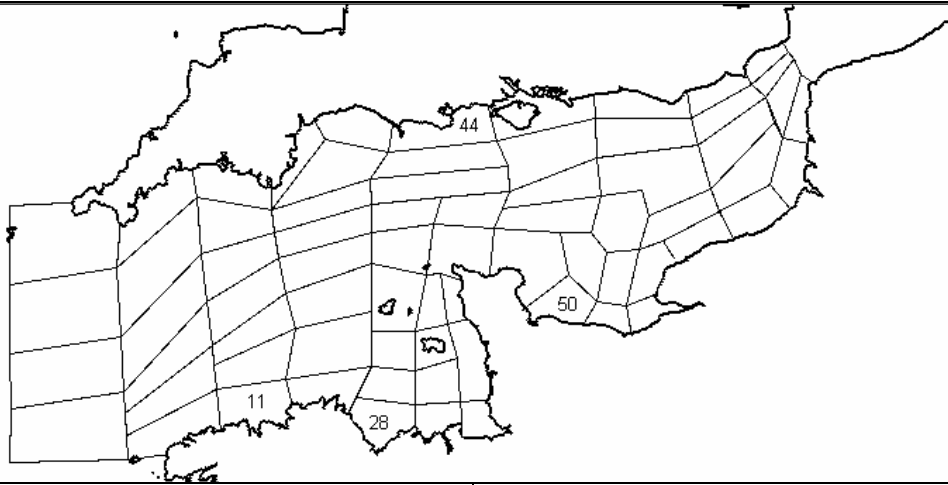
Les fonctions écophysiologicals d'un animal sont présentées sur un an, de son 7^e à son 8^e hiver, lorsqu'il n'y a plus de croissance. Il s'agit des résultats du modèle présenté dans le chapitre IV-4.3.1.



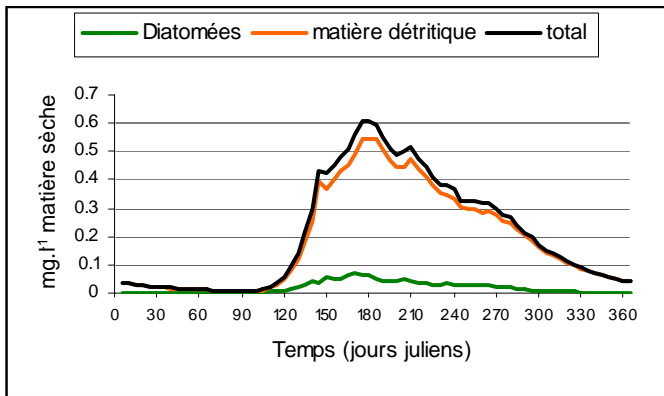


Annexe 5 : Conditions trophiques et climatiques forçant la croissance dans le modèle de croissance de la palourde rose étendu à la Manche

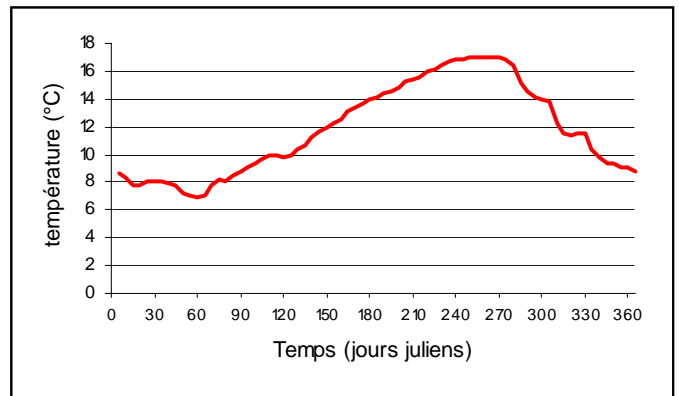
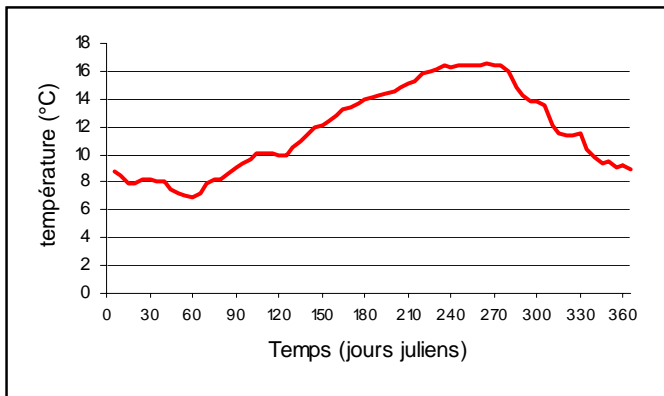
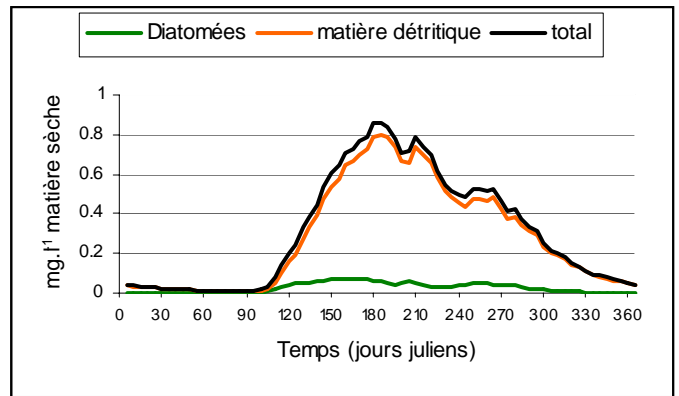




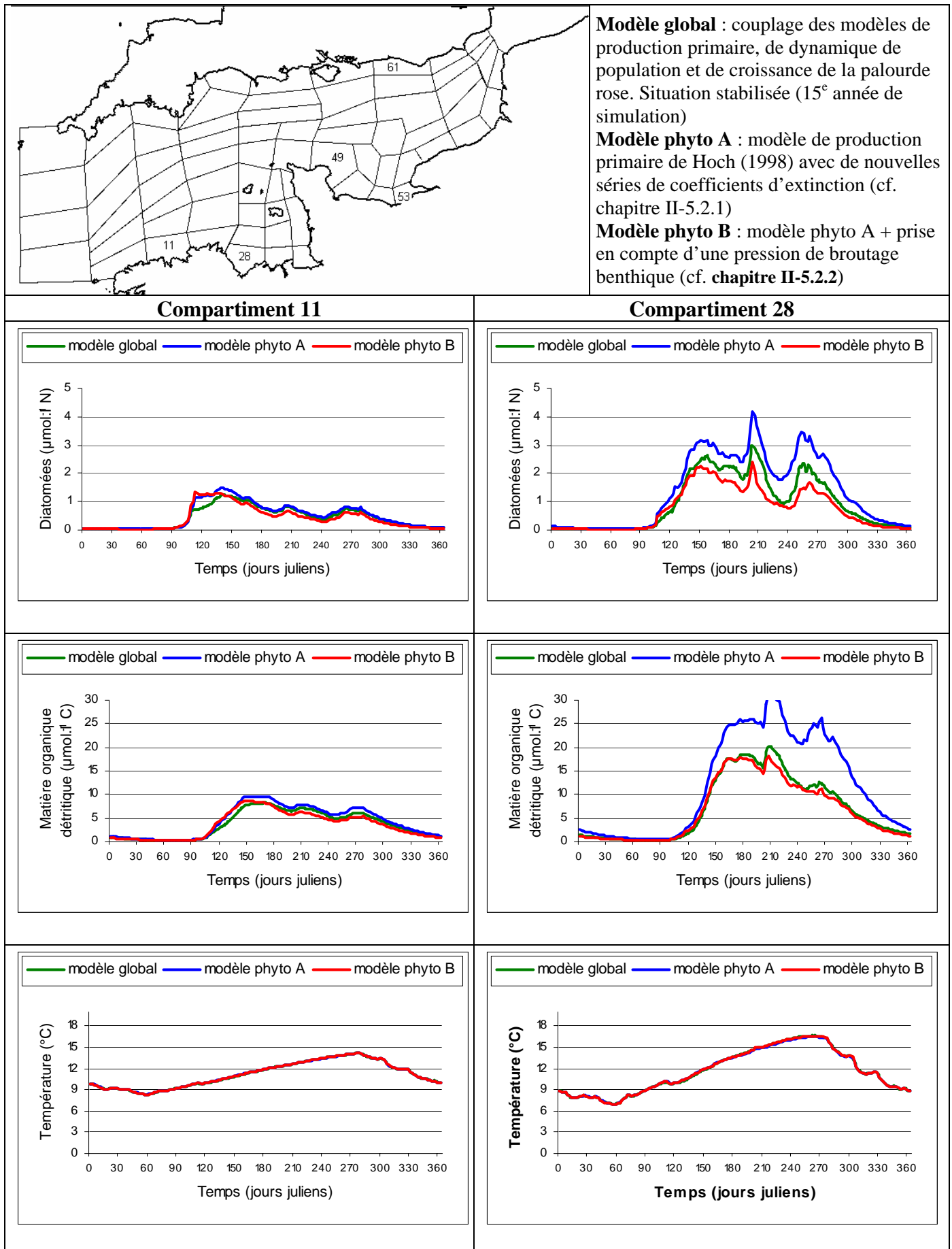
Compartment 44

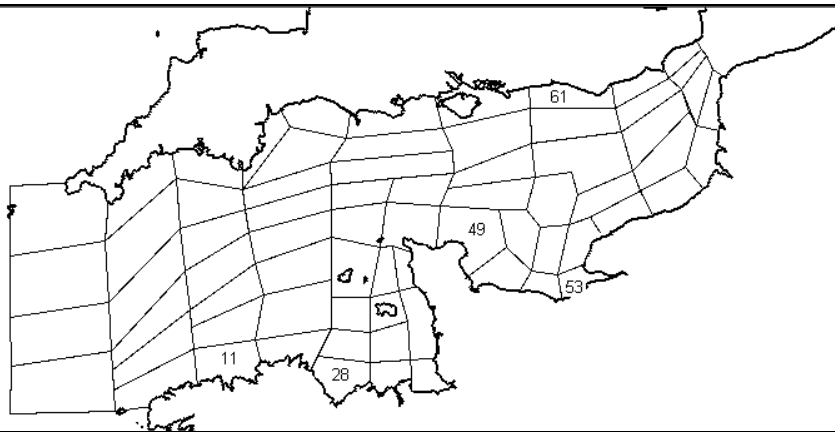


Compartment 50



Annexe 6 : Simulation des conditions trophiques et climatiques sur l'ensemble de la Manche



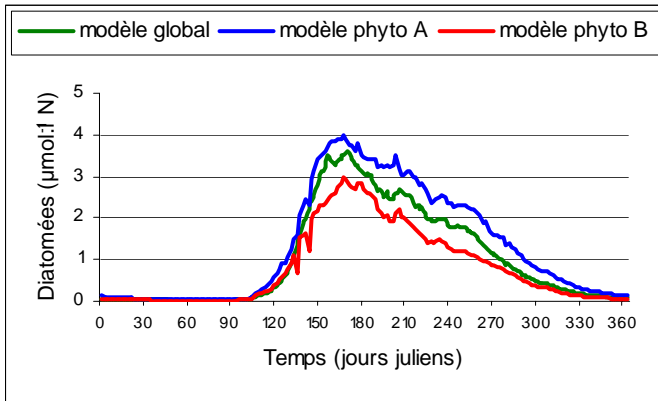


Modèle global : couplage des modèles de production primaire, de dynamique de population et de croissance de la palourde rose. Situation stabilisée (15^e année de simulation)

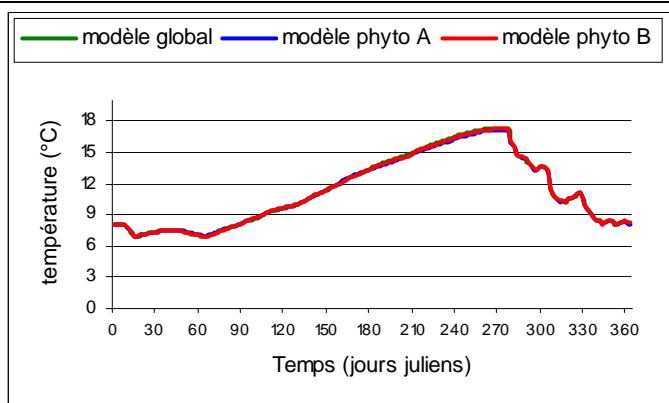
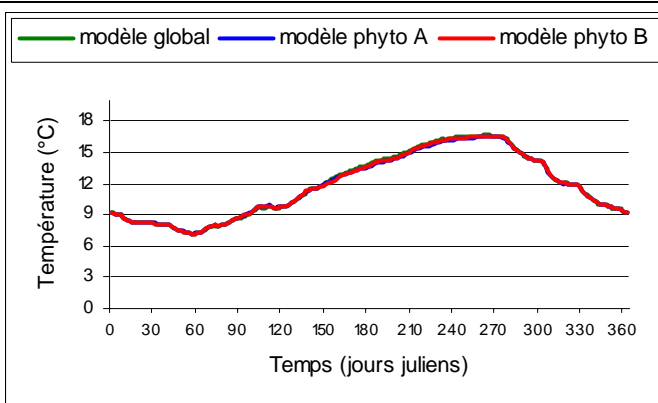
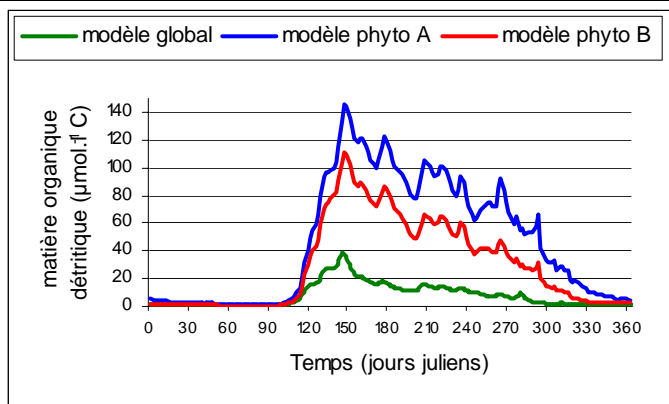
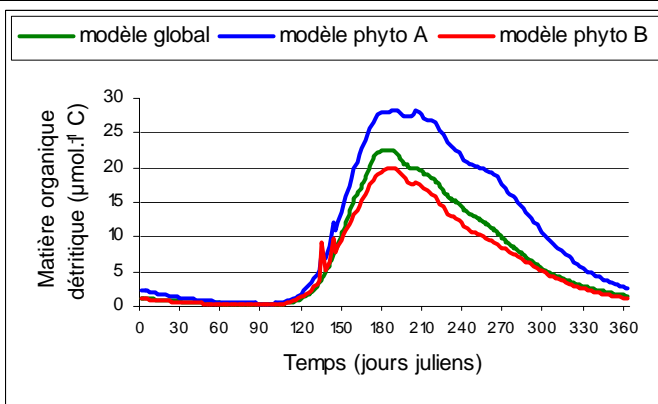
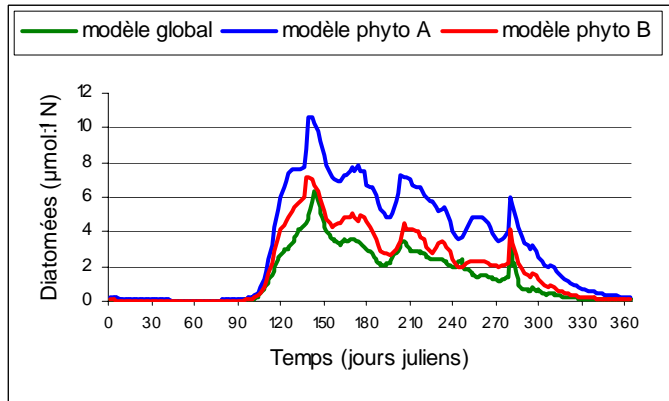
Modèle phyto A : modèle de production primaire de Hoch (1998) avec de nouvelles séries de coefficients d'extinction (cf. chapitre II-5.2.1)

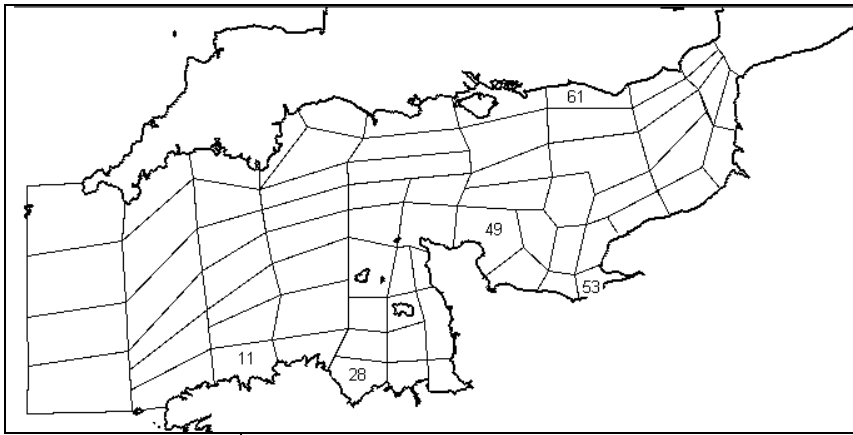
Modèle phyto B : modèle phyto A + prise en compte d'une pression de broutage benthique (cf. chapitre II-5.2.2)

Compartiment 49



Compartiment 53



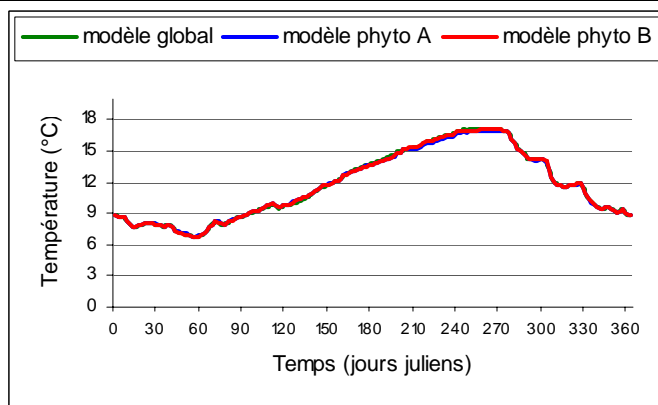
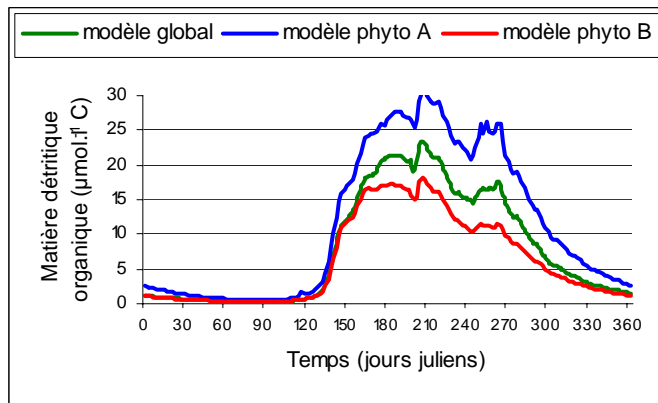
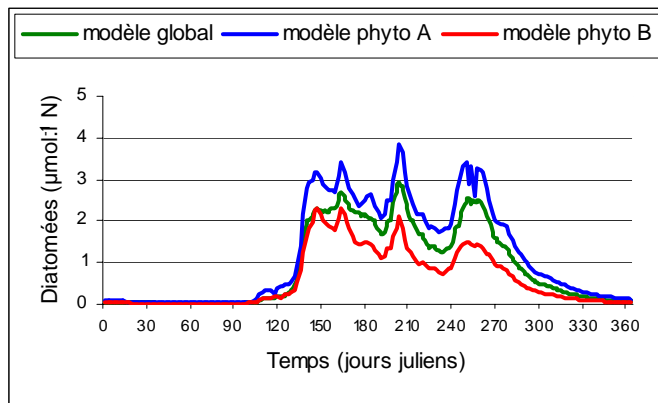


Modèle global : couplage des modèles de production primaire, de dynamique de population et de croissance de la palourde rose. Situation stabilisée (15^e année de simulation)

Modèle phyto A : modèle de production primaire de Hoch (1998) avec de nouvelles séries de coefficients d'extinction (cf. **chapitre II-5.2.1**)

Modèle phyto B : modèle phyto A + prise en compte d'une pression de broutage benthique (cf. **chapitre II-5.2.2**)

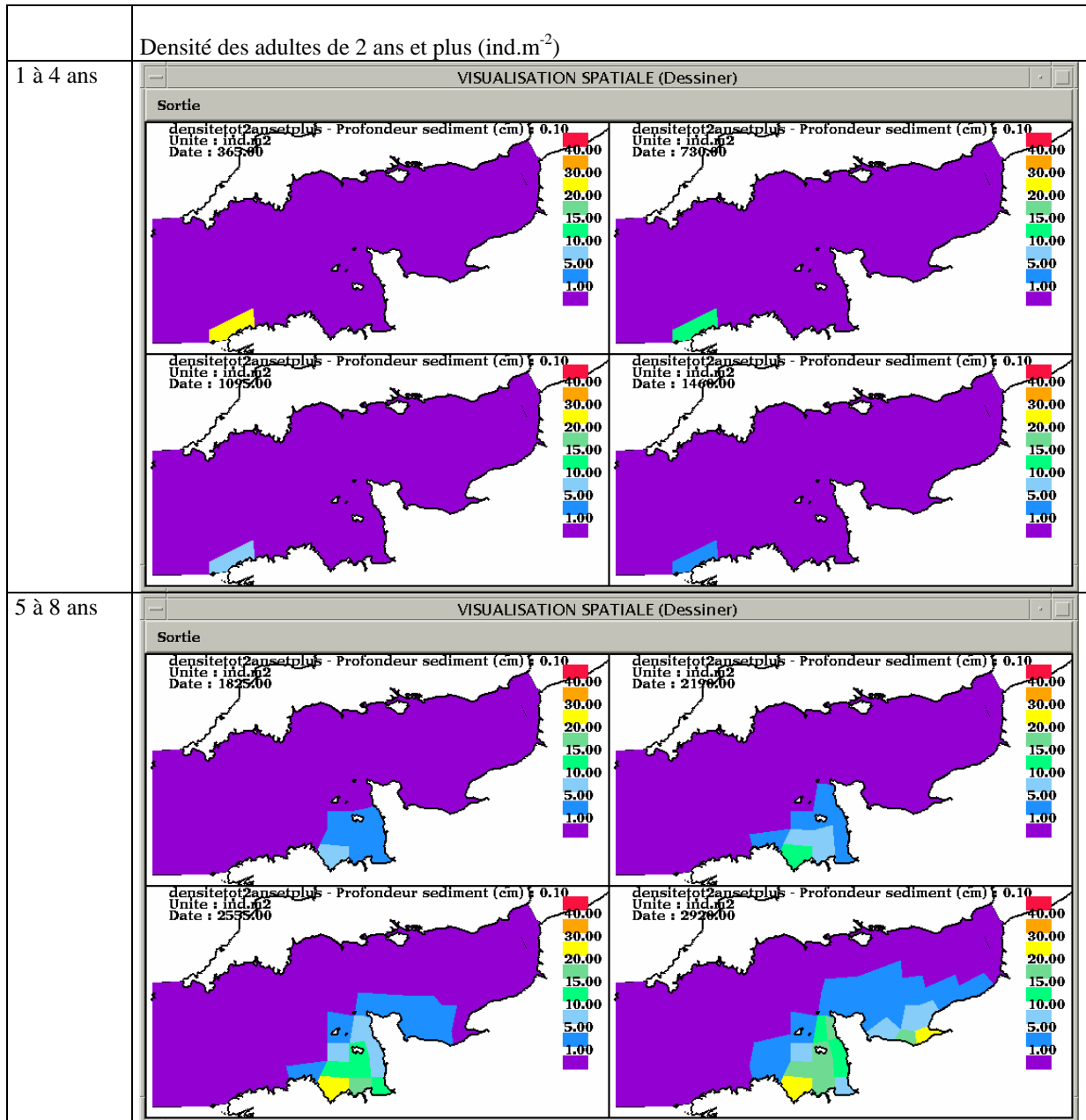
compartiment 61



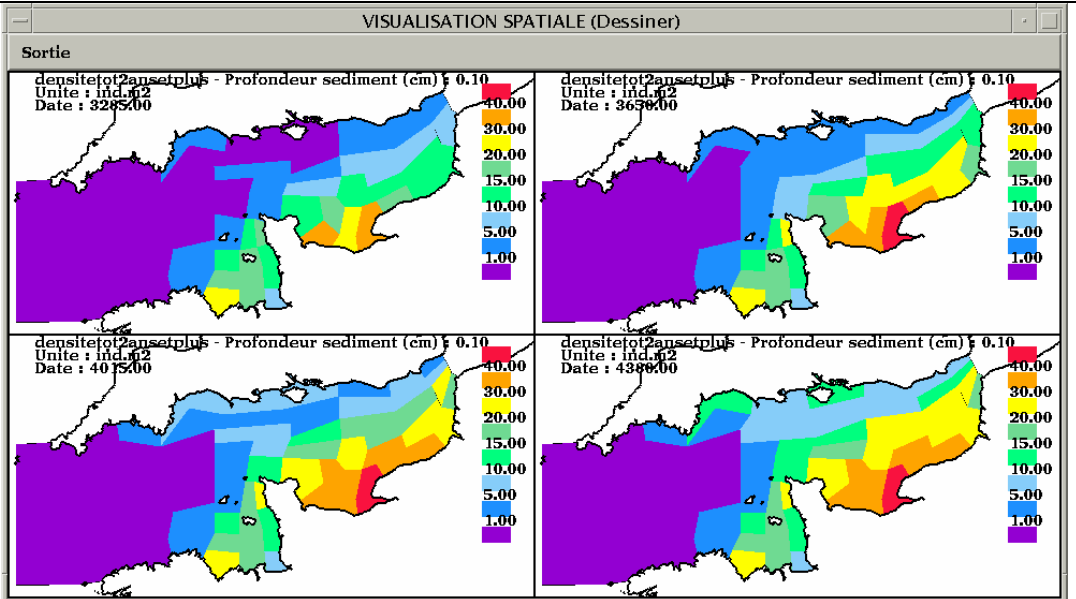
Annexe 7 : Résultats de la simulation « colonisation de la Manche par la palourde rose »

Condition initiale : 30 individus par mètre carré de la classe d'âge 4 (cohorte 2) dans le compartiment au nord de la Mer d'Iroise, 0 individu partout ailleurs.

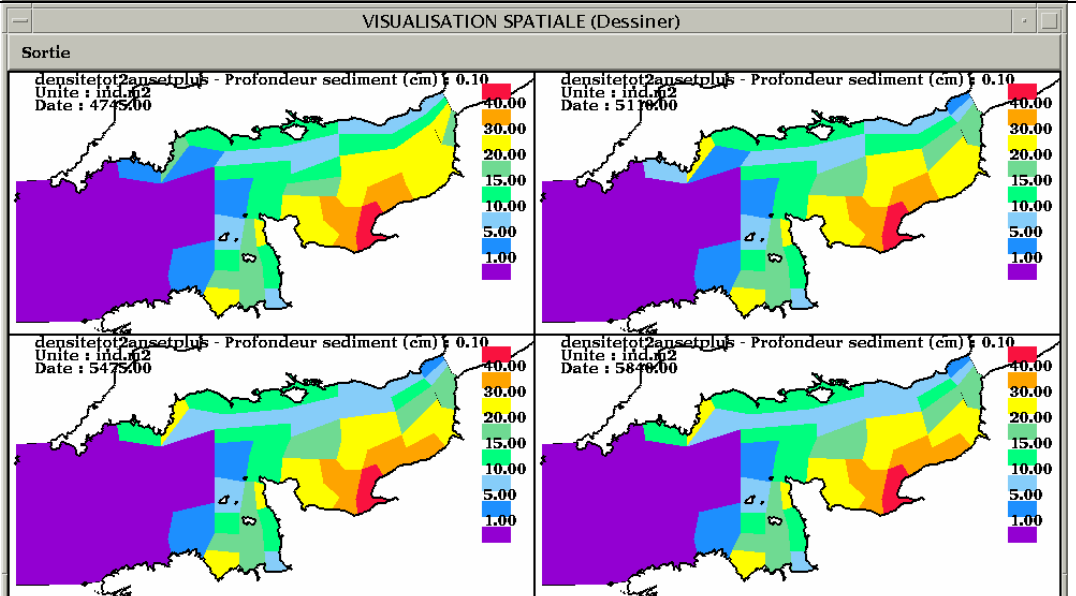
Cf. chapitre V-2.3.3



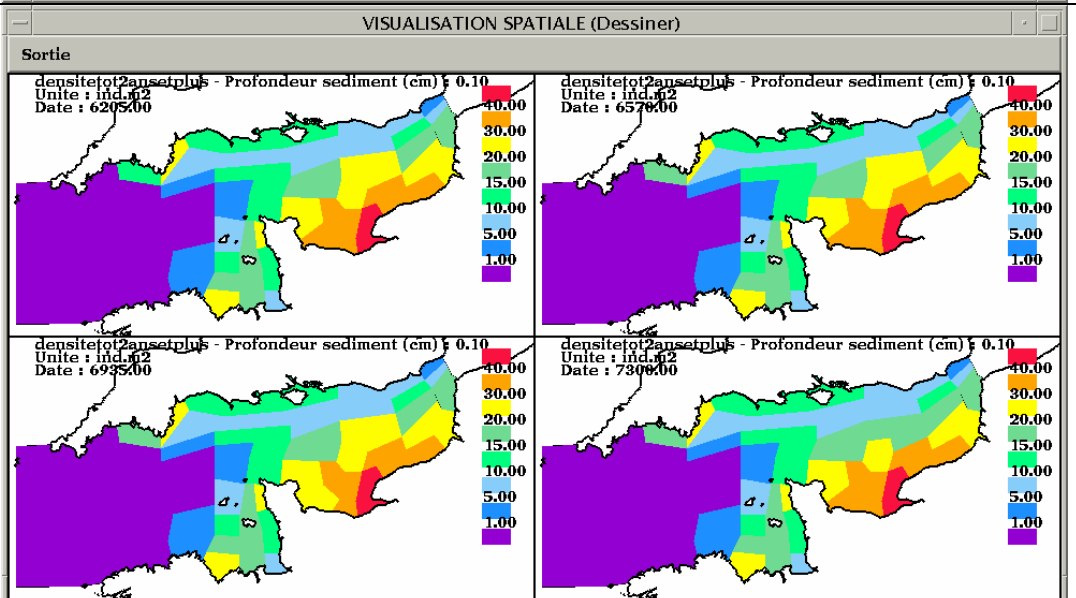
9 à 12 ans



13 à 16 ans



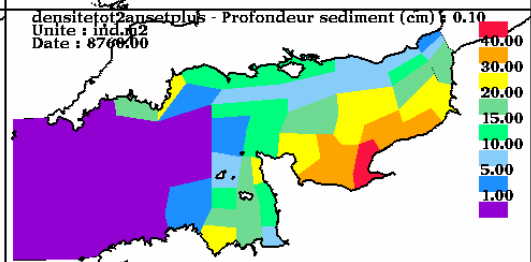
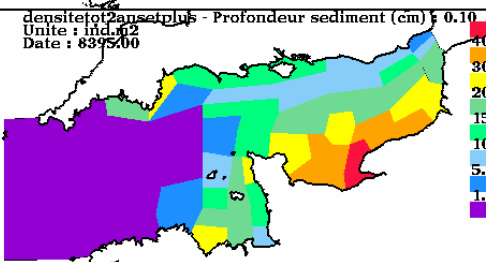
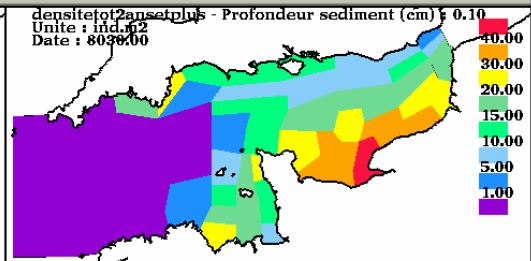
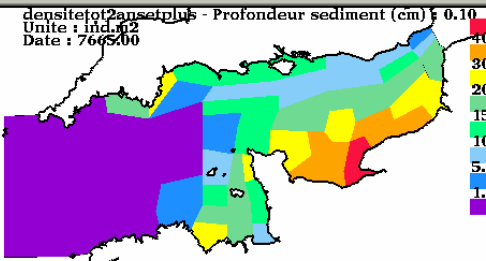
17 à 20 ans



21 à 24 ans

VISUALISATION SPATIALE (Dessiner)

Sortie



25 à 28 ans

VISUALISATION SPATIALE (Dessiner)

Sortie

