

BILAN ENERGETIQUE DE LA POPULATION DE COQUE (*CERASTODERMA EDULE* L.) EN BAIE DE SAINT-BRIEUC, MANCHE OUEST

BLANCHARD M.

IFREMER, Centre de Brest, Département Environnement Littoral, BP 70, 29280 PLOUZANE (France)

RESUME : La population de *Cerastoderma edule* située sur l'estran de la baie de Saint-Brieuc, a été suivie pendant un an, de mars 1988 à juin 1989. Les paramètres physiologiques (ingestion, égestion, respiration, excrétion) sont analysés mensuellement *in vitro*. Les résultats permettent d'observer qu'ils sont largement influencés par la maturation sexuelle. D'après les estimations de biomasse et de production réalisées sur ce gisement de 15 kilomètres carrés, le bilan énergétique de la population est établi et discuté.

Mots clés : bilan énergétique, *Cerastoderma edule*, baie de Saint-Brieuc, Manche Ouest

ENERGY BUDGET FOR THE COMMON COCKLE POPULATION (*CERASTODERMA EDULE* L.) IN THE BAY OF SAINT-BRIEUC, WESTERN CHANNEL, FRANCE

ABSTRACT : During one year, from March 1988 to June 1989, the intertidal population of *Cerastoderma edule* in the Bay of Saint-Brieuc, is investigated. Physiological measurements (ingestion, egestion, respiration and excretion) are monthly carried out in laboratory. We observe that reproductive metabolism influences the results. The energy budget of this cockle population, based on a biomass and production estimate for a 15×10^6 sp.m. area, is calculated and discussed.

Keywords : energy budget, *Cerastoderma edule*, Bay of Saint-Brieuc, Western Channel

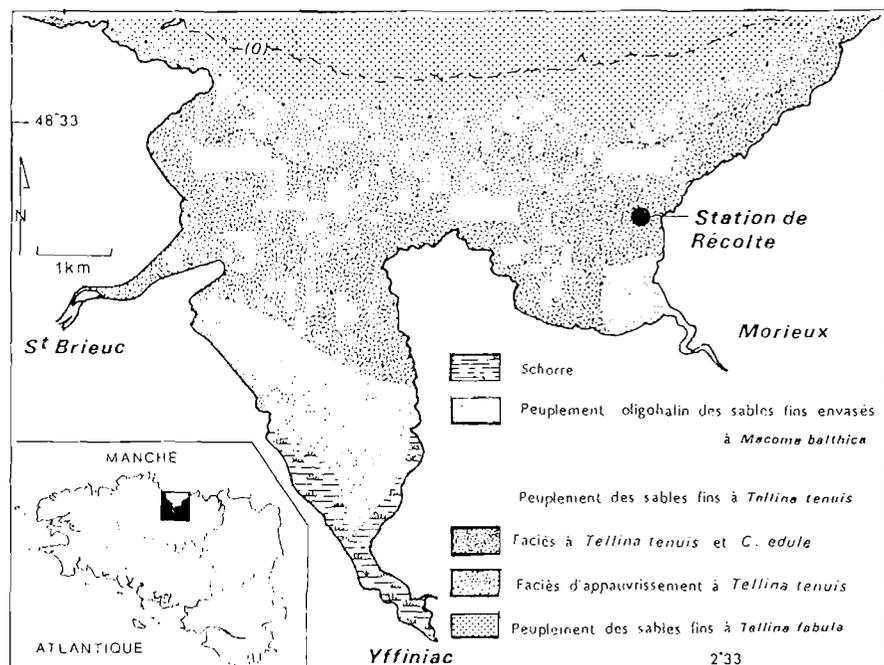
1. INTRODUCTION

En écologie marine, les travaux réalisés sur des populations, ou des peuplements d'invertébrés, comportent désormais deux volets : le premier décrit la répartition, les densités et les biomasses, le deuxième est une analyse fonctionnelle, visant à quantifier l'intensité des échanges, à l'intérieur ou à l'extérieur de cette population. Cette mesure des transferts au sein de l'écosystème est généralement réalisée par un bilan énergétique, selon la méthode décrite par CRISP (1971), montrant qu'à l'état stable, la consommation (C) équilibre les pertes d'énergie dues à l'égestion particulaire (F), à l'excrétion liquide (U), à la respiration (R), ainsi qu'aux diverses productions (P), soit en termes énergétiques : $C = P + R + U + F$.

Cette méthode d'étude descriptive et fonctionnelle est utilisée pour des populations de mollusques marins gastéropodes, mais également pour des bivalves (HUGUES, 1970 ; EVANS, 1977 ; HIBBERT, 1977...). Nous l'avons appliquée à la population de *Cerastoderma edule* de la baie de Saint-Brieuc. Située dans un peuplement de sables fins à *Tellina tenuis*, cette population, décrite par GROS et HAMON (1988), occupe une surface de 15 km² soit un quart des estrans de la baie ; à savoir la frange supérieure des plages littorales à l'ouest de la baie, et surtout le niveau moyen des deux anses d'Yffiniac et de Morieux (fig. 1). Dans ce peuplement, trois mollusques bivalves caractérisent la biocénose : *Tellina tenuis*, *Cardium edule* et *Donax vittatus*. Les deux premiers représentent à eux seuls 85 % de la biomasse du peuplement, estimée en moyenne à 16 g.m⁻² de matière organique: la coque avec 70 % de la biomasse et la telline avec 14 %. La surface du gisement est stable depuis de longues années, et fait l'objet d'une pêche à pied d'environ 400 tonnes.an⁻¹.

En septembre 1987 et en avril 1988, deux campagnes d'échantillonnages ont été réalisées à l'intérieur du peuplement précédemment délimité, afin d'affiner l'estimation de biomasse et de calculer la production de *Cerastoderma edule*. Les résultats (GROS et HAMON, 1989) font état d'une biomasse moyenne de coque, de 12 g.m⁻² de matière organique, en septembre 1987, et de 9 g.m⁻² en avril 1988 correspondant respectivement à une biomasse totale d'environ 4 700 et 3 700 tonnes de poids frais total pour l'ensemble du gisement.

Figure 1 :
Localisation du gisement de *Cerastoderma edule* en baie de Saint-Brieuc (d'après GROS et HAMON, 1988).



2. MATERIEL ET METHODES

A la suite de cette étude de dynamique de populations, une étude fonctionnelle a été entreprise en vue d'acquérir les paramètres physiologiques nécessaires à l'établissement d'un bilan énergétique. Les techniques utilisées sont décrites dans BLANCHARD (1989). Les animaux sont récoltés mensuellement de mars 1988 à juin 1989, sur une station de l'estran (cf. fig. 1) où la densité est de l'ordre de 250 ind.m^{-2} ; les mesures physiologiques sont réalisées *in vitro* en salle thermostatée, à la température du milieu, laquelle varie de $8 \text{ }^{\circ}\text{C}$ en février, à $18,5 \text{ }^{\circ}\text{C}$ en août (fig. 2).

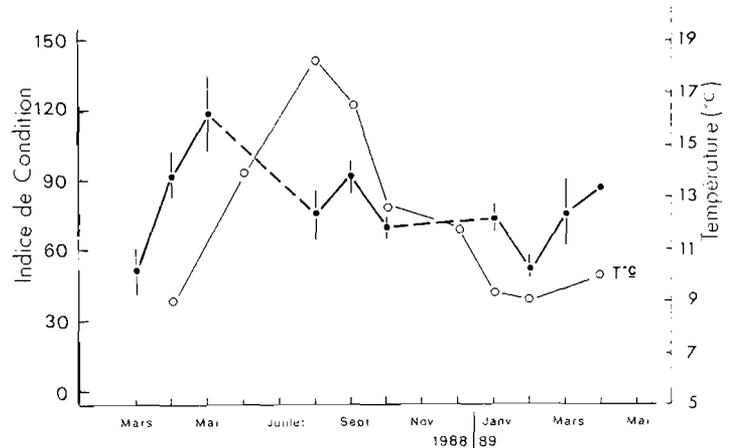


Figure 2 : Evolution mensuelle de l'indice de condition chez *Cerastoderma edule*, et de la température *in situ*. Les barres verticales correspondent à l'erreur standard, les pointillés à l'absence de mesure.

La consommation est mesurée en distribuant l'algue *Phaeodactylum tricornutum* en milieu fermé, à raison de 100×10^6 cellules l^{-1} , à un lot de 5 individus de taille homogène (20–30mm). Cette concentration correspond, chez la coque, à une filtration optimale (FOSTER-SMITH, 1975). La durée d'expérimentation est de 5 heures, c'est-à-dire égale au temps moyen d'immersion des animaux sur l'estran. Les cellules algales sont comptées sur un aliquote avant et après expérimentation, par un compteur de particules COULTER-COUNTER TAIL équipé d'une sonde de $100 \mu\text{m}$ d'ouverture. La consommation en terme énergétique est calculée par le coefficient de BAYNE (1976) : $0,2725 \text{ calories} \equiv 10^6$ cellules de *Phaeodactylum*. Le taux de filtration est obtenu par l'équation $F = (\log C_0 - \log C_t) \cdot V / (t - t_0)$, où C_0 et C_t sont les concentrations aux instants t_0 et t , respectivement, et V le volume d'eau de l'enceinte. Les résultats sont rapportés au poids sec de chair sans cendres (PSSC).

L'égestion est mesurée en prélevant par pipettage l'ensemble des biodépôts, assimilés à des fèces. Ceux-ci sont déposés sur des filtres Whatman GF/F prépesés, et l'ensemble est rincé au formiate d'ammonium, placé 24 heures en étuve à 60°C , puis au four à $500 \text{ }^{\circ}\text{C}$ pendant deux heures pour connaître le contenu organique par différence de pesée. L'équivalence énergétique est de $5,67 \text{ kilocalories (g de biodépôts)}^{-1}$.

L'excrétion ammoniacale est mesurée sur un échantillon, par méthode colorimétrique de SOLORZANO, et transformée en terme énergétique par le coefficient de BAYNE (1976) : $5,94 \cdot 10^{-3} \text{ calories } (\mu\text{g de N-NH}_4)^{-1}$.

La respiration est mesurée par la consommation d'oxygène en milieu confiné dans une enceinte d'un litre, dans laquelle plonge la sonde munie d'un agitateur (modèle ORBISPHERE 2112), reliée à un enregistreur multivoies. Dans chaque enceinte, un petit volume de sédiment permet aux animaux de

s'enfourir. Des enceintes témoins sont analysées en parallèle, et leurs réponses (avec ou sans sédiment) sont prises en compte. Nous n'avons pas constaté de réelle différence dans les réponses, selon la présence ou non de sédiment, tout comme WIDDOWS et SHICK (1985). La transformation énergétique est celle de BAYNE (1976) : $4,75 \text{ calories (ml d'oxygène)}^{-1}$.

Lors de chaque prélèvement, un sous-échantillon d'animaux est séché pendant 24 heures à $60 \text{ }^\circ\text{C}$, chair et valves séparément, afin d'établir un rapport poids sec de chair/poids de coquille, fournissant une information indirecte et rapide sur l'état de développement des gonades, sous la forme : indice de condition = poids sec de chair $\times 10^3$ /poids sec des valves.

3. RESULTATS

CYCLE SEXUEL

La mesure de l'indice de condition permet d'observer (fig. 2) une nette élévation du rapport, de mars à mai 1988, d'août à septembre 1988 suivie d'une chute en octobre, ainsi qu'une augmentation en février-mars 1989. Ces variations suggèrent une ponte en début d'été (mai-juin) pour les deux années, suivie d'une ponte automnale en octobre. Cette observation est corroborée par les travaux de FERNANDEZ-CASTRO *et al.* (1989) sur un autre site breton, et par ceux de GUILLOU *et al.* (1990) réalisés sur le même site, mais en 1987. Ces derniers auteurs observent également un maximum de maturation des gonades en mai, suivi d'une ponte importante en juin, une deuxième maturation plus faible, de la mi-août à la fin septembre, suivie d'une ponte plus faible que la précédente. Ces auteurs soulignent en outre que toute la population ne répond pas de façon homogène, et que l'on trouve des individus matures, au stade maximum, de février à octobre, avec même quelques cas de maturation en hiver. Selon les variations climatologiques annuelles, on peut penser que les deux périodes de maturation maximum, mai et septembre, se retrouvent d'une année sur l'autre (GUILLOU, comm. pers.).

CONSOMMATION

La coque consomme en moyenne $45,3 \cdot 10^6$ cellules de *Phaeodactylum* soient $12,34 \text{ calories h}^{-1}$ (g de chair PSSC) $^{-1}$. Nous n'observons pas de relation consommation/poids de chair, du fait d'un choix initial d'une taille standard, homogène tout au long de l'étude. MOHLENBERG et RIISGARD (1979) proposent un taux de filtration $f(l.h^{-1}) = 11,60 W^{0,70}$ ($r = 0,95$ et W en g sec de chair), montrant que cette relation consommation-poids existe. On remarque peu de variation du niveau de consommation en fonction de la température, dans la gamme $9-18 \text{ }^\circ\text{C}$ (fig. 3a). Si la consommation de nourriture augmente avec la température, chez de nombreuses espèces subtidales, ce paramètre n'a, par contre, que peu d'influence sur des animaux intertidaux comme la coque, soumise à de grands écarts (0 à $40 \text{ }^\circ\text{C}$ selon NEWELL, 1970). On note qu'en mars 1989, à $10 \text{ }^\circ\text{C}$, ainsi qu'en octobre 1988, à $15 \text{ }^\circ\text{C}$, les valeurs de consommation doublent, et l'on peut alors penser comme DESLOUS-PAOLI *et al.* (1987) que cette augmentation est due à la maturation sexuelle. Ces auteurs observent en effet que la coque, dans le bassin de Marennes-Oléron, filtre en moyenne $3,5 \text{ litres h}^{-1}\text{g}^{-1}$ de chair sèche, de juillet à février, c'est-à-

dire en dehors des périodes de gamétogénèse et de ponte, observées sur ce site, tandis qu'elle filtre 8,70 litres $h^{-1}g^{-1}$ de chair sèche de mars à juin, période de maturité maxima et de ponte. Ces mesures de consommation sont effectuées avec une nourriture naturelle présentant un large spectre de taille de particules.

Nos propres résultats montrent que le taux de filtration moyen est, de 1,61 litre $h^{-1}g^{-1}$ en décembre 1988, 1,16 en janvier et 2,75 en mars 1989.

EGESTION PARTICULAIRE

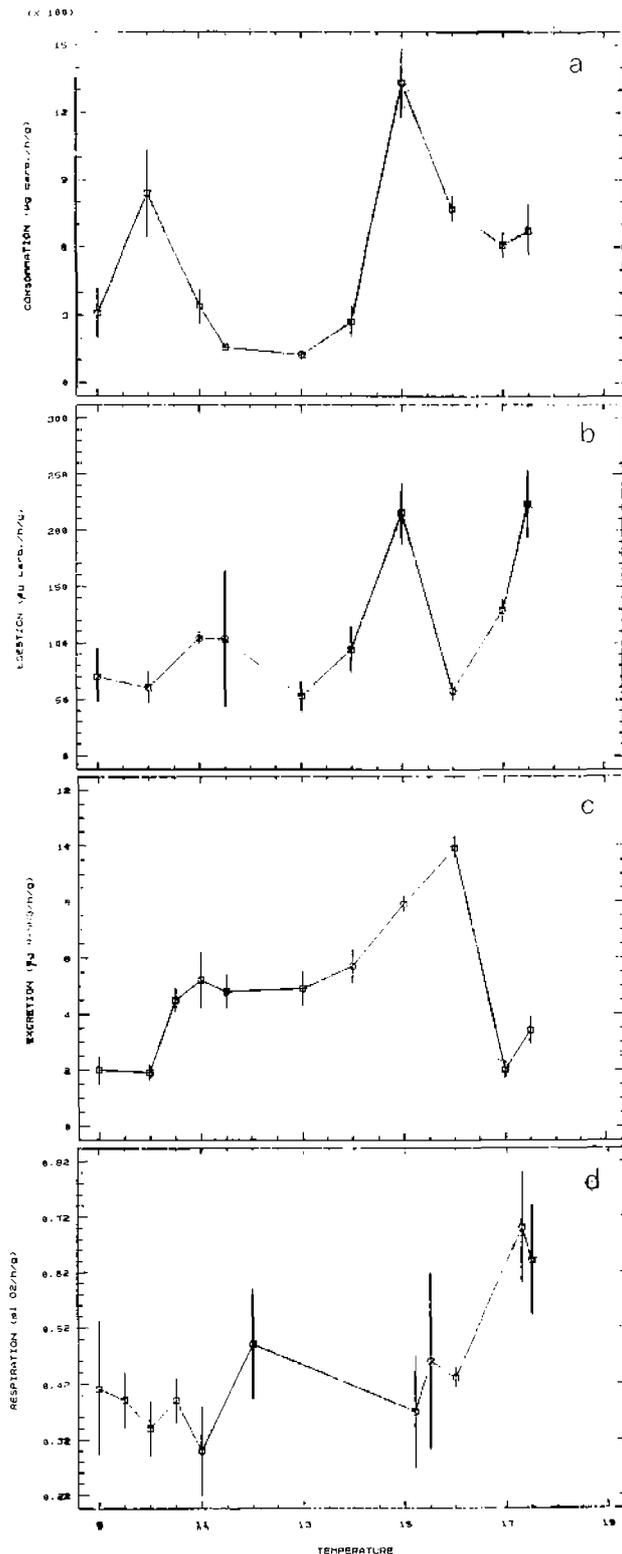
La coque rejette 1,31 mg de matière organique $h^{-1}g^{-1}$ PSSC, soit en moyenne annuelle 7,43 calories $h^{-1}g^{-1}$. On observe peu de relations avec le poids de chair, pour des raisons identiques à celles évoquées ci-dessus. Cette relation existe cependant. Ainsi HAWKINS *et al.* (1990) proposent-ils $F = 3,55 W^{0.60}$ (W en mg et F en $\mu g h^{-1}$). Si la fabrication de feces est corrélée avec la température, sur l'ensemble du cycle annuel, on remarque là encore, mais de façon moins nette, des valeurs élevées à 10 et 15 °C (fig. 3b), correspondant aux dates de consommation maximum, laissant supposer une relation avec la gamétogénèse.

L'assimilation calculée par la méthode de CONOVER, correspond au taux moyen de 76,6 % de la consommation, ce qui est proche des valeurs obtenues chez d'autres auteurs : 64 % pour WIDDOWS et SHICK (1985), 68 % pour BAYNE et NEWELL (1983), 50 à 88 % pour FOSTER—SMITH (1975), 75 % pour BROCK et KOFOED (1987).

Figure 3 : Evolution des paramètres physiologiques chez *Cerastoderma edule*, en fonction de la température :

- a) Consommation,
- b) Egestion,
- c) Excrétion azotée,
- d) Respiration.

Les traits verticaux correspondent à l'erreur standard.



EXCRETION AMMONIACALE

Cette excrétion correspond à une moyenne annuelle de 66,5 μg d'azote ammoniacal $\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}$ PSSC, soient 0,39 calories $\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}$ PSSC. La figure 3c montre que l'excrétion augmente avec la température, de 9 à 16 °C, pour chuter nettement à 17 °C. Si l'augmentation régulière de l'excrétion est corrélée à celle de température (BAYNE, 1976 ; BAYNE et SCULLARD, 1977), les variations observées pourraient s'expliquer par la gamétogénèse. Ainsi, à 10,5 °C, une première augmentation brutale correspond aux valeurs d'avril 1988, tandis qu'à partir de 14 °C, la deuxième augmentation plus régulière correspond aux valeurs d'octobre. BAYNE et SCULLARD (1977) ont montré que l'utilisation des protéines par catabolisme provoque une élévation de l'excrétion ammoniacale et se produit à chaque maturation importante. La faible valeur observée à 17°C, correspond aux mois d'août–septembre 1988, qui est une période de restauration et de rematuration pendant laquelle est utilisé le glycogène. Il apparaît que l'excrétion azotée est donc également sous l'influence de la gamétogénèse, au travers de ces résultats.

RESPIRATION

Les résultats de consommation d'oxygène correspondent à une moyenne annuelle de 0,44 $\text{ml h}^{-1}\text{g}^{-1}$ soit 2,09 calories $\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}$ PSSC, c'est-à-dire proche des valeurs obtenues par VAHL (1972), BROCK et KOFOED (1987) et WIDDOWS et SHICK (1985) qui obtiennent une consommation de 1,75 $\text{cal.h}^{-1}\text{g}^{-1}$ PSSC. Nos propres résultats correspondent à des taux élevés, puisqu'ils sont obtenus en mode immergé et que la consommation d'oxygène diminue de 25 à 50 % durant l'exondation (WIDDOWS et SHICK, 1985).

On observe une bonne corrélation poids de chair/consommation d'oxygène malgré la gamme restreinte de poids : $R = - 1,01 W^{0,93}$ (W en g PSSC, $r = 0,63$). VAHL (1972) propose une relation obtenue à 10 °C : $R = 0,37 W^{0,77}$ (R en ml h^{-1} et W en g tissus sec), ce qui, pour un poids sec sans cendre de 0,33 g (animal standard), correspond à $R = 0,16 \text{ ml d'O}_2$.

Dans la gamme 9–18 °C, la consommation d'oxygène varie de façon très légère (fig. 3d) ; le maximum de consommation étant obtenu pour des températures de 25 °C (NEWELL, 1970 ; BROCK et KOFOED, 1987) et les valeurs minima (léthales) vers 40 °C. Au moment des plus fortes températures, en août, la respiration est maximum et correspond au minimum d'excrétion ammoniacale, ce qui confirme les remarques de BAYNE et SCULLARD (1977) associant une forte consommation d'oxygène à une faible excrétion d'azote lors des périodes de maturation.

On remarque donc l'influence de la reproduction sur la consommation d'oxygène, comme sur les autres paramètres physiologiques étudiés chez *Cerastoderma edule*. Ainsi on peut attribuer à la reproduction l'essentiel des variations métaboliques observées, plutôt qu'à des facteurs externes tels que la température, qui n'apparaît pas comme un facteur prioritaire chez cette espèce intertidale, ainsi que le soulignent DESLOUS–PAOLI *et al.* (1987).

BILAN ENERGETIQUE

Les résultats des mesures physiologiques ci-dessus, exprimés en termes énergétiques, nous permettent d'établir un bilan annuel. La production (P) est calculée par différence, et est équivalente à 2,43 calories $h^{-1}g^{-1}$, correspondant à 19,7 % de la consommation (fig. 4 ci-dessous) ; ces résultats sont voisins de ceux d'HUGHES (1970) ou d'HIBBERT (1977) pour d'autres espèces, avec 18,7 et 10,3 % respectivement.

Exprimés en kilocalories an^{-1} individu $^{-1}$, nos résultats sont comparables à ceux obtenus par d'autres auteurs (cf. tableau), sur une base de 10 heures j^{-1} pour C, F et U. On considère ici comme WIDDOWS et SHICK (1985) que durant l'exondation, la respiration est diminuée de moitié. Les résultats de ces auteurs sont obtenus à la température de 15 degrés, d'où les valeurs moyennes supérieures aux nôtres, lesquelles sont plus proches de celles d'EVANS (1977), obtenues de façon identique sur la côte suédoise.

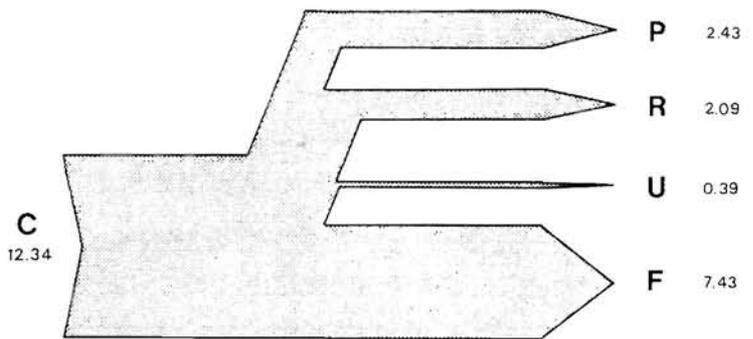


Figure 4 : Bilan énergétique de *Cerastoderma edule*, en calories $j^{-1} g^{-1}$ PSSC.

As = C - F	R	P	Références
5,99	4,66	1,11	WIDDOWS et SHICK (1985)
3,9	3,00	0,9	EVANS (1977)
3,95	2,86	0,78	ce travail

A l'échelle de la population établie sur 15 kilomètres carrés, le bilan repose sur les estimations de biomasse réalisées par GROS et HAMON (1989) faisant état de $12 g \pm 1,6$ de matière organique par mètre carré, en septembre 1987. Avec les mêmes bases que ci-dessus, le bilan de la population de coques est le suivant :

consommation	: 1,48 Kcal $j^{-1} m^{-2} = 8\ 103\ 10^6 \pm 1\ 039\ 10^6$ Kcal/an ;
égestion	: 0,89 Kcal $j^{-1} m^{-2} = 4\ 873\ 10^6 \pm 657\ 10^6$ Kcal/an ;
excrétion	: 0,047 Kcal $j^{-1} m^{-2} = 257\ 10^6 \pm 32\ 10^6$ Kcal/an ;
respiration	: 0,43 Kcal $j^{-1} m^{-2} = 2\ 354\ 10^6 \pm 306\ 10^6$ Kcal/an ;
production	: 0,113 Kcal $j^{-1} m^{-2} = 629\ 10^6 \pm 82\ 10^6$ Kcal/an.

PRODUCTION

Dans leur estimation de la production du gisement de coques en baie de SAINT—BRIEUC, entre septembre 1987 et avril 1988, GROS et HAMON (1989) proposent une production totale de 5 222 tonnes de poids frais sur 210 jours.

Les estimations de biomasse ayant été utilisées pour cette simulation font état d'un coefficient de variation de 15 %. On peut supposer que l'estimation de la production est elle même entachée d'une variation non calculée, mais qui peut être identique. En estimant que le poids de chair sans cendres représente 2,10 % du poids frais total (coquille + chair) avec l'équivalence de 4,92 kilocalories g⁻¹ PSSC pour cette espèce, l'estimation de production ci-dessus correspond à **938 x 10⁶ kilocalories an⁻¹** pour l'ensemble du gisement.

GROS et HAMON (1989) calculent une perte de 62 % de cette production, répartie ainsi : 47 % par mortalité naturelle, utilisés par les détritivores et le compartiment bactérien, 11,5 % utilisés par les oiseaux, notamment l'huitrier-pie, et 3,5 % prélevés par la pêche à pied. Les 38 % de production restante correspondent à la fabrication tissulaire lors de la croissance, soient environ 1970 tonnes en 210 jours.

L'estimation de production réalisée par le bilan énergétique est égale à **629 x 10⁶ ± 82 x 10⁶** kilocalories an⁻¹ et apparaît donc inférieure d'environ 33 % à celle obtenue ci-dessus. Pour une comparaison des deux mêmes méthodes, HUGUES (1970) relève une différence de 24 % entre les deux résultats. Deux explications peuvent être avancées pour expliquer cette différence ; la première provient de l'utilisation dans le bilan d'une gamme de taille limitée (20 à 30 mm). Or le P/B est d'autant plus important que les individus sont plus jeunes. Ainsi ce rapport est de 0,4 pour les coques de 2 ans (20 mm), mais 10 fois plus faible chez les individus de 10 ans (EVANS, 1977 ; HIBBERT, 1977). Calculée sur l'ensemble des classes de taille la production de la population peut être ainsi plus élevée quand les juvéniles sont nombreux.

La deuxième explication de différence provient de la concentration de nourriture distribuée *in vitro* (≈ 7 mg l⁻¹ M.O.) car il n'est pas impossible que des concentrations supérieures soient trouvées *in situ*, d'autant que le milieu présente une eutrophisation chronique, d'où une consommation peut-être supérieure, entraînant par différence une production plus élevée dans le bilan. Il faut ajouter à cela que les mesures d'écophysiologies sont ponctuelles et ne peuvent refléter l'ensemble des conditions qu'intègre la population.

NOURRITURE DISPONIBLE

Une estimation récente des flux de carbone dans le domaine subtidal de la baie (GROS *et al.*, 1990) fait état d'une quantité de nourriture disponible pour les suspensivores benthiques d'environ 11 g de carbone organique m⁻² an⁻¹, soit environ 30 mg j⁻¹ m⁻². Si l'on suppose que, sur l'estran, cette valeur est au moins identique, nous pouvons tenter de rapprocher cette quantité théorique de nourriture disponible et les valeurs de consommation calculées chez la coque.

La moyenne horaire de consommation est de $622,69 \mu\text{g}$ de carbone $\text{h}^{-1} \text{g}^{-1}$, soit sur une base de 10 heures j^{-1} , une moyenne (C) de $6,22 \text{ mg j}^{-1} \text{g}^{-1}$. La biomasse moyenne (B) sur l'estran est d'environ $10,64 \pm 1,55 \text{ g m}^{-2}$, d'après les résultats de GROS et HAMON (1989), soit une consommation de $66,18 \text{ mg j}^{-1} \text{m}^{-2}$. La variance de l'estimation est calculée en tenant compte du fait qu'il s'agit là du produit de deux variables indépendantes : $V(BC) = C^2V(B) + B^2V(C) + V(C)V(B)$. Avec les valeurs extrêmes de consommation mensuelle : $158 \mu\text{g}$ de carbone $\text{h}^{-1} \text{g}^{-1}$ en décembre et $1\,322 \mu\text{g}$ de carbone en octobre, on considère que sur l'estran, cette consommation se situe entre $16,81 \pm 3,78 \text{ mg j}^{-1} \text{m}^{-2}$ et $141,83 \pm 53,85 \text{ mg j}^{-1} \text{m}^{-2}$ en carbone organique, ce qui reste dans les mêmes ordres de grandeur que celle de la nourriture disponible calculée ci-dessus, et montre également le rôle prépondérant joué par le gisement de coques comme consommateur de cette nourriture.

L'analyse du peuplement intertidal en baie de Saint-Brieuc (GROS et HAMON, 1988) montre que *Cerastoderma edule* représente 70 % et *Tellina tenuis* 14 % de la biomasse du gisement. Une faible population de *Donax vittatus* d'environ 1 % complète cette biomasse de bivalves. Un bilan énergétique récemment réalisé sur *Tellina tenuis* (BLANCHARD, 1991) fait état d'une production de 43,5 kilocalories $\text{m}^{-2} \text{an}^{-1}$, soit sensiblement équivalente à celle de la coque (41 Kcal). La production totale de ces deux espèces, 84,5 Kcal représentant la quasi totalité de la production de mollusques bivalves au sein de ce peuplement. A raison de 5 kilocalories g^{-1} PSSC, cette production est équivalente à $16,9 \text{ g m}^{-2} \text{an}^{-1}$. Pour une biomasse de 16 g m^{-2} le rapport P/B de ce peuplement est ainsi de 1,05, soit très voisin de celui calculé par HIBBERT (1977) pour une communauté à coques : $P/B = 1,15$.

4. CONCLUSION

Ce bilan énergétique, réalisé sur un des principaux gisements français de coques, montre des résultats sensiblement identiques à ceux relevés dans la littérature, prouvant ainsi, si besoin, la validité de cette méthode d'investigation. Il souligne de plus le rôle prépondérant du cycle reproducteur sur l'ensemble de la physiologie de cette espèce, rôle que peu de travaux mettent ainsi en évidence. Une étude complémentaire nécessiterait sans doute des analyses plus serrées dans le temps pour mieux cerner les périodes sensibles.

La comparaison des deux méthodes du calcul de production, bilan énergétique et accroissement pondéral individuel lié à l'analyse des cohortes, permet de constater que les estimations sont proches, avec les réserves mentionnées.

Cette étude physiologique complète ainsi l'ensemble des travaux menés sur ce gisement, et permet de mieux comprendre le rôle prépondérant que joue la coque dans l'écosystème de la baie de Saint-Brieuc, puisqu'il couvre la majeure partie du fond de baie. Il est soumis aux apports des principaux cours d'eau, et cette localisation le rend particulièrement sensible à tous changements d'ordre qualitatif de ces apports. C'est l'objet du programme EUPHORBE, dans lequel s'inscrit le présent travail, que d'approfondir la connaissance sur l'ensemble du compartiment benthique de cette baie, d'en estimer l'ensemble des flux, et d'établir un modèle prédictif des échanges trophiques, permettant un meilleur contrôle du milieu.

- BAYNE, B.L., 1976. Marine mussels, their ecology and physiology. International Biological Programm. Handbook n° 10. Cambridge University Press, 506 p.
- BAYNE, B.L. et C. SCULLARD, 1977. Rates of nitrogen excretion by species of *Mytilus* (bivalvia mollusca). J. Mar. Biol. Ass. UK, 57, p 355–369.
- BLANCHARD, M., 1989. Analyse fonctionnelle et méthodologique pour l'étude bioénergétique des mollusques. Rapport IFREMER DERO.EL-89.18, 100 p.
- BLANCHARD, M., 1991. Etude bioénergétique de six mollusques bivalves en baie de Saint-Brieuc. Rapport IFREMER DRO.EL-91.04, 79 p. + annexes.
- BROCK, V. et L.H. KOFOED, 1987. Species specific irrigatory efficiency in *Cardium* (*Cerastoderma*) *edule* L.) and *C. Lamarcki* (Reeve) responding to different environmental temperatures. Biological Oceanography, vol. 4, n° 3, p 211–226.
- CRISP, D.J., 1971. Energy flow measurements. In Methods for the study of marine benthos. Holme and Mc Intyre ed. IBP Handbook n° 16. Blackwell publications, p 197–279.
- DESLOUS-PAOLI, J.M., M. HERAL, P. GOULLETQUER, W. BOROMTHANARAT, D. RAZET, J. GARNIER, J. PROU et L. BARILLET, 1987. Evolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. Oceanis, vol. 13, fasc. 4–5, p 575–579.
- EVANS, S., 1977. Growth, production and biomass release of a non-stable population of *Cardium edule* (L.) Bivalvia. Zoon, vol. 5, p 133–141.
- FERNANDEZ-CASTRO, N., J. GUILLOU, M. LE PENNEC et J.J. CARDENAS-LOPEZ, 1989. Le cycle sexuel de *Cerastoderma edule*, Bivalve cardidae, à BROUENNOU (Finistère). Haliotis, 19, p 329–334.
- FOSTER-SMITH, R.L., 1975. The effect of concentration of suspension on the filtration rates and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* (L.), *Cerastoderma edule* (L.) and *Venerupis pullastra* (M.) J. Exp. Mar. Biol. Ecol., vol. 7, p 1–22.
- FOSTER-SMITH, R.L., 1976. Some mechanisms for the control of pumping activity in bivalves. Marine Behaviour Physiology, vol. 4, p 41–60.
- GROS, Ph. et D. HAMON, 1988. Typologie biosédimentaire de la baie de Saint-Brieuc (Manche ouest) et estimation de la biomasse des catégories trophiques macrozoobenthiques. Rapport IFREMER DERO.EL-88.27, 153 p.
- GROS, Ph. et D. HAMON, 1989. Estimation de la biomasse de bivalves intertidaux (moules, coques) exploités en baie de Saint-Brieuc (Manche ouest). Rapport IFREMER DERO.EL-89.25, 137 p.
- GROS, Ph., M. BLANCHARD, P. CHARDY, P. GENTIEN, D. HAMON et Y. MONBET, 1990. Quantifying energy and matter fluxes through the benthic trophic web in an eutrophicated coastal ecosystem. Rapport atelier franco-suédois sur l'environnement, Chambéry, 30/09/1990.
- GUILLOU, J., G. BACHELET, M. DESPREZ, J.P. DUCROTOY, I. MADANI, H. RYBARCZYK, P.G. SAURIAU, B. SYLVAND, B. ELKAIM et M. GLEMAREC, 1990. Les modalités de la reproduction de la coque (*Cerastoderma edule*) sur le littoral français de la Manche et de l'Atlantique. Aquat. Living Resour., vol. 3, p 29–41.

- HAWKINGS, A.J.S., E. NAVARRO et J.P. IGLESIAS, 1990. Comparative allometries of gut passage time, gut content and metabolic faecal loss in *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule*. *Marine Biology*, vol. 105, p 197–204.
- HIBBERT, C.J., 1977. Energy relations of the bivalve *Mercenaria mercenaria* on an intertidal mudflat. *Marine Biology*, vol. 44, p 77–84.
- HUGUES, R.N., 1970. An energy budget for a tidal flat population of the bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa). *J. Anim. Ecology*, T. 39, p 357–381.
- MOHLENBERG, F. et H.U. RIISGARD, 1978. Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia* 17 (2), p 239–246.
- MOHLENBERG, F. et H.U. RIISGARD, 1979. Filtration rates using a new indirect technique in thirteen species of suspension feeding bivalves. *Marine Biology*, vol. 54, p 143–147.
- NEWELL, R.C., 1970. Biology of intertidal animals. Paul Eleck ed., Londres, 555 p.
- VAHL, O., 1972. Porosity of the gill ; oxygen consumption and pumping rate, in *Cardium edule* (L.) bivalvia. *Ophelia*, 10, p 109–118.
- WIDDOWS, J. et J.M. SHICK, 1985. Physiological responses of *Mytilus edulis* and *Cardium edule* to aerial exposure. *Marine Biology*, vol. 85, p 217–232.