

CRISE DE LA PRODUCTION DES COQUES (*CERASTODERMA EDULE*) EN BAIE DE SOMME.

I. Synthèse des connaissances biologiques

M. DESPREZ*, J.P. DUCROTOY* et B. ELKAIM**

* Groupe d'Etude des Milieux Estuariens et Littoraux,
115, quai Jeanne-d'Arc, 80230 St-Valéry-sur-Somme, France.

** Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Pierre et Marie Curie,
12, rue Cuvier, 75005 Paris, France.

Abstract

COLLAPSE IN THE LANDINGS OF COCKLES (*CERASTODERMA EDULE*) FROM THE BAY OF SOMME : A BIOLOGICAL SYNTHESIS.

In this paper, the results collected since 1978 on the cockle (*Cerastoderma edule*) in the Bay of Somme have been recapitulated. A synthesis is brought up about causes of the bivalve population collapse which was portended as early as 1982 from the animal cinetics study. In order to back up the discussion, the main results dealing with the biology and ecology of the species are recalled in illustrated form. A review of the international literature leads to a comment upon the diagrams. A comparison with data from European estuaries tends to take climatic and oceanic disturbances into account as well as local pollution such as eutrophication which is probable on the littoral of Picardy.

Résumé

Le présent article reprend l'ensemble des résultats acquis depuis 1978 sur la coque (*Cerastoderma edule*) en baie de Somme et tente de faire la synthèse des conclusions ayant été tirées quant à l'étiologie de la chute des populations du bivalve, pressentie dès 1982 au travers des études de la cinétique de l'animal. Afin d'étayer la discussion, les principaux résultats sur la biologie et l'écologie de l'espèce sont rappelés sous forme de quelques graphiques puis commentés à la lumière des informations disponibles dans la littérature internationale. Une comparaison avec les données acquises dans d'autres estuaires européens permet de faire la part des perturbations d'ordre climatique ou océanique et des pollutions d'origine plus locale comme l'eutrophisation dont il existe certains signes sur le littoral picard.

Introduction.

En 1976, à la suite d'une crise de la production de coques (600 t au lieu de 3 000 t par an en moyenne) en baie de Somme, avait eu lieu un réensemencement en naissain afin de faciliter la restauration des gisements ; la même démarche a été entreprise en 1984 lorsque la pêche a de nouveau périclité. Ceci n'a malheureusement pas permis d'aboutir à une reconstitution des ressources et l'exploitation des gisements n'a pu avoir lieu en 1985-86 ; une production extrêmement faible a été toutefois enregistrée fin 1986. Dès 1984, il devenait indispensable de trouver les causes de cette crise de la pêche à pied. La stratégie adoptée a été de connaître la biologie et la dynamique des populations en place, en vue de les confronter aux données observées sur les populations d'écosystèmes comparables appartenant à diverses régions géographiques. Cette comparaison « inter-sites » est une démarche expérimentale reposant sur une méthodolo-

gie appropriée (DUCROTOY *et al.*, 1987 b) permettant de mieux cerner le type de facteurs intervenants : les perturbations peuvent trouver en effet leur origine, soit dans un facteur lié au contexte local ou régional (pollution par exemple), soit dans un facteur lié à un phénomène plus général à l'échelle de l'Europe (climatique ou océanique par exemple). Cette méthode était déjà appliquée depuis 1981 sur l'ensemble du macrozoobenthos intertidal (DESPREZ *et al.*, 1986 ; DUCROTOY *et al.*, 1987 a), dans le cadre du programme européen COST 647, lorsqu'a débuté la présente étude en 1985, envisagée au niveau régional (Région de Picardie) en collaboration avec l'IFREMER et le GEMEL (Groupe d'Etude des Milieux Estuariens et Littoraux). Dans ce cadre, l'évolution spatiale des gisements de coques a été étudiée en relation avec le cycle reproducteur et la démographie (recrutement-croissance-mortalité). Ce suivi a permis, d'une part de préciser et compléter les connaissances acquises sur cette espèce le long des côtes françaises, à la suite de travaux ponctuels (LAMBERT, 1951 ; GIMAZANE, 1969), d'autre part de dresser un bilan objectif des stocks exploitables en vue d'une meilleure gestion. Afin de situer les résultats acquis en baie de Somme dans le contexte européen, les données concernant la démographie et la reproduction sont confrontées aux principaux facteurs de l'environnement afin d'apprécier leur action sur *Cerastoderma edule* dans le cadre d'une recherche des causes possibles de l'effondrement des populations de cette espèce. Un premier article (DESPREZ *et al.*, 1987) sur l'évolution biosédimentaire de la baie de Somme et son impact sur la dynamique des bivalves estuariens avait conclu sur l'intervention de phénomènes complexes et interactifs pour expliquer cette variation du stock de *Cerastoderma edule*.

Méthodes.

Nous ne reprendrons pas ici le protocole d'échantillonnage qui fait l'objet d'une analyse dans l'article de DUCROTOY *et al.*, 1987 a. Nous ne rappellerons ici que les techniques de laboratoire utilisées ainsi que la localisation du site étudié (fig. 1).

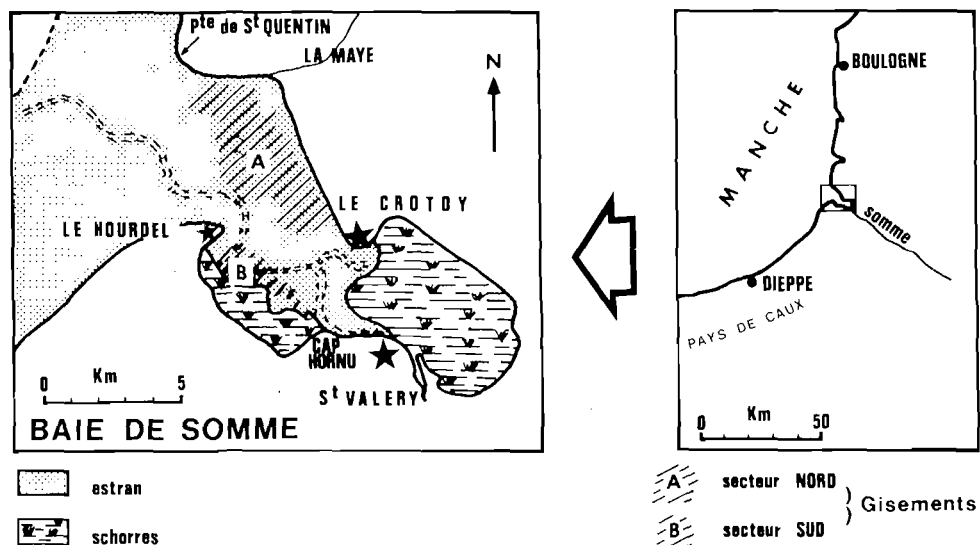


FIG. 1. — La baie de Somme : localisation des principaux secteurs d'étude de *Cerastoderma edule*.
The Bay of Somme : location of main study areas of *Cerastoderma edule*.

Nous avons utilisé l'examen direct de frottis de gonades à partir de 20 à 30 individus. L'échelle de maturité de la glande génitale est celle adaptée de l'échelle pratique de LUCAS (1965) par GALLOIS (1973) et DEWARUMEZ (1979) qui distinguent quatre stades de maturation :

- stade A — stade de repos pour les adultes et sexe indifférencié pour les jeunes ;
- stade B — différenciation du sexe - peu d'éléments mûrs ;
- stade C₁ — produits génitaux abondants - spermatozoïdes pas ou peu mobiles - ovules encore pédonculés en majorité ;
- stade C₂ — spermatozoïdes très mobiles - ovules libres dans les follicules, sphériques - ponte possible.

Cette technique a été complétée par l'examen de coupes histologiques permettant notamment de déterminer avec précision les premiers stades A et B. La coloration des coupes a été effectuée selon la méthode classique (MARTOJA et MARTOJA-PIERSON, 1967) à l'hémalunpicro-indigo-carmin. Nous donnerons ici les

stades correspondant aux stades C_1 et C_2 , dans un cadre de comparaison générale entre les populations de divers estuaires et baies d'Europe. Cette étude du cycle reproducteur est complétée par celle du parasitisme de la gonade.

Pour étudier la croissance, les animaux sont mesurés au pied à coulisse au 1/10 mm selon l'axe antéro-postérieur de la coquille et répartis en classes de 1 mm. La lecture des stries d'arrêt hivernal de croissance s'est révélée délicate à interpréter notamment chez les jeunes individus qui constituent la majorité de la population. La technique de coupes fines élaborée au Centre IFREMER de Boulogne-sur-Mer (SOUPLET et DUFOUR, 1983) et les essais de coloration différentielle (LAFITE, 1986) pourraient être approfondis pour mettre au point une méthode de lecture d'âge efficace.

Résultats.

Reproduction.

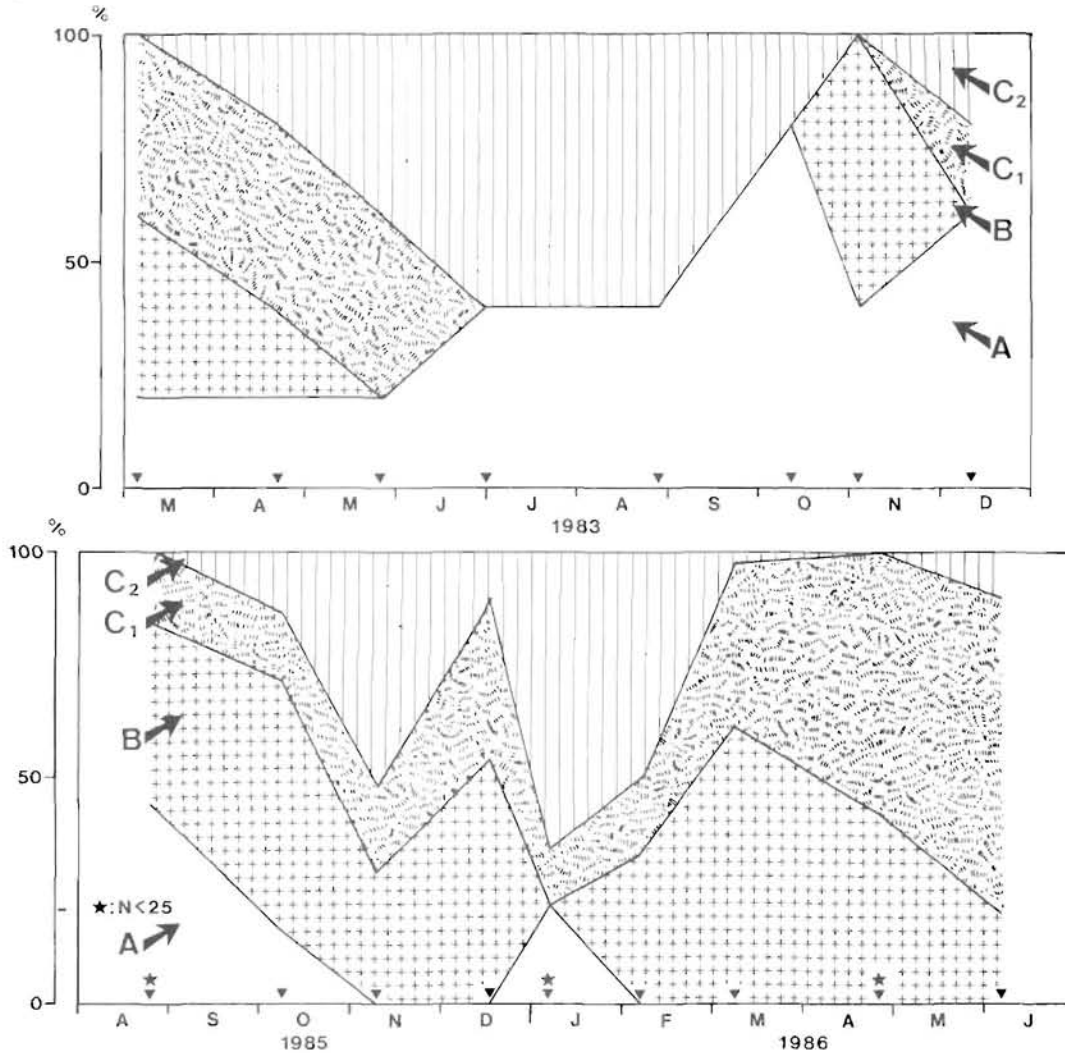


FIG. 2. — Cycle de reproduction de la coque en baie de Somme en 1983 et 1985-86. Les stades de maturation A-B-C₁-C₂ (cf. Méthodes) sont exprimés en pourcentage d'individus (en « 1985-86 », * : mois où moins de 30 individus ont été observés).

Reproductive cycle of *Cerastoderma edule* in the Bay of Somme in 1983 and 1985-86. Each maturity stage (A-B-C₁-C₂) % of total individuals at the four stages defined in text.

Les cycles biologiques de *Cerastoderma edule* en baie de Somme, observés en 1983 et au cours de la période 1985-86 (fig. 2), comportent un certain nombre de caractéristiques communes qui les font apparaître comme originaux par rapport à ceux décrits pour l'espèce dans d'autres sites européens. On note

en effet, dans la Somme, un allongement des périodes de ponte et leur multiplication en 1985-86. Le tableau 1 montre que, de la Norvège aux Cornouailles anglaises, on observe classiquement une phase nette de maturation printanière des gonades, suivie d'une phase de ponte qui démarre en mai-juin ; on constate le même phénomène plus au sud, en baie des Veys, mais il s'y produit en outre une ponte accessoire d'automne (GIMAZANE, 1969). Avec une ponte d'hiver, la baie de Somme se particularise d'emblée. Dans son ensemble, ce schéma d'une activité sexuelle plus ou moins continue, se rapproche de ce qu'a décrit LUBET (1981) pour des populations situées en limite méridionale de leur aire de répartition. Cet allongement de la période de reproduction, normal dans le cas de peuplements méridionaux, pourrait être envisagé ici comme un ajustement des stratégies de reproduction des populations de coques de la baie de Somme, avec un environnement perturbé. Les émissions fractionnées des gamètes et l'allongement de la gaméto-genèse peuvent en effet favoriser un « étalement des risques », ces derniers provenant essentiellement d'un environnement qui évolue dans un sens déstabilisateur. Cette particularité du cycle sexuel mise en évidence, nous avons également vérifié si l'animal ne subissait pas un problème de maturation qui pourrait expliquer une mauvaise fécondité.

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	♀	♂	Individus parasités	
Irlande du Nord (SEED et BROWN, 1977)		x	x	x	x	0	0	0								
Kent (KINGSTON, 1974)		x	x	x	0	0							53	47		
Essex (BOYDEN, 1971)				x	x	0	0	0	0	0			55	45	13	
Galles Sud (HANCOCK et FRANKLIN, 1972)	x	x	x	x	0	0	0								8	
Cornouailles (NIWELL et BAYNE, 1980)	x	x	x	x	0	0	0	0	0							
Baie des Veys (GIMAZANE, 1969)				x	x	x	0	0	x	0			52	48	10	
Somme, 1983		?	x	x	0	0	0	0	0	0	x	x	0	53	47	7
Somme, 1986 (GESQUIÈRE, 1986)	0	x	x	x	x	0	0	0	x	x	0	x	60	40	10	

TABLE 1. — Comparaison de quelques cycles annuels de reproduction de la coque, sexe-ratio et parasitisme exprimés en pourcentage ; stades de maturation des gonades : x ; stade de ponte : 0. (?): mois avec données insuffisantes (source DESPREZ et al., 1987).

La première maturité apparaît en baie de Somme, chez des individus d'au moins 13 mm. Cette taille est légèrement inférieure à celle (15 mm) décrite par HANCOCK et FRANKLIN (1972) ou KRISTENSEN (1957) qui ont établi que la maturité de la coque dépendait seulement de la taille de l'animal, indépendamment de son âge. En fonction de cette constatation, et en raison des différences de croissance observées entre sites, la maturation n'est effective qu'au cours de la deuxième année en Irlande du Nord (SEED et BROWN, 1977), exceptionnellement au cours de la première année en Grande-Bretagne (HANCOCK et FRANKLIN, 1972), alors qu'elle apparaît chez des individus âgés de quelques mois en baie de Somme. Ainsi, les individus apparus dans le sédiment à la mi-juillet 1985 ont atteint la taille de 14 mm dès la fin août, soit en moins de 2 mois. Pour l'ensemble de la population de la baie de Somme, le sexe-ratio (rapport des effectifs mâles et femelles) apparaît déséquilibré en faveur des individus femelles mais reste cependant comparable aux valeurs enregistrées sur d'autres sites européens (BOYDEN, 1971 ; KINGSTON, 1974). Ce déséquilibre augmente avec l'âge des individus observés et témoigne vraisemblablement d'une affection biologique due à un parasite. En effet, le taux de parasitisme des bivalves (5 % pour l'ensemble de la population, 15 % pour les individus de taille supérieure à 30 mm) reste proche des valeurs données par COLE (1935), HANCOCK et URQUHART (1965) et BOYDEN (1971), qui signalent des taux de 2 à 13 % ; mais le métacercaire que nous avons trouvé chez *Cerastoderma edule* en baie de Somme (*Labratrema minimus*, STOSSICH décrit

par MAILLARD en 1976), est rencontré beaucoup plus fréquemment chez les animaux dont la longueur du test dépasse 30 mm. Il semble que les mâles succombent plus rapidement et en plus grand nombre que les femelles du fait d'une plus grande sensibilité, ce qui expliquerait la proportion croissante de femelles dans les plus grandes tailles.

Recrutement.

C'est à ce niveau qu'apparaissent les indices les plus graves de perturbation de la dynamique de la coque en baie de Somme. Ainsi, c'est par un recrutement défectueux que l'on a expliqué la chute brutale des populations de *Cerastoderma edule* en 1982 (LEMOINE *et al.*, 1987). Bien que le banc de coques ait été exploité jusqu'en 1983, une mortalité importante d'adultes s'est produite pendant l'été de la même année ; dans le même temps, le recrutement s'avérait insignifiant bien que l'étude de la gamétogenèse ait montré que la ponte s'était bien produite. FRANKLIN (1972) décrit cette même anomalie lors d'un renouvellement déficitaire des populations de coques de certains gisements de la Grande-Bretagne (Morecambe Bay et Wash), sans préciser si la ponte a bien eu lieu. En 1984 on avait remarqué également de nouvelles disparitions des adultes accompagnées d'un faible recrutement (DUCROTOY et DESPREZ, 1986). Une explication possible

de ces mauvais recrutements réside dans une mortalité importante des larves lors de leur implantation dans le sédiment. En effet, nombre de facteurs, tant physiques (température - niveau marégraphique - déshydratation du sédiment), que biologiques (compétition - consommation par les espèces suspensivores y compris les adultes de la même espèce), interviennent dans la mortalité des larves qui représentent une étape particulièrement critique du processus de recrutement des bivalves.

Après le froid exceptionnel de l'hiver 1984-85, le recrutement semble redevenir normal en juillet 1985 ; ses différentes phases, correspondant aux différentes pontes de l'année, sont identifiables en général 6 semaines après chacune d'elles, en accord avec la durée de 3-4 semaines de la phase planctonique (BAGGERMAN, 1954). On observe ainsi un recrutement principal estival (début juillet) associé à des phases accessoires estivales (août-septembre) et hivernales (décembre-février). De ces cohortes ne subsistent au cours de l'été 1986, soit un an plus tard, que de rares individus adultes de taille inférieure à 25 mm. Paradoxalement, le recrutement de printemps (mai 1986) n'apparaît pas, tout au moins à partir de l'étude du cycle de la gamétogenèse, être en relation avec une ponte effectuée le mois précédent (DESPREZ *et al.*, 1987) ; ce recrutement assurera pourtant presque seul le renouvellement de la population exploitable au seuil de l'hiver 1986-1987.

A l'issue des 18 mois d'observation, l'évolution saisonnière de la structure démographique globale (fig. 3) met en évidence : la rareté des coques de taille exploitable liée à l'échec des recrutements successifs entre 1982 et 1984 ; la légère progression de ce stock de coques adultes entre 1985 et 1986 et la précarité des recrutements successifs.

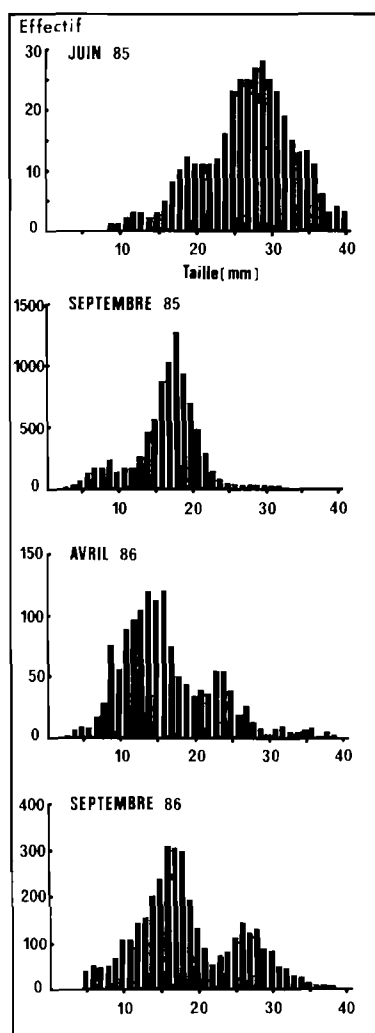


FIG. 3. — Histogrammes de distribution de fréquence de tailles pour les populations de coques du gisement central (effectifs cumulés des radiales VI à IX) de baie de Somme, pour les quatre campagnes semestrielles réalisées en 1985 et 1986. Length frequency distributions of *Cerastoderma edule* in the Bay of Somme. Pooled numbers from the north central site (transects VI to IX) for the four semi-annual surveys in 1985-1986.

Evolution des gisements.

Les résultats des premières campagnes de prospection, qui ont fait l'objet d'une publication antérieure (DESPREZ *et al.*, 1987), sont ici brièvement rappelés pour replacer la cartographie de septembre 1986 dans un contexte évolutif. En juin 1985, *Cerastoderma edule* ne colonise que 2 à 3 km² et l'essentiel de la ressource, constituée uniquement d'individus adultes (recrutements de 1984 et antérieurs), correspond à

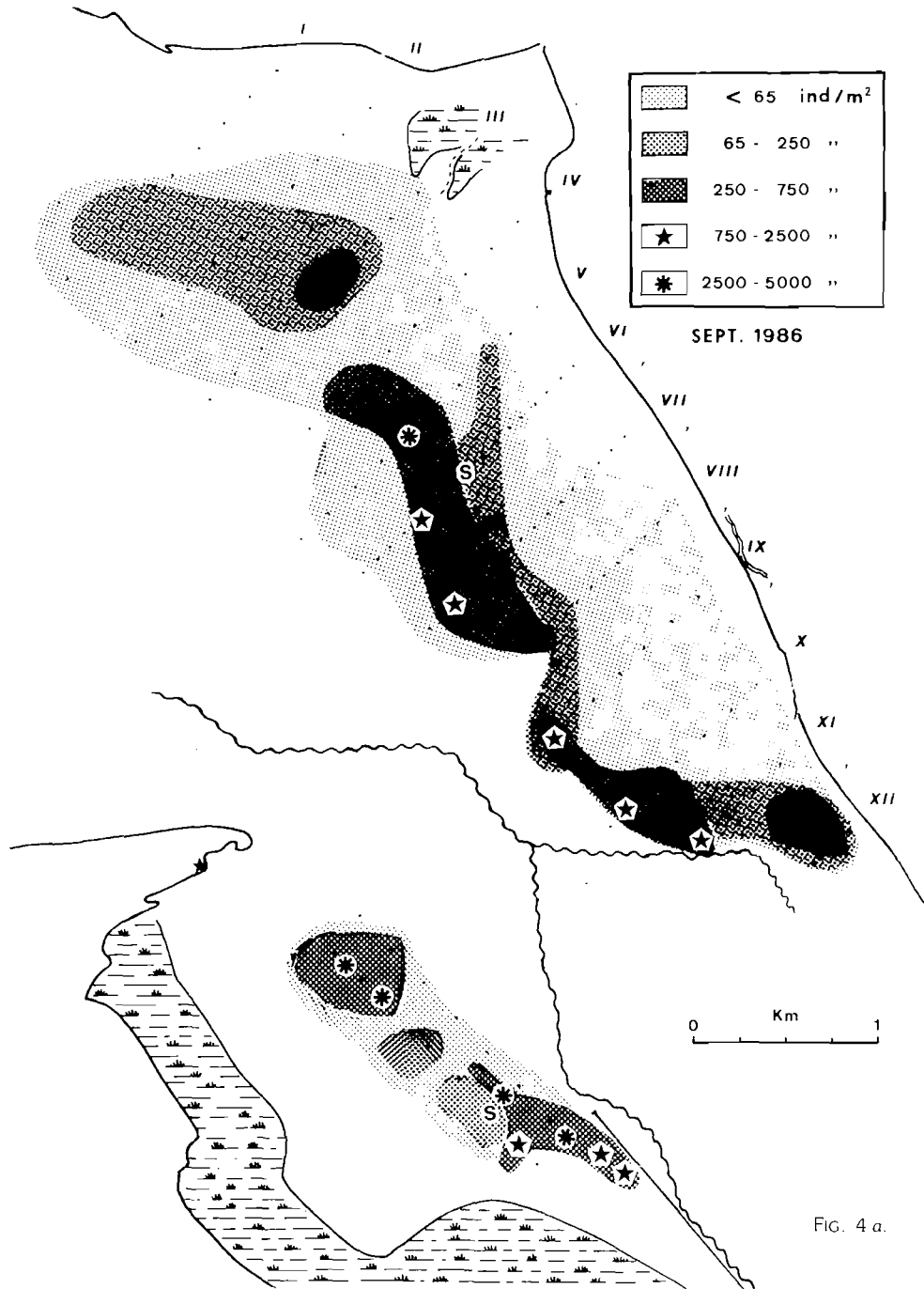


FIG. 4 a.

des densités inférieures à 65 individus au m². A la suite du recrutement estival de 1985, le gisement montre une nette extension spatiale, tant vers le haut que vers le bas de l'estran, les densités atteignant ponctuellement 1 000 individus par m². Cependant, du fait d'une forte mortalité des recrues, et malgré la multiplication des cohortes accessoires, les densités cartographiées en avril 1986 sont le plus souvent inférieures à 65 individus par m².

En septembre 1986 (fig. 4 a), l'élargissement du gisement se confirme puisque les recrues estivales colonisent près de 10 km², mais avec une configuration identique à celle de l'été précédent. Deux gisements principaux occupent le secteur nord de la baie, avec des densités atteignant ponctuellement 2 500 individus par m² ; toutefois, les zones de fortes concentrations se sont déplacées vers le centre de la baie par rapport à la situation de 1985. Dans le secteur sud, bénéficiant du déplacement du chenal de la Somme vers le nord, un second gisement est apparu avec des densités dépassant 5 000 individus par m² (fig. 4).

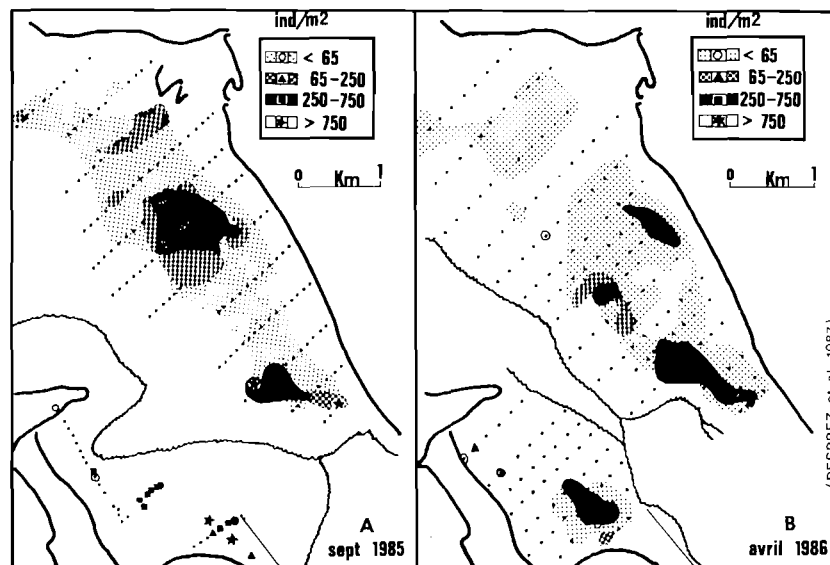


FIG. 4. — Approche graphique de la répartition spatiale des coques en baie de Somme, établie en fonction des densités calculées à la suite de la campagne de septembre 1986. Comparaison avec les campagnes de septembre 1985 (A) et avril 1986 (B). S : stations suivies.

Isodensity charts of the cockle populations in the Bay of Somme, numbers per m² are estimated from data collected during the september 1986 survey. Comparison with the surveys of september 1985 and april 1986. S : location of pilot-stations.

Croissance.

Selon l'époque d'apparition des recrues, la croissance présente un rythme différent (fig. 5). Ainsi, la cohorte principale montre : une croissance maximale en été ; un ralentissement automnal ; un arrêt hivernal et une reprise au printemps sur un rythme comparable à celui de l'automne précédent. Les cohortes accessoires, apparues de février à mai, présentent un rythme d'accroissement maximal au printemps et en été (avril-août) puis suivent le schéma précédent. D'autres caractéristiques influent sur la vitesse de la croissance notamment les conditions écologiques propres à la station étudiée. Nous avons ainsi montré, par exemple, le rôle joué par l'hydrodynamisme, et donc la nature du substrat, et par le niveau altimétrique de la station (DESPREZ *et al.*, 1987) : les populations de coques du gisement central (sablons lithoclastiques faiblement envasés - niveau marégraphique moyen) présentent une meilleure croissance que les populations du secteur nord (sable fin lithoclastique - niveau marégraphique moyen) et surtout que celles du secteur sud (sablons lithoclastiques envasés - niveau marégraphique élevé, voisin de celui des hautes mers de morte eau). La croissance, comme les densités, est optimale à une distance d'environ 1 300 m du haut de plage (DESPREZ *et al.*, 1987) et décroît régulièrement lorsque l'altimétrie augmente, mais également lorsque l'intensité des conditions hydrodynamiques provoque des mouvements importants du sédiment. Enfin, les conditions biotiques agissent aussi bien par la qualité que par la densité de la faune accompagnatrice.

L'étude de la croissance a fourni des renseignements primordiaux sur les capacités du milieu à assurer une alimentation correcte du bivalve, tant sur le plan qualitatif que quantitatif. En effet, la croissance linéaire atteint, en 1985-86 en baie de Somme, une vitesse supérieure à celle observée dans les autres sites euro-

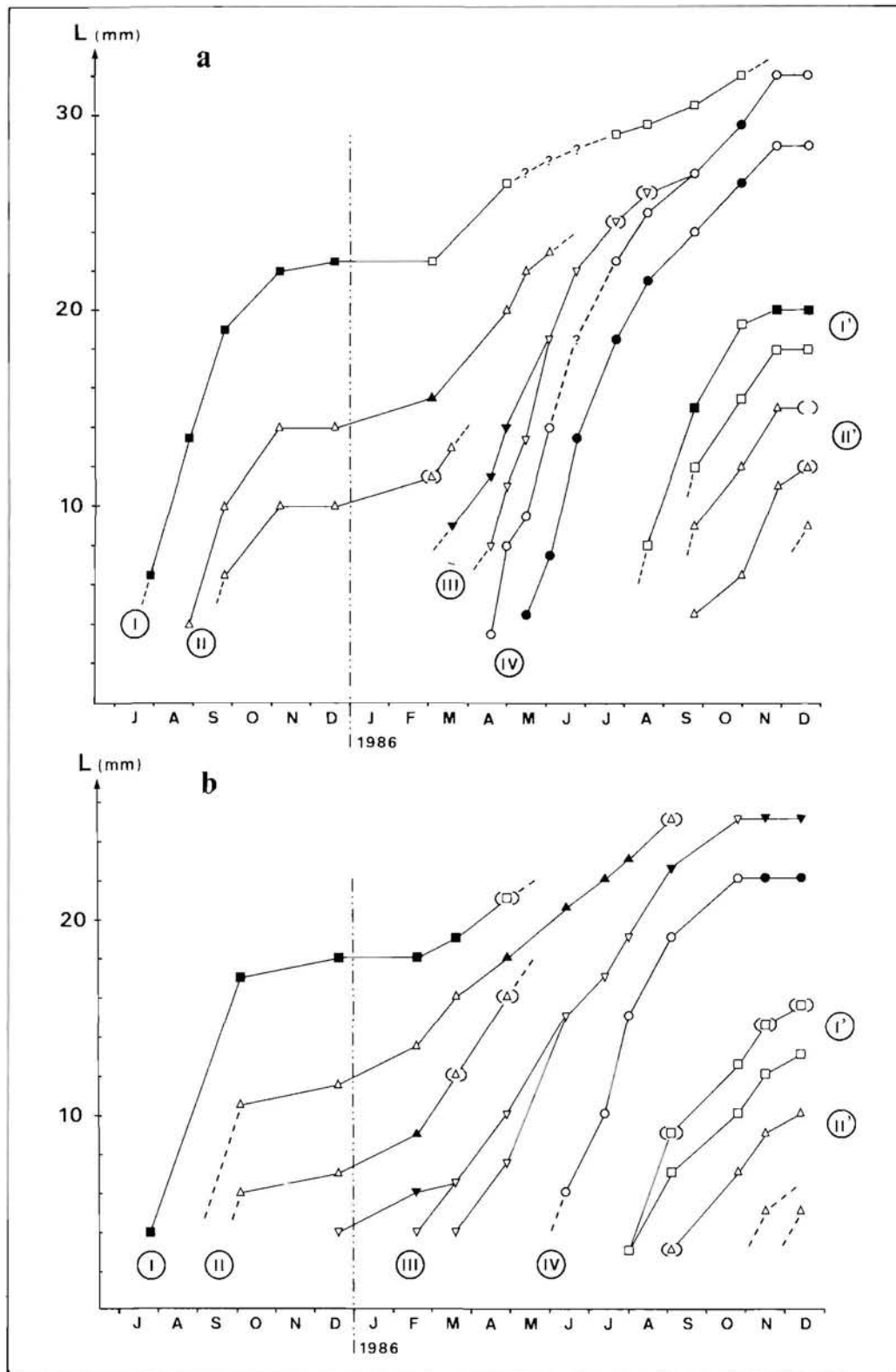


FIG. 5. — Courbes de croissance des cohortes successives de la coque en baie de Somme (juillet 1985-décembre 1986). (a) : Secteur Nord - (b) : Secteur Sud. I et I' : cohortes principales de juillet 85 et 86 ; II et II' : cohortes accessoires d'été-automne 85 et 86 ; III et IV : cohortes accessoires d'hiver 85 et 86 et de printemps 86.

Growth curves of successive cohorts of *Cerastoderma edule* in the Bay of Somme from July 1985 to December 1986. (a) : North area - (b) : South area. I and I' : July 1985 and 1986 main cohorts ; II and II' : summer-autumn 1985 and 1986 secondary cohorts ; III and IV : winter 1985-86 and spring 1986 secondary cohorts.

péens de production (fig. 6), à l'exception de Plymouth (ORTON, 1926). La taille exploitable de 30 mm est atteinte au bout de 15 mois pour des individus nés l'été précédent. Nous avons même observé que des coques apparues en mars 1986 dans le sédiment, avaient atteint la taille commerciale pour l'ouverture de la campagne en novembre, soit en 8 mois ! Il convient toutefois de rappeler que cette étude a été réalisée

sous deux conditions que l'on peut juger favorables à certains points de vue à la biologie de la coque : rareté des adultes à partir de 1984 entraînant une réduction de la concurrence alimentaire ; absence d'exploitation entraînant une meilleure stabilité de la population, donc une moindre gêne pour la croissance, comme l'atteste la rareté des stries de dérangement. Il est très intéressant de noter par ailleurs que : les résultats comparables observés à Plymouth ont été obtenus dans des conditions similaires d'absence de dérangement, puisque à l'abri dans des cages. La courbe établie en baie de Somme pour la période 1980-1984, a été réalisée à partir d'un stock abondant et exploité. Cette dernière courbe, qui s'inscrit très bien dans le contexte de la croissance moyenne au niveau européen, est sans doute plus proche de la réalité d'un gisement en équilibre. La croissance pondérale des coques de baie de Somme (fig. 7), comparable à celle observée en Irlande, confirme les résultats de la croissance en longueur par rapport aux autres sites européens. On note cependant que les poids enregistrés en baie de Somme sont « en retrait » par rapport aux performances enregistrées sur les tailles en 1985-86, parce que l'absence d'exploitation défavoriserait la croissance pondérale (Galles Sud, G. WILLIAMS, comm. pers.) par rapport à l'accroissement en longueur.

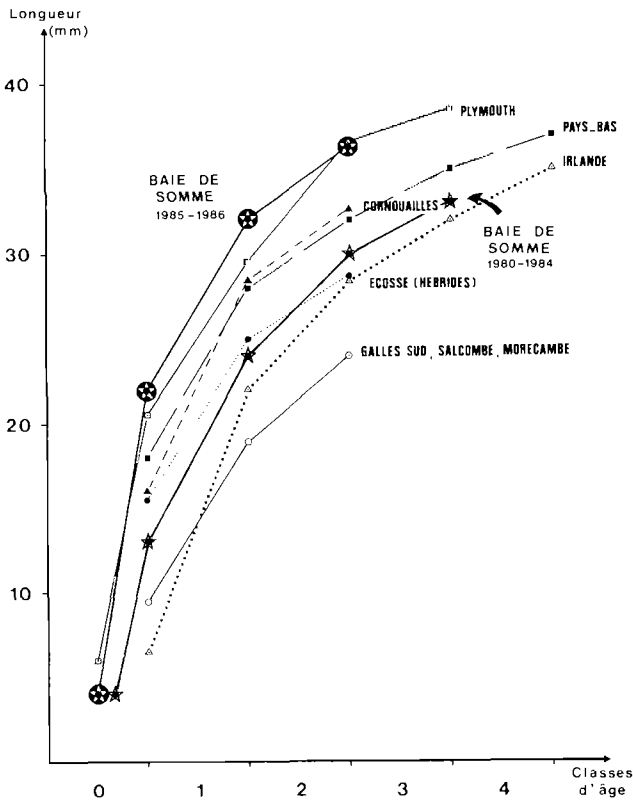


FIG. 6. — Courbes de croissance comparatives des populations de coques de la baie de Somme et des principaux sites européens de production.
Growth of the cockle *Cerastoderma edule* in the Bay of Somme and the main gathering areas in Europe.

alarmante des adultes en 1982 et 1983, et surtout celle des jeunes recrues nées en 1985 et 1986, empêchant tout rétablissement du gisement et par suite toute perspective de retour à une exploitation « normale » (fig. 8). Par ailleurs, l'amplitude comparable des recrutements des étés 1985 et 1986, s'explique bien par la similitude des conditions climatiques (hivers rigoureux) et des stocks en présence (HANCOCK, 1973) ; en outre, la ressemblance entre ces deux années se retrouve dans la survie des juvéniles ; l'amplitude est importante (80 %) au cours des premiers mois, conduisant à la disparition des cohortes estivales dès le premier hiver. Cette situation est tout à fait originale si on se réfère aux travaux de HANCOCK et URQUHART (1965) qui ont mis en évidence, sur une période de cinq années d'observation, une mortalité naturelle moyenne de 70 % à l'issue des douze premiers mois, donc bien inférieure à celle observée dans l'estuaire picard. La chute importante et régulière des densités observée en baie de Somme est donc différente des courbes classiques de survie et suggère l'action continue d'un ou de facteurs du milieu plutôt que celle d'un accident de type catastrophique, notamment climatique. Bien que cette approche du problème soit difficile en raison du nombre de cohortes annuelles, il n'en demeure pas moins que les causes de cette mortalité doivent être recherchées, notamment dans l'environnement de l'animal.

Mortalité.

Le trait le plus caractéristique de la dynamique des populations de coques de la baie de Somme, de 1981 à 1986, est la mortalité

Discussion.

Analyse des facteurs de l'environnement sur la crise de production.

Les recherches relatives à la production et au parasitisme ont montré qu'il n'était pas possible d'attribuer la crise de la pêche à pied des coques *Cerastoderma edule* en baie de Somme à une action pathologique sur la gamétogenèse de l'animal ou à l'absence de ponte. La causalité de la chute des effectifs du bivalve

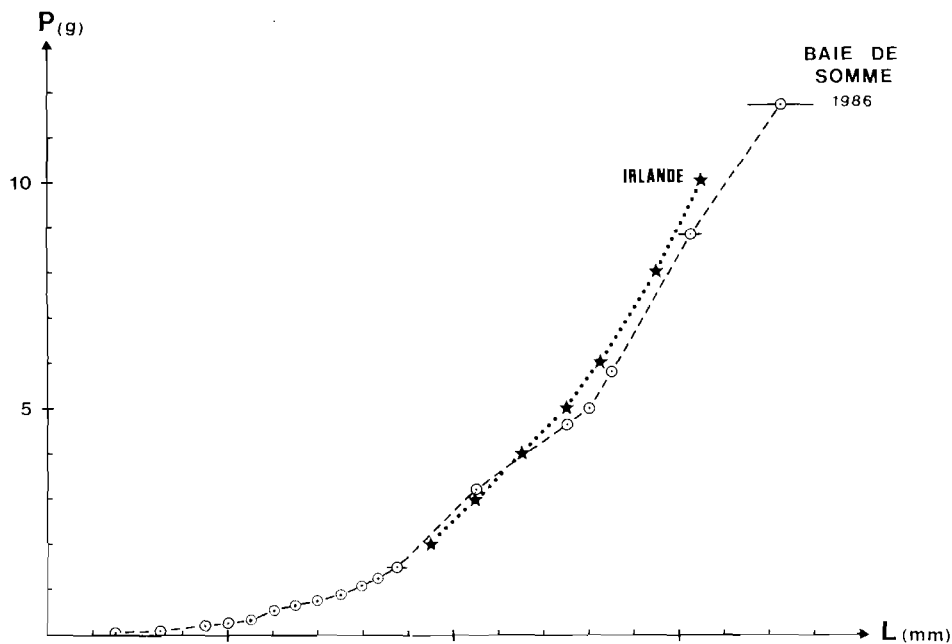


FIG. 7. — Comparaison des courbes taille-poids frais des coques *Cerastoderma edule* de baie de Somme et d'Irlande (WEST et al., 1979).

Graphs of mean weights of shell and wet meat, versus length, of cockles *Cerastoderma edule* in the Bay of Somme and in Ireland (WEST et al., 1979).

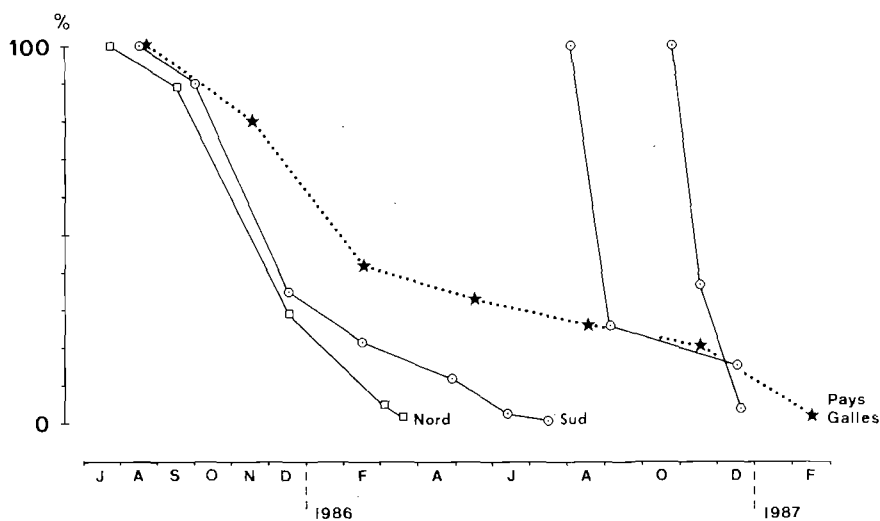


FIG. 8. — Courbes de survie des coques *Cerastoderma edule* de baie de Somme en 1985 et 1986. Comparaison avec une courbe théorique moyenne obtenue sur une population du Pays de Galles (HANCOCK et URQUHART, 1965). 1985 : mortalité de la cohorte principale estivale dans les secteurs nord et sud. 1986 : mortalité des deux cohortes principales d'été et d'automne identifiées dans le secteur sud.

Survivorship curves of cockles *Cerastoderma edule* in the Bay of Somme in 1985 and 1986. Comparison with an average curve from a welsh population (HANCOCK and URQUHART, 1969). 1985 : mortality of the main summer cohort in the north and south areas. 1986 : mortality of the two main cohorts of summer and autumn in the south area.

est à rechercher dans des perturbations naturelles ou artificielles de l'environnement. Il est en fait déjà reconnu que, habituellement dominante dans les écosystèmes estuariens, *Cerastoderma edule* atteint des biomasses records sur des espaces souvent conséquents (BEUKEMA, 1979) mais peut disparaître brutalement d'un site

(FRANKLIN, 1972 ; ELKAIM, 1976 ; EVANS, 1977) ou voir ses densités s'affaiblir progressivement, comme dans la baie de Dublin au début du siècle, sans que le potentiel de production ne se soit jamais rétabli pour permettre une nouvelle exploitation (WEST *et al.*, 1979).

Ces évolutions plus ou moins brutales, mais parfois irréversibles, peuvent provenir de l'action de quelques paramètres naturels abiotiques et de paramètres biotiques comme la compétition interspécifique et la prédation. En outre, ces facteurs peuvent intervenir aux diverses phases du cycle d'un individu benthique, depuis son recrutement, c'est-à-dire au stade de post-larve, jusqu'aux adultes, notamment ceux venant d'effectuer leur ponte, c'est-à-dire à un stade également critique correspondant à un affaiblissement physiologique. Nous discuterons donc successivement des rôles éventuels de la température, du substrat, de l'hydrologie ainsi que de l'environnement biotique (espèces accompagnatrices ou compétitrices et prédatrices) sur les différentes phases du cycle des individus, notamment lors de variations de ces paramètres peu compatibles avec les exigences de *Cerastoderma edule*.

Température.

L'espèce vivant sur les deux premiers centimètres de substrat, il était important de préciser en premier lieu l'intervention des conditions climatiques extrêmes : hivers rigoureux et étés exceptionnellement chauds.

Ainsi, les hivers 1984-85 et 1985-86 ont présenté des caractéristiques inhabituelles pour la région ; or, les populations sont atteintes gravement quand les températures tombent au dessous de -7°C (KRISTENSEN, 1957). Cette situation s'est effectivement produite durant plusieurs décades au cours des deux années de suivi, entraînant une mortalité accrue des stocks en place. Par contre, le froid intense n'a pas d'influence négative sur la ponte, un hiver rigoureux stimulant au contraire la production en synchronisant les émissions de gamètes des deux sexes et en assurant une meilleure fertilité (HANCOCK, 1973). La qualité des recrutements observés en 1985 et 1986 confirme pleinement ces conclusions. Quant au(x) facteur(s) déclenchant la ponte, il semble que, indépendamment d'un seuil de température de l'eau que BOYDEN (1971) situe à 13°C , il s'agisse de brusques réchauffements qui peuvent seuls expliquer les pontes accessoi-res hivernales observées en janvier 1986 en baie de Somme.

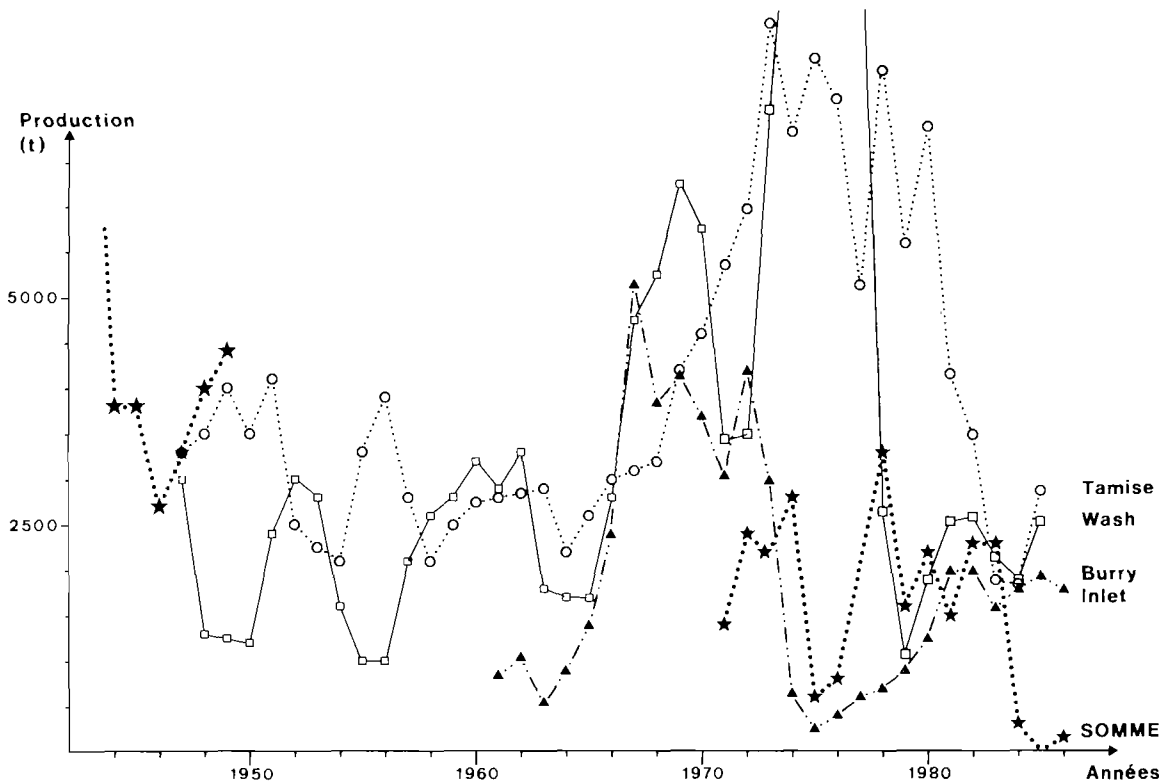


FIG. 9. — Evolution des productions de coques (exprimées en tonnes) de quelques gisements britanniques et de la baie de Somme (1945-1986) ; (Données britanniques aimablement communiquées par le D^r BANNISTER du Ministère de l'Agriculture et des Pêches).

Evolution of annual cockles landings (in tonnes) from British gathering areas and from the Bay of Somme from 1945 to 1986.

Des effets négatifs sur les populations de la coque sont dûs également aux fortes températures. Ainsi, KRISTENSEN (1957) a montré que le seuil de tolérance de l'espèce se situait aux environs de 34 °C, avec le seuil léthal à 36 °C, et que le naissain de 3-6 mm résistait mieux que les individus adultes, surtout si ces derniers viennent de pondre. Il est probable que les populations d'adultes et de larves de la baie de Somme aient eu à subir de telles actions au cours des étés 1982 et 1983 où a été enregistrée en surface du sédiment une température maximale de 40 °C. Ces années se sont en effet caractérisées par de fortes mortalités estivales d'adultes et par de très mauvais recrutements, bien que gamétogenèse et ponte se soient déroulées apparemment de façon normale comme l'atteste l'étude histologique de la reproduction.

D'une manière générale, les températures extrêmes jouent un rôle important dans la mortalité des différentes classes d'âge ; cependant, les stocks présentent également des fluctuations naturelles intrinsèques comme l'illustre la comparaison des productions de coquillages de quelques sites britanniques avec la baie de Somme (fig. 9). Il est difficile d'y mettre en évidence le rôle de facteurs climatiques exceptionnels à l'échelle internationale : seul l'hiver rigoureux de 1963 permet d'observer une diminution simultanée des productions, suivie d'ailleurs d'une augmentation importante caractéristique dans tous les sites étudiés. Si la chute de production enregistrée en 1975 en baie de Somme se retrouve dans le Burry Inlet (Pays de Galles), on observe au contraire des tonnages exceptionnellement élevés pendant cette période dans le Wash et l'estuaire de la Tamise. De même, les fluctuations d'abondance de la coque dans ces deux derniers sites ne sont pas synchrones en 1947 et 1958. Des causes naturelles de fluctuation à grande échelle, comme les accidents climatiques, doivent donc être exclues et ces variations sont à expliquer soit par un rythme naturel du renouvellement des populations, propre à l'espèce (périodicité de 5 à 8 ans), soit par des accidents locaux d'origine naturelle (températures élevées) et/ou anthropique (pollution, surexploitation) comme nous l'avons mis en évidence pour la crise que connaît actuellement la baie de Somme (DUCROTOY et DESPREZ, 1986). Enfin, l'examen des cycles pluriannuels d'abondance des populations britanniques, montre que des périodes « creuses » de 3 ans ne sont pas exceptionnelles (Wash) mais que le rétablissement d'une situation, après une chute de type catastrophique de la production, peut demander de longues années (Burry Inlet).

Qualité du substrat.

DUCROTOY *et al.*, (1985) ont montré l'importance de la qualité du substrat dans le renouvellement des populations benthiques estuariennes, en particulier chez les bivalves. En fonction de ces connaissances, il est possible de définir les caractéristiques d'un sédiment favorable à la coque. Les gisements de la baie de Somme se situent dans les sédiments les plus fins (sablons avec un maximum de 25 % de pélites) et les plus stables. Les déplacements des zones d'implantation de naissain, entre septembre 1985 et avril 1986, sont à associer à l'apparition de bancs de sable très instables, sans fraction nutritive, apportés par le vent ou la mer et réorganisés par la houle, et ne correspondant plus à une distribution granulométrique favorable. Or, d'après FRANKLIN (1972), même des gisements d'adultes peuvent être détruits en peu de temps, comme dans le Wash, où le substrat peut évoluer en quelques mois d'une vase molle à des sables grossiers. Il est donc probable que des gisements de *Cerastoderma edule* soient éliminés par de telles modifications du substrat, d'autant que pour les larves, la survie est aussi liée à la capacité de rétention d'eau du substrat et donc à une proportion adéquate de particules fines ; l'intrusion de sablons d'origine marine dépourvus de fraction pélitique, est donc néfaste en baie de Somme pour *Cerastoderma edule* (LAFITE, 1986 ; DUCROTOY *et al.*, 1987 a).

Rôle des conditions hydrodynamiques.

Les tempêtes d'hiver peuvent réduire de façon drastique les effectifs de jeunes recrues (SEED et BROWN, 1977). SYLVAND (1986) a également mis en évidence le rôle primordial joué localement par les tempêtes de nord-est en baie des Veys dans les fluctuations numériques des populations benthiques. En baie de Somme, c'est l'ensemble de la population qui est atteint et DUPONT (comm. pers.) insiste sur le rôle du vent comme agent de transport de sédiments sableux fins piégés dans l'estuaire interne par des nappes d'eau superficielles. Par ailleurs, l'instabilité des faciès sédimentaires a été retenue pour interpréter les mortalités anormales de palourdes (*Ruditapes philippinarum*) dont l'élevage a été tenté en Picardie. Sans que cela ait pu être indiscutablement démontré, le rôle indirect de l'agitation des masses d'eau dans la remise en suspension des particules de craie, arrachée à la falaise du Crétacé située plus au sud sur le littoral normand (Pays de Caux), ne peut être négligé.

Niveau marégraphique.

L'altitude des terrains où se situent les bancs de coques influe directement sur le temps d'immersion par les eaux marines. En plus de l'apport d'oxygène dissous nécessaire à la respiration, le temps de nourrissage des animaux en dépend directement, avec ses répercussions sur le taux de croissance, la mortalité des recrues et la maturation des gamètes. Aux Pays-Bas, COOSEN (comm. pers.) a d'ailleurs montré la relation inverse qui unit les densités du bivalve au niveau marégraphique. Un niveau élevé rend de plus la survie des larves, donc la réussite du recrutement, d'autant plus incertaines qu'il accentue l'action des conditions de milieu (dessiccation, dessalure liée aux pluies, température...) et qu'il réduit le temps de nourrissage (4 h à 5 h au minimum par marée). KRISTENSEN (1957) avait défini l'optimum vers le niveau moyen de marée et avait qualifié d'exceptionnelle toute implantation au-dessus de la moyenne des hautes-mers où poussent salicornes (*Salicornia sp.*) et spartine (*Spartina townsendii*). Le gisement principal de la baie de Somme, implanté juste au-dessous du niveau des hautes mers de morte eau, se trouve donc dans une position critique comme en attestent les premiers pieds de salicorne et de spartine apparus en 1986 à ce même niveau.

Qualité de l'eau.

De nombreux auteurs considèrent que l'apport d'eau douce dans l'estuaire joue un rôle essentiel et impose un rythme annuel au système (CLOERN et NICHOLS, 1985). LAFITE (1986) a effectivement montré qu'en baie de Somme les conditions physico-chimiques (salinité notamment) varient cycliquement à proximité des chenaux en fonction des phases de crue et d'étiage de la rivière mais que pour les terrains situés à distance, les variations s'estompent largement et ne descendent jamais au-dessous du seuil de 10 pour mille fixé par SLED et BROWN (1977) comme incompatible avec la survie des coques. Si la dessalure ne représente pas un facteur déstabilisant pour les populations de coques de la baie de Somme, on doit cependant rappeler à cette occasion le rôle du vecteur eau et du régime hydrique du bassin versant de la Somme, comme conditionnant les apports en nutriments inorganiques dissous (nitrates et phosphates), ainsi que ceux de polluants chimiques (métaux lourds) et organiques (hydrocarbures) (voir WILSON *et al.*, 1987). La présence de ces substances chimiques exerce une influence sur la physiologie de nombreuses espèces benthiques estuariennes, sans que cela ait encore pu être démontré pour *Cerastoderma edule* dans la baie de Somme. Le développement des Capitellidés en 1982-1983 (DUCROTOY *et al.*, 1987 a) peut être mis en parallèle avec la mauvaise situation des bivalves et témoigne d'un déséquilibre du milieu vraisemblablement lié à un important apport organique (PEARSON et ROSENBERG, 1978).

Facteurs biotiques.

Les espèces du benthos estuarien accompagnant la coque, constituent pour le bivalve un élément important de son environnement. De plus, la répartition et les effectifs de ces espèces accompagnatrices et d'autres organismes donnent de bonnes indications sur les modifications qui surgissent dans l'environnement. Si on ne peut affirmer que les facteurs de l'environnement sont l'unique source de perturbation, il n'en demeure pas moins que l'évolution du système a imposé une nouvelle stratégie à *Cerastoderma edule* conditionnée elle-même par un déséquilibre biologique du milieu. Celui-ci se traduit en l'occurrence, au niveau de l'écosystème, par une pénétration d'espèces marines, l'extension des faciès estuariens appauvris et une progression du schorre et du pré-schorre au détriment des faciès estuariens typiques (DESPREZ *et al.*, 1986) où se développe préférentiellement la coque. Nous avons pu constater qu'en baie de Somme ce phénomène s'était traduit par une chute (parfois grave) des densités des bivalves estuariens. REISE (1982), en mer de Wadden, constate pour sa part que les polychètes ont effectivement tendance à prendre une part de plus en plus importante dans les biocoenoses benthiques. En baie de Somme, les densités remarquablement élevées de *Pygospio elegans* (jusqu'à 200 000 individus par m²) depuis 1981, suggèrent une influence réciproque entre bivalves et polychètes (DUCROTOY *et al.*, 1987 a). Dès 1930, SMIDT (1951) observait dans les vasières danoises une pullulation de ce polychète à l'occasion d'un effondrement du stock de coques, sans toutefois préciser s'il y avait relation de cause à effet. Dans l'estuaire picard, la transformation du substrat par ce polychète est importante ; l'édification des « banquettes » facilite à marée basse le drainage des terrains qui perdent ainsi leur eau superficielle, ce qui défavorise tant l'implantation des larves que la croissance des jeunes coques, tout en entravant l'enfouissement des adultes. Il sera important de juger du rôle exact de ce ver dans l'équilibre des gisements sachant que les premiers stades de l'édification des banquettes sont souvent favorables à la fixation et au développement des jeunes recrues, mais aussi parce que sa présence semble très liée à diverses formes de pollution de la baie.

La prédation avienne est l'une des causes que l'on peut avancer pour expliquer les difficultés de reconstitution des gisements de coques de la baie de Somme. Cependant, les prédateurs potentiels du benthos sont nombreux et, outre les oiseaux, l'impact des poissons et d'invertébrés comme la crevette et surtout le crabe, ne saurait être négligé (JENSEN et JENSEN, 1985 ; REISE, 1978 ; MÖLLER et ROSENBERG, 1983), leur action plus discrète ayant tendance à être sous-estimée par rapport à celle des oiseaux. Selon JONES (1979), le crabe *Carcinus maenas* est en effet capable, en laboratoire, de consommer jusqu'à 40 coques d'un an par jour. Il avance le chiffre de 120 coques par marée pour le flet *Platichthys flesus*, ce qui correspond pour les trois mois d'été à 24 000 bivalves par poisson. Il demeure cependant que l'impact des oiseaux sur un stock amoindri, est loin d'être négligeable (CAUDRON *et al.*, 1983) ; FRANKLIN (1972) attribue même à ces animaux l'échec de recrutements successifs à Morecambe Bay à partir de 1963. En baie de Somme, le niveau marégraphique élevé des principaux gisements devrait « favoriser » l'impact des oiseaux par rapport à celui des poissons et invertébrés, ayant accès moins longtemps aux coques.

Les études menées en baie de Somme à ce sujet portent principalement sur deux espèces : l'huître-pie et le goéland cendré, qui montrent d'ailleurs des comportements différents depuis l'apparition de la crise de production de bivalves (SUEUR, 1986).

- L'huître-pie (*Haematopus ostralegus*) voit ses effectifs amorcer une diminution depuis 1979. Au Pays de Galles, une modification de son régime alimentaire a été mentionnée par FRANKLIN (1972) après une chute des gisements de Morecambe Bay en 1963, le limicole se rabattant alors sur les moulières voisines ; en Picardie, ce sont *Macoma balthica* et *Nereis diversicolor* qui ont suppléé à ses besoins (TRIPLET, 1984). Il fréquente surtout les rares gisements situés dans la réserve de chasse et l'importante mortalité de jeunes coques observée en 1985 et 1986 ne saurait, de ce fait, lui être imputée.
- Le goéland cendré (*Larus canus*), au contraire, se trouve en augmentation numérique en Picardie. Sa consommation de *Cerastoderma edule* est connue depuis au moins deux décennies (BANNERMAN, 1962), mais il semble qu'aucun auteur n'ait signalé l'importance de ce bivalve dans le régime alimentaire de l'oiseau. Ainsi, sur l'île d'Heligoland (R.F.A.), le genre *Cerastoderma* ne représente-t-il que 6,25 % des invertébrés consommés (VAUK HENTZELT et SCHUMANN, 1980). En baie de Somme, au contraire, la coque constitue près de 100 % des proies de ces oiseaux (SUEUR, 1986). Dans leur ensemble, les Laridés ne sont pas chassés et sont quotidiennement observés sur l'ensemble des gisements de coques de la baie, mais la quantification de leur impact sur le stock reste à étudier.

Conclusion.

Il n'est pas possible d'attribuer la crise de la pêche à pied de la coque en baie de Somme, survenue en 1984, à un seul facteur, qu'il soit d'ordre climatique, physiologique ou survenant à la suite d'une perturbation anthropique. Des facteurs dits primaires, modifient directement la dynamique du système donc des populations (dystrophie - conditions climatiques excessives - colmatage) tandis que des facteurs dits secondaires ont une action néfaste ne se manifestant que conséquemment à celle des précédents, sur des populations déjà affaiblies (pêche sauvage-pollution-prédation-compétition-pathologie de l'espèce). En fait, les interactions entre paramètres de l'environnement sont complexes et les réponses d'une espèce comme *Cerastoderma edule* à un déséquilibre sont multiples. Ainsi, la relative précocité des animaux parvenant à leur première maturité pourrait expliquer la forte mortalité observée durant 1985 et 1986 parmi les jeunes individus et leur difficulté à dépasser la taille de 20-25 mm, problème essentiel du gisement. En effet, la forte mobilisation des réserves énergétiques en vue de la reproduction chez des animaux fragiles par leur âge, placés dans un environnement défavorable, pourrait les affaiblir au-delà d'un seuil léthal. De même, la crise de la pêche à pied en 1982-83 s'explique vraisemblablement par une mortalité des larves dès leur implantation dans le sédiment, en raison de l'existence simultanée de divers facteurs (fortes chaleurs - eutrophisation du milieu) néfastes à leur survie. A l'opposé, les performances de croissance linéaire ou pondérale ainsi que l'abondance numérique des recrutements successifs observés, laisseraient présager de bonnes capacités biologiques de l'espèce, supportant la comparaison avec d'autres sites de production européens réputés. De nombreuses hypothèses ont donc été proposées et développées, permettant de formuler des recommandations d'exploitation de la ressource.

Pour la pêche telle qu'elle est pratiquée depuis toujours en baie de Somme, un bilan objectif du stock était indispensable dans ce contexte de crise pour permettre une gestion rationnelle de cette ressource longtemps considérée comme inépuisable. En matière de valorisation, l'abondance des recrutements justifierait une récolte du naissain permettant de réduire le taux de mortalité naturelle et d'améliorer la croissance ;

de plus, des essais d'ensemencement dans des faciès biosédimentaires favorables pourraient être tentés sur des sites préalablement préparés en vue de réduire la pression des espèces accompagnatrices, mais aussi des espèces prédatrices, de la coque. En 1987-1988, la poursuite des travaux permettra de vérifier ou d'infirmer les hypothèses formulées, notamment par l'établissement de bilans énergétiques du bivalve. Ce type de recherche se situe actuellement parmi les modes d'investigation les plus performants pour établir un diagnostic sur l'état physiologique d'un organisme et donc de ses chances de survie à long terme dans un écosystème donné.

REMERCIEMENTS

Les auteurs expriment leur reconnaissance à leurs collègues du G.E.M.E.L. qui ont aimablement contribué à rassembler les données existantes. L'assistance du personnel du laboratoire d'Hydrobiologie de Paris leur a été précieuse pour mettre en forme l'article et leur gratitude va vers M. HERBET qui a dessiné certaines figures et Mme MAHET qui a dactylographié le manuscrit. Depuis 1985, les travaux sur la coque ont été financés dans le cadre d'un contrat passé entre l'IFREMER et la Région de Picardie, à la Station d'Etudes en baie de Somme. Que ces organismes soient remerciés pour leur concours précieux.

BIBLIOGRAPHIE

- BAGGERMAN (B.), 1954. — Spatfall and transport of *Cardium edule* L. *Arch. Neerland. Zool.*, **10** : 315-343.
- BANNERMAN (D.A.), 1962. — The Birds of the British Isles. Edinburgh : Oliver and Boyd, vol. 11.
- BEUKEMA (J.J.), 1979. — Biomass and species richness of the macrobenthic animals living on a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, **13** (2) : 203-223.
- BOYDEN (C.R.), 1971. — A comparative study of the reproductive cycles of the cockles *Cerastoderma edule* · *C. glaucum*. *J. Marine Biol. Assoc. U.K.*, **51** : 605-622.
- CAUDRON (E.), DUCROTOY (J.P.) et TRIPLET (P.), 1983. — Avifaune et macrozoobenthos dans l'estuaire de la Somme : I. L'huîtrierpie *Haematopus ostralegus* et les populations de coques *Cerastoderma edule* (Mollusque : Bivalve). — *L'oiseau et R.F.O.*, **53** (3) : 227-240.
- CLOERN (J.E.) et NICHOLS (F.H.), 1985. — Time scale and mechanisms of estuarine variability : a synthesis from studies of San Francisco Bay, California, U.S.A. — *Hydrobiologia*, **129** (1) : 229-237.
- COLE (H.A.), 1935. — On some larval trematodes parasites of the mussel (*Mytilus edulis*) and the cockle (*Cardium edule*). — *Parasitology*, **27** : 276-280.
- DESPREZ (M.), DUCROTOY (J.P.), ELKAIM (B.), LAFITE (R.), LEMOINE (M.) et SUEUR (F.), 1987. — Crise de la production de coques *Cerastoderma edule* en baie de Somme : analyse de la croissance et de la reproduction et relations avec l'environnement. — *Haliotis*, **16** : sous presse.
- DESPREZ (M.), DUCROTOY (J.P.), SYLVAND (B.), 1986. — Fluctuations naturelles et évolution artificielle des biocoenoses macrozoobenthiques intertidales de trois estuaires des côtes françaises de la Manche. — *Hydrobiologia*, **142** : 249-270.
- DEWARUMEZ (J.M.), 1979. — Etude biologique d'*Abra alba*, Wood (Mollusque, Lamellibranche) du littoral de la Mer du Nord. — *Thèse de 3^e cycle*, Univ. Sciences et Techniques de Lille, 139 p.
- DucROTOY (J.P.), DESPREZ (M.) et DUPONT (J.P.), 1985. — Short- and long-term biosedimentary evolution of two *Macoma balthica* communities. — In : WILSON J.G. et HALCROW W. Ed., « Estuarine Management and Quality Assessment », New York : Plenum Press, 105-130.
- DUCROTOY (J.P.) et DESPREZ (M.), 1986. — Evolution spatio-temporelle de populations estuariennes de bivalves, liée à des perturbations naturelles ou artificielles. — *Haliotis*, **15** : 283-299.
- DUCROTOY (J.P.), DESPREZ (M.) et ELKAIM (B.), 1985 (1987 a). — Crise de la production de coques (*Cerastoderma edule*) en baie de Somme. I. Impact de la dynamique biosédimentaire. — *Rev. Trav. Inst. Pêches Mar.*, **49** (3 et 4) : 231-241.
- DUCROTOY (J.P.), DESPREZ (M.), ELKAIM (B.) et SYLVAND (B.), 1987 b. — General methods of study of macrotidal estuaries : the biosedimentary approach. — *Proceed. the Symposium on recent advances in marine and estuarine methodologies*. J. Macmanus (ed.), London : Plenum Press (sous presse).
- ELKAIM (B.), 1976. — Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. I. Unités indicatrices infralittorales. — *Vie et Milieu*, **26** (1) sér. B : 107-169.
- EVANS (S.), 1977. — Growth, production and biomass release of a non-stable population of *Cardium edule* L. (Bivalvia). — *Zoo. Neth.*, **5** : 133-141.
- FRANKLIN (A.), 1972. — The cockle and its fisheries. *Lab. leaflet Fish. Lab.*, Burnham-on-Crouch, **26** : 1-33.
- GALLOIS (D.), 1973. — Etude de Vénéridae de l'Etang de Thau. — *Thèse de 3^e cycle*, Université de Montpellier, 121 p.
- GESQUIÈRE (B.), 1986. — Cycle de gamétogenèse de la coque *Cerastoderma edule* en baie de Somme. — *Rapp. IFREMER - Région de Picardie*, **25** p.
- GIMAZANE (J.P.), 1969. — Biologie de *Cardium edule* en baie des Veys (Calvados-France). *Thèse de 3^e cycle*, Univ. Caen, 113 p.
- HANCOCK (D.A.), 1973. — The relationship between stock and recruitment in exploited invertebrates. — *P.V. réunion CIEM*, **164** : 113-131.
- HANCOCK (D.A.) et FRANKLIN (A.), 1972. — Seasonal changes in the condition of the edible cockle (*Cerastoderma edule*). — *J. Applied Ecology*, **9** : 567-579.

- HANCOCK (D.A.) et URQUHART (A.E.), 1965. — The determination of natural mortality and its causes in an exploited population of cockles (*Cardium edule* L.). — *Fish. Invest.* — Ser. II, **14** (2) : 1-39.
- JENSEN (K.T.) et JENSEN (J.N.), 1985. — The importance of some epibenthic predators on the density of juvenile benthic macrofauna in the Danish Wadden Sea. — *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **89** : 157-174.
- JONES (A.M.), 1979. — Structure and growth of a high-level population of *Cerastoderma edule* (Lamellibranchiata). — *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **59** : 277-287.
- KINGSTON (P.F.), 1974. — Studies on the reproductive cycles of *Cardium edule* and *C. glaucum*. *Marine Biology*, **28** : 317-323.
- KRISTENSEN I., 1957. — Differences in density and growth in a cockle population in the Dutch Wadden Sea. — *Neth. Arch. Zool.*, **12** : 351-354.
- LAFITE (R.), 1986. — Etude sédimentologique de la baie de Somme. — Rapp. IFREMER - Région de Picardie, 137 p.
- LAMBERT (L.), 1951. — La coque (*Cardium edule* L.). — *Rev. Trav. Off. Pêches Marit.*, **13** (4) : 451-474.
- LUBET (P.), 1981. — Action de la température sur les Lamellibranches. — *Bull. Soc. Zool. France*, **106** (3) : 283.
- LUCAS (A.), 1965. — Recherche sur la sexualité des mollusques bivalves. — Thèse d'Etat, Univ. Rennes, 135 p.
- MAILLARD (C.), 1976. — Distomatoses de poissons en milieu lagunaire. — Thèse Doctorat de Sciences Nat., Univ. Montpellier, 383 p.
- MARTOJA (R.) et MARTOJA-PIERSON (M.), 1967. — Initiation aux techniques de l'histologie animale. — Masson : Paris, 345 p.
- MOLLER (P.) et ROSENBERG (R.), 1983. — Recruitment, abundance and production of *Mya arenaria* and *Cardium edule* in marine shallow waters, Western Sweden. — *Ophelia*, **22** (1) : 33-55.
- NEWELL (R.I.E.) et BAYNE (B.L.), 1980. — Seasonal changes in the Physiology, Reproductive Condition and Carbohydrate Content of the Cockle *Cardium edule* (Bivalvia : Cardiidae). — *Marine Biol.*, **56** : 11-19.
- ORTON (J.H.), 1926. — On the rate of growth of *Cardium edule*. Part I : experimental observations. — *J. Mar. Biol. Ass. New Series*, **14** (2) : 239-279.
- PEARSON (T.) et ROSENBERG (R.), 1978. — Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. — *Ocean. Marine Biol. Ann. Rev.*, **16** : 229-311.
- REISE (K.), 1978. — Experiments on epibenthic predation in the Wadden Sea. — *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **31** : 55-101.
— 1982. — Long-term changes in the macrobenthic invertebrate fauna of the Wadden Sea : are polychaetes about to take over ? In : DE BLOK J.W. Ed. « Dynamics Aspects of Marine Ecosystems », *Netherland Journal of Sea Research*, **16** : 29-36.
- SEED (R.) et BROWN (R.A.), 1977. — A comparison of the reproductive cycles of *Modiolus modiolus* (L.), *Cerastoderma edule* (L.) and *Mytilus edulis* (L.) in Strangford Lough, Northern Ireland. — *Oecologia*, **30** : 173-188.
- SMIDT (E.), 1951. — Animal production of the Danish Wadden Sea. — *Medeleser Komm. Dan. Fisk. Havund.*, **11** (6) : 151 p.
- SOUPILET (A.), DUFOUR (J.L.), 1983. — Développement des techniques de lecture des otolithes en coupes fines. — Rapp. tech. ISTPM, n° 5.
- SUEUR (F.), 1986. — Conchyliculture et prédation sur le littoral picard. — Rapp. IFREMER - Région Picardie, 40 p.
- SYLVAND (B.), 1986. — La baie des Veys (baie de Seine, Manche centrale) : évolution récente et incidence des aménagements. — 1^{er} Colloque d'Océanologie Côtière, ADERMA, Bordeaux, 112-125.
- TRIPLET (P.), 1984. — Facteurs abiotiques et biotiques conditionnant une stratégie de recherche de nourriture : l'exemple de l'Huître-pie *Haematopus ostralegus* (L.) prédateur de la coque *Cerastoderma edule* (L.) en baie de Somme. Mémoire de D.E.A., Ecole Normale Sup. Paris, 115 p.
- VAUK-HENZELT (E.), SCHUMANN (K.), 1980. — Zur Winternahrung durchziehende und rastender Sturmmowen (*Larus canus*) aus dem Bereich der Insel Helgoland. — *Angewandte Ornithologie*, **5** (4) : 178-184.
- WEST (A.B.), PARTRIDGE (J.K.) et LOVITT (A.), 1979. — The cockle *Cerastoderma edule* (L.) on the South Bull, Dublin Bay : population parameters and fishery potential. — *Irish Fish. Invest.*, ser. B, **20** : 3-18.
- WILSON (J.G.), DUCROTOY (J.P.), DESPREZ (M.) et ELKAIM (B.), 1987. — Application d'indices de qualité écologique des estuaires en Manche centrale et orientale : comparaison de la Seine et de la Somme. — *Vie et Milieu*, **37** (1) : 1-11.

Manuscrit soumis le 2-10-1987, accepté le 20-11-1987.