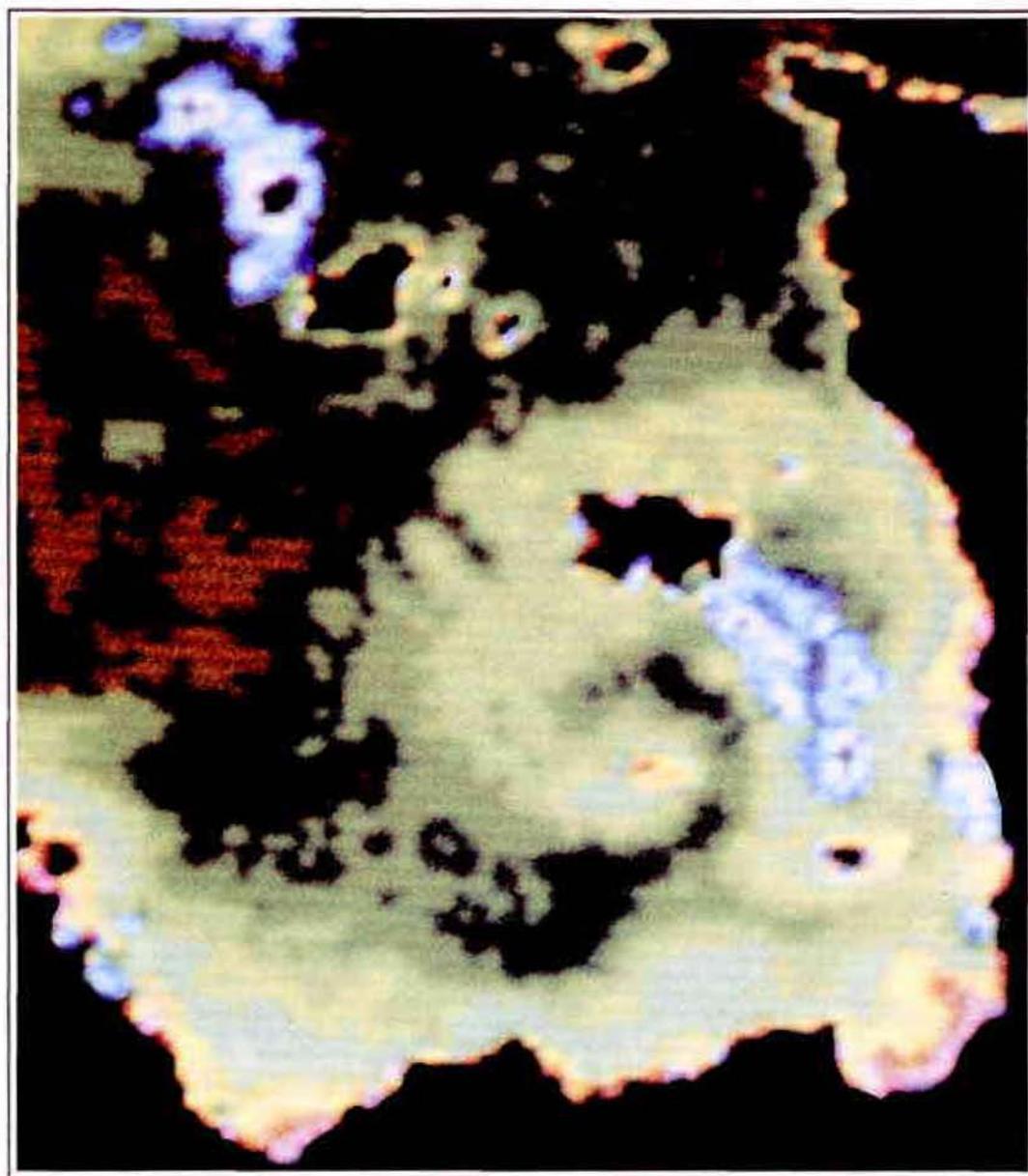
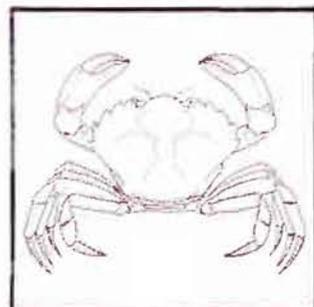
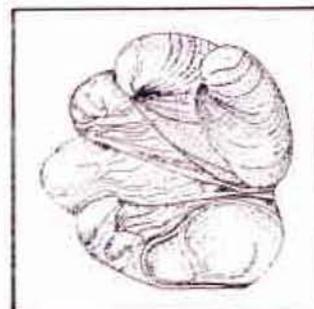


GOLFE NORMANO-BRETON

Etude Régionale Intégrée

3. Benthos subtidal



En couverture:

Température superficielle du Golfe Normano-Breton,
le 16 avril 1984

NOTER :

- le gradient thermique existant entre les eaux en cours de réchauffement du fond du golfe (couleurs claires) et les eaux plus froides de la Manche (couleurs sombres), gradient particulièrement marqué entre Jersey et Guernesey (front) ;
- la pénétration des eaux de la Manche dans le Golfe par le S-0 ;
- la circulation cyclonique, très apparente autour des Minquiers. (Observation : les taches bleutées correspondent à des nuages).

Image NOAA 7 du 16.04.1984 (15h06)

Traitement IFREMER DI/DLS - DEROIAT (C.VERCELLI)

**ETUDE REGIONALE INTEGREE
DU GOLFE NORMANO - BRETON**

THEME III

BENTHOS SUBTIDAL

IFREMER
 Centre de BREST
 S.D.P.
 B.P. 70
 29263 PLOUZANE
 Tél. : 98.22.40.40
 Télex 940 627

DIRECTION ENVIRONNEMENT
 ET RECHERCHES Océaniques

DEPARTEMENT ENVIRONNEMENT LITTORAL

AUTEUR(S) : LE HIR P., P. BASSOULLET, E. ERARD M. BLANCHARD, D. HAMON, A.M. JEGOU & IRIEC		CODE : N° <u>DERC-86 27-EL</u>
TITRE : ETUDE REGIONALE INTEGREE DU GOLFE NORMANO-BRETON, Présentation de l'étude 6 VOLS : I - Cadre physique : Hydrodynamique et Sédimentologie II - Milieu pélagique III - Benthos subtidal IV - Estrans et zones humides V - Aspects socio-économiques et juridiques VI - Etude particulière : Baie du Mont St-Michel		Date : Juillet 1986 Tirage nb :
CONTRAT (intitulé) N° <u>CEE-ENV 842 F</u>	Nb pages (I) 4 + 265 ; (II) 8 + 143 ; (III) 10 + 180 ; (IV) 10 + 182 + 1 c. (V) 9 + 277 ; (VI) 5 + 303	DIFFUSION Libre <input type="checkbox"/> Restreinte <input type="checkbox"/> Confidentielle <input type="checkbox"/>

RESUME Ce rapport en 6 volumes est le résultat d'une étude pluridisciplinaire (6 thèmes correspondant aux volumes du rapport), réalisée sur un secteur géographique bien délimité, présentant des caractéristiques physiques et biologiques particulières (très fort rarnage, grande hétérogénéité des fonds, forte production biologique à base de mollusques filtreurs ...), et siège d'activités humaines importantes et diversifiées (essentiellement basées sur l'exploitation des ressources du milieu). L'étude fait suite à un Livre Blanc établi en 1982, synthétise les données existantes, et les complète par des travaux originaux sur la connaissance des mécanismes naturels, en particulier de ceux qui ont une relation directe ou indirecte avec les activités humaines (processus dynamiques et sédimentologie, production biologique des divers compartiments de l'écosystème ...). Elle aborde également les aspects socio-économiques et juridiques particuliers à cette région.

Programme IFREMER avec la participation de nombreux collaborateurs extérieurs, dont l'IRIEC pour l'étude de la baie du Mont St Michel ; cofinancé par l'IFREMER et la CEE (Contrat ENV. 842 F pour les années 1984-85).

Mots-clés Manche Ouest, Iles Anglo-Normandes, Mont St Michel, zone côtière, Manche, Ille & Vilaine, Côtes du Nord, Hydrodynamisme, sédimentologie, Pelagos, Benthos, Estrans & Zones Humides, Modélisation, Economie, Droit, Pêche, Conchyliculture, Extraction Granulats, Tourisme, Trafic maritime, Usine marémotrice, Protection Environnement.



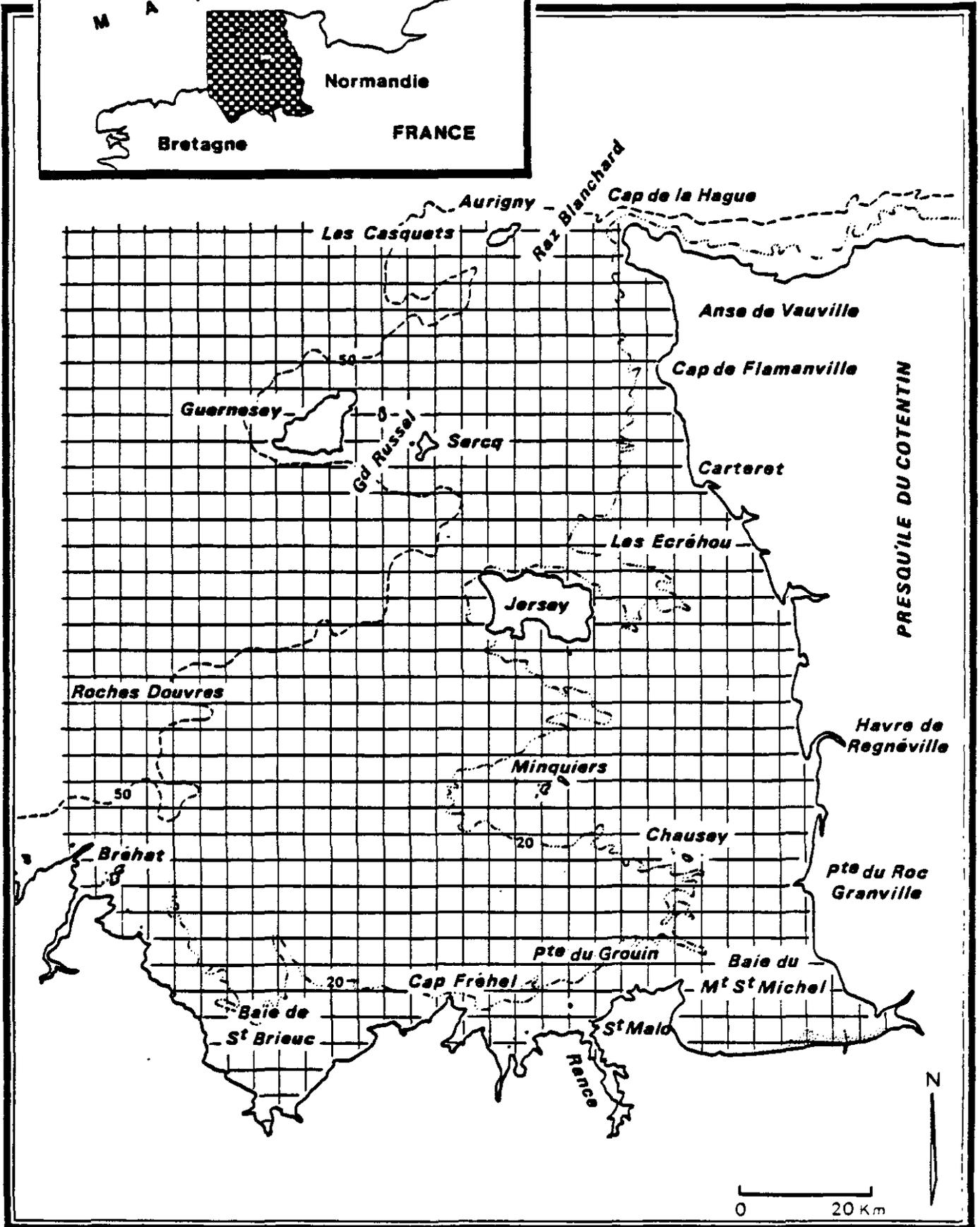
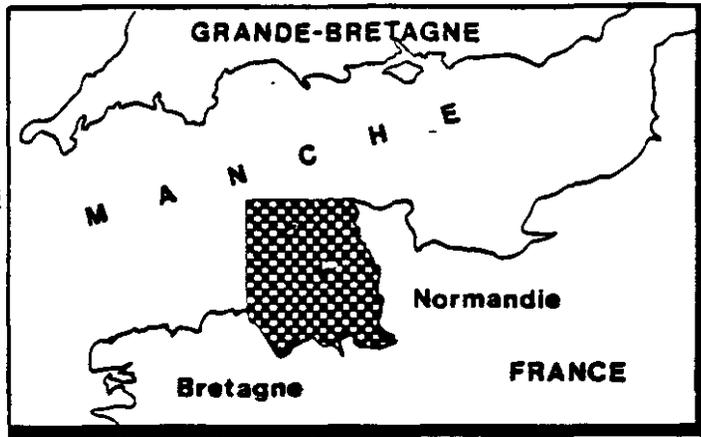
ifremer Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer

ETUDE REGIONALE INTEGREE DU GOLFE NORMAND-BRETON

- PRESENTATION DE L'ETUDE
CADRE PHYSIQUE : HYDRODYNAMIQUE
ET SEDIMENTOLOGIE
THEME I
- MILIEU PELAGIQUE
THEME II
- BENTHOS SUBTIDAL
THEME III
- ESTRANS ET ZONES HUMIDES
THEME IV
- ASPECTS SOCIO-ECONOMIQUES
ET JURIDIQUES
THEME V
- ETUDE PARTICULIERE :
BAIE DU MONT SAINT-MICHEL
THEME VI

THEMES I A V : IFREMER ET COLLABORATEURS

THEME VI : IRIEC ET COLLABORATEURS



Golfe Normano-Breton
Plan de Situation, Bathymétrie et Toponymie

T H E M E I I I

BENTHOS SUBTIDAL

Coordination : M. BLANCHARD

INTRODUCTION

CHAP. I : LE MAERL
 J.Y. PIRIOU

CHAP. II : LES SABLES GROSSIERS
 M. BLANCHARD, P. BERTHOU, C. MORVAN, F. QUINIOU,
 P. CHARDY

CHAP. III : LES SABLES FINS
 C. RETIERE, A. HELIEZ, J.C. LE CALVEZ

CONCLUSION

BIBLIOGRAPHIE

ANNEXES

INTERVENANTS

Coordination : M. BLANCHARD - IFREMER - Centre de Brest

	INTERVENANTS IFREMER/Centre de Brest Département DERO/EL	INTERVENANTS EXTERIEURS
Le maërl	J.Y. PIRIOU	
Le peuplement des sables grossiers - Répartition et évaluation de quelques bivalves	M. BLANCHARD P. BERTHOU * G. YOUENOU	
Sexualité de quatre mollusques bivalves	F. QUINIOU	UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE (Laboratoire de Zoologie) BREST C. MORVAN
Etat actuel de la prolifération de la crépidule	M. BLANCHARD F. QUINIOU G. YOUENOU	D. COIC (LESNEVEN)
Modèle de simulation du benthos des sédiments grossiers du golfe	P. CHARDY	
Peuplements des sables fins		MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE (Laboratoire Maritime de Dinard) A. HELIEZ J.C. LE CALVEZ C. RETIERE

* Département DRV-Pêche.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE	page 1
CHAP. I - <u>LES GISEMENTS DE MAËRL</u>	4
I.1. CARACTERES GENERAUX DU MAËRL	5
I.1.1. Composition et nature des fonds de maërl	5
I.1.2. Biologie des fonds de maërl	5
I.2. CARTOGRAPHIE DU MAËRL	7
I.2.1. Bilan actuel	7
I.2.2. Propositions	9
BIBLIOGRAPHIE.....	14
CHAP. II - <u>LES PEUPELEMENTS DE SABLES GROSSIERS</u>	17
II.1. LE PEUPELEMENT DE SABLES GROSSIERS - REPARTITION ET EVALUATION DE QUELQUES BIVALVES	18
II.1.1. Introduction	18
II.1.2. Moyens et méthodes	20
II.1.2.1. Dates d'échantillonnage	20
II.1.2.2. Localisation des stations	20
II.1.2.3. Moyen d'échantillonnage	22
II.1.3. Cartographie des fonds du golfe	22
II.1.3.1. Strates sédimentaires	22
II.1.3.2. Strates de peuplements faunistiques	22
II.1.3.3. Estimation des surfaces	22
II.1.4. Analyse des peuplements	26
II.1.4.1. Densité	26
II.1.4.2. Biomasse	27
II.1.4.3. Importance pondérale des bivalves	28
II.1.5. Biomasse et productivité des peuplements du golfe	30
II.1.5.1. Biomasse du peuplement	30
II.1.5.2. Productivité	30

II.1.6. Ecologie de quatre bivalves	32
II.1.6.1. Exploitation des données antérieures à l'étude	33
II.1.6.2. Cartes de répartition des 4 espèces	38
II.1.6.3. Rappel des caractéristiques biologiques	40
II.1.6.4. Variations de croissance	40
II.1.7. Estimation des biomasses des quatres bivalves majeurs	44
II.1.7.1. Echantillonnage	44
II.1.7.2. Résultats	48
Conclusion	50
II.2. SEXUALITE DE QUATRE MOLLUSQUES BIVALVES	51
Introduction	51
II.2.1. Matériel et méthode	53
II.2.1.1. Le site	53
II.2.1.2. Echantillonnage	53
II.2.1.3. Techniques d'histologie classique	54
II.2.1.4. Stéréologie quantitative	54
- principe général	54
- mesure de la taille des ovocytes	55
II.2.2. La spisule	56
II.2.2.1. Variations macroscopiques de la gonade	56
II.2.2.2. Variations saisonnières pondérales	59
II.2.2.3. Essais de pontes au laboratoire	59
II.2.2.4. Discussion	59
II.2.3. La palourde rose	60
II.2.3.1. Variation macroscopiques de la gonade	61
II.2.3.2. Indice de condition	63
II.2.3.3. Histologie quantitative	63
II.2.3.4. Discussion	65
II.2.4. La praire	66
II.2.4.1. Variation macroscopique de la gonade	67
II.2.4.2. Indice de condition	67
II.2.4.3. Fécondité par classe de taille	69
II.2.4.4. Conclusion	69

II.2.5. L'amande de mer	71
II.2.5.1. Variation macroscopique de la gonade	71
II.2.5.2. Indice de condition	73
II.2.5.3. Discussion	73
II.2.6. Les larves de bivalves	73
Conclusion	75
II.3. ETAT ACTUEL DE LA PROLIFERATION DE LA CREPIDULE (<u>Crepidula fornicata</u>)	76
II.3.1. Rappel de la biologie de l'espèce - sexualité alimentation	76
II.3.2. Prolifération dans le Golfe Normano-Breton	78
II.3.3. Dates et méthodes d'échantillonnage	78
II.3.3.1. Echantillonnage	78
II.3.3.2. Critique de la méthode d'échantillonnage	80
II.3.4. Résultats	82
II.3.4.1. Densité	82
II.3.4.2. Biomasse	82
II.3.4.3. Répartition spatiale des larves	84
II.3.5. Etude du milieu	84
II.3.5.1. Profondeur	84
II.3.5.2. Granulométrie	84
II.3.5.3. Biodéposition	88
II.3.6. Evolution de la population	88
II.3.6.1. Evolution larvaire	88
II.3.6.2. Evolution de la population adulte	90
II.3.7. Relation interspécifique	92
II.3.8. Problèmes liés à la présence de Crépidules	94
II.3.9. Conclusion	96
II.4. MODELE DE SIMULATION DU BENTHOS DES SEDIMENTS GROSSIERS ..	97
II.4.1. Introduction	97
II.4.2. Méthode	99
II.4.2.1. Choix du modèle	99

II.4.2.2. Structure du modèle	101
- variables externes	101
- variables internes	101
- remarques sur le choix des compartiments ...	102
II.4.2.3. Formulation des processus	103
- Le système pélagique : variables externes ..	103
- Le système benthique : variables internes - Equations générales du flux - fonction de contrôle	111
II.4.2.4. Paramétrisation	113
- Constantes physiologiques	113
- Fonctions de contrôle	114
- Flux d'énergie allochtone	117
II.4.3. Discussion des résultats	117
II.4.3.1. Cohérence des résultats	117
- Détritit	117
- Bactéries	117
- Macrobenthos	118
- Poissons	119
II.4.3.2. Importance de la source d'énergie allochtone .	119
II.4.4. Conclusions	121
Bibliographie générale des sédiments grossiers	123
CHAP. III - LES PEUPELEMENTS DES SEDIMENTS FINS	132
I.1. LES PEUPELEMENTS ETUDIES	133
III.1.1. Peuplement à <u>Armandia polyophtalma</u> - <u>Nephtys cirrosa</u>	133
III.1.2. Peuplement à <u>Abra alba</u> - <u>Corbula gibba</u>	133
III.1.3. Peuplement à <u>Macoma balthica</u>	135
III.2. BIOLOGIE DES POPULATIONS DE <u>NEPHTYS CIRROSA</u>	137
III.2.1. La population subtidale de Granville	137
III.2.1.1. Les fluctuations d'abondance	137
III.2.1.2. La reproduction	137
- Suivi ovocytaire	139
- Taux d'individus sexués	139
III.2.1.3. Cinétique démographique	139
III.2.2. La population intertidale de St-Enogat	141

III.2.2.1. Les fluctuations d'abondance	141
III.2.2.2. Reproduction	143
III.2.2.3. Cinétique démographique	143
III.2.3. Discussion - conclusion	145
III.3. PEUPEMENT DES SABLES FINS VASEUX DU BASSIN DE LA RANCE :	
Rôle écologique du crabe vert : <u>Carcinus maenas</u>	149
III.3.1. Composition faunistique , espèces principales du peuplement	149
III.3.2. Méthode d'étude	151
III.3.3. Principaux résultats	153
III.3.3.1. Contenus stomacaux	153
III.3.3.2. Inclusion - exclusion des prédateurs	155
III.3.3.3. Discussion	157
III.3.4. Conclusion	158
III.4. CONCLUSION GENERALE	159
Bibliographie	160
CONCLUSION GENERALE	162
ANNEXES	165

INTRODUCTION GENERALE

INTRODUCTION GENERALE

Ce volume est le troisième d'une série de cinq consacrés aux travaux réalisés par l'IFREMER en 1984 et 1985 dans le Golfe Normano-Breton. Il contient les résultats des observations faites dans le domaine infralittoral et s'inscrit logiquement à la suite des deux premiers tomes qui traitent des domaines physiques et sédimentologiques (tome 1) et pélagiques (tome 2). Suivent les études en domaine littoral (tome 4) et les aspects socio-économiques (tome 5).

Si l'observation de la faune et de la flore a commencé voilà plus d'un siècle sur le littoral et dans les îles du golfe, le domaine infralittoral n'est exploré que depuis une vingtaine d'années. Après les premières observations de GRUVEL et FISHER-PIETTE (1939) le long des côtes de Bretagne établissant un inventaire des espèces à partir de dragages, il faut attendre les années 60 pour voir le développement de travaux biologiques conséquents, d'abord dans la baie du Mont-St-Michel puis progressivement le long du Cotentin, et ce à la suite des études nombreuses de sédimentologie liées aux projets d'implantation d'usine marémotrice. Parallèlement, ce sont les pêcheurs d'Erquy, à la recherche de coquilles St Jacques, qui découvrent les bancs de praires dans le secteur de Saint Malo et en ouvrent la pêcherie en 1955-1956. Leurs observations favorisent le développement d'analyses sur la répartition d'espèces (POSTEL, 1957). Après plusieurs travaux centrés sur la baie du Mont-St-Michel et sur celle de St Brieuc (L'HERROUX, 1970 ; RETIERE et al., 1971), l'étude synthétique des peuplements du golfe est réalisée par RETIERE (1979), dans le cadre de la cartographie générale des peuplements benthiques de la Manche sous la responsabilité de L. CABIOCH.

Ce volume débute par un chapitre consacré au phytobenthos. Peu de travaux traitent de macroalgues dans le golfe (THOUIN, 1983 sur les laminaires). Par contre l'intérêt majeur réside dans les algues calcaires de la famille des Lithothamniées formant le maërl, et dont l'importance est double. Sur le plan écologique d'abord, c'est un milieu tout-à-fait original et très riche, puisqu'il sert d'abri à une faune importante ; la présence de ces algues témoigne d'une bonne luminosité et d'une bonne oxygénation du milieu. Un autre intérêt du maërl réside dans son exploitation et son utilisation comme amendement calcaire. Si la situation géographique des bancs et leur superficie est ainsi mieux connue (700 km² au total), le volume total de matériau disponible est inconnu. Le Sud du golfe est le seul gisement français, parmi ceux qui sont connus de la baie de Seine à la Vendée, qui soit exploité. Il produit annuellement 370.000 tonnes.

Le deuxième chapitre traite du zoobenthos des sables grossiers. Après un rappel des principales unités biosédimentaires décrites par RETIERE (1979), la biomasse de chacun des peuplements est

établie grâce aux résultats quantitatifs. Les sables grossiers, qui représentent le quart de la surface du golfe, forment la strate la plus riche, du fait de la présence de quelques bivalves majeurs (praire, palourde rose, amande de mer, bucarde ...). L'intérêt commercial de certains d'entre-eux a nécessité un ensemble d'études menées depuis plusieurs années par l'IFREMER sur leur répartition, la dynamique de populations et la fécondité de chaque espèce. Des estimations de biomasse sont proposées pour les secteurs Est et Sud du golfe, à la suite d'une longue série de prélèvements. Ces mêmes observations quantitatives permettent de faire le point sur l'état d'infestation actuelle, par la crépidule des fonds de baie et des platiers du Cotentin. Les densités importantes relevées dans certains secteurs, et les observations des professionnels dans d'autres, font craindre une évolution rapide et irréversible des peuplements de sables grossiers. En utilisant l'ensemble des paramètres mesurés dans le Nord-Cotentin depuis une dizaine d'années, une modélisation des échanges énergétiques entre les populations de sables grossiers et leur milieu pélagique ou benthique permet d'appréhender l'intérêt des populations de filtreurs dans la chaîne trophique de cette strate.

La troisième partie de ce volume traite des peuplements de sables fins, propres ou envasés, qui représentent 10 % de la surface du golfe et que l'on retrouve dans les estuaires et les fonds de baie. Ces milieux littoraux montrent une grande diversité d'espèces adaptées aux fluctuations du milieu, généralement euryhalines et eurhythmes, et à durée de vie courte. L'exemple du rôle que tient le crabe vert dans l'équilibre de ce peuplement montre là aussi l'intérêt des études de fonctionnement pour mieux connaître le milieu et envisager son évolution après une action anthropique (barrage de la Rance).

Les fonds de cailloutis et les fonds durs généralement peu productifs et éloignés de la côte n'ont pas fait l'objet de travaux aussi détaillés que les précédents. Le fait que les profondeurs inférieures à 20 mètres représentent la moitié du Golfe Normano-Breton, et renferment les strates les plus productives, le tout lié au partage territorial des fonds entre la France et le Royaume-Uni, justifie l'effort porté sur les fonds côtiers.

CHAPITRE I

LE MAERL

I - LES GISEMENTS DE MAËRL DU GOLFE NORMANO-BRETON

I.1. - CARACTERES GENERAUX DU MAËRL

I.1.1. Composition et nature des fonds de maërl

Il est distingué, dans la Manche, deux types de fonds différents supportant deux types de maërl :

- les fonds à Lithothamnium corallioides var. corallioides souvent associé à Lithothamnium calcareum, qui sont mêlés de sables grossiers, graviers et coquilles ;

- les fonds à Lithothamnium corallioides var. minima, où prédominent les sables fins et les vases.

Ces deux variétés, semble-t-il, ne se mélangent jamais.

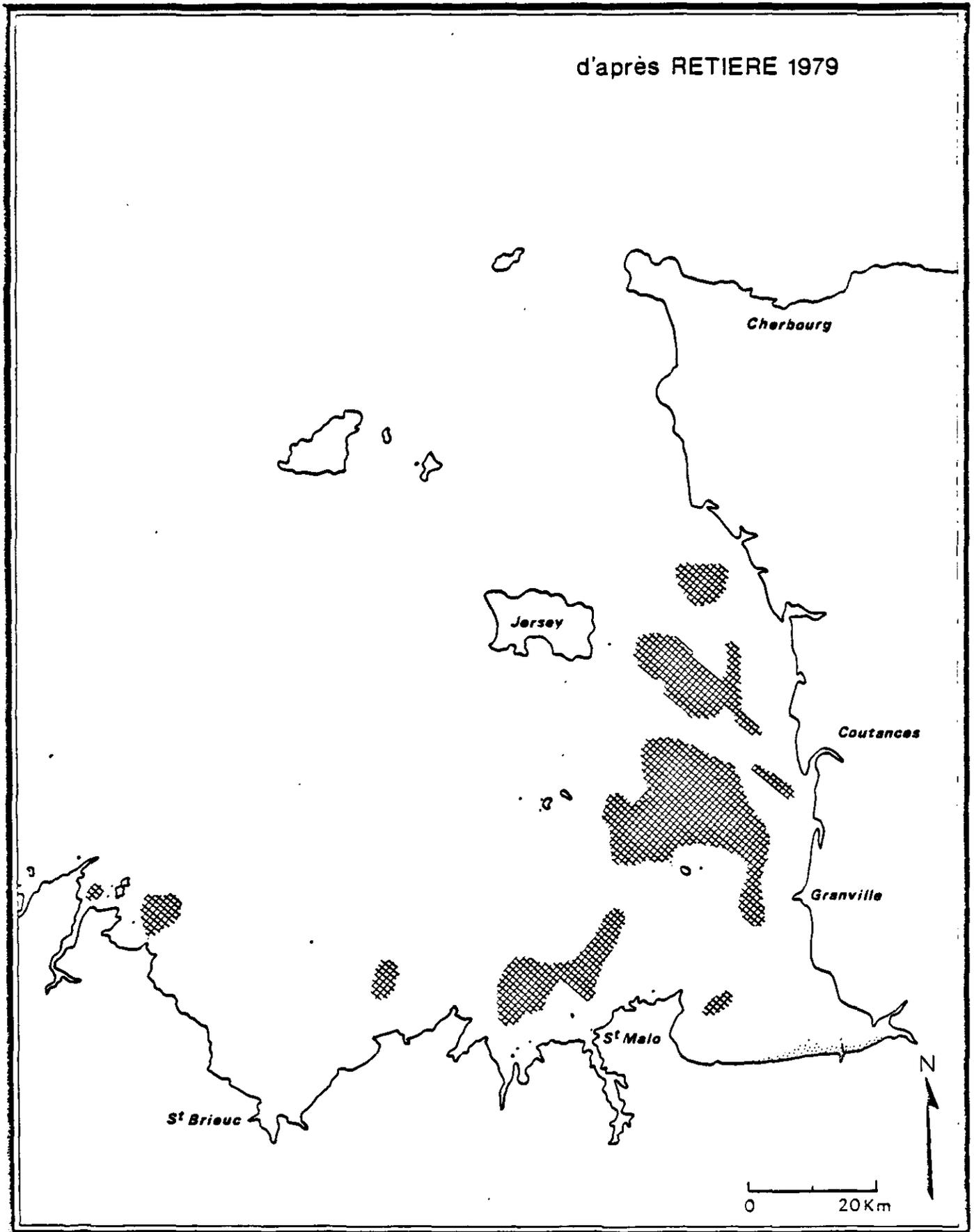
Dans la Manche, le maërl vivant prospère sur des fonds de 0 à 20 mètres. La profondeur moyenne est de 8 mètres sur le banc des Iles Chausey. Près des îles anglo-normandes, les profondeurs optimales vont de 15 à 20 mètres.

I.1.2. Biologie des fonds de maërl

Les Lithothamnium corallioides var. corallioides et le Lithothamnium calcareum vivent en mélange mais en phases alternées de prédominance de l'une et l'autre espèce avec, semble-t-il, une périodicité d'environ 6 ans pour chacune d'elle. Ceci donne une inversion des pourcentages de l'une et l'autre espèce se faisant très lentement sur plusieurs années.

Le développement d'une espèce est conditionné par la compétition entre les deux phénomènes que sont la croissance par calcification et la destruction sous l'action d'organismes perforants qui se fixent à la base de jeunes thalles. La croissance est très lente et se poursuit sur plusieurs dizaines d'années ; se faisant principalement au printemps et en été, elle est de l'ordre du millimètre par an. L'épiflore du maërl a un rôle important dans l'agglomération du sédiment. Certaines algues épiphytes sont foliacées (Stenogramme interrupta, Halimena latifolia ...) ; leur surface lisse ne permet pas d'agglomérer le sédiment. Par contre, d'autres émettent des prolongements à croissance rapide qui en permettent la rétention (Dictyota dichotoma, Calliblepharis ciliata, Rhodothamniella floridula ...). Seuls les thalles vivants portent des épiphytes, ce qui laisse à penser que, plus il y a de maërl vivant, plus il y aura de possibilités d'agglomération. Or la sédimentation (de vase ou de sable) est le pire ennemi du maërl (BOILLOT 1961, PIRIOU 1983).

CARTOGRAPHIE des BANCS de MAERL



Les fonds de maërl ne peuvent préserver leur couche superficielle vivante dans des régions d'ensablement permanent telles que celles du sud des Roches de Saint-Quay.

Ceci veut dire que l'équilibre biologique du maërl vivant est précaire, d'autant plus qu'il est conditionné par plusieurs autres facteurs :

- une salure des eaux toujours importante ($> 30 \text{ ‰}$), un abri de la houle dominante, mais par contre un balayage par des courants assez forts qui permet ainsi d'éviter la sédimentation et de maintenir la clarté des eaux nécessaire à la photosynthèse.

La flore associée, qui se développe au printemps et en été, a un double rôle vis-à-vis du maërl vivant. Celui-ci réagit à la fixation des spores et larves et émet des formations cicatricielles qui consolident sa fixation au substrat. Le développement de l'épiflore provoque aussi l'arrivée et le maintien de toute une faune herbivore associée et de ses prédateurs. Il est d'ailleurs remarquable de constater que la richesse biologique des fonds de maërl vivant est bien supérieure à celle des autres fonds meubles de même granulométrie.

L'exploitation aveugle des bancs de maërl sur une grande superficie élimine souvent la couche vivante superficielle et diminue du même coup la richesse du biotope et la capacité de renouvellement du stock.

I.2 - CARTOGRAPHIE DU MAERL

I.2.1. Bilan actuel

Le Golfe Normano-Breton est actuellement la principale région française d'exploitation de maërl avec 370.000 tonnes (cf. Chapitre "Exploitation des granulats et amendements marins" - Thème V - Figures 1 et 2).

Cette exploitation importante se fait sur des gisements de volume mal connu, mais elle touche aussi des bancs mal cartographiés (tableau I-1). Au niveau du golfe, l'inventaire des bancs de maërl commencé depuis une dizaine d'années est en cours, et l'ampleur des études menées sur chacun d'eux est assez hétérogène.

La répartition des différents peuplements benthiques du golfe, montrée par RETIERE (1979) précise les contours des bancs de maërl sans donner une idée de l'importance des stocks vivants ou morts (fig. I-1).

HOMMERIL (1967) s'est attaché à définir, sur le banc de Jersey, des secteurs de répartition superficielle suivant l'importance du maërl total dans le sédiment, et suivant l'importance du maërl vivant dans le maërl total (fig. I-2). Le banc des Chausey a fait l'objet d'une même recherche par le CNEXO en 1983 (fig I-3). Ceux de Saint-Malo et d'Erquy ont été cartographiés par THOMAS (1971) en ne tenant compte que de la répartition du maërl total (fig. I-4 et I-5). Par contre, bien qu'étant celui qui fait l'objet, avec celui d'Erquy, de l'exploitation la plus intense, le banc de Paimpol a été très peu inventorié (RETIERE, 1979) (fig. I-1).

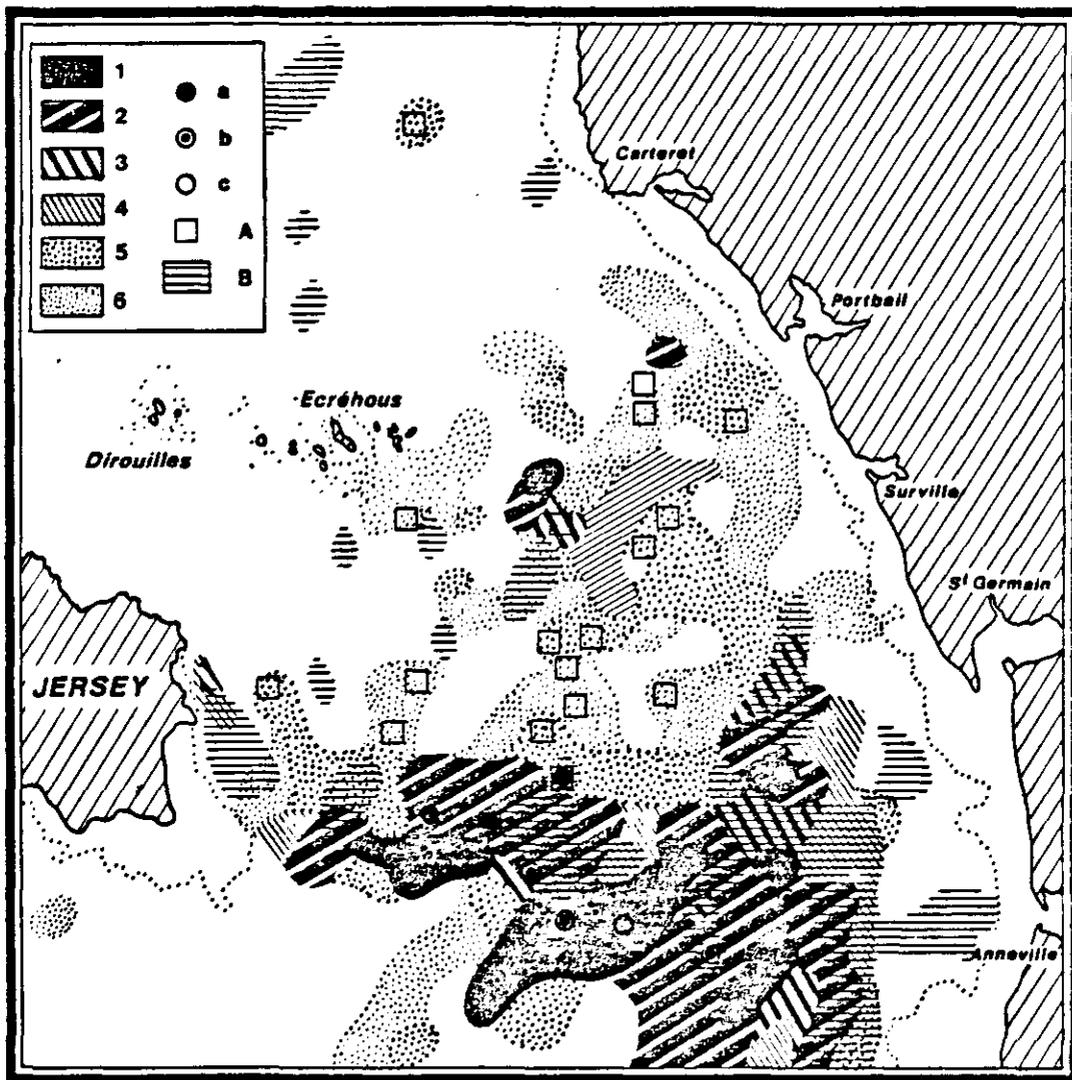


Fig. I.2 : REPARTITION DU MAERL : LITHOTHAMNIUM CALCAREUM & L. CORALLIODES
 REPARTITION DU MAERL GLOBAL :
 (1 : de 70 à 100 % du sédiment , 2 : de 50 à 70 % ; 3 : de 35 à 50 % ;
 4 : de 20 à 35 % ; 5 : moins de 20 % ; 6 : traces .
 REPARTITION DU MAERL VIVANT :
 a : plus de 30 % de maerl vivant par rapport au maerl total ;
 b : entre 10 et 30 % ; c : moins de 10 % .
 DIVERS :
 A : présence d'oncolithes actuels ; B : zones envasées .

in HOMMERIL, 1967.

I.2.2. Propositions

Les prospections sismiques effectuées par GIRESE (1972) et CRESSARD (1978) ont une valeur indicative de stock concernant le "tout venant" des formations sédimentaires. La composition précise en maërl n'est pas connue et pourrait être précisée par carottage sur les bancs inventoriés. Ceci chiffrerait la teneur en maërl du sédiment.

Le taux de carbonate de calcium dans le maërl pur (vivant ou mort) diminue au fur et à mesure que l'on s'éloigne du centre géographique du banc (PIRIOU, 1983). Ce phénomène, s'il était vérifié sur d'autres gisements que celui des Chausey, pourrait définir d'une manière très simple les centres des bancs où la teneur en maërl et la profondeur du sédiment sont les plus élevées.

Le renouvellement très lent du stock est assuré par le maërl vivant qui se tient sur la couche superficielle uniquement dans certains secteurs qui ne correspondent pas automatiquement aux centres des bancs (fig. I-3).

La richesse floristique et faunistique des épiphytes accompagnant le maërl vivant constitue un maillon important de la chaîne alimentaire qui rend la zone productive. Une cartographie fine de ces secteurs vivants pourrait être un point de départ à l'élaboration de certaines réserves classées dans le gisement global.

Fig. I.3

ESSAI DE CARTOGRAPHIE DU BANC DE MAERL DES ILES CHAUSEY

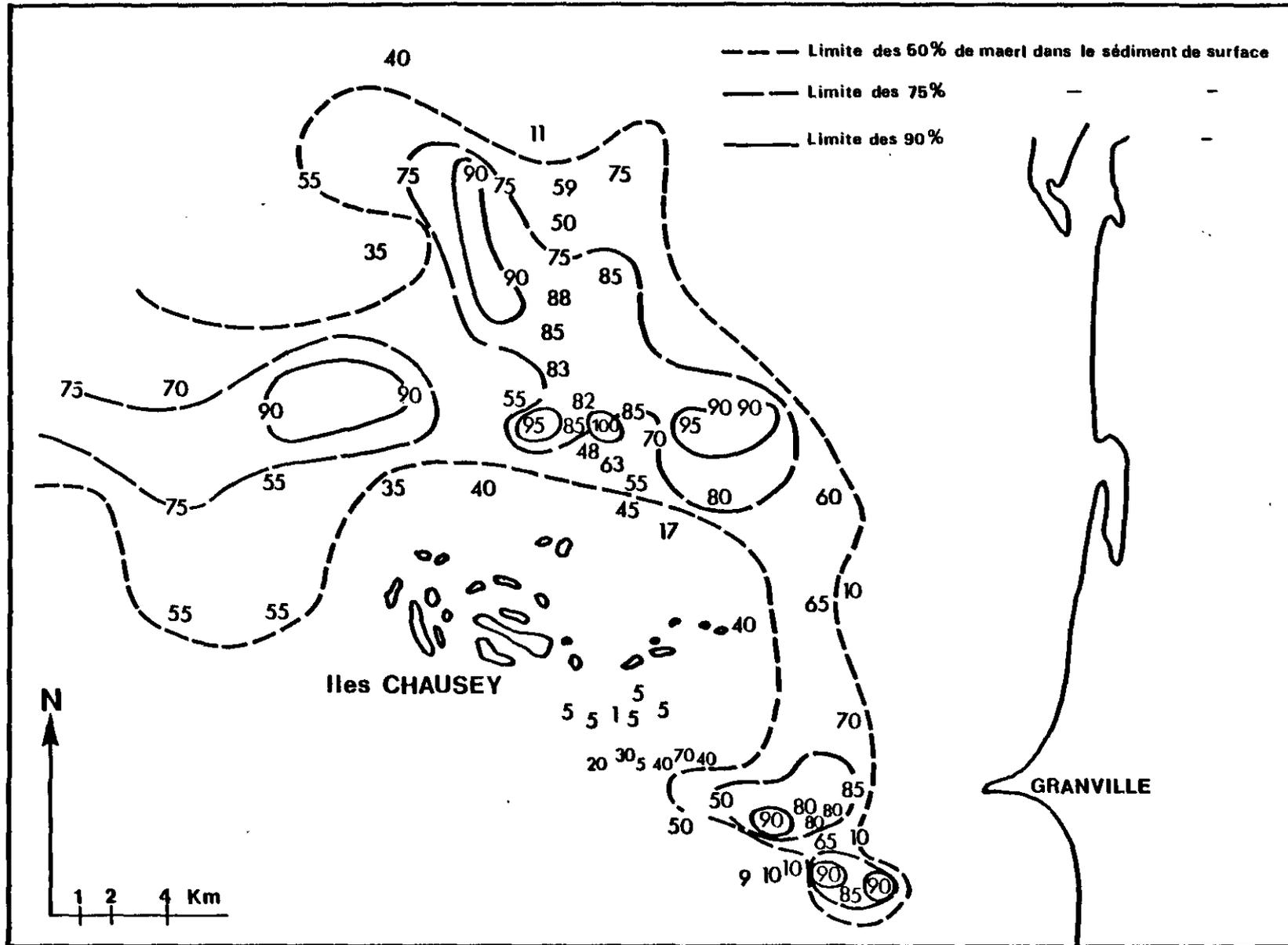


Fig. I.4 CARTOGRAPHIE DES BANCS DE MAERL
DE LA BAIE DE SAINT-MALO

Yves THOMAS 1971

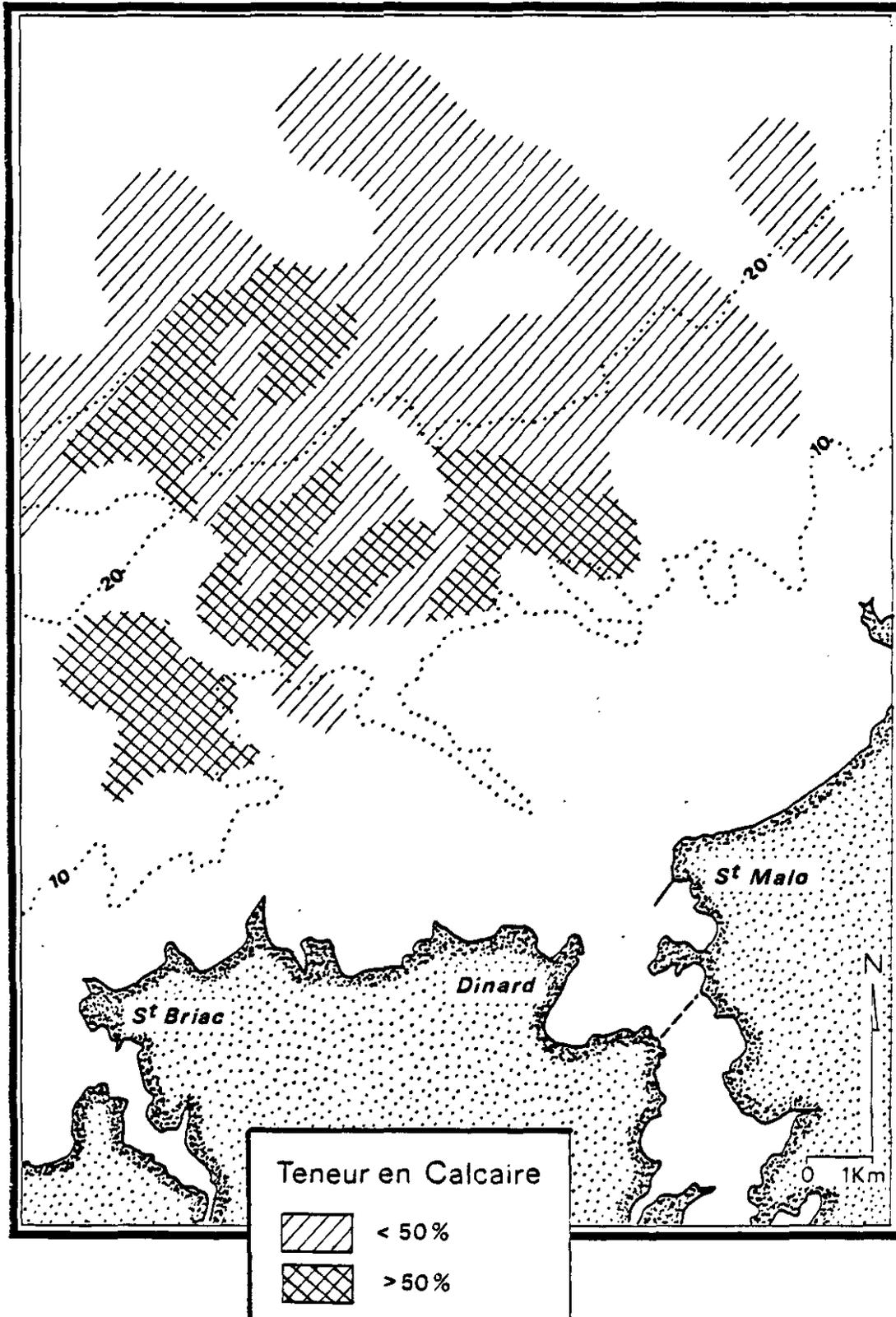


Fig. I.5 CARTOGRAPHIE DES BANCS DE MAERL
SUR LE LITTORAL ORIENTAL DE LA BAIE DE SAINT BRIEUC

Yves THOMAS 1971

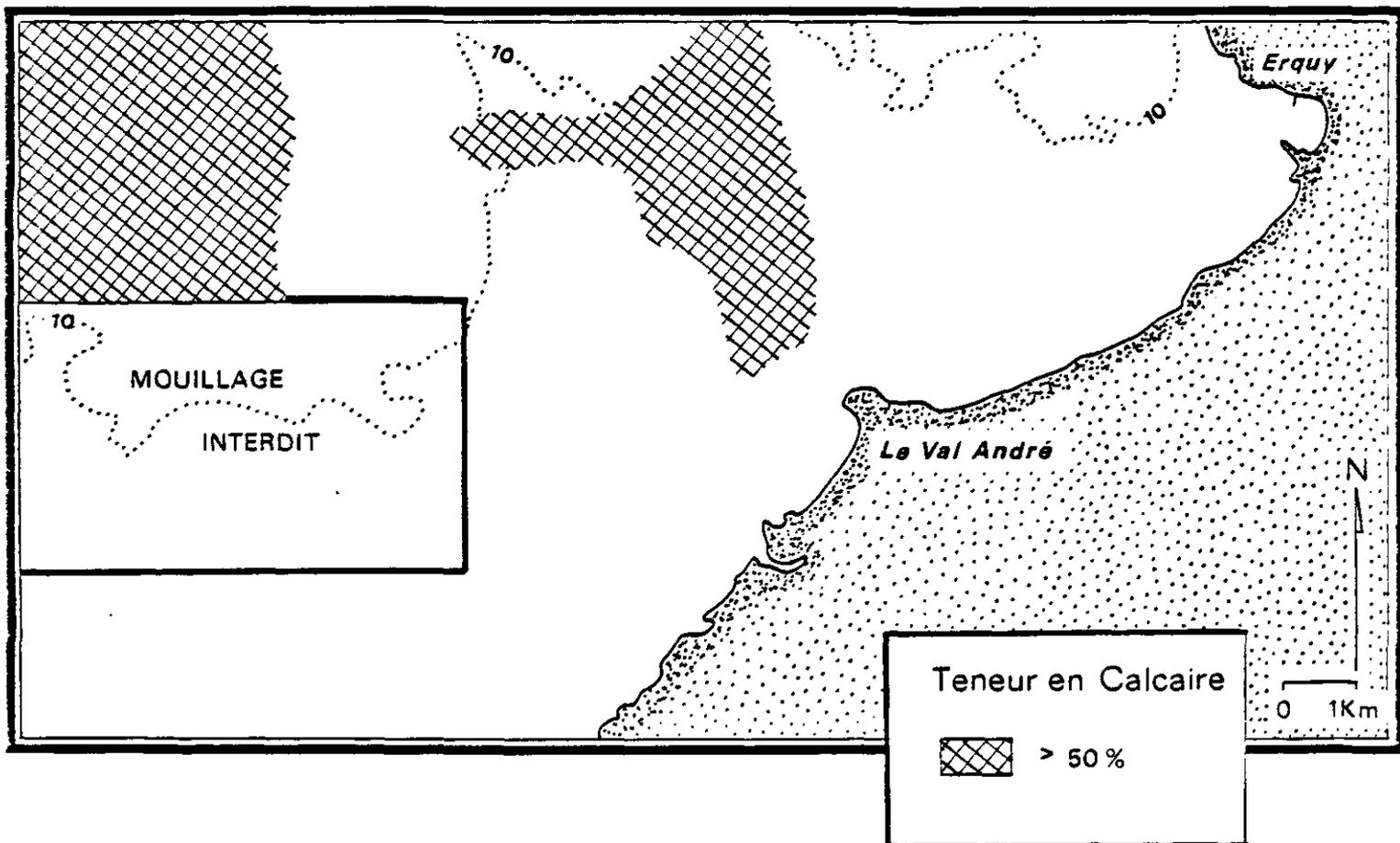


Tableau I-1 : L'extraction du maërl dans le Golfe Normano-Breton
(d'après GEOLITT, 1985)

BANCS DE MAERL	Superficie	Tonnes extraites en 1984	Remarque
Grand Banc de Paimpol	340 ha	251.000	
Banc d'Erquy Ilôt St Michel	160 ha	110.000	
Chenal du Trieux	9 ha	9.000	
Banc de l'Etendrée (Fréhel)			Exploité très épisodiquement
Banc de Chausey	15.000 ha		Extraction interdite depuis 1976 car gisements de praires
Banc de Jersey	15.000 ha		Exploitation interdite car gisements de praires
TOTAL DES EXTRACTIONS DU GNB		370.000 t	dont la totalité en Bretagne-Nord.

Ceci représente 80 % de la production bretonne, unique région productrice française.

BIBLIOGRAPHIE

- ADEY, W.H. et Mc KIBBIN, D.L., 1970. Studies on the Maërl species Phymatolithon calcareum (Pallas) nov. com. and Lithothamnium corallioides (Crouan) in the Ria de Vigo. Bot. mar. 13 : 100-106.
- ANONYME, 1980. L'armement français des navires sabliers. S.N.A.M., Doc. ron., Nantes : 38 p.
- BEIGBEDER, Y., DAGORNE, A., et RUELLAN F., 1972. Géomorphologie et sédimentologie de la partie méridionale du golfe normand-breton, 4ème congrès de la mer, Dinard : 57-80.
- BELSHER, T., 1981. Les gisements de maërl du Golfe normano-breton et leurs caractéristiques principales. Chap. V, in : "Etude Ecologique d'avant-projet du site marémoteur du Golfe normano-breton". Rapp. CNEOX-COB/ELGMM pour EDF, 1981.
- BERTHOIS, L. et GUILCHER, A., 1959. Les bancs de St Marc et du Moulin Blanc (Rade de Brest) et remarques sur la sédimentation du maërl (Lithothamnium calcareum) Cah. oceanogr., Bull inf. C.O.E.C., 11 année, 1 : 13-23.
- BLUNDER, G., BINNS, W.W. et PERKS, F., 1975. Commercial collection and utilisation of maërl. Economic Botany, 29 (2) : 140-145.
- BOILLOT, G., 1964. Geologie de la Manche Occidentale. Ann. Inst. Océan., 42 : 220 p.
- CABIOCH, J., 1966. Contribution à l'étude morphologique, anatomique et systématique de deux Mélobésiées : Lithothamnium calcareum (Pallas) Areschoug et Lithothamnium corallioides Crouan. Bot. mar., 9 : 33-53.
- CABIOCH, L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche Occidentale. Cah. Biol. mar., 9 (5) : 493-720.
- CABIOCH J., 1969. Les fonds de maërl de la Baie de Morlaix et leur peuplement végétal. Cah. Biol. mar., 10 : 139-161.
- CABIOCH J., 1970. Le maërl des côtes de Bretagne et le problème de sa survie. Penn ar Bed, 7 (63) : 421-429.
- CABIOCH J., 1971. Etude sur les Corallinacées. I - Caractères généraux de la cytologie. II - La morphogenèse : conséquences systématiques et phylogénétiques. Cah. Biol. mar., 12 : 121-186. Cah. Biol. mar., 13 : 137-287.
- COPPENET, M., 1961. Les amendements marins - Bull. Inf. Minist. Agric., 73, B2-B4.
- COPPENET, M., 1974. Le problème du chaulage à la lumière de la science agronomique moderne. Comité d'études et de liaison des amendements calcaire : 31 p.

- CRESSARD, A.P., et al., 1978. Ressources littorales en granulats des régions de Bretagne et Pays de Loire. Comité de gestion de la taxe parafiscale sur les granulats. BRGM, CNEOXO, ISTPM : 30 p, 6 pl. + annexes et cartes.
- DUVAL, L., 1966. Les amendements humiques et calcaires d'origine marine. Bull. Mayenne Sciences : 49-64.
- FILLY, G., 1971. Sédimentologie et géologie des fonds sous-marins entre Guernesey et les Casquets-Aurigny. In : colloque sur la géologie de la Manche : Mém. BRGM, Fr., 79 : 171-183.
- FORTIN, J., 1972. Les sédiments et la dynamique sédimentaire dans l'Archipel des îles Chausey (Manche). Th. 3ème cycle, Univ. Caen : 78 p.
- GAUTIER, M., 1971. Le Maërl sur le littoral de la Bretagne. Cah. océanogr., 2 : 171-191.
- GEOLITT, 1985. L'exploitation des agrégats et des amendements marins dans le Golfe Normano-Breton. Contrat IFREMER 85-2-430003 : 50 pages + annexes.
- GIRESE, P. et HOMMERIL, P., 1969. Les fonds sous-marins de la carte de Granville au 100.000è. Première partie : aspects sédimentologiques. Rec. Soc. sav. de Hte Normandie, 56 : 23-50.
- GIRESE, P., HOMMERIL, P. et LAMBOY, M., 1972. Résultats préliminaires d'une campagne de sismique réflexion dans le golfe normand-breton. Mém., BRGM, FR., 79, 193-200 - 1 pl.
- HILL, J.C.C. and Associates. 1972. Report on the andril sampling survey undertaken on the continental shelf off the Northern coast of France. Rapp., part 3, contrat CNEOXO 72/549 : 47 p + 2 cartes.
- HOMMERIL, P., 1967. Etude de géologie marine concernant le littoral bas-normand et la zone pré-littorale de l'Archipel anglo-normand. Thèse Doct. Etat, Univ. Caen : 304 p.
- HOMMERIL, P., 1970. Dynamique du transport des sédiments calcaires dans la partie nord du golfe normand-breton. Bull. Soc. géol. Fr., 7 (12) : 31-41.
- HOMMERIL, P., LARSONNEUR, C. et PINOT, J.P., 1972. Les sédiments du précontinent armoricain. Bull. Soc. géol. Fr., 7 (14) : 237-247.
- HOMMERIL, P., 1982. Sédimentation biophysique : relations entre organismes et sédiment dans la zone intertidale et pré-littorale des côtes françaises de la Manche. 7th International Sedimentological Congress : 4 p.
- JEGOU, A.M., CREZE J.Y., 1977. Groupe de travail Parc et Réserve en milieu marin. Site étudié : Iles Chausey. Contrat CNEOXO/COB/ELGMM. Ministère de l'Environnement : 126 p.

- LARSONNEUR, C., 1971. Manche Centrale et Baie de Seine : géologie du substratum et des dépôts meubles. Th. Doct. Etat, Univ. Caen, 394 p.
- LEMOINE, P., 1910. Répartition et mode de vie du maërl (Lithothamnium calcareum) aux environs de Concarneau (Finistère). Ann. Inst. oceanogr. Paris, 1 (3) : 29 p.
- PIRIOU, J.Y., 1983. Le maërl des îles Chausey. Chap III B 3 in "Etude écologique du site Cotentin-Centre. Contrat CNEOX/E.D.F : 38 p.
- PRUVOT, G., 1897. Essai sur les fonds et la faune de la Manche occidentale. Arch. Zool. exper. gen., Paris 5 (3ème série) : 511-644.
- RETIERE, C. - 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du Golfe normano-breton. Th. Etat, Univ. Rennes : 431 p.
- THOMAS, Y., 1972. Le maërl sur le littoral français de la Baie de Seine à la Baie de Bourgneuf. Laboratoire de Géomorphologie de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes. Naturalia et Biologia - Contrat CNEOX 71/360 : 53 p.

CHAPITRE II

LES SABLES GROSSIERS

II.1. - LE PEUPEMENT DES SABLES GROSSIERS - REPARTITION ET EVALUATION DE QUELQUES BIVALVES

II.1.1. - Introduction

Contrairement au domaine intertidal, où aucune étude générale à l'échelle du golfe n'avait été réalisée jusqu'à présent, de nombreux travaux ont été publiés sur le domaine infralittoral ; que ce soient des recherches liées directement ou non à l'exploitation de l'énergie marémotrice, les fonds marins de ce secteur ont fait l'objet de nombreuses publications en géologie, physique et biologie. Deux ouvrages synthétiques ont servi de base à la présente étude :

- la carte des sédiments superficiels de la Manche, (VASLET, LARSONNEUR et AUFFRET 1979) englobant le Golfe Normano-Breton, nous a servi de support pour établir une relation entre la répartition de certaines espèces et la nature du substrat,

- l'étude descriptive du zoobenthos du golfe (RETIERE, 1979) a permis d'établir la distribution et la composition des divers peuplements à partir d'un millier de stations de prélèvement.

Ces deux travaux mettent en évidence la grande diversité des sédiments et des biocénoses dans ce secteur, s'échelonnant des vases, présentes en zone abritées, à des fonds durs azoïques entre les îles anglo-normandes, en passant par des stades de sables calcaires ou de maërl (voir chapitre précédent). Cette diversité de biotopes permet de retrouver ici la majorité des espèces rencontrées en Manche.

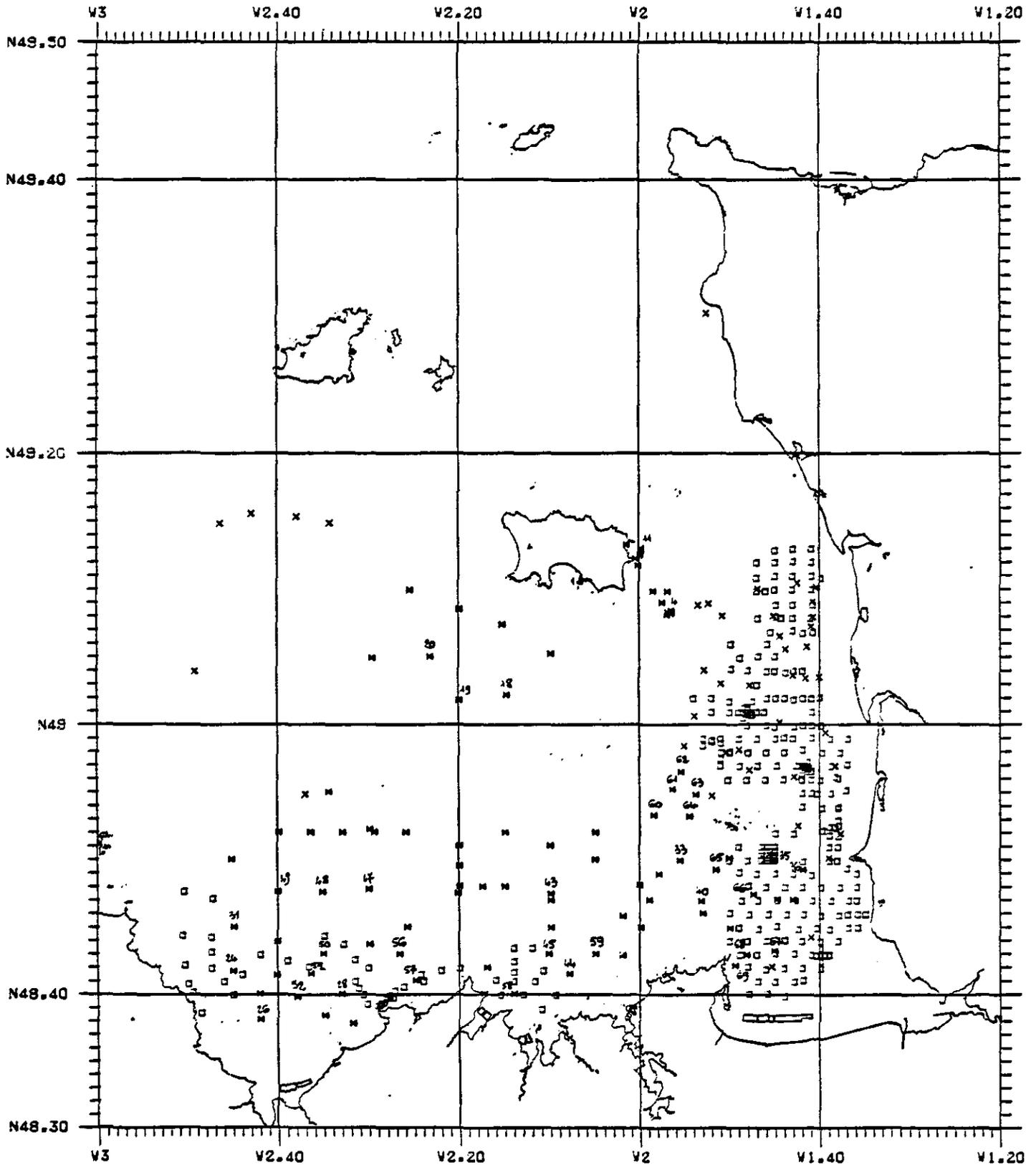
La seconde originalité de ce golfe, limité par la barrière des îles anglo-normandes, est la présence d'espèces indigènes appelées "sarniennes" qui trouvent là des conditions de milieu favorables (profondeur, hydrodynamisme, homéothermie...). Les températures, généralement plus élevées que dans le reste de la Manche, font que ce secteur correspond à une limite de répartition nord ou sud pour plusieurs espèces.

Deux critères sont donc à retenir pour caractériser les peuplements benthiques du golfe : diversité et originalité.

L'objet du présent travail était de compléter l'observation qualitative des peuplements benthiques (RETIERE, 1979) par une approche quantitative permettant d'obtenir une estimation de la biomasse et de la production des divers biotopes, et des principales espèces, en particulier de bivalves, en raison de leur contribution très importante à la biomasse totale et dans la mesure où ces espèces, exploitées ou non, présentent un intérêt halieutique.

Fig. II.1 : STATIONS ECHANTILLONNEES A LA BENNE HAMON
DE 1982 A 1985

X 1982-83
 U 1984
 I 1985



Cette étude est donc une synthèse des travaux réalisés à la fois dans les peuplements de sable grossier du Golfe Normano-Breton, et sur quelques espèces de bivalves majeurs.

II.1.2. - Moyens et méthode

II.1.2.1. Dates d'échantillonnage

Pour cette étude synthétique, l'ensemble des stations réalisées en 1984 et 1985 a été cumulé, en y ajoutant celles de nos premiers travaux dans la zone depuis 1980, en considérant que les valeurs obtenues précédemment restaient stables sur la période ainsi définie :

Année	Navire	Nombre de stations	Numérotation	Référence
1980-81	STIREN	4	98 - 101	BLANCHARD 1982
Juin 1982	THALIA	17	73 - 89	BLANCHARD et al 1983
Juin 1983	"	8	90 - 97	" "
Sept. 1983	ROSELYS	6	102 - 107	" "
" "	"	9	128 - 136	" "
" "	divers	1	108	Contrat CNEOX/EDF Flamanville
18/5-20/6/1984	ROSELYS	72	1 - 72	Cette étude
12-15/11/1984	THALIA	19	109 - 127	" "
15-27/04/1985	THALIA	88	137 - 224	" "
03-09/06/1985	PELAGIA	133	225 - 357	" "
29/8-2/9/1985	THALIA	81	358 - 438	" "

II.1.2.2. Localisation des stations

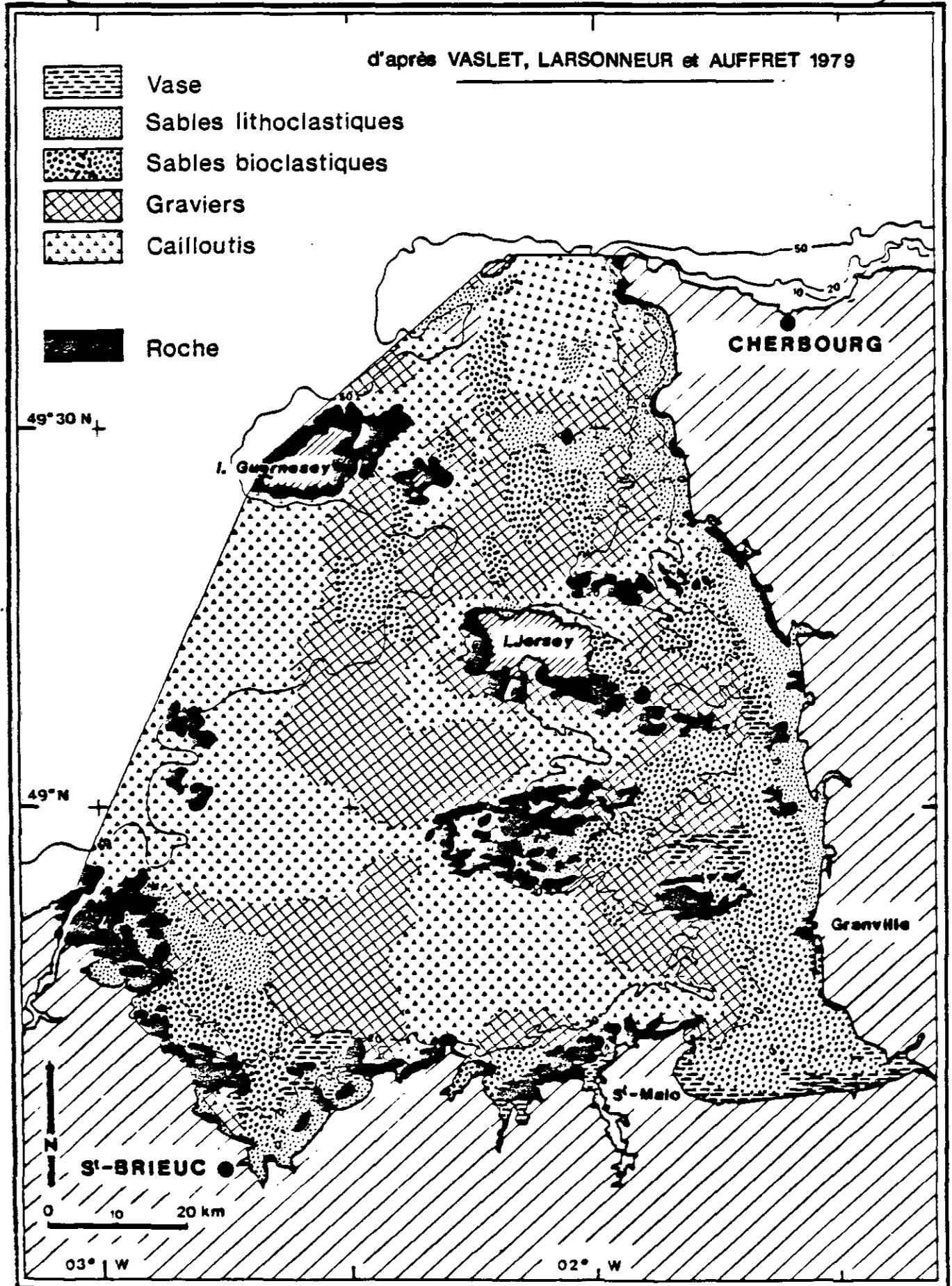
Les 438 stations échantillonnées au cours de ces 4 années sont localisées sur la figure II-1. La position géographique de chacune se trouve en annexe II-1.

Les stations réalisées de 1980 à 1982 ont concerné les secteurs du Cotentin-centre et de la baie du Mont-St-Michel pour des besoins contractuels liés à l'implantation d'ouvrages d'art.

A partir de 1983 et jusqu'en 1985, les travaux ont été étendus à l'ensemble du golfe, en particulier dans le secteur Nord Bretagne et dans le secteur anglo-normand.

Fig. II.2 — GOLFE NORMANO-BRETON

Répartition des Sédiments superficiels



II.1.2.3. Moyen d'échantillonnage

Cet échantillonnage quantitatif a été réalisé à l'aide d'une benne Hamon prélevant 0,25 m² sur 20 cm de profondeur. Les prélèvements sont triés sur tamis de 2 mm pour l'étude du peuplement, et sur tamis de 5 mm pour l'évaluation des biomasses de bivalves. La moyenne de chaque station est seule prise en compte pour l'interprétation des résultats.

II.1.3. - Cartographie des fonds du golfe

II.1.3.1. Strates sédimentaires

Cette étude à l'échelle du golfe s'est appuyée sur la carte des sédiments superficiels de la Manche (VASLET, LARSONNEUR et AUFFRET 1979). Cette carte est limitée par une ligne Cap de la Hague-Aurigny-Guernesey-Les Heaux de Bréhat (fig. II-2). Cette limite géographique, passant par les îles anglo-normandes et la pointe ouest de la baie de St Brieuc nous apparaît être la limite géographique la plus simple pour isoler le golfe dans son entité.

Par digitalisation sur table traçante, nous avons ensuite réalisé point par point le contour automatique de chaque strate et calculé ainsi sa surface. Les diverses strates sont ensuite regroupées en cinq grandes unités sédimentaires. A noter que les fonds rocheux et les îles sont ainsi estimées à 12,5 % du golfe, ce qui est une surface importante servant de support à une faune fixée ou vagile.

II.1.3.2. Strates de peuplements faunistiques

Les strates biosédimentaires de RETIERE (1979) ont été cartographiées de la même manière, mais cet auteur n'ayant pas décrit dans sa thèse les peuplements de l'ensemble du Golfe Normano-Breton, nous avons estimé les biocénoses au nord de Jersey d'après divers travaux, en particulier la carte des sédiments mentionnée ci-dessus, et l'étude d'avant-projet de la centrale de Flamanville (CABIOCH et col. 1976). Le banc de la Schôle excepté, nous obtenons ainsi une zone où les peuplements sont associés pour moitié à des fonds de cailloutis, pour moitié à des fonds durs (fig. II-3). Cette approximation ne devraient pas entraîner de graves erreurs dans les estimations faites à l'échelle du golfe.

II.1.3.3. Estimation des surfaces

Le tableau ci-dessous résume et compare les deux estimations stratigraphiques. Bien que les deux cartes ne représentent pas les mêmes unités (sédimentaires et faunistiques), on relève une certaine correspondance dans les surfaces, puisque les deux auteurs ont travaillé ensemble.

CARTOGRAPHIE DES STRATES BIOSEDIMENTAIRES

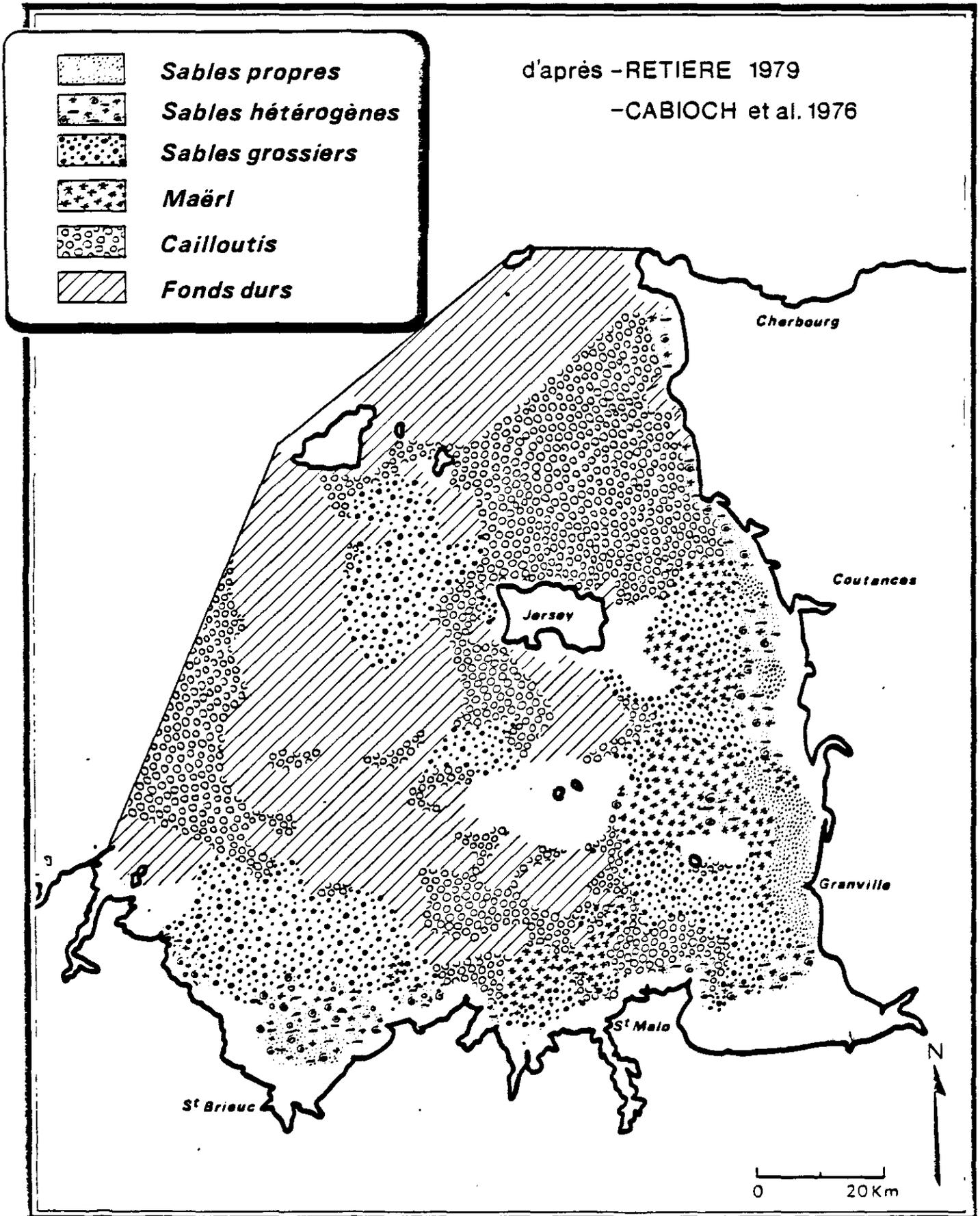


Tableau II-1

Estimation des surfaces de strates sédimentaires et biosédimentaires
du Golfe Normano-Breton

Cartographie sédimentaire (VASLET, LARSONNEUR et AUFFRET 1979)		Cartographie biosédimentaire d'après RETIERE (1979)	
VASES (VL + VB)	242,10	SABLES HETEROGENES (ABCDE)	678,25
SABLES LITHOCLASTIQUES	689,66	SABLES PROPRES (FG)	154,25
SABLES BIOCLASTIQUES (SB)	1434,78	SABLES GROSSIERS (HI)	1568,70
GRAVIERS (GL + GB)	2707,26	MAERL (JK)	685,32
CAILLOUTIS (CL)	3316,36	CAILLOUTIS (LM)	2514,45
		FONDS DURS (NO)	2789,19
	<hr/>		<hr/>
	8390,16 km ²		8390,16 km ²

Iles et zones rocheuses infralittorales : 1201,35 km²

Surface totale de la zone délimitée 9591,51 km²

NB. : Une seule zone semble distinguer les deux cartographies. Elle est comprise entre le cap Frehel et l'archipel des Minquiers (750 km²) et ne semble pas très homogène (cailloutis + maërl + sédiments fins) alors que dans la cartographie de LARSONNEUR elle est présentée comme zone de cailloux. En affectant cette zone dans les sables grossiers, les deux représentations concordent :

- Vase + sable hétérogène et dunaire : 11,10 % du Golfe Normano-Breton (LARSONNEUR), 9,92 % (RETIERE),
- sable grossier coquillier + cailloutis : 58,20 % (LARSONNEUR), 56,84 % (RETIERE),
- fonds durs du large : 30,70 (LARSONNEUR), 33,24 (RETIERE).

Chez les deux auteurs, les sédiments de sable grossier représentent plus de la moitié de la zone infralittorale.

Pour LARSONNEUR, les sables coquilliers (sables bioclastiques SB et graviers > 2 mm) représentent plus de 43 % du golfe avec 4142 km².

Dans la cartographie de RETIERE (1979), 4 zones de peuplement de sables grossiers à Venus, apparaissent :

- à l'ouest de Jersey
- au large de la baie de St Brieuc
- la majorité du secteur Sud Chausey
- le secteur au sud des Ecrehous

Fig. II 4 Liste faunistique des 36 stations de peuplement (densite pour 0,25 m2)

STATIONS	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36			
Cnidaires actinaires																																							
Tunicates ascidies																																							
Echinodermes																																							
Siphonaires																																							
Siphonaires non siphonaires																																							
Mollusques																																							
Mollusques bivalves																																							
Mollusques gastropodes																																							
Mollusques nautilus																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							
Mollusques caudofoveates																																							

II.1.4. - Analyse du peuplement

II.1.4.1. Densité

Au cours de la lère campagne de juin 1984, nous avons conservé la totalité du prélèvement de 36 stations, soit la moitié des échantillons de cette mission. Le choix de ces prélèvements, destinés à l'étude du peuplement, étant établi de façon à étudier l'ensemble des strates sédimentaires rencontrées. Chaque prélèvement, réalisé à la benne Hamon de 0,25 m², est tamisé à bord sur maille de 2 mm, le refus est formolé et ramené au laboratoire pour tri et identification.

Cette analyse a permis de mettre en valeur l'importance relative des principales espèces et de caractériser ainsi les divers peuplements. Notre but n'étant pas de refaire l'inventaire systématique exhaustif de chaque station, nous avons volontairement délaissé l'étude de certaines familles ou groupes, et nous renvoyons le lecteur intéressé au travail complet de RETIERE (1979).

Les 36 stations analysées peuvent se regrouper ainsi, selon leurs caractéristiques biosédimentaires, d'après cet auteur :

Sable hétérogène : 26-28-40-52-57-69
 Maërl : 36-45-56-58-59-60-61-62-63
 Sable grossier : 4-18-19-24-31-33-35-44-47-48-49-50-51-64-
 65 -66-67-68
 Cailloutis-graviers : 11-20-43

Les coordonnées géographiques et la position de chaque station figurent respectivement en annexe II-1 et sur la carte II-1.

Dans le tableau des résultats, correspondant à des densités calculées sur 0,25 m² (fig. II-4), nous observons une grande diversité spécifique, avec une abondance régulière de polychètes errantes ou sédentaires, (Eunicidés, Capitellidés et Terebellidés surtout) ainsi que des mollusques bivalves très bien représentés en toutes stations et dominés par quelques espèces telles que Tapes rhomboïdes, Glycymeris glycymeris, Venus ovata et Nucula nucleus.

Mise à part la station 40 extraordinairement pauvre, les autres stations ont une composition faunistique relativement équilibrée et diversifiée et l'ensemble de la zone apparaît ainsi homogène... Des peuplements particuliers à Lanice conchilega sont recensés aux stations 31 et 66, tandis que la station 69, devant Cancale, témoigne d'un milieu pauvre et envasé, perturbé par la présence de bancs de Crepidula fornicata et l'abondance de crustacés prédateurs tels Porcellana longicornis (67/0,25 m²) et Pagurus sp.

Les observations dans le peuplement de cailloutis a épibiose sessile correspondent à celles de RETIERE (1979), montrant qu'il est peu diversifié et composé surtout d'échinodermes et de crustacés. Les peuplements de sédiment hétérogène sont également faiblement diversifiés malgré la présence d'annélides. Le reste des prélèvements, avec ou sans maërl, se rattache à la "communauté à Venus" largement répandue sur l'ensemble de la Manche (RETIERE 1979).

A souligner dans cette liste faunistique une grande quantité d'espèces se nourrissant, en totalité ou pour partie, des matières en suspension dans l'eau : sipuncles, polychètes sédentaires (Terebellidés-Sabellidés) ou mollusques bivalves.

En résumé, l'étude qualitative du peuplement n'apporte pas de modifications majeures aux travaux de RETIERE, si ce n'est un envasement certain des zones sableuses devant le havre de Geffosses, du fait de l'augmentation des installations conchylicoles et de la biodéposition qu'elles entraînent

II.1.4.2. Biomasse

Après détermination, les individus de ces 36 stations sont décalcifiés par passage à l'acide chlorhydrique, et placés à l'étuve à 60 degrés pendant 24 heures.

D'autres valeurs de poids sec obtenues précédemment sur d'autres stations du golfe ont été ajoutées : 17 stations (73-89) provenant du nord de Chausey (BLANCHARD et al 1983) et 2 du secteur Sud Chausey (98 et 101) (BLANCHARD (1982)). Ce sont donc 55 stations qui ont été prises en compte pour l'analyse pondérale. Les résultats de chaque station figurent dans l'annexe II-2.

La moyenne générale pour l'ensemble de ces stations est de 40,53 grammes par mètre carré, ce qui correspond à une région riche de notre littoral.

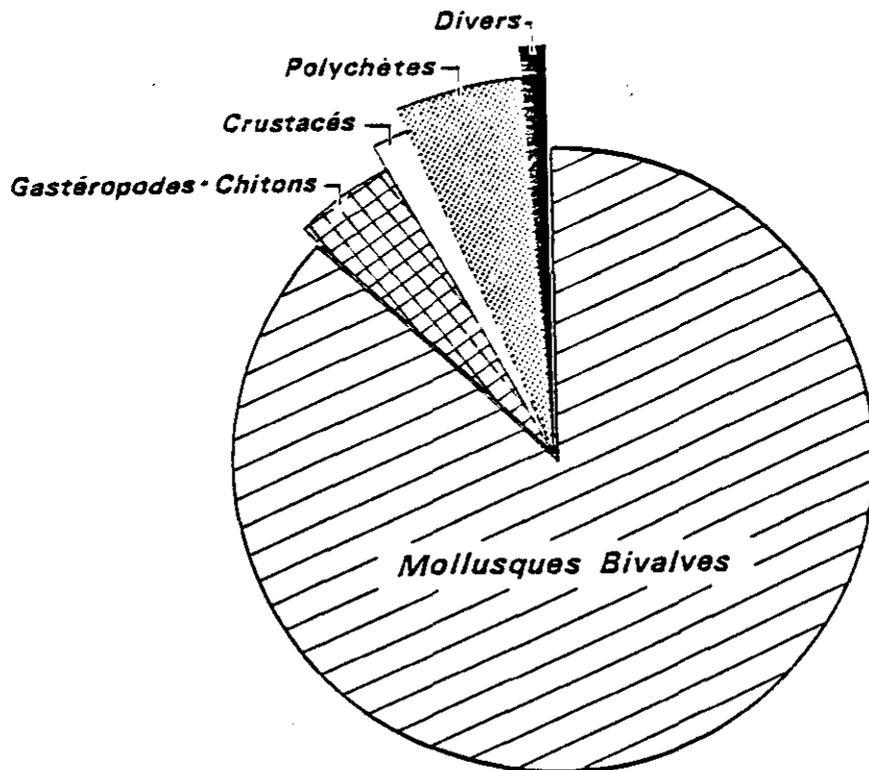


Fig. II.5 :

**IMPORTANCE PONDERALE des MOLLUSQUES BIVALVES
dans le PEUPLEMENT**

II.1.4.3. Importance pondérale des bivalves

Des stations extrêmement riches (235 g/m² st. 44) voisinent avec des stations peu productives (0,3 g/m² st. 45) du fait de la présence ou non de gros bivalves. Ce sont eux en effet qui, par leur densité et leur importance pondérale, font, ou non, la richesse ou non d'une station. Sur les 55 stations dépouillées, les bivalves représentent plus de 87 % de la biomasse présente sur le fond (fig. II- 5).

Dans le tableau II. 2 ci-dessous, les valeurs moyennes de biomasses exprimées en grammes de poids sec décalcifié par mètre carré, obtenues sur les 55 stations analysées, ont été regroupées suivant leur localisation sur la carte des peuplements de RETIERE (1979). A titre de comparaison, les quelques valeurs de biomasse proposées par cet auteur pour chacune des strates sont également reportées.

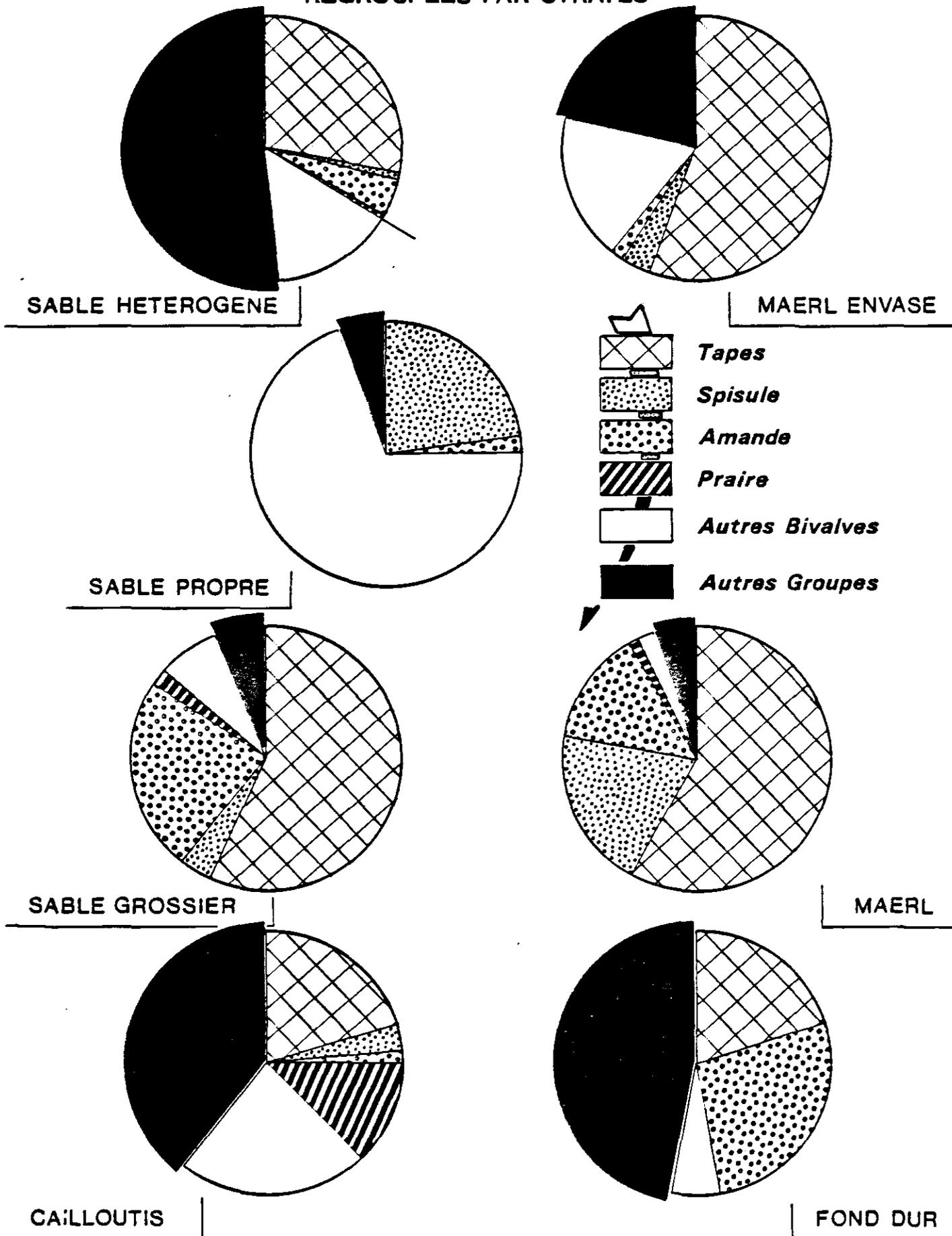
Tableau II-2 : Biomasse moyenne (g/m²) par strate biosédimentaire

Strate	Nombre de stations	Biomasse	Données de RETIERE 1979
Sable hétérogène	9	30,427	6,283 = $\frac{2,678 + 2,657 + 13,515}{3}$
Sable propre	2	3,84	16,703 (présence de 10 g de solénidés)
Maërl envasé	4	32,56	14,858
Sable grossier	22	51,40	18,239 = $\frac{14,132 + 23,242 + 17,242}{3}$
Maërl	13	49,29	23,768
Cailloutis	4	9,49	-
Fonds durs	1	7,24	10,992 = $\frac{9,139 + 12,845}{2}$

Ce tableau appelle 2 remarques :

a) Exception faite de la strate des fonds de cailloutis dont les valeurs sont proches, et celles des sables propres pour lesquels la présence ou non de gros bivalves (solenidés ou mactridés) rend le prélèvement riche ou non, nos valeurs moyennes sont toutes supérieures à celles de RETIERE et parfois très largement. Le nombre d'observations est une des raisons de la variation observée.

Fig. II.7 : BIOMASSE MOYENNE (Poids sec/0.25m²)
DES BIVALVES AU SEIN DU PEUPELEMENT DE 55 STATIONS
REGROUPEES PAR STRATES



b) Nous observons que les valeurs les plus élevées de biomasse se trouvent dans le sable grossier et le maërl. Or ces fonds sont largement répandus dans les eaux côtières du golfe, notamment dans le Cotentin. Cette forte productivité a permis aux populations riveraines de développer des activités de pêche (coquille St Jacques, praire, crustacés ...).

II.1.5. - Biomasse et productivité des peuplements du golfe

II.1.5.1. Biomasse du peuplement

En s'appuyant sur la cartographie de RETIERE, la richesse des peuplements à l'échelle du golfe, en poids de matière sèche décalcifiée, a été estimée.

Strate biosédimentaire	Surface km ²	Biomasse /m ²	Biomasse GNB
1. Sables hétérogènes maërl envasé	678,25	32,56 g	22.080 tonnes
2. Sables propres	154,25	3,84 g	592 "
3. Sables grossiers	1.568,7	51,40	80.630 "
4. Maërl	685,32	49,29	33.770 "
5. Cailloutis	2.514,45	9,49	23.870 "
6. Fonds durs	2.789,17	7,24	20.190 "
Biomasse totale 181.132 tonnes de matière sèche			

Avec plus de 80.000 tonnes de matière sèche, le peuplement des sables grossiers représente presque la moitié de la biomasse totale présente sur les fonds du Golfe Normano-Breton. Les autres peuplements ne représentent que 10 à 20 % de sa richesse pondérale.

Les peuplements des sables fins, limités aux côtes du Cotentin sont sans doute sous estimés ici, et un plus grand nombre de prélèvements quantitatifs aurait sans doute donné des résultats légèrement supérieurs, par prise en compte de gros bivalves : Solénides, Mactridés etc...

II.1.5.2. Productivité

A partir de la biomasse moyenne d'une espèce (ou d'un groupe d'espèce) dans chaque strate biosédimentaire, et son taux annuel de renouvellement P/B, donné dans la littérature ou calculé, nous avons estimé la production annuelle de matière vivante (P), par strate, et pour l'ensemble du golfe (fig. II-6).

FIGURE II-6 - Production biologique annuelle par strate biosédimentaire dans le Golfe Normano-Breton (g. poids sec/0,25 m²)

Especes	P/B	Strates biosédimentaires						Fonds durs
		Sable hétérogène	Sable propre	Maërl envasé	Sable grossier	Maërl	Cailloutis	
<i>Spisula ovalis</i>	0,7 (1)	0,021	0,157	0,284	0,325	1,688	0,056	
<i>S. elliptica</i>	1,652(5)	0,071						0,083
<i>Tapes rhomboides</i>	0,48 (1)	1,022		2,198	3,54	3,442	0,442	0,173
<i>Glycymeris g.</i>	0,20 (1)	0,073	0,004	0,038	0,619	0,343	0,066	0,10
<i>Cardium edule</i>	2,85 (3)			0,097				
<i>Venus verrucosa</i>	0,15 (1)	0,002			0,041	0,022	0,046	
<i>Astarte sp.</i>	0,52 (1)		0,025					
<i>Ensis sp.</i>	0,27 (2)		0,150	0,001	0,069			
<i>Chlamys sp.</i>	1			0,062	0,314		0,02	
<i>Nucula nucleus</i>	0,52 (5)	0,082		5,596	0,121	0,081	0,338	
<i>Venus ovata</i>	1,245(4)	0,017	0,001	0,144	0,306	0,096	0,057	0,049
<i>Dosinia sp.</i>	2,81 (3)		0,169					
<i>Abra abra</i>	1,35 (5)	0,024		0,001				
Autres mollusq.*	0,5					0,03		
<i>Crepidula for.</i>	1,245(4)	2,282		1,25				
Gasteropodes *	1 (4)					1,333		
Polychètes *	0,8 (5)	0,984	0,013	0,282	0,383	0,205	0,310	0,144
Crustacés *	1,23 (5)	0,508	0,042	0,278	0,096	0,155	0,316	
Divers *	1	0,271		0,135	0,053	0,103	0,39	0,34
		5,901	0,561	5,366	5,867	7,498	2,041	0,889

* Les valeurs P/B (§ II.1.5.2.) sont choisies comme valeurs "basses" dans la littérature (*Diastylis* pour les crustacés, et *Nephtys* pour les polychètes), afin de ne pas surestimer P

1. BLANCHARD, CHARDY, BERTHOU (1983)
2. WARWICK, GEORGE et DAVIES 1978,
3. ROBERTSON 1979
4. Calculée d'après ROBERTSON 1979
5. WARWICK et GEORGE 1980

En reprenant les mêmes surfaces des 6 strates précédemment mentionnées, nous obtenons les productions annuelles suivantes :

- Sable hétérogène : 16010 tonnes /an	P/B : 0,725
+ maërl envasé	
- Sable propre : 3106 tonnes	0,584
- Sable grossier : 36810 tonnes	0,457
- Maërl : 20550 tonnes	P/B : 0,609
- Cailloutis : 20530 tonnes	0,860
- Fonds durs : 9918 tonnes	0,491

soient au total 104.164 tonnes de matières sèches annuellement produites sur la zone, c'est à dire un taux de renouvellement moyen P/B : $\frac{104164}{181132} = 0,575$

Cette valeur moyenne pour l'ensemble du golfe est très proche de celle des sables grossier + maërl (P/B : 0,50) et équivalente à un taux de 0,56 calculé par WARWICK et ses collaborateurs pour une "communauté à Venus" dans le canal de Bristol, communauté à laquelle se rattache la majorité des peuplements du Golfe Normano-Breton (RETIERE 1979).

II.1.6. - Ecologie de 4 bivalves

L'importance des densités de bivalves tels, Tapes rhomboïdes (palourde rose) et Glycymeris glycymeris (amande de mer), largement répartis sur l'ensemble du Golfe Normano-Breton a été soulignée précédemment. L'analyse pondérale du peuplement met en valeur deux autres bivalves, moins largement distribués, mais dont l'importance n'est pas négligeable : Spisula ovalis (la spisule) formant 9,3 % de la biomasse sur l'ensemble du golfe, mais presque le quart au niveau des sables fins propres, et Venus verrucosa (la praire) qui représente presque 13 % de la biomasse dans les cailloutis, sur les 55 prélèvements. La présence de ces quatre bivalves majeurs, dans chaque peuplement du golfe, montre leur large répartition, et leur importance dans la biomasse totale de chacun d'eux (fig. II-7). Seuls les sables propres, où l'espèce dominante est la spisule, et les fonds durs, où l'on trouve quelques amandes, sont plus spécifiques.

Si la praire fait l'objet d'une exploitation commerciale et contribue pour une large part à l'activité économique de la région, la palourde rose, la spisule et l'amande, qui ne sont quasiment pas exploitées actuellement, pourraient, du fait de leur large répartition (palourdes) ou de leur fortes densités ponctuelles (spisules et amandes) être prochainement commercialisées (cf. Thème V : Socio-économie).

Dans des travaux récents, nous avons rappelé les caractéristiques biologiques de chacune de ces espèces (BERTHOU, 1983 ; BLANCHARD, 1982 ; BLANCHARD, CHARDY et BERTHOU, 1983 ; BLANCHARD, MORVAN et QUINIOU, 1985). Nous ne rappellerons ici que les principaux paramètres du milieu pouvant expliquer leur répartition, leur densité et leur diversité morphologique.

Pour ce faire, et n'ayant pas nous-mêmes réalisé suffisamment de mesures granulométriques, nous avons demandé et obtenu l'autorisation de C. RETIERE d'accéder aux données contenues dans son fichier informatisé déposé à l'IFREMER. Nous avons pu ainsi mettre en relation divers paramètres du milieu avec les densités de chacune des 4 espèces ci-dessus.

II.1.6.1. Exploitation des données de C. RETIERE

L'analyse des stations réalisées dans le Golfe Normano-Breton par Christian RETIERE et Louis CABIOCH (RETIERE 1979) nous a conduit à en étudier 570, contenues dans les limites de la figure II-3, c'est-à-dire les stations N1 à N 172, N 301 à N371 et G 1 à G 324.

Les paramètres enregistrés par RETIERE dans son fichier pour chacune des stations, outre les densités de chacune des espèces, sont la vitesse du courant de surface, la profondeur, le taux de calcaire du sédiment et sa granulométrie en 10 classes de taille.

* Taux de calcaire

Pour l'ensemble des prélèvements, les taux de calcaire s'échelonnent de 20 à 100 %, ces dernières valeurs correspondant aux bancs de maerl pur. On remarque que la praire est indifférente au taux de calcaire, tandis que spicule et amande montrent un préférendum pour des taux de 50 à 60 %. Par contre, la palourde présente une affinité certaine avec un sédiment calcaire. Les stations de maerl lui sont effectivement les plus favorables.

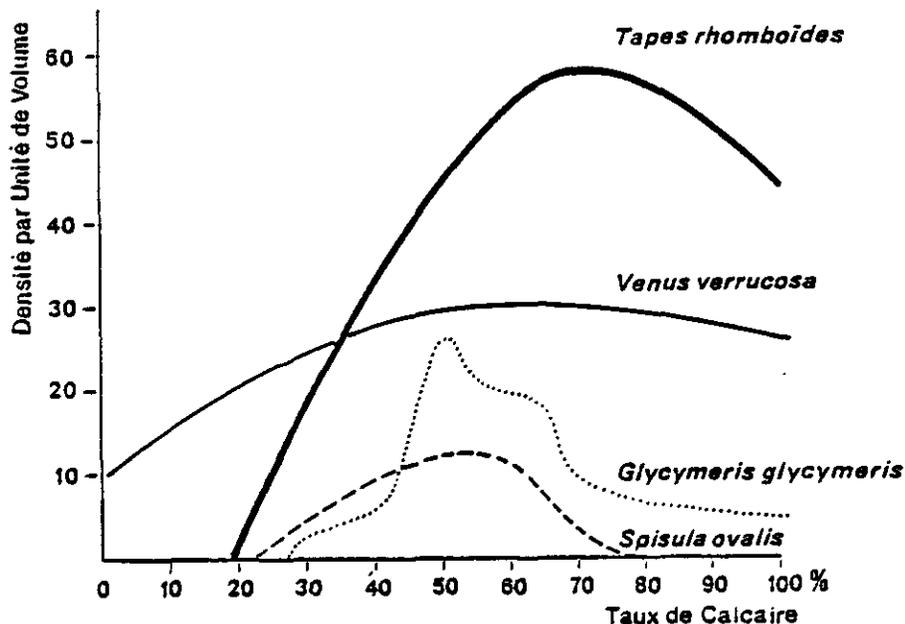


Fig. II-8 : relation densité de bivalves/taux de calcaire

* Courantologie

Les espèces se répartissent dans des zones où le courant mesuré en surface est de 0 à 4 noeuds, avec des densités maxima dans les zones où il est de 2 à 2,5 noeuds. On constate que le spectre de vitesse est plus étroit pour la spisule que pour les 3 autres espèces (1,5 à 3 noeuds). Ce maximum est en contradiction avec les remarques faites habituellement sur la répartition de Spisula ovalis vivant sur des dunes hydrauliques où règne un fort hydrodynamisme (GLEMAREC 1969).

* Profondeur

Toutes les espèces sont présentes jusqu'aux profondeurs maxima de la zone (60 m), sauf la spisule qui ne se trouve que jusqu'à - 35 mètres (fig. II-9).

Toutes stations confondues, la palourde et l'amande présentent un maximum de densité pour des profondeurs de 25 à 30 mètres, et de l'ordre de 18 mètres pour la praire, dont la répartition serait donc un peu plus limitée en profondeur.

On observe que la répartition de la spisule est maximale entre 5 et 10 mètres, c'est-à-dire que, dans le golfe elle se situe essentiellement dans une étroite bande côtière, et le plus souvent sur des dunes hydrauliques.

* Taux de pélites

La densité des bivalves étudiés est maximale pour un minimum de taux de pélites et sédiments fins inférieurs à 200 μm et ce pour les 4 espèces. Plus le taux de pélites augmente, plus la densité est faible (figure II-10).

Le minimum de densité est atteint pour un taux de 9 % de pélites pour les 4 bivalves, mais un petit pourcentage d'individus est noté pour des taux supérieurs : 14 pour les amandes, 15 pour la praire, 20 pour la spisule. Par contre, on rencontre des palourdes dans des sédiments ayant 60 % de pélites, c'est à dire des vases sableuses. Elles ont alors une couleur noirâtre et une croissance ralentie.

* Analyse de la répartition en fonction de la granulométrie

Sur les 570 stations circonscrites dans la zone du golfe, nous avons réalisé une analyse de corrélations variables sur les stations où les espèces sont présentes, avec les stations en observations, les classes de granulométrie en variables et les effectifs de chaque espèce en variables témoins.

Fig. II.9 :

REPARTITION BATHYMETRIQUE DE 4 ESPECES DE BIVALVES

d'après RETIERE 1979

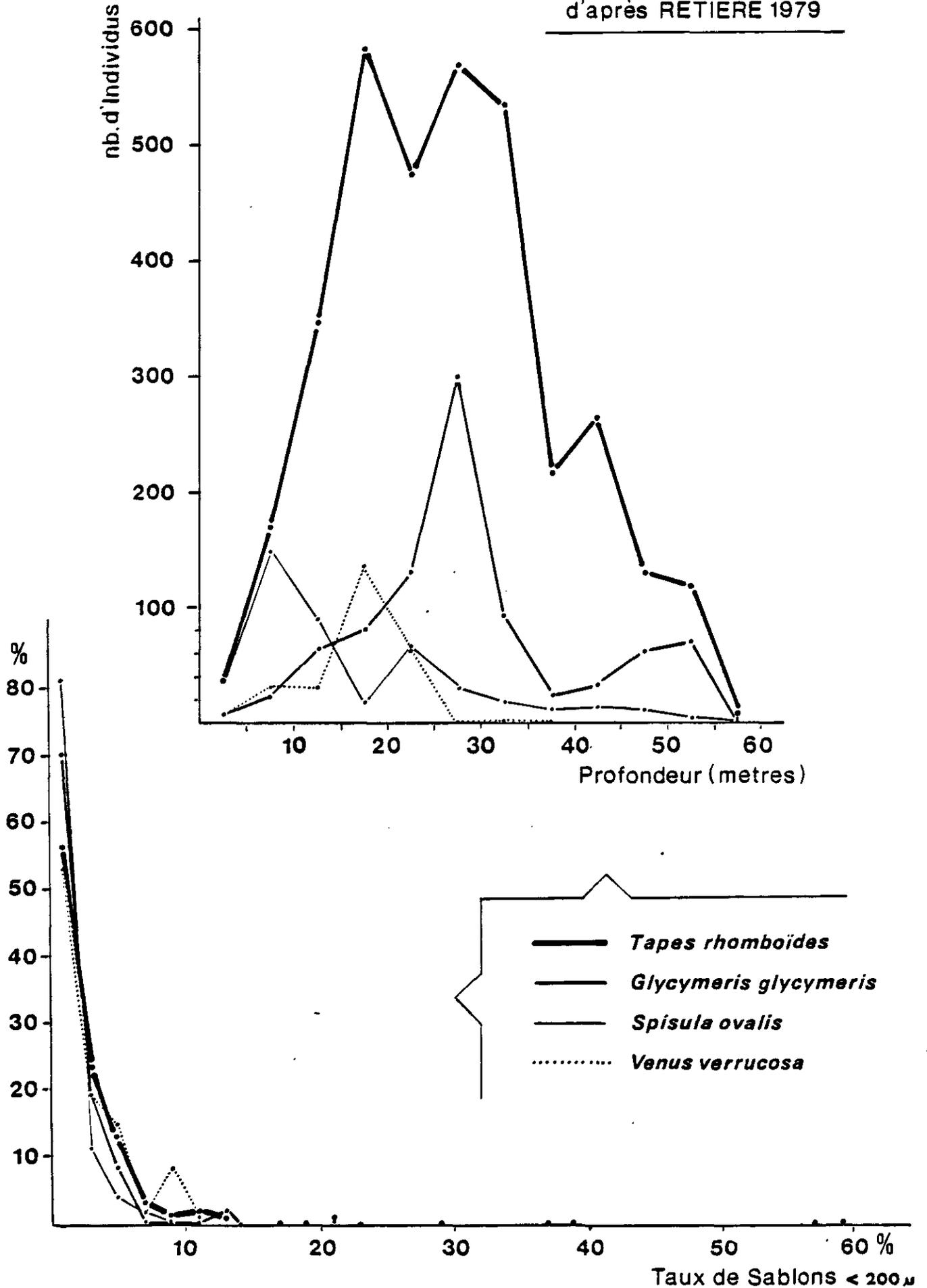


Fig. II.10 : DENSITE RELATIVE SELON LE TAUX DE SABLONS

Huit classes de granulométrie sont retenues, selon la maille du tamis :

1. galets > 2 cm
2. gros graviers 1-2 cm
3. graviers moyens 5-10 mm
4. petits graviers 2-5 mm
5. sables grossiers 1-2 mm
6. sables moyens 0,5-1 mm
7. sables fins 0,2-0,5 mm
8. sablons-pélites < 0,2 mm

Les densités sont analysées après transformation log. x + 1. Les résultats pour chaque espèce sont reportés sur la figure II-11.

Spisula ovalis : Pour 40 observations, les axes I et II extraient 72 % de la variance. L'axe I isole 2 stations de fond dur, l'axe II sépare les sables fins vers le pôle négatif et le sédiment grossier vers le pôle positif. Les densités sont maxima dans les sables fins.

Glycymeris glycymeris : 149 observations. Les axes I et II extraient 74 % de la variance totale. Une seule station est présente à l'extrémité de l'axe I (roche) ; le reste des stations est regroupé au centre de la figure, l'axe II séparant les sables fins de la baie de St Briec (pôle négatif) des sables grossiers (pôle positif). Les densités les plus importantes sont dans le secteur des sédiments grossiers (classe 3).

Venus verrucosa : Pour 115 observations, 78 % de la variance est extraite. Les stations sont également très regroupées, sauf 2 dans les fonds durs à l'extrémité de l'axe I et un ensemble de stations de la baie de St Briec correspondant à des sédiments fins hétérogènes. Les densités importantes sont situées au centre des axes, et donc non corrélées à la granulométrie.

Tapes rhomboïdes : 257 observations, et une variance extraite à 70 %. Les fonds durs sont bien représentés, mais les densités y sont faibles, de même que dans les sables fins de la baie de St Briec et du Cotentin, dont l'entité est bien mise en valeur. La majorité des stations figure dans le quart supérieur gauche de la figure, dans les strates de sable grossier et maérl, et les densités maxima se trouvent dans ces sables de granulométrie 0,2-0,5 mm (classe 4).

Trois conclusions d'imposent à cette analyse multivariée :

- la répartition sédimentaire n'est pas stricte pour chaque espèce, chacune d'entre elle étant largement distribuée ;

- Spisula ovalis mise à part, la majorité des stations sont dans les sables grossiers, de 2 à 10 mm (classe 3 et 4) ;

- c'est dans ces stations de sables grossiers que les densités sont les plus fortes.

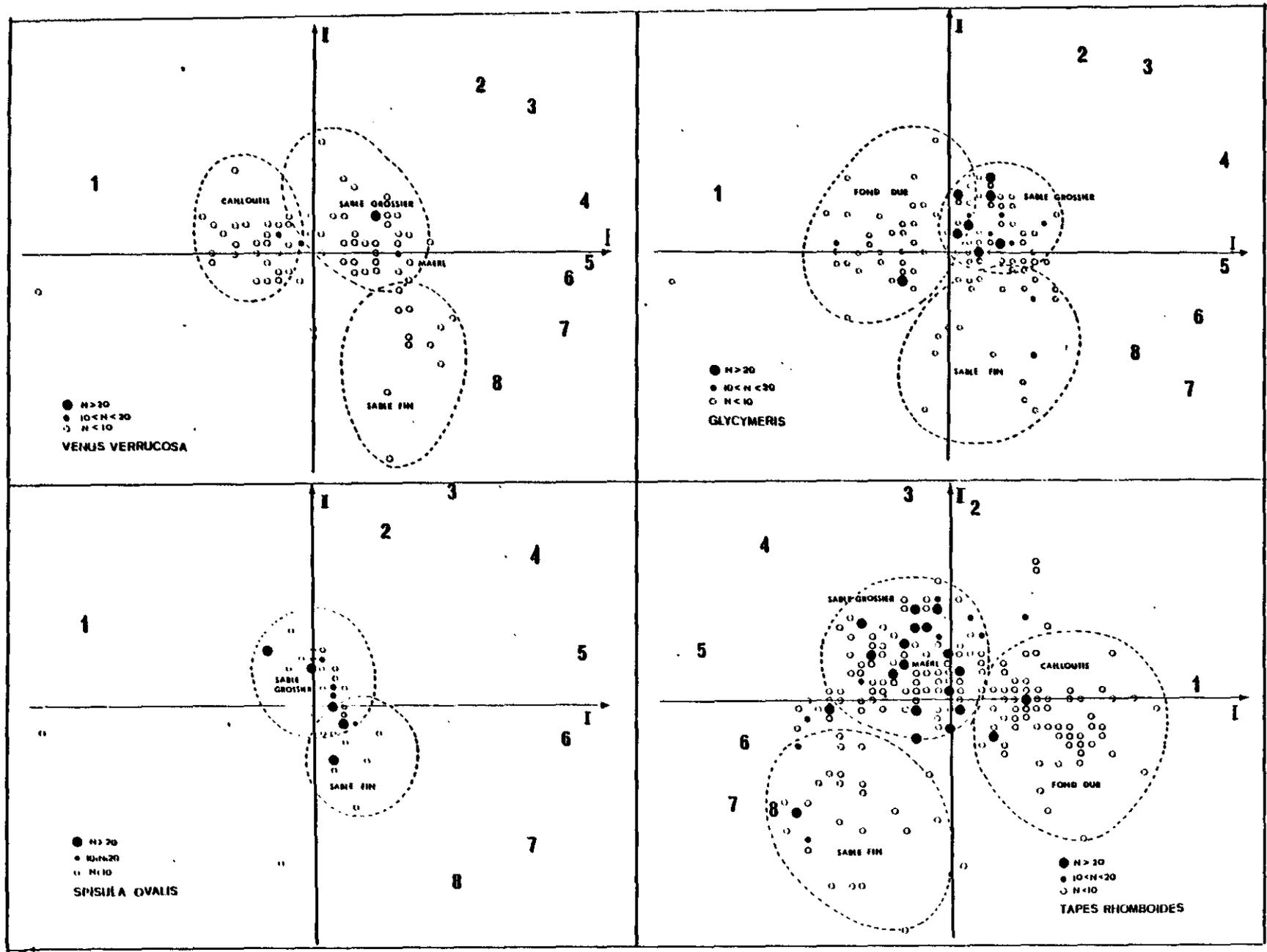


Fig. II.11 Répartition des prélèvements dans le plan I-II de l'analyse d'inertie

II.1.6.2. Cartes de répartition

La figure II-12 synthétise les observations faites par RETIERE en 1975 et 1976 sur la répartition des 4 bivalves (en nombre d'individus par 30 l de sédiment obtenus par dragage) :

- Spisula ovalis. Exclusivement limitée à la côte du Cotentin, et à l'intérieur de l'isobathe 20 mètres, comme vu précédemment, elle possède des zones de concentration maximum sur les dunes de sables de la Cateue ainsi que près des Ecrehous dans une zone de sables grossiers.

- Tapes rhomboïdes. Présente sur l'ensemble du golfe, à l'exclusion de la bande côtière bretonne, elle figure avec des densités maxima dans 4 zones : le passage de la Déroute à l'ouest de Chausey dans des sables grossiers à Lithothamnium corallioides, près des Ecrehous, à l'ouest de Jersey, et au large de la Baie de St Briec, dans des strates de sables grossiers à Venus fasciata

- Glycymeris glycymeris est présente sur tout le golfe, exception faite d'un secteur situé entre Cancale et Chausey, et d'une zone de sédiment grossier au sud des Minquiers. Elle est rare vers le large. Les zones de concentration maximale sont les mêmes substrats de sable grossier que pour la palourde (Ouest Jersey et Baie de St Briec), un secteur au large du Cap Frehel et le passage de la Déroute, tous deux fonds de maërl.

- Venus verrucosa. Les résultats obtenus sur cette espèce, montrent une répartition inégale, importante près du Cotentin, rare au large des Minquiers, malgré un secteur dense sous le plateau des Roches-Douvres. Des fortes densités sont relevées sur le "vieux banc" au large de St Malo, dans une zone de maërl ; une autre station de densités importantes figure près des Caux des Minquiers.

Spisule mise à part, ces bivalves ont donc des répartitions assez larges dans le golfe, mais les zones de densités maxima correspondent aux peuplements de sable grossier et de maërl. Ce *preferendum* sédimentaire une nouvelle fois démontré, correspond à nos propres observations sur ces mêmes stations. Il ne semble donc pas y avoir de variation majeure dans la composition des peuplements depuis les premières observations de RETIERE il y a dix ans.

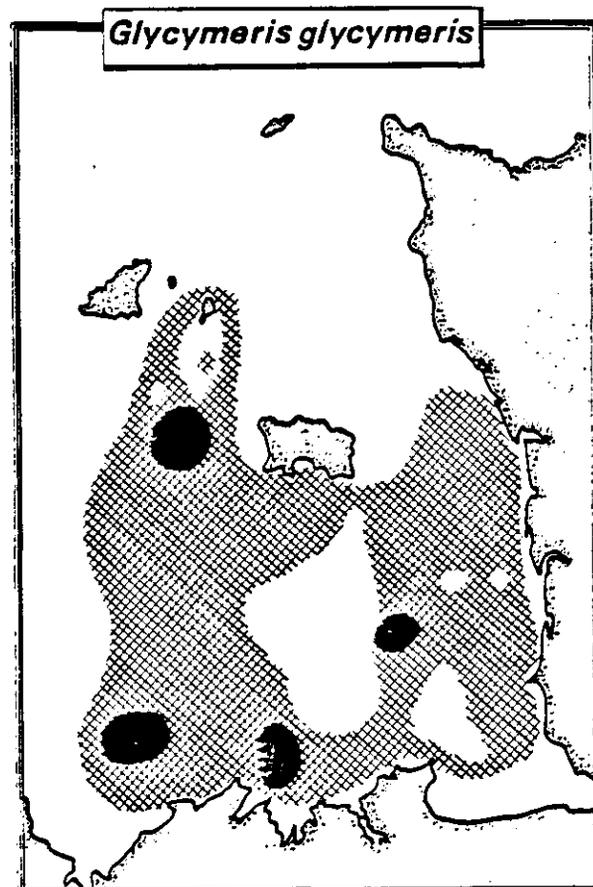
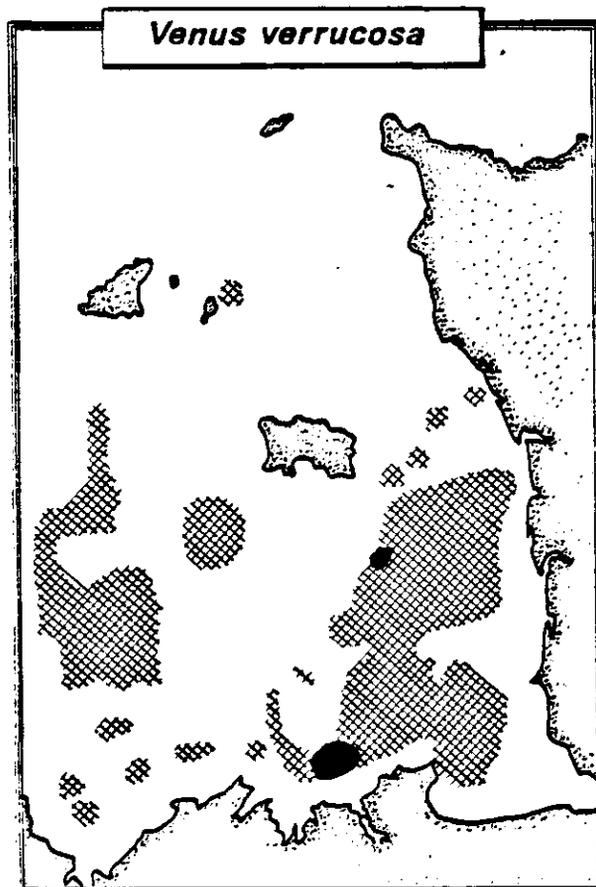
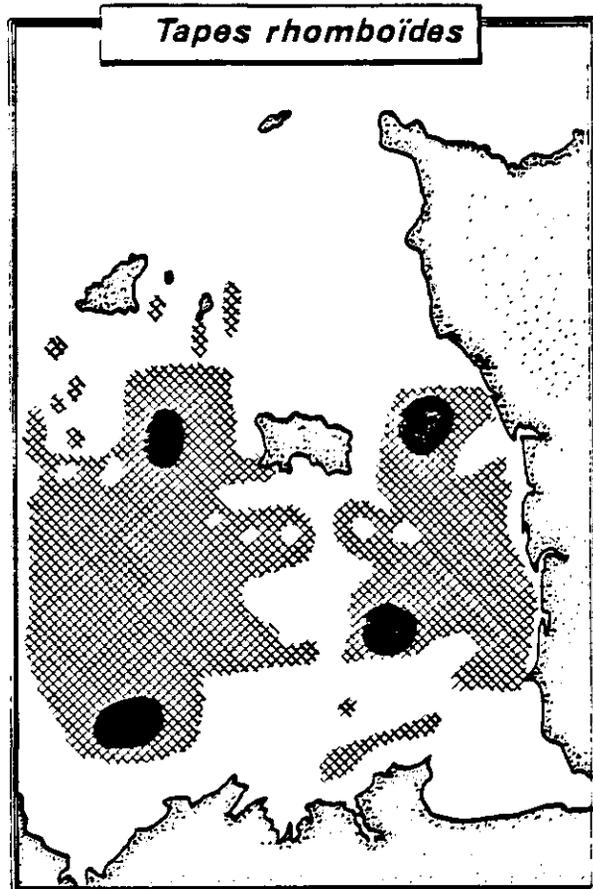
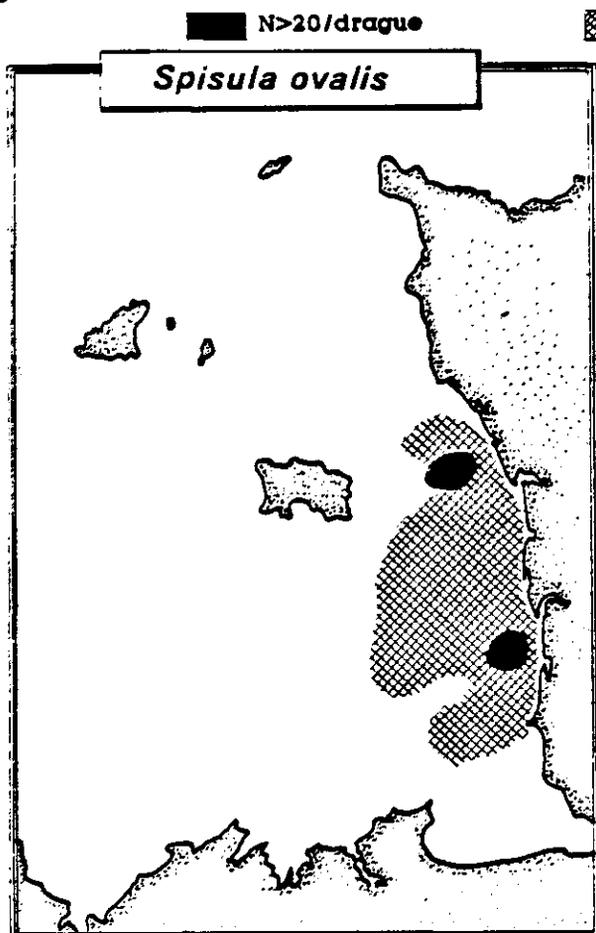
La raréfaction de ces 4 espèces dans les sédiments hétérogènes envasés s'explique par plusieurs raisons :

- impossibilité pour la larve de se maintenir dans une couche de matière en suspension mobile : pas d'implantation de larves ;
- asphyxie des adultes par colmatage des branchies ;
- Accumulation détritique et mauvaise qualité des apports nutritifs.

Les individus qui sont présents dans ces secteurs montrent donc des anomalies physiologiques et morphologiques et un taux de croissance parfois très réduit.

Fig. II.12 : REPARTITION ET CONCENTRATION DE 4 BIVALVES

d'après Retière 1979



II.1.6.3. Rappel des caractéristiques biologiques

Dans le tableau II-3 ci-après, sont reportées quelques caractéristiques biologiques de chacune des quatre espèces mentionnées. Il faut souligner que, malgré leur large répartition dans le golfe et sur les côtes de France, ces espèces ont été très peu étudiées jusqu'à ces dernières années.

Tableau II-3 :Caractéristiques biologiques majeures de 4 bivalves
(BLANCHARD, CHARDY et BERTHOU 1983)

	<u>Tapes</u> <u>rhomboides</u>	<u>Glycymeris</u> <u>glycymeris</u>	<u>Venus</u> <u>verrucosa</u>	<u>Spisula</u> <u>ovalis</u>
Durée de vie max	12 ans	25 ans	25 ans	10 ans
Paramètre de croissance				
L _{oo}	42 mm	56,2	57,14	33,6
K	0,67	0,118	0,19	0,70
Productivité P/B	0,44	0,20	0,15	0,77
Mortalité naturelle	0,48	0,20	0,10	0,75

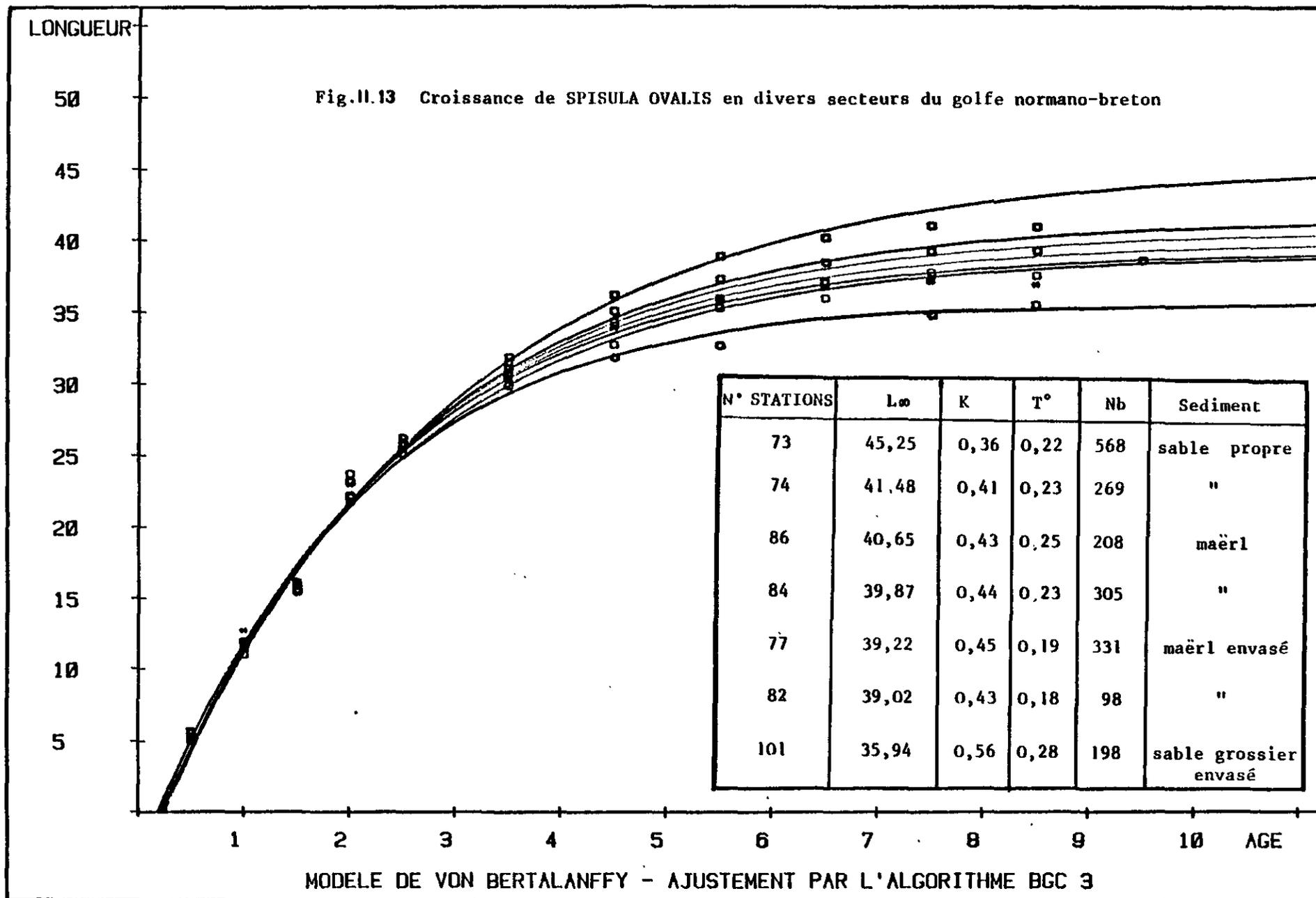
Relation W tot/L :

<u>Tapes rhomboides</u>	$W = L^{3.36} \cdot e^{-4.36}$
<u>Glycymeris glycymeris</u>	$W = H^{2.87} \cdot e^{-3.25}$
<u>Venus verrucosa</u>	$W = L^{3.26} \cdot e^{-8.84}$
<u>Spisula ovalis</u>	$W = L^{3.32} \cdot e^{-4.11}$

II.1.6.4. Variation de croissance des bivalves

Une étude détaillée de la croissance a été entreprise spécialement sur la spisule et la palourde afin de mettre en relation la nature du sédiment et les variations de croissance observées sur plusieurs sites de nature différente.

a) Spisula ovalis. 2.000 individus provenant de différents secteurs de la côte normande sont mesurés et "âgés" par lecture des stries. Les résultats sont reportés sur la figure II-13. Nous observons que la croissance est maximale pour un sédiment fin et propre. La station 73 se trouve sur le banc de la Catheue, la station 74 sur sa bordure. Les stations 84 et 86 sont situées à proximité l'une de l'autre sur le banc de maërl au nord de Chausey. Les stations 77 et 82 sont dans le maërl envasé, l'une sur la chaussée des Bœufs, l'autre au nord de Chausey. La station 101, où la croissance est la plus faible, est située en fond de baie sur du sédiment grossier envasé.



Les dunes hydrauliques de sable fin et propre sont donc les secteurs de meilleure croissance. Ils sont situés près de la côte du Cotentin et d'une étendue relativement limitée. On remarquera que les secteurs de meilleure croissance ne sont pas forcément les secteurs de densités maxima.

b) Tapes rhomboides

La palourde est omniprésente dans le golfe et sur tous les types de substrat, sauf peut-être les sables fins propres et les fonds durs.

Nous avons "agé" et mesuré plus de 2.300 individus provenant de milieux sédimentaires différents, récoltés sur l'ensemble du secteur prospecté. On note (fig. 14) que les longueurs s'échelonnent de 37 à 45 mm, suivant les substrats ; les plus faibles correspondant à des sables envasés littoraux, et les plus fortes à des sables grossiers, quels que soient le secteur et la profondeur. Le maërl est apparemment le milieu le plus favorable à la croissance de la palourde.

Nous avons porté, sur le tableau, les valeurs de la profondeur d'eau au lieu de prélèvement, afin de montrer que la relation allongement/profondeur n'est pas toujours vérifiée, même si elle est fréquente. Le nombre d'observation correspond au nombre d'individus mesurés ; de même que pour Spisula ovalis.

c) Venus verrucosa

La faible densité de praires dans nos prélèvements ne nous permet pas d'effectuer des mesures comparatives de croissance, mais les travaux réalisés par DJABALI et YAHIAOUI (1978) montrent que la hauteur infinie varie, selon que la composante en pélites dans le sédiment est importante ou non, et ces variations peuvent atteindre plus d'un centimètre.

Localisation	Type de substrat	Hoo théorique
Banc de la Fille	heterogene envase	48,19 mm
Arconies	grossier envasé + maërl	48,72
Caux des Minquiers	grossier envasé + maërl	52,62
Chausey	grossier + bloc + maërl mort	54,37
Basse le Marie	grossier + maërl	56,51
La Cathéue	grossier coquillier + maërl mort	60,63
Videcoq	- id -	64,15

Ces auteurs soulignent que pour cette espèce également, la croissance est identique jusqu'à l'âge de 2,5 ans et s'individualise ensuite, selon les bancs. Il semble que la variabilité individuelle à l'intérieur d'un même banc soit également importante (BERTHOU 1983).

Type de sédiment	Seccaur	Profondeur	Nb. observation	Σ inf.	\bar{x}
Sable hétérogène	1	5m	114	37,496	37,35
	2	10	325	38,216	
Sable grossier	3	25	51	38,97	41,30
	4	15	85	41,147	
	5	15	1068	42,05	
	6	30	33	42,547	
	7	17	54	42,916	
	8	15	74	43,187	
Maerl envasé	9	10	124	41,28	42,27
	10	10	103	43,27	
Maerl pur	11	10	120	42,45	43,57
	12	10	47	43,929	
	13	15	42	44,33	

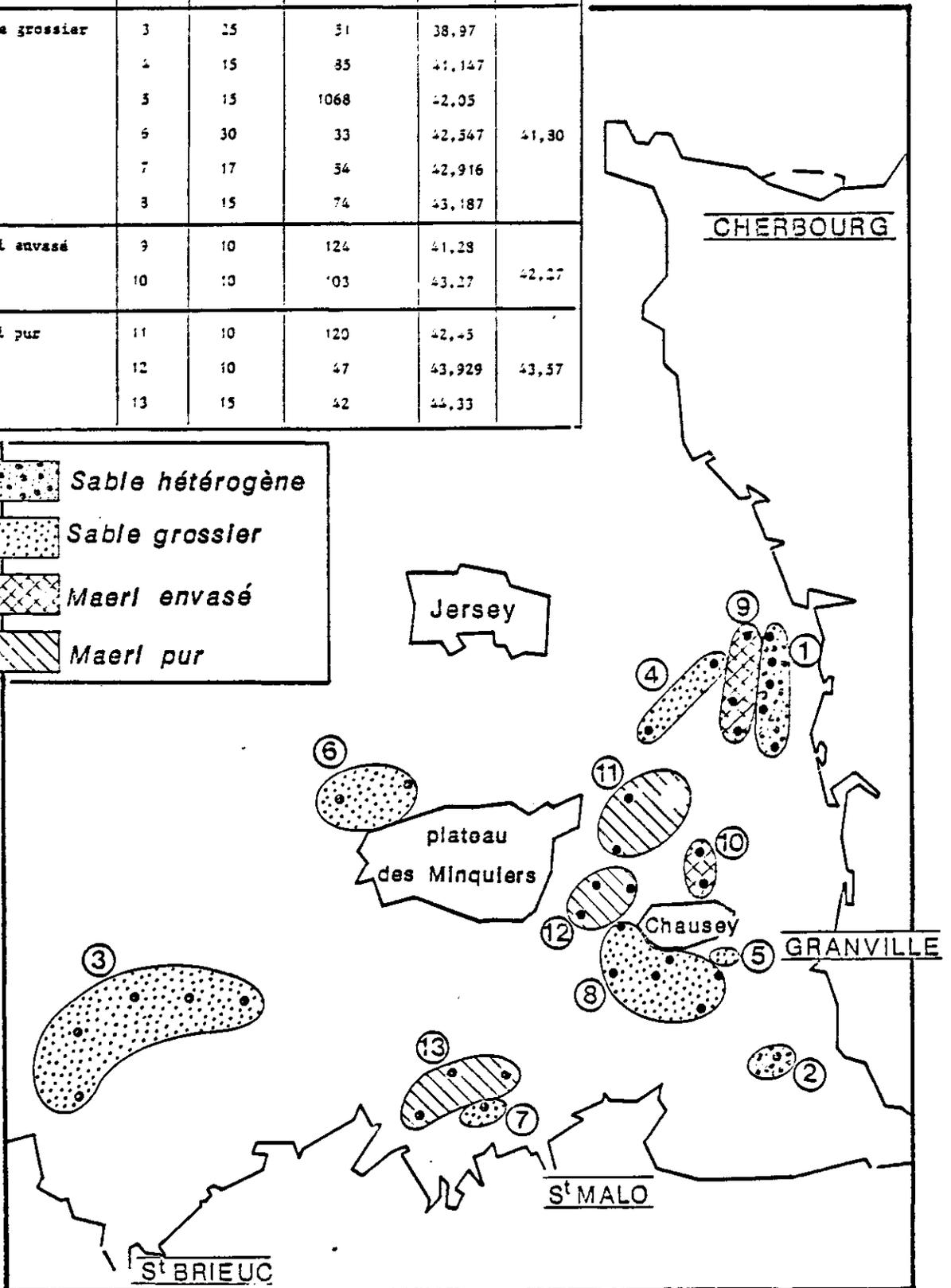
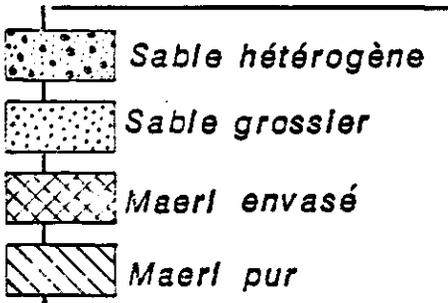


Fig. II.14 Stations d'étude de la croissance de TAPES RHOMBOIDES, et valeurs de la longueur infinie suivant la nature des sédiments

d) Glycymeris glycymeris

Nous n'avons trouvé que très peu d'individus vivant en milieu hétérogène ou envasé, la majorité des amandes provenant de sédiment grossier et de cailloutis. La comparaison de la croissance dans ces strates n'a donc pas été abordée. La hauteur infinie théorique proposée pour *Glycymeris* étant de 56,25 mm (BLANCHARD, CHARDY et BERTHOU, 1983).

Il ne semble pas qu'il y ait de variations majeures entre les individus récoltés en grand nombre dans les sables fins propres et les individus provenant de sédiment grossier.

II.1.7. - Estimation de la biomasse des 4 bivalves majeurs

Une première évaluation globale à l'échelle du Golfe Normano-Breton a été proposée dans le rapport préliminaire de ce contrat (thème III - Benthos subtidal) à partir des résultats obtenus sur 132 stations réalisées en 1984. Cette évaluation a été affinée en 1985 dans les secteurs Sud et Est du golfe, où l'abondance des bivalves en fait des zones très prometteuses en terme d'exploitation.

II.1.7.1. - Echantillonnage

A) Stratification de la zone d'étude

Une procédure d'échantillonnage stratifié a été adoptée. Parce qu'il intègre dans sa définition les caractères édaphiques et le peuplement associé, le faciès biosédimentaire est l'un des meilleurs critères de stratification possible pour un échantillonnage d'espèces appartenant à la macrofaune benthique. Aussi, à partir de l'étude des peuplements benthiques de RETIERE (1979), 6 strates ont été retenues :

1. La strate des "sables hétérogènes", faciès A à E,
2. la strate des "sables propres", faciès F et G,
3. la strate des "sables grossiers", faciès H et I,
4. la strate des "fonds de maërl", faciès J et K,
5. la strate des "cailloutis", faciès L et M,
6. la strate des "fonds durs", faciès N et O.

B) Unité d'échantillonnage

L'unité d'échantillonnage choisie est la surface de 0.25 m² récoltée sur une profondeur d'environ 20 cm par la benne Hamon, engin de prélèvement quantitatif classiquement utilisé en écologie benthique.

Le contenu de la benne est trié sur tamis de 5 mm de maille carrée et les 4 bivalves étudiés mesurés à bord. Les poids individuels sont ensuite estimés à l'aide des relations taille-poids.

C) Caractéristiques des échantillons

Le nombre d'unités d'échantillonnage tiré au hasard par strate a été déterminé en fonction de l'importance spatiale de la

Tableau II-4 : Caractéristiques de l'échantillonnage

4A - Total Golfe Normano-Breton - 1984

Strates	Surface km ²	Poids (wh)	Unites échantillonnées nh
1 sable hétérogène ABCDE	678,25	0,08	23
2 sable propre FG	154,25	0,02	9
3 sable grossier HI	1.568,70	0,19	41
4 maërl JK	685,32	0,08	24
5 cailloutis LM	2.514,45	0,30	17
6 fonds durs NO	2.789,19	0,33	18
Total	8.390,16	1	132
Nombre d'unités d'échantillonnage $N = 4 \times 8.390,16 \times 10^6$			

4B - Secteur Sud Golfe - 1985

Strates	Surface km ²	Poids (wh)	Unites échantillonnées nh
1 sable hétérogène ABCDE	275,85	0,11	15
2 sable propre FG	0	0	0
3 sable grossier HI	674,89	0,29	46
4 maërl JK	214,64	0,09	19
5 cailloutis LM	635,14	0,26	14
6 fonds durs NO	612,85	0,25	11
Total	2.413,37	1	105
Nombre d'unités d'échantillonnage $N = 4 \times 2.413,37 \times 10^6$			

4C - Secteur Est-Golfe - 1985

Strates	Surface km ²	Poids (wh)	Unites échantillonnées nh
1 sable hétérogène ABCDE	276,36	0,26	57
2 sable propre FG	146,32	0,13	38
3 sable grossier HI	338,93	0,31	57
4 maërl JK	256,59	0,27	46
5 cailloutis LM	36,80	0,03	7
6 fonds durs NO	0	0	0
Total	1.095	1	205
Nombre d'unités d'échantillonnage $N = 1.095 \times 4 \times 10^6$			

strate et de l'abondance observée lors d'une étude pilote menée en 1982 dans le Nord des Iles Chausey (BLANCHARD, CHARDY et BERTHOU, 1983).

La théorie des variables régionalisées montre que, pour un échantillon de même taille, l'échantillonnage systématique fournit un meilleur estimateur qu'un échantillonnage aléatoire. Cette démarche a été adoptée pour le calcul des biomasses de bivalves de l'ouest Cotentin en 1985 (Tableau II-4). Pour une meilleure définition de la variance, il sera nécessaire d'utiliser des méthodes géostatistiques, en cours d'implantation à IFREMER. Dans l'immédiat, une valeur approchée (et sans doute surestimée) de la variance est proposée en considérant l'échantillon réalisé de type aléatoire.

D) Expression des résultats et définition des estimateurs :

Les variables étudiées sont la densité et la biomasse en poids vif et sec exprimées, respectivement, en effectif et en gramme par une unité d'échantillonnage de 0.25 m².

Les estimations des effectifs et de la biomasse au niveau de la zone d'étude sont exprimées en millions d'individus et en milliers de tonnes.

La moyenne \bar{y}_h et la variance s_{2h} des variables sont calculées au niveau de chaque strate.

Au niveau de la population la moyenne par unité d'échantillonnage \bar{y} , le total \hat{Y} et leur variance $s_{2\bar{y}}$ et $s_{2\hat{Y}}$ sont estimées par :

$$\bar{y} = \sum w_h \cdot \bar{y}_h \quad \text{et} \quad \hat{Y} = N \cdot \bar{y}$$

$$s_{2\bar{y}} = \sum w_h^2 \cdot s_{2y_h} \quad \text{et} \quad s_{2\hat{Y}} = N^2 \cdot s_{2\bar{y}}$$

avec N = nombre d'unités d'échantillonnage dans la zone étudiée.

Ces résultats sont accompagnés d'une mesure de précision bornée par les limites de leurs intervalles de confiance définis, au seuil de risque de 5 %, comme suit :

$$\text{Pr} (\bar{y} - t \cdot 0,975 \cdot s_{\bar{y}} < \bar{y} < \bar{y} + t \cdot 0,975 \cdot s_{\bar{y}}) = 0.95$$

$$\text{Pr} (\hat{Y} - t \cdot 0,975 \cdot s_{\hat{Y}} < \hat{Y} < \hat{Y} + t \cdot 0,975 \cdot s_{\hat{Y}}) = 0.95$$

t = t de Student défini pour un seuil de risque donné et le nombre de degrés de liberté.

$$\text{n.d.l.} = \frac{\sum_{h=1}^6 (g_h \cdot s_h^2)^2}{\sum_{h=1}^6 (g_h^2 \cdot s_h^4 / (n_h - 1))}$$

Tableau II-5 - Evaluation de bivalves dans le golfe normano-breton
en poids frais total

5A Total Golfe (données de 1982 à 1984) - 8.390 km²

	amande	palourde rose	praire	spisule	total
Biomasse g/m2	74,2	141,6	14,0	24,4	251,2
Biomasse totale (milliers de tonnes)	± 598 ± 278	± 1.119 ± 297	± 117 ± 55	± 203 ± 53	± 2.108 ± 534

5B Sud Golfe 1985 - 2.414 km²

	amande	palourde rose	praire	spisule	total
Biomasse g/m2	130,8	197,3	14,6	12,5	355,3
Biomasse totale (milliers de tonnes)	± 316 ± 143	± 476 ± 135	± 35 ± 38	± 30 ± 52	± 857 ± 246

5C Est Golfe 1985 - 1095 km²

	amande	palourde rose	praire	spisule	total
Biomasse g/m2	54,4	255,4	13,8	103,3	427,1
Biomasse totale (milliers de tonnes)	± 60 ± 16	± 280 ± 68	± 15 ± 7	± 113 ± 22	± 468 ± 82

$$\text{avec } gh = \frac{Nh (Nh - nh)}{nh}$$

Nh : nombre d'unités d'échantillonnage dans la strate h

nh : nombre d'unités d'échantillonnage prélevé dans la strate h.

II.1.7.2. Résultats

Les données obtenues par unité d'échantillonnage sont présentées en annexe 3.

A) Evaluation globale à l'échelle du golfe

L'évaluation réalisée en 1984 porte sur l'ensemble du golfe, de Paimpol à Carteret, soit une surface de 8.390 km².

La biomasse globale de bivalves s'élève à 2,1 ± 0,53 millions de tonnes (tableau II-5). La palourde rose domine très largement avec 1,1 ± 0,3 millions de tonnes, soit 53 % de la biomasse totale. L'amande de mer est estimée à 0,6 ± 0,28 million de tonnes et représente plus de 28 % de la biomasse totale. La biomasse de spisules représente moins de 10 % du total avec 200.000 ± 53.000 tonnes tandis que la contribution de la praire atteint 5,5 % soit 117.000 ± 55.000 tonnes.

L'analyse de la répartition des populations de bivalves par strate (tableaux 4-5-6 en annexe) souligne que l'essentiel de la biomasse (79 %) est concentré dans les peuplements de sables grossiers et de maërl (27 % de l'aire étudiée) bien représentés dans le Sud et l'Est du golfe.

B) Evaluations complémentaires dans le Sud et l'Est du golfe

Les compléments d'évaluation menés en 1985 ont été limités à ces secteurs (cf. carte) dans la perspective d'une exploitation de ces ressources par les flotilles côtières du golfe.

La biomasse globale des bivalves est estimée à 1,3 million de tonnes, sur l'ensemble des deux zones étudiées soit 3.500 km² (tableau 5B et 5C). Partout la palourde rose domine très largement (56 % de la biomasse totale dans le Sud et 60 % dans l'Est du golfe). En revanche, l'abondance des amandes de mer est plus importante dans le sud du golfe en particulier en baie de St Briec. Inversement, la spisule est beaucoup mieux représentée dans l'Est du golfe à la faveur d'une plus faible bathymétrie et de l'existence de sables dunaires.

L'importance de la praire est comparable dans les deux zones d'étude et se situe à un niveau très réduit, entre 3 et 4 % de la biomasse globale, en raison d'une succession de faibles recrutements depuis 1979 (BERTHOU, 1983).

L'évaluation globale fait apparaître une abondance plus forte dans l'Est du golfe. Cela tient essentiellement au fait que,

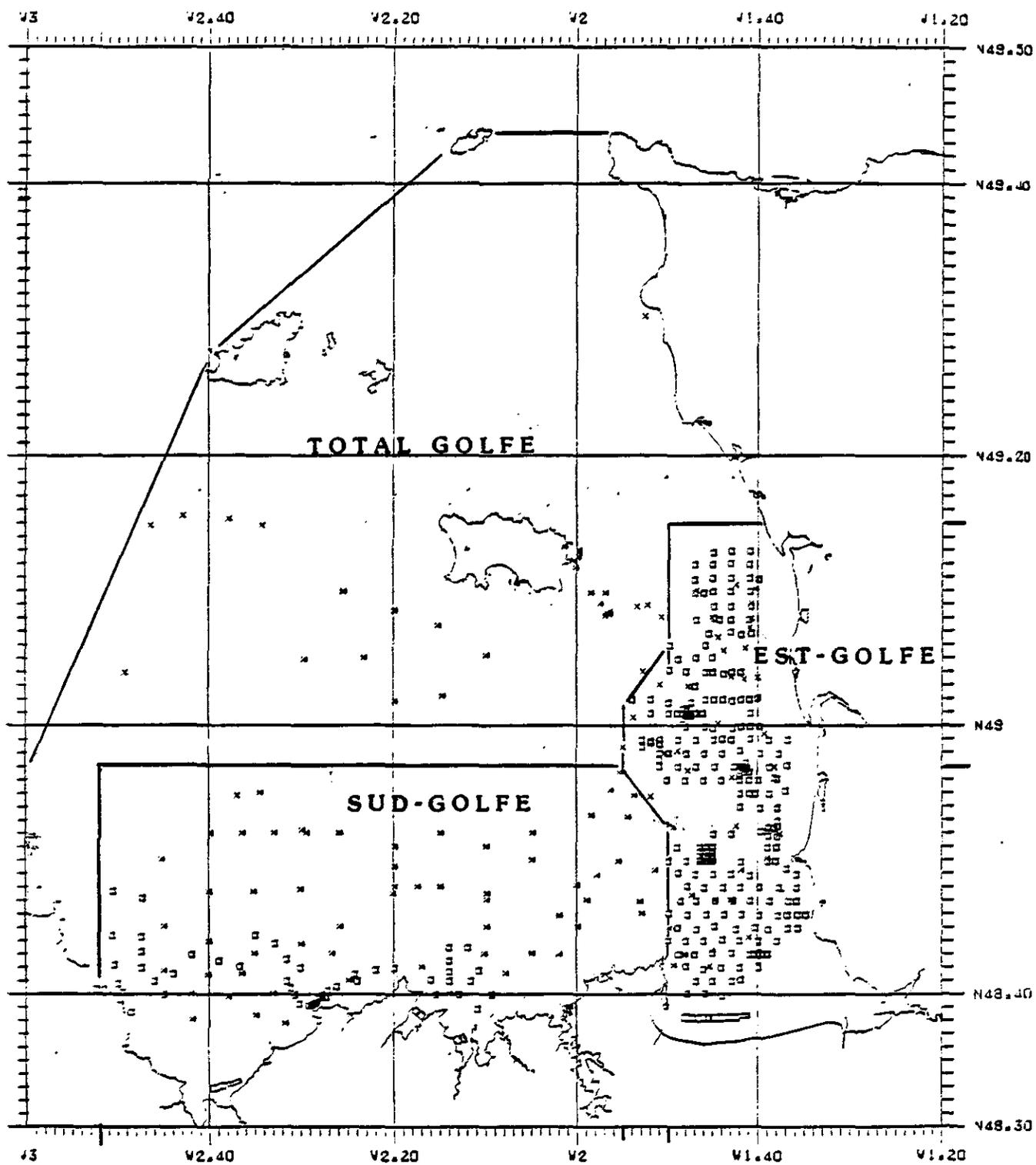


FIG. II.15 : LOCALISATION DES SECTEURS ANALYSES POUR L'ESTIMATION DES BIOMASSES DE BIVALVES

dans le Sud du golfe, les strates biosédimentaires "cailloutis" et "fonds durs" peu favorables aux bivalves représentant 51 % de l'aire étudiée, contre moins de 1 % dans l'Est.

L'examen des estimations par strate (tableaux II-4 - 5 - 6 en annexe) souligne même que l'abondance des bivalves est plus forte dans l'Est, dans les strates de "sables hétérogènes" (1), sables grossiers (3) et "maërl" (4), surtout en raison de l'importance de l'amande de mer, dominante dans la strate 1 et 3.

De plus, l'abondance des palourdes roses est plus forte dans le Sud du golfe, dans la strate des sables grossiers types, avec une biomasse par unité d'échantillonnage de l'ordre de 110 g, contre 62 g dans l'Est du golfe.

En conclusion, les résultats précisent l'existence de populations importantes de palourdes roses, d'amandes de mer, et, à un degré moindre, de spisules et de praires. L'essentiel de la biomasse est concentré dans les peuplements de sable grossier et peut atteindre (en poids total frais) jusqu'à 1 000 g par mètre carré, conférant à ces zones un intérêt halieutique certain.

Conclusion

Aucune modification majeure dans la composition des peuplements faunistiques du golfe ne semble être intervenue depuis les prélèvements de RETIERE en 1975, si ce n'est un engasement important de la zone sableuse située devant le havre de Geffosses, probablement lié au développement des parcs ostréicoles et mytilicoles dans ce secteur. Les prélèvements quantitatifs que nous avons réalisés permettent de cerner les valeurs de biomasses par strates. Les sables grossiers à *Venus fasciata* semblent être les plus productifs, surtout en présence de maërl, les valeurs de biomasses moyennes (50 g/m² de poids sec décalcifié) sont des valeurs élevées par rapport à d'autres secteurs de sables grossiers du littoral, et le golfe semble donc une zone très riche.

Face au déclin de l'exploitation de la praire, les pêcheurs envisagent de se tourner vers les autres espèces, surtout la palourde rose dont les densités sont les plus importantes. Cette exploitation pourrait ainsi se faire sur les secteurs habituels de pêche, tant en baie de St Brieuc que dans le secteur de Chausey, mais avec l'aide d'engins plus performants et adaptés aux petites espèces par réduction du maillage.

II.2. - SEXUALITE DE QUATRE MOLLUSQUES BIVALVES DANS LE GOLFE NORMANO-BRETON

Introduction

L'exploitation de la praire (Venus verrucosa L.) connaît des difficultés croissantes depuis 1971 dans le Golfe Normano-Breton. La disparition probable, ou du moins la diminution évidente du stock, semble être le résultat de deux phénomènes :

- a) une mauvaise gestion de l'effort de pêche sur un stock mal connu au départ.
- b) un mauvais recrutement des juvéniles depuis 1978, se traduisant par un recul de l'âge moyen des individus capturés (BLANCHARD, CHARDY et BERTHOU, 1983).

Le but de cette étude est de cerner les phénomènes de reproduction de la praire, et d'en évaluer la fécondité potentielle.

Trois autres espèces de bivalves exploitables font l'objet de travaux similaires : Glycymeris glycymeris (L.) l'amande de mer, Spisula ovalis (Sowerby) la spisule et Tapes rhomboïdes (P.) la palourde rose.

Les études existantes concernant la praire sont celles de DJABALI et YAHIAOUI (1978), BERTHOU (1983), BLANCHARD, CHARDY et BERTHOU (1983).

Dans ce dernier travail sont également fournies les principales caractéristiques des autres espèces. C'est à la suite de ces résultats que fut sélectionné pour la présente étude le banc de la "basse le Marié" dans les secteurs du Cotentin Centre. Les 4 espèces y sont présentes en quantités suffisantes pour permettre un bon échantillonnage mensuel en 1984 et 1985.

Au plan anatomique, ces 4 bivalves ont une glande génitale diffuse et les acini (sacs contenant les cellules reproductrices) sont regroupés entre des faisceaux de fibres musculaires près de la glande digestive, au dessus du muscle du pied. Le développement et la coloration de la gonade varient selon les espèces et les phases d'activité sexuelle ; au repos, les sacs sont indiscernables. Les produits sexuels de couleur variable ont le même aspect chez les 4 espèces, granuleux chez les femelles et visqueux chez les mâles.

La spisule, la palourde et la praire ont des sexes séparés à l'état adulte (gonochorisme), l'amande de mer, par contre, présente alternativement une phase mâle et une phase femelle (hermaphrodisme successif protandrique - LUCAS, 1964-1965).

Dates de prélèvement	Navire	Engin de prélèvement
5 avril 1984	Yann-Frédéric	Drague U.B.O.
26 avril "	Thalia	"
9 mai "	Thalia	"
29 mai "	Thalia	"
12 juin "	Thalia	"
18 juillet "	Thalia	"
16 août "	Yann-Frédéric	Drague à praire à lame ronde
17 octobre "	Thalia	Drague à praire à lame plate
13 novembre "	Thalia	" "
30 janvier 1985	"	" "
27 février "	"	" "
28 mars "	"	" "
16 avril "	Thalia	" "
26 avril "	"	" "
17 mai "	"	" "
9 juin "	Roselys	" "
4 juillet "	Lesk-nedalar	Petite drague à praire
27 juillet "	Thalia	Drague praire
3 août "	"	" "
20 septembre 1985	"	" "
23 octobre "	"	" "

Tableau II-6: Détail des missions effectuées durant les deux années de prélèvement.

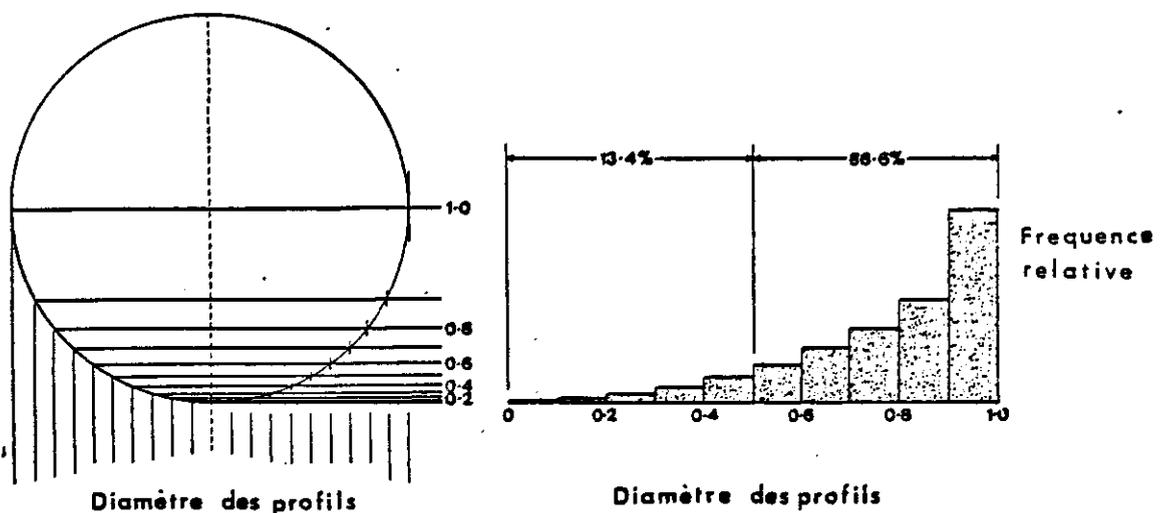


Fig. II.16 Fréquence des diamètres des profils provenant de la section des sphères, selon des plans pris au hasard (d'après Williams 1981)

II.2.1. - Matériel et méthode

II.2.1.1. Le site

Le site choisi est situé à 1 mille au sud de la bouée "basse le Marié" (49°80'50"N, 1°48'40"W), entre les îles Chausey au Sud, Jersey au Nord, le plateau des Minquiers à l'Ouest et le havre de Regneville à l'Est.

Dans l'étude de RETIERE (1979) il figure dans le faciès climatique des sédiments grossiers sablo-graveleux à Lithothamnium

II.2.1.2. Echantillonnage

21 campagnes de prélèvements entre avril 1984 et octobre 1985 ont été effectuées, mensuellement durant l'automne et l'hiver, et deux fois par mois environ le reste de l'année (cf. tableau II-6 ci-contre). Les échantillons ont été dragués à l'aide d'une drague à praire de type granvillais, colmatée dans sa partie inférieure pour assurer la récolte des jeunes individus de chaque espèce.

Au cours de chaque campagne, un prélèvement de zooplancton a été réalisé avec un filet WP2 de 80 µm de vide de maille, utilisé verticalement. Les échantillons, fixés à l'alcool 70°, ont été triés au laboratoire pour dénombrer les larves de bivalves.

Parallèlement, la température de l'eau près du fond a été enregistrée en continu d'avril à juin 1984 et de mars à octobre 1985, par immersion d'une sonde Aandera sur le point ; la température était relevée ponctuellement à chaque mission à l'aide d'un thermomètre à renversement.

Un échantillon de 200 individus par espèce, pris au hasard dans les coups de drague, a été ramené au laboratoire et stocké dans des bacs d'eau de mer oxygénée, thermostatée à 16° C, pour une durée ne dépassant pas quatre jours ; ceci afin de permettre aux individus de se mettre en état de jeûne et libérer le tractus digestif de tout contenu.

Des essais de ponte par chocs thermiques et chimiques n'ont donné que peu de résultats. Tous les individus ont été sacrifiés et classés, selon leur sexe et leur état de maturité sexuelle, pour établir le cycle de maturation par observations macroscopiques. Il n'est tenu compte que des individus femelles. L'échelle de maturation choisie est celle de LUCAS (1965).

Pour chaque espèce, environ la moitié des individus est ouverte dans le plan dorso-ventral/antéro-postérieur, l'autre moitié en respectant la totalité des parties molles de l'animal. Celui-ci est ensuite "déshabillé" du manteau, des branchies et des muscles adducteurs. La glande génitale, le tractus digestif et le muscle du pied forment une entité enveloppée par le tégument musculéux ; cet ensemble sera appelé improprement "masse viscérale".

Les mâles sont simplement dénombrés, afin d'établir le sex-ratio par population spécifique, c'est à dire le rapport du nombre de mâles sur celui des individus sexués.

Toutes les femelles sont égouttées, numérotées et pesées, la coquille d'un côté, les parties molles de l'autre, en séparant s'il y a lieu la masse viscérale de l'ensemble manteau-branchies-muscles. Après passage à l'étuve à 60° C pendant 48 heures, chaque partie est repesée.

Le diamètre antéro-postérieur de la coquille est mesuré, les deux valves jointes.

II.2.1.3. Techniques histologiques classiques

Un sous-échantillon de 20 individus femelles, représentatif des classes de taille, est prélevé afin d'établir le cycle de reproduction par des méthodes histologiques classiques et quantitatives. Une partie de la région gonadique, ou la masse viscérale totale selon le mode d'ouverture, est fixée au Bouin aqueux. Les échantillons subissent ensuite :

- la déshydratation aux alcools de concentration croissante,
- l'imprégnation et l'inclusion dans un mélange paraffine PSF (90 : 10),
- la section au microtome manuel (5 µm),
- la coloration au trichrome de Masson, qui permet une bonne différenciation des noyaux, du cytoplasme et du conjonctif.

Les coquilles sont stockées pour être agées* et les parties molles séchées, conservées au congélateur pour un dosage lipidique ultérieur.

Les coupes réalisées au hasard sur les blocs sont utilisées pour une observation classique au microscope oculaire, ainsi que pour une étude de stéréologie quantitative, à l'aide d'un analyseur d'image.

II.2.1.4. Stéréologie quantitative

* Principe général

Cette technique permet la mesure systématique des ovocytes dans la gonade et le suivi de l'évolution des diamètres moyens durant le cycle de maturation ; elle complète les techniques classiques, pondérales ou histologiques, et peut-être étendue à la détermination du nombre d'ovocytes émis lors de la ponte par individu standard.

Elle est fondée sur les principes de la stéréologie (WILLIAMS, 1981). Lors de la préparation de lames histologiques, toutes les structures à n dimensions contenues dans le tissu sont représentées sur la section par une image à n-1 dimensions (WEIBEL et al, 1966).

* Détermination de l'âge des individus par lecture des stries de croissance sur des demi-coquilles coupées à la scie diamantée.

Dans notre cas, les ovocytes ne sont plus considérés comme des volumes, mais des surfaces, sachant que cette dernière est directement proportionnelle au volume occupé dans la gonade (DELESSE, 1847 et SCOREY, 1856).

Trois hypothèses de départ sont nécessaires :

- * Les ovocytes dans la gonade sont assimilés à une population de sphères de diamètres variables ;
- * leur répartition dans le tissu gonadique est aléatoire ;
- * l'épaisseur des coupes est considérée comme nulle ; l'effet d'Holmes (1921) qui tend à augmenter la surface occupée par un profil, par vision en transparence, est alors négligé. En général il est compensé par le manque de contraste (WILLIAMS, 1981).

* Mesure de la taille des ovocytes

La section, selon des plans choisis au hasard, d'une population de sphères de diamètre D rend une population de profils circulaires. Le diamètre varie d'un maximum pour les plans passant précisément par le centre des sphères, à une valeur avoisinant zéro pour les plans tangentiels. Un calcul mathématique montre que 86,6 % des profils ont un diamètre de $0.5 D$ ou plus, et seulement 13,4 % un diamètre inférieur à $0.5 D$ (fig. n° II-16, d'après WILLIAMS, 1981).

Une population de sphères de tailles variées donnera une distribution des fréquences de taille des profils, très caractéristiques.

La transformation, non linéaire, de la distribution des fréquences de taille des profils en distribution de tailles d'ovocytes est réalisée par la méthode non paramétrique de SALTIKOV (1958) ; le nombre d'ovocytes appartenant à chaque classe de taille est réévalué en fonction du nombre de classes et de la fréquence de chaque classe plus petite (WILLIAMS, 1981).

Le diamètre des profils est calculé à partir de leur surface, mesurée à l'aide d'un analyseur d'image Optomax PS2, en tenant compte de la première hypothèse émise.

Deux types d'erreurs peuvent affecter les résultats (WEIBEL et al, 1966) :

* Les erreurs systématiques, dues aux méthodes de travail, tant au niveau fixation de l'échantillon (artéfact de fixation) que lors de la mesure de la surface des profils (effet d'Holmes),

* les erreurs statistiques : plus le nombre de champs étudiés par individu et par coupe est important, plus l'intervalle de confiance autour du diamètre calculé se resserre.

Les champs analysés sont choisis au hasard et tous les ovocytes présents sont systématiquement mesurés afin d'éviter le biais sur les plus petites classes de tailles. En pratique, le nombre de profils mesurés est déterminé en suivant la distribution des histogrammes de fréquence par classe de taille ; quand son allure ne varie plus, la distribution "vraie" est considérée comme atteinte. En général, le nombre de mesures varie entre 100 et 300 selon la synchronisation de la maturation des gamètes dans la gonade.

II.2.2. - La spicule

L'espèce Spisula ovalis, famille des Mactridae (BRONN, 1924), a été réhabilitée par GLEMAREC en 1968 sur la base de critères écologiques, biométriques et anatomiques.

Le calcul de l'indice d'allongement des coquilles selon les indications de GLEMAREC prouve l'appartenance des individus dragués à l'espèce S. ovalis et non pas S. solida (LINNE, 1758) ainsi que les avait classés HOLME (1966) lors de son travail en Manche.

D'après GLEMAREC également (1969), S. ovalis exige de telles conditions écologiques qu'elle est rarement accompagnée d'autres espèces, exceptée ses prédateurs. Le banc de la Basse le Marié semble donc être une exception, étant donnée la présence en grande quantité des trois autres espèces mentionnées.

La gonade femelle prend une couleur rose indien dès le début de la vitellogenèse, tandis que celle du mâle est blanc-crème. Les sexes sont donc facilement discernables à l'œil nu. Même au stade de développement maximal, juste avant l'émission des gamètes, la glande génitale ne prend jamais une importance considérable.

Lors de la dissection, certaines gonades présentaient une coloration orangée plus ou moins dense selon les individus, résultat d'une infestation déjà bien établie des acini par les sporocystes et les cercaires de trématodes (espèce indéterminée) (MORVAN, 1985). En début de processus, la gonade reste macroscopiquement asexuée. Sur l'ensemble des 2900 spicules ouvertes, 61 présentaient cette castration parasitaire, soit une proportion de 0.02.

Le taux de masculinité, établi toutes classes de tailles confondues et sur l'ensemble des prélèvements est équilibré : 0,52.

II.2.2.1. Variations macroscopiques de la gonade

Les pourcentages de chaque stade de maturité sexuelle, pour les femelles uniquement et à chaque prélèvement, sont reportés sur la figure II-17.

La première partie des données, jusqu'en août 1984, est difficilement exploitable. Le repos sexuel débute progressivement en octobre-novembre, pour une température avoisinant encore les 15° C. Il s'accroît jusqu'à devenir total pendant les mois de janvier, février et mars 1985.

Au cours de l'hiver 84-85, la température dans le golfe a atteint exceptionnellement 5° C ; elle a remonté progressivement à partir de mars ; entre fin mars et début avril, elle a augmenté de 2° en 15 jours. Durant ces 15 jours, l'activité sexuelle a repris rapidement, puisque 54 % des femelles étaient déjà au stade B.

Les premiers stades C correspondant aux individus prêts à pondre apparaissent début juin, quand la température est supérieure à 15° C ; leur nombre augmente progressivement jusqu'à la fin juillet.

Ce phénomène de maturation sexuelle n'atteint jamais la totalité de la population échantillonnée, car, même en juillet, 10 % des individus sont immatures. Un rapide examen de cette catégorie montre que ce sont des jeunes, vivant là leur premier été.

L'activité sexuelle semble plus tardive en 1985 qu'en 1984, avec un décalage d'un mois, en raison des dures conditions hivernales.

En résumé, l'étude des variations macroscopiques de la gonade met en évidence un repos sexuel total hivernal, suivi d'un développement progressif des gonades, et une période de ponte estivale.

La taille minimale à la première maturité (individu au stade C) est de 18 mm et correspond à une femelle d'un an, d'après le modèle de Von BERTALANFFY, utilisé par BLANCHARD (1982).

Le cycle macroscopique a été précisé par une étude histologique. Les ovocytes à maturité ont un diamètre moyen de 50 µm.

Durant l'hiver, l'emplacement gonadique est occupé par du tissu conjonctif lâche, dans lequel se développent, dès avril, de petits acini chargés de cellules germinales.

En quinze jours, ces ovocytes ont assuré leur vitellogénèse et se trouvent au stade C macroscopique : ovocytes libres très nombreux, de forme polyédrique, à cause de leur entassement. La maturation des ovogonies est déclenchée par une augmentation rapide de la température : 3° en 20 jours en 1984, 2° en 15 jours en 1985.

L'histologie met en évidence une ponte partielle printanière (mai 1984, avril 1985) pour une température critique de 10° C. L'émission des gamètes s'échelonne dans le temps selon les acini et les individus.

Fig. II.17 Variations saisonnières de l'état macroscopique de la gonade femelle chez SPISULA OVALIS .

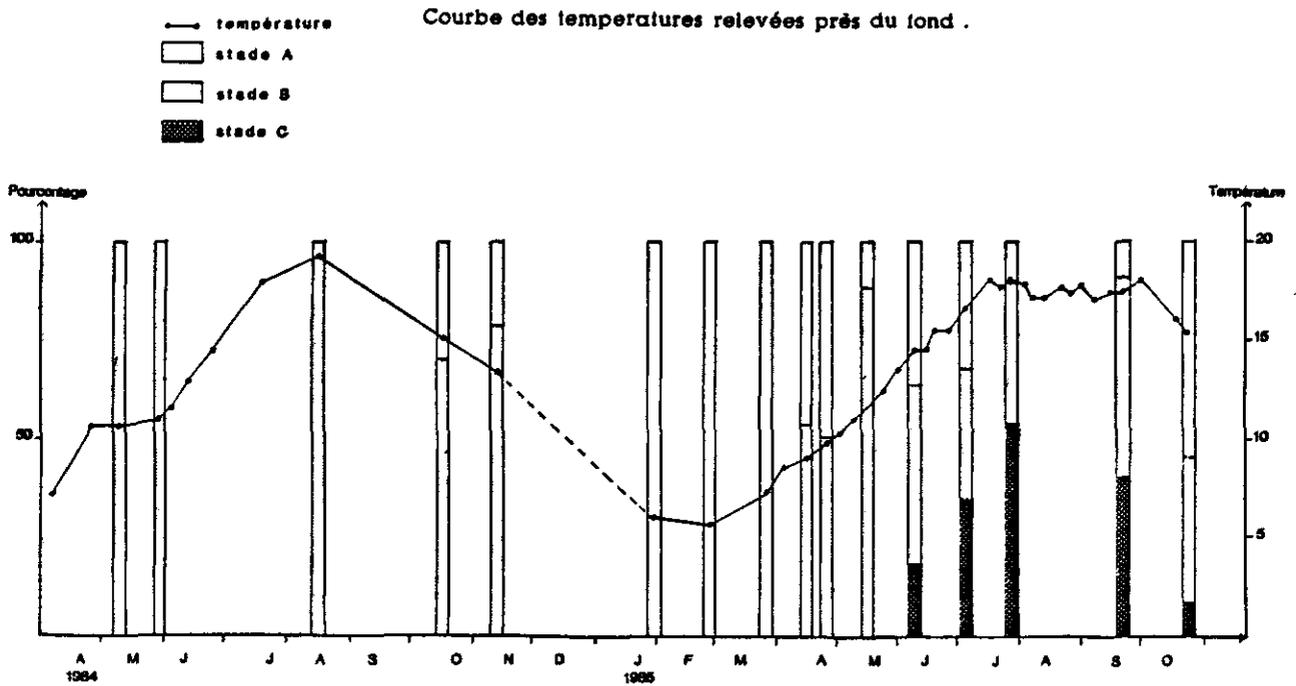
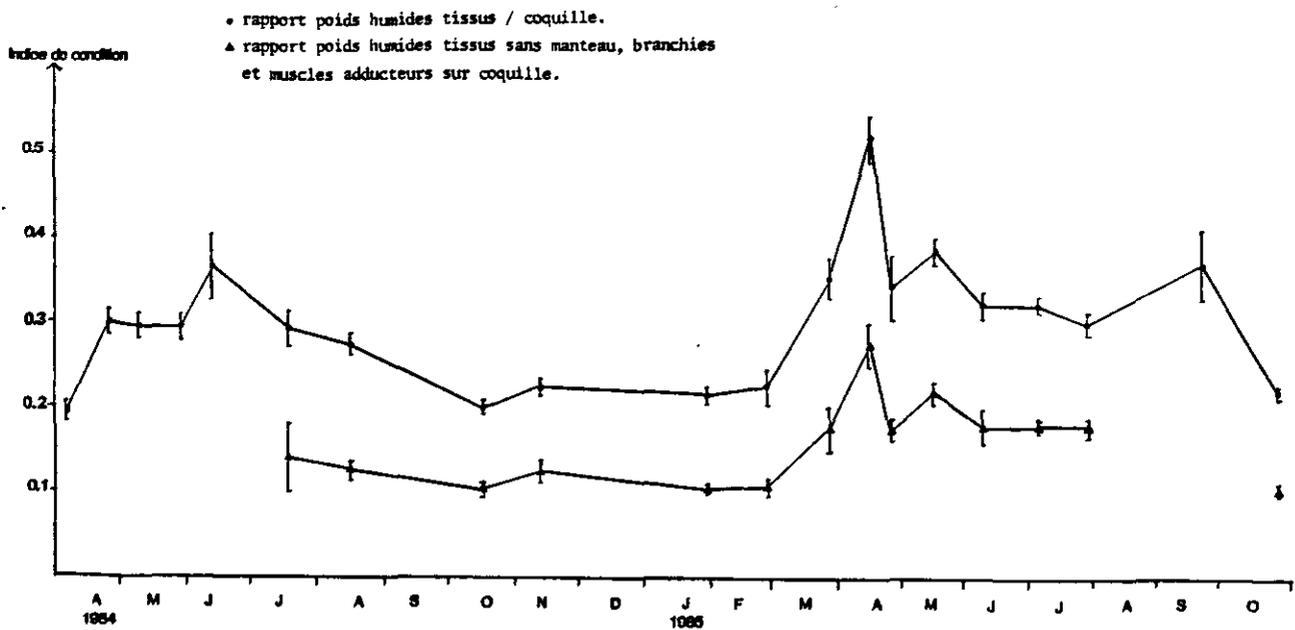


Fig. II.18 Variations saisonnières pondérales des tissus humides de SPISULA OVALIS



Une restauration du potentiel gamétique suit immédiatement et prépare la ponte estivale. Un cas d'hermaphrodisme a été signalé (MORVAN, 1985).

II.2.2.2. Variations saisonnières pondérales

Elles ont été établies de deux manières différentes, soit en prenant en compte toute la chair humide de l'individu, soit simplement avec ce qui a été défini précédemment comme "masse viscérale". La première remarque à formuler est la similitude des deux courbes (cf. figure II-18). Les variations saisonnières de poids ne semblent pas affecter le manteau, les branchies et les muscles adducteurs. L'une ou l'autre des courbes prise séparément est donc suffisante pour établir le cycle pondéral, l'indice de condition étant lié aux variations de poids de la gonade.

L'allure générale de la courbe met en évidence également un indice de condition en moyenne plus élevé en 1985 qu'en 1984, et cela malgré les rigueurs de l'hiver. La suite des phénomènes gamétiques est plus complexe et débute deux mois plus tôt.

Durant le printemps et l'été 1984, se sont succédées une ponte partielle, une rematuration et une deuxième émission étalée de juin à août.

Par contre, l'année suivante, il semble qu'il y ait eu trois pontes, la première très tôt en avril, la deuxième, partielle, en mai, soit un mois seulement après, suivie d'un amaigrissement. Une troisième ponte serait intervenue à l'automne.

II.2.2.3. Essais de pontes au laboratoire

Depuis mars jusqu'à septembre 1985, des essais ont été tentés sur des individus fraîchement dragués, en utilisant les chocs thermiques et la dilacération de gonades mâles.

Les résultats se sont révélés décevants, le nombre d'oeufs émis par individu variant de mille à cent mille en juin et de six mille à trois cent mille en juillet. Compte-tenu du faible indice de condition à la même époque, on peut estimer que ces valeurs sont très largement inférieures à la quantité d'oeufs émis dans le milieu.

Le nombre total d'individus ayant répondu aux stimulations n'a été que de 6 sur les vingt testés à chaque fois.

II.2.2.4. Discussion

Spisula ovalis est une espèce gonochorique, mais des anomalies peuvent survenir lors du développement. ROPES (1968), lors d'une étude pour établir le cycle de reproduction de S. solidissima (DILLWYN) en Caroline du Nord (U.S.A), avait noté également la présence exceptionnelle d'un individu hermaphrodite sur 2500, soit une même proportion.

Il avait également conclu à une anomalie et constaté que ce spécimen était le résultat d'un fonctionnement ambisexual accidentel, selon la classification de COE (1943).

La présence de parasites dans la gonade avait été notée par CAHOUR (1968) sur une espèce voisine, *S. subtruncata* ; BLANCHARD (1982) n'en fait pas mention lors de l'étude des populations de *S. ovalis* dans le fond de la baie du Mont St. Michel ; AMON (1975) n'en parle pas non plus pour les populations de la baie de Concarneau.

CHASSE et GLEMAREC (1973) ont montré l'existence d'une cohorte bimodale d'individus à une strie marquée sur la coquille ; les plus petits, de longueur modale 14 mm, avaient déjà eu une période d'activité sexuelle, à la différence des autres, de longueur moyenne 19 mm. Pour BLANCHARD (1982), la première maturité intervient à l'âge de deux ans.

Il semble donc qu'il n'y ait pas de règle fixe, la première maturité intervenant à l'âge de 1 ou 2 ans selon les individus et leur date de naissance. Dans le second cas, la croissance somatique est favorisée.

Les spicules ont au minimum deux périodes de ponte, dans le golfe normano-breton ; l'une printanière, plus ou moins rapide selon les années, l'autre estivale, étalée dans le temps. Une troisième génération peut apparaître soit en automne (1984), soit intercalée entre les deux premières (1985) ; elle est dépendante des conditions climatiques.

Au fond de la baie du Mont St. Michel, la maturation sexuelle a lieu en juin, une ponte secondaire occasionnelle étant notée en automne 1980. La température critique est également de 10° C (BLANCHARD, 1982).

Par contre en Bretagne Sud, l'activité sexuelle est maximale en avril-mai. La ponte est fugace et déclenchée par une élévation de la température de 9° à 11 C° (AMON, 1975).

Dans le golfe, les spicules ont donc une activité sexuelle plus étalée sur l'année que dans le sud-Bretagne ; la température critique d'émission est sensiblement la même.

II.2.3. La palourde rose

Mollusque bivalve de la famille des Veneridae, la palourde rose, *Tapes rhomboïdes*, autrefois *Venerupis rhomboïdes*, est très largement répandue sur les côtes européennes. GLEMAREC (1969) la note en abondance sur le plateau continental Nord Gascogne et RETIERE (1979) la considère comme une des espèces les plus communes dans les sédiments grossiers sablo-graveleux du Golfe Normano-Breton : elle représente, avec *Glycymeris glycymeris*, 80 % de la biomasse totale entre Jersey et Guernesey.

L'exploitation de cette espèce étant envisagée, il apparaît nécessaire d'étudier son cycle de reproduction et sa fécondité pour contribuer à une bonne gestion des stocks.

Rares sont les études menées sur la palourde rose, malgré sa grande répartition géographique : LUCAS (1969) y découvre un éventuel hermaphrodisme juvénile, GLEMAREC et BOURON (1978) et BLANCHARD (1982) étudient les populations des Glénans et du fond de la baie du Mont St Michel, respectivement.

La palourde rose, ou palourde des Glénans, montre une activité sexuelle juvénile gonochorique et les adultes sont tous gonochoriques (LUCAS, 1969, 1975). La différenciation sexuelle n'est pas aisée, les gonades mâles et femelles ayant pratiquement la même coloration : beiges et blanches. Seul l'aspect des produits sexuels diffère et une vérification par frottis sous microscope oculaire s'impose.

Une castration parasitaire sans modification macroscopique atteint 0,46 % de la population échantillonnée (BLANCHARD, MORVAN et QUINIOU, 1986).

II.2.3.1. Variations macroscopiques de la gonade

Les pourcentages sexuels, calculés pour les prélèvements où la fréquence des immatures est inférieure à 10 %, sont nettement défavorables aux mâles : rapport de 0,33 /total.

Le repos sexuel total hivernal (fig. II-19) s'étend jusqu'en avril ; à cette époque là, en dix jours, 55 % des femelles passent d'un stade indifférencié à un stade B : produits sexuels différenciés sur les frottis.

La maturité sexuelle s'étale de la mi-mai à septembre, tout en présentant deux pics où le poids est maximal : le premier début juillet, le second en septembre ; une proportion faible mais constante (5 % en moyenne) d'individus adultes reste indifférenciée. Par la suite, la population retourne progressivement à un état de repos gonadique.

Le cycle sexuel suit le cycle de la température ; l'induction de la gametogenèse se fait aux environs de 10° C, tandis que l'apparition des premiers stades C nécessite une température de 14° C. Les gamètes sont émis deux fois dans des eaux à 18° C.

La vérification histologique met en évidence une activité sexuelle débutant en février : apparition d'acini en formation et présence des acini de l'année précédente en cours d'atrésie. La prévitellogénèse ne débute qu'au mois d'avril et correspond au stade B de l'échelle macroscopique. En mai, les ovocytes sont présents à tous les stades, depuis les ovogonies jusqu'aux ovocytes en cours de lyse, selon les individus ; il semble même qu'il y ait eu une ponte partielle (emplacements libres dans les amas ovocytaires).

La ponte de juillet et celle de septembre sont beaucoup plus importantes, les acini sont vides d'ovocytes.

— température
 ■ stade C
 □ stade B
 □ stade A

Fig. II.19 Variations saisonnières de l'état macroscopique de la gonade femelle de TAPES RHOMBOIDES

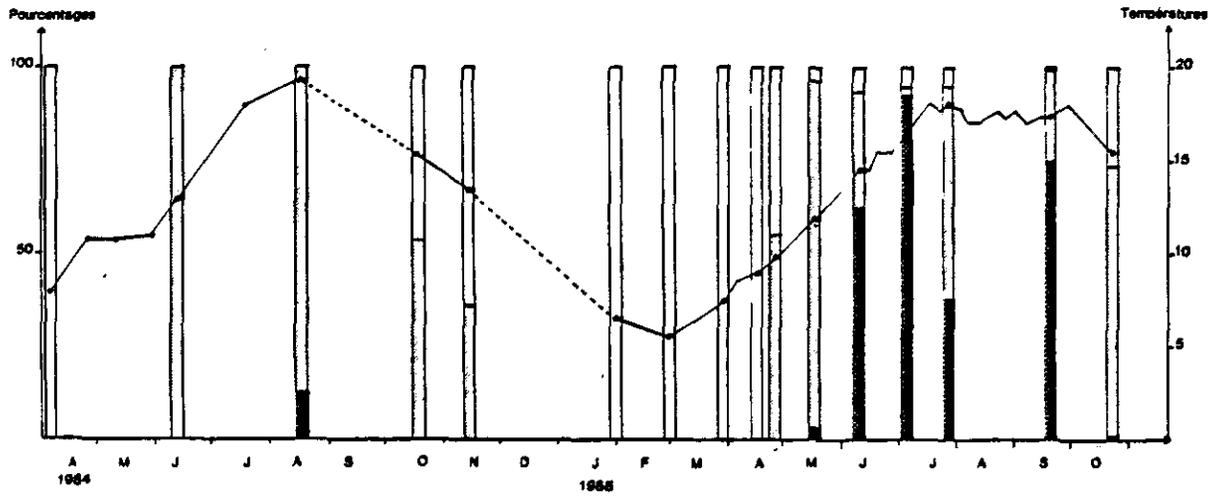
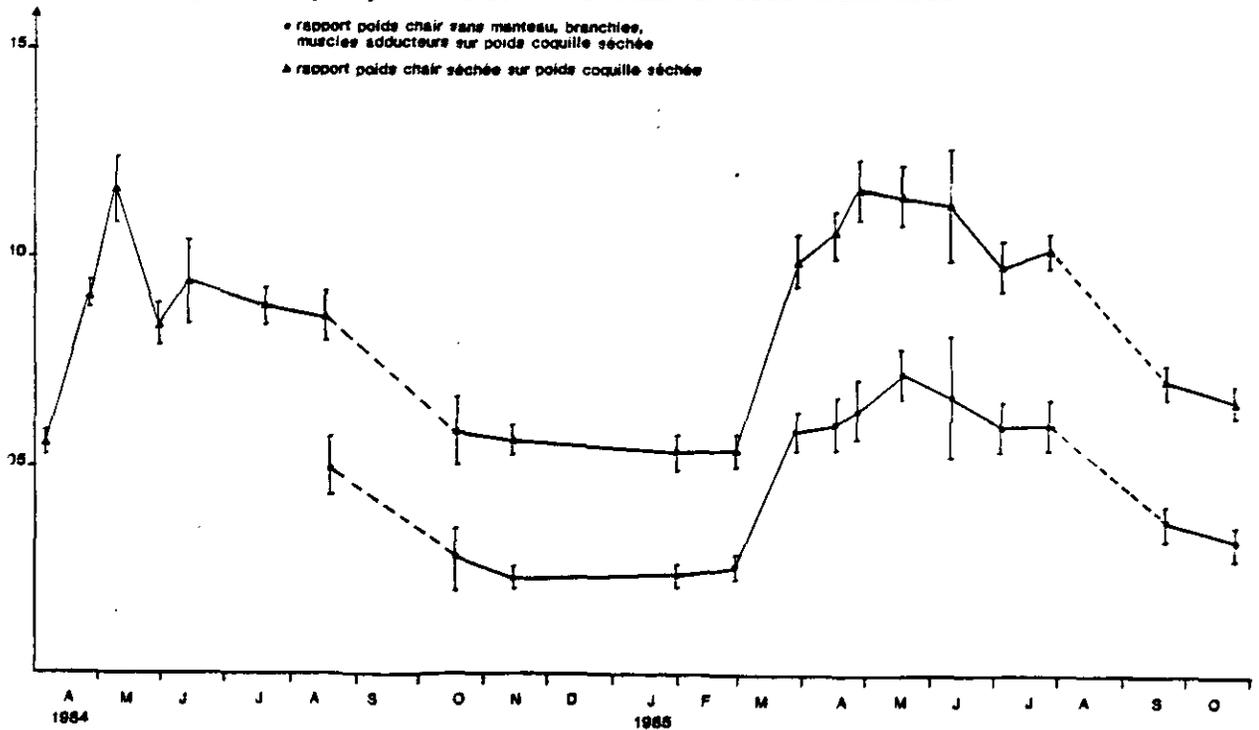


Fig. II.20 : Cycle pondéral des tissus séchés de TAPES RHOMBOIDES



En octobre, les ovocytes présents sont atresiques, le vitellus s'entasse dans la lumière des acini.

II.2.3.2. Indice de condition

L'indice physiologique choisi, selon les indications de LUCAS et BENINGER (1985), a été établi à l'aide des poids de matières sèches ; coquille et tissus selon les deux possibilités de dissection.

Les variations saisonnières pondérales de la figure II-22 sont similaires dans les deux cas ; elles correspondent essentiellement aux variations pondérales gonadiques. Le rapport établi à partir des masses viscérales est donc suffisant à lui-seul pour établir le cycle de reproduction. Comme pour la spisule, les valeurs calculées sont supérieures la deuxième année par rapport à la première.

Les deux pics d'engraissement maximal en 1984 se retrouvent l'année suivante, mais avec un retard d'un mois. La chute printanière et estivale de l'indice marque les deux saisons de ponte, la seconde étant étalée sur deux mois. Entre les deux, celui-ci reste à un niveau élevé, car la perte des gamètes est compensée par l'accumulation des réserves somatiques normale à cette époque de l'année, et par la rematuration. Par contre en octobre, les valeurs ont presque atteint le niveau hivernal (conditions hivernales climatiques et trophiques très dures).

L'activité sexuelle débute très rapidement en 1985, dès le mois de février, et se ralentit par la suite.

II.2.3.3. Histologie quantitative

Les méthodes stéréologiques n'ont été appliquées jusqu'à présent que sur les palourdes. En attendant des résultats plus complets, deux cas typiques sont présentés.

La correction statistique non paramétrique de SALTIKOV a permis de passer des diamètres des profils calculés aux diamètres vrais des ovocytes, considérés alors comme des sphères. Cette correction réévalue les effectifs des grandes classes de taille, comme le montre le tableau II-7 et les figures II-21 A et II-21 B.

Prélevés en juillet 1984, période d'intense activité sexuelle, les ovocytes de l'individu analysé ont un diamètre maximal compris entre 55 et 60 μm (1 profil mesuré seulement) (fig II-21 B). Deux cohortes sont matérialisées sur la figure, de mode 15-20 μm et 45-50 μm , qui correspondent à deux lots d'ovocytes. La maturation asynchrone des ovocytes dans la gonade est ainsi mise en évidence.

Le lot des petits ovocytes a deux devenir :

- soit assurer la rematuration automnale
- soit amorcer la vitellogenèse et venir rejoindre les ovocytes déjà matures, en attendant le déclenchement de la ponte.

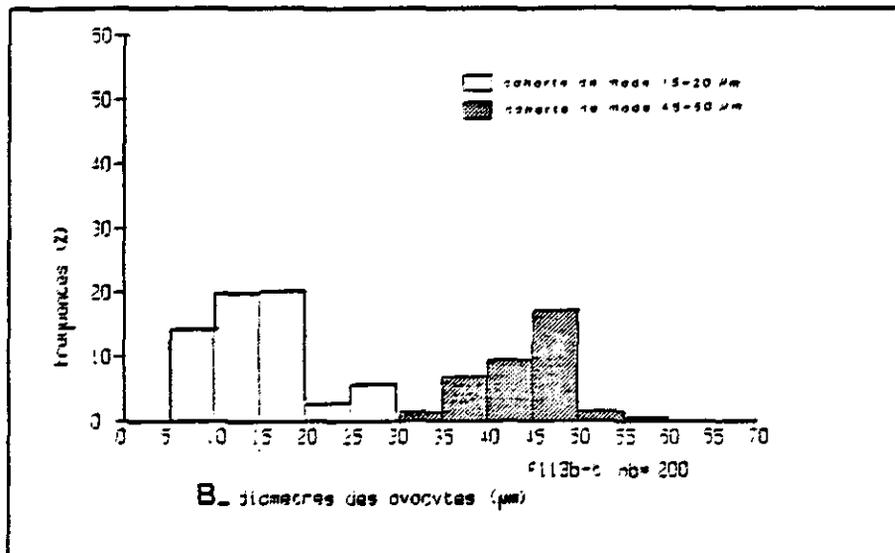
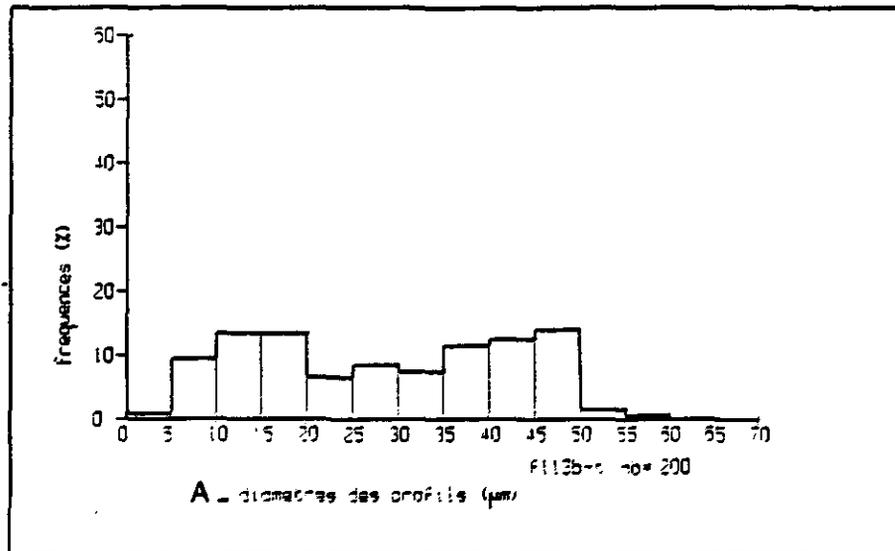
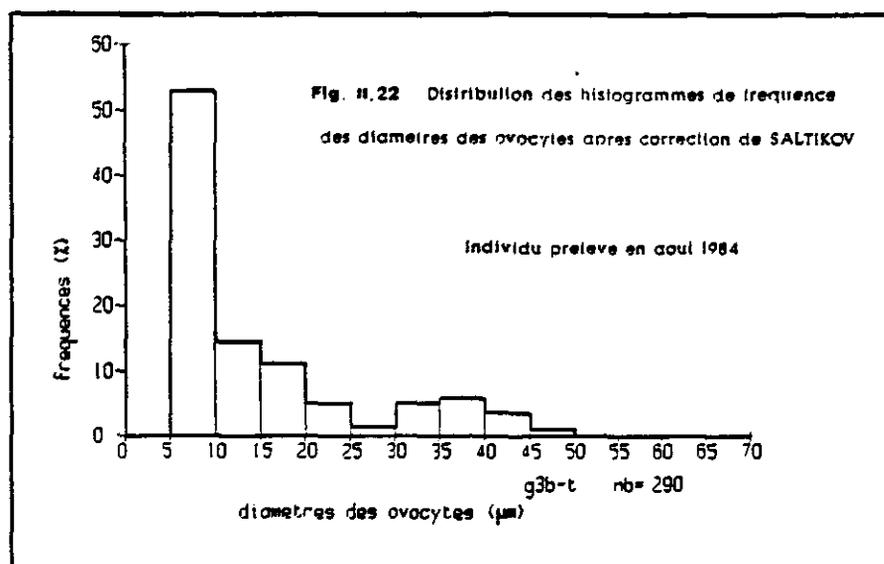


Fig. 11.21 : Distribution des histogrammes de fréquences des profils mesurés (A), des diamètres calculés (B). Individu prélevé en juillet 1984.



Nombre valeurs = 200

Classe (μm)	Nombre de mesures	Fréquence des profils	Fréquence des ovocytes
0 - 5	2	1	0
5 - 10	19	9.5	14.3
10 - 15	27	13.5	19.8
15 - 20	27	13.5	20.1
20 - 25	13	6.5	2.8
25 - 30	17	8.5	5.7
30 - 35	15	7.5	1.5
35 - 40	23	11.5	6.9
40 - 45	25	12.5	9.5
45 - 50	28	14.0	17.2
50 - 55	3	1.5	1.6
55 - 60	1	.5	.6
60 - 65	0	0	0

Tableau II-7 : Fréquence par classe de taille de 5 μm des profils et des diamètres vrais des ovocytes - Individu prélevé en juillet 1984.

La plus petite classe de taille (0-5 μm) correspond aux ovogonies. La mesure de surface de leurs profils sur les coupes est biaisée, du fait de leur petite taille, et la correction de Saltikov accentue encore ce biais.

Afin de connaître l'évolution des ovocytes, un individu prélevé en août 1984 a été analysé, (fig. II-22) : l'allure de la distribution n'est plus du tout la même. Deux modes sont encore visibles, bien que le second soit très nettement écrasé. Le diamètre maximal n'est plus que de 50 μm (quatre profils mesurés).

La ponte a eu lieu et la vitellogenèse redemarre, préparant la génération automnale.

La comparaison des figures II-21 B et II-22 met en évidence une des applications de l'histologie quantitative : à savoir l'étude de la chronologie des processus de maturation d'un individu à l'autre et d'un prélèvement à l'autre.

II.2.3.4. Discussion

BLANCHARD (1982), en baie du Mont St Michel, note un sex-ratio équilibré, tandis que dans le golfe il est nettement favorable aux femelles de Tapes rhomboïdes. Les renseignements obtenus par observations macroscopiques et calculs pondéraux, joints aux résultats des études microscopiques des ovocytes, amènent à considérer que, pour les deux années consécutives :

- la période de repos sexuel est hivernale, d'octobre à avril ;
- la maturité sexuelle maximale coïncide avec un seuil thermique de 12° C, et s'étale de mai à septembre ;
- la maturation des ovocytes est asynchrone ;
- la première ponte a lieu en juillet, en liaison avec une élévation de la température à 15° C, la seconde a lieu en septembre ;
- il semble qu'une ponte partielle ait eu lieu en mai 1984, alors que la température ne dépassait pas 12° C ;
- les conditions climatiques hivernales extrêmes ont provoqué un retard d'un mois pour les deux pontes de 1985. Cette constatation est très bien corrélée avec l'abondance totale des larves de bivalves à la même station de prélèvement (BLANCHARD, MORVAN et QUINIOU, 1986), voir ci-dessous paragraphe II.2.6 ;
- pourtant les ovogonies sont apparues précocement dans les acini, dès février 1985. La maturation plus longue peut expliquer les fortes valeurs de l'indice de condition observées cette année.

Dans l'archipel des Glénans, le seuil de maturité maximale est situé aux environs de 14° C, la ponte est étalée sur l'année et le maximum d'émission a lieu en été (GLEMAREC et BOURON, 1978). Parfois une deuxième maturation, due à des anomalies de températures printanières, apparaît en hiver.

Des observations de BLANCHARD (1982) dans le fond de la baie du Mont St Michel, il ressort qu'une proportion faible mais constante (10 %) d'individus reste mature de décembre à mars. Ceci peut être relié aux valeurs thermiques enregistrées en 1980 (8° C minimum) dans le fond de la baie. Selon LUBET (1976), l'influence de la température serait double :

- indirecte, en intensifiant la production primaire, ou, inversement, en ralentissant l'activité de filtration et donc la prise de nourriture,
- directe, en agissant sur le métabolisme général des individus par l'intermédiaire d'une horloge interne neuroendocrinienne.

La comparaison avec la palourde rose des Glénans laisse présager que le Golfe Normano-Breton est un milieu moins favorable pour l'espèce ; les résultats obtenus sur la sexualité sont corrélés à une croissance plus faible (BLANCHARD, MORVAN et QUINIOU, 1986). Mais, malgré ces conditions, la palourde est une espèce bien représentée dans le Golfe Normano-Breton.

II.2.4. - La praire

Les études ayant portés sur la sexualité de Venus verrucosa sont plus nombreuses ; DJABALI et YAHIAOUI (1978) sur les stocks de la rade de Brest et du Golfe Normano-Breton, BERTHOU (1983),

BERTHOU et LE GALL (1979) sur le golfe également, GLEMAREC et BOURON (1978) sur les bancs de l'archipel des Glénans. LUCAS (1969, 1975) a mis en évidence un hermaphroditisme juvénile comme chez beaucoup de Veneridae, suivi d'un gonochorisme à l'état adulte.

La glande sexuelle, crème chez les mâles, est de couleur rose pâle chez les femelles, à maturité.

Un cas d'hermaphroditisme simultané actif chez un adulte a été rencontré et étudié (MORVAN, 1985).

II.2.4.1. Variation de l'état macroscopique de la gonade

Le taux de masculinité, calculé uniquement pour les prélèvements où la proportion de stade indéterminé est inférieure à 10 %, et toutes classes de taille confondues, est équilibré : 0,49.

La maturité sexuelle (stade C de LUCAS) débute en avril 1985 pour un seuil thermique de 9° C et s'étale jusqu'en octobre ; un maximum est malgré tout visible de juin à août sur la figure II-25. La proportion de stade indifférencié ne dépasse pas 16 % (exception faite des données de juillet 1984 établies sur 8 individus seulement et donc peu représentatives de la population). Un léger fléchissement de la vitellogénèse apparaît en mars.

L'aspect des gonades sur les coupes ne varie pas beaucoup durant l'année ; les acini peuvent contenir tous les stades de la différenciation sexuelle femelle, depuis les ovogonies jusqu'aux ovocytes libres et matures ; certains sont même en cours de lyse ovocytaire, à côté d'emplacements vacants indiquant une émission.

Pourtant, le nombre d'ovocytes libres augmente en août-septembre 1984 et juillet 1985, précisant les périodes de ponte d'octobre 1984 et août 1985. Les ovocytes matures dans la gonade ont un diamètre moyen de 56 µm.

II.2.4.2. Indice de condition

Dans un travail précédent MORVAN (1985), utilise le rapport des poids de matières humides ; les variations pondérales saisonnières semble alors minimales et le cycle difficile à mettre en évidence. Celui-ci est caractérisé plus précisément par le rapport des poids de matières séchées (figure II-24).

La synchronisation des deux courbes est moins nette dans le cas de la praire que dans ceux de la spisule et de la palourde. Le rapport "masse viscérale"/coquille est plus précis et sera à préférer pour étudier les variations pondérales saisonnières de la gonade. La chute brutale de l'indice choisi, début avril 1985, est le résultat d'un artéfact dû à la congélation du prélèvement avant étude au laboratoire.

Le niveau des rapports est environ deux fois plus faible (de 3,5 à 5.10⁻² pour Venus verrucosa, de 5 à 12.10⁻² pour Tapes rhomboïdes) ; les variations saisonnières sont atténuées.

Fig. II.23 Variations saisonnières de l'état macroscopique des gonades de VENUS VERRUCOSA

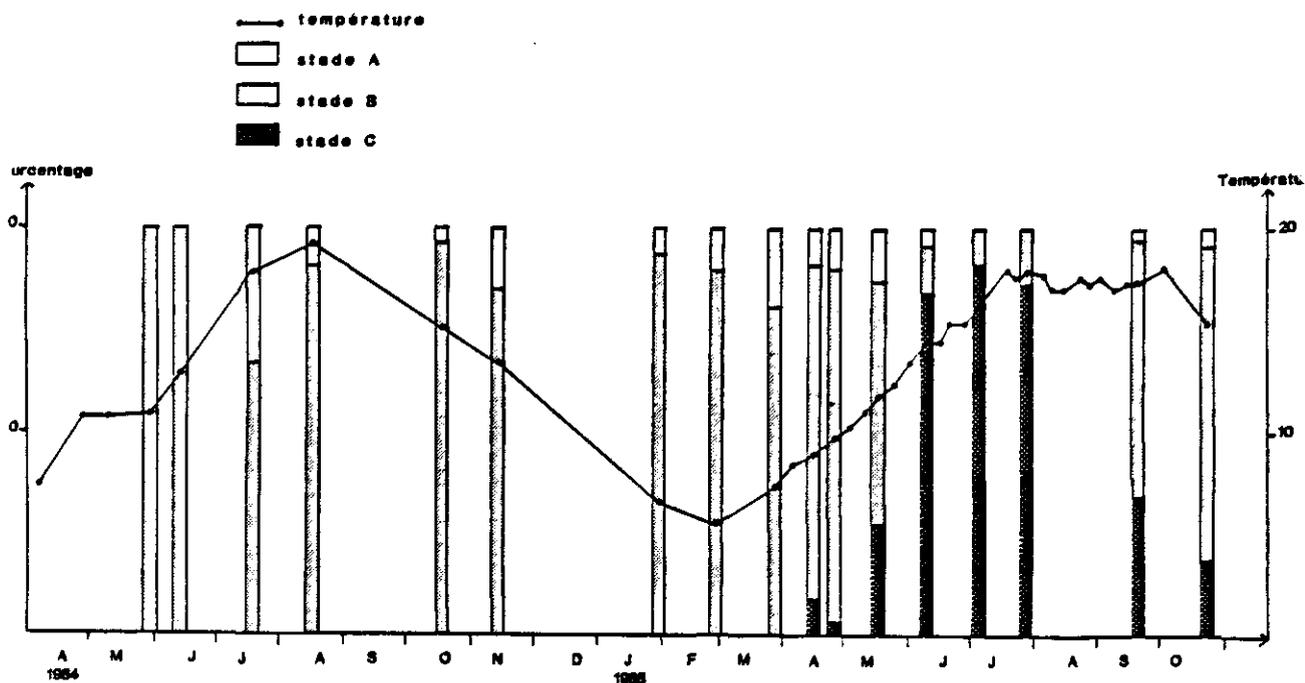
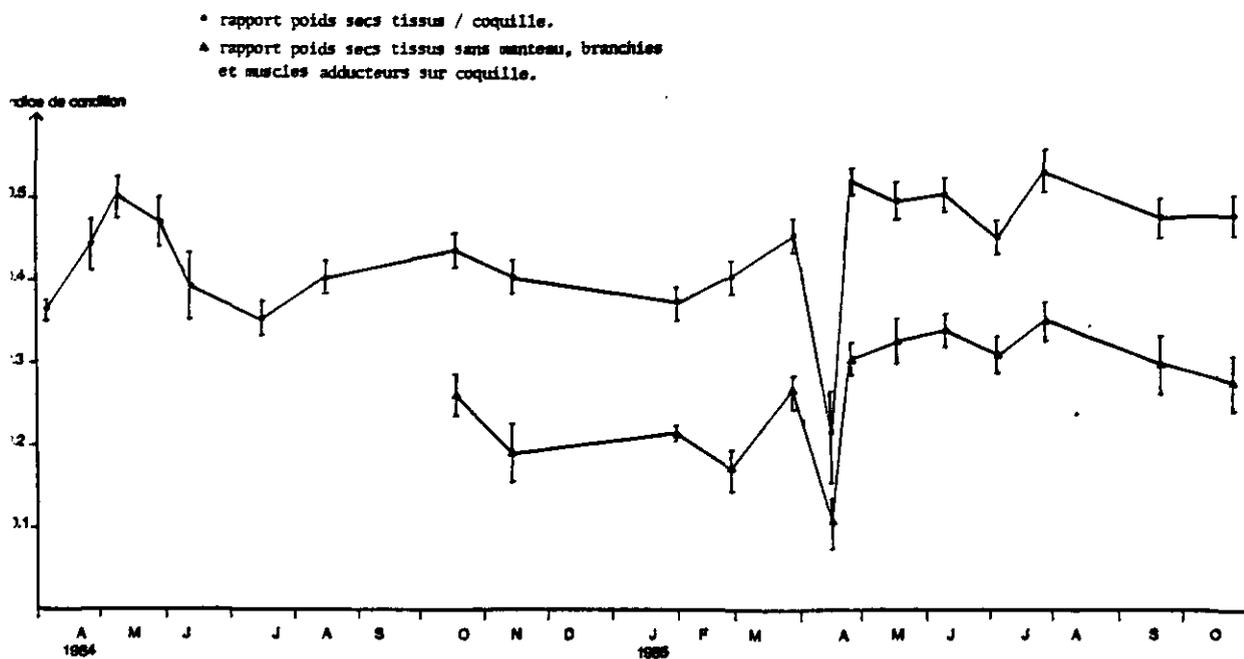


Fig. II.24 Cycle pondéral du rapport tissu / coquille chez VENUS VERRUCOSA



Ceci amène trois constatations :

- la praire fabrique proportionnellement plus de coquille que la palourde, puisque les indices sont plus faibles ;
- la maturité sexuelle est plus largement étendue sur l'année ;
- la praire utilise moins d'énergie dans la fabrication des gamètes émis que la palourde.

Deux périodes de ponte sont quand même visibles sur la figure : la première au printemps (mai 1984, juin 1985), la seconde à la fin de l'été (octobre 1984 et août 1985). On constate aussi que les pontes sont plus resserrées dans le temps la seconde année et pourtant les indices sont plus élevés.

II.2.4.3. Fécondité par classe de taille

La moyenne pondérale des tissus séchés a été calculée par classes de taille de 3 mm pour chaque prélèvement (fig. II-25). Les grands individus sont plus précoces que les petits : prise de poids en avril 1984 et mars 1985 pour la classe 50-52 mm, alors qu'elle a lieu un mois plus tard pour ceux de la classe 38-40 mm (mai 1984 et avril 1985). Le décalage se résorbe lors du deuxième engraissement. L'augmentation pondérale est également supérieure chez les grands individus, ce qui sous-entend une fécondité supérieure ; la limite pourrait se situer aux environs de 44 mm.

Cette figure met également en évidence un des problèmes auquel nous avons été confrontés, à savoir la difficulté de récolter des petits individus, de taille inférieure à 40 mm. Deux raisons sont possibles :

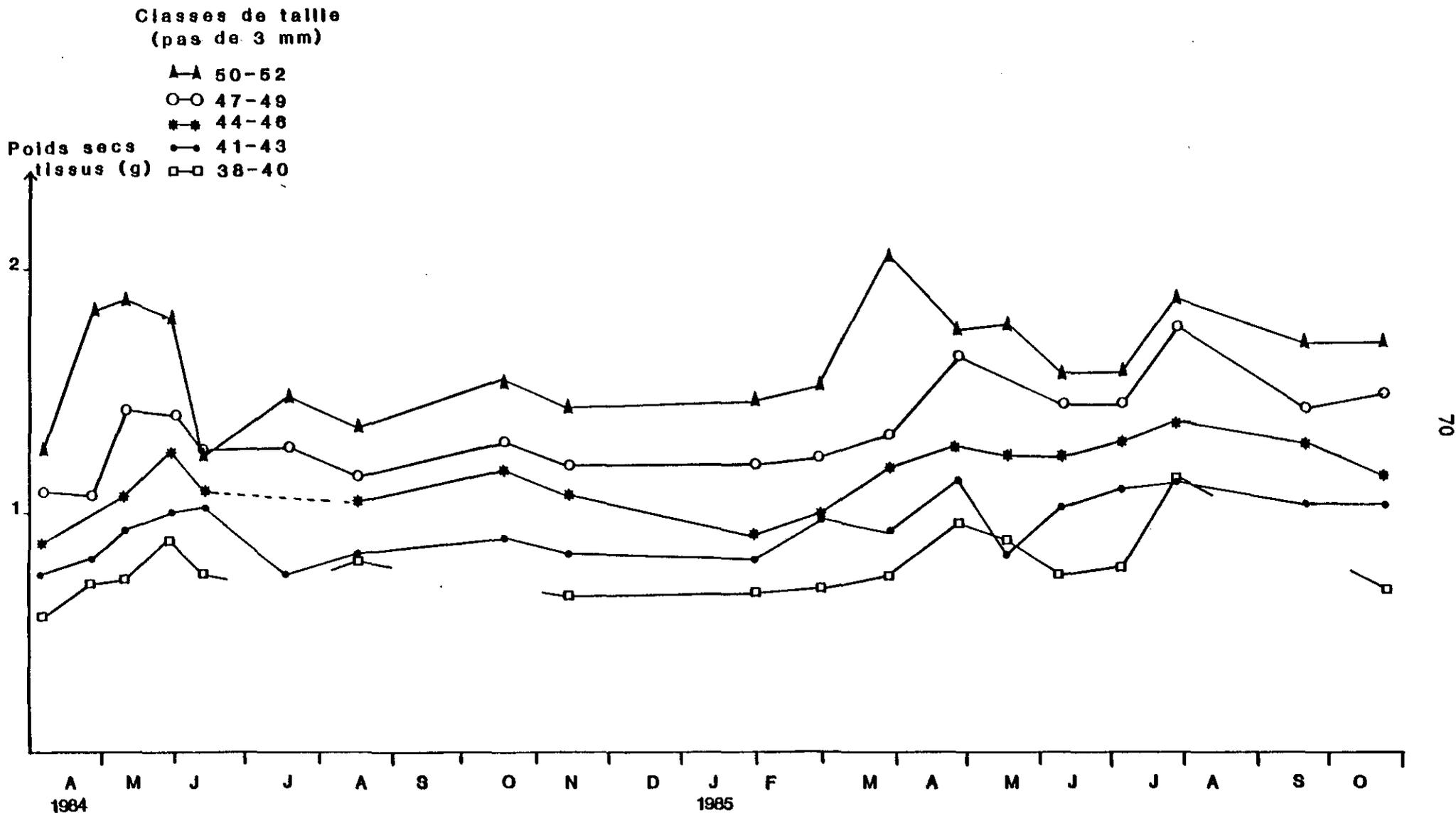
- la drague à praire, une fois la partie inférieure colmatée par du treillis, pêche beaucoup moins bien,
- les individus de petites tailles se font rares dans la population, signe d'un vieillissement dû au mauvais recrutement.

II.2.4.4. Conclusion

La praire, à la différence des deux espèces précédentes, est mature toute l'année dans le golfe, un léger fléchissement de la maturité se faisant sentir en mars. Le maximum d'émission des gamètes a lieu en mai-juin et d'août à octobre selon les années.

Sur le banc de la Catheue, un peu plus au sud dans le golfe, les praires suivent les mêmes variations saisonnières, le ralentissement hivernal s'étalant de décembre à mars (BERTHOU, 1983) ; des conditions "climatiques" et sédimentaires très proches dans les deux sites expliquent la similitude.

Fig. II.25 Evolution du poids sec par classe de taille pour VENUS VERRUCOSA



En rade de Brest, la ponte démarre en août et dure jusqu'en novembre et elle semble unique d'après les données de DJABALI et YAHIAOUI (1978) ; le fléchissement hivernal a lieu au même moment que dans le golfe.

Dans l'archipel des Glénans, le stade de maturité maximale apparaît lié à la valeur thermique 9°C et la ponte est quasi présente toute l'année (GLEMAREC et BOURON, 1978). Cette valeur est la même que dans le golfe, mais le site étant situé plus sud, le seuil apparaît plus tôt dans l'année.

L'étude sur les classes de taille a permis de mettre en évidence le déficit sur les petits individus. Les individus les plus âgés ont une fécondité plus grande. Pour BERTHOU et LE GALL (1979), les classes de taille inférieures à 40 mm ont une faible fécondité individuelle et, en conséquence, une faible contribution à la fécondité du stock ; actuellement, la taille minimale des individus participant à la fécondité du stock est de 44 mm, d'après notre étude.

II.2.5. - L'amande de mer

Deux séries de travaux seulement ont traité à la sexualité de Glycymeris glycymeris : LACAZE-DUTHIERS, en 1854, pour qui l'amande était une espèce gonochorique et LUCAS (1964-1965), qui a décelé un hermaphrodisme juvénile suivi d'un hermaphrodisme successif protandrique chez l'adulte.

Le cycle de reproduction de l'espèce dans le Golfe Normano-Breton a été établi après examen des 3759 individus récoltés.

La gonade, qui prend une ampleur considérable à la pleine maturité, est d'un brun rougeâtre chez la femelle et blanche chez le mâle.

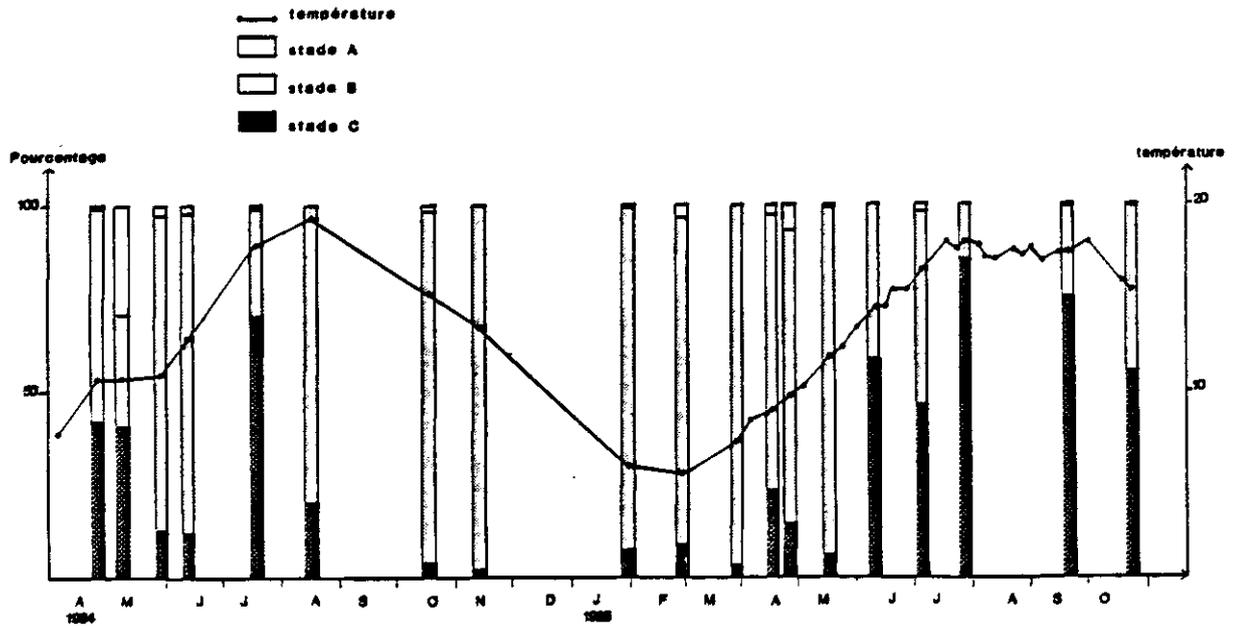
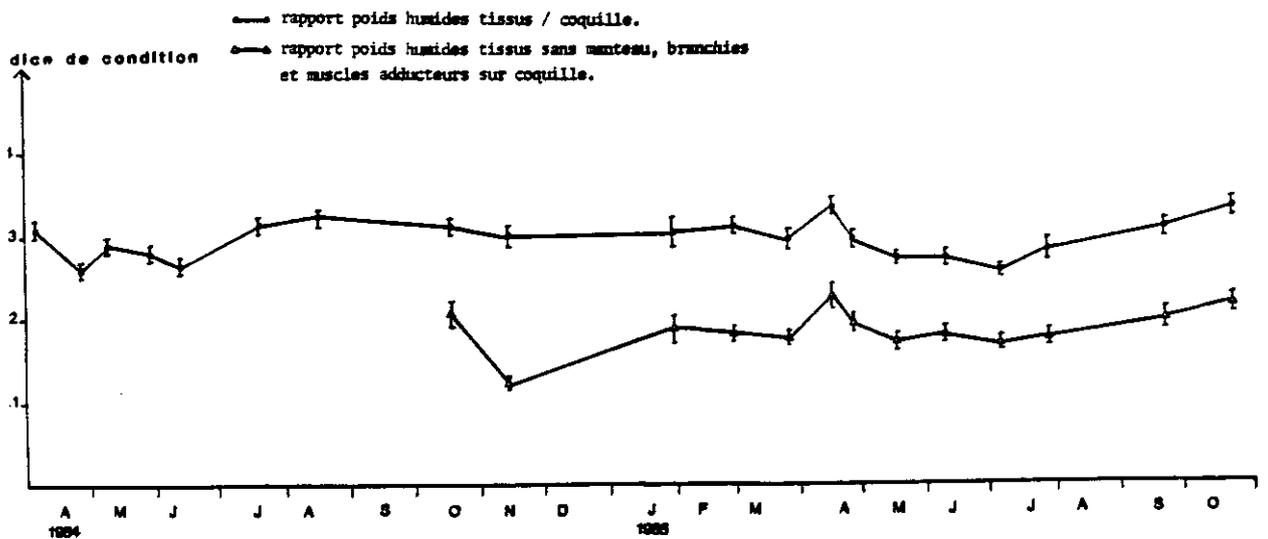
II.2.5.1. Variation macroscopique de la gonade

Le sex-ratio, établi sur l'ensemble des prélèvements, est équilibré (0,53).

La fréquence des individus de sexe indifférencié ne dépasse pas 10 %, exception faite du prélèvement de mai 1984 (fig. II-26). La reproduction s'étale sur toute l'année, avec un fléchissement hivernal (d'octobre à mars) et un autre plus léger en juin ou juillet selon l'année. La proportion de femelles prêtes à pondre est la plus importante en juillet. Les conditions climatiques éprouvantes de l'hiver 1984-1985 se répercutent sur les femelles : moins de stade C en avril 85 que l'année précédente.

L'étude histologique montre que les ovocytes libres dans les acini sont entourés d'une gangue muqueuse, de forme ovale, d'un diamètre moyen de 150 μm . Dans les acini, il existe toujours deux générations de gamètes, à deux stades d'évolution différents.

Chaque génération évolue parallèlement et la gametogénèse s'effectue tout au long de l'année par vagues successives. Ceci explique le très faible pourcentage d'individus non sexués.

Fig. II.26 Variations de l'état macroscopique de la gonade chez *Glycymeris glycymeris*Fig. II.27 Cycle pondéral saisonnier de *Glycymeris glycymeris*

Dans les prélèvements de fin mai et de juillet, des espaces vides dans la gonade suggèrent une ponte. Par contre, d'octobre à mars, les poussées ovocytaires se poursuivent, mais il n'y a pas de ponte ; les ovocytes sont lysés dans la gonade, et le matériel vitellin est rejeté au centre des acini.

II.2.5.2. Indice de condition

L'indice de condition, établi cette fois sur les poids de matières humides ne met pas en évidence de grandes variations saisonnières (fig. II-27). Malgré tout, le cycle pondéral concorde parfaitement avec le cycle macroscopique : une ponte en avril, une autre en octobre, retardée en 1985, et une autre beaucoup plus légère en juin.

II.2.5.3. Discussion

Glycymeris glycymeris se reproduit de la même manière que Venus verrucosa : il n'y a pas de repos sexuel total, la maturité s'étale sur l'année, les variations pondérales saisonnières restent faibles. Les valeurs de l'indice de condition pour l'amande sont en moyenne supérieures à celles de la praire, ce que l'on peut expliquer par une coquille proportionnellement plus légère.

En rade de Brest, les stades indifférenciés sont encore moins nombreux (3 % de la population), et les individus prêts à pondre représentent toujours plus de 50 % de la population ; LUCAS (1975) note quand même un très léger fléchissement en juin, et un autre plus marqué durant l'hiver. Les ovocytes avec leur gangue ont une taille légèrement supérieure (170 μ m).

Toutes ces remarques laissent supposer que le Golfe Normano-Breton est un milieu moins favorable que la rade de Brest au développement de l'espèce. Celle-ci s'est pourtant très bien adaptée, puisque BLANCHARD et col. (1983) évaluent la production annuelle à plus de 11.000 tonnes dans le secteur de dragage (750 km²).

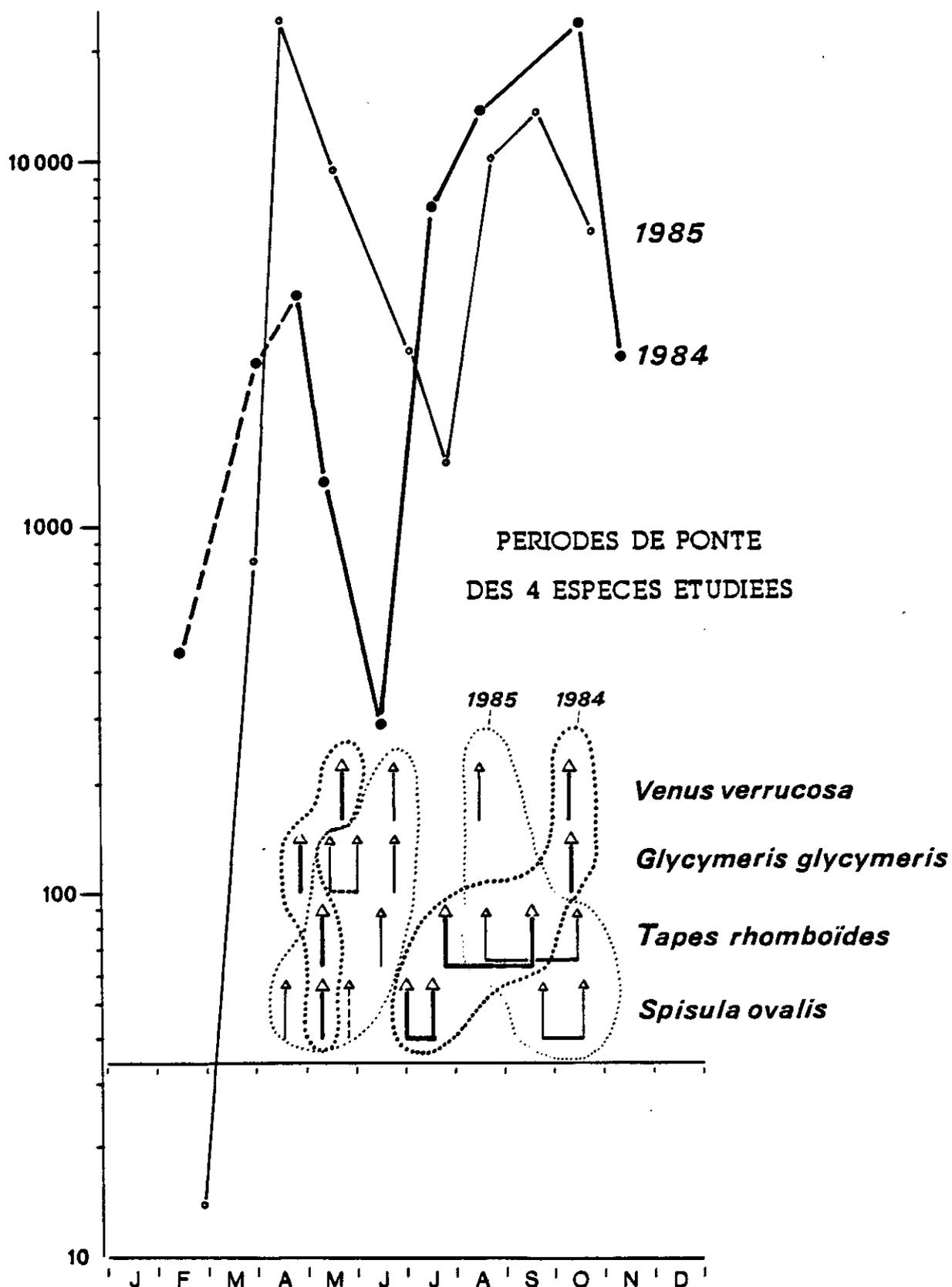
Actuellement, l'amande fait l'objet d'une capture accessoire lors de la pêche à la praire et les tonnages débarqués à Granville avoisinent les 500 tonnes par an.

II.2.6. - Les larves de bivalves

Les larves de bivalves correspondent à 10,5 % du zooplancton total, et à 70 % du total des larves de mollusques (moyenne annuelle) ; au vu des densités d'adultes récoltées à la basse le Marié, on peut considérer que le total des larves de bivalves représente celui des quatre espèces principales.

La figure II-28 représente l'évolution saisonnière des larves de bivalves. On observe, qu'après les faibles températures de l'hiver 1984-1985, les périodes d'abondance maximale sont décalées d'environ trois semaines à un mois. Ainsi une densité de 1.000 larves pour 10 m³ observée début mars 1984 n'apparaît que fin mars en 1985. Le minimum d'abondance, présent dès la mi-juin 1984, n'est observé en 1985 qu'au cours de la seconde quinzaine de juillet. Le décalage se retrouve au niveau du maximum d'abondance automnale.

Fig. II.28 : EVOLUTION SAISONNIERE DU "TOTAL LARVES DE BIVALVES"

Nb / 10 m³ AU POINT "BASSE LE MARIE" ET A UN POINT VOISIN (---●---)

Si l'on compare ces densités larvaires aux périodes de ponte déterminées précédemment, on constate que les deux schémas sont superposables ; le déplacement du minimum estival correspondant principalement au recul de la seconde période de ponte de Tapes rhomboïdes et Spisula ovalis.

Par ailleurs, il est intéressant de noter, qu'en avril 1985, l'abondance des larves de bivalves est six fois celle observée en 1984 à la même période, ce qui correspond aux plus fortes valeurs de l'indice de condition en 1985 pour les 4 espèces. Les pontes plus tardives auraient donc produit un nombre de larves plus important au printemps.

CONCLUSION

L'hyperspécialisation du port de Granville, vivant à 85 % de la praire, a conduit à la situation actuelle, à savoir un stock en déclin et la nécessité d'une reconversion de la flotille de pêche vers des espèces considérées jusqu'à présent comme accessoires (amande de mer et même palourde). Il faut donc envisager une gestion rationnelle de ces stocks. Dans cette optique, la connaissance de cycles de maturité sexuelle devient un point essentiel dans la définition de calendriers de pêche.

Cette étude, menée sur un an et demi, a montré la similitude des processus reproductifs entre Spisula ovalis et Tapes rhomboïdes d'une part, Venus verrucosa et Glycymeris glycymeris d'autre part. Les émissions maximales de gamètes sont réalisées d'avril à octobre, époque de l'année où il vaudra mieux éviter la pêche. L'analyse de la fécondité par classe de taille permet de trouver le seuil au dessus duquel les individus participent activement à la fécondité du stock. Cette taille est donc proposée comme taille minimale marchande, pour que chaque individu de ces populations puisse participer au moins une fois au renouvellement du stock.

Le suivi des abondances larvaires dans le plancton, mené simultanément à celui de l'évolution de la gonade, permet de vérifier la fiabilité de chacune des deux observations et d'analyser plus en détail les résultats.

La technique stéréologique appliquée à l'histologie quantitative se révèle très profitable pour la connaissance des processus chronologiques de la maturation des ovocytes et, a terme, à l'évaluation du nombre d'ovocytes dans la gonade. L'aspect diffus de celle-ci nécessite néanmoins d'aborder cette estimation avec précaution.

II.3. - ETAT ACTUEL DE LA PROLIFERATION DE LA CREPIDULE (*Crepidula fornicata*) DANS LE GOLFE NORMANO-BRETON

Dans le cadre de l'étude concernant l'inventaire et l'écologie des principaux mollusques filtreurs du Golfe Normano-Breton, ce chapitre n'est qu'un complément destiné à faire le point en 1985 sur la prolifération d'une espèce exogène.

Une étude particulière aurait demandé d'autres moyens d'échantillonnage et une analyse plus approfondie des paramètres du milieu à l'intérieur et à l'extérieur des peuplements pour en expliquer sa répartition.

II.3.1. - Rappel de la biologie de l'espèce

Crepidula fornicata est un gastéropode marin qui présente deux caractéristiques essentielles, l'une liée à la sexualité, l'autre au mode alimentaire.

a) Sexualité : Cette espèce réalise une fécondation interne, au moyen d'un pénis, évitant une dispersion des gamètes dans l'eau de mer comme cela est souvent le cas chez les mollusques marins ; cela garantit un taux maximum de fécondation. De plus, la femelle conserve les œufs (10.000 à 25.000 d'après MARTEIL 1963) dans des sacs ovigères ou cupules, durant les 3 semaines que dure l'incubation, et les larves véligères qui en sortent ont une vie pélagique très brève, d'une quinzaine de jours, évitant ainsi une forte mortalité par prédation des animaux filtreurs, de même qu'une vaste dispersion géographique.

Une autre caractéristique de cette espèce réside dans le fait que les individus s'empilent les uns sur les autres, formant ainsi des chaînes de plusieurs centimètres de hauteur. L'espèce étant hermaphrodite protandre, les derniers arrivés, au sommet, sont mâles, et fécondent les individus plus âgés du bas de la chaîne, qui eux sont femelles (*). Il y a autofécondation, à l'intérieur d'une même chaîne, ce qui renforce l'idée de cohésion du peuplement.

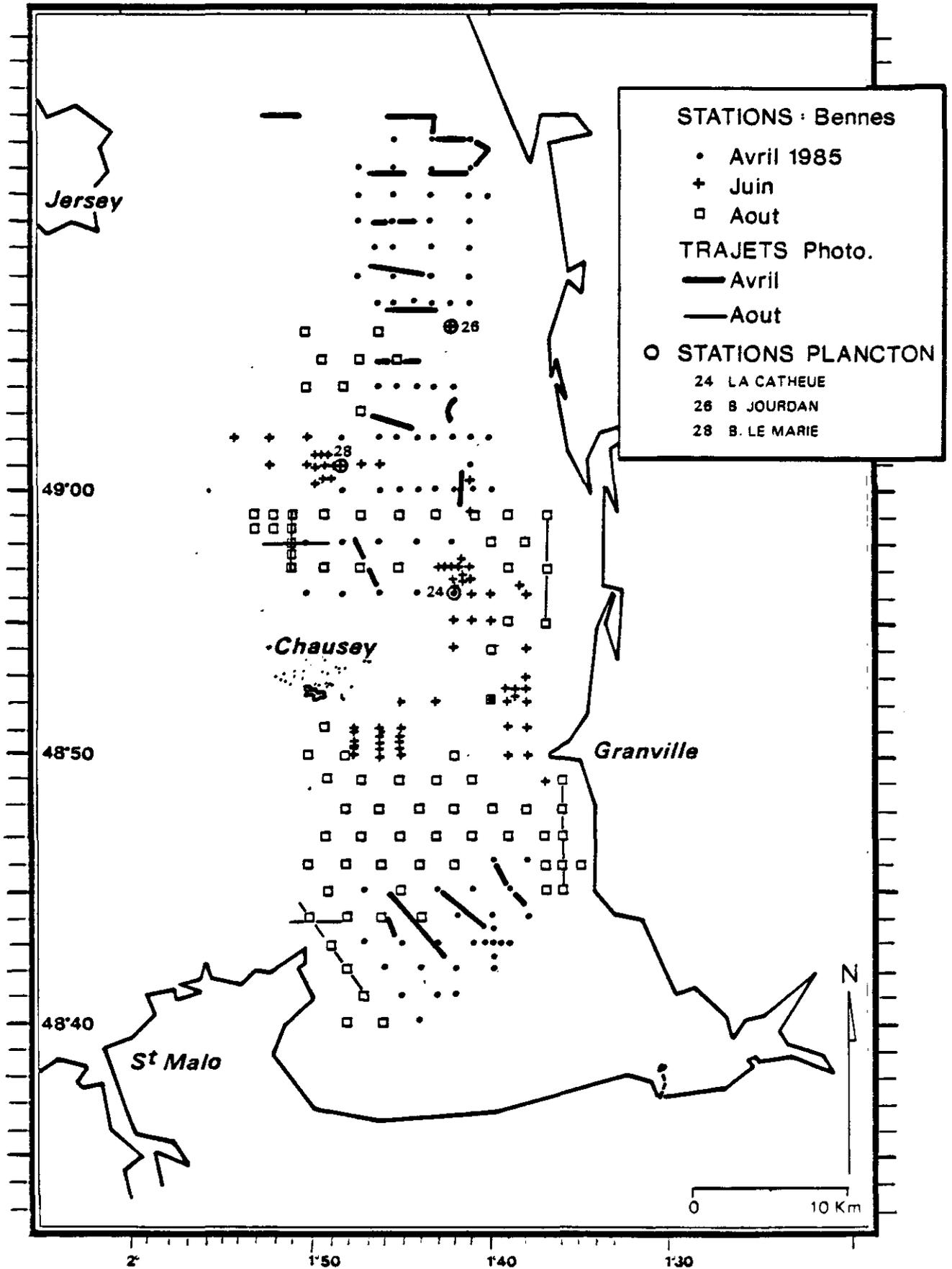
L'étalement des pontes pendant tout l'été, et l'importance de chacune d'elle, contribuent au développement rapide du peuplement, supplantant les espèces en place et les éliminant.

b) Alimentation

La crépidule est un gastéropode filtreur dont les filtres, ou cténidies sont capables de retenir les particules en suspension dans l'eau de mer, qui sont amenées vers l'organisme par des battements ciliaires. Une fois captées, les particules sont enrobées dans du mucus et dirigées vers la bouche où elles sont, soient ingérées comme nourriture, soient rejetées comme pseudofèces.

Dans sa thèse, COUM (1979), citant des travaux anglais, donne un taux de filtration de 250 ml par heure, ce qui est supérieur à la moyenne de nombreux bivalves. On peut supposer qu'un peuplement dense recueille ainsi la totalité du seston disponible, au détriment d'autres animaux filtreurs.

(*) (d'où le nom de l'espèce, donné avec humour par LINNE en 1767).

Fig. II.29 *Crepidula fornicata*LOCALISATION DES STATIONS D'ECHANTILLONNAGE
ET DES TRAJETS D'OBSERVATION SOUS-MARINE

On remarque que tout concorde, chez cette espèce, pour que la reproduction et la survie des adultes bénéficient de toutes les garanties, lui assurant ainsi une prolifération maximale, dans les biotopes qui lui sont favorables.

II.3.2. - Prolifération dans le Golfe Normano-Breton

Venue des Etats-Unis au siècle dernier, accompagnant des transports d'huîtres en Grande Bretagne, la crépidule envahit les côtes européennes à partir de la mer du Nord, gagnant progressivement celles de la Manche. Mais c'est surtout lors du débarquement de juin 1944 que l'espèce, fixée sur les coques de bateaux, s'implante en Normandie, d'abord en baie de Seine, puis en rade de Cherbourg où elle prolifère (MARTEIL 1963, de KERGARIOU et col. 1979). Elle franchit ensuite le cap de la Hague et gagne rapidement les secteurs ostréicoles de la Manche Ouest. Les transports fréquents d'huîtres entre la Bretagne nord et la façade Atlantique font, qu'actuellement, elle est présente sur tout le littoral (DESLOUS-PAOLI, 1984).

Les premières observations de cette espèce dans le Golfe Normano-Breton sont faites par RETIERE en 1976 dans le secteur de Carteret, où il mentionne la présence de quelques juvéniles (RETIERE, 1979), par DUPOUY et LATROUITE en 1974 en baie de St Brieuc, où l'on observe actuellement que le taux de coquilles St Jacques "parasitées" s'est accru régulièrement depuis 10 ans. D'abord implantée dans le secteur de Paimpol, à l'ouest de la baie, la crépidule a gagné progressivement l'ensemble de la pêcherie par vagues successives.

En baie du Mont St Michel, l'espèce s'est développée devant les installations mytilicoles et nos propres observations (BLANCHARD, 1982) font état de densités élevées dans ce secteur. On remarque même depuis peu que les grands crustacés (homards, araignées) portent des crépidules, ce qui s'expliquerait par des concentrations larvaires très élevées.

II.3.3. - Dates et méthodes d'échantillonnage

Afin d'éviter une dispersion des efforts pour cette étude complémentaire, nous nous sommes volontairement limités à un secteur géographique, situé le long des côtes normandes, où la prolifération de l'espèce est mentionnée par les professionnels, et où la gêne qu'elle provoque sur les pêcheries est la plus forte.

Le secteur d'étude (figure II-29) est limité au nord par le havre de St Germain (49° 15 N) et à l'ouest par la longitude de 1° 50 W, passant par la pointe du Grouin de Cancale, et la grande île de Chausey. Une extension au nord-ouest de cet archipel s'est avérée nécessaire du fait des fortes concentrations rencontrées. A terre, la limite d'investigation est le zéro des cartes marines.

II.3.3.1. Echantillonnage

Du 15 au 27 avril 1985, une première campagne à bord du N/O THALIA nous permet de dépouiller 88 stations. Du 3 au 9 juin, une deuxième mission à bord du N/O PELAGIA, réalisée grâce à la collaboration de l'équipe pêche du Centre de Brest (P. BERTHOU),

TABLEAU II-8
Densité de crépidules par station-Cotentin 1985

N°	Benne 1	Benne 2	x/O,25m2	N°	1	2	x/O,25 m2	n°	1	2	x/O,25 m2
1	2193	28	110,5	114	8	-	8	213	7	0	3,5
4	2	1	1,5	118	19	-	19	215	1	0	0,5
6	468	0	234	119	3	-	3	217	0	17	8,5
8	1	0	0,5	120	12	-	12	218	0	1	0,5
9	29	0	14,5	122	5	-	5	219	0	1	0,5
10	9	0	4,5	123	62	-	62	222	0	2	1
12	4	3	3,5	124	4	-	4	224	0	35	17,5
15	3	0	1,5	125	10	-	10	225	3	12	7,5
16	0	4	2	126	35	-	35	226	220	0	110
20	53	80	66,5	132	14	-	14	227	49	0	24,5
21	30	0	15	133	7	-	7	228	31	34	32,5
22	3	26	14,5	137	3	-	3	229	25	0	12,5
23	21	5	13	138	5	-	5	233	9	0	4,5
28	0	8	4	140	23	-	23	234	5	17	11
29	11	0	5,5	142	40	-	40	235	6	0	3
30	16	0	8	143	5	-	5	236	0	10	5
33	5	0	2,5	145	5	-	5	238	16	377	196,5
34	11	5	8	147	4	-	4	239	25	45	35
35	0	22	11	149	171	-	171	240	0	21	10,5
36	0	8	4	150	5	-	5	241	26	3	14,5
41	0	28	14	151	3	-	3				
42	0	3	1,5	152	51	-	51				
43	8	12	10	153	9	-	9				
45	0	5	2,5	155	8	-	8				
47	0	2	1	157	8	-	8				
48	11	3	7	158	38	-	38				
51	4	0	2	162	4	3	3,5				
52	0	6	3	163	0	53	26,5				
53	557	16	286,5	164	228	16	122				
55	3	0	1,5	165	3	15	9				
56	0	1	0,5	167	7	0	3,5				
60	0	574	287	168	0	3	1,5				
61	2	82	42	170	5	4	4,5				
62	1	0	0,5	171	2	0	1				
64	16	19	17,5	173	25	3	14				
68	0	13	6,5	175	9	89	49				
69	70	0	35	176	22	1	11,5				
70	151	11	81	177	160	18	89				
71	17	0	8,5	178	15	3	9				
72	9	3	6	181	24	4	14				
73	183	54	118,5	183	13	12	12,5				
74	49	10	29,5	185	0	1	0,5				
75	104	68	86	186	2	1	1,5				
78	4	0	2	188	78	8	43				
79	19	15	17	190	10	0	5				
80	0	20	10	193	0	14	7				
83	8	0	4	194	0	350	175				
84	10	6	8	195	98	0	49				
85	24	9	16,5	197	170	0	85				
86	19	10	14,5	200	7	6	6,5				
87	2	0	1	201	3	4	3,5				
88	0	3	1,5	202	3	0	1,5				
90	36	-	36	203	15	0	7,5				
92	7	-	7	208	0	7	3,5				
107	6	-	6	209	0	2	1				
111	2	-	2	210	5	26	15,5				
113	5	-	5	211	15	21	18				

prospecte 73 stations dans ce secteur. Une troisième campagne, du 22 août au 1er septembre à bord du N/O THALIA, permet de réaliser 81 stations, nous donnant ainsi une vision d'ensemble de la zone, avec un total de 242 stations, sélectionnées préalablement pour échantillonner régulièrement avec des intervalles d'un mille.

Les aléas de la météorologie et des problèmes techniques n'ont pas permis de réaliser l'ensemble des stations escomptées, notamment dans la partie nord du secteur. Par contre, certaines zones ont été plus étroitement quadrillées en juin.

Les prélèvements sont réalisés à la benne Hamon prélevant 0,25 m², à raison de 2 bennes à chaque station en avril et août, et une seule benne par station en juin.

Chaque individu prélevé est mesuré sur la longueur droite. Parallèlement aux échantillonnages quantitatifs, des observations directes par télévision et photographies sous-marines nous ont permis d'estimer les densités présentes sur le fond en recoupant les stations de bennes. Au total 23 trajets d'observations totalisant dix heures d'enregistrement (cf annexes II-7, II-8, II-9) ont été effectués.

Les larves de crépidules ont été prélevées avec un filet à plancton WP2 utilisé verticalement, de 80 µm de vide de maille. La variation saisonnière a été suivie mensuellement de février à novembre 1984 en trois points du secteur Cotentin Centre (fig. II-28 : points 24, 26, 28), ainsi qu'à la basse le Marié (point 28), de février à octobre 1985. Les répartitions spatiales ont été établies sur une zone similaire à celle du benthos au cours de cinq campagnes : mai, juin et novembre 1984, ainsi qu'avril et août 1985.

Parallèlement, la température de l'eau près du fond a été enregistrée en continu, d'avril à juin 1984 et de mars à octobre 1985, par immersion d'une sonde Aanderaa sur le point basse le Marié. La température était relevée ponctuellement à chaque mission à l'aide d'un thermomètre à renversement.

II.3.3.2. Critique de la méthode d'échantillonnage

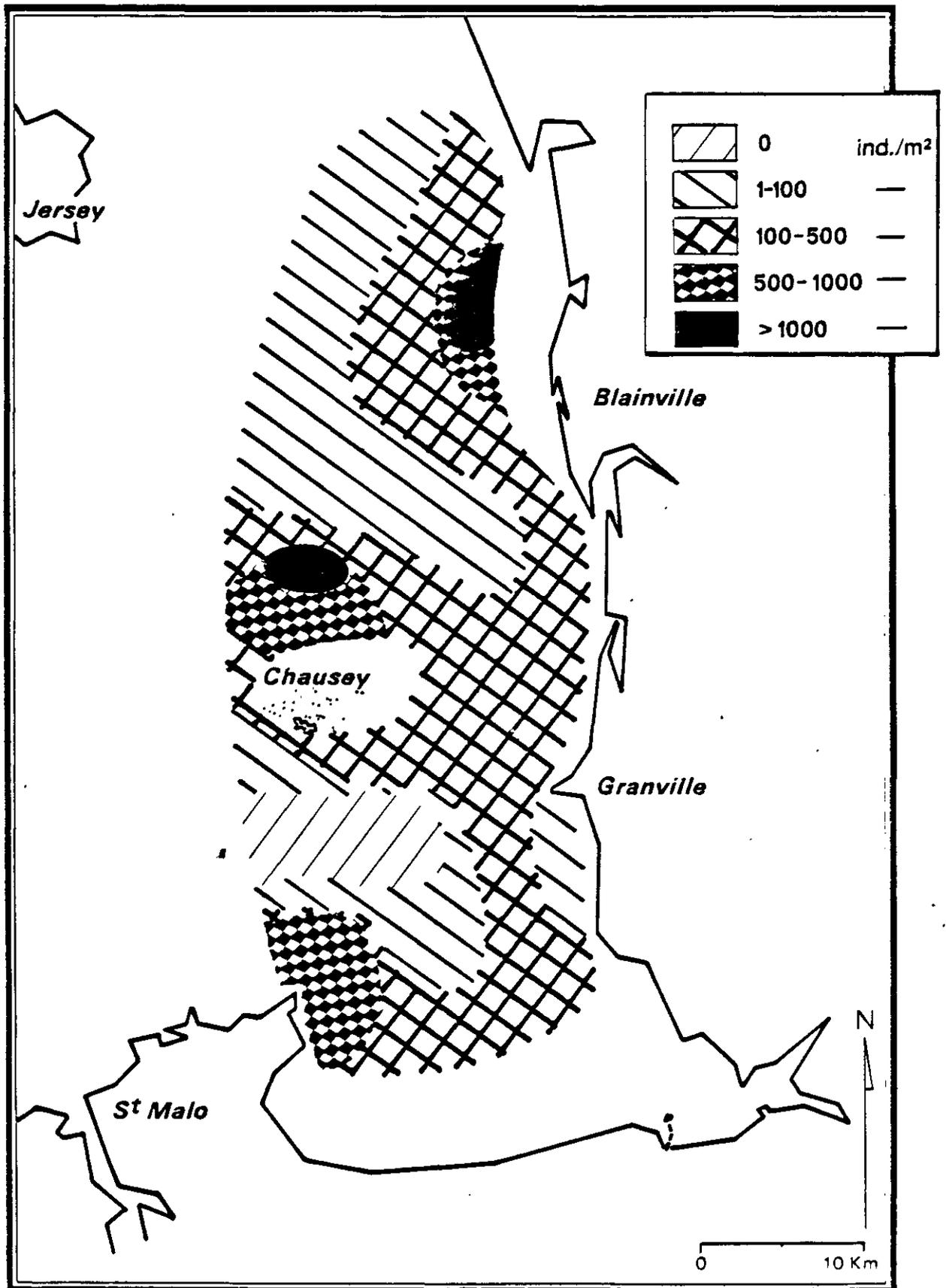
Les populations de crépidules ne sont généralement pas réparties de façon uniforme sur le fond. S'il est vrai que l'on rencontre souvent des individus isolés, à raison de quelques-uns par mètre carré, on observe fréquemment des amas, couvrant plusieurs dizaines de mètres carrés où les densités sont importantes.

Pour de telles répartitions, l'échantillonnage aveugle à la benne n'est donc pas le meilleur moyen, mais ces prélèvements s'inscrivant dans le cadre de l'étude plus large sur les principaux bivalves, nous avons conservé cet outil plus adapté à ces espèces réparties uniformément, et fait l'observation en parallèle sur les crépidules, en étant conscients que l'inadéquation de l'engin de prélèvement ne nous donnerait qu'une estimation des densités assortie d'une large erreur. Une drague par exemple, aurait été beaucoup plus adaptée pour cet échantillonnage.

Fig. II.30

Crepidula fornicata

ZONES D'ISODENSITE EN MILIEU INFRALITTORAL



II.3.4. - Résultats

II.3.4.1. Densité

Dans le tableau II-8, nous avons mentionné les résultats obtenus par benne, en faisant abstraction des stations où l'espèce est absente.

Sur 242 stations, on remarque que la crépidule figure dans plus de la moitié, avec des densités allant de 1 à 2193 individus pour 0,25 m², soit près de 9000 par m² à la station 1 au nord ouest de Chausey.

Les densités les plus importantes sont relevées essentiellement dans trois secteurs :

1. Sur les platiers rocheux devant Blainville avec des valeurs moyennes de 287 crépidules au mètre carré.
2. Dans le secteur des Ardentes, au nord ouest de Chausey, dans une zone de maërl envasé.
3. Autour de la pointe de Cancale, dans une zone de cailloutis.

Par contre, les secteurs les plus pauvres sont situées au centre de la zone sud Chausey dans une zone supérieure à 15 m de profondeur ainsi que sur le banc de la Catheue, qui est une dune hydraulique de sable fin.

Nous avons reporté sur la figure II-30, la répartition de la crépidule sous forme synthétique d'isoconcentration. Nous n'avons pas inclus dans cette évaluation les données recueillies antérieurement sur le secteur, de façon à donner un état daté de la prolifération.

Nous n'avons pas non plus pris en compte les observations faites sur l'estran par D. HAMON et B. GUILLAUMONT (cf. thème IV "Estrans") pour lesquels un peuplement à forte concentration est établi en bas de plage, de Granville au havre de Regnéville, ce qui expliquerait les densités trouvées devant cette zone.

La moyenne générale, pour l'ensemble des prélèvements, est de 18,8 individus pour 0,25 m², soit 75,2/m² (S (écart type) = 80,3).

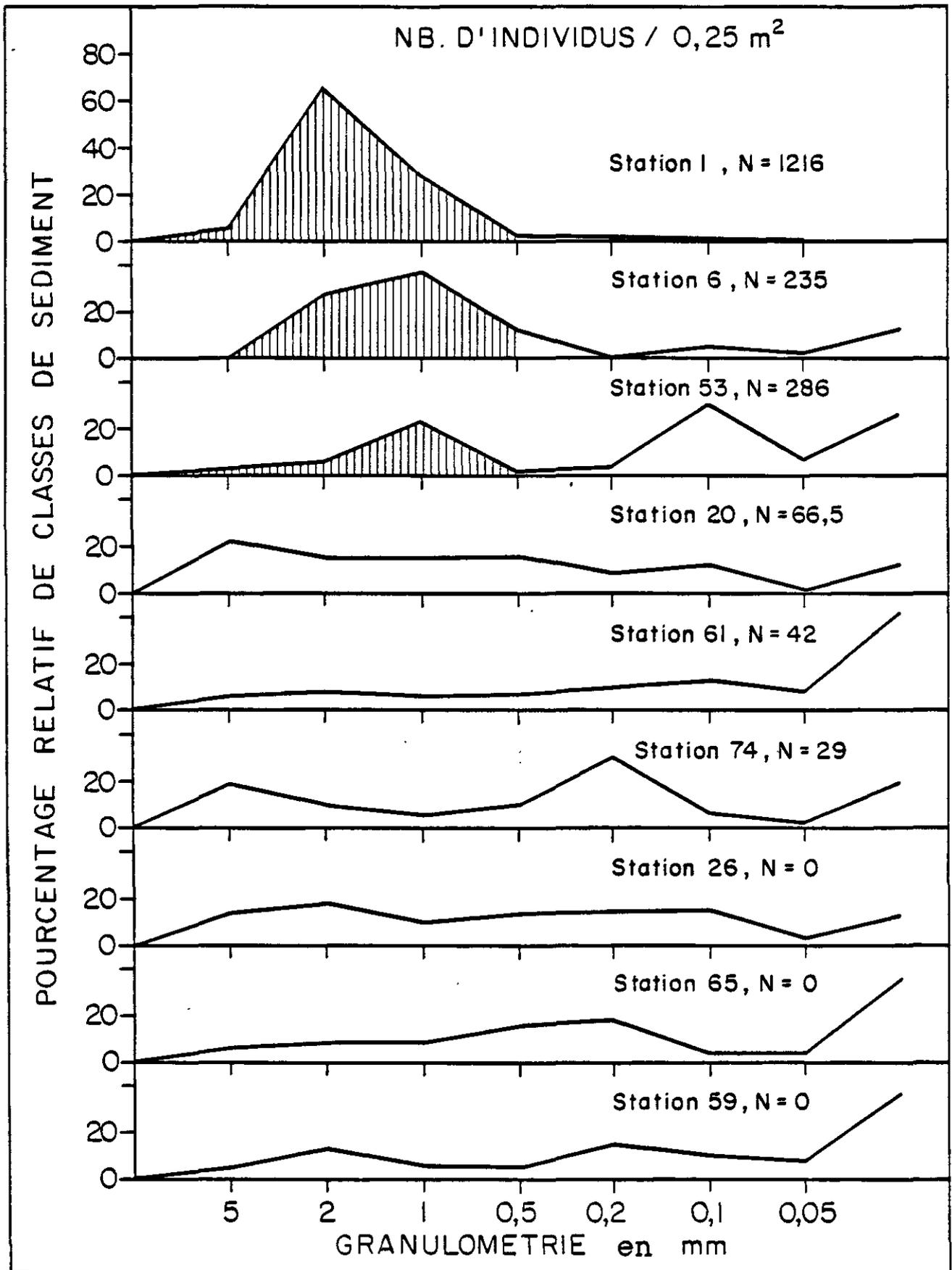
Les limites de la zone d'étude définie ci-dessus encerclent une surface de 1100 km² infralittorale, calculée par digitalisation. On estime ainsi la population de crépidules sur l'ensemble du secteur à $18,8 \times 4 \times 1100 \times 10^6 = 8,27 \times 10^{10}$, soit plus de 80 milliards d'individus (S = $35,3 \times 10^{10}$).

II.3.4.2. Biomasse

En utilisant les mesures réalisées sur 200 individus récoltés face à Blainville (station 53), nous obtenons les relations suivantes, avec L = longueur droite de la coquille en mm.

Fig. II.31

Schema montrant le preferendum sedimentaire de la crepidule sur 9 stations



1. Log W1 = 3,125 Log L = 9,467 W1 = poids total frais (g)
2. Log W2 = 3,131 Log L = 10,4559 W2 = poids chair humide (g)
3. Log W3 = 2,503 Log L = 10,201 W3 = poids chair sèche (g)
4. Log W4 = 3,2197 Log L = 10,3731 W4 = poids coquille (g)

L'allométrie 1 nous permet d'obtenir, pour chaque individu mesuré, une correspondance longueur - poids frais. Une valeur moyenne pondérale est donc recalculée pour chaque station.

La moyenne pour l'ensemble des 242 stations est de 33,92 grammes de poids frais total pour 0,25 m² (S = 142,779) soit 135,68 g/m².

Pour l'ensemble du secteur étudié de 1100 km², la biomasse en poids frais est ainsi de 149248 tonnes.

L'écart type ($S = 6.10^5$) est très élevé, du fait du moyen d'échantillonnage inadapté à l'espèce comme nous l'avons déjà souligné.

II.3.4.3. Répartition spatiale des larves

Aux trois zones de densité maximale des adultes sur le fond (figure II-29) correspondent les plus fortes abondances de larves (cf. volume II Etudes pélagiques). Leur densité est telle que leur répartition est à peine déformée par l'hydrodynamisme sur ces trois secteurs.

II.3.5. - Etude du milieu

Sans vouloir expliquer ici les causes de répartition de l'espèce, nous avons corrélié les densités observées avec certains facteurs du milieu, pouvant ainsi appréhender le phénomène.

II.3.5.1. La profondeur

La distribution bathymétrique de la crépidule se situe entre 0 et 50 m, mais c'est surtout à la côte que se trouvent les peuplements denses (COUM, 1979). Une vérification est faite d'après nos observations, en s'appuyant sur les données bathymétriques du SHOM suivant l'isobathe 10 m : de 0 à 10 m, la moyenne des densités observées sur 263 bennes est de 25 individus pour 0,25 m², tandis qu'elle tombe à 14 au delà de 10 mètres de profondeur, pour 135 échantillons. L'écart type $S = 160,5$ dans le premier cas, s'explique par une répartition en tâche à la côte, avec des densités parfois très élevées, tandis que la répartition est plus homogène dans le second cas, puisque l'écart type tombe à 41,7.

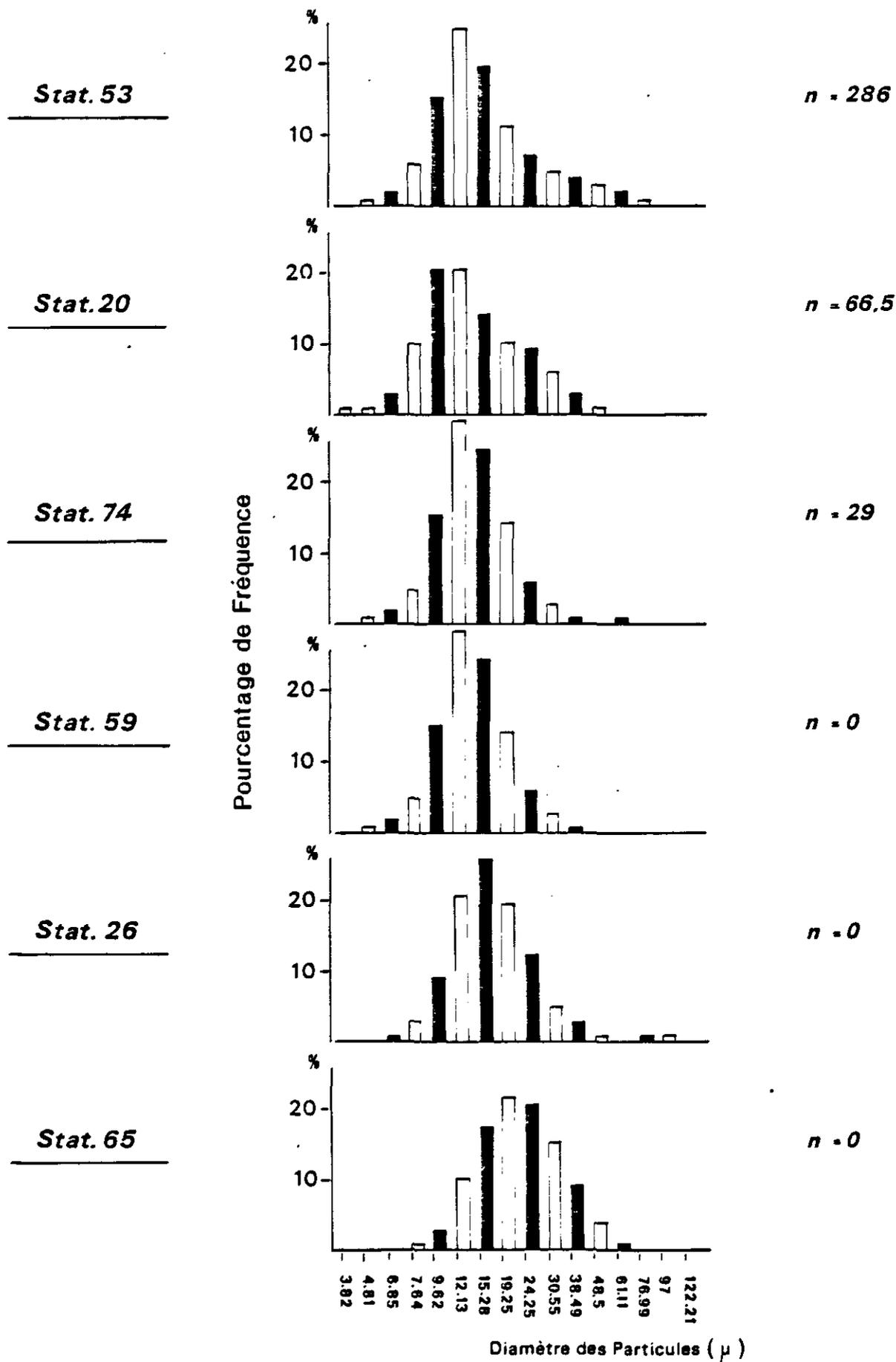
II.3.5.2. Granulométrie

En s'appuyant sur la carte des sédiments superficiels de LARSONNEUR et col.* (cf. chapitre bivalves), on note que l'espèce est présente sur toute la gamme des sédiments, des plus fins aux plus

* LARSONNEUR C., VASLET D., et AUFFRET J.P. 1978. Cartographie des sédiments superficiels de la Manche au 1/500.000e.

Fig. II.33 :

HISTOGRAMME DE TAILLE DES PARTICULES SEDIMENTAIRES <math> < 100 \mu </math> (coûlter c.)
 DENSITE MOYENNE DE CREPIDULES EN 6 STATIONS : Avril 1985



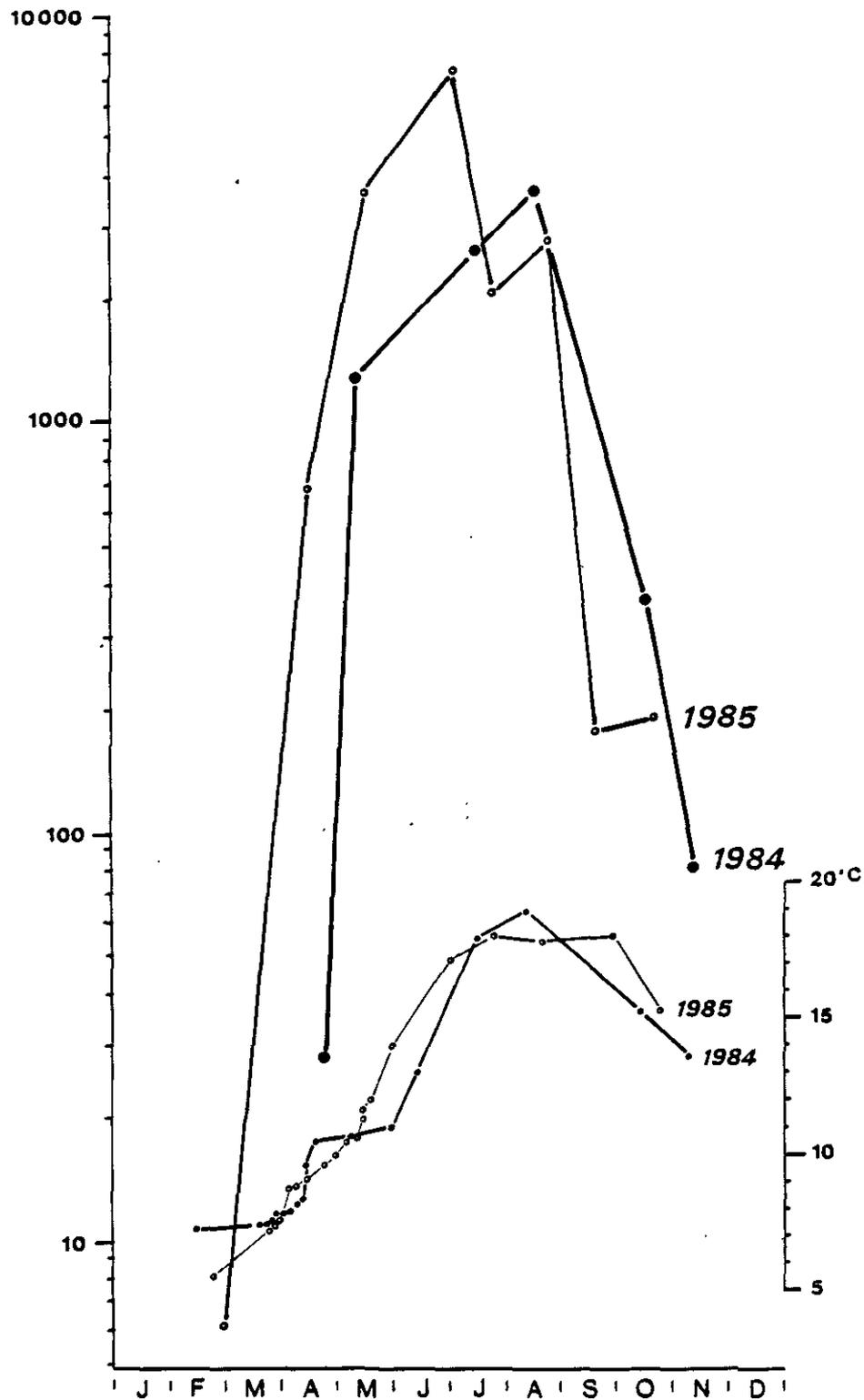
caillouteux. Mais en analysant les valeurs de densité moyenne par station, pour 0,25 m², on relève le gradient suivant sur l'ensemble de la zone d'étude :

cailloutis :	132 crépidules/m ²
vases :	126/m ²
graviers bioclastiques :	106/m ²
sables coquilliers :	66/m ²
graviers lithoclastiques :	43/m ²
sables fins non coquilliers :	17/m ²

Nous avons souligné que les individus des générations successives se positionnaient sur les précédents déjà en place, mais les premiers arrivés s'installent sur un support permettant leur fixation, c'est-à-dire plan, et offrant suffisamment de place pour le développement de l'adulte dont la longueur droite atteint 5 à 6 centimètres, d'où la présence généralement observée sur les blocs et les cailloutis, ou sur les coquilles de gros bivalves offrant des surfaces lisses : spisules, amandes, palourdes, coquilles st Jacques. La présence de densités importantes dans les secteurs envasés s'explique par le choix de coquilles mortes servant de support pour l'installation de la population. Son développement s'auto-entretient ensuite par la seule présence des coquilles mortes de crépidules qui deviennent de nouveaux supports. Ce sont également des coquilles de spisules qui servent de bases aux individus récoltés sur les bancs de sable fin.

Une étude de granulométrie fine, réalisée sur 9 stations d'avril (fig II-31), confirme l'importance de la fraction grossière du sédiment pour l'installation de l'espèce. Plus précisément, nous observons une assez bonne corrélation entre le pourcentage de la fraction granulométrique supérieure à 0,8 mm (sable grossier) et la densité moyenne de crépidules (ci-dessous). Pour ces stations, les teneurs en carbone minéral s'échelonnent de 27 à 54 % et celles de carbone organique de 5 à 9 %.

Fig. II.34 : EVOLUTION SAISONNIERE DES ABONDANCES DE LARVES DE CREPIDULES
ET DE LA TEMPERATURE PRES DU FOND AU POINT BASSE LE MARIE
Nb/10 m³



Une étude de microgranulométrie au Coulter-counter sur 6 de ces stations nous montre (fig. II-33) que les histogrammes de taille des particules sédimentaires inférieures à 100 μm présentent un déplacement du mode, inférieur à 12 μm quand l'espèce est présente et supérieur à 12 μm quand elle est absente. Sans pouvoir expliquer ce phénomène puisque nous n'avons pas analysé la teneur en matière organique, nous pouvons supposer que ces particules < 12 μm sont des débris de fèces et de pseudofèces (les pelotes fécales sont des boulettes ovoïdes de 500 μm de diamètre (DESLOUS-PAOLI, 1984).

II.3.5.3. Biodéposition

Ce dernier auteur estime la production de biodépôts par la crépidule, suivant les saisons, de 15 à 70 mg par heure et par gramme de chair sèche. Ainsi, dans le bassin de Marennes-Oléron, c'est 1,3 tonne qui est déposée, par jour et par hectare.

Sur l'ensemble de la zone du Cotentin, la même analyse avec 73 individus par m^2 donne un résultat moyen de 9 grammes de biodépôts/ m^2 /jour dû à la crépidule (90 kg à l'hectare), avec des valeurs supérieures à 1 kg/ m^2 /jour dans les secteurs de densité maximale observée (st. 1).

En rade de Brest, COUM (1979) propose des chiffres identiques de 7 à 8 grammes par m^2 .

L'augmentation de la teneur en pélites dans le sédiment, due à l'activité de la crépidule, est loin d'être négligeable, et cette couverture de particules fines provoquerait rapidement une asphyxie du milieu, si les zones infestées du golfe n'étaient soumises à un fort hydrodynamisme qui ralentit cette évolution irréversible.

II.3.6. - Evolution de la population

II.3.6.1. Evolution larvaire

Dans le Golfe Normano-Breton, la ponte est continue de février à novembre (fig. II-34), comme la décrivent CHIPPERFIELD (1951), CONKLIN (1897), COUM (1979), LE GALL (1980), LUBET et LE GALL (1972). La période de ponte maximale se situe de juin à août, comme à Luc-sur-Mer (LE GALL, 1980) et en rade de Brest (COUM, 1979).

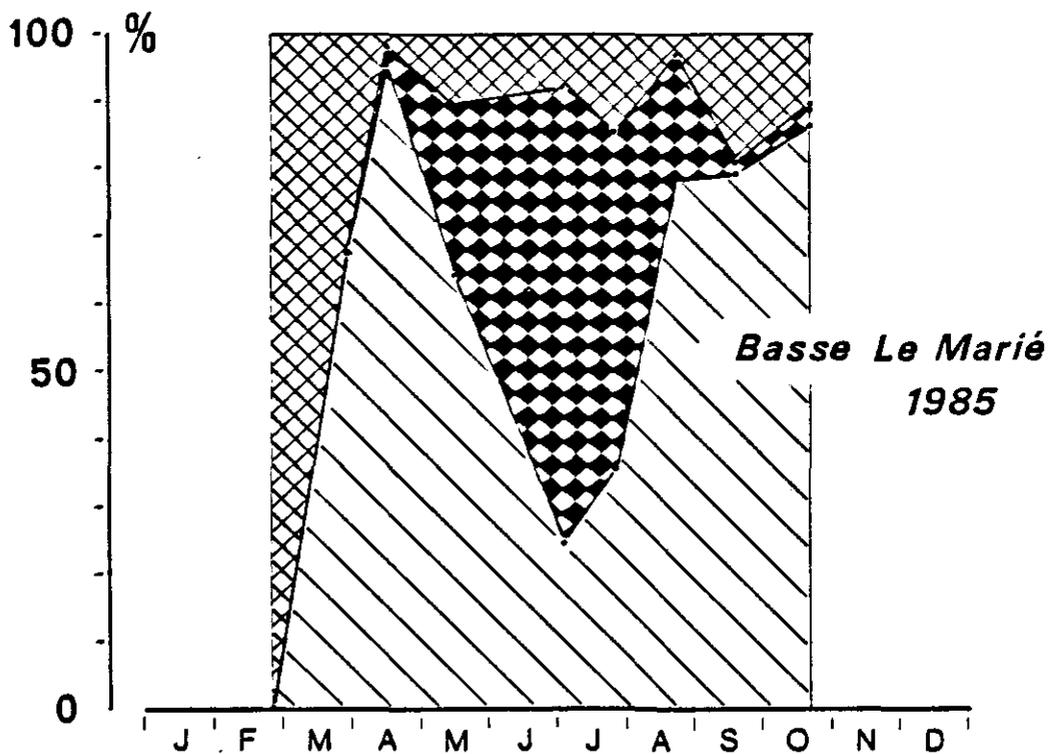
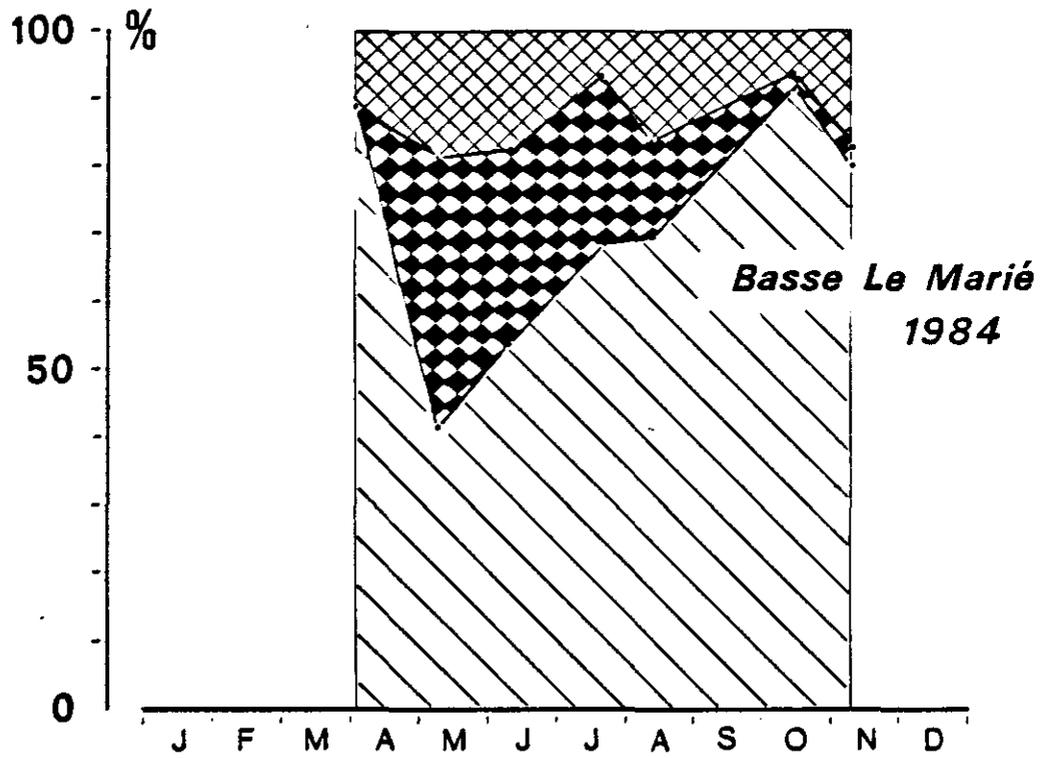
Nous constatons qu'en 1985, malgré un hiver rigoureux ($T^\circ < 6^\circ \text{C}$), les larves de crépidules sont présentes dès la fin février et leur abondance croît très rapidement en avril 1985. A cette date, elle est 30 fois supérieure à celle observée l'année précédente. Ces densités larvaires coïncident avec l'augmentation de la température de l'eau de 7° à $8,5^\circ \text{C}$; or cet accroissement c'est produit une quinzaine de jours plus tôt en avril 1985. Nous serions donc assez proches des conditions de ponte décrites par LE GALL (1980), qui trouve que les crépidules pondent lorsque la température de l'eau à Luc-sur-Mer atteint $7,5^\circ \text{C}$; CHIPPERFIELD (1951), lui, propose un seuil de 10°C .

Par ailleurs, en 1985, les abondances sont plus élevées : le maximum est de 7.700 larves /10 m^3 en juillet 1985 contre 4.800 larves /10 m^3 en août 1984, à la basse le Marié.

Fig. II.35 LARVES MEROPLANCTONNIQUES DE MOLLUSQUES

Evolution des proportions de bivalves et de gastéropodes

 Bivalves
  Gastéropodes
  Crépidules



L'évolution saisonnière des abondances de larves de crépidules est semblable aux trois points suivis en 1984 ; même période d'apparition et densités tout à fait comparables : 997 à 1.365 larves /10 m³ en moyenne annuelle. Le total des larves de mollusques représente 7,8 à 15,8 % du "total zooplancton", l'espèce Crepidula fornicata atteignant à elle seule 1,5 à 2,5 % et jusqu'à 12,1 % de l'échantillon en juillet 1985 à la basse le Marié. Les figures II-35 et II-36 montrent l'importance relative des crépidules au sein des larves méroplanctoniques de mollusques. Ainsi, pour des densités larvaires très proches, nous voyons qu'en pleine période de reproduction (été), les crépidules représentent la majorité des larves de gastéropodes aux deux points côtiers : plus de 90 % à la basse Jourdan et à la Catheue contre 81 % à la basse le Marié. Ce dernier point est situé dans une zone très riche en bivalves (environ huit fois plus que les deux autres stations, BLANCHARD et al, 1983).

Par ailleurs, on observe, qu'en 1985, les plus fortes densités de crépidules relevées à la Basse le Marié (fig. II-34), alors que les abondances de larves de bivalves se maintiennent (cf. fig. II-28), entraînent une augmentation du pourcentage de crépidules au sein des gastéropodes (jusqu'à 88 %).

L'évolution des densités larvaires, ainsi que leur importance relative dans le zooplancton, laissent penser que la crépidule est en pleine expansion dans le Golfe Normano-Breton, alors qu'en Baie de Seine (par exemple), infestée depuis plus longtemps, l'espèce est en phase stationnaire après une période d'explosion démographique (LE GALL, com. pers.).

II.3.6.2. Evolution de la population adulte

Nous avons mesuré la longueur droite de chaque individu récolté au cours des trois campagnes de prélèvement. Le choix de cette longueur a été préféré à la longueur curviligne comme indice de croissance, selon les recommandations de A. COUM (1979). Les histogrammes de tailles correspondant à chaque période sont reportés sur la figure II-37. Nous observons, en avril et juin, deux ensembles à peu près identiques avec plusieurs modes. Le premier, 8 mm en avril, 10 mm en juin, correspond aux individus nés en 1984, un deuxième centré vers 20 mm correspond aux individus âgés de 2 ans ; un troisième pic distinct, vers 30 mm, correspond aux individus âgés de 3 ans. Au delà, les modes ne sont plus distincts.

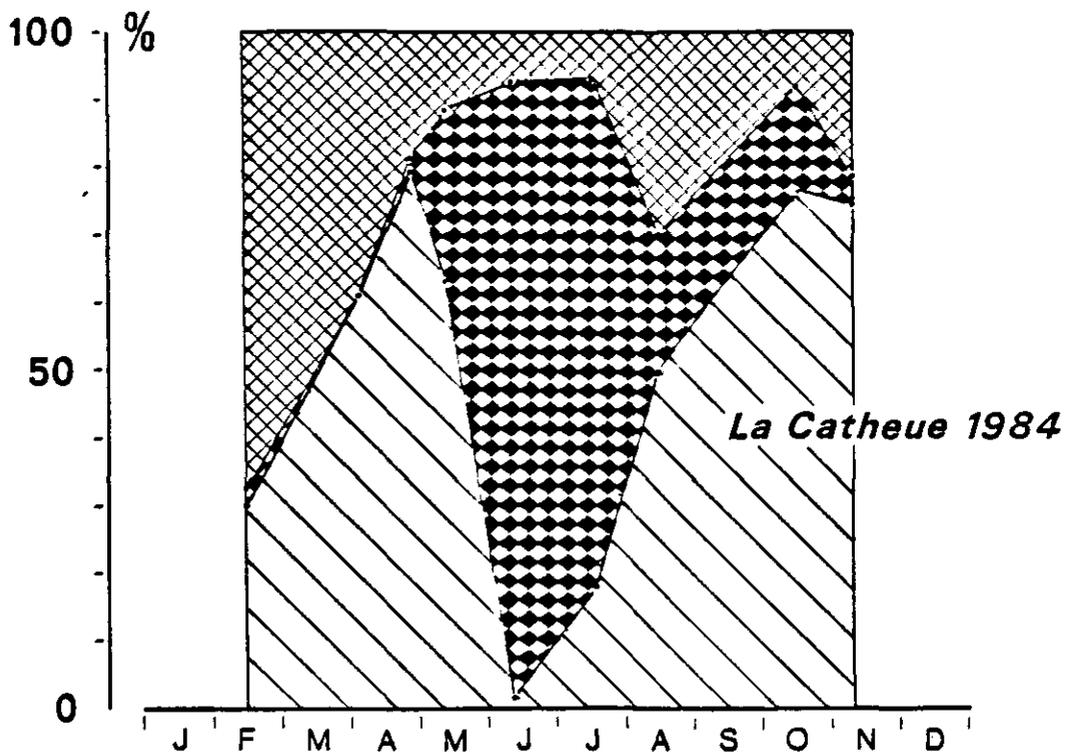
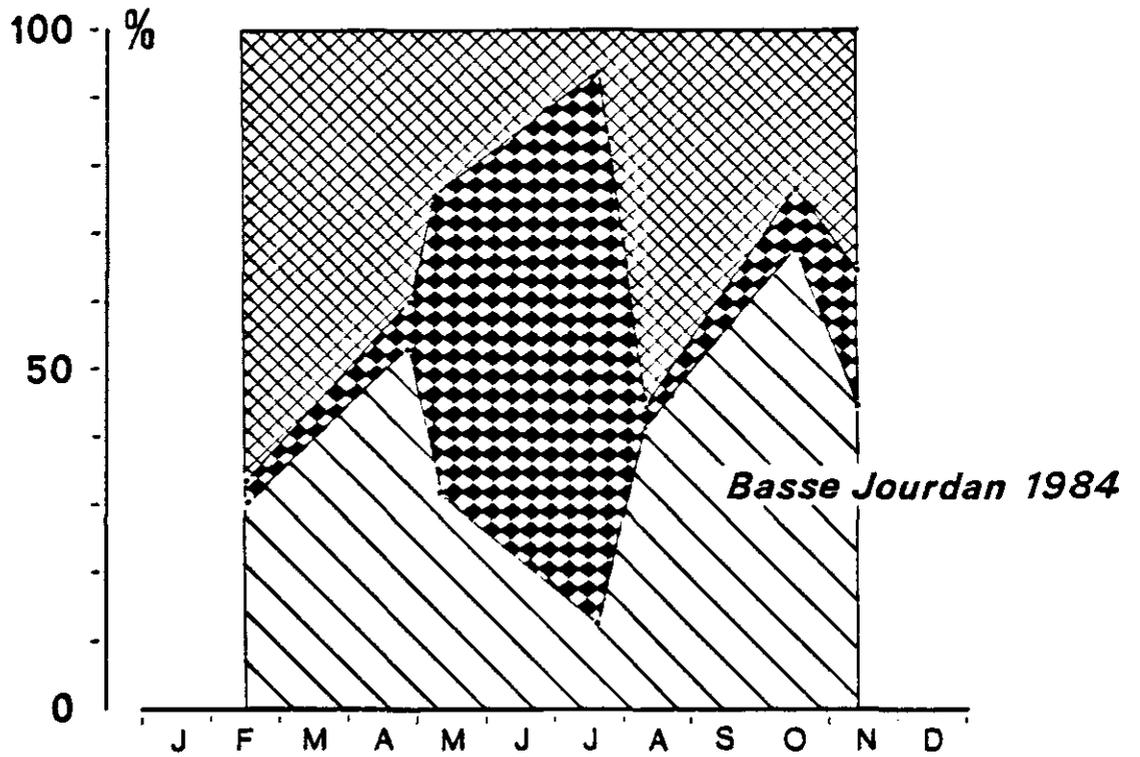
Dans l'histogramme des échantillons prélevés en août, on remarque la prépondérance d'un mode supplémentaire centré à 4 mm, correspondant à l'arrivée sur le fond de la cohorte de l'été 1985. Ce pic représente 45 % de l'ensemble de la population échantillonnée en août. Il semblerait que le recrutement de 1985 soit donc très important.

Fig. II.36

LARVES MEROPLANCTONIQUES DE MOLLUSQUES

Evolution des proportions de bivalves et de gastéropodes

 Bivalves
  Gastéropodes
  Crépîdules



L'observation de stries de croissance dans l'épaisseur de la coquille sur 200 individus nous permet de réaliser la courbe de croissance selon la méthode de Von BERTALANFFY (fig.II-38). La longueur infinie constatée ($L_{\infty} = 42$ mm) est nettement inférieure à celle obtenue par COUM (1979) sur des individus de la rade de Brest ($L_{\infty} = 66,4$). Cet auteur explique les faibles croissances de l'espèce par de fortes turbidités, des variations de salinité et une faible profondeur. Les 200 individus proviennent de la station 53 située à la côte devant le havre de Geffosses, dans une zone très turbide et envasée, ce qui pourrait expliquer cette faible croissance.

Sur les 200 individus recueillis, nous remarquons que la majorité est âgée de 5 à 6 ans, et donc née en 1979-80 ; les plus âgés ont 10 ans (nés en 1975), ce qui correspond à l'observation de RETIERE (1979). Il y aurait eu d'abord une implantation dans ce secteur côtier du fait de l'ostréiculture, une phase lente de démarrage voici dix ans et une brusque poussée voici 4 à 5 ans avec des pontes sans doute très importantes durant les étés 1979 et 1980, dont les températures maxima de l'eau de mer avoisinaient 16°C . L'hiver 79-80 relativement doux, avec des minima de $9,5^{\circ}$, a été favorable à une maturation précoce, puisque l'apparition des larves se fait vers 10°C . Il est donc possible qu'en cette année 1980, il y ait eu une longue période de maturité, avec plusieurs pontes.

II.3.7. - Relation interspécifique

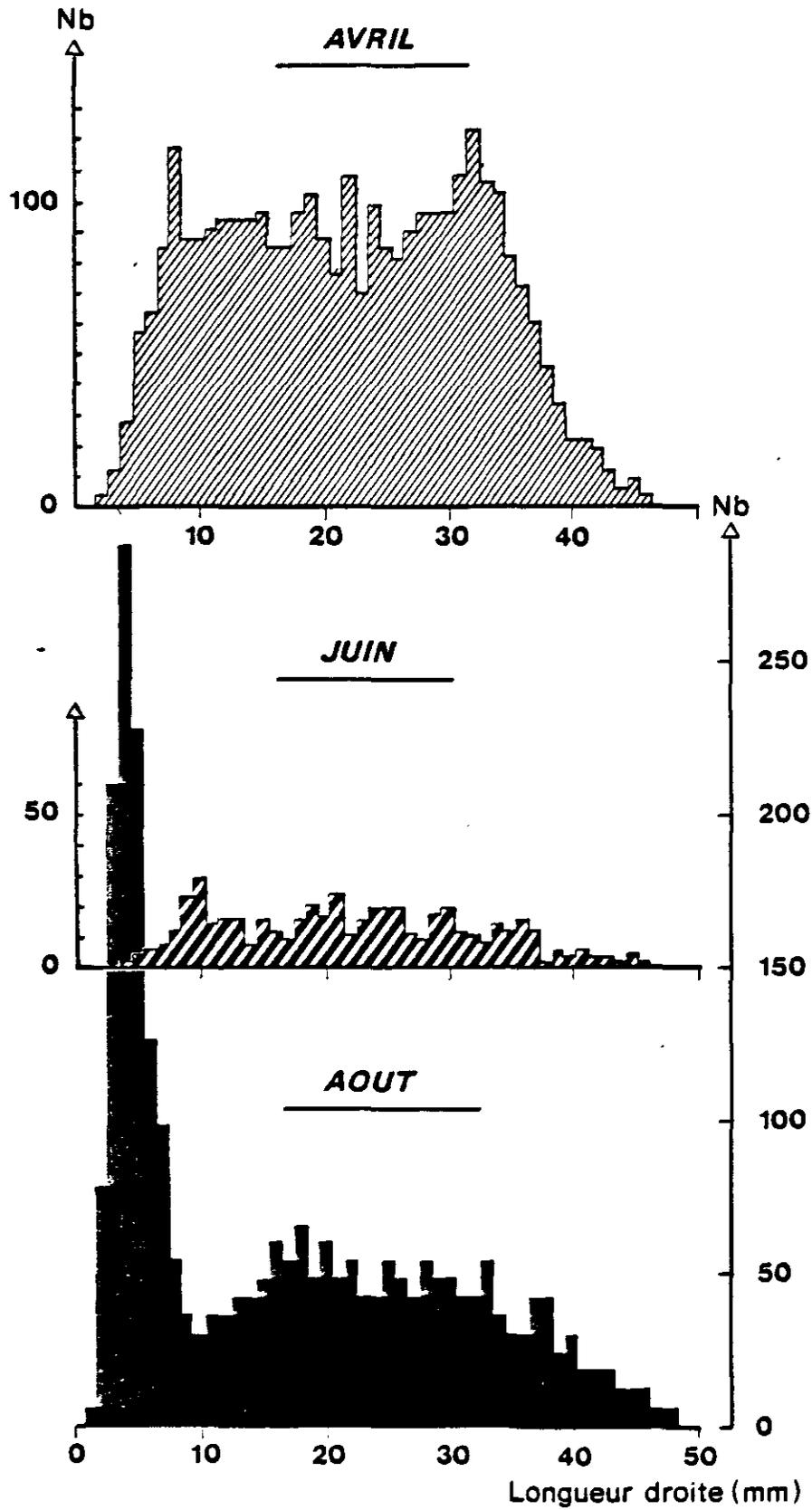
Dans les strates de sédiment grossier du Golfe Normano-Breton, la crépidule figure donc parmi les principales espèces rencontrées, avec les mollusques bivalves majeurs : amande, palourde, praire et spisule dont nous avons précédemment étudié l'importance.

Crepidula fornicata, contrairement à de nombreux gastéropodes, et en liaison avec son mode de vie sessile, est un animal filtreur qui se nourrit essentiellement de phytoplancton et de seston, et est donc un compétiteur trophique des autres filtreurs.

COUM (1979) cite les travaux menés sur la filtration de la crépidule par NEWELL et ses collaborateurs, proposant des taux de filtration de 246 ml à l'heure pour un animal moyen de 160 mg de poids sec, c'est-à-dire d'environ 30 mm. Ces auteurs constatent que la crépidule consomme 7 fois plus d'oxygène que des bivalves tels qu'Ostrea, Pecten et Mytilus pour filtrer la même quantité d'eau.

Ce taux de filtration varie suivant la charge particulaire du milieu, la saison et l'âge de l'animal, mais également suivant l'espèce-hôte (COUM 1979). Dans ce dernier cas, l'association peut même être parfois bénéfique pour les deux espèces au niveau de la filtration.

Fig. II.37: Histogrammes des Tailles (Longueurs) des CREPIDULES échantillonnées



Un rapide calcul nous montre que, dans les secteurs de très forte densité, la quantité d'eau filtrée atteint 3 m³ à l'heure, ce qui est énorme et épuiserait ainsi toute la nourriture disponible dans la masse d'eau (voir chapitre de modélisation des échanges énergétiques). Le taux de renouvellement des masses d'eau dans le golfe est tel que l'apport phytoplanctonique exogène est continu et ne semble pas pour le moment le facteur limitant.

II.3.8. - Problèmes liés à la présence de crépidules dans le G.N.B.

- Ostréiculture - Mytiliculture : sur les platiers du Cotentin où sont installés les bouchots à moules et les parcs à huîtres, la "peste de l'huître" est partout présente et nécessite des nettoyages réguliers. Un exhaussement des fonds, dû aux accumulations des crépidules, signifie une gêne physique dans l'exploitation, mais le "parasitage" des moules ou des huîtres commercialisées nécessite une main-d'œuvre supplémentaire et donc un surcoût financier.

- Dragage de la praire

Il apparaît que de nombreux bancs exploités sont actuellement infestés et que de plus en plus de secteurs habituellement fréquentés sont abandonnés pour éviter un surcroît de travail lors du tri.

Il faut hélas souligner que, très souvent, les professionnels remettent à l'eau les crépidules après le tri à bord, au lieu de les débarquer et de les détruire, comme l'exige la loi du 30/12/1932 trop peu appliquée car astreignante. Eux-mêmes contribuent ainsi à l'infestation de leur zone de pêche.

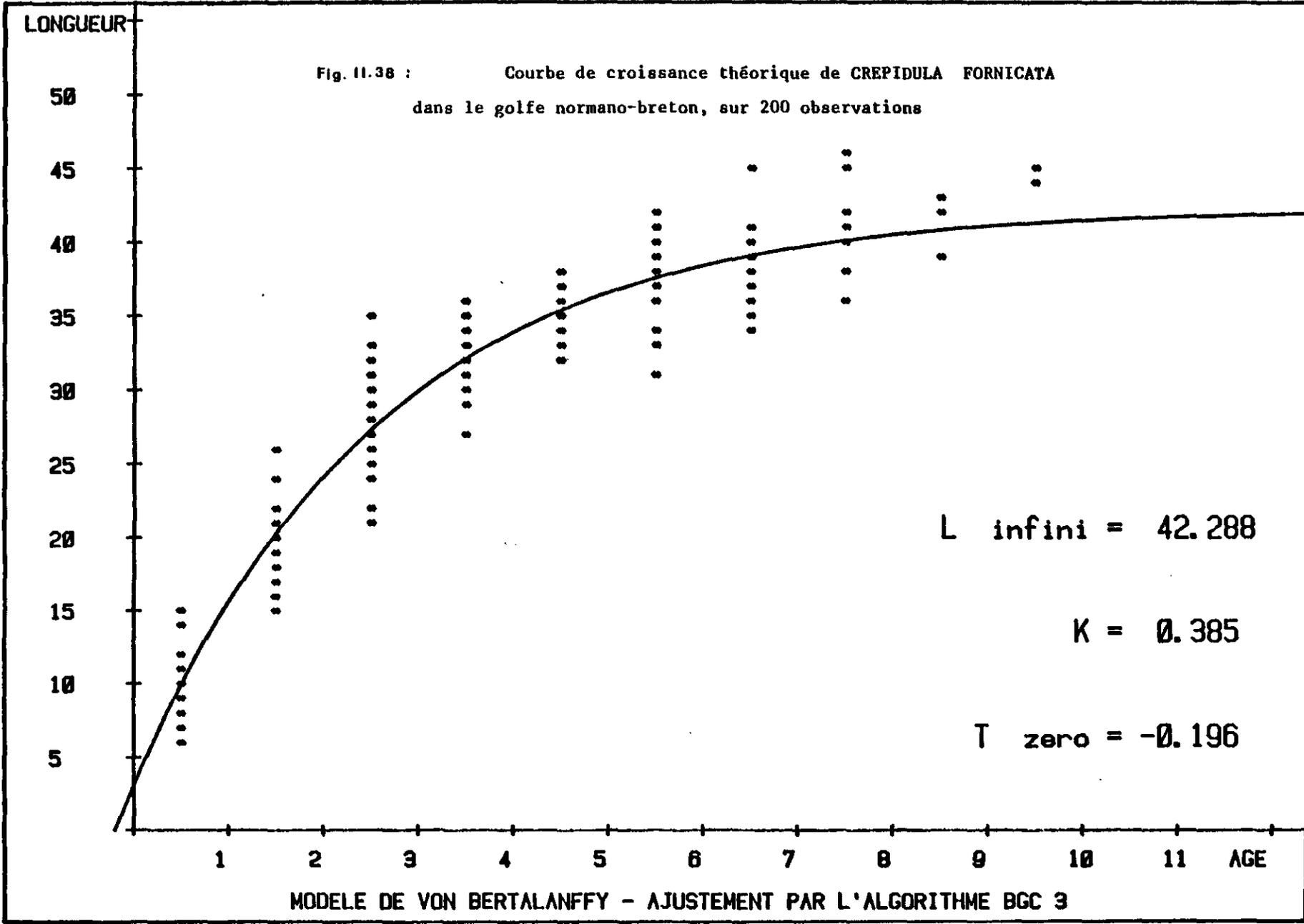
La crépidule n'apparaît pas comme un problème commercial chez les professionnels de la praire, puisqu'elle ne se fixe pas sur ce coquillage, du fait des nombreuses indentations qu'il présente, d'où l'absence de combativité face à ce phénomène, contrairement à ce qui se produit par ailleurs (DESLOUS-PAOLI, 1984).

- Exploitation de la coquille St Jacques en baie de St Brieuc

Dans ce secteur d'activité, le problème devient crucial. La crépidule se fixe sur la coquille St Jacques et s'y développe de telle façon que, lors de la commercialisation, les coquilles "parasitées" sont vendues à un prix inférieur à celles qui sont intactes, d'où une nécessité de nettoyage mécanique de la coquille qui entraîne une demande supplémentaire de main-d'œuvre. Toute la baie est atteinte et les professionnels sont réellement inquiets.

- Activités de loisir

Outre la gêne que provoque la présence de champs denses en bas de plage dans certains secteurs, la fixation de chaînes de crépidules sur les installations flottantes ou non dans les baies et les ports oblige les utilisateurs à des nettoyages de plus en plus fréquents et provoque une inquiétude justifiée de la part des riverains devant cette prolifération.



II.3.9. - Conclusion

Cette étude, volontairement limitée et destinée à faire le point en 1985 sur l'état de la prolifération d'une espèce exogène et nuisible, est un complément à l'étude des mollusques filtreurs du Golfe Normano-Breton que nous avons réalisée.

Les moyens d'échantillonnage que nous avons utilisés, inadaptés pour cette espèce, ne nous donnent qu'une estimation de densité assortie d'une large erreur, mais le chiffre de 150.000 tonnes de crépidules présentes sur la zone du Cotentin est suffisamment inquiétant pour justifier à lui seul cette étude, d'autant plus qu'il est vraisemblablement sous estimé, et que l'espèce est en expansion depuis quelques années.

Connaissant la répartition bathymétrique de Crepidula fornicata, il est peu probable, qu'en dehors de la zone prospectée du Cotentin, ou de celle de la baie de St Brieuc, où les profondeurs ne dépassent pas 20 mètres, les autres secteurs du Golfe Normano-Breton, plus profonds, soient aussi fortement colonisés, même si l'espèce y est présente.

Dans le cas de la baie de St Brieuc, où l'exploitation de la ressource est menacée, il est urgent de réaliser une étude similaire d'évaluation du stock et de prendre les mesures de destruction nécessaires.

II.4 - MODELE DE SIMULATION DU BENTHOS DES SEDIMENTS GROSSIERS DU GOLFE NORMANO-BRETON

II.4.1 - Introduction

Les sédiments grossiers du Golfe Normano-Breton, graviers et sables grossiers, occupent une superficie de 4142 km², soit 43,2 % de la zone subtidale (cf. carte de VASLET, LARSONNEUR et AUFFRET, 1979, reproduite figure II.39). Au sein de cette unité biosédimentaire, les mollusques filtreurs sont particulièrement bien représentés et dominés par quatre espèces de bivalves, Venus verrucosa, Tapes rhomboides, Glycymeris glycymeris, Spisula ovalis et un gastéropode, Crepidula fornicata (BLANCHARD, CHARDY et BERTHOU, 1983). Parmi ces espèces, la praire Venus verrucosa constitue une ressource majeure pour la région (4000 tonnes/an environ), tandis que les 3 autres bivalves sont potentiellement exploitables. A ces quatre bivalves d'intérêt commercial s'ajoute la coquille St-Jacques, Pecten maximus, cantonnée à la baie de St-Brieuc et dont la production est de 4000 tonnes/an (VERON, Thème V).

Afin de mieux cerner les liens qui existent entre ce groupe de filtreurs et les autres compartiments de l'écosystème, une approximation des flux d'énergie à travers la communauté benthique est tentée à l'aide d'un modèle de simulation.

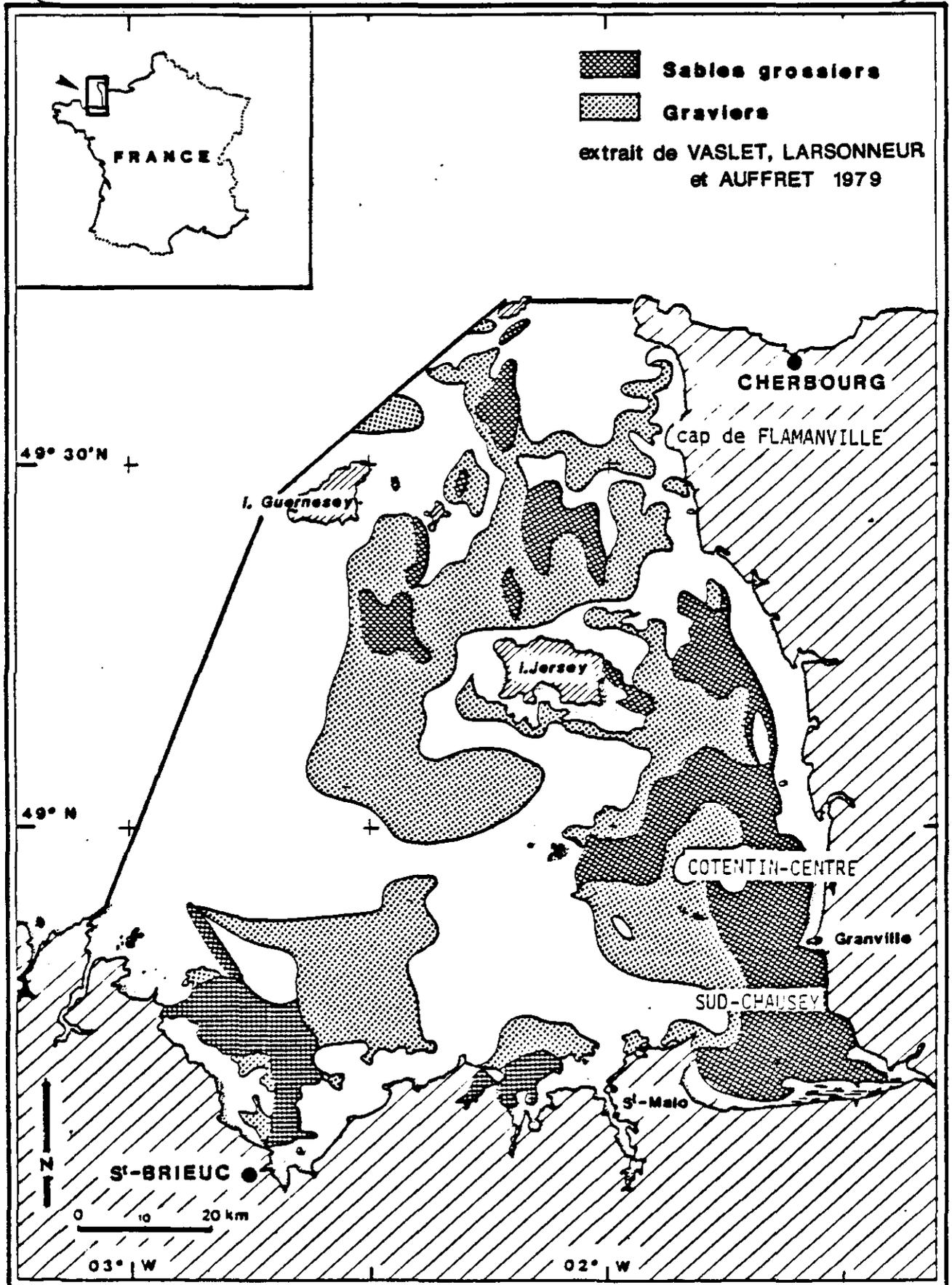
Les données de base étayant cette démarche proviennent, à la fois, de travaux fondamentaux réalisés à l'échelle du golfe (LARSONNEUR, 1978 ; RETIERE, 1979) et d'études particulières initiées par différents projets d'aménagements depuis ces dix dernières années (centrale nucléaire de Flamanville, projets marémoteurs Sud-Chausey et Cotentin Centre).

Les modèles d'écosystèmes sont généralement conçus pour répondre à deux catégories de préoccupations. La première relève de l'étude globale du fonctionnement des écosystèmes et le but du modèle est de fournir un résumé analytique d'une connaissance existante. Entre autres exemples, on peut citer, comme appartenant à cette catégorie, les modèles de WARWICK et al (1979) sur la production benthique estuarienne et de PAGE et al (1984) sur la chaîne alimentaire du plateau continental. La seconde préoccupation, plus pragmatique, relève de l'aménagement de l'écosystème, le plus souvent de la gestion des ressources vivantes. L'objectif consiste, dans ce cas, à définir la balance des flux d'énergie entre les sources trophiques et les besoins énergétiques des espèces exploitées par l'homme. L'un des travaux pionniers illustrant cette démarche est le modèle de la Mer du Nord de STEELE (1974), dans lequel sont analysés les liens entre la production primaire pélagique et les pêcheries. A la suite de STEELE, MILLS et FOURNIER (1979) sur le plateau continental de Nouvelle-Ecosse, HORWOOD (1982) dans la zone "Centre-Ouest" de la Mer du Nord, reprennent cette approche avec des techniques différentes.

Bien que les deux préoccupations puissent exister simultanément, la démarche retenue dans la présente analyse est centrée sur le problème de la gestion de la ressource. Il s'agit, plus précisément, de mieux cerner l'origine et les transferts d'énergie permettant d'équilibrer les besoins trophiques des bivalves d'intérêt commercial. Du point de vue de la gestion des zones

Fig. II.39

Localisation des sédiments grossiers superficiels



l'origine des sources trophiques contribuant au maintien des stocks côtiers. Cette approche n'exclut pas de commenter certains concepts plus larges sur la production marine benthique.

Il existe deux principales sources potentielles d'énergie pour le benthos : la première est la production primaire pélagique locale, transférée par sédimentation directe ou restituée en partie sous forme de faeces zooplanctoniques. La seconde est le flux de matière organique allochtone, produite à l'extérieur de la zone considérée et introduite par advection. L'importance relative de ces deux sources est une donnée fondamentale pour la gestion rationnelle des écosystèmes marins.

II.4.2 - Méthode

II.4.2.1 - Choix du modèle

L'hypothèse de départ repose sur la considération suivante : les besoins énergétiques du compartiment "mollusques filtreurs", ici considéré comme le compartiment cible, supposent l'existence d'un flux détritique exogène dont l'ordre de grandeur est à évaluer. La simulation doit permettre de vérifier que la production primaire autochtone (production phytoplanctonique locale) ne constitue pas une source trophique suffisante pour maintenir la biomasse des filtreurs au niveau mesuré sur le terrain (BLANCHARD, CHARDY et BERTHOU, 1983). Elle est utilisée ensuite pour tester l'effet d'une source d'énergie additionnelle, proportionnelle au matériel détritique en suspension dans la colonne d'eau, jusqu'à obtenir une valeur approchée de la biomasse connue du compartiment cible. Afin de respecter le principe de l'"hypothèse non fingo"* de NEWTON, les paramètres des variables d'état sont fixes au départ à partir des données de la littérature (et non ajustés) ; seul le flux d'énergie allochtone est une valeur ajustée.

Pour tester cette hypothèse, deux techniques de modélisation sont envisageables : modèle de flux à l'équilibre et modèle dynamique. Bien que les deux méthodes aient été appliquées simultanément par WARWICK et al (1979), leur signification écologique est très différente selon les cas. Un modèle à l'équilibre, ou diagramme de flux, décrit un état permanent : il est le résumé statique de bilans énergétiques globaux et ne prend pas en compte les variations dans le temps. Un modèle dynamique est une simulation des variations temporelles de chaque variable.

On peut objecter que lorsque les fluctuations saisonnières sont mal connues, ce qui est le cas pour les compartiments benthiques de cette analyse, le modèle dynamique n'est pas justifié. En fait, JONES (1980) a montré que les propriétés d'un écosystème soumis à des variations saisonnières sont essentiellement déterminées par le caractère "non permanent" de son régime, notamment au niveau du couplage "production primaire - échelon supérieur" dont l'effet le plus connu est la tendance à la surproduction phytoplanctonique en période de bloom par rapport à la consommation du zooplancton. Ce point est fondamental dans l'analyse du benthos du golfe, car la production primaire non consommée en pleine eau représente l'essentiel du flux d'énergie autochtone pour les compartiments benthiques.

*"Je n'utilise pas les hypothèses pour les prouver elles-mêmes"

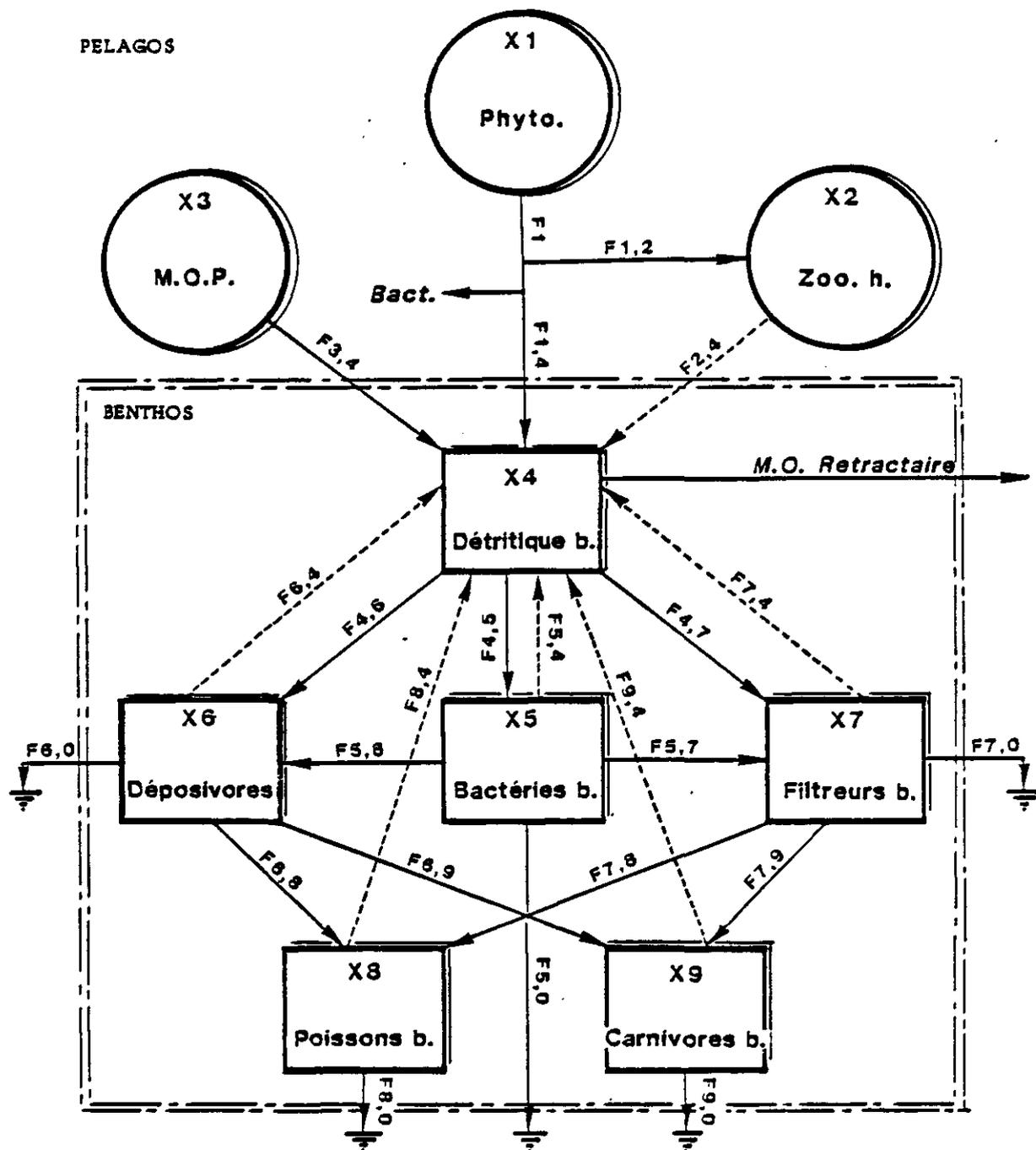


Fig. II.40 : Diagramme des flux d'énergie du modèle du benthos des sédiments grossiers du golfe normano-breton. Les variables forcées sont figurées par des cercles et les variables d'état par des rectangles.

\longrightarrow : flux trophique (ingestion), ou sédimentation.

\dashrightarrow : faeces + mortalité naturelle.

\equiv : respiration + excretion

\equiv : frontière du système benthique.

(b-benthos, m.o.-matière organique)

De même, l'utilisation différentielle de cette source d'énergie par le benthos est liée à la cinétique des compartiments benthiques en présence : bactéries, petite macrofaune (dite déposivore), filtreurs. Un modèle dynamique permet de rendre compte du décalage des processus dans le temps.

Enfin, seuls les processus biologiques sont pris en compte dans cette tentative, les aspects hydrodynamiques étant traités par ailleurs à l'échelle du golfe (LE HIR, Thème I).

II.4.2.2 - Structure du modèle

Le schéma général, présenté figure II.40, est celui d'une chaîne alimentaire simplifiée, comportant 9 variables d'état, ou compartiments, répartis en deux systèmes : pélagos et benthos. Les trois compartiments du système pélagique sont des variables forcées ou externes ; elles gouvernent les sources d'énergie utilisées par le benthos. Les 6 compartiments du système benthique sont les variables à simuler, ou internes. Le modèle est classiquement constitué d'un système d'équations différentielles ordinaires exprimant les dérivées temporelles au temps "t" des 6 variables simulées en fonction de leur valeur calculée et des valeurs des 3 variables forcées. La technique numérique employée est celle de RUNGE KUTTA (4ème ordre) pour un pas de temps fixe de 1/10è de jour.

Enfin, la règle majeure est celle de la conservation de l'énergie sur un cycle annuel : en situation d'équilibre, pour chaque compartiment comme pour l'ensemble du système benthique, la somme des entrées doit être égale à la somme des sorties.

- Les variables externes

X1 "phytoplancton", responsable de la production primaire autochtone calculée à partir des mesures saisonnières en différents points du golfe, principalement à Flamanville ;

X2 "zooplancton herbivore", utilisant une partie de la production primaire par broutage et restituant au benthos de l'énergie sous forme de pelotes fécales ;

X3 "matériel détritique" en suspension, dont une fraction constitue la source d'énergie allochtone pour le benthos. Son calcul prend en compte le stock de carbone contenu dans les M.E.S. diminué de la fraction phytoplanctonique.

- Les variables internes

X4 "détritus benthiques" : compartiment abiotique constitué par la matière organique accumulée à l'interface "eau-sédiment" ou dans le sédiment ;

X5 "bactéries benthiques" : ensemble des bactéries marines associées aux détritits benthiques ;

X6 "déposivores" : invertébrés benthiques se nourrissant de particules déposées sur le fond. En fait, ce compartiment regroupe la petite macrofaune (polychètes, mollusques, crustacés) à dominante

dépositivore ; il demeure néanmoins hétérogène sur le plan de l'éthologie alimentaire et contient des espèces à régime mixte ou même des filtreurs vrais ;

X7 les mollusques filtreurs : invertébrés benthiques se nourrissant de particules en suspension, constitués ici exclusivement par 4 grands bivalves, praire, amande, spisule, palourde, et un gastéropode, la crépidule ;

X8 les poissons démersaux : poissons se nourrissant d'organismes benthiques ;

X9 les autres carnivores benthiques : invertébrés carnivores et nécrophages : seiche, bulot, crustacés, étoiles de mer ...

Les équivalences énergétiques ont été calculées sur les bases suivantes :

Carbone = 40 % du poids sec décalcifié (STEELE, 1974 ; WARWICK et al, 1979).

1 g Carbone = 11,4 kcal (PLATT et IRWIN, 1973).

Rapport Carbone/Chlorophylle = 70 en période hors-bloom et 30 en période de bloom.

Il existe une abondante littérature sur les variations du rapport C/Chl du phytoplancton marin.

Les valeurs proposées s'inscrivent dans une fourchette admise par EPPLEY, 1972 (de 20 à 100 si l'on exclut les cas de limitation prononcée d'azote). Elles tiennent compte également des variations saisonnières de ce rapport, dont les relations avec les conditions de milieu et la concentration en chlorophylle ont été illustrées par MALONE (1982).

La détermination du rapport C/Chl est une source importante d'erreur dans les modèles de production primaire. Dans la présente approche, ce paramètre n'intervient qu'au niveau de l'estimation du broutage et de la partie non vivante des M.E.S. La production primaire, en tant que variable forcée, est directement déduite des mesures de production primaire potentielle exprimée en mgC/m³/h.

- Remarques sur le choix des compartiments

Le choix des compartiments détermine la structure du modèle. Il est un compromis entre le souci du réalisme et la base de données disponible, souvent limitante. Les remarques qui suivent tentent d'expliquer ce choix :

- L'absence de la "méiofaune", sur laquelle nous n'avons pas d'informations dans le golfe, est à l'évidence une lacune dont les conséquences sur le modèle sont difficiles à évaluer. GERLACH (1978) considère que la production de la méiofaune en milieu sableux subtidal est du même ordre de grandeur que la petite macrofaune dépositivore. Cependant, son rôle semble plus limité dans les sédiments grossiers, dans la mesure où son abondance varie inversement avec la médiane (MANN, 1982).

- La présence d'un compartiment "bactéries benthiques" peut paraître irréaliste en l'absence de données sur le golfe. Bien que les aspects quantitatifs et dynamiques des bactéries hétérotrophes soient encore mal connus, il est admis que leur rôle est fondamental dans les écosystèmes marins (SOROKIN, 1981). Précisément dans le domaine benthique, les travaux de NEWELL (1965) font apparaître que l'action des bactéries est indispensable à la nutrition d'un grand nombre d'organismes en assurant une conversion des débris organiques en source trophique utilisable. De ce point de vue, la production bactérienne est considérée comme une source trophique primaire pour le macro-benthos filtreur et dépositore. Il paraît donc impossible de "court-circuiter" ce compartiment, qui est créé ici entièrement à partir des données de la littérature.

- La distinction entre les régimes dépositores et filtreurs est en partie artificielle, les dépositores formant ici un compartiment mixte. En fait, les deux compartiments se nourrissent des mêmes sources, puisque le modèle ne fait pas la différence entre les particules à l'interface ou dans le sédiment. Par contre, la distinction de taille entre "petite macrofaune" et "grands filtreurs" est, du point de vue fonctionnel, plus réaliste en raison de la relation allométrique "poids individuel - métabolisme".

- Le compartiment "filtreurs" comprend les mollusques d'intérêt économique et leur compétiteur, la crépidule. La biomasse de Crepidula fornicata, évaluée dans les secteurs Cotentin-Centre et Sud-Chausey à 66 Kcal/m² (BLANCHARD, Chapitre précédent), représente approximativement le tiers de la biomasse des "filtreurs". Tous les compartiments étant supposés en condition d'équilibre, les relations de compétition "crépidule - bivalves" ne sont pas abordées. Ce point est cependant très important dans le golfe où la crépidule, espèce opportuniste, semble en voie d'expansion (BLANCHARD, op.cit.). Enfin la coquille St-Jacques de la baie de St-Brieuc, pour laquelle les prélèvements quantitatifs à la benne ne sont pas adaptés, n'est pas introduite dans cette étude.

- Les cinétiques des compartiments benthiques sont très différentes puisqu'interviennent à la fois poissons et bactéries. Le pas de temps est donc commandé par le "turn over" du compartiment le plus rapide, en l'occurrence les bactéries, dont l'échelle de temps est de l'ordre de quelques heures. Cette hétérogénéité présente l'inconvénient d'allonger considérablement le temps de calcul, d'autant que, selon le choix des valeurs initiales, le modèle doit simuler de 3 à 10 cycles annuels pour trouver une solution stable. Le pas de temps (.1 x jour) a été fixé après avoir vérifié qu'un intervalle plus petit ne changeait pas les résultats.

II.4.2.3. Formulation des processus

- Le système pélagique : variables externes

Le but est de disposer d'un cycle annuel "moyen" des flux "entrants" dans le système benthique à partir des observations réalisées sur la zone.

Les données relatives au système pélagique dans la région du Golfe Normano-Breton sont particulièrement abondantes dans la zone de Flamanville (programme suscité par la réalisation d'une centrale nucléaire), et dans les régions "Cotentin-Centre" et "Sud-Chausey" (programme lié au projet d'usine marémotrice).

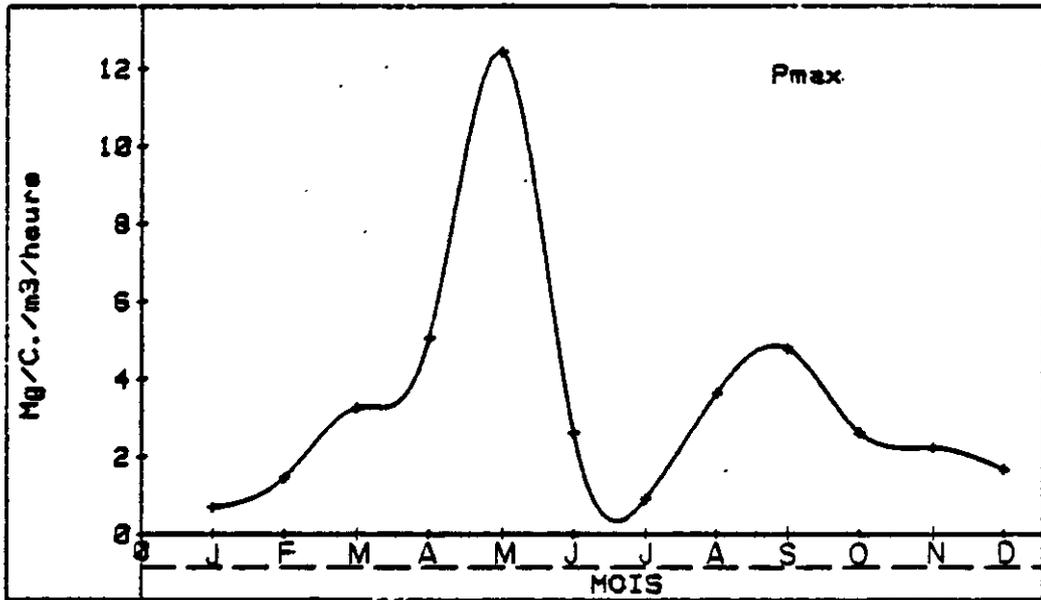


Fig. II.41: Variations de la photosynthèse maximale (Pmax) à Flamanville.

Moyennes mensuelles établies sur 3 années d'études: Juillet 1976 à Juin 1978 et année 1983.

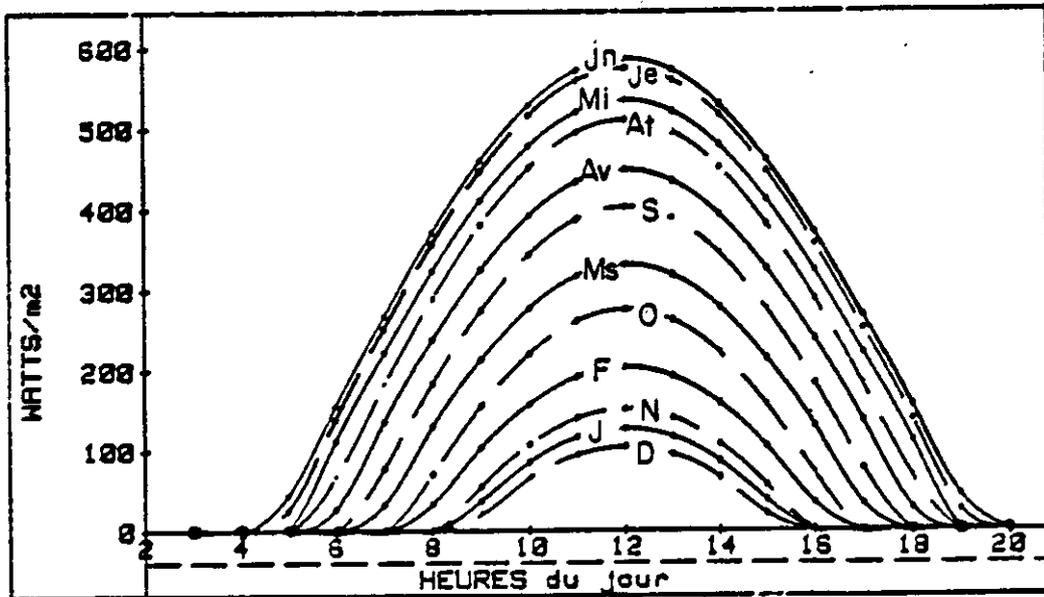


Fig. II.42: Cycle diurne de la radiation solaire incidente à Flamanville pour le "Jour Julian" de chaque mois, corrigé par la couverture nuageuse.

Le bilan annuel de flux d'énergie provenant du phytoplancton (production primaire) ou du zooplancton (faeces) s'appuie principalement sur l'étude du site de Flamanville, pour lequel il existe trois cycles annuels d'observation (période juillet 1976 - juin 1978 et année 1983), à raison d'une à deux sorties par mois (ARNAL et al., 1977 ; ARNAL et al., 1979 ; ARZUL, 1979 ; ERARD et al., 1979 ; QUINTIN et al., 1984 ; GENTIER et al., 1984). Les zones "Cotentin-Centre" et "Sud-Chausey", étudiées plus irrégulièrement dans le temps, permettent une comparaison dans l'espace.

Par contre, le stock de matière organique contenu dans les matières en suspension au cours du cycle annuel est déduit des travaux de GENTIER et al. (1983) sur la zone "Cotentin-Centre", lesquels fournissent des relations précises entre matières en suspension et matière organique en suspension pour plusieurs périodes de l'année.

L'étude du système pélagique de l'ensemble du golfe (ERARD et al., 1983 ; ARNAL et al., 1981 ; ARNAL, 1983 ; GENTIER et al., 1983) montre qu'en dehors de la zone Sud-Chausey, non prise en compte dans le modèle, la structure spatiale peut être considérée comme homogène. La zone Sud-Chausey, qui comprend la baie du Mont-St-Michel, devrait faire l'objet d'un modèle particulier en raison de sa spécificité et renvoie au thème VI de l'étude régionale.

F 1. Source autochtone : production primaire pélagique

La production primaire pélagique constitue la source autochtone d'énergie. Elle est calculée à partir des mesures de "production primaire potentielle" et de la lumière disponible en fonction des saisons et de la profondeur.

La production primaire potentielle est mesurée par la méthode du radio-carbone STEEMAN-NIELSEN et exprimée en mgC/m³/heure (ERARD, Thème II) : les organismes phytoplanctoniques sont incubés pendant 4 heures à la température ambiante et soumis à une intensité lumineuse saturante de 15 klux, soit environ 52 watts/m² (RYTHER, 1956). Cette mesure est assimilée à la photosynthèse maximale (P_{max}) d'une période donnée, l'intégration dans le temps et dans l'espace étant estimée à partir des fonctions "lumière-photosynthèse" classiques.

Les études d'"état de référence" et de "surveillance" du site de Flamanville (ERARD, 1977, 1979, 1983) fournissent une base de données très complète sur les variations du P_{max} (figure II.41) dans le golfe, provenant de 30 campagnes réparties en 3 années d'observations. Hors la zone "Sud-Chausey", non prise en compte dans le modèle, les variations spatiales de la production primaire dans le golfe entrent dans la fourchette des valeurs mesurées à Flamanville (ERARD, Thème II).

Disposant d'un P_{max} (production maximale) pour chaque mois, la production primaire par jour est calculée à partir des relations suivantes :

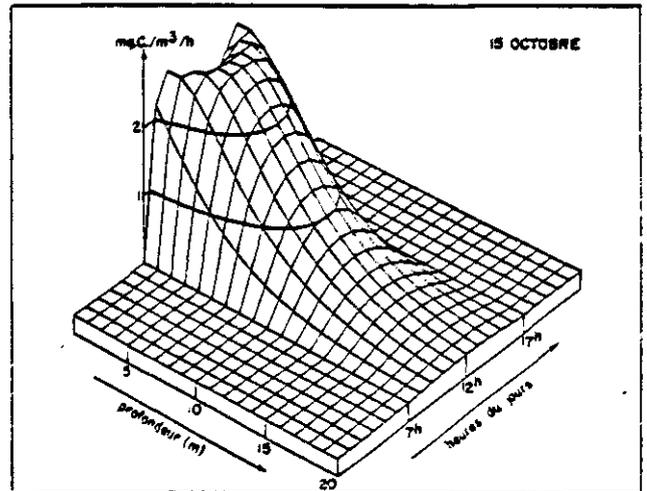
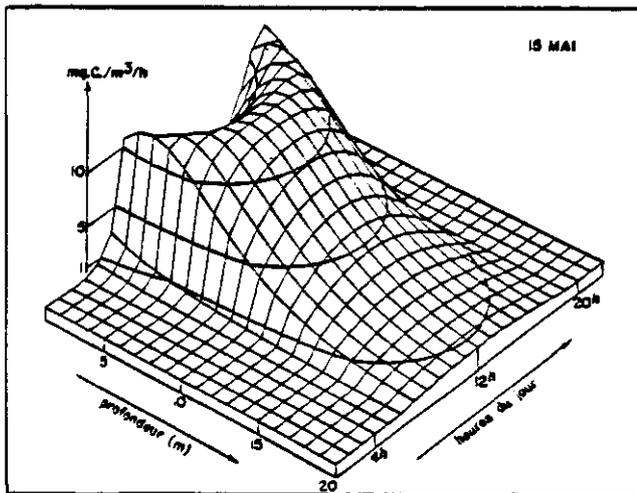
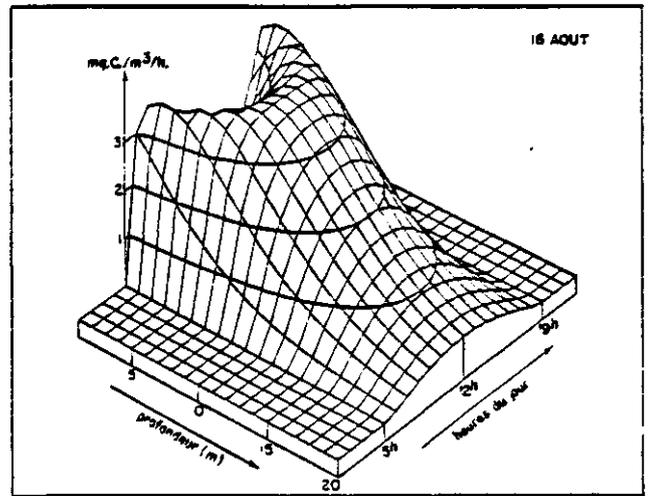
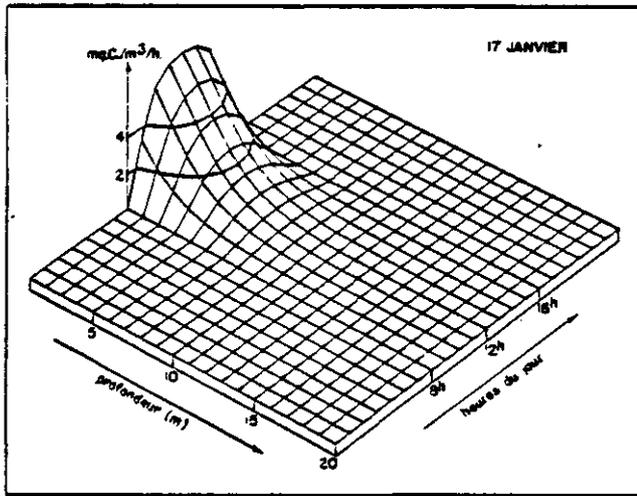


Fig. II.44. Production primaire calculée pour les jours-juliers des mois de a) janvier, b) mai, c) aout, d) octobre, en fonction de l'heure du jour et de la profondeur.

Logiciel HP 98-45 développé par A;MENESGUEN, IFREMER Centre de BREST

a) cycle diurne de la radiation solaire incidente à Flamanville aux "Jours-Julien"* de chaque mois selon la méthode de FABER et MORRISON, discutée dans BROCK (1981), connaissant la latitude, la déclinaison et le zénith ;

b) correction de la radiation solaire par la couverture nuageuse déduite des enregistrements de la station météorologique de Maupertus-Cherbourg (LOARER, 1979). La couverture nuageuse est répartie uniformément sur toute la durée de l'éclairement du "Jour-Julien" de chaque mois. Les résultats sont consignés figure II.42 ;

c) pénétration de la lumière dans la colonne d'eau selon l'expression :

$$I_z = I_0 \cdot e^{-kz}$$

in GRODEN (1977), dans laquelle la radiation active pour la photosynthèse représente 50 % du spectre total de la lumière incidente,

I_0 = intensité lumineuse à la surface de l'eau en watt/m²

I_z = intensité lumineuse à la profondeur "z" en watt/m²

z = profondeur en mètres

k = coefficient d'extinction = 1,7 / D (POOLE et ATKINS, 1929)
"D" étant la profondeur de Secchi en mètre mesurée à chaque campagne (figure II.43) ;

d) effet limitant de la lumière sur la photosynthèse selon la formule de STEELE (1962) :

$$L \lim_z = (I_z / I_{opt}) \cdot e^{(1 - I_z / I_{opt})}$$

I_{opt} = Intensité optimale définie comme étant égale à l'intensité produite par les incubateurs, soit 52 watts/m² ;

e) calcul de la production primaire par heure et par tranche d'eau de 1 m sur une épaisseur de 20 mètres (profondeur moyenne retenue pour la zone d'étude) pour chaque "Jour-Julien" :

$Ph_{,z} = P(\max) \times L \lim(z)$

$Ph_{,z}$ = Production en mg C/m² durant l'heure "h" à la profondeur "z" ;

f) intégration sur la colonne d'eau et sur la durée du "Jour-Julien" ($\sum Ph_{,z}$), puis interpolation linéaire entre chaque "jour" et intégration sur l'année. Transformation des résultats en Kcal/m². La figure II.44 reproduit les variations journalières de la production primaire à Flamanville obtenues par le calcul en 4 périodes caractéristiques d'un cycle annuel moyen : conditions hivernales (janvier), bloom printanier (mai), bloom estival (août), période automnale (octobre). Elle montre en particulier l'importance de la production printanière dans le bilan annuel de matière organique d'origine phytoplanctonique, malgré une photoinhibition marquée dans les premiers mètres.

*Jour-Julien : numero du jour de chaque mois recommande pour le calcul de la radiation moyenne par DUFFIE et BECKMAN (1980). Approximativement, le 15 de chaque mois.

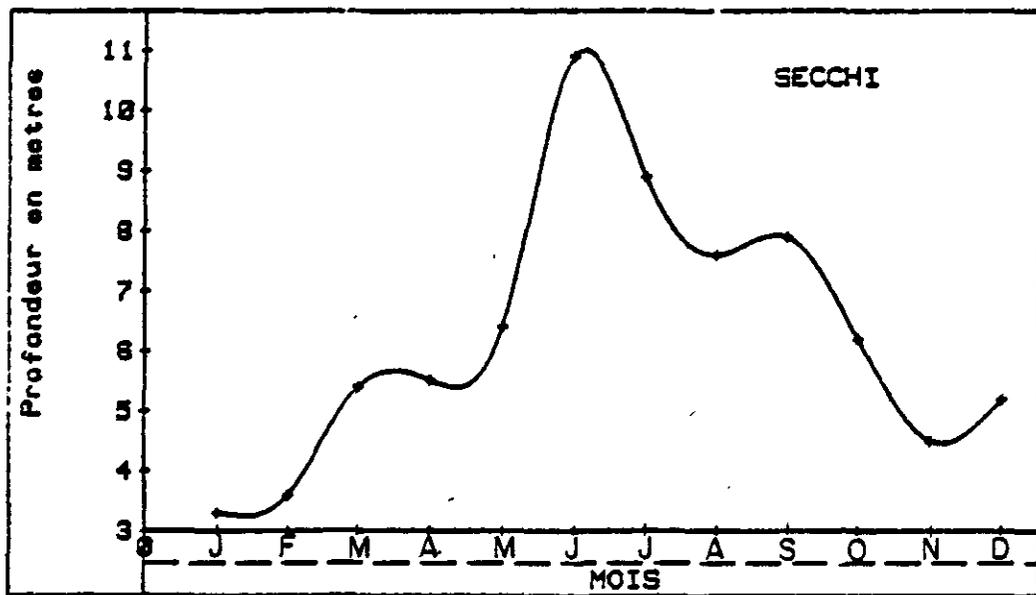


fig. II.43: Profondeur de SECCHI en mètres à Flamanville - Moyennes mensuelles

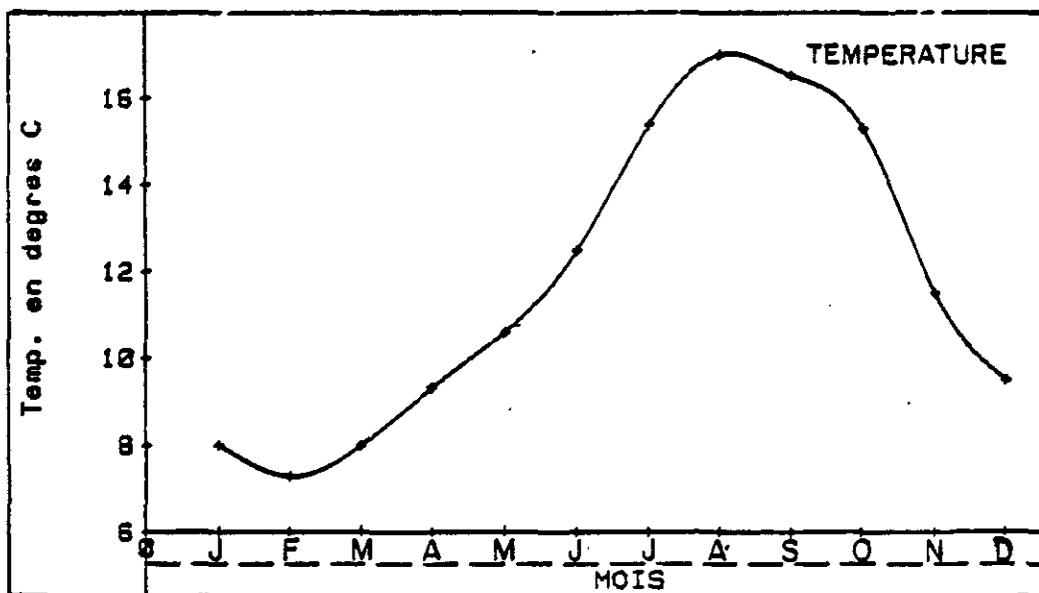


fig. II.45: Moyennes mensuelles des températures à Flamanville en degrés Celsius.

F 1,2. Broutage du phytoplancton par le zooplancton herbivore

Le flux d'énergie ingère par le zooplancton est calculé à partir des équations classiques simulant la nutrition du zooplancton, développées par KEMER et NIXON (1978) et reprises par MENESGUEN (1982). Elles font intervenir les variables forçantes : température (figure II.45), biomasse du zooplancton (X2) (figure II.47), biomasse du phytoplancton (X1) (figure II.46). Les constantes physiologiques ont été déterminées par MENESGUEN (1982) sur le modèle de simulation du système planctonique de Flamanville :

$R(\max)$ = Ration maximale journalière en kcal. de phytoplancton par kcal. de zooplancton

$R(\max) = R(\max) 0. \alpha^t$

$R(\max) 0 = \text{Ration à } 0^\circ = .3$

t = température en degrés Celsius $\alpha = .069$ ($Q_{10} = 2$)

$R(\text{lim})$ = limitation du broutage par la quantité de phytoplancton disponible

$R(\text{lim}) = (1 - e^{-K \cdot X1})$

K = coefficient d'Ivlev = 15, pour X1 exprimé en g/c/m3, dans le modèle de MENESGUEN (1982). Pour X1 exprimé en kcal/m3, k vaut 15/11,4. Le flux d'énergie consommé par jour est donc :

$F_{1,2} = R(\max) \cdot (R(\text{lim})) \cdot \text{kcal/m}^2/\text{jour}$

F 2,4. Etude de faeces produit par le zooplancton

Une assimilation du zooplancton fixée à 70 % (CONOVER, 1966 ; MENESGUEN, 1982) permet de calculer l'apport quotidien d'énergie sous forme de faeces au compartiment "détritiques benthiques", X4

$F_{2,4} = F_{1,2} \times .7 \text{ kcal/m}^2/\text{Jour}$

En raison de leur taille, il est admis que, par faible profondeur, la quasi totalité des pelotes fécales produites par le zooplancton, atteint le fond (PAFFENHOFER et KNOWLES, 1979). Dans leur modèle de simulation PACE et al (1984) retiennent un taux journalier de sédimentation de 90 %. En raison de la faible profondeur moyenne dans le golfe, un taux de 100 % est tout-à-fait plausible.

F 1,4. Sédimentation du matériel phytoplanctonique sur le fond

Durant la sédimentation, une fraction importante du matériel phytoplanctonique est transformée par phénomène d'autoanalyse et par l'action des bactéries libres. Les travaux de FUHRMAN et AZAM (1980) indiquent que 10 à 50 % de la production primaire annuelle est consommée par les bactéries de la colonne d'eau ; CADEE (1982) estime à 40 % la proportion de production primaire convertie en carbone organique dissous en mer de Wadden. En baie de Kiel, RHEINHEIMER (1981) estime qu'environ 20 % du carbone produit dans la colonne d'eau est transformé par les bactéries. La baie de Kiel ayant, comme la zone d'étude, une profondeur moyenne de 20 m, le même taux de transformation du matériel phytoplanctonique au cours de la sédimentation est retenu dans le modèle, soit 20 % de la production primaire journalière. Compte tenu des valeurs citées dans la littérature, cette estimation est vraisemblablement minorante.

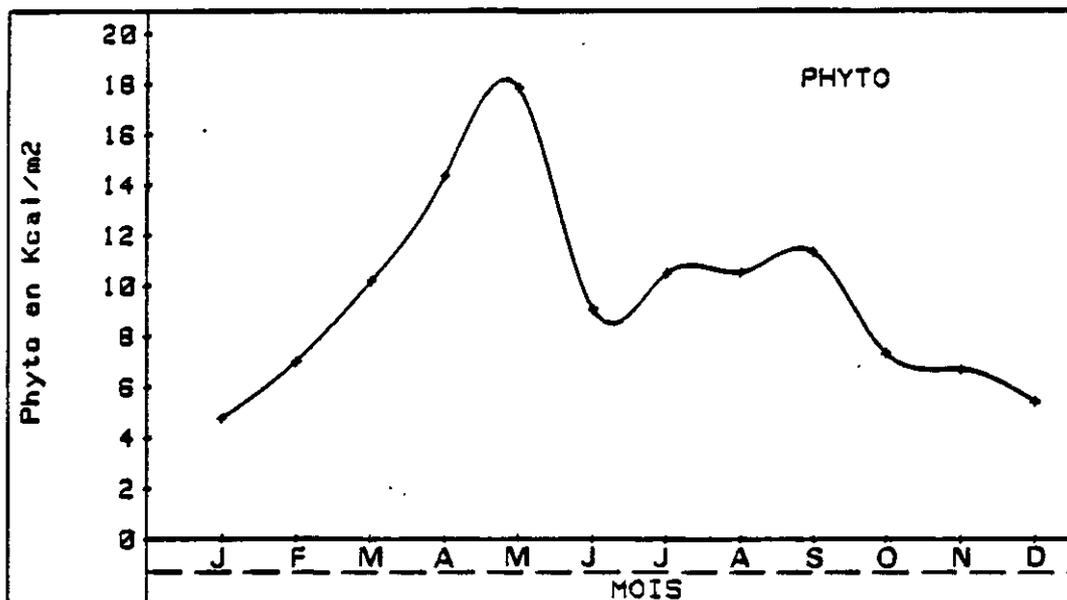


Fig. II.46 : Biomasse moyenne du phytoplancton à Flamanville en Kcal/m²

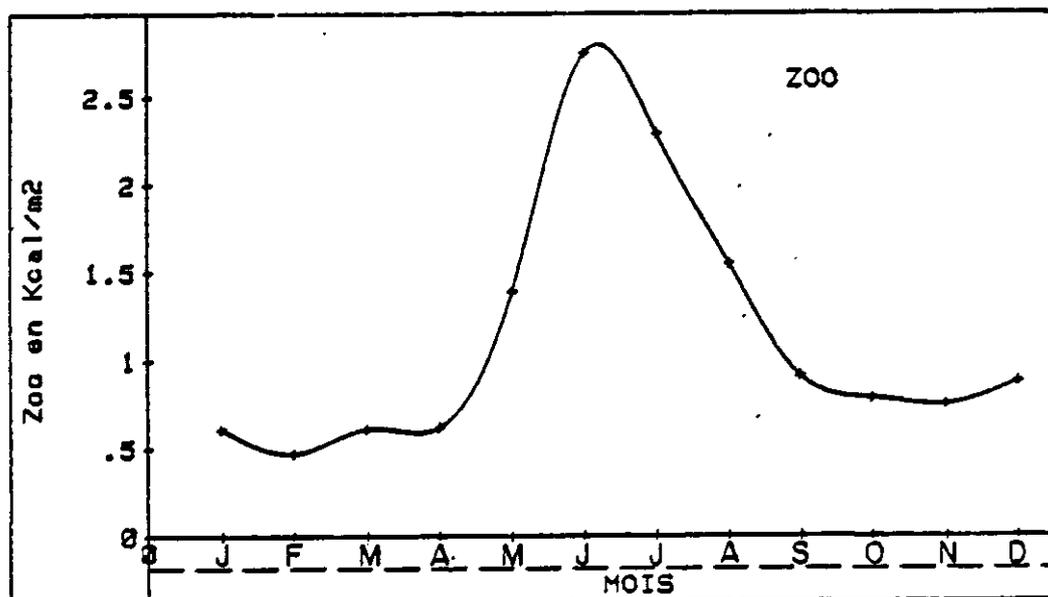


Fig. II.47 : Biomasse moyenne du zooplancton à Flamanville en Kcal/m²

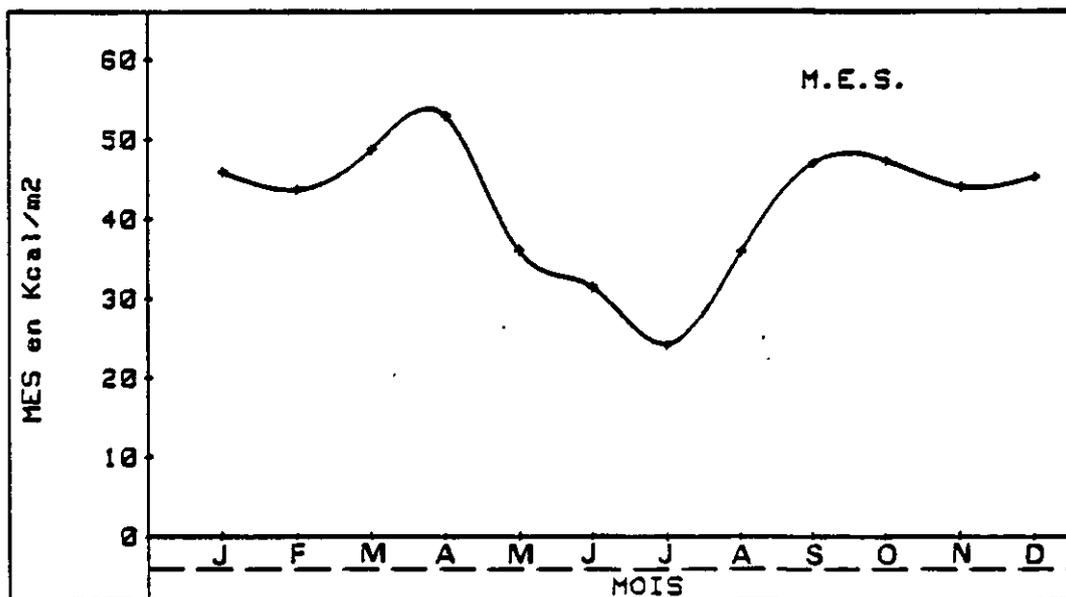


Fig. II.48 : Matière organique contenue dans les MES, de la zone Cotentin centre en Kcal/m²

$$F_{1,4} = (F_1 - F_{1,2}) \cdot 0.8 \quad \text{kcal/m}^2/\text{Jour.}$$

Par conséquent, la source d'énergie autochtone, commandée par la production primaire pélagique, est la somme des flux $F_{1,4} + F_{2,4}$.

F 3,4. Source allochtone : sédimentation du matériel détritique en suspension

L'importance de cette source constitue l'hypothèse à tester. Il s'agit du matériel organique particulaire, non vivant, en suspension dans la colonne d'eau, transporté en suspension puis transféré sur le fond par sédimentation. La nature et l'origine probable de cette source seront commentées dans la discussion.

L'entrée d'énergie allochtone est considérée comme proportionnelle au stock organique contenu dans les matières en suspension, diminué de la biomasse phytoplanctonique, fraction vivante du matériel particulaire en suspension.

Les travaux de GENTIEN (1984) sur la zone Cotentin-Centre permettent de déduire, à partir des relations établies entre matières en suspension et matières organiques en suspension, la quantité d'énergie stockée dans la colonne d'eau à différentes périodes de l'année ; les calculs tiennent compte également de l'existence d'une couche limite très turbide d'épaisseur inférieure à 2 m au-dessus du fond, dont la teneur en matières en suspension est de 5 à 6 fois supérieure à celle mesurée dans la colonne d'eau. Les résultats sont consignés dans la figure II.48.

$$F_{3,4} = X_3 \cdot P \quad \text{en kcal m}^2/\text{Jour}$$

P = fraction de matières en suspension sédimentée par jour

P est ajusté dans le modèle de façon à obtenir les biomasses connues des compartiments X6 et X7.

- Le système benthique : variables internes

Equations générales des flux

Les interactions entre les compartiments benthiques sont simulées conformément aux équations générales développées par WIEGERT (1975) et reprises par PACE et al (1984). Pour chacun des compartiments biotiques (X5 à X9) les "entrées" et les "sorties" sont des fonctions physiologiques dont les paramètres sont extraits de la littérature : "entrées" = ingestion ; "sorties" = egestion (faeces), métabolisme (respiration + excrétion), prédation, mortalité physiologique.

L'équation générale, traduisant les variations dans le temps de chaque variable d'état "Xj", est de la forme (suivant PACE et al, 1984)

$$\frac{dX_j}{dt} = \sum_{i=1}^m (\pi_{ij} \cdot \tau_j \cdot X_i \cdot f_{ij} \cdot f_{jj} \cdot (1 - \epsilon_j)) - (\mu_j + \eta_j + \rho_j) \cdot X_j - \sum_{k=1}^n (\pi_{jk} \cdot \tau_k \cdot X_k \cdot f_{jk} \cdot f_{kk}) \quad (1)$$

π_{ij} = préférence du prédateur "j" pour une proie "i"

τ_j = taux d'ingestion maximum du prédateur "j"

f_{ij} = limitation de l'ingestion du prédateur "j" par l'abondance de la proie "i"

ϵ_j = proportion d'énergie rejetée après ingestion sous forme de faeces. $1 - \epsilon_j$ = assimilation.

μ_j = taux de mortalité de "j"

η_j = taux d'excrétion de "j"

ρ_j = taux de respiration de "j".

Le premier terme de l'équation (1) représente la somme des entrées par ingestion, corrigée par le taux d'assimilation, des "m" proies disponibles pour "j".

Le second terme correspond aux pertes physiologiques du métabolisme et le troisième terme représente la prédation exercée sur "j" par les "n" prédateurs possibles.

A titre d'exemple, la variation dans le temps du compartiment "Dépositives" (X6) s'écrit :

$$\frac{d X_6}{dt} = F_{4,6} + F_{5,6} - F_{6,4} - F_{6,8} - F_{6,9} - F_{6,0}$$

Les équations de flux pour ce même compartiment sont :

$$\begin{aligned} F_{4,6} &= \pi_{4,6} \cdot \tau_{4,6} \cdot X_6 \cdot f_{4,6} \cdot f_{6,6} \\ F_{5,6} &= \pi_{5,6} \cdot \tau_{5,6} \cdot X_6 \cdot f_{5,6} \cdot f_{6,6} \end{aligned} \quad \left. \vphantom{\begin{aligned} F_{4,6} \\ F_{5,6} \end{aligned}} \right\} \text{----- INGESTION}$$

$$F_{6,4} = F_{4,6} + \epsilon_{4,6} + F_{5,6} \cdot \epsilon_{5,6} + \mu_6 \cdot X_6 \quad \text{EGESTION + MORTALITE}$$

$$\begin{aligned} F_{6,8} &= \pi_{6,8} \cdot \tau_{6,8} \cdot X_8 \cdot f_{6,8} \cdot f_{8,8} \\ F_{6,9} &= \pi_{6,9} \cdot \tau_{6,9} \cdot X_9 \cdot f_{6,9} \cdot f_{9,9} \end{aligned} \quad \left. \vphantom{\begin{aligned} F_{6,8} \\ F_{6,9} \end{aligned}} \right\} \text{----- PREDATION}$$

$$F_{6,0} = (\rho_6 + \eta_6) \cdot X_6 \quad \text{----- METABOLISME (respiration + excrétion)}$$

De même, le compartiment abiotique, X4, s'écrit :

$$\frac{d X_4}{dt} = F_{1,4} + F_{2,4} + F_{3,4} + (F_{5,4} + F_{6,4} + F_{7,4} + F_{8,4} + F_{9,4}) \cdot 2 - F_{4,5} - F_{4,6} - F_{4,7} - F_{4,8} - F_{4,9}$$

Le retour de l'énergie non assimilée (boucle de faeces) et de la mortalité naturelle au compartiment détritique, X4, s'accompagne d'une "sortie" de la fraction réfractaire du matériel organique.

Dans leur modèle de production secondaire benthique, WARWICK et al (1979) estiment à 90 % la proportion de matériel réfractaire du carbone organique particulaire "non vivant". Ce pourcentage paraît élevé en regard des estimations du taux de conversion du carbone provenant notamment des faeces en biomasse bactérienne, qui serait de 15 % selon NEWELL et FRIELD (1983). Un taux de matière organique assimilable de 20 % est retenu dans le présent modèle, au niveau de la boucle des faeces.

Fonctions de contrôle

Le taux d'ingestion pour chacun des compartiments biotiques est contrôlé par deux catégories de fonctions, l'une traduisant les effets de la limitation de la ressource et l'autre les effets de la limitation de l'espace. Le premier type de contrôle assure le couplage "prédateur-proie" et est dépendant de la biomasse de proie disponible. Le second est dépendant de la biomasse du prédateur.

Les fonctions utilisées dans ce travail sont celles que PACE et al (1984) ont appliquées dans leur modèle et dont WIEGER et al (1981) donnent un commentaire détaillé : le contrôle par la limitation de la ressource est de la forme :

$$f_{i,j} = (X_i - g_{i,j}) / (a_{i,j} - g_{i,j})$$

sous la contrainte $0 \leq f_{i,j} \leq 1$

avec X_i = biomasse de la ressource i

g_{ij} = seuil critique au-dessous duquel le taux d'ingestion de "j" prédateur est nul : lorsque $X_i \leq g_{ij} \rightarrow f_{ij} = 0$

a_{ij} = seuil au-dessus duquel le taux d'ingestion de "j" est maximal : lorsque $X_i \geq a_{ij} \rightarrow f_{ij} = 1$

L'effet de la compétition intra-compartiment, ou limitation par la place, suppose l'existence d'un seuil de densité au-dessus duquel l'ingestion est égale au coût énergétique de la maintenance. La fonction prend en compte les termes du métabolisme $\eta, \mu, \rho, \tau, \epsilon$, et s'écrit :

$$f_{j,j} = 1 - \left(1 - \frac{\eta_j + \mu_j + \rho_j}{\tau_j (1 - \epsilon_j)} \right) \cdot \left(\frac{X_j - a_{j,j}}{g_{j,j} - a_{j,j}} \right),$$

sous la contrainte $1 \geq f_{j,j} \geq \frac{\eta_j + \mu_j + \rho_j}{\tau_{j,j} (1 - \epsilon_{j,j})}$

x_i = biomasse du prédateur "j"

a_{ij} = seuil au-dessous duquel le taux d'ingestion de "j" est maximal : lorsque $X_j \leq a_{j,j} \rightarrow f_{j,j} = 1$

g_{jj} = seuil au-dessus duquel le taux d'ingestion de "j" est réduit au coût de la maintenance.

Lorsque $X_j \geq g_{j,j}, \rightarrow f_{j,j} = X_j \cdot \frac{\eta_j + \mu_j + \rho_j}{1 - \epsilon_{j,j}}$

Les deux "effets limitants" pris séparément sont linéaires, mais les effets conjugués sont multiplicatifs. Généralement, l'équation de base traduisant l'ingestion (1) n'est donc pas linéaire, sauf dans le cas de l'absence des effets limitants.

II.4.2.4 - Paramétrisation

Attribuer des valeurs aux paramètres constitue le point le plus délicat de toute modélisation écologique. Aussi est-il indispensable de publier toutes les valeurs des paramètres d'un modèle et d'en expliciter, autant que faire ce peut, les estimations.

Sur les 58 paramètres introduits dans la simulation du macrobenthos du Golfe Normano-Breton, 38 ont une valeur directement tirée des travaux de PACE et al (1984). Les autres paramètres ont été estimés à partir des données bibliographiques ou, faute d'information, de manière empirique.

- Constantes physiologiques (annexe II.10)

Pour les compartiments X5, X6, X8 et X9, les valeurs sont celles de PACE et al (1984) ; les références sont signalées et commentées par les auteurs. Seul le taux d'égestion des depositivores

vis à vis du matériel détritique est modifié : le taux de .8, soit une assimilation égale à 20 %, est préféré à .9. Cette valeur semble plus en rapport avec les chiffres rencontrés dans la littérature, où les taux d'assimilation selon les organismes et les milieux sont de 24 % (DAME et PATTEN, 1981), 29 % (TENORE et GOPALAN, 1974), 30 % (WARWICK et al, 1979), 15 % (HARGRAVE, 1971) et quelques fois beaucoup plus élevés : 74 % pour l'amphipode *Calliopus caeviusculus* (PEDERSON et CAPUZZO, 1984), 60 % pour *Scrobicularia plana* (HUGHES, 1970), cette dernière valeur étant reprise par WARWICK et al dans leur modèle.

Concernant les filtreurs, compartiment cible de la présente simulation, le choix des paramètres est fondé sur l'ensemble des références consignées en annexe II.12. La plupart des informations recueillies provient d'études expérimentales. Les résultats exprimés dans des unités différentes varient très largement en fonction de l'espèce, de la taille des individus et des conditions ambiantes : température, qualité et quantité de nourriture ... Ce résumé non exhaustif permet d'établir une fourchette de vraisemblance pour chaque constante physiologique et de rechercher les valeurs les plus plausibles. De même, les relations allométriques "métabolisme - poids individuel" établies pour certaines espèces ont permis de calculer des constantes pour une fourchette de tailles théoriques compatible avec celle des principales espèces du compartiment filtreurs : praire, amande, palourde, spisule, crépidule. Les constantes présentées en annexe II.10 sont donc le plus souvent calculées pour des individus de 0,1 g et 1 g de poids sec décalcifié.

Cette information constitue un guide utile au choix des constantes physiologiques retenues dans le modèle ; elle laisse néanmoins une large part à l'empirisme.

- Fonctions de contrôle (annexe II.11)

Le choix des paramètres gouvernant les fonctions de contrôle (consignés dans l'annexe II.11) constitue le point le plus fragile des modèles de simulation. Si, conceptuellement, les phénomènes régulateurs occupent une place importante dans la pensée de l'écologie moderne, la définition pratique des paramètres est rarement explicitée. Classiquement, la notion de limitation de la croissance des populations pour des densités élevées est contenue dans l'équation logistique établie par VERHULST en 1938 (in BARBAULT, 1981). Elle introduit le concept de "capacité limite du milieu", seuil au-delà duquel la population sature son environnement. Les phénomènes responsables de la limitation sont réunis sous le terme général d'"effets dépendant de la densité" et sont rarement pris en compte expressément. Par extension, ces mêmes effets sont appliqués aux compartiments des modèles d'écosystèmes ; à la notion de "densité - dépendance" est substituée la notion de "biomasse-dépendance". Deux types de mécanismes sont pris en compte dans la présente étude : les relations de prédation (inter-compartiment) et les relations de compétition (intra-compartiment).

Malgré la tentative d'établir la valeur des paramètres sur des données bibliographiques, l'estimation reste dans l'ensemble arbitraire. Seules quelques règles générales, relevant des propriétés des écosystèmes marins, ou tirés des études du macro-

benthos du Golfe Normano-Breton (BLANCHARD et al, chapitre III.2), ont permis de guider le choix de certains paramètres. En particulier le modèle devra respecter les contraintes suivantes :

- les bactéries constituent la source trophique majeure (> 50 %) de la macrofaune, dépositores et filtreurs (SOROKIN, 1981) ;

- les coefficients de transfert*, excepté pour les bactéries, devront être compris entre 5 % et 20 %, fourchette communément admise dans les écosystèmes marins ;

- les rapports "production/biomasse" devront satisfaire aux conditions : dépositores $P/B > 2$; filtreurs $P/B < 1$ (cf. BLANCHARD et al, 1983). Pour ce dernier groupe, la fourchette de vraisemblance du rapport P/B se situe entre .15 (praire) et .70 (spisule).

Les paramètres "a" et "g" correspondant aux seuils d'ingestion maximale et d'ingestion nulle ont dû être estimés, non seulement pour les compartiments filtreurs, X6, et dépositores, X5, non identifiés dans le modèle de PACE et al, mais aussi pour leurs prédateurs : poissons démersaux X8, et carnivores benthiques, X9.

Concernant les filtreurs, la recherche du seuil "a" peut être guidée par les résultats expérimentaux obtenus sur la nutrition des bivalves. Cependant, l'hétérogénéité et la variabilité des résultats rend difficile l'exploitation des informations bibliographiques. A titre d'indication, selon FORSTIER-SMITH (1975), le taux d'ingestion de Cardium edule est maximum pour une concentration de 200×10^3 cellules/ml de Phaeodactylum cornutum soit environ 19 kcal/m³ ; Mytilus edulis atteint son taux maximum à partir de 500 cellules/ml soit environ 47 kcal/m³. Les travaux de TENORE et DUNSTAN (1973) sur Mytilus edulis, Crassostrea virginica et Mercenaria mercenaria indiquent un plafond du taux d'ingestion pour une concentration équivalente à 400 µgc/l soit 4,5 kcal/m³.

En dépit de leur hétérogénéité, les résultats font apparaître que l'ingestion chez les bivalves est directement fonction de la concentration de la nourriture et que l'ingestion maximale est atteinte pour des concentrations élevées. Remarquons que les études de bilan énergétique réalisées en milieu naturel sur Mytilus edulis (HAWKINS et al, 1982 ; WIDDOWS et al, 1979 ; WIDDOWS et BAYNE, 1971) admettent des taux d'ingestion entre 2 et 10 fois plus faibles que la moyenne des résultats expérimentaux. Pour ces raisons, le seuil "a" est placé à une valeur élevée (20 kcal/m²). De plus, les filtreurs, a priori non sélectifs vis à vis de la ressource (en-dehors du critère "taille de particule" non pris en compte dans le modèle) sont limités par la biomasse totale des "compartiments-proies" X5 + X4, soit "bactéries + détritus". Le seuil "g" a été placé au même niveau que pour les compartiments compétiteurs des bivalves, soit .05 kcal/m², valeur proposée par PACE et al.

* = Rapport Ingestion/Predation pour chaque compartiment.

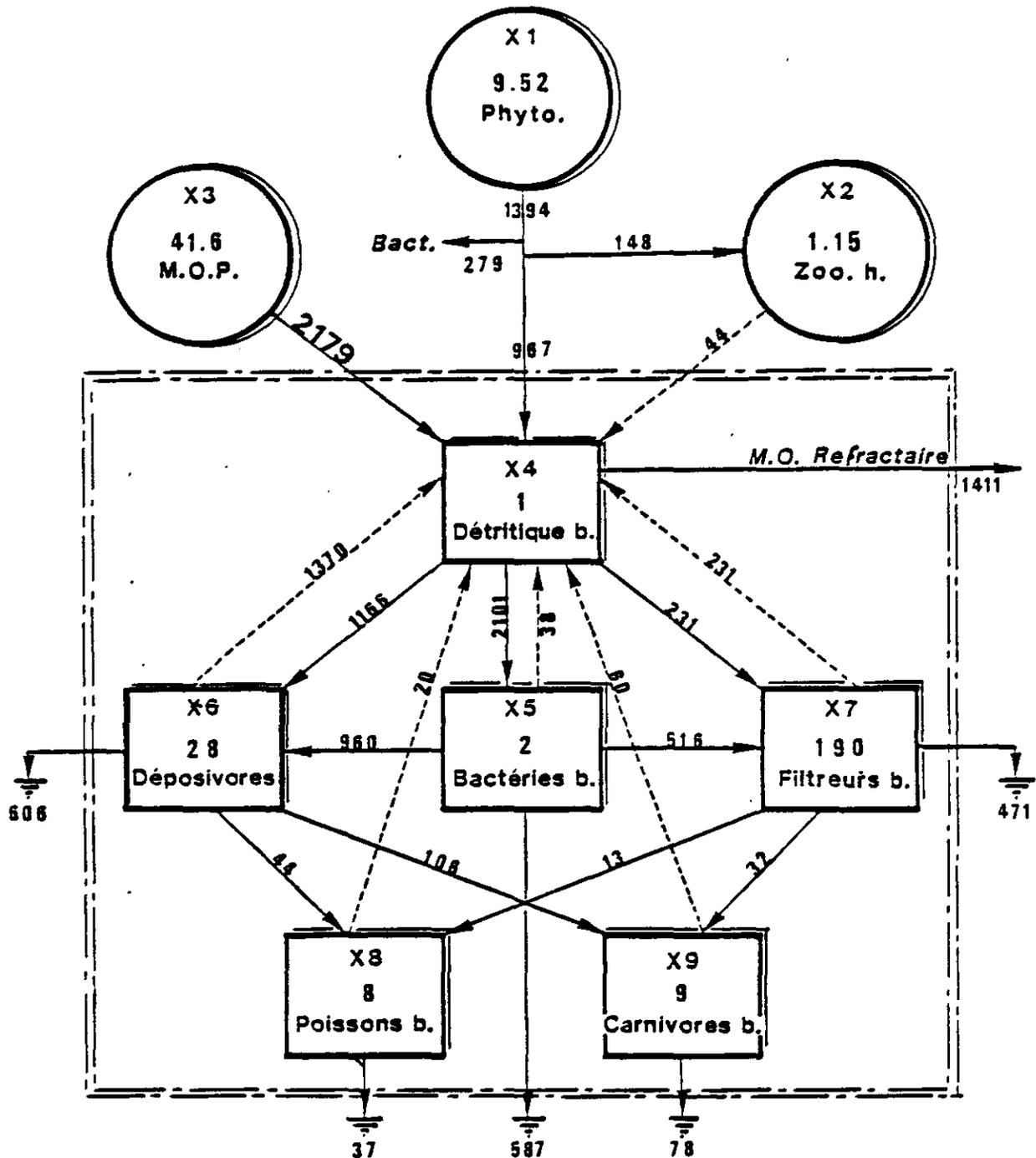


Fig. II.49 : Résultats du modèle de simulation du benthos des sédiments grossiers du golfe normano-breton: situation à l'équilibre. La légende des symboles est celle de la figure 40 . Les biomasses moyennes sont exprimées en Kcal/m² et les flux en Kcal/m²/an.

- Flux d'énergie allochtone

Le flux de matières organiques particulaires non vivantes (F3,4) représente la sédimentation du matériel détritique en suspension. Le transfert est calculé sur la base d'un pourcentage du stock de matière organique contenu dans les matières en suspension. Ce pourcentage est ajusté de telle manière que les valeurs des biomasses moyennes simulées des compartiments dépositives, X6 et filtreurs, X7, s'approchent des valeurs mesurées, soit :

$$X6 = 28 \text{ kcal/m}^2 \quad X7 = 190 \text{ kcal/m}^2$$

II.4.3 - Discussion des résultats

Les résultats du modèle à l'équilibre, biomasses moyennes et flux annuels, sont présentés dans la figure II.49. Les conditions de stabilité sont obtenues à partir de 3 à 10 ans de simulation selon la pertinence des valeurs initiales.

La discussion est développée à deux niveaux :

- cohérence des résultats vis à vis des connaissances acquises sur le fonctionnement des écosystèmes côtiers ; adéquation aux contraintes imposées, notion de crédibilité,

- importance relative de la source d'énergie allochtone dans la balance énergétique globale ; simulation du système pour différentes valeurs d'entrée.

La simulation des variations temporelles sur un cycle annuel n'est pas présentée en raison de l'absence de données disponibles sur les fluctuations saisonnières des compartiments benthiques.

II.4.3.1. Cohérence des résultats

- Détritus

Le compartiment détritique ne retient que la fraction labile de la matière organique ; la fraction réfractaire dont les processus de décomposition sont très lents, n'est pas intégrée dans la balance énergétique, d'où l'existence d'une sortie "M.O. réfractaire". Cette simplification a pour inconvénient de ne pas rendre compte de la quantité globale (labile + réfractaire) de matière organique contenue dans le sédiment. Un modèle plus réaliste aurait prévu deux compartiments pour la matière organique détritique : un pour les composés à bas poids moléculaire, facilement utilisables et un second pour les composés plus résistants de type holocellulose et lignine à haut poids moléculaire. Un tel schéma est proposé par LEE (1980) et appliqué dans le modèle de pêcherie multispécifique de BROWDER (1981). Il a cependant l'inconvénient de compliquer notablement la structure du modèle en ajoutant un compartiment dont le taux de transformation par les bactéries est mal connu.

- Bactéries

La production microbienne est la principale composante trophique du benthos, à la fois pour les détritivores, 55 % de l'ingestion, et les filtreurs, 69 %. Ce résultat est conforme aux points de vue récents sur le rôle trophique des bactéries dans le réseau alimentaire benthique : on peut citer entre autres références

SEKI et al, 1968 ; FENCHEL et al, 1977 ; GERLACH, 1978 ; MEYER et FAUBEL, 1980 ; SOROKIN, 1981.

Le rendement du transfert "détritus-bactéries" est de 70 %. Cette valeur est élevée, au regard des taux de conversion trouvés dans la littérature, qui se situent en moyenne entre 50 et 60 % (ROBINSON et al, 1982). Les estimations se rapportant au matériel détritique sont très variables selon son origine : 50 % selon FENCHEL et al (1971), entre 24 et 66 % selon GOSSELINK et KIRBY (1974), 70 % selon WILLIAMS (1981). SOROKIN (1981) note que les taux de conversion mesurés en culture (45-55 %) sont généralement plus élevés que ceux qui sont mesurés en milieu naturel (30 %). Les rendements calculés sur la décomposition des détritus d'origine macrophytique sont particulièrement bas : 11 % pour les laminaires (NEWELL et LUCAS, 1981), 9 à 33 % pour les spartines (NEWELL et al, 1983). La nature du matériel détritique est donc un facteur très important ; en particulier, la fraction de matière organique réfractaire est déterminante dans l'évaluation du taux de conversion. Ce point n'est pas pris en compte dans le modèle, où les sources d'énergie allochtone et autochtone sont considérées comme étant de nature équivalente. Cependant, il a été tenu compte d'une fraction réfractaire considérée comme non décomposable.

La biomasse moyenne du compartiment microbien (2 kcal/m²) ne peut être commentée valablement en raison de l'énorme variabilité des données avancées dans la littérature et surtout en l'absence de données de terrain sur cette étude. Cependant, des valeurs comparables ont été avancées dans des sédiments côtiers par WARWICK et al, 1979 (1,25 kcal/m²) et DAME et al, 1981 (2,41 kcal/m²).

- Macrobenthos

La biomasse moyenne annuelle du macrobenthos, réunissant détritivores, filtreurs et carnivores invertébrés est de 227 kcal/m², dont 84 % de grands filtreurs. Cette valeur est élevée, comparée aux biomasses rencontrées en systèmes ouverts : 85 kcal/m² en Manche (BRYLINSKY, 1972) ; 20 kcal/m² en Mer du Nord (BUCHANAM et WARWICK, 1974) ; 31 kcal/m² sur le plateau continental de la Nouvelle Ecosse (MILLS et al, 1979). Par contre, les biomasses moyennes recensées en mer de Wadden par BEUKEMA, 1976 (121 kcal/m²) et dans l'estuaire de la Severn par WARWICK et al, 1978 (193 kcal/m²) s'approchent de celle du Golfe Normano-Breton. Il importe de noter que ces derniers sites présentent un certain nombre d'analogies : milieux semi-fermés, faibles profondeurs, apports détritiques élevés.

Les coefficients de transferts sont évalués à 14 % pour les dépositivores et 6 % pour les filtreurs. Ces chiffres sont faibles si l'on considère que STEELE (1974) admet, pour la Mer du Nord, un "rendement écologique" d'environ 20 % entre chaque niveau trophique. Ils sont néanmoins comparables au transfert d'énergie attribué au benthos du Golfe du Mexique par BROWDER (1981), estimé à 10 %. Les travaux d'EVANS (1984) sur les communautés benthiques des fonds meubles du Gullmard Fjord indiquent des transferts de 6 % à 16 % selon les groupes zoologiques.

- Poissons

La biomasse en poissons démersaux dans le Golfe Normano-Breton n'est pas connue. Cependant, la valeur calculée (8 kcal/m²) n'est pas très éloignée des biomasses avancées pour la Manche (6,2 kcal/m² BRYLINSKY, 1972), pour le plateau continental Est-Canadien (4,1 kcal/m² MILLS et al, 1979) et pour la Mer du Nord (entre 2,5 et 5 kcal/m² ; JONES, 1980, d'après JONES et RICHARD, 1976).

II.4.3.2. Importance de la source d'énergie allochtone

Les résultats de la simulation (figure II.49) indiquent que, pour s'approcher de la valeur de la biomasse mesurée du compartiment filtreur, il faut introduire une énergie allochtone équivalente à 2179 kcal/m²/an, soit 68 % du total de l'énergie entrant dans le système benthique. Cette hypothèse constitue le point essentiel de l'étude et mérite d'être commentée en détail.

En aval de la production autochtone, le zooplancton ne consomme que 11 % de la production primaire pélagique et restitue, sous forme de pelotes fécales, environ 3 % de cette même production. Ces chiffres ne sont pas surprenants, si l'on considère les travaux de COSPER et STEPIEN (1984) sur le couplage "phyto-zooplancton" dans la zone du plateau continental de "New-York Bight", où le zooplancton ne consomme qu'entre 1 et 14 % de la production primaire. De même LONGHURST (1983), dans son approche du bilan énergétique du plateau continental de la Sierra-Leone, considère que la production phytoplanctonique excède de 70 à 90 % la demande des brouteurs pélagiques. Dans ces conditions, le flux de pelotes fécales devient négligeable et la valeur déduite du modèle est probablement surestimée, puisqu'aucun processus de dégradation n'est pris en compte dans la colonne d'eau. Selon HOFFMAN et al (1981), les pelotes fécales ne représentent que 0,2 % de la production primaire atteignant les fonds du plateau continental du Sud-Est des Etats-Unis.

Concernant le Golfe Normano-Breton, les estimations des flux au sein du système pélagique montrent que la plus grande partie de la production primaire pélagique (69 %) entre par sédimentation dans le système benthique. Malgré cela, la source énergétique majeure est d'origine détritique.

La composante énergétique allochtone (2179 kcal/m²/an) correspond à une sédimentation quotidienne d'une fraction de la matière en suspension égale à 14,33 %. La figure II.50 représente la simulation du système étudié pour différentes valeurs du flux "F_{3,4}" de matériel détritique. En l'absence de source allochtone (F_{3,4} = 0 ; figure II.50A), le système benthique est réduit à une chaîne courte "bactéries-détritivores-poissons".

Le compartiment filtreur est très sensible à une diminution du flux de matière organique particulaire, comme le souligne le schéma II.50B. Une simulation réduisant de 50 % l'apport détritique allochtone, entraîne une baisse de biomasse de 55 % pour les filtreurs et de 32 % seulement pour les déposivores. Rappelons que ces résultats sont établis à partir du calcul des besoins énergétiques des compartiments benthiques et donc dépendants de la pertinence du choix des paramètres physiologiques.

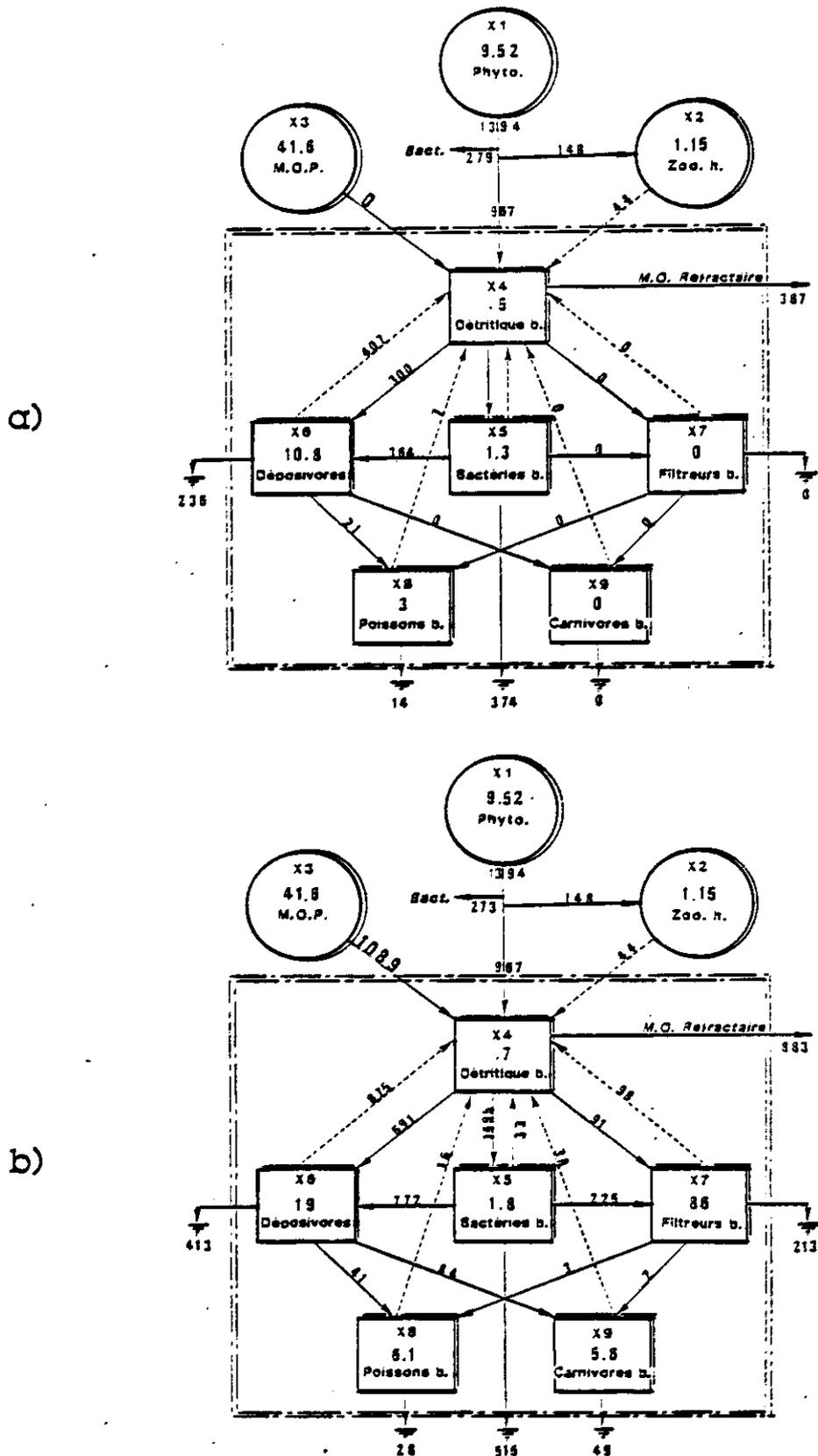


Fig. II.50 : Simulation du système benthique du golfe normano-breton pour différentes valeurs du flux détritique allochtone (F 3,4). La légende des symboles est celle de la figure 40

a) F 3,4 = 0 ; b) F 3,4 = 50% du flux exogène.

Le flux total entrant dans le système benthique serait de 3190 kcal/m²/an. Cette valeur est élevée, mais cohérente avec de nombreux bilans énergétiques établis en zone côtière. Dans son ouvrage sur l'approche systématique des zones côtières, MANN (1982) propose une fourchette de 100 à 300 g C/m²/an (soit 1140 à 3420 kcal/m²/an) pour la frange littorale soumise aux apports terrestres et à la production des macrophytes ; STEPHENS et al (1967) mesurent un apport de 200 g C/m²/an dans une baie de la côte Ouest du Canada ; WEBSTER et al (1975) estiment à 164 g C/m²/an le flux entrant dans la St. Margaret's Bay en Nouvelle Ecosse.

Parmi les écosystèmes côtiers ayant fait l'objet d'une étude similaire, le bilan le plus proche de cette étude est celui de la mer de Wadden, établi par KUIPERS et al, 1981, avec un flux total de 3990 kcal/m²/an dont 60 % est d'origine détritique.

II-4.4 - Conclusions

Bien que très fruste dans sa conception, le modèle mis en oeuvre fournit un schéma plausible des transferts d'énergie au sein de la communauté benthique des sédiments grossiers du Golfe Normano-Breton. Les hypothèses déduites de la simulation font ressortir deux traits majeurs :

- la principale source d'énergie est allochtone et représenterait environ 68 % du flux total entrant dans le système benthique, lequel est donc largement dépendant des zones côtières productives voisines,

- le compartiment cible, contenant en l'occurrence des filtreurs exploités (praire) ou exploitables (amande, palourde, spicule), est particulièrement sensible à une diminution de l'apport détritique exogène : une source d'énergie constituée uniquement par la production primaire pélagique locale conduirait à la disparition du compartiment filtreur.

L'origine de cet apport doit être recherchée dans les zones à forte production telles que les marais maritimes (baie du Mont-St-Michel, baie de St-Brieuc, havres), les herbiers, les champs d'algues ... En raison de la faible importance des bassins versants, il est probable que la contribution des apports fluviaux au flux détritique soit négligeable. Le problème de l'identification des systèmes à haute productivité, de même que les modalités de transport, renvoient aux thèmes IV (estran et zones humides) et I (cadre physique) de l'étude régionale intégrée.

D'un point de vue pratique, ce travail souligne l'intérêt d'une approche globale dans une perspective d'aménagement régional. Il met l'accent sur l'importance des systèmes exportateurs d'énergie dont l'identification et la protection paraissent indispensables. En particulier, le maintien, voire le développement, de l'exploitation des bivalves dans le Golfe Normano-Breton en dépendent, et des mesures limitées à la protection des gisements de coquillages seraient insuffisantes. La gestion de la ressource ne saurait être conçue en-dehors de son environnement, même si la compréhension de celui-ci soulève toujours des questions fondamentales non résolues.

En tant qu'outil de synthèse, le modèle est très loin de représenter la complexité écologique de la zone. Il fait apparaître une fois de plus l'importance du rôle des microorganismes dans la transformation de la matière organique au sein des écosystèmes côtiers et son rôle en tant que source trophique pour le benthos ; dans le même temps, il révèle l'insuffisance des données dans ce domaine. De même, la paramétrisation des processus physiologiques repose le plus souvent sur des approximations grossières et les fonctions de contrôles sont établies de manière arbitraire. Malgré ses faiblesses, largement commentées dans la discussion, cette approche propose un résumé analytique d'une connaissance existante, fondé à la fois sur des données de terrain récentes et sur les bases théoriques acquises ces dix dernières années dans le secteur de la modélisation des écosystèmes littoraux.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN J.A., 1962. Preliminary experiments on the feeding and excretion of bivalves using Phaeodactylum labelled with P32. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 42, pp. 609-623.
- AMON J.K.B., 1975. Les bancs de spicules du littoral Sud-Armoricain. Etude descriptive et dynamique. In : Benthos du plateau continental Sud-Armoricain. Contrat CNEOXO 75-1277.
- AMOUREUX J.M., 1982. Ethologie, filtration, nutrition, bilan énergétique de Venus verrucosa Linne (bivalve). These d'Etat. Univ. Paris VI.
- ARNAL O., 1979. Biomasse du zooplancton et composition chimique élémentaire in : Etude écologique de projet. Site de Flamanville (Manche) 2ème cycle. Rapport CNEOXO-EDF.
- ARNAL O., 1983a. Zooplancton in : Etude écologique d'avant-projet du site marémoteur du golfe normand-breton. Deuxième année (1980-1981), Milieu pélagique. Rapport CNEOXO-EDF.
- ARNAL O., 1983b. Le domaine pélagique. C. Zooplancton in : Etude écologique du site Cotentin-Centre. Rapport CNEOXO-EDF.
- ARNAL O., CRASSOUS P., ERARD E., LE FEVRE-LEHOÉRF G., RYCKAERT M., TOULARASTEL F., 1977. Domaine pélagique in : Etude écologique de projet. Site de Flamanville (Manche) 1er cycle. Rapport CNEOXO-EDF.
- ARNAL O., ARZUL G., ERARD E., 1981. Milieu pélagique in : Etude d'avant-projet du site marémoteur du golfe normand-breton, première année (1980). Rapport CNEOXO-EDF.
- ARZUL G., 1979. Hydrologie in : Etude écologique de projet. Site de Flamanville (Manche) 2ème cycle. Rapport CNEOXO-EDF.
- BARBAULT R., 1981. Ecologie des populations et des peuplements. Masson, Paris, 200 p.
- BAYNE B.L., THOMPSON R.J., WIDDOWS J., 1976. Physiology, I. In : Marine mussels : their ecology and physiology, 121, 206 p. Ed. by B.L. BAYNE. Cambridge University Press.
- BAYNE B.L., BAYNE C.L., CAREFOOT T.C., THOMPSON R.J., 1976. The physiological ecology of Mytilus californianus Conrad. I. Metabolisme and energy balance. Ecologia 22, pp 211-228.
- BAYNE B.L., SCULLARD C., 1977. Rates of nitrogen excretion by species of Mytilus (Bivalvia, Mollusca). J. Mar. Biol. Ass. U.K., 57, pp. 355-369.
- BERTHOU P., 1983. Contribution à l'étude du stock de praires du golfe normand-breton. These 3ème Cycle, Océano. biol., Brest.

- BERTHOU P., LE GALL J.Y., 1979. Gestion rationnelle des stocks de praires sur la côte Ouest du Cotentin. Rapport n° 3. Comité local des pêches de Granville/CNEXO, 128 p.
- BEUKEMA J.J., 1976. Biomasses and species richness of the macrobenthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden sea. Neth. J. Sea Res. 10, pp. 236-261.
- BLANCHARD M., 1982. Peuplements des sables grossiers. In : Etude écologique d'avant-projet du site marémoteur du golfe normano-breton. Rapport CNEXO/Muséum National d'Histoire Naturelle-EDF, 37 p.
- BLANCHARD M., CHARDY P., BERTHOU P., 1983. Le Benthos subtidal in Etude écologique du site Cotentin centre. Rapport CNEXO-EDF, Vol.III.B.
- BLANCHARD M., MORVAN C., QUINIOU F., 1986. Dynamique de population de la palourde rose Tapes rhomboïdes (Pennant 1777) dans le golfe normano-breton : Haliotis, sous-presse.
- BRAND A.R., MORRIS D.J., 1984. The respiratory responses of the dog cockle Glycymeris glycymeris (L.) to declining environmental oxygen tension. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 83, pp. 89-106.
- ERIECELJ V.M., MALOUF R.E., 1984. Influence of algal and suspended sediment concentrations on the feeding physiology of the hard clam Mercenaria mercenaria. Mar. Biol. 84, pp. 155-165.
- BROCK T.D., 1981. Calculating solar radiation for ecological studies. Ecological Modelling 14, pp.1-19.
- BROWDER J.A., 1981. Use and energy flow model to evaluate alternative harvesting strategies in multispecies fishery. International Symposium Energy and Ecological Modelling-Louisville-Kentucky, pp. 571-583.
- BRYLINSKY M., 1972. Steady-state sensitivity analysis of energy flow in a marine system. In : B.C. Patten (ed.), Systems Analysis and Simulation in Ecology, pp. 81-101. Academic Press New-York.
- BUCHANAM J.B., WARWICK, R.M., 1974. An estimate of benthic macrofaunal production in the offshore mud of the Northumberland coast. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 54, pp. 197-222.
- CABIOCH L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. Cah. Biol. Mar., 9 (5 suppl.), pp. 1-721.
- CABIOCH L., RETIERE C., JOUAN G., HAMON D., 1976. Etude écologique d'avant-projet sur le site de Flamanville. Chap. III. Peuplements benthiques. Contrat CNEXO-EDF, 44 p.
- CADEE G.C., 1982. Reappraisal of the production and import of organic carbon in the western Wadden Sea. Neth. J. Sea Res. 14, pp. 305-322.
- CAHOUR A., 1968. Cycle de reproduction de 8 espèces de bivalves. D.E.A. Biol., Brest, 33 p.
- CHASSE C., GLEMAREC M., 1973. Les bancs de Spisula ovalis de la région des Moutons. In : Benthos du plateau continental Sud-Armoricain. Contrat CNEXO 72/527.

- CHIPPERFIELD P.N.J., 1951. The breeding of Crepidula fornicata in the river Blackwater-Essex. Journal Mar. Biol. Assoc. UK 30, pp. 49-71.
- COE W.R., 1943. Sexual differentiation in mollusks. I. Pelecypods. Quant. Rev. Biol., 18, pp. 154-164.
- CONOVER R.J., 1966. Assimilation of organic matter by zooplankton. Limn. Oceanogr. 11, pp. 338-354.
- CONKLIN E.G., 1897. The Embryology of Crepidula. A contribution to the cell linkage and early development of some marine gastropods. Journal of Morphology XIII, pp. 1-227.
- COUM A., 1979. La population de crépidules (Crepidula fornicata L., 1758) en rade de Brest. Ecologie et dynamique. These fac. sci. Brest, 146 p.
- DAME R.F., 1972. Comparison of various allometric relationships in intertidal and subtidal American oysters. Fishery Bull. Fish Wildl. Serv. U.S. 70, pp. 1121-1126.
- DAME R.F., PATIEN B., 1981. Analysis of energy flows in an intertidal oyster reef. Mar. Ecol. Prog. Ser. 5, pp. 115-124.
- DELESSE A., 1847. Procédé mécanique pour déterminer la composition des roches. C.R. Acad. Sci. (Paris), 25, 544 p.
- DESLOUS-PAOLI J.M., 1984. Crepidula fornicata (L) dans le bassin de Marennes-Oléron. Contrat ISTPM/EPR Poitou Charentes, 80 p. + annexes.
- DJABALI F., YAHIAOUI M., 1978. La prairie (Venus verrucosa L.) en rade de Brest et en baie de Granville : Biologie, production, exploitation. Thèse 3ème Cycle Oceano. biol., Brest, 211 p.
- DUPOUY H., LATROUITE D., 1979. Le développement de la crépidule sur le gisement de coquilles St-Jacques de la baie de St-Brieuc. Sciences et Pêches n° 292, pp. 13-19.
- ERARD E., RYCKAERT M., 1979. Phytoplancton-production primaire in : Etude écologique de projet. Site de Flamanville (Manche) 2ème cycle. Rapport CNEOX-EDF.
- ERARD E., CRASSOUS M.P., 1983. Le domaine pélagique. B. Phytoplancton in : Etude écologique du site Cotentin-Centre. Rapport CNEOX-EDF.
- ERARD E., 1983. Phytoplancton in : Etude écologique d'avant-projet du site marémoteur du golfe normand-breton. Deuxième année (1980-1981). Milieu pélagique. Rapport CNEOX-EDF.
- EVANS S., 1984. Energy budget and predation impact of dominant epibenthic carnivores on a shallow soft bottom community at Swedish west coast. Estuarine, Coastal and Shelf Science 13, pp. 11-25.
- FENCHEL T.M., JORGENSEN B.B., 1977. Detritus food chains of aquatic ecosystems : the rôle of the bacteria. Advances in Microbial Ecology (Ed. by M. ALEXANDER), pp. 1-258. Plenum Press, New-York.

- 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 (Montagu). J. Exp. Mar. Biol. 17, pp. 1-22.
- FUHRMAN J.A., AZAM F., 1980. Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of British Columbia, Antarctica and California. Applied and Environmental Microbiology, pp. 1085-1095.
- GENTIEN P., LABBE A., LUNVEN M., 1983. Le domaine pélagique. A. Hydrobiologie in : Etude écologique du site Cotentin-Centre. Rapport CNEOX-EDF.
- GENTIEN P., ERARD E., 1984. Hydrobiologie et phytoplancton in : Etude de surveillance écologique sur le site de Flamanville (Manche). Année 1983. Rapport CNEOX-EDF.
- GERLACH S.A., 1978. Food chain relationship in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. Oecologia (Berlin) 33, pp. 55-69.
- GLEMAREC M., 1968. Distinction de deux Mactridae des côtes atlantiques européennes : Spisula solida (Linné) et Spisula ovalis (Sowerby). Cah. Biol. Mar., 9, pp. 167-174.
- GLEMAREC M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. Thèse d'Etat, Paris, 167 p.
- GLEMAREC M., BOURON D., 1978. Evolution de la maturité sexuelle chez six espèces de bivalves des Glénan. Haliotis, 9(1), pp. 45-48.
- GOSELINK J.G., KIRBY C.J., 1974. Decomposition of salt marsh grass, Spartina alterniflora Loisel. Limnol. Oceanogr. 19, pp. 825-832.
- GRODEN T.W., 1977. Modelling temperature and light adaptation of phytoplankton. Center for Ecological Modeling. Rept. 2. Rensselaer Polytechnic Institute, 17 p.
- GRUVEL A., FISCHER-PIETTE E., 1939. Distribution de quelques espèces animales sessiles sur les fonds dragables de Granville à Bréhat. Annales de l'Institut Océanographique T. 19, pp. 79-102.
- HARGRAVE B.T., 1971. An energy budget for a deposit-feeding amphipod. Limnol Oceanogr. 16, pp. 99-103.
- HAWKINS A.J.S., SALKELD P.N., BAYNE B.L., GNAIGER E., LOWE D.M., 1985. Feeding and resource allocation in the mussel Mytilus edulis : evidence for time-averaged optimization. Mar. Ecol. Prog. Ser. 20, pp. 273-287.
- HOFFMAN E.E., KLINCK J.M., PAFFENHOFER G.A., 1981. Concentrations and vertical fluxes of zooplankton fecal pellets on a continental shelf. Mar. Biol. 61, pp. 327-335.
- HOLME N.A., 1961. Shellform in Venerupis rhomboïdes. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 41, pp. 705-722.

- HOLME N.A., 1966. The bottom fauna of the English Channel. Part II. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 46(2), pp. 401-493.
- HOLMES A.H., 1921. Petrographic methods and calculations (Murby, London).
- HORWOOD J., 1982. Algal production in the west-central North sea. Journal of Plancton Research 4, pp. 103-124.
- HUGHES R.N., 1970. An energy budget for a tidal flat population of the bivalve Scrobicularia plana (Da Coasta). J. Anim. Ecol. 39, pp. 357-381.
- JONES R., RICHARD J., 1976. Some observations on the interrelationship between the major fish species in the North Sea. ICES CM 1976/F : 35 (Mimeo).
- JONES R., HENDERSON E.W., 1980. Further observations on energy flow through the marine food chain. ICES CM 1980/L : 26 (Mimes).
- KERGARIOU G. (de), LATROUITE D., CLAUDE S., PERODOU D., 1979. Extension de la crépidule (Crepidula fornicata) en Manche orientale. Rapport CIEM/CM 1979/K, 15, 5 p.
- KIORBOE T., MOHLENBERG F., NOHR O., 1981. Effect of suspended bottom material on growth and energetics in Mytilus edulis. Mar. Biol. 61, pp. 283-288.
- KREMER J.N., NIXON S.W., 1978. A coastal marine ecosystem : simulation and analysis. Springer. Verlag, Berlin, 217 p.
- KRUGER F., 1960. Zur Frage der Grossenabhangigkeit des Sauerstoffverbranchs von Mytilus edulis. L. Helgolander wiss. Meeresunters 7, pp. 125-148.
- KUIPERS B.R., WILDE P.A.D., CREUTZBERG E., 1981. Energy flow in a tidal flat ecosystem. Mar. Ecol. Prog. Ser. 5, pp. 215-221.
- LEE J.J., 1980. A conceptual model of marine detrital decomposition and the organisms associated with the process. Advances in Aquatic Microbiology, 2, pp. 257-291.
- LOARER R., 1984. Climatologie in : Etude écologique de projet du site de Flamanville (Manche). Année 1983. Rapport CNEXO-EDF.
- LONGHURST A., 1983. Benthic-pelagic coupling and exports of organic carbon from tropical atlantic continental Shelf-Sierra Leone. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 17, pp. 261-285.
- LE GALL P., 1980. Etude expérimentale de l'association en chaîne et de son influence sur la croissance et la sexualité chez la crépidule Crepidula fornicata mollusque mésogastéropode. Thèse Doctorat - Caen.
- L'HERROUX M., 1970. Peuplements des sables fins de la baie de St-Brieuc (Manche). Téthys 2(1), p. 41-88.

- LUBET P., 1976. Ecophysiologie de la reproduction chez les mollusques lamellibranches. Haliotis, 7, pp. 401-493.
- LUBET P., LE GALL P., 1972. Recherches préliminaires sur la structure des populations de Crepidula fornicata, mollusque gastéropode. Bull. Soc. Zool. France 97 : pp. 211-222.
- LUCAS A., 1964. Mise en évidence de l'hermaphrodisme successif de Glycymeris glycymeris L. par l'analyse des pourcentages sexuels. C.R. Acad. Sci. (Paris), 258, pp. 5742-5744.
- LUCAS A., 1965. Recherche sur la sexualité des mollusques bivalves. Bull. Biol. Fr. Belg., 99, pp. 115-247.
- LUCAS A., 1969. Remarque sur l'hermaphrodisme juvénile de quelques Veneridae (Bivalvia). Malacologia, 9 (1), pp. 275-276.
- LUCAS A., 1975. Sex differentiation and juvenile sexuality in bivalve mollusks. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 39 suppl., pp. 532-541.
- LUCAS A., BENINGER P., 1985. The use of physiological condition indices in marine bivalvae. Aquaculture, 44, pp. 187-200.
- MANN K.H., 1982. Ecology of coastal waters. A systems approach. University of California Press. Berkeley and Los Angeles, 322 p.
- MARTEIL L., 1963. La crépidule (Crepidula fornicata) en Manche orientale. Rapport CIEM/CM 1979/K, 15, 5 p..
- MARTEIL L., 1965. Extension de l'aire géographique de Crepidula fornicata (L.) pendant l'année 1964. Sciences et pêches n° 135, pp. 1-6.
- MENESGUEN A., 1982. Plancton 1. Modèle d'évolution saisonnière d'un écosystème planctonique marin côtier. Application au site EDF de Flamanville. Rapport CNEOXO-EDF, 52 p.
- MEYER-REIL L.A., FAUBEL A., 1980. Uptake of organic matter by meiofauna organisms and interrelationships with bacteria. Mar. Ecol. Prog. Ser., 3, pp. 251-256.
- MILLS E.L., FOURNIER R.D., 1979. Fish production and the marine ecosystems of the scotian shelf, eastern Canada. Mar. Biol., 54, pp. 101-108.
- MOHLENBERG F., KJORBOE T., 1981. Growth and energetics in Spisula subtruncata (Da Costa) and the effect of suspended bottom material. Ophelia 20, pp. 79-90.
- MORVAN C., 1985. Cycle de reproduction de quatre espèces de bivalves dans le golfe normano-breton. Rapport contrat IFREMER 84/7479, 19 p.
- NAVARRO J.M., WINTER J.E., 1982. Ingestion rate, assimilation efficiency and energy balance in Mytilus chilensis in relation to body size and different algal concentrations. Mar. Biol. 67, pp. 255-266.
- NEWELL R.C., 1965. The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch Hydrobia ulvae and the bivalve Macoma balthica. Proc. Zool. Soc. Lond., 114. pp. 25-45.

- NEWELL R.C., LUCAS M.I., 1981. The quantitative significance of dissolved and particulate organic matter released during fragmentation of kelp in coastal water. Kieler Meeresforsch. Sonderh., 5, pp. 356-359.
- NEWELL R.C., FRIELD J.G., 1983. The contribution of bacteria and detritus to carbon and nitrogen flow in a benthic community. Mar. Biol., 4, pp. 23-26.
- NEWELL R.C., LINLEY E.A.S., LUCAS M.I., Bacterial production and carbon conversion based on saltmarsh plant debris. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 17, pp. 405-419.
- NEWELL I.E., JORDAN S.J., 1983. Preferential ingestion of organic material by american oyster Crassostrea virginica. Mar. Ecol. Prog. Ser., 13, pp. 37-46.
- PACE M.L., GLASSER J.E., POMEROY L.R., 1984. Assimilation analysis of continental shelf food webs. Mar. Biol., 92, pp. 47-63.
- PAFFENHOFER G.A., KNOWLES S.C., 1979. Ecological implications of fecal pellet size production and consumption. J. mar. Res., 37, pp. 35-49
- PEDERSON J.B., CAPUZZO J.M., 1984. Energy budget of an omnivorous rocky shore amphipod Calliopius leaviusculus (Kroyer). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 76, pp. 277-291.
- PLATT T., IRWIN B., 1973. Coloric content of phytoplankton. Limnol. Oceanogr. 18., pp. 306-310.
- POOLE M.H., ATKINS W.R.G., 1929. Photo-electric measurements of submarine illumination throught the year. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 16, pp. 297-324.
- POSTEL E., 1957. Premières observations sur les fonds à praires de la baie de St-Malo. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Ser., 2-29(6) : pp. 519-528.
- QUINIQU F., 1983. Les larves de bivalves. In : Etude écolgique du site Cotentin centre. Vol. III. Rapport CNEOX-EDF : pp. 1-11.
- QUINTIN J.Y., DERRIEN A., 1984. Zooplancton in : Etude de surveillance écolgique sur le site de Flamanville (Manche) Année 1983. Rapport CNEOX-EDF.
- RETIERE C. et al, 1971. Etude bionmique du golfe normano-breton : secteur oriental de la baie de St-Brieuc. Trav. Lab. Biol. Hal. Univ. Rennes 5, pp. 71-120.
- RETIERE C., 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normano-breton. Thèse d'Etat, Rennes, 431 p.
- RHEINHEIMER G., 1981. Investigations on the role of bacteria in the food web of the western Baltic. Kieler Meeresforsch., Sonderh. 5, pp. 284-290.
- ROBERTSON A.I., 1979. The relationship between annual production, biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos. Oecologia 38(2) pp 193-202.

- ROPES J.W., 1968. Hermaphroditism in the surf clam Spisula solidissima. Proceedings of the national Shell Fisheries Association, 58, pp. 63-65.
- RYTHER J.H., 1956. Photosynthesis in the oceans as a function of light intensity. Limnol. Oceanogr., 1, pp. 61-70.
- SEKI H., SKELDING J., PARSONS T.R., 1968. Observations on the decomposition of a marine sediment. Limnol. Oceanogr. 13, pp. 440-447.
- SOREY H., 1956. On slaty cleavage as exhibited in the Devonian limestones of Devonshire. Phil. Mag., pp.11-20.
- SOROKIN Y.I., 1981. Microheterotrophic organisms in marine ecosystems. In : Analysis of marine ecosystems Ed. by A.R. Longhurst. New-York : Academic Press, pp. 293-346.
- STEELE J.H., 1962. Environmental control of photosynthesis in the sea ? Limnol. Oceanogr. 7, pp. 137-150.
- STEELE J.H., 1974. The structure of marine ecosystems. Harvard Univ. Press Cambridge, Mass. 128 p.
- STEPHENS K.R., SHELDON R.M., PARSONS T.R., 1967. Seasonal variations in the availability of food for benthos in a coastal environment. Ecology 48, pp. 852-855.
- STUART V., 1982. Absorbed ration, respiration costs and resultant scope for growth in the mussel Aulacomya ater (Molina) fed on a diet of kelp detritus of different ages. Marine Biology Letters, 3, pp. 289-306.
- TENORE K.R., DUNSTAN W.M., 1973. Comparison of feeding and biodeposition of three bivalves at different food levels. Mar. Biol., 21, pp. 190-195.
- TENORE K.R., GOPALAN U.K., 1974. Feeding efficiencies of the polychaete Nereis virens cultured on hard clam tissue and oyster detritus. J. Fish. Res. Bd. Can. 31, pp. 1675-1682.
- THOMPSON R.J., BAYNE B.L., 1974. Some relationships between growth, metabolism and food in the mussel Mytilus edulis. Mar. Biol., 27, pp. 317-326.
- THOUIN F., 1983. Cartographie et étude des populations de laminaires de Basse-Normandie. Rapport Lab. Algologie Univ. Caen, 59 p + annexes.
- VAL O., 1973. Pumping and oxygen consumption rates of Mytilus edulis L. of different sizes. Ophelia 12, pp. 45-52.
- VASLET D., LARSONNEUR C., AUFFRET J.P., 1979. Carte des sédiments superficiels de la Manche au 1/500000. BRGM Ed., Orléans.
- WARWICK R.M. & C.L GEORGE, 1980. Annual macrofauna production in an Abra community, in : M.B. COLLINS et al. Edit, Industrialized embayments and their environmental problems, a case study of Swansea Bay. Pergamon Press, Oxford and New York.

- WARWICK R.M., GEORGE C.L., DAVIES J.R., 1978. Annual macrofauna production in a Venus community. Estuarine and Coastal Marine Science, 7, pp. 215-241.
- WEBSTER T.J.M., PARANJAPE M., MANN K.H., 1975. Sedimentation of organic matter in St-Margaret's Bay, Nova Scotia. J. Fish. Res. Bd. Can., 32, pp. 1399-1407.
- WEIBEL E.R., KISTLER G.S., SCHERLER W.F., 1966. Practical stéréological methods for morphometric cytology. J. of Cell. biol., 30, pp. 23-38.
- WIDDOWS J., 1973. Effect of temperature and food on the heart beat ventilation rate and oxygen uptake of Mytilus edulis. Mar. Biol. 20, pp. 269-276.
- WIDDOWS J., BAYNE B.L., 1971. Temperature acclimation of Mytilus edulis with reference to its energy budget. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 51, pp. 827-843.
- WIDDOWS J., FIETH P., WORRAL C.M., 1979. Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel Mytilus edulis. Mar. Biol. 50, pp. 195-207.
- WIEGERT R.G., CHRISTIAN R.R., WETZEL R.L., 1981. A model view of the marsh. In: The ecology a salt marsh - L.R. Pomeroy and R.G. Wiegert (Eds), pp. 183-218. Springer Verlag, New-York.
- WILLIAMS M.A., 1981. Quantitative methods in Biology - Vol. 6 - North Holland publishing company. A.M. Glauert Ed., 243 p.
- WILLIAMS P.J., 1981. Incorporation of microheterotrophic processus into the classical paradigm of the planktonic food web. Kieler Meeresforsch., Sonderh. 5, pp. 1-28.
- WINTER J.E., 1969. Über den Einfluss der Nahrungskonzentration und anderer Faktoren auf Filtrierleistung und Nahrungsausnutzung der Muscheln Artica islandica and Modiolus modiolus. Mar. Biol. 4, pp. 87-135.
- WINTER J.E., 1978. A review on the knowledge of suspension-feeding in lamellibranchiate bivalves, with special reference to artificial aquaculture systems. Aquaculture 13, pp. 1-33.

CHAPITRE III

LES SABLES FINS

III - LES PEUPELEMENTS DE SEDIMENTS FINS DU GOLFE NORMANO-BRETON

III.1 - LES PEUPELEMENTS ETUDIES

Dans le Golfe Normano-Breton, l'édaphisme et plus spécialement la texture du sédiment, jouent un rôle dans la composition des peuplements benthiques. RETIERE (1979) définit quatre entités majeures liées respectivement aux cailloutis, aux sédiments grossiers sablo-graveleux, aux sables moyens fins et propres et aux sédiments fins plus ou moins envasés. Au sein même des sédiments les plus fins, deux unités cénotiques sont soumises à des conditions hydrodynamiques nettement tranchées :

- le peuplement des sables fins à moyens propres à Donax variegatus, Armandia polyophtalma, exposé à l'action de la houle et aux forts courants de marée le long de la péninsule du Cotentin ;

- le faciès des sables fins envasés à Melinna palmata du peuplement à Abra alba du bassin de la Rance, protégé de la houle par le barrage.

III.1.1 - A l'intérieur du peuplement des sables fins à moyens propres à Donax variegatus, Armandia polyophtalma, deux sous-ensembles faunistiques s'individualisent nettement en fonction de la texture des sédiments (RIVAIN, 1983) :

- un petit groupe d'espèces sténotopes vivant exclusivement dans les sables les plus fins ;

- un contingent d'espèces des sables moyens et grossiers.

Le suivi du sous-ensemble oligospécifique des sables fins montre clairement qu'à côté de populations instables, dont certaines ne figurent qu'à l'état de juvéniles et d'autres à l'état adulte, mais à des niveaux de densité très faible, seules quatre espèces se révèlent spécialement affines de ce type de substrat. Parmi celles-ci, Armandia polyophtalma et Nephtys cirrosa ont les plus fortes valeurs d'abondance qui leur confèrent la place d'"espèces pilotes" du peuplement.

Les données acquises par HELIEZ (1984) sur Nephtys cirrosa, relatives à la cinétique et à la biologie de la population, viennent heureusement compléter celles obtenues par RIVAIN sur Armandia polyophtalma (1983) et devraient permettre d'entreprendre des recherches visant à évaluer son rôle de prédateur dans le fonctionnement de ce compartiment benthique.

III.1.2 - Le peuplement des sédiments fins à Abra alba, Corbula gibba occupe la majorité des fonds du bassin de la Rance (RETIERE, 1979) ; il s'y présente sous le faciès des sables vaseux à Melinna palmata dans lequel on peut distinguer deux sous-faciès :

- un sous-faciès type, bien diversifié, établi sur sables légèrement vaseux et sous eau à salinité normale ;

- un sous-faciès d'appauvrissement limité aux zones plus envasées soumises à une salinité variable.

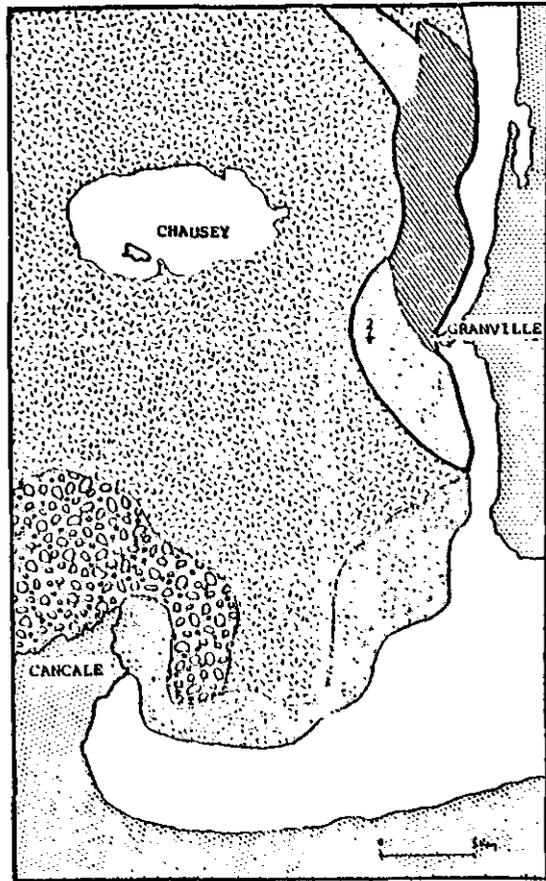


Fig. III.1 : Carte des peuplements benthiques (d'après RETIERE, 1979) et localisation de la station d'échantillonnage de Granville (2).

-  . Peuplement des cailloutis à épibiose sessile
-  . Peuplement des sédiments grossiers sablo-graveleux
-  . Faciès des sédiments hétérogènes envasés sous eaux turbides
-  . Peuplement des sables fins à moyens propres

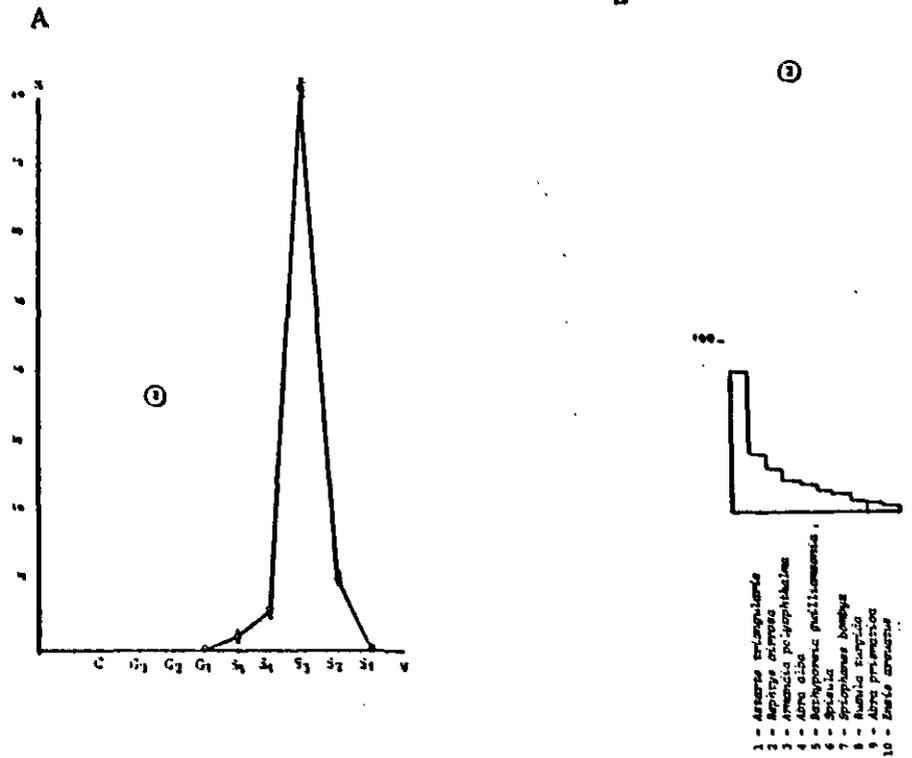


Fig. III.2 : A - Polygone de distribution de fréquence pondérale des sédiments ordonnés en fonction de leur teneur décroissante en sables fins
 B - Spectres de densité des espèces principales pour chaque série de prélèvements.

Les études de biologie des populations dominantes, principalement annélidiennes, entreprises depuis 1975 (RETIERE, 1975, 1979 ; CLAVIER, 1981 ; RIVAIN, 1983 et LECHAPT, 1983), ont bien montré que ce sont les espèces à durée de vie longue qui impriment la tendance évolutive générale de ce peuplement (CLAVIER et al, 1983). Les recherches de CLAVIER (op. cit), de RIVAIN (op. cit) et celles plus récentes de LE MAO (1985) soulignent la place que tient la prédation par les poissons et les invertébrés endogés dans la structuration des deux sous-faciès du peuplement à Abra alba et dans la régulation de la densité des populations dominantes d'invertébrés adultes et/ou à l'état de post-larves et juvéniles. Les crustacés décapodes représentent une composante non négligeable de l'ensemble des prédateurs. Aussi LE CALVEZ s'est-il attaché à l'analyse et à la quantification des effets de leur activité en focalisant son attention sur le crabe vert Carcinus maenas, qui intervient sur les populations meio-et macrobenthiques endogées, soit par prédation directe, soit par remaniement mécanique du substrat (enfouissement).

III.1.3 - On ne peut s'intéresser au rôle que jouent les peuplements de sédiments dans l'économie de ce secteur de la Manche en ignorant la communauté intertidale à Macoma balthica qui s'étale, avec des nuances structurales plus ou moins prononcées, sur la quasi totalité de l'estran de la baie du Mont-St-Michel, soit environ 200 km² (RETIERE in LARSONNEUR et DORE, 1975 ; GUILLON et LEGENDRE, 1981 ; GUILLAUMONT et HAMON, 1982). Oligospécifique, elle est généralement dominée par un petit nombre d'espèces (5-6), qui constituent la plus grande part de la biomasse et où l'on retrouve fréquemment les annélides polychètes Hediste diversicolor et Arenicola marina ; des crustacés amphipodes du genre Corophium, des mollusques gasteropodes (Hydrobia ulvae) et lamellibranches, parmi lesquels Cardium edule et surtout Macoma balthica. Dans l'Ouest de la baie, les densités de ce tellinide sont parmi les plus fortes connues dans les sédiments de même nature des mers du Nord-Ouest de l'Europe. Les résultats présentés dans ce rapport, concernant la distribution quantitative des principales espèces le long du gradient bathymétrique et la cinétique d'une population de Macoma balthica dans la partie Ouest de la baie, sont, malgré leur caractère fragmentaire, des bases nécessaires à toute étude tendant à cerner les interactions entre processus physiques et phénomènes biologiques qui régissent le fonctionnement de tout système écologique.

Cette étude, traitant d'un peuplement uniquement intertidal, est développée dans le thème IV du présent rapport (Estrans - Zones humides) chapitre II.6.

Le développement conjoint de recherches sur les peuplements découvrants et non exondables du Golfe Normano-Breton témoigne du souci de ne pas omettre de prendre en compte, dans les travaux ultérieurs, les relations fonctionnelles fondamentales qui existent entre ces deux domaines.

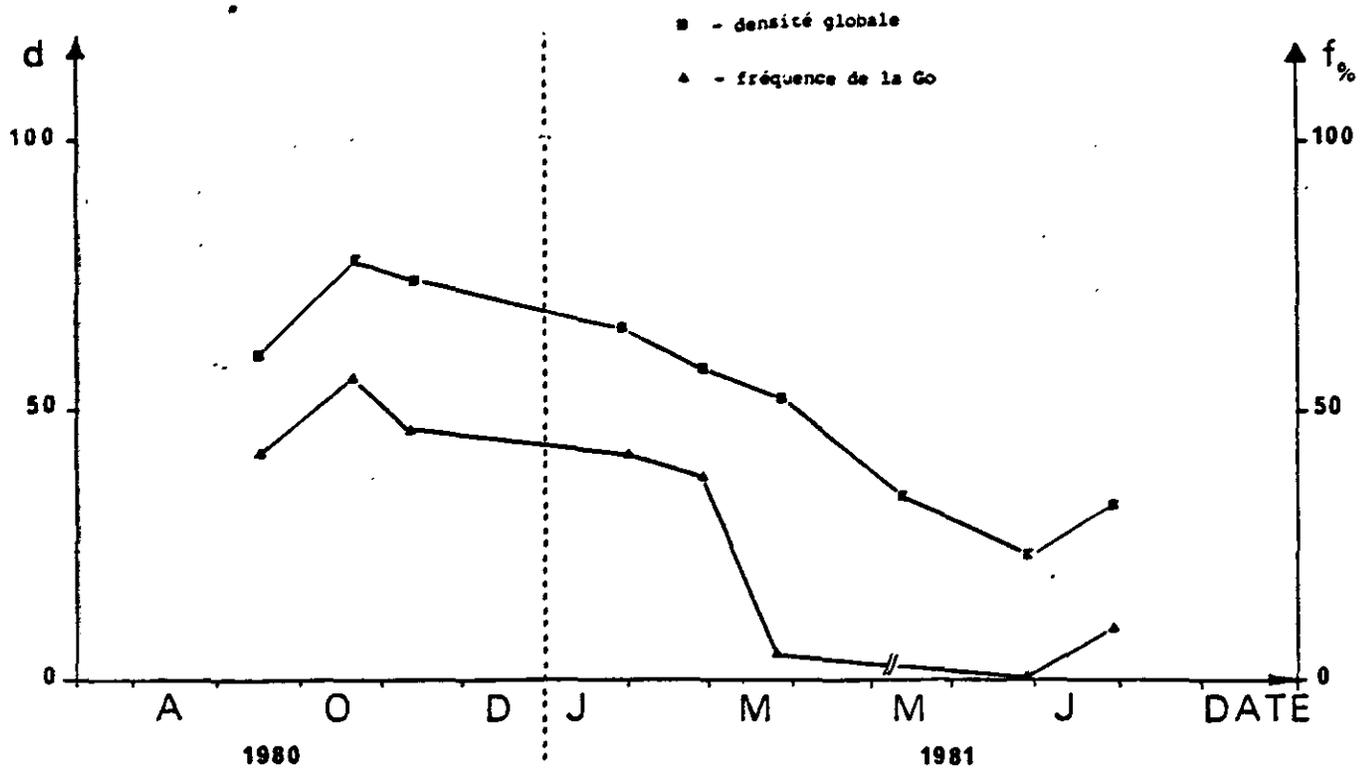


Fig. III.3 : Evolution annuelle de la densité de la population et de la fréquence relative de la G₀ (Granville).

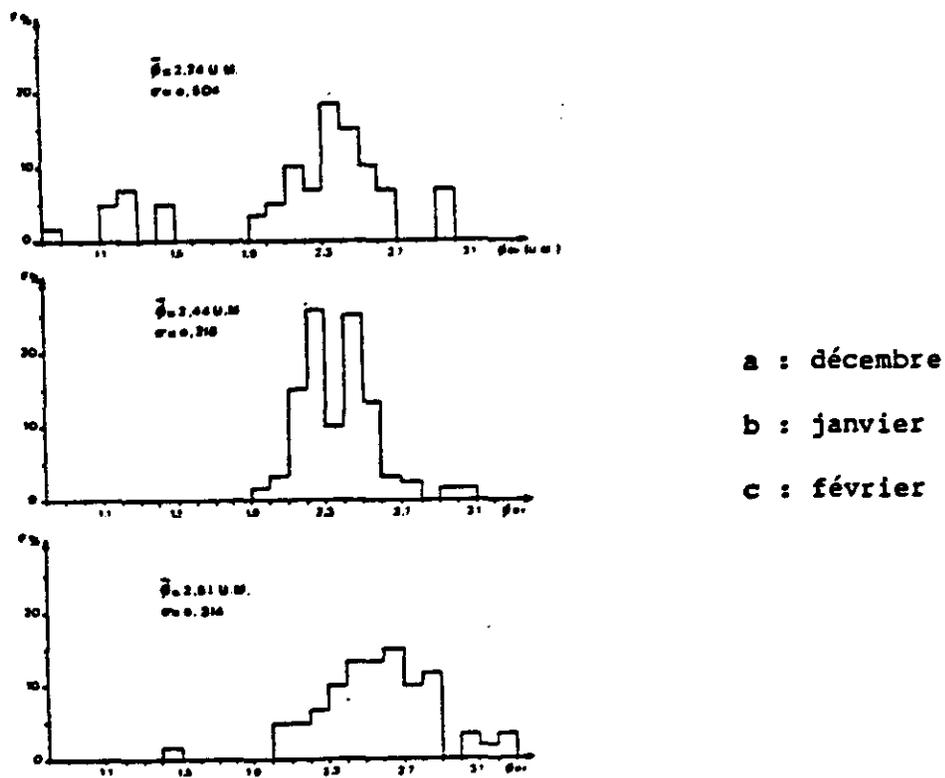


Fig. III.4 : Histogrammes de distribution de fréquences des diamètres ovocytaires à Granville (d'après RIVAIN, 1983)

III.2 - BIOLOGIE DES POPULATIONS DE NEPHTYS CIRROSA

Les études ont été menées sur deux populations, l'une subtidale faisant partie du peuplement des sables fins à moyens propres à Armandia polyophtalma de la région de Granville, l'autre intertidale appartenant au cortège faunistique d'une formation dunaire de niveau bas d'un estran proche de Dinard.

III.2.1 - La population subtidale de Granville

Nephtys cirrosa occupe, à des degrés d'abondance variables selon la texture, les fonds de sables fins à moyens propres qui, sous forme de dunes hydrauliques, plus ou moins parallèles au rivage, prolongent à faible profondeur les estrans de mode battu. Les corrélations entre densités de l'espèce et les caractéristiques des sédiments reflètent nettement son affinité pour les sables fins bien calibrés ; c'est à la station 2 (figure III.1), où le pourcentage de cette catégorie texturale est très élevé (85 %) (figure III.2A), que Nephtys cirrosa présente la plus forte valeur de densité (moyenne annuelle = 52 individus/m²), se situant au 2ème rang du spectre d'abondance des espèces du peuplement (figure III.2B).

La population a donc été suivie à cette station de septembre 1980 à juillet 1981. Les prélèvements effectués mensuellement par RIVAIN (1983), à l'aide de deux bennes (Smith-Mc Intyre et Benne Suceuse Autonome) travaillant sur une surface de 1/10ème de m² et une profondeur oscillant entre 6 et 8 cm, ont été tamisés sur maille carrée de 1 mm ; les individus ainsi récoltés furent fixés au formol à 10 %.

A partir de ce matériel biologique, HELIEZ a réalisé plusieurs séries d'observations se rapportant à la cinétique de la population (fluctuations d'abondance et évolution de la structure démographique) et à la reproduction de l'espèce.

III.2.1.1 - Les fluctuations d'abondance

Maximale en octobre 1980 (74 individus/m²), la densité diminue progressivement pour atteindre son minimum (23 individus/m²) en mai de l'année suivante (figure III.3). Ce schéma de variations d'abondance diffère quelque peu de celui classiquement reconnu pour la majorité des espèces subtidales de la Manche et des mers avoisinantes, avec un maximum printanier et/ou estival correspondant au recrutement et un minimum hivernal. Ce résultat préliminaire nous a incité à essayer de cerner la période de reproduction de l'espèce et celle de l'apparition des juvéniles (recueillis sur maille de 1 mm).

III.2.1.2. La reproduction

Bien que nous nous soyons intéressés à des aspects plus fondamentaux des processus de reproduction, telle par exemple la localisation des zones d'élaboration des gamètes, nous ne présenterons, dans le cadre de ce travail, que les résultats concernant la croissance des ovocytes libres dans la cavité générale (phase de maturation) dans le but de définir la période de ponte et d'en déterminer la durée, et ceux relatifs aux taux d'individus participant à la reproduction.

Sexe	Temps	15/9	21/10	13/11	27/1	26/2	26/3	26/6	28/7
femelles (%)		26,2	27,3	26,8	25,1	20			2,1

Tableau III.1 : Evolution temporelle du pourcentage de femelles (Granville)

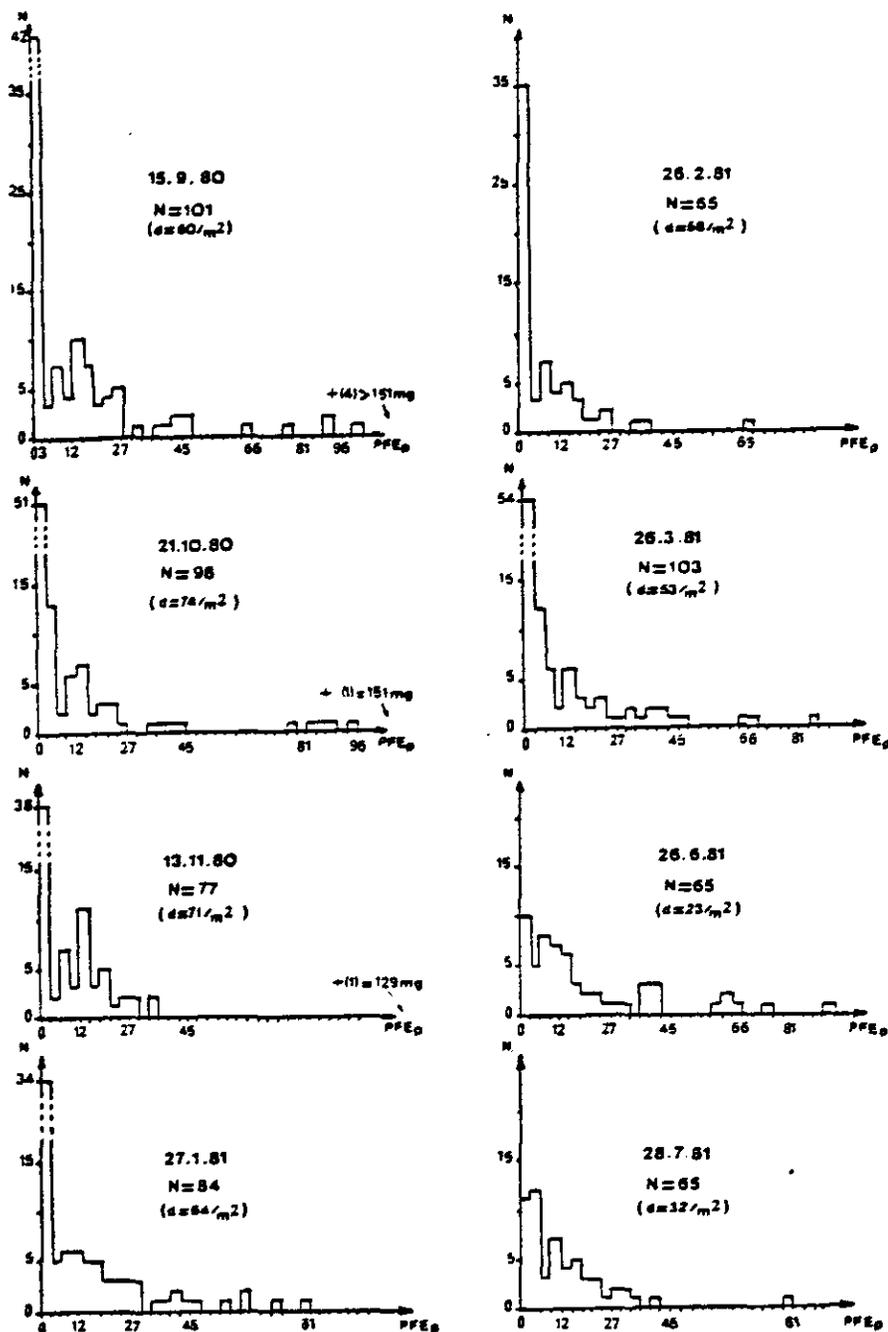


Fig.III.5 : Histogrammes de distribution de fréquence pondérale de la population (mg).

- Suivi ovocytaire (figure III.4) : des ovocytes apparaissent dès le mois de juillet dans la cavité coelomique des segments post-pharyngiens d'un certain nombre d'individus ; leur plus grande longueur moyenne est alors de 105 μ . La taille de ces ovocytes libres va croître progressivement pour atteindre 190 μ avant la ponte, qui se produit en février de l'année suivante. Compte tenu de notre pas d'échantillonnage, il est probable que celle-ci n'excède pas un mois.

- Taux d'individus sexués : en raison de l'état de conservation du matériel récolté, seuls les individus femelles ont pu être identifiés avec certitude. On voit qu'aux mois de janvier et février, c'est-à-dire avant et en début de ponte, les taux de femelles sont respectivement de 25 et 20 % (tableau III.1). Il convient de noter qu'aucune femelle n'appartient à la génération issue de la ponte de l'année précédente, qui ne participe donc pas à la reproduction, et que c'est parmi les générations les plus âgées que ce pourcentage est le plus élevé.

III.2.1.3. Cinétique démographique

Les principaux critères retenus en biométrie de populations annélideenne sont la largeur de la partie antérieure, la longueur du corps, le nombre de segments et le poids.

Les trois premiers critères cités précédemment ne sont pas adaptés à l'étude de la cinétique démographique d'une population de Nehmys cirrosa. En effet, bon nombre d'individus sont amputés d'une partie de leur corps (postérieure) et régénérés ; en outre, après fixation, les individus sont plus ou moins contractés. C'est donc sur le critère pondéral qu'a porté notre choix ; toutefois, pour prendre en compte les individus sectionnés ou régénérés, nous avons mesuré le poids correspondant aux 30 premiers segments de chaque individu, la "zone de cassure" au sein de la population se situant légèrement au-delà de cette valeur dans 97 % des cas.

Le coefficient de corrélation entre ce "poids partiel" et le "poids essuyé total" est : $r = 0,984$

A partir de la mesure de ce paramètre, nous avons établi mensuellement les histogrammes de distribution de fréquence (figure III.5) qui révèlent immédiatement la structure polymodale de la population.

La décomposition par les méthodes classiques (HARDING, BATTACHARYA, ...) fait apparaître nettement 3 classes, auxquelles s'ajoutent quelques individus de plus grande taille. Cependant, en raison d'effectifs sans doute un peu faibles, il n'est pas aisé de suivre le déplacement des classes modales au cours du temps. L'analyse cinétique doit alors s'appuyer sur l'interprétation de la lecture des stries imprimées sur les mâchoires des Nephtydés, auxquelles plusieurs auteurs ont accordé une signification annuelle (KIRKEGAARD, 1970 ; RETIERE, 1975 ; OLIVE, 1976, ...). De ce point de vue, seules les 3 premières générations de la population de Granville peuvent être individualisées. Mais il faut remarquer que la première classe de taille (figure III.5, classes 0-12 mg), toujours dominante, inclut d'août à mars tous les individus de la première génération et une fraction de la seconde également présente dans la deuxième classe pondérale.

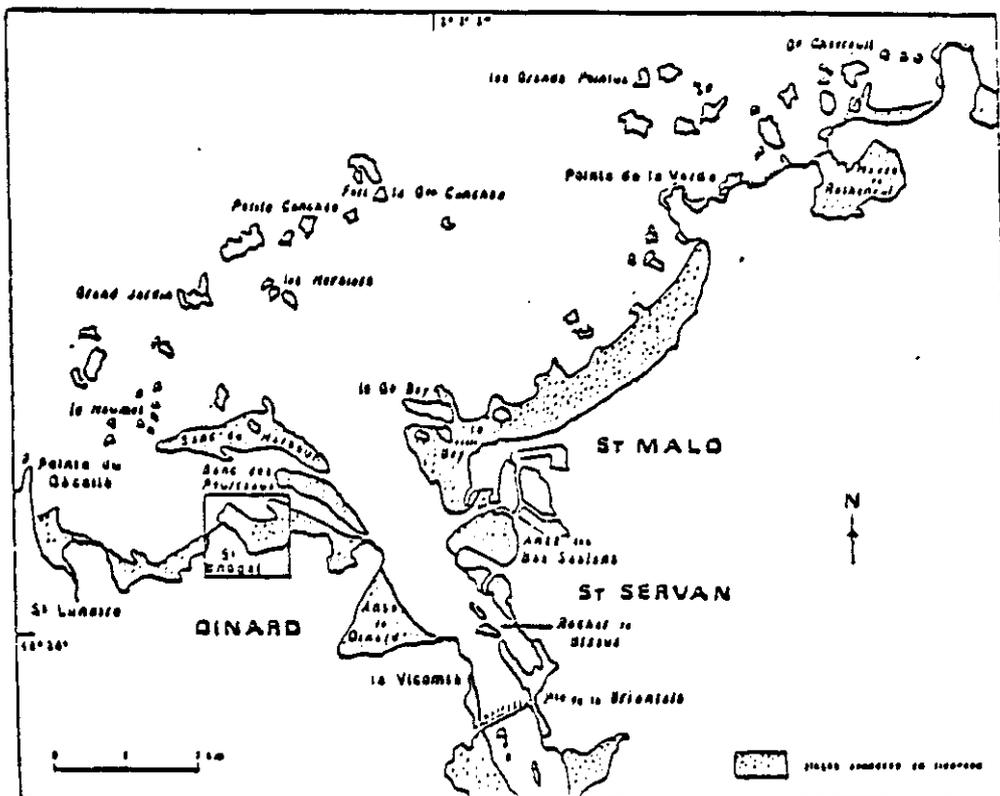


Fig. III.6 : Localisation du banc sableux de Saint-Enogat

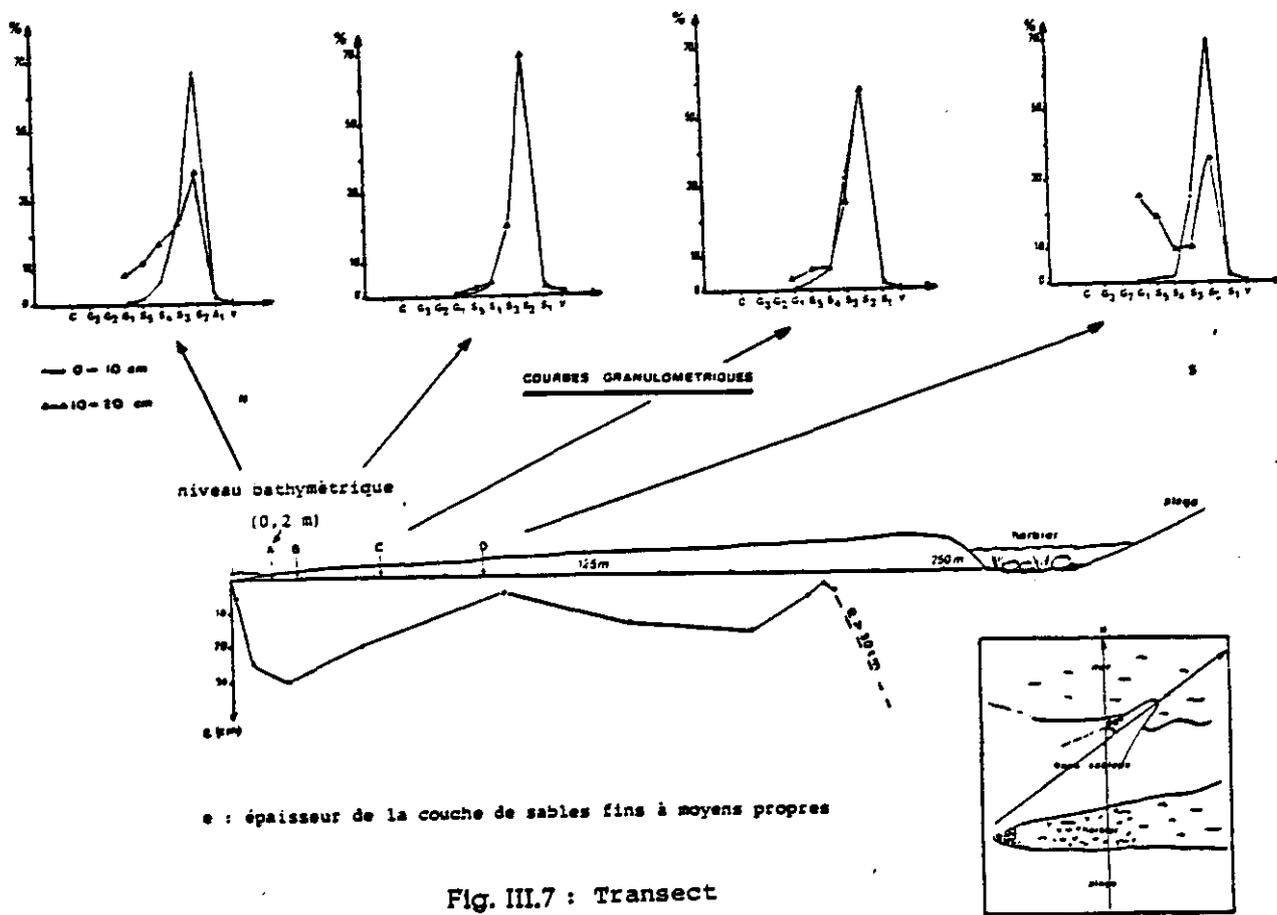


Fig. III.7 : Transect

La mise en évidence de cette première génération est d'un intérêt capital, le suivi de son effectif de septembre 1980 à juillet 1981 montrant bien que c'est elle qui imprime la tendance évolutive de l'ensemble de la population (figure III.3). Malgré tout, cette importance est contrebalancée par le fait qu'elle ne renferme aucun géniteur.

Le caractère subtidal de la population étudiée, associé à la brièveté du cycle d'observations (10 mois), laissent, dans l'ombre de précieux renseignements sur plusieurs étapes critiques du cycle de vie de l'espèce (durées de la phase larvaire et de la période de recrutement par exemple).

Dans le but de combler quelques unes de ces lacunes, une analyse comparative a été menée près de Dinard, à Saint-Enogat, d'avril 1984 à mai 1985 dans le domaine intertidal, aisément accessible et plus facile à échantillonner.

III.2.2 - La population intertidale de Saint-Enogat

Près de Dinard, la plage de Saint-Enogat est orientée au Nord ; un cordon sableux situé au-delà du niveau de basse-mer de morte-eau (figure III.6) s'étend parallèlement à la ligne du rivage ; il est formé d'un placage de sables fins à moyens propres sur un sédiment coquillier plus grossier (figure III.7).

Le peuplement paucispécifique est classique des formations dunaires intertidales ; il est dominé, outre *Nephtys cirrosa*, par des mollusques lamelibranches mactridés (*Spisula solida* et *ovalis*) et des crustacés amphipodes de la famille des haustoriidés.

Les échantillons ont été récoltés à l'aide d'un carottier manuel en P.V.C. prélevant une surface de 177 cm² sur une profondeur variant entre 15 et 20 cm.

Tous les mois, 60 échantillons correspondant à 2 x 30 carottes jointives ont été tamisés sur maille carrée de 1 mm. La validité de l'échantillonnage a été testée et s'est avérée hautement significative.

En plus des observations sur les fluctuations d'abondance et la reproduction, cette étude fournit des données originales sur le recrutement de l'espèce et le rôle des apports exogènes (immigration) dans la cinétique de la population.

III.2.2.1 - Les fluctuations d'abondance

L'allure générale de la courbe de variation de densité diffère de celle obtenue pour la population subtidale de Granville par l'existence de deux pics bien affirmés, l'un en août 1984 (139 individus/m²), l'autre en janvier-février 1985 (131 individus/m²) (figure III.8). Dans un premier temps, nous nous sommes attachés à vérifier que ce type de fluctuation ne correspondait pas à un caractère bivoltin de la population intertidale de Saint-Enogat.

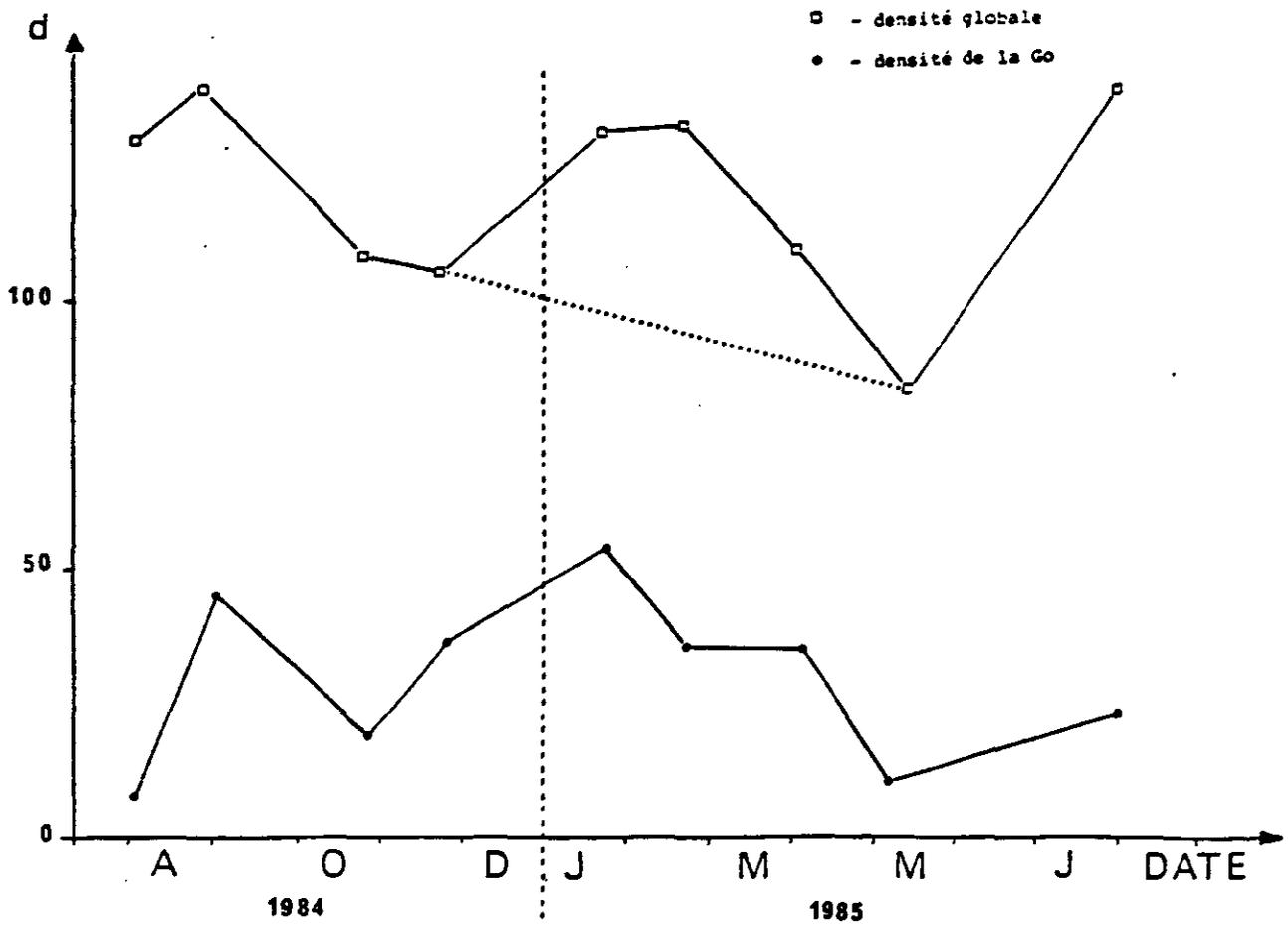


Fig. III.8 : Evolution annuelle de la densité de la population et de la génération G_0 (St Enogat).

III.2.2.2 - Reproduction

Les ovocytes tombent dans le coelome au mois d'août ; leur plus grand diamètre est alors de 120 μ . Leur taille moyenne augmente progressivement et est de l'ordre de 190 μ avant la ponte, qui débute en mars de l'année suivante (figure III.9). La période d'émission des gamètes est donc bien unique et assez courte ; elle n'excède pas 2 à 6 semaines. Les modalités de reproduction ne peuvent pas expliquer l'accroissement d'effectif en janvier-février.

III.2.2.3 - Cinétique démographique

L'évolution des histogrammes de distribution de fréquence pondérale d'avril à juillet 1984 met en évidence l'existence de trois classes de taille dont les modes se déplacent régulièrement. La lecture des mâchoires d'individus appartenant à la première classe de taille, qui reste dominante tout au long de l'année, révèle qu'en son sein coexistent, avec des effectifs fort différents, deux générations : l'une issue de la ponte de 1983 et une fraction seulement de celle provenant de la reproduction de l'année précédente (figure III.10).

D'avril à juillet, bien que la ponte de l'année en cours ait eu lieu (mars 1984), aucune jeune recrue n'apparaît encore dans nos échantillons en raison de la maille de tamis choisie.

Alors que l'effectif de la seconde génération reste à peu près constant durant l'année 1984, la quasi-totalité des individus de la troisième génération meurent six mois environ après la ponte. On peut donc évaluer la durée de vie de l'espèce dans ce biotope intertidal à trois ans et demi.

Comme sur les fonds subtidiaux de Granville, le suivi annuel de l'effectif de la première génération montre que c'est elle qui imprime la tendance évolutive générale de l'abondance de la population. La stabilité de son effectif à plus ou moins long terme est, de toute évidence, étroitement liée au recrutement de l'espèce et à son devenir. Devant l'absence totale d'informations à ce sujet, il importait tout d'abord de suivre l'évolution quantitative des jeunes benthontes, depuis les premiers stades (post-larves) jusqu'aux juvéniles récupérés sur maille carrée de 1 mm (figure III.11).

A leur arrivée sur le fond, les plus petits individus dont le nombre de sétigères est de l'ordre de la douzaine, ont une longueur de 350 μ environ. De ce fait, pour suivre l'évolution des recrues, nous avons travaillé sur des échantillons tamisés sur 250 μ . De cette analyse portant sur 5 mois quelques faits majeurs se dégagent. En premier lieu, il s'avère que le recrutement, peu étalé dans le temps, est maximal en avril, soit un mois après la ponte, avec une densité de 645 individus/m² ; à ce moment, le nombre de sétigères des recrues est de 11. Leur densité diminue dès lors rapidement, passant en quatre mois à 72 individus/m². Durant cette phase, la croissance segmentaire est régulière et assez rapide (7 sétigères/mois) ; en novembre, alors que les individus ont dépassé la taille autorisant leur récolte sur maille carrée de 1 mm,

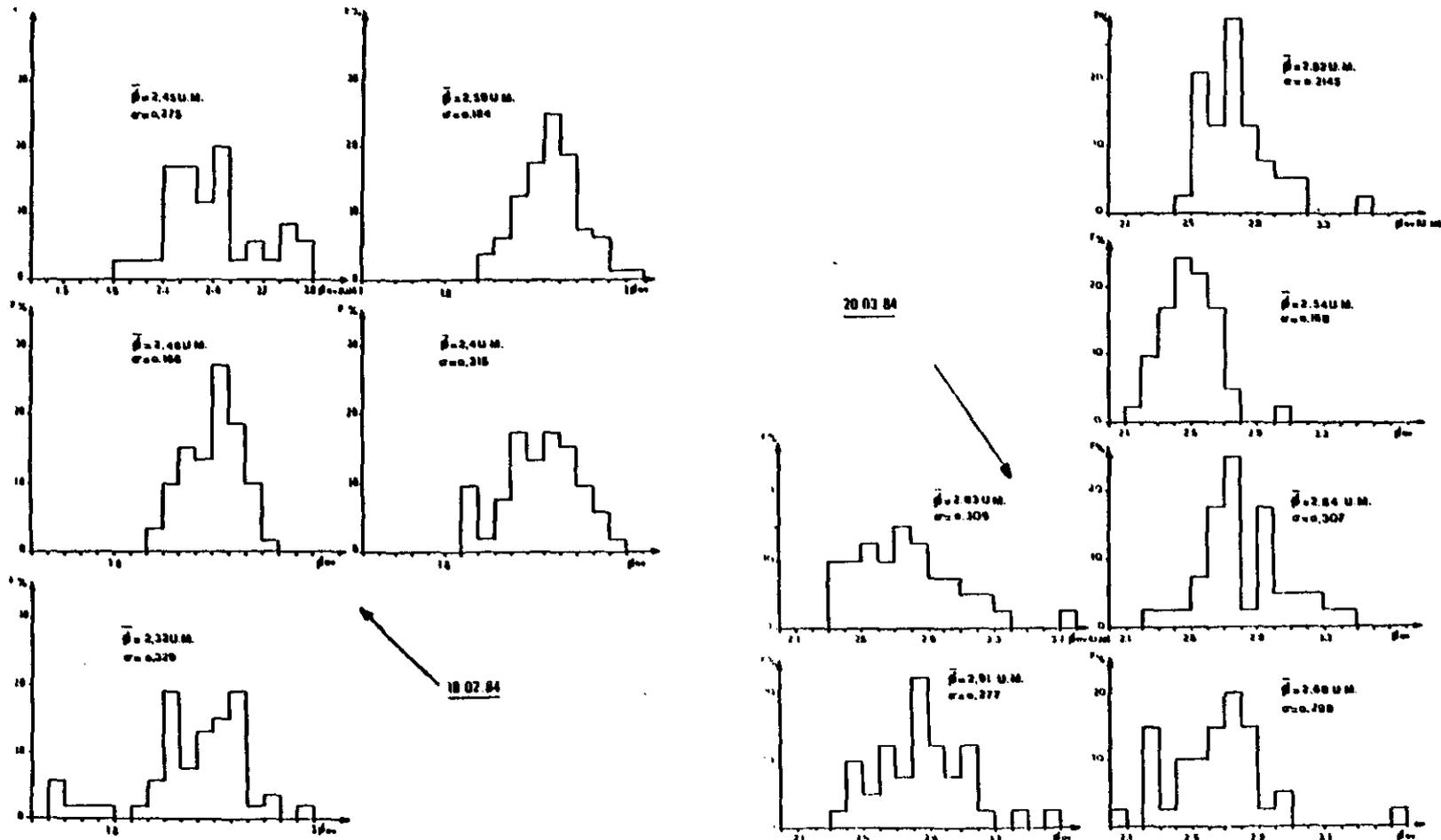


Fig. III.9 : Histogrammes de distribution de fréquences des diamètres ovocytaires/individu à Saint-Enogat.

le nombre moyen de segments est proche de 50. Il n'augmentera que très lentement pendant l'hiver et c'est seulement au printemps suivant (à partir du mois de mars) que la croissance tant segmentaire que pondérale reprendra, l'acquisition du nombre total de sétigères (90-95) étant définitive au cours de l'été de la seconde année.

Aux mois de janvier-février 1985 on voit se dessiner, sur la courbe d'abondance de la population (figure III.8), un second pic d'amplitude très légèrement plus faible (131 individus/m²) que celui du mois d'août de l'année précédente. Compte tenu de la validité de l'échantillonnage et à la lumière des résultats développés précédemment, il est clair que ce phénomène ne peut pas être attribué à la reproduction de l'espèce. En effet, en hiver, les jeunes benthotes responsables de cet accroissement d'effectif ont, en moyenne, 60 sétigères. Ils proviennent nécessairement d'une ou de populations avoisinantes tidales ou subtidales. La cinétique de la population de *Nephtys cirrosa* n'est donc pas sous le seul contrôle des processus de reproduction ; elle est également régulée par des phénomènes d'immigration de juvéniles. Il reste à préciser si ces déplacements sont actifs ou passifs et liés, dans ce dernier cas, à l'intensité de l'hydrodynamisme.

III.2.3 - Discussion - Conclusion

L'analyse comparative de quelques aspects de la biologie de populations tidales et subtidales de *Nephtys cirrosa* dans le Golfe Normano-Breton met en relief à la fois des similitudes et des divergences.

Ainsi, dans les deux biotopes, la reproduction est assurée par 40 à 45 % de l'effectif total. Les individus de la première génération ne sont pas sexués et le taux de géniteurs est maximal chez la génération la plus âgée. L'espèce peut être qualifiée de polytélèque.

Avant leur émission, les gamètes femelles ont une taille de 190 μ et la ponte a lieu respectivement en février et mars à Granville et Saint-Enogat. A cette dernière station, les premiers individus "pré-recrutent" (sur maille de 250 μ) dès avril 1985, soit un mois après la ponte ; le recrutement sur maille de 1 mm s'observe en août de la même année et seulement en octobre sur les dunes hydrauliques de Granville ; ce décalage reflète une différence de croissance entre les juvéniles des deux stations.

Dans leur composante macrobenthique, les populations des deux sites sont formées de trois générations ; les fluctuations de densité de la première, toujours dominante, impriment la tendance évolutive générale ; elles sont dépendantes des modalités de reproduction de l'espèce (univoltine), des phénomènes d'immigration, mais aussi de la variabilité inter-annuelle du recrutement, dont l'interprétation passe par la mise en évidence et la qualification des stades critiques du cycle de vie de l'espèce depuis l'oeuf jusqu'au juvénile. La dispersion des larves pélagiques joue certainement un rôle déterminant dans les mécanismes qui assurent le maintien, dans une mer à régime macrotidal, de peuplements dont la distribution présente un caractère insulaire.

Sexe	Temps	27/8	24/10	23/11	22/01	21/02	21/03	4/04
femelles (%)		1,6	27,3	29,7	21,2	25,2	22,4	1,8
mâles (%)			25,2	26,3	28,9	36,4	22,4	

Tableau III.2 : Evolution temporelle des pourcentages de femelles et mâles (Saint-Enogat)

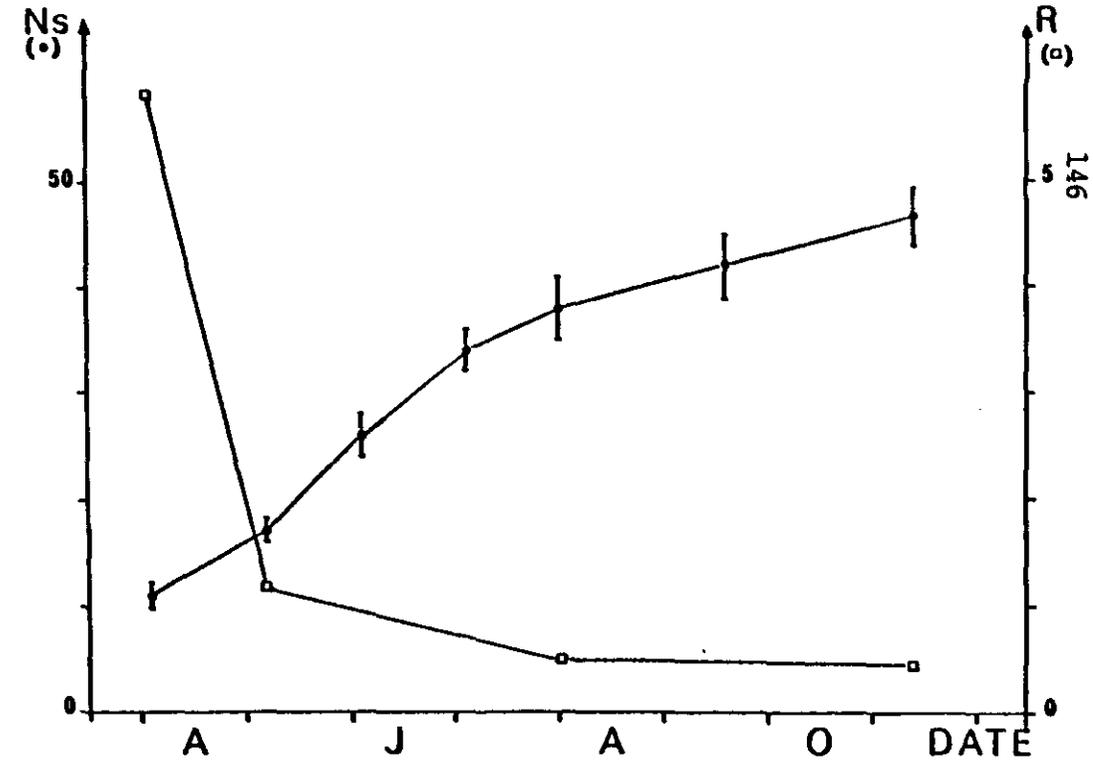
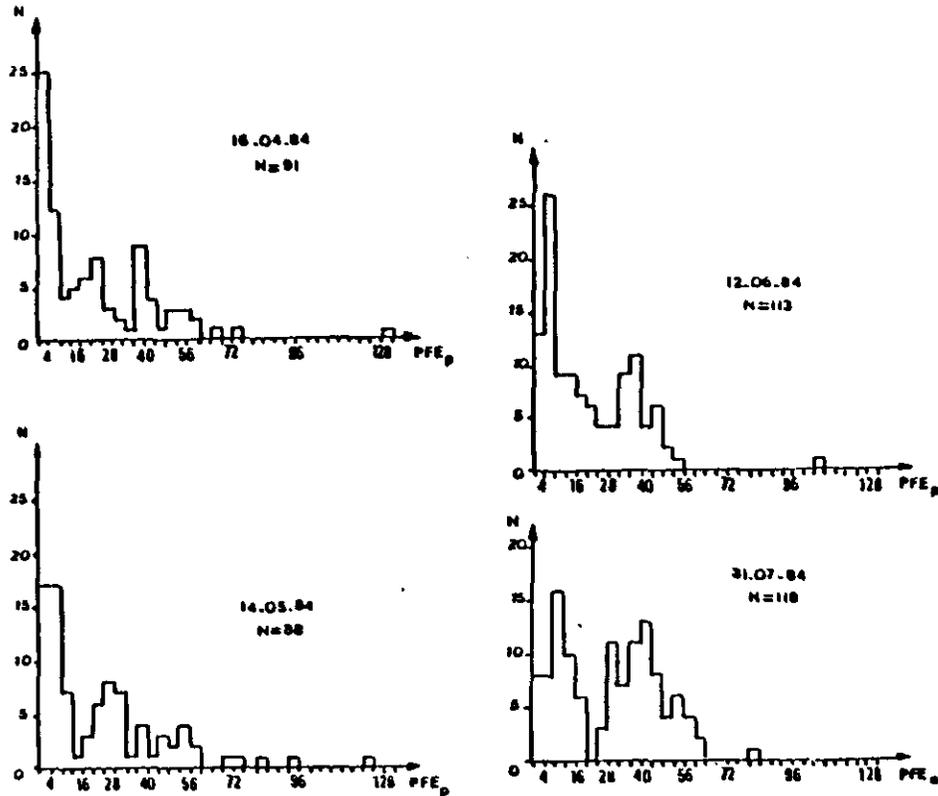


Fig. III.10 : Histogrammes de distribution de fréquence pondérale de la population (Saint Enogat).

Fig. III.11 Croissance segmentaire de la G₀ et évolution du rapport prérecrutement/phase macrobenthique de la population.

PEUPELEMENTS BENTHIQUES
EN RANCE MARITIME
(d'après RETIERE)
1971

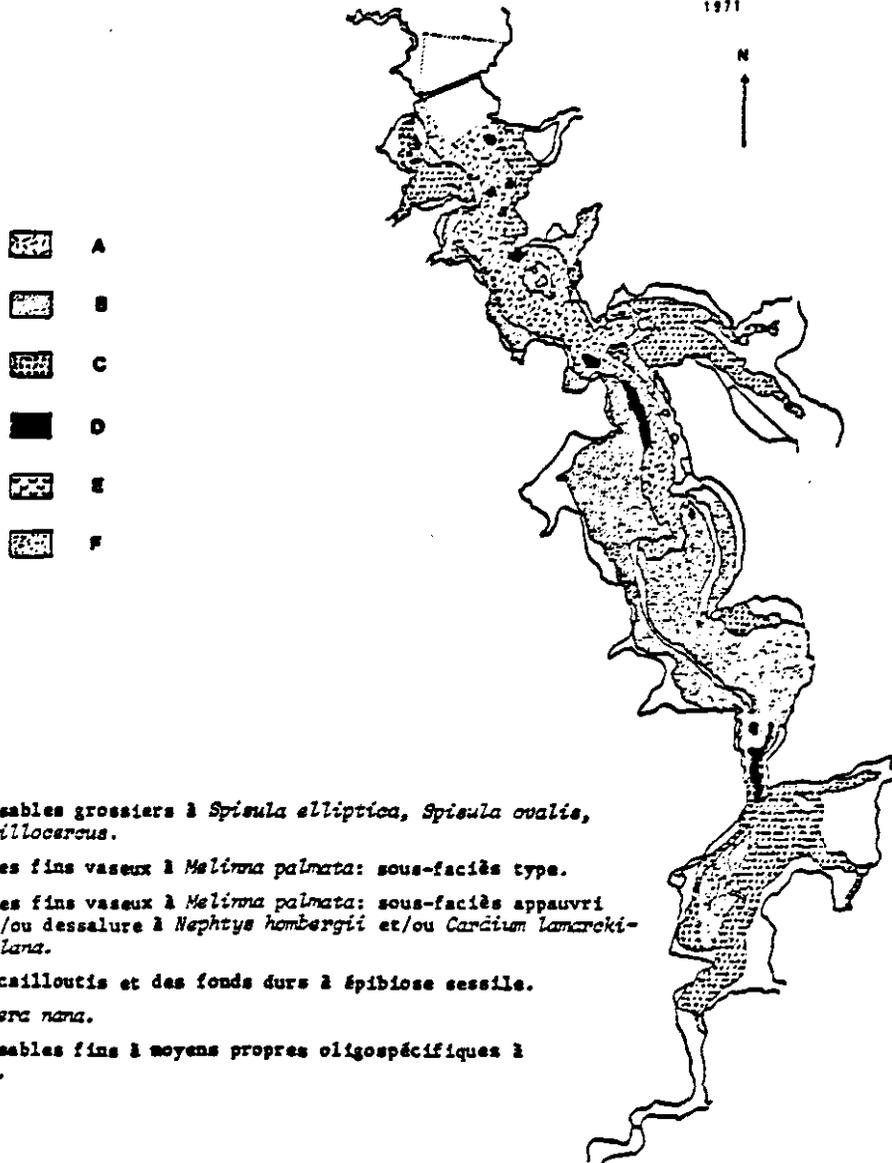


Fig. III.12 : carte de répartition des peuplements benthiques en Rance maritime.

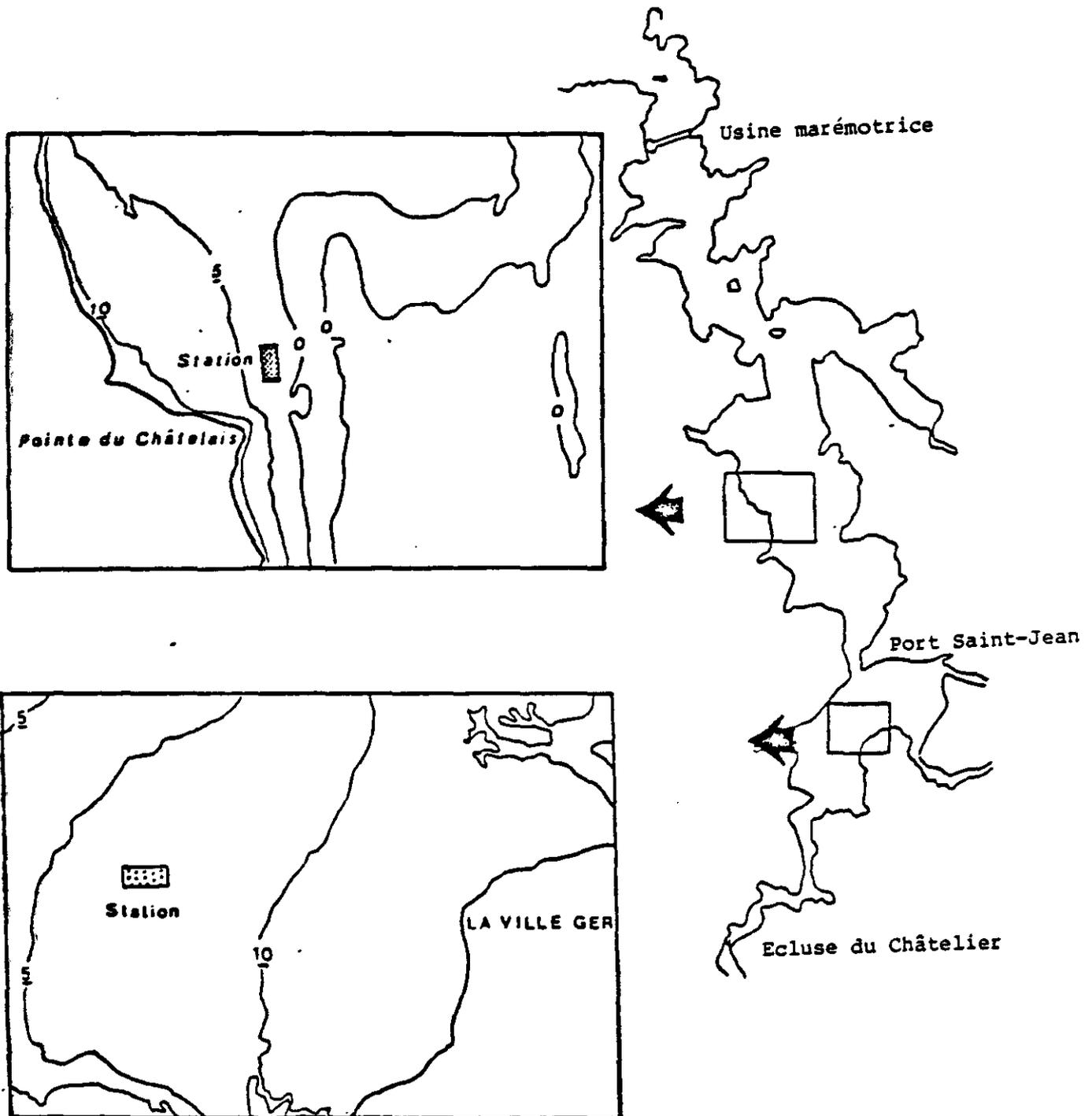


Fig. III.13 : Localisation des 2 principaux sites d'étude en Rance (d'après CLAVIER, 1981).

III.3 - LE PEUPEMENT DES SABLES FINS VASEUX DU BASSIN DE LA RANCE : ROLE ECOLOGIQUE DU CRABE VERT *Carcinus maenas*

Les peuplements (et/ou faciès) benthiques du Golfe Normano-Breton, définis par RETIERE (1979), sont dominés, en ce qui concerne les crustacés décapodes, par des espèces générales des sédiments grossiers (*Pisidia longicornis*, *Pagurus bernhardus*, ...) ou rattachées au groupe affine des sédiments grossiers (*Pagurus cuanensis*, *Anapagurus hyndmani*, ...). En Rance, les conditions hydrologiques et hydrodynamiques particulières, mais également la grande extension des fonds de sables fins vaseux (figure III.12) partiellement jonchés d'ascidies, de coquilles d'huîtres et d'algues en épave, contribuent à élargir un spectre faunistique dont l'étendue affirme l'originalité de la macrofaune vagile et la richesse du bassin maritime (LE CALVEZ, 1984).

La distribution des populations de crustacés décapodes de la Rance suit le schéma général de répartition des organismes benthiques décrit par RETIERE et RICHARD (1980). Ainsi en période estivale, les fonds meubles non "exondables" situés au Nord de la cluse de Port Saint-Jean (figure III.13) sont caractérisés par une forte richesse spécifique ; ils hébergent un cortège d'espèces dont les densités sont parfois élevées (*Macropodia rostrata*, *Inachus phalangium*, *Liocarcinus arcuatus*, *Pagurus bernhardus*, *Pagurus cuanensis*, *Pisidia longicornis*, ...). Par contre, au Sud de la cluse, nous entrons dans la partie estuarienne de la Rance où la richesse spécifique est faible. Cette zone de raréfaction des espèces est, entre autre, colonisée par de belles populations de *Carcinus maenas*, *Crangon crangon* et *Palaemon elegans*, qui peuplent également l'ensemble des vasières "intertidales" du bassin maritime.

L'interpénétration des différentes unités édaphiques de substrat meuble, liée à la taille modeste de la ria et les migrations saisonnières de plusieurs espèces de crustacés décapodes (LE CALVEZ, *op. cit.*) permettent à de nombreux représentants de cette catégorie éco-éthologique de fréquenter et d'utiliser à des fins diverses, et notamment alimentaires, les unités cénotiques définies par RETIERE (*op. cit.*). A cet égard nous nous sommes intéressés plus particulièrement au rôle joué par l'une des composantes majeures de la macrofaune vagile de la section estuarienne, le crabe vert *Carcinus maenas*, sur le peuplement endogé du faciès d'appauvrissement à *Nephtys hombergii*, *Scrobicularia plana* de la vasière "intertidale" de la ville Ger (figure III.13). L'intérêt de ce peuplement dans le fonctionnement de l'écosystème estuarien a été souligné par CLAVIER (1981) et LE MAO (1985).

III.3.1 - Composition faunistique, espèces principales du peuplement

La composition faunistique du peuplement endogé du faciès d'appauvrissement est représentée dans le tableau III.3. La comparaison des densités principales entre 1980 (CLAVIER, 1981) et 1983 laisse apparaître des variations notables. L'élévation des valeurs numériques d'*Ampharete acutifrons* et *Heteromastus filiformis* serait due à un recrutement très important en 1983. De telles fluctuations sont caractéristiques des espèces à durée de vie brève

ANNEES	1980	1983
ESPECES		
<i>Cereus pedunculatus</i>	41	104
<i>Glycera</i> sp.		
<i>Phyllodoce</i> sp.		
<i>Nereis diversicolor</i>		
<i>Nephtys hombergii</i>	204	78
<i>Pygospio elegans</i>	175	0
<i>Polydora antennata</i>	0	182
<i>Polydora ciliata</i>		
<i>Streblospio shrubsolii</i>		
<i>Cirratulidae</i> indét.		
<i>Heteromastus filiformis</i>	17	468
<i>Capitella capitata</i>		
<i>Capitellidae</i> indét.		
<i>Euclymene oerstedii</i>	0	78
<i>Ampharete acutifrons</i>	1125	6838
<i>Melinna palmata</i>	833	312
Oligochètes	0	208
<i>Lepidochitona cinereus</i>		
<i>Nucula turgida</i>		
<i>Abra alba</i>		
<i>Abra tenuis</i>	396	520
<i>Cardium edule</i> (sp.)	0	52
<i>Cardium scabrum</i>		
<i>Hydrobia ulvae</i>	6	26
<i>Elminius modestus</i>		
<i>Cyathura carinata</i>		
Amphipode juv.		
<i>Carcinus maenas</i> juv.		

Tableau III.3 : Liste faunistique (1983) et comparaison de la densité des espèces principales (en nombre d'individus par mètre carré, tamisage sur maille de 1 mm) entre le 27 mai 1980 (CLAVIER, 1981) et le 25 mai 1983 (LE CALVEZ, 1984) à la Ville-Ger.

(CLAVIER et al., op. cit.). Par contre, la chute des effectifs de Melinna palmata, espèce dont les variations annuelles d'abondance sont pourtant faibles (CLAVIER et al., op. cit.), semble indiquer que le déroulement des phénomènes de reproduction fut vraisemblablement altéré par l'instabilité des paramètres environnementaux ; il en aurait été de même pour Nephtys hombergii.

Pygospio elegans et Polydora antennata se caractérisent par des distributions spatiales en "taches" ; les deux espèces s'excluent partiellement à l'image de Pygospio elegans et Pseudopolydora kempfi (WILSON, 1983). Toutefois, il convient de préciser que le tamisage sur maille carrée de 1 mm n'est pas adapté à l'échantillonnage de ces petites espèces.

Les variations d'effectifs de Cereus pedunculatus, Abra tenuis, Cardium (edule/glaucum), Hydrobia ulvae et Euclymene oerstedii sont faibles.

III.3.2 - Méthodes d'étude

Malgré la difficulté que présente une telle démarche, nous avons choisi de qualifier et quantifier les relations crabe-vert/benthos par l'analyse des contenus stomacaux, méthode directe d'observation.

Les crabes-verts ont été récoltés à la faveur des niveaux bas à l'aide d'une senne de plage aux mois d'avril, juin, août et décembre 1983, au chalut à perche en janvier 1984 (niveau haut), puis conservés dans une solution neutralisée de formol à 10 %. Afin d'estimer le volume ingéré et les proportions relatives de chaque type de nourriture dans l'estomac, nous avons utilisé la "méthode des points" (SWYNNERTON et WORTHINGTON, 1940 ; HYNES, 1950 ; HARTNOLL, 1963 ; ELNER, 1981). Parallèlement au calcul des pourcentages de points, les fréquences d'apparition des proies ont été établies.

Une seconde technique, plus couramment mise en oeuvre, consiste, par le jeu de l'exclusion et/ou de l'inclusion des prédateurs dans des enceintes expérimentales adaptées à cet effet, à en évaluer l'impact pendant une durée déterminée sur une surface limitée (cf. revues de ARNTZ, 1981 et REISE, 1985). Lors de nos expériences, nous avons adopté le protocole suivant :

- une structure expérimentale de 1 m² est divisée en quatre cages de 0,25 m² chacune. Un treillis plastique d'une maille de 5 mm recouvre le côté et le couvercle de la structure ; les cloisons internes ont une maille de 2 x 1 cm pour faciliter la circulation de l'eau. Afin d'éviter la pénétration de prédateurs indésirables ou la fuite des crabes introduits volontairement, des plaques métalliques sont enfoncées verticalement dans le sédiment à une profondeur de 17 cm ; chaque cage se trouve ainsi totalement isolée des autres,

- le 25 mai 1983 quatre crabes adultes, récoltés le jour même à proximité de la station sont introduits dans deux cages opposées à raison de deux crabes par cage (= Cages Avec Crabes = CAC) ; les cages inoccupées servent de témoins (= Cages Sans Crabes = CSC). Au

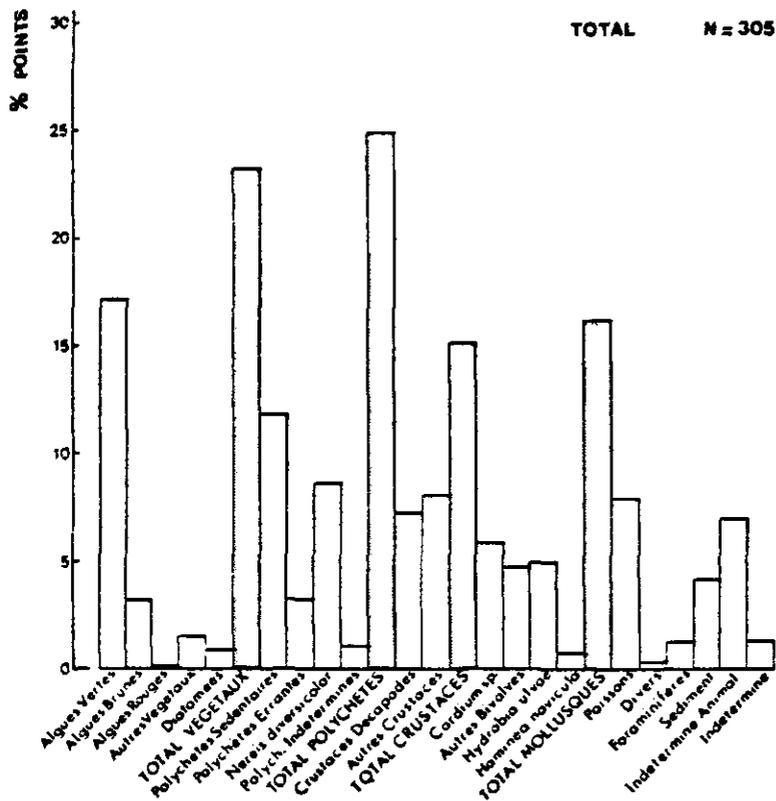


Figure III.14

% de Points des principaux groupes d'aliments rencontrés dans les estomacs de *C. maenas*

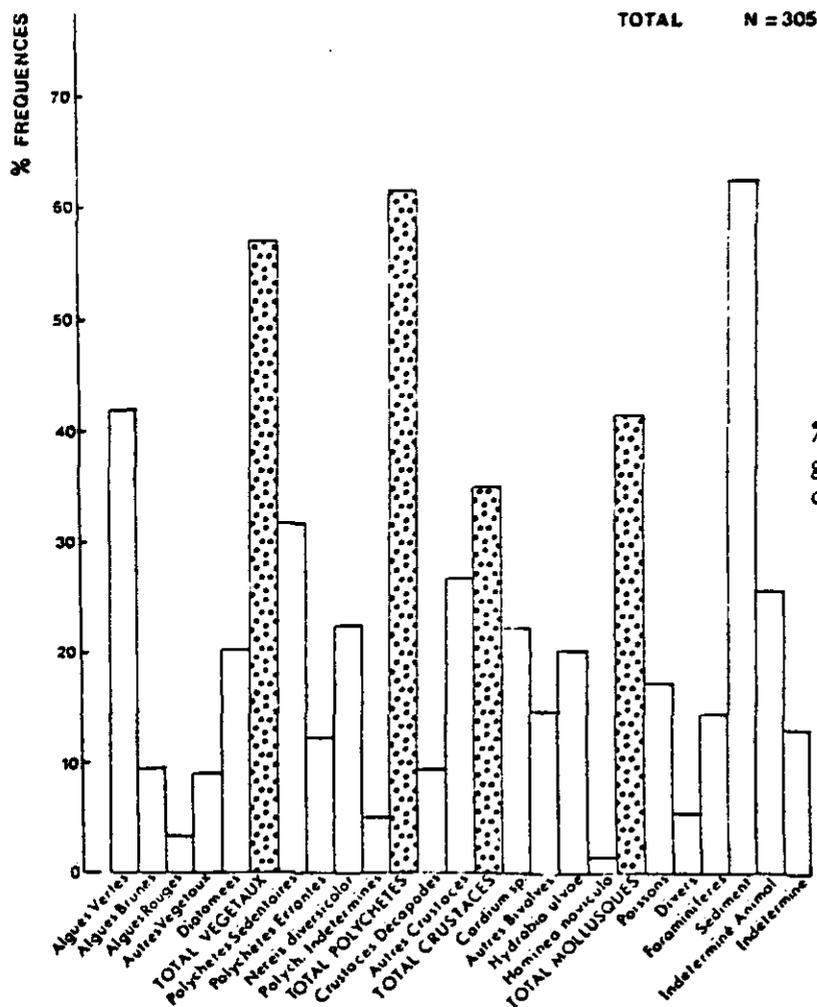


Figure III.15

% de Fréquences des principaux groupes d'aliments rencontrés dans les estomacs de *C. maenas*

début de l'expérience, deux structures sont installées sur la vasière ; l'une contient des mâles, l'autre des femelles. Mais la première sera détruite ; les résultats présents ne se rapportent donc qu'à l'activité des femelles,

- des échantillons de référence sont prélevés à marée basse, à l'aide d'un carottier cylindrique en PVC travaillant sur une surface de 1/130 m², en milieu non protégé, au début et en fin d'expérience (28 juin 1983) (Référence Début Expérience = RDE ; Référence Fin d'Expérience = RFE) et dans chaque cage,

- le tamisage est effectué sur maille carrée de 1 mm ; le traitement statistique des données fait appel au test U de MANN et WHITNEY (in SIEGEL, 1956).

La comparaison des résultats acquis par l'analyse des contenus stomacaux et les expériences d'inclusion/exclusion doivent permettre de dissocier les effets réels de la prédation de ceux qu'engendre la perturbation mécanique du sédiment occasionnée par l'activité des crabes.

III.3.3 - Principaux résultats

III.3.3.1 - Contenus stomacaux

Les résultats de l'analyse de 305 estomacs contenant de la nourriture sont représentés par les figures III.14 et III.15.

L'établissement du bilan alimentaire global de Carcinus maenas met en évidence une utilisation de la majorité des groupes animaux et végétaux répertoriés dans la zone estuarienne de la Rance (RETIÈRE, op. cit. ; CLAVIER, op. cit. ; LECHAPT, 1983 ; LE MAO, op. cit.). Bien que les animaux soient largement dominants, les fréquences d'apparition élevées des végétaux ne sont pas aberrantes si l'on accorde au crabe-vert la possibilité d'ingérer tout d'abord les différentes espèces vivant à la surface du sédiment, puis les espèces endogées. Nos résultats vont en ce sens et les estomacs contenant simultanément, algues vertes, annélides polychètes de petite taille (par exemple, des Spionidés) et bivalves sont nombreux. De faibles quantités de sédiments sont aussi régulièrement prélevées (% de points faibles en comparaison des pourcentages de fréquences forts).

Nous avons suivi les évolutions saisonnières de la consommation de certains groupes de proies représentatifs du régime alimentaire de Carcinus maenas : les annélides polychètes, les mollusques gasteropodes et lamellibranches et les poissons.

Les annélides polychètes errantes et sédentaires subissent, à des degrés d'intensité variable selon les mois, la prédation exercée par Carcinus maenas. La chute de consommation des formes errantes, principalement Hediste diversicolor, est compensée en été par l'augmentation des fréquences d'apparition des sédentaires (Spionidés, Cirratulidés, Ampharetidés). En janvier, les pourcentages de points et de fréquences obtenus pour les deux groupes annelidiens sont élevés.

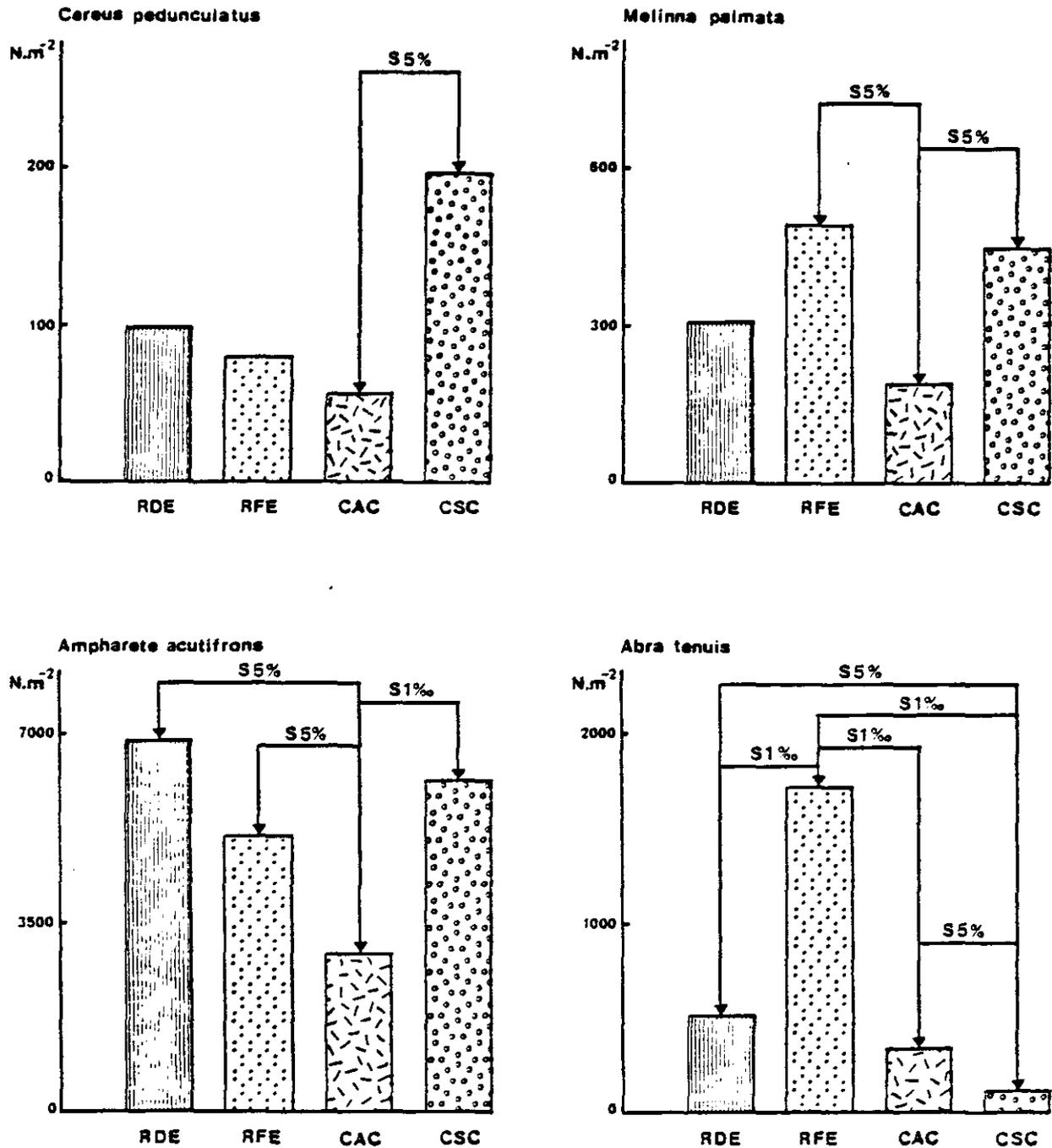


Fig. III.16 : Réponses aux conditions expérimentales de :

Cereus pedunculatus, *Melinna palmata*, *Ampharete acutifrons*,
Abra tenuis.

RDE = Référence Début Expérience, RFE = Référence Fin Expérience,
CAC = Cages Avec Crabes, CSC = Cages Sans Crabes.

S5 % et S1 ‰ = différences significatives de densités aux seuils
5 % et 1 ‰ (Test U).

L'intensité de prédation sur Hydrobia ulvae (mollusque gastéropode) est maximale en avril ; on dénombre alors entre 40 à 90 et jusqu'à 125 opercules de ce petit gastéropode dans un estomac, de crabe. En juin, bien que les fréquences soient encore fortes, le nombre d'opercules ingérés décroît (de 10 à 20 par estomac, avec un maximum de 117) et devient très faible en août. En été, le crabe marque une "préférence" pour les bivalves et s'alimente sur le recrutement de Cardium sp. et aux dépens de Abra tenuis.

L'évolution de la consommation de poissons dépend uniquement de la présence des espèces dans la zone estuarienne. Les travaux de LE MAO (1984) montrent que certaines d'entre-elles quittent l'estuaire à l'automne et le colonisent à nouveau au printemps. Les espèces inventoriées dans les estomacs de crabes appartiennent à ce "groupe de migrants". Les fortes densités de bars juvéniles (Dicentrarchus labrax), de petits clupéidés et gobiidés qui fréquentent l'estuaire en juin (LE MAO, op. cit.) se ressentent au travers du régime alimentaire de Carcinus maenas. Les modalités de capture sont toutefois délicates à définir et il est difficile, dans le cas des poissons, de faire la part de la prédation et de la nécrophagie.

Les diverses catégories d'aliments recensées dans un échantillon permettent de localiser la zone préférentielle d'activité alimentaire. Ainsi, les associations Hediste diversicolor - Hydrobia ulvae en avril et polychètes sédentaires - bivalves en août signalent que la population de crabes s'est nourrie respectivement sur le haut estran et les sédiments des niveaux moyens.

SHERER et REISE (1981) ont démontré que les mollusques sont consommés préférentiellement par les crabes mâles et les annélides polychètes par les femelles. Nos résultats nuancent ces observations dans la mesure où des variations saisonnières interviennent. En juin, les mâles consomment davantage de bivalves que les femelles, tandis que ces dernières exercent une prédation plus intense sur les annélides en avril (à l'exception de Hediste diversicolor) et en août. En ce qui concerne les autres échantillons, nos observations concordent avec celles de ROPES (1968) et ELNER (1981), selon lesquelles les différences sont faibles ou nulles selon le sexe.

Pour notre part nous n'avons pas noté de changement d'habitude alimentaire en fonction de la taille des crabes.

III.3.3.2 - Inclusion - Exclusion des prédateurs

Au terme de l'expérience, quatre espèces seulement présentent des variations significatives de densité au test U. Ce sont Abra tenuis, Cereus pedunculatus, Melinna palmata et Ampharete acutifrons (figure III.16).

Les variations de densité de Abra tenuis entre RDE et RFE traduisent la croissance de la population et le passage des individus de la catégorie méiofaunique à celle de la macrofaune.

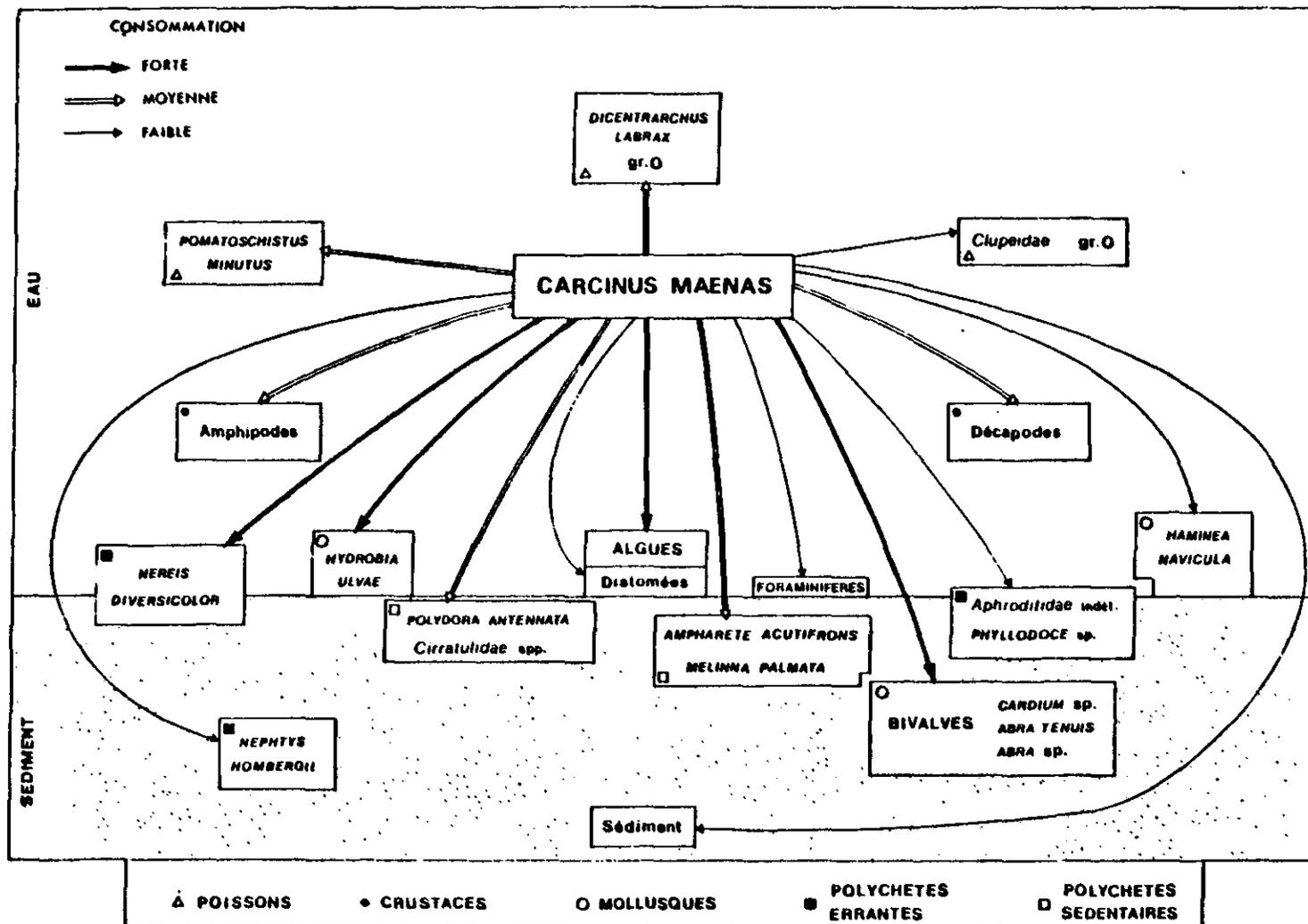


Fig. III.17 : Schéma synthétique du spectre alimentaire de *Carcinus maenas* en Rance estuarienne et degrés de consommation des aliments.

Les densités des annélides polychètes Melinna palmata et Ampharete acutifrons à l'intérieur des cages avec crabes sont significativement inférieures à celles des cages sans crabe et du milieu libre (RFE). Par contre, les effectifs de Abra tenuis, qui ont chuté de façon drastique dans l'ensemble de la structure, sont plus faibles dans les cages sans crabe que dans les cages avec crabes. L'activité des crabes semble avoir freiné la décroissance numérique en abaissant vraisemblablement l'intensité de la compétition inter et/ou intraspécifique, sur le plan de l'alimentation, de l'espace disponible ...

La protection offerte par la structure expérimentale aurait favorisé la croissance de Cereus pedunculatus (CSC) ; une action de Carcinus maenas peut dès lors être suspectée dans les cages avec crabes (figure III.16).

De tels résultats pourraient nous inciter à conclure à une forte consommation de ces quatre espèces par les crabes verts. Or Cereus pedunculatus n'a jamais été reconnue dans les contenus stomacaux (identification difficile ?), Melinna palmata est surtout ingérée en hiver (juvéniles) et Ampharete acutifrons est faiblement affectée par la prédation du crabe vert en juin. Seule Abra tenuis est quelque peu consommée à cette époque. D'ailleurs, une telle intensité de prédation de la part de Carcinus maenas signifierait une consommation journalière d'environ 13 Ampharete acutifrons, 1 Melinna palmata et plusieurs Abra tenuis par crabe, sans compter les aliments couramment prélevés avec ces derniers (algues vertes, tubes, sédiments, autres annélides ...). Or, nous n'avons jamais rencontré de telles densités dans un estomac où le nombre d'individus d'annélides polychètes sédentaires excède rarement deux. Toutefois de nombreux Abra tenuis peuvent être identifiés dans le même bol alimentaire.

L'aspect "perturbation mécanique du sédiment", provoquant le déplacement de certaines espèces ou tout simplement leur destruction, doit être pris en considération.

III.3.3.3 - Discussion

La seule méthode permettant de mettre en évidence l'influence directe de la prédation sur la faune (et la flore !) benthique est l'analyse des contenus stomacaux. Nous avons résumé sur la figure III.17 le spectre alimentaire et les degrés de consommation des principaux aliments. Le crabe vert utilise l'ensemble des sources de nourriture offertes par la vase, à des degrés divers, selon les saisons. Une telle diversité de "proies" suppose cependant la sous-exploitation de certaines ressources, telle Ampharete acutifrons, l'annélide polychète dominante du peuplement macrofaunique.

L'inclusion du prédateur dans des cages expérimentales a pour effet de diminuer, parfois fortement, les densités de quelques espèces endogées. Mais la prédation n'est pas le seul agent responsable des écarts observés. Dans le cas de Ampharete acutifrons, elle n'intéresserait que 20 à 40 % de la population, le reste devant être attribué aux effets de la perturbation mécanique du sédiment.

Les remaniements sédimentaires occasionnés par Carcinus maenas prennent une ampleur considérable sur la vase de la Ville-Ger ou certains secteurs sont affectés à 100 % par des dépressions, terriers, et dépôts de sédiments consécutifs au creusement de ces structures.

L'exclusion des prédateurs (poissons, oiseaux, crustacés) n'a pas modifié l'abondance de Ampharete acutifrons par rapport au milieu libre. Cette constatation est à relier aux observations de LE MAO (1985), selon lesquelles la prédation exercée par les poissons benthiques sur cette espèce décroît au mois de juin et est faible sur Melinna palmata, Abra tenuis et Cereus pedunculatus à cette même époque.

III.3.4 - Conclusion

Les rôles respectifs des facteurs compétition et prédation dans la structuration du peuplement des sables fins vaseux du bassin maritime de la Rance varient selon les faciès considérés.

En zone non découvrente (sous-faciès type) la structure est sous la dépendance principale de la compétition inter-spécifique (CLAVIER, 1981). Mais si l'influence des prédateurs épibenthiques est limitée (CLAVIER, op. cit.), les prédateurs de l'endofaune pourraient avoir une action importante dans la régulation des populations dominantes, spécialement annélide (RIVAIN, 1983). De fait, si la méiofaune permanente, surtout les nématodes, constitue la quasi totalité du régime alimentaire hivernal de l'annélide polychète prédateur Hyalinoecia bilineata, la composante "temporaire", post larves de Melinna palmata et Chaetozone setosa, prend le relai en période estivale.

En zone découvrente (sous-faciès d'appauvrissement), la structure du peuplement est contrôlée d'abord par la prédation, la compétition entre espèces tenant un rôle secondaire (CLAVIER op. cit.). Nos études sur Carcinus maenas et celles de LE MAO (1984, 1985) sur l'ichtyofaune benthique vont d'ailleurs en ce sens. Il serait cependant inconcevable de négliger le rôle que jouent les perturbations du sédiment occasionnées par Carcinus maenas, non seulement en ramenant vers la surface un certain nombre de proies potentielles pour les poissons (LE CALVEZ, 1984) mais aussi en fournissant à de nombreuses espèces, comme Ampharete acutifrons, des substrats nouveaux à coloniser (recrutement - immigration).

Prédation et compétition interspécifique contribuent sans aucun doute à la régulation de la densité des populations benthiques des sables fins plus ou moins envasés. Néanmoins il importe, dès à présent, de poursuivre les recherches en vue d'évaluer l'importance des phénomènes de compétition intraspécifique et des perturbations mécaniques (sédimentaires) dans le déroulement des processus régulateurs.

III.IV - CONCLUSION GENERALE

Les données, présentées dans ce document, viennent en complément des très nombreux résultats acquis depuis plus de 10 années par le Laboratoire Maritime d'Histoire Naturelle de Dinard sur la dynamique des peuplements de sédiments fins du Golfe Normano-Breton. En réaliser la synthèse sortirait évidemment du cadre de ce rapport. Aussi, plutôt que de rappeler les mécanismes très généraux qui régulent le fonctionnement de tout système benthique, il nous apparaît plus judicieux de dégager quelques réflexions s'appuyant sur l'originalité de ces communautés dans le golfe et de proposer, à leur lumière, quelques grandes orientations de recherche. En raison du caractère insulaire de la distribution des peuplements de sédiments fins propres ou envasés, il importe de mener simultanément les études sur plusieurs isolats : baie de St-Brieuc, Rance et baie du Mont-St-Michel, en focalisant l'attention sur les processus tant physiques que biologiques qui, malgré une dispersion larvaire probablement vaste en régime macrotidal, assurent le maintien à plus ou moins long terme de leur structure.

Enfin, compte tenu de l'importance tout-à-fait exceptionnelle des estrans de cette région de la Manche, il n'est plus convenable, dans le cadre d'études fonctionnelles de l'écosystème côtier, de dissocier les domaines tidal et subtidal.

BIBLIOGRAPHIE

- ARNTZ W.E., 1981. Entwicklung von marinen Bodentier-Gemeinschaften bei Ausschluss von Räubern : nur Artefakte ? Meeresforschung, 28, pp. 189-204.
- CLAVIER J., 1981. Ecologie descriptive et fonctionnelle du peuplement des sables fins vaseux dans le bassin maritime de la Rance. Thèse 3ème cycle, Univ. Paris VI, pp. 1-232.
- CLAVIER J., LECHAPT J.P., RETIERE C., RIVAIN V., 1983. Effets à long terme du fonctionnement de l'usine marémotrice sur l'évolution du peuplement des sables fins vaseux de la Rance. Oceanol. Acta, Actes du 17ème Symposium Européen de Biologie marine, pp. 75-79.
- DANKERS N., BEUKEMA J.J., 1981. Distributional patterns of macrobenthic species in relation to some environmental factors. Marine Zoology, 4, pp. 69-101.
- ELNER R.W., 1981. Diet of green crab Carcinus maenas (L.) from Port Hebert Southwestern Nova Scotia. J. Shellfish Res., 1, pp. 89-94.
- GUILLAUMONT B., HAMON D., 1982. In : Golfe normano-breton. Bilan des connaissances. Rapport CNEOX/CEE, pp. 1-171.
- GUILLON L.M., LEGENDRE C., 1981. Etude d'impact de la digue de la Roche-Torin. Faune et flore. Rapport MNHN/CNEOX, pp. 1-73.
- HARTNOLL R.G., 1963. The biology of Manx spidercrabs. Proc. Zool. Soc. Lond., 141, pp. 423-496.
- HELIEZ A., 1984. Contribution à la connaissance de la biologie de population de Nephtys cirrosa Ehlers (1868) dans le Golfe normano-breton. D.E.A. Eco-éthologie, Univ. Rennes I, pp. 1-44.
- HYNES H.B.N., 1950. The food of freshwater sticklebacks (Gasterosteus aculeatus and Pygosteus pungitius) with a review of the methods used in the studies of food of fishes. J. Anim. Ecol., 19, pp. 36-52.
- KIRKEGAARD J.B., 1970. Age determination of Nephtys (Polychaeta : Nephtygidea). Ophelia, 7, pp. 277-281.
- LARSONNEUR C., DORE F., 1975. Normandie, Baie du Mont-Saint-Michel et Massif armoricain. Excursion 1, IXème Congrès International de Sédimentologie, Nice, pp. 1-128, 4 pl.
- LAUGHLIN R.A., 1982. Feeding habits of the blue crab, Callinectes sapidus Rashbun, in the Apalachicola Estuary, Florida. Bull. Mar. Sci., 32, pp. 807-822.
- LE CALVEZ J.C., 1984. Les Crustacés Décapodes du bassin maritime de la Rance : distribution, écologie et rôle trophique. Rapport MNHN/EDF, pp. 1-80.

- LECHAPT J.P., 1983. Contribution à l'étude des Polychètes de substrat meuble en Rance maritime. Thèse de 3ème cycle, Univ. Rennes I, pp. 1-129.
- LE MAO P., 1984. Impact d'un aménagement marémoteur sur les populations d'intérêt halieutique : la Rance. Rapport MNHN/EDF, pp. 1-124.
- LE MAO P., 1985. Peuplements piscicoles et benthiques du bassin maritime de la Rance : impact de l'aménagement marémoteur. Thèse Doct. Ingén. Agro., E.N.S.A. Rennes - Univ. Rennes I, pp. 1-166.
- OLIVE P.J.N., 1976. The life history and population structure of the polychaetes Nephtys caeca and Nephtys hombergii with special reference to the growth rings in the teeth. J. mar. biol. Ass. U.K., 57, pp. 133-150.
- REISE K., 1985. Tidal flat ecology : an experimental approach to species interactions. Ecological Studies, 54, pp. 1-201.
- RETIERE C., 1975. Détermination des classes d'âge des populations de Nephtys hombergii (Annélides Polychètes) par lecture des mâchoires en microscopie électronique à balayage. Structure des populations en Rance maritime. C.R. Acad. Sc. Paris, 282, pp. 1553-1556.
- RETIERE C., 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du Golfe normano-breton. Thèse d'Etat, Univ. Rennes, 1, 431 p.
- RETIERE C., RICHARD O., 1980. Conséquences écologiques de 10 années de fonctionnement de l'usine marémotrice de la Rance. Rapport MNHN/EDF, pp. 1-71.
- RIVAIN V., 1983. Contribution à l'étude dynamique et fonctionnelle des peuplements de sables fins du Golfe normano-breton. Thèse 3ème cycle, Univ. Paris VI, pp. 1-166.
- ROPES J.W., 1968. The feeding habits of the green crab, Carcinus maenas (L.). Fish. Bull. U.S., 67, pp. 183-203.
- SCHERER B., REISE K., 1981. Significant predation on micro-and macrobenthos by the crab Carcinus maenas L. in the Wadden Sea. Kieler Meeresforsch., Sonderh., 5, pp. 186-190.
- SIEGEL S., 1956. Nonparametric statistics : for the behavioral Sciences. International Student Edition, Ed. MC Graw-Hill, pp. 1-312.
- SWYNNERTON G.H., WORTHINGTON E.B., 1940. Note on the food of fish in Hawes-water (Westmorland). J. Anim. Ecol., 9, pp. 183-187.

CONCLUSION GENERALE

CONCLUSION GENERALE

Dans le domaine infralittoral, le Golfe Normano-Breton présente une certaine entité. Dans cette zone d'environ 10.000 km², peu profonde et limitée par les îles anglo-normandes, on remarque une grande diversité dans les types de substrats et donc dans les peuplements, qui sont le reflet, à échelle réduite, des biocénoses présentes dans les fonds de la Manche. Les observations de ces milieux, qui vont des plus vaseux, dans les fonds de la baie et les havres, aux roches nues des platiers ou des archipels, sont relativement récentes, tant sur le plan qualitatif que quantitatif et ce travail ne peut être à lui seul qu'une contribution à la connaissance du golfe.

Dans cette étude, nous avons souligné l'importance du maërl, sur le plan géographique mais également économique ; or, on constate que ce milieu, également très intéressant sur le plan écologique, fait l'objet de peu de travaux importants (J. CABIOCH), que ces bancs ne sont pas toujours bien cartographiés et que leur peuplement faunistique est peu analysé. Il s'agit là d'un milieu tout-à-fait original, méconnu et qui pourtant est exploité, soit pour l'extraction, soit comme banc de pêche à la drague (Banc de Chausey) avec la dégradation que cela entraîne ; il serait donc utile d'approfondir les connaissances de ce milieu.

Les fonds de sables grossiers sont également des substrats très riches, notamment en bivalves. Les résultats des prélèvements réalisés depuis cinq ans dans la zone montrent l'intérêt halieutique de la palourde rose ou de la spisule, au moment où le rendement des apports de praires est en nette décroissance. Les estimations de biomasse présente dans les secteurs côtiers de Bretagne ou du Cotentin justifient l'intérêt des professionnels pour cette étude. Les observations que nous apportons quant aux périodes de ponte et à la fécondité de chacune des quatre espèces de bivalves devraient pouvoir aider à la mise en place d'une bonne gestion du stock. La modélisation des échanges énergétiques montre l'importance des apports exogènes sur ces bancs de sables grossiers, et l'utilité de préserver la qualité des milieux de haute productivité : herbiers de zoostères ou marais littoraux qui fournissent une bonne partie des sels nutritifs et de la matière organique nécessaire.

Le suivi des peuplements littoraux des fonds de baie et d'estuaires montre l'équilibre fragile qui s'établit par la prédation en zone découvrante, et par la compétition interspécifique en zone immergée. Cette régulation s'établit difficilement dans ces zones sensibles, où l'action anthropique est prépondérante (pêche, modification du substrat, pollution ...), et qu'il faut donc protéger.

La prolifération de la crépidule dans les secteurs côtiers du golfe est également un phénomène à suivre, puisqu'elle est une menace sur les activités halieutiques du Cotentin, et surtout de la baie de St-Brieuc où le problème est crucial. Il y a là un travail important à réaliser pour analyser et peut-être contrôler l'évolution de cette espèce.

A la suite de cette étude, on peut noter que, dans le domaine benthique, l'action de l'homme s'exerce de façon importante par l'activité halieutique, et de façon plus limitée au travers de rejets urbains ou industriels (Flamanville). Néanmoins, cette zone apparaît actuellement en équilibre, et exempte de pollution, et il est encore temps, en ce domaine, de mettre en place une gestion du domaine maritime pour l'ensemble de ses nombreuses ressources.

ANNEXES

ANNEXE 1 : COORDONNEES GEOGRAPHIQUES DES STATIONS
 ECHANTILLONNEES POUR L'ESTIMATION DE BIOMASSES DE BIVALVES

1	49	74	2153	64	48532	1545	127	48520	2400	190	49	79	1430	253	48393	22869	316	48510	1390	379	48440	1480	
2	49	85	2200	65	48492	1515	128	48549	2372	191	49	79	1445	254	48392	22890	317	48519	1390	380	48481	1479	
3	49	99	2255	66	48474	1474	129	49149	2385	192	49	80	1449	255	48392	22899	318	48525	1390	381	48491	1469	
4	49	81	1570	67	48432	1451	130	49154	2381	193	49	79	1469	256	48393	22897	319	48525	1365	382	48500	1500	
5	49	82	1565	68	48421	1494	131	49156	2431	194	49	69	1455	257	48394	22895	320	48530	1360	383	48510	1490	
6	49	84	1565	69	48429	1491	132	49149	2461	195	49	70	1431	258	48395	22884	321	48540	1360	384	48500	1480	
7	49	83	1569	70	48460	1530	133	48520	1379	196	49	68	1419	259	48397	22883	322	48570	1437	385	48470	1470	
8	49	90	1575	71	48439	1579	134	49	40	1494	197	49	69	1400	260	48398	22881	323	48570	1433	386	48460	1460
9	49	98	1569	72	48429	2	135	49	89	1537	198	48420	1400	261	48398	22883	324	48570	1420	387	48490	1450	
10	49	98	1569	73	48560	1430	136	48421	1456	199	48425	1400	262	48399	22882	325	48570	1417	388	48480	1459		
11	49	128	1599	74	49	02	1447	137	48560	1500	200	48430	1400	263	48398	22879	326	48569	1415	389	48490	1450	
12	49	130	1599	75	49	07	1432	138	48540	1480	201	48430	1395	264	48399	22878	327	48566	1413	390	48499	1419	
13	49	132	2	15	1403	176	49	36	1403	139	48560	1460	202	48430	2279	328	48570	1414	391	48400	1410		
14	49	135	2	15	1441	177	49	56	1441	140	48560	1440	203	48430	2279	329	48567	1420	392	48480	1420		
15	49	122	2	05	1412	182	49	73	1412	141	48560	1420	204	48439	2274	330	48568	1413	393	48480	1399		
16	49	117	2	02	1406	180	49	102	1406	142	48560	1421	205	48439	2272	331	48566	1410	394	48480	1378		
17	49	52	2100	80	49105	1477	143	48560	1441	206	48439	1400	206	48439	2262	332	48566	1415	395	48470	1368		
18	49	22	2148	81	49	81	1454	144	48560	1461	207	48430	1405	270	48415	2243	333	48565	1420	396	48460	1369	
19	49	18	2200	82	48567	1480	145	48560	1481	208	48449	1425	271	48410	2240	334	48560	1420	397	48450	1369		
20	49	50	2253	83	48562	1492	146	48560	1502	209	48449	1429	272	48418	2230	335	48550	1403	398	48450	1358		
21	49	49	2297	84	49	08	1484	147	49	00	1481	1470	273	48420	2200	336	48550	1410	399	48460	1358		
22	48590	2345	85	49	41	1530	148	49	00	1460	211	48419	1461	274	48411	2160	337	48550	1420	400	48460	1349	
23	48522	2200	86	49	07	1541	147	48599	1451	212	48399	1490	275	48400	2155	338	48540	1420	401	48470	1359		
24	48417	2250	87	48595	1553	150	48591	1430	1399	213	48410	1451	276	48410	2140	339	48520	1430	402	48480	1359		
25	48400	2421	88	48548	1522	151	48599	1429	1409	214	48410	1429	277	48417	2140	340	48500	1450	403	48490	1359		
26	48381	2420	89	49	58	1417	152	49	00	1419	215	48411	1419	278	48425	2140	341	48502	1450	404	48522	1398	
27	48384	2350	90	48562	1431	153	49	00	1409	216	48420	1420	279	48435	2140	342	48504	1450	405	48552	1371		
28	48400	2331	91	49	30	1480	154	49	00	1399	217	48420	1441	280	48435	2120	343	48507	1450	406	48571	1369	
29	48414	2402	92	49	81	1510	155	49	10	1409	218	48431	1450	281	48418	2108	344	48510	1450	407	48590	1369	
30	48439	2401	93	49	91	1410	156	49	21	1429	219	48431	1429	282	48410	2117	345	48510	1450	408	48590	1369	
31	48450	2452	94	49	80	1410	157	49	20	1410	220	48430	1410	283	48400	2130	346	48507	1458	409	48591	1410	
32	48450	2452	95	49	90	1525	158	49	20	1419	221	48430	1405	284	48389	2110	347	48504	1458	410	48590	1430	
33	48399	1555	96	49	101	1471	159	49	19	1429	222	48435	1400	285	48400	2	348	48502	1458	411	48590	1450	
34	48501	1500	97	49	31	1512	160	49	20	1439	223	48440	1420	286	48494	1370	349	48500	1450	412	48590	1470	
35	48499	1452	98	48505	1498	161	49	20	1449	224	48440	1420	287	48494	1381	350	48500	1465	413	48590	1490		
36	48470	1419	99	48502	1592	162	49	39	1438	225	48430	1406	288	48510	1360	351	48501	1465	414	48590	1510		
37	48470	1431	100	48570	1385	163	49	18	1475	226	48402	1495	289	48518	1360	352	48502	1465	415	48589	1520		
38	48470	1440	101	48443	1412	164	49	40	1459	227	48400	1500	290	48524	1385	353	48504	1465	416	48590	1520		
39	48449	1500	102	48526	1427	165	49	40	1450	228	48422	1504	291	48526	1379	354	48507	1465	417	48585	1530		
40	48469	1532	103	49	66	1447	166	49	39	1438	229	48434	1506	292	48530	1360	355	48510	1465	418	48588	1530	
41	48481	2	104	48580	1506	167	49	40	1429	230	48477	1505	293	48539	1360	356	48520	1450	419	48587	1510		
42	48458	2	105	48595	1396	168	49	40	1419	231	48472	1475	294	48561	1360	357	48520	1430	420	48580	1510		
43	48475	2100	106	49	35	1418	169	49	29	1429	232	48473	1474	295	48562	1363	358	48401	1459	421	48575	1510	
44	48415	2	107	48570	1433	170	49	30	1430	233	48442	1474	296	48560	1400	359	48401	1479	422	48570	1489		
45	48430	2102	108	49	30	1528	171	49	30	1410	234	48430	1474	297	48560	1410	360	48410	1469	423	48570	1489	
46	48475	2202	109	48470	1590	172	49	20	1410	235	48410	1460	298	49	10	1500	361	48421	1460	424	48570	1469	
47	48475	2301	110	48450	2	173	49	21	1430	236	48400	1450	299	49	10	1485	362	48430	1489	425	48570	1448	
48	48476	2352	111	48500	2	174	49	21	1450	237	48415	1440	300	49	14	1483	363	48440	1500	426	48580	1398	
49	48470	2401	112	48520	2	175	49	20	1470	238	48430	1420	301	49	13	1485	364	48440	1460	427	48580	1378	
50	48430	2351	113	48510	2100	176	49	10	1471	239	48425	1420	302	49	10	1490	365	48441	1479	428	48570	1388	
51	48415	2365	114	48470	2100	177	49	10	1451	240	48421	1467	303	49	06	1485	366	48451	1499	429	48550	1380	
52	48398	2380	115	48430	2100	178	49	10	1430	241	48434	1460	304	49	08	1480	367	48450	1490	430	48539	1398	
53	48373	2310	116	48420	2100	179	49	10	1410	242	48438	1460	305	49	10	1480	368	48461	1500	431	49	42	1499
54	48437	2400	117	48440	2175	180	49	10	1471	243	48436	1460	306	49	12	1480	369	48460	1479	432	49	60	1499
55	48450	2259	118	48480	2175	181	49	10	1409	244	48430	1460	307	49	10	1476	370	48460	1458	433	49	60	1459
56	48450	2267	119	48480	2200	182	49	10	1431	245	48430	1460	308	49	08	1475	371	48460	1438	434	49	51	1459
57	48410	2349	120	48495	2200	183	49	10	1450	246	48405	1460	309	49	10	1470	372	48460	1418	435	49	51	1469
58	48410	2140	121	48520	2150	184	49	99	1470	247	48400	1460	310	49	10	1460	373	48470	1380	436	49	50	1469
59	48440	2	122	48510	2200	185	49	99	1460	248	48395	1460	311	49	18	1500	374	48470	1409	437	49	41	1480
60	48533	1505	123	48520	2260	186	49	89	1439	249	48392	1460	312	49	20	1520	375	48470	1428	438	49	30	1470
61	48551	1564	124	48520	2295	187	49	89	1430	250	48394	1460	313	49	20	1520	376	48470	1469	439	49	30	1470
62	48565	1554	125	48520	2330	188	49	89	1403	251	483												

ANNEXE 2 : RESULTAT DES BIOMASSES
(g. poids sec/0,25 m²) du peuplement de 55 stations

n° station	bivalves	Autres mollusques	Crustacés	Polychètes	divers	Total station
4	30,08	0,01	0,03	0,72	0,02	30,86
11	3,24	0	0,89	0,62	0,79	5,54
18	0,55	0	0,01	0,03	0	0,59
19	26,11	0,69	0,59	1,04	0,10	28,53
20	0,95	0	0	0,18	0,68	1,81
24	8,26	0,05	0,01	0,70	0,05	9,07
26	7,72	1,60	0,13	0,05	0,06	9,56
28	0,39	0,06	0,76	0,27	0,09	1,57
31	6,05	2,15	0,01	4,37	0,12	12,70
33	19,69	0,08	0,06	0,81	0,18	20,82
35	20,57	0,14	0,03	0,63	0,05	21,42
36	0,11	0	0,02	0,07	0	0,20
40	0,56	0	0	0,17	0	0,73
43	0,16	0	0,04	0,05	0,17	0,42
44	58,44	0	0,08	0,13	0,04	58,69
45	0	0	0,02	0,05	0	0,07
47	6,82	0	0,01	0,02	0,01	6,86
48	20,90	0	0	0,11	0,02	21,03
49	12,11	0	0,01	0,05	0	12,17
50	6,30	0,01	0,06	0,06	0,01	6,44
51	2,02	0	0,03	0,05	0	2,10
52	1,32	0	0	0,07	0,03	1,42
56	0,12	0	0,07	0,03	0,03	0,25
57	6,06	0	0,01	0,07	0,02	6,16
58	30,73	0	0,02	0,12	0,11	30,98
59	9,34	0	0,21	0,14	0,02	9,71
60	13,95	0	0,02	0,11	0,02	14,10
61	20,36	0	0,03	0,12	0,14	20,65
62	8,82	0	0	0,07	0	8,89
63	16,58	0	0	0,03	0,01	16,62
64	6,11	0	0,01	0,59	0,16	6,87
65	7,08	0,04	0	0,03	0,01	7,16
66	3,78	0	0,14	0,23	0,06	4,21
67	3,29	0	0,01	0,05	0,02	3,37
68	3,13	0	0,14	0,09	0	3,36
69	0,36	0,01	0,67	0,31	0,03	1,38
73	1,47	0	0,07	0,02	0	1,56
74	0,35	0	0	0,01	0	0,36
75	3,41	0,02	0,05	0,26	0,06	3,80
76	0,13	0,04	0,07	0,33	0,50	1,07
77	18,85	0,04	0,44	0,52	0,41	20,26
78	9,96	13,71	0,90	0,47	0,42	25,46
79	2,08	0,02	1,00	9,37	1,50	13,97
80	0,30	0	0,02	0,37	0,03	0,72
81	6,70	0,04	0,02	0,26	0,28	7,30
82	7,79	0,08	0,24	0,78	0,27	9,16
83	3,15	3,94	0,39	0,26	0,04	7,78
84	24,98	0,32	0,53	0,87	0,01	26,71
85	2,27	0	0,02	0,08	0,01	2,38
86	10,86	0,93	0,47	0,49	0,05	12,80
87	8,96	0	0	0,44	0,68	10,08
88	2,21	0	0,01	0,15	0,09	2,46
89	4,66	2,78	0,25	0,29	0,22	8,20
98	8,78	0,07	0,10	0,14	0,01	9,09
101	6,67	0,47	0,35	0,35	0,02	7,87
N = 55	x = 8,83 g s = 10,62	0,496 1,956	0,165 0,263	0,504 1,362	0,139 0,262	10,133 g 10,886

ANNEXE 3 : BIOMASSE DE BIVALVES PAR STATIONS DE 0,25m²

AMA = AMANDE DE MER, PAL = PALOURDE ROSE, PRA = PRAIRE, SPI = SPISULE, TOT = POIDS TOTAL DES 4 ESPECES
 en grammes de poids frais total

ST.	AMA.	PAL.	PRA.	SPI.	TOT.	ST.	AMA.	PAL.	PRA.	SPI.	TOT.	ST.	AMA.	PAL.	PRA.	SPI.	TOT.	ST.	AMA.	PAL.	PRA.	SPI.	TOT.
1	0	0	0	0	0	121	0	12.4	0	0	12.4	143	0	19.4	0	0	19.4	245	0	5.3	0	0	5.3
2	0	0	0	0	0	122	0	2.3	0	0	2.3	144	0	17.5	0	0	17.5	246	0	0	0	0	0
3	0	0	0	0	0	123	0	2.3	0	0	2.3	145	0	24.5	0	0	24.5	247	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	124	0	11.1	0	0	11.1	146	0	17.2	0	0	17.2	248	0	24.3	0	0	24.3
5	0	0	0	0	0	125	0	0	0	0	0	147	0	55.3	14.5	15.9	85.7	249	0	45.4	0	0	45.4
6	0	0	0	0	0	126	0	0	0	0	0	148	0	29.4	0	0	29.4	250	0	25.4	0	0	25.4
7	0	0	0	0	0	127	0	0	0	0	0	149	0	32.5	15.8	1.4	51.7	251	0	43.3	0	0	43.3
8	0	0	0	0	0	128	0	4.5	0	0	4.5	150	0	53.5	0	0	53.5	252	0	32.2	0	0	32.2
9	0	0	0	0	0	129	24.0	0	0	0	24.0	151	0	22.7	0	0	22.7	253	0	44.2	0	0	44.2
10	0	0	0	0	0	130	0	0	0	0	0	152	0	0	0	0	0	254	0	44.2	0	0	44.2
11	0	0	0	0	0	131	0	0	0	0	0	153	0	0	0	0	0	255	0	0	0	0	0
12	0	0	0	0	0	132	0	0	0	0	0	154	0	0	0	0	0	256	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0	133	0	0	0	0	0	155	0	0	0	0	0	257	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	0	134	0	0	0	0	0	156	0	0	0	0	0	258	0	0	0	0	0
15	0	0	0	0	0	135	0	0	0	0	0	157	0	0	0	0	0	259	0	0	0	0	0
16	0	0	0	0	0	136	0	0	0	0	0	158	0	0	0	0	0	260	0	0	0	0	0
17	0	0	0	0	0	137	0	0	0	0	0	159	0	0	0	0	0	261	0	0	0	0	0
18	0	0	0	0	0	138	0	0	0	0	0	160	0	0	0	0	0	262	0	0	0	0	0
19	0	0	0	0	0	139	0	0	0	0	0	161	0	0	0	0	0	263	0	0	0	0	0
20	0	0	0	0	0	140	0	0	0	0	0	162	0	0	0	0	0	264	0	0	0	0	0
21	0	0	0	0	0	141	0	0	0	0	0	163	0	0	0	0	0	265	0	0	0	0	0
22	0	0	0	0	0	142	0	0	0	0	0	164	0	0	0	0	0	266	0	0	0	0	0
23	0	0	0	0	0	143	0	0	0	0	0	165	0	0	0	0	0	267	0	0	0	0	0
24	0	0	0	0	0	144	0	0	0	0	0	166	0	0	0	0	0	268	0	0	0	0	0
25	0	0	0	0	0	145	0	0	0	0	0	167	0	0	0	0	0	269	0	0	0	0	0
26	0	0	0	0	0	146	0	0	0	0	0	168	0	0	0	0	0	270	0	0	0	0	0
27	0	0	0	0	0	147	0	0	0	0	0	169	0	0	0	0	0	271	0	0	0	0	0
28	0	0	0	0	0	148	0	0	0	0	0	170	0	0	0	0	0	272	0	0	0	0	0
29	0	0	0	0	0	149	0	0	0	0	0	171	0	0	0	0	0	273	0	0	0	0	0
30	0	0	0	0	0	150	0	0	0	0	0	172	0	0	0	0	0	274	0	0	0	0	0
31	0	0	0	0	0	151	0	0	0	0	0	173	0	0	0	0	0	275	0	0	0	0	0
32	0	0	0	0	0	152	0	0	0	0	0	174	0	0	0	0	0	276	0	0	0	0	0
33	0	0	0	0	0	153	0	0	0	0	0	175	0	0	0	0	0	277	0	0	0	0	0
34	0	0	0	0	0	154	0	0	0	0	0	176	0	0	0	0	0	278	0	0	0	0	0
35	0	0	0	0	0	155	0	0	0	0	0	177	0	0	0	0	0	279	0	0	0	0	0
36	0	0	0	0	0	156	0	0	0	0	0	178	0	0	0	0	0	280	0	0	0	0	0
37	0	0	0	0	0	157	0	0	0	0	0	179	0	0	0	0	0	281	0	0	0	0	0
38	0	0	0	0	0	158	0	0	0	0	0	180	0	0	0	0	0	282	0	0	0	0	0
39	0	0	0	0	0	159	0	0	0	0	0	181	0	0	0	0	0	283	0	0	0	0	0
40	0	0	0	0	0	160	0	0	0	0	0	182	0	0	0	0	0	284	0	0	0	0	0
41	0	0	0	0	0	161	0	0	0	0	0	183	0	0	0	0	0	285	0	0	0	0	0
42	0	0	0	0	0	162	0	0	0	0	0	184	0	0	0	0	0	286	0	0	0	0	0
43	0	0	0	0	0	163	0	0	0	0	0	185	0	0	0	0	0	287	0	0	0	0	0
44	0	0	0	0	0	164	0	0	0	0	0	186	0	0	0	0	0	288	0	0	0	0	0
45	0	0	0	0	0	165	0	0	0	0	0	187	0	0	0	0	0	289	0	0	0	0	0
46	0	0	0	0	0	166	0	0	0	0	0	188	0	0	0	0	0	290	0	0	0	0	0
47	0	0	0	0	0	167	0	0	0	0	0	189	0	0	0	0	0	291	0	0	0	0	0
48	0	0	0	0	0	168	0	0	0	0	0	190	0	0	0	0	0	292	0	0	0	0	0
49	0	0	0	0	0	169	0	0	0	0	0	191	0	0	0	0	0	293	0	0	0	0	0
50	0	0	0	0	0	170	0	0	0	0	0	192	0	0	0	0	0	294	0	0	0	0	0
51	0	0	0	0	0	171	0	0	0	0	0	193	0	0	0	0	0	295	0	0	0	0	0
52	0	0	0	0	0	172	0	0	0	0	0	194	0	0	0	0	0	296	0	0	0	0	0
53	0	0	0	0	0	173	0	0	0	0	0	195	0	0	0	0	0	297	0	0	0	0	0
54	0	0	0	0	0	174	0	0	0	0	0	196	0	0	0	0	0	298	0	0	0	0	0
55	0	0	0	0	0	175	0	0	0	0	0	197	0	0	0	0	0	299	0	0	0	0	0
56	0	0	0	0	0	176	0	0	0	0	0	198	0	0	0	0	0	300	0	0	0	0	0
57	0	0	0	0	0	177	0	0	0	0	0	199	0	0	0	0	0	301	0	0	0	0	0
58	0	0	0	0	0	178	0	0	0	0	0	200	0	0	0	0	0	302	0	0	0	0	0
59	0	0	0	0	0	179	0	0	0	0	0	201	0	0	0	0	0	303	0	0	0	0	0
60	0	0	0	0	0	180	0	0	0	0	0	202	0	0	0	0	0	304	0	0	0	0	0
61	0	0	0	0	0	181	0	0	0	0	0	203	0	0	0	0	0	305	0	0	0	0	0
62	0	0	0	0	0	182	0	0	0	0	0	204	0	0	0	0	0	306	0	0	0	0	0
63	0	0	0	0	0	183	0	0	0	0	0	205	0	0	0	0	0	307	0	0	0	0	0
64	0	0	0	0	0	184	0	0	0	0	0	206	0	0	0	0	0	308	0	0	0	0	0
65	0	0	0	0	0	185	0	0	0	0	0	207	0	0	0	0	0	309	0	0	0	0	0
66	0	0	0	0	0	186	0	0	0	0	0	208	0	0	0	0	0	310	0	0	0	0	0
67	0	0	0	0	0	187	0	0	0	0	0	209	0	0	0	0	0	311	0	0	0	0	0
68	0	0	0	0	0	188	0	0	0	0	0	210	0	0	0	0	0	312	0	0	0	0	0
69	0	0	0	0	0	189	0	0	0	0	0	211	0	0	0	0	0	313	0	0	0	0	0
70	0	0	0	0	0	190	0	0	0	0	0	212	0	0	0	0	0	314	0	0	0	0	0
71	0	0	0	0	0	191	0	0	0	0	0	213	0	0	0	0	0	315	0	0	0	0	0
72	0	0	0	0	0	192	0	0	0	0	0	214	0	0	0	0	0	316	0	0	0	0	0
73	0	0	0	0	0	193	0	0	0	0	0	215	0	0	0	0	0	317	0	0	0	0	0
74	0	0	0	0	0	194	0	0	0	0	0	216	0	0	0	0	0	318	0	0	0	0	0
75	0	0	0	0	0	195	0	0	0	0	0	217	0	0	0	0	0	319	0	0	0	0	0
76	0	0	0	0	0	196	0	0	0	0	0	218	0	0	0	0	0	320	0	0	0	0	0
77	0	0</																					

ANNEXE 4 DENSITE MOYENNE PAR STRATE BIOSEDIMENTAIRE - TOTAL GOLFE
N/0,25m2

CATEGORIE	ESPECE	MOYENNE STRATE	VARIANCE 88	VARIANCE STRATE	CATEGORIE	ESPECE	MOYENNE STRATE	VARIANCE 88	VARIANCE STRATE
1	POIDS FRAIS				2	POIDS SEC			
	ANA	11,791	23,071	216,241		ANA	1,111	1,194	116,176
	PAL	2,219	11,227	1,060,121		PAL	13,129	127,297	1,627,112
	PRA	2,734	1,719	3,324		PRA	1,170	1,130	1,719
	SPI	1,152	2,244	1,51,641		SPI	22,471	51,579	1,527,542
TOT	18,726	107,775	726,541	TOT	33,431	210,099	1,044,128		
3	POIDS FRAIS				4	POIDS SEC			
	ANA	1,430	1,028	1,224		ANA	1,028	1,008	1,109
	PAL	1,360	1,107	1,161		PAL	1,478	1,003	14,126
	PRA	1,085	1,001	1,051		PRA	1,087	1,001	1,041
	SPI	1,149	1,063	1,154		SPI	1,127	1,113	1,152
TOT	5,527	4,263	4,221	TOT	5,028	4,996	5,222		
5	EFFECTIF				6	EFFECTIF			
	ANA	1,396	1,170	14,473		ANA	1,150	1,166	1,127
	PAL	1,261	1,013	52,217		PAL	1,241	1,146	11,112
	PRA	1,077	1,000	1,031		PRA	1,057	1,001	1,045
	SPI	1,188	1,157	151,734		SPI	1,143	1,104	240,129
TOT	4,922	4,340	158,128	TOT	4,601	4,416	340,128		

CATEGORIE	ESPECE	MOYENNE STRATE	VARIANCE 88	VARIANCE STRATE	CATEGORIE	ESPECE	MOYENNE STRATE	VARIANCE 88	VARIANCE STRATE
3	POIDS FRAIS				4	POIDS SEC			
	ANA	29,595	10,197	5874,574		ANA	17,175	107,191	3075,141
	PAL	129,412	159,026	2,293,263		PAL	37,544	120,159	1,637,625
	PRA	1,549	1,716	107,155		PRA	4,113	1,123	115,175
	SPI	12,563	1,319	197,616		SPI	37,531	1,711	1,871,111
TOT	175,129	2,57,142	33586,332	TOT	101,199	2,04,482	3,124,171		
5	POIDS FRAIS				6	POIDS SEC			
	ANA	1,184	1,052	7,756		ANA	1,184	1,116	12,573
	PAL	2,545	1,172	55,701		PAL	4,263	1,460	27,149
	PRA	1,06	1,011	1,105		PRA	1,001	1,002	1,001
	SPI	444	1,112	1,738		SPI	1,127	1,113	1,127
TOT	5,239	4,148	72,538	TOT	7,578	4,700	45,011		
5	EFFECTIF				6	EFFECTIF			
	ANA	2,171	1,271	41,631		ANA	2,170	1,705	61,754
	PAL	17,605	1,162	219,275		PAL	11,210	1,263	127,129
	PRA	1,011	1,001	1,001		PRA	1,001	1,001	1,001
	SPI	6,116	1,270	499,019		SPI	11,123	1,213	419,182
TOT	27,111	4,197	731,442	TOT	25,579	5,215	723,174		

CATEGORIE	ESPECE	MOYENNE STRATE	VARIANCE 88	VARIANCE STRATE	CATEGORIE	ESPECE	MOYENNE STRATE	VARIANCE 88	VARIANCE STRATE
5	POIDS FRAIS				6	POIDS SEC			
	ANA	4,552	1,334	160,372		ANA	1,199	2,192	25,166
	PAL	22,113	50,160	1,989,120		PAL	4,241	2,700	45,194
	PRA	10,542	13,171	515,672		PRA	2,224	2,241	57,141
	SPI	2,114	1,402	140,444		SPI	1,113	1,200	1,112
TOT	43,321	119,179	1,647,131	TOT	11,279	9,236	1,031,141		
5	POIDS SEC				6	POIDS SEC			
	ANA	1,254	1,013	1,310		ANA	1,076	1,003	1,051
	PAL	1,100	1,118	4,538		PAL	1,223	1,007	1,121
	PRA	1,020	1,115	1,115		PRA	1,071	1,114	1,111
	SPI	1,130	1,110	1,130		SPI	1,100	1,081	1,081
TOT	5,534	5,361	11,127	TOT	5,574	5,310	11,127		
5	EFFECTIF				6	EFFECTIF			
	ANA	1,071	1,124	4,313		ANA	1,265	1,013	1,222
	PAL	2,197	1,497	19,174		PAL	1,324	1,029	1,479
	PRA	1,111	1,001	1,111		PRA	1,071	1,004	1,160
	SPI	1,151	1,126	1,207		SPI	1,059	1,003	1,059
TOT	6,660	5,858	26,104	TOT	5,719	5,022	6,550		

NUMERO : 1 NB STATIONS : 46 STRATE NUMERO : 4 NB STATIONS : 31

NUMERO : 2 NB STATIONS : 51 STRATE NUMERO : 5 NB STATIONS : 37

NUMERO : 3 NB STATIONS : 151 STRATE NUMERO : 6 NB STATIONS : 16

ANNEXE 5 DENSITE MOYENNE PAR STRATE BIOSEDIMENTAIRE - SUD GOLFE
N/0,25m2

1	TABLEAU 1					TABLEAU 2				
	CATEGORIE	ESPECE	MOYENNE / STRATE	VARIANCE / Y88	VARIANCE / STRATE	CATEGORIE	ESPECE	MOYENNE / STRATE	VARIANCE / Y-8	VARIANCE / STRATE
POIDS FRAIS	ANA	49,368	833,421	12501,316	ANA	0,000	0,000	0,000	0,000	
	PAL	33,027	164,339	2765,085	PAL	0,000	0,000	0,000	0,000	
	PRA	0,200	0,200	0,000	PRA	0,000	0,000	0,000	0,000	
	SPI	0,340	0,197	2,957	SPI	0,000	0,000	0,000	0,000	
	TOT	83,034	1753,057	26295,859	TOT	0,000	0,000	0,000	0,000	
POIDS SEC	ANA	1,799	1,105	16,375	ANA	0,000	0,000	0,000	0,000	
	PAL	1,710	0,449	6,729	PAL	0,000	0,000	0,000	0,000	
	PRA	0,000	0,000	0,000	PRA	0,000	0,000	0,000	0,000	
	SPI	0,042	0,001	0,012	SPI	0,000	0,000	0,000	0,000	
	TOT	3,551	2,554	42,412	TOT	0,000	0,000	0,000	0,000	
EFFECTIF	ANA	3,822	5,056	75,459	ANA	0,000	0,000	0,000	0,000	
	PAL	4,522	1,363	29,416	PAL	0,000	0,000	0,000	0,000	
	PRA	0,000	0,000	0,000	PRA	0,000	0,000	0,000	0,000	
	SPI	0,156	0,053	0,601	SPI	0,000	0,000	0,000	0,000	
	TOT	8,500	12,154	182,305	TOT	0,000	0,000	0,000	0,000	

3	TABLEAU 3					TABLEAU 4				
	CATEGORIE	ESPECE	MOYENNE / STRATE	VARIANCE / Y88	VARIANCE / STRATE	CATEGORIE	ESPECE	MOYENNE / STRATE	VARIANCE / Y88	VARIANCE / STRATE
POIDS FRAIS	ANA	56,074	371,907	17107,500	ANA	111,772	1751,295	33274,414		
	PAL	109,254	421,019	19466,867	PAL	96,666	645,662	8464,166		
	PRA	5,400	3,001	158,435	PRA	11,506	12,476	240,459		
	SPI	1,377	0,974	44,790	SPI	15,150	115,084	2144,597		
	TOT	172,104	1270,848	58459,023	TOT	237,036	2259,350	42767,668		
POIDS SEC	ANA	2,045	0,495	22,757	ANA	4,199	2,321	44,103		
	PAL	5,410	0,916	42,353	PAL	4,723	1,012	19,233		
	PRA	0,171	0,003	0,157	PRA	0,310	0,013	0,255		
	SPI	0,072	0,002	0,107	SPI	0,719	0,036	4,861		
	TOT	7,698	2,254	105,774	TOT	10,013	3,427	65,470		
EFFECTIF	ANA	4,822	2,589	119,112	ANA	8,609	12,187	231,559		
	PAL	11,699	3,546	163,231	PAL	9,211	3,755	71,345		
	PRA	0,181	0,003	0,147	PRA	0,508	0,015	0,269		
	SPI	0,420	0,031	1,424	SPI	2,175	2,261	62,967		
	TOT	17,123	9,451	634,729	TOT	20,503	17,163	326,102		

5	TABLEAU 5					TABLEAU 6				
	CATEGORIE	ESPECE	MOYENNE / STRATE	VARIANCE / Y88	VARIANCE / STRATE	CATEGORIE	ESPECE	MOYENNE / STRATE	VARIANCE / Y88	VARIANCE / STRATE
POIDS FRAIS	ANA	5,321	5,433	76,066	ANA	0,196	0,033	0,342		
	PAL	18,279	37,566	525,640	PAL	5,555	6,079	64,564		
	PRA	1,477	2,156	30,606	PRA	2,591	8,357	91,731		
	SPI	5,046	25,429	355,985	SPI	0,018	0,007	0,066		
	TOT	30,129	75,151	1051,688	TOT	8,677	11,421	159,036		
POIDS SEC	ANA	0,204	0,017	0,094	ANA	0,009	0,000	0,001		
	PAL	0,879	0,278	1,070	PAL	0,291	0,016	0,174		
	PRA	0,044	0,002	0,030	PRA	0,097	0,004	0,041		
	SPI	0,286	0,370	0,978	SPI	0,000	0,000	0,000		
	TOT	1,400	0,151	2,152	TOT	0,399	0,020	0,223		
EFFECTIF	ANA	0,521	0,054	0,753	ANA	0,091	0,004	0,041		
	PAL	1,593	0,237	3,321	PAL	0,682	0,069	0,666		
	PRA	0,036	0,001	0,018	PRA	0,097	0,004	0,041		
	SPI	1,036	0,996	13,941	SPI	0,091	0,005	0,091		
	TOT	3,186	1,110	15,537	TOT	0,955	0,066	0,723		

STRATE NUMERO : 1 NB STATIONS : 15
 NUMEROS DES STATIONS : 25 - 26 - 27 - 28 - 29 - 40 - 52 - 53 - 57 - 246 - 247 - 268 - 269 - 270 - 271 -

STRATE NUMERO : 2 NB STATIONS : 1
 NUMEROS DES STATIONS : 12 -

STRATE NUMERO : 3 NB STATIONS : 46
 NUMEROS DES STATIONS : 24 - 30 - 31 - 32 - 33 - 34 - 44 - 47 - 48 - 49 - 50 - 51 - 54 - 55 - 64 - 65 - 71 - 244 - 263 - 272 - 275 - 299 - 249 - 249 - 267 - 225 - 225 - 227 - 225 - 229 - 250 - 251 - 252 - 253 - 254 - 255 - 256 - 257 - 253 - 259 - 240 - 241 - 242 - 243 - 244 - 245 -

STRATE NUMERO : 4 NB STATIONS : 19
 NUMEROS DES STATIONS : 56 - 61 - 62 - 45 - 58 - 57 - 60 - 61 - 62 - 63 - 72 - 276 - 277 - 278 - 279 - 281 - 282 - 285 - 280 -

STRATE NUMERO : 5 NB STATIONS : 16
 NUMEROS DES STATIONS : 39 - 43 - 46 - 70 - 100 - 110 - 114 - 115 - 116 - 117 - 118 - 119 - 120 - 122 -

STRATE NUMERO : 6 NB STATIONS : 11
 NUMEROS DES STATIONS : 22 - 23 - 119 - 112 - 113 - 121 - 123 - 124 - 125 - 126 - 127 -

ANNEXE 6 DENSITE MOYENNE PAR STRATE BIOSEDIMENTAIRE - EST GOLFE N/O, 25m2

CATEGORIE	ESPECE	MOYENNE / STRATE	VARIANCE / %	VARIANCE / STRATE	CATEGORIE	ESPECE	MOYENNE / STRATE	VARIANCE / %	VARIANCE / STRATE
1 POIDS FRAIS	AWA	4.107	1.765	170.370	2 POIDS FRAIS	AWA	0.001	0.467	330.048
	PAL	72.093	50.767	1610.000		PAL	30.155	204.167	7772.099
	POA	20.000	1.100	27.757		POA	2.324	2.282	50.720
	SPI	20.007	23.341	1911.000		SPI	17.555	34.400	1300.701
	TOT	57.211	119.200	4004.527		TOT	63.000	312.000	11970.500
1 POIDS SEC	AWA	.152	.003	.140	2 POIDS SEC	AWA	.350	.012	.600
	PAL	1.311	1.105	0.350		PAL	1.000	.601	10.270
	POA	.200	.001	.000		POA	.072	.002	0.070
	SPI	1.400	.122	0.370		SPI	1.000	.070	2.000
	TOT	3.057	.334	10.200		TOT	3.000	.600	20.000
1 EFFECTIF	AWA	.307	.300	.000	2 EFFECTIF	AWA	.000	.072	2.720
	PAL	5.117	1.122	0.334		PAL	2.000	2.100	55.170
	POA	.000	.001	.000		POA	.000	.001	0.000
	SPI	12.170	30.033	2202.000		SPI	7.711	3.700	250.070
	TOT	17.487	30.922	2270.330		TOT	12.320	5.870	323.000

CATEGORIE	ESPECE	MOYENNE / STRATE	VARIANCE / %	VARIANCE / STRATE	CATEGORIE	ESPECE	MOYENNE / STRATE	VARIANCE / %	VARIANCE / STRATE
3 POIDS FRAIS	AWA	13.025	4.719	200.302	4 POIDS FRAIS	AWA	23.763	19.470	1041.067
	PAL	92.300	117.002	3300.702		PAL	111.000	300.000	2500.000
	POA	2.750	2.100	121.000		POA	1.301	1.351	40.700
	SPI	21.000	17.070	105.070		SPI	30.235	33.301	1521.715
	TOT	130.700	144.500	4201.500		TOT	170.720	411.000	1710.000
3 POIDS SEC	AWA	.307	.000	.357	4 POIDS SEC	AWA	.300	.007	2.170
	PAL	3.170	.003	10.070		PAL	0.022	1.130	0.070
	POA	.110	.002	.110		POA	.001	.002	.000
	SPI	1.211	.001	2.000		SPI	1.000	.001	0.200
	TOT	5.012	.000	20.000		TOT	0.400	1.700	0.200
3 EFFECTIF	AWA	.400	.010	1.000	4 EFFECTIF	AWA	1.000	.137	0.200
	PAL	5.250	1.000	111.000		PAL	13.717	0.000	20.717
	POA	.000	.001	.000		POA	.000	.002	.000
	SPI	13.553	23.000	1215.000		SPI	13.300	10.000	005.270
	TOT	22.700	23.920	1300.000		TOT	28.000	23.700	1000.000

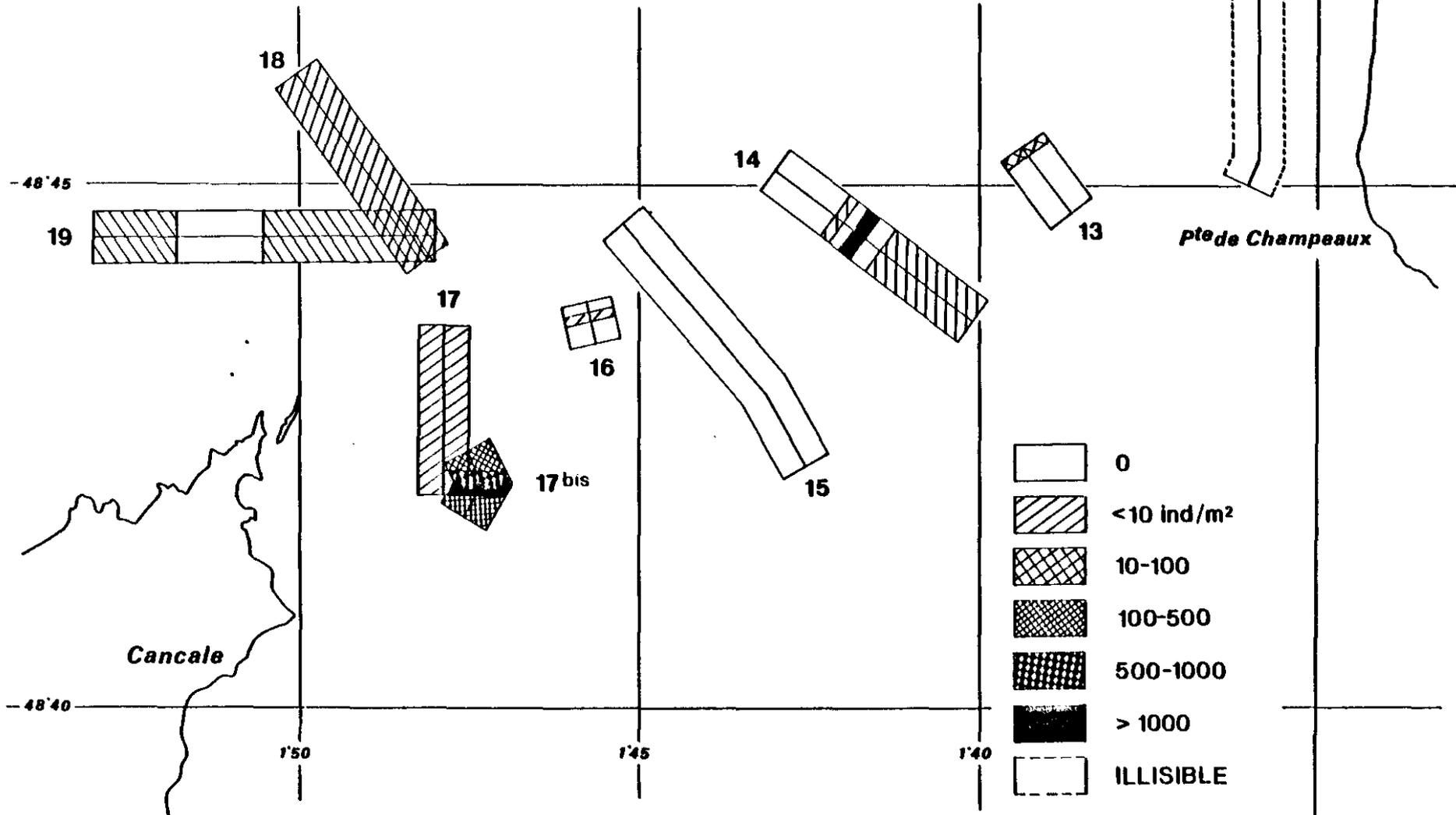
CATEGORIE	ESPECE	MOYENNE / STRATE	VARIANCE / %	VARIANCE / STRATE	CATEGORIE	ESPECE	MOYENNE / STRATE	VARIANCE / %	VARIANCE / STRATE
5 POIDS FRAIS	AWA	15.030	06.700	000.000	6 POIDS FRAIS	AWA	.000	.000	.000
	PAL	0.220	00.110	000.000		PAL	.000	.000	.000
	POA	15.230	131.000	715.000		POA	.000	.000	.000
	SPI	0.100	10.000	70.000		SPI	.000	.000	.000
	TOT	40.750	470.370	3555.530		TOT	.000	.000	.000
5 POIDS SEC	AWA	.000	.000	.000	6 POIDS SEC	AWA	.000	.000	.000
	PAL	.000	.000	.000		PAL	.000	.000	.000
	POA	.000	.000	.000		POA	.000	.000	.000
	SPI	.000	.000	.000		SPI	.000	.000	.000
	TOT	.000	.000	.000		TOT	.000	.000	.000
5 EFFECTIF	AWA	1.200	.750	5.111	6 EFFECTIF	AWA	.000	.000	.000
	PAL	1.210	.700	5.321		PAL	.000	.000	.000
	POA	.000	.000	.000		POA	.000	.000	.000
	SPI	1.000	.220	1.553		SPI	.000	.000	.000
	TOT	3.700	1.670	27.000		TOT	.000	.000	.000

STRATE NUMERO : 1 NB STATIONS : 57

NUMEROS DES STATIONS : 100 - 101 - 102 - 103 - 104 - 105 - 106 - 107 - 108 - 109 - 110 - 111 - 112 - 113 - 114 - 115 - 116 - 117 - 118 - 119 - 120 - 121 - 122 - 123 - 124 - 125 - 126 - 127 - 128 - 129 - 130 - 131 - 132 - 133 - 134 - 135 - 136 - 137 - 138 - 139 - 140 - 141 - 142 - 143 - 144 - 145 - 146 - 147 - 148 - 149 - 150 - 151 - 152 - 153 - 154 - 155 - 156 - 157 - 158 - 159 - 160 - 161 - 162 - 163 - 164 - 165 - 166 - 167 - 168 - 169 - 170 - 171 - 172 - 173 - 174 - 175 - 176 - 177 - 178 - 179 - 180 - 181 - 182 - 183 - 184 - 185 - 186 - 187 - 188 - 189 - 190 - 191 - 192 - 193 - 194 - 195 - 196 - 197 - 198 - 199 - 200 - 201 - 202 - 203 - 204 - 205 - 206 - 207 - 208 - 209 - 210 - 211 - 212 - 213 - 214 - 215 - 216 - 217 - 218 - 219 - 220 - 221 - 222 - 223 - 224 - 225 - 226 - 227 - 228 - 229 - 230 - 231 - 232 - 233 - 234 - 235 - 236 - 237 - 238 - 239 - 240 - 241 - 242 - 243 - 244 - 245 - 246 - 247 - 248 - 249 - 250 - 251 - 252 - 253 - 254 - 255 - 256 - 257 - 258 - 259 - 260 - 261 - 262 - 263 - 264 - 265 - 266 - 267 - 268 - 269 - 270 - 271 - 272 - 273 - 274 - 275 - 276 - 277 - 278 - 279 - 280 - 281 - 282 - 283 - 284 - 285 - 286 - 287 - 288 - 289 - 290 - 291 - 292 - 293 - 294 - 295 - 296 - 297 - 298 - 299 - 300 - 301 - 302 - 303 - 304 - 305 - 306 - 307 - 308 - 309 - 310 - 311 - 312 - 313 - 314 - 315 - 316 - 317 - 318 - 319 - 320 - 321 - 322 - 323 - 324 - 325 - 326 - 327 - 328 - 329 - 330 - 331 - 332 - 333 - 334 - 335 - 336 - 337 - 338 - 339 - 340 - 341 - 342 - 343 - 344 - 345 - 346 - 347 - 348 - 349 - 350 - 351 - 352 - 353 - 354 - 355 - 356 - 357 - 358 - 359 - 360 - 361 - 362 - 363 - 364 - 365 - 366 - 367 - 368 - 369 - 370 - 371 - 372 - 373 - 374 - 375 - 376 - 377 - 378 - 379 - 380 - 381 - 382 - 383 - 384 - 385 - 386 - 387 - 388 - 389 - 390 - 391 - 392 - 393 - 394 - 395 - 396 - 397 - 398 - 399 - 400 - 401 - 402 - 403 - 404 - 405 - 406 - 407 - 408 - 409 - 410 - 411 - 412 - 413 - 414 - 415 - 416 - 417 - 418 - 419 - 420 - 421 - 422 - 423 - 424 - 425 - 426 - 427 - 428 - 429 - 430 - 431 - 432 - 433 - 434 - 435 - 436 - 437 - 438 - 439 - 440 - 441 - 442 - 443 - 444 - 445 - 446 - 447 - 448 - 449 - 450 - 451 - 452 - 453 - 454 - 455 - 456 - 457 - 458 - 459 - 460 - 461 - 462 - 463 - 464 - 465 - 466 - 467 - 468 - 469 - 470 - 471 - 472 - 473 - 474 - 475 - 476 - 477 - 478 - 479 - 480 - 481 - 482 - 483 - 484 - 485 - 486 - 487 - 488 - 489 - 490 - 491 - 492 - 493 - 494 - 495 - 496 - 497 - 498 - 499 - 500 - 501 - 502 - 503 - 504 - 505 - 506 - 507 - 508 - 509 - 510 - 511 - 512 - 513 - 514 - 515 - 516 - 517 - 518 - 519 - 520 - 521 - 522 - 523 - 524 - 525 - 526 - 527 - 528 - 529 - 530 - 531 - 532 - 533 - 534 - 535 - 536 - 537 - 538 - 539 - 540 - 541 - 542 - 543 - 544 - 545 - 546 - 547 - 548 - 549 - 550 - 551 - 552 - 553 - 554 - 555 - 556 - 557 - 558 - 559 - 560 - 561 - 562 - 563 - 564 - 565 - 566 - 567 - 568 - 569 - 570 - 571 - 572 - 573 - 574 - 575 - 576 - 577 - 578 - 579 - 580 - 581 - 582 - 583 - 584 - 585 - 586 - 587 - 588 - 589 - 590 - 591 - 592 - 593 - 594 - 595 - 596 - 597 - 598 - 599 - 600 - 601 - 602 - 603 - 604 - 605 - 606 - 607 - 608 - 609 - 610 - 611 - 612 - 613 - 614 - 615 - 616 - 617 - 618 - 619 - 620 - 621 - 622 - 623 - 624 - 625 - 626 - 627 - 628 - 629 - 630 - 631 - 632 - 633 - 634 - 635 - 636 - 637 - 638 - 639 - 640 - 641 - 642 - 643 - 644 - 645 - 646 - 647 - 648 - 649 - 650 - 651 - 652 - 653 - 654 - 655 - 656 - 657 - 658 - 659 - 660 - 661 - 662 - 663 - 664 - 665 - 666 - 667 - 668 - 669 - 670 - 671 - 672 - 673 - 674 - 675 - 676 - 677 - 678 - 679 - 680 - 681 - 682 - 683 - 684 - 685 - 686 - 687 - 688 - 689 - 690 - 691 - 692 - 693 - 694 - 695 - 696 - 697 - 698 - 699 - 700 - 701 - 702 - 703 - 704 - 705 - 706 - 707 - 708 - 709 - 710 - 711 - 712 - 713 - 714 - 715 - 716 - 717 - 718 - 719 - 720 - 721 - 722 - 723 - 724 - 725 - 726 - 727 - 728 - 729 - 730 - 731 - 732 - 733 - 734 - 735 - 736 - 737 - 738 - 739 - 740 - 741 - 742 - 743 - 744 - 745 - 746 - 747 - 748 - 749 - 750 - 751 - 752 - 753 - 754 - 755 - 756 - 757 - 758 - 759 - 760 - 761 - 762 - 763 - 764 - 765 - 766 - 767 - 768 - 769 - 770 - 771 - 772 - 773 - 774 - 775 - 776 - 777 - 778 - 779 - 780 - 781 - 782 - 783 - 784 - 785 - 786 - 787 - 788 - 789 - 790 - 791 - 792 - 793 - 794 - 795 - 796 - 797 - 798 - 799 - 800 - 801 - 802 - 803 - 804 - 805 - 806 - 807 - 808 - 809 - 810 - 811 - 812 - 813 - 814 - 815 - 816 - 817 - 818 - 819 - 820 - 821 - 822 - 823 - 824 - 825 - 826 - 827 - 828 - 829 - 830 - 831 - 832 - 833 - 834 - 835 - 836 - 837 - 838 - 839 - 840 - 841 - 842 - 843 - 844 - 845 - 846 - 847 - 848 - 849 - 850 - 851 - 852 - 853 - 854 - 855 - 856 - 857 - 858 - 859 - 860 - 861 - 862 - 863 - 864 - 865 - 866 - 867 - 868 - 869 - 870 - 871 - 872 - 873 - 874 - 875 - 876 - 877 - 878 - 879 - 880 - 881 - 882 - 883 - 884 - 885 - 886 - 887 - 888 - 889 - 890 - 891 - 892 - 893 - 894 - 895 - 896 - 897 - 898 - 899 - 900 - 901 - 902 - 903 - 904 - 905 - 906 - 907 - 908 - 909 - 910 - 911 - 912 - 913 - 914 - 915 - 916 - 917 - 918 - 919 - 920 - 921 - 922 - 923 - 924 - 925 - 926 - 927 - 928 - 929 - 930 - 931 - 932 - 933 - 934 - 935 - 936 - 937 - 938 - 939 - 940 - 941 - 942 - 943 - 944 - 945 - 946 - 947 - 948 - 949 - 950 - 951 - 952 - 953 - 954 - 955 - 956 - 957 - 958 - 959 - 960 - 961 - 962 - 963 - 964 - 965 - 966 - 967 - 968 - 969 - 970 - 971 - 972 - 973 - 974 - 975 - 976 - 977 - 978 - 979 - 980 - 981 - 982 - 983 - 984 - 985 - 986 - 987 - 988 - 989 - 990 - 991 - 992 - 993 - 994 - 995 - 996 - 997 - 998 - 999 - 1000

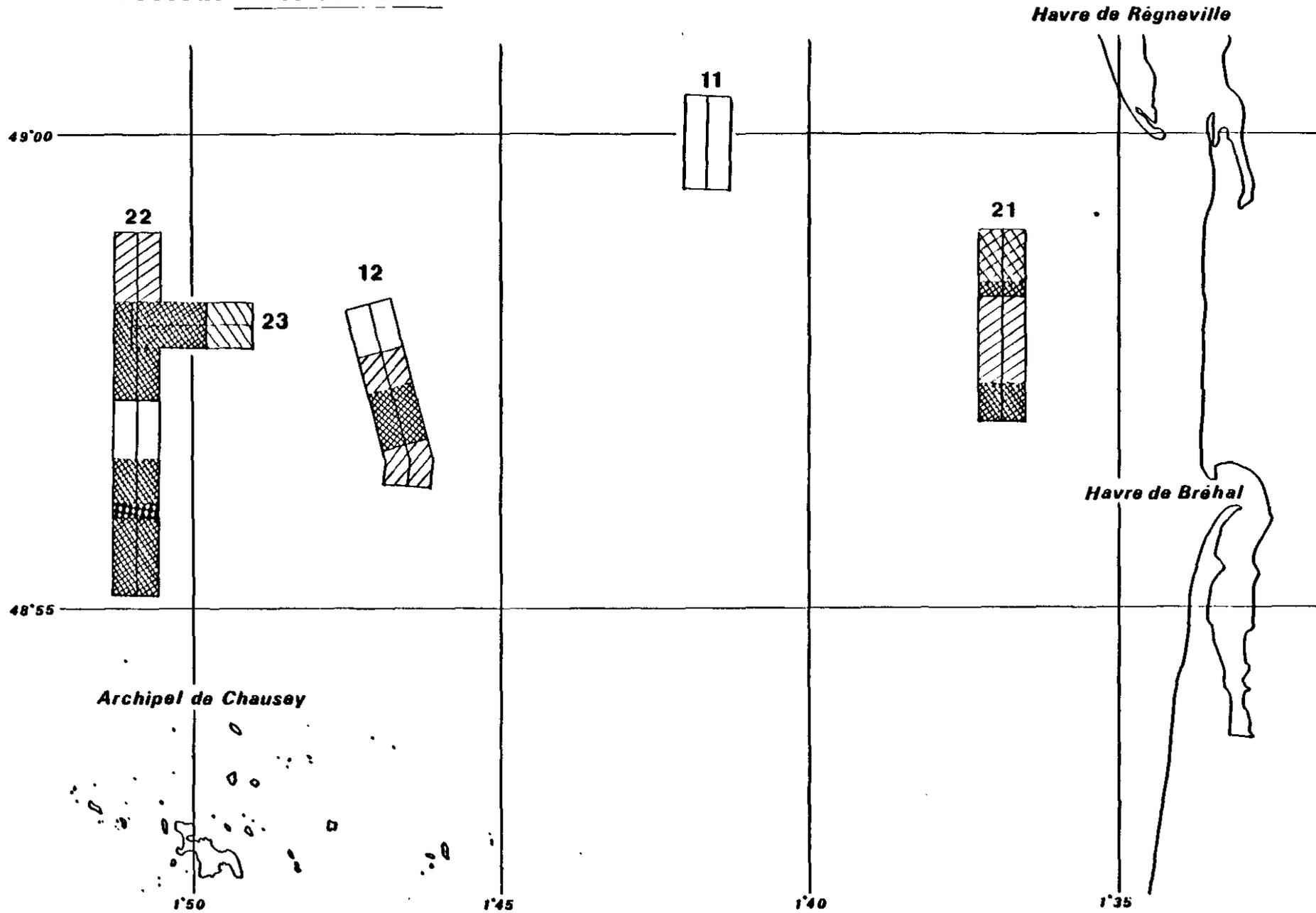
ANNEXE 7 : BAIE du MONT SAINT-MICHEL

ESTIMATION DES DENSITES DE CREPIDULES D'APRES
OBSERVATION DIRECTE PAR TELEVISION ET PHOTOS SOUS-MARINES



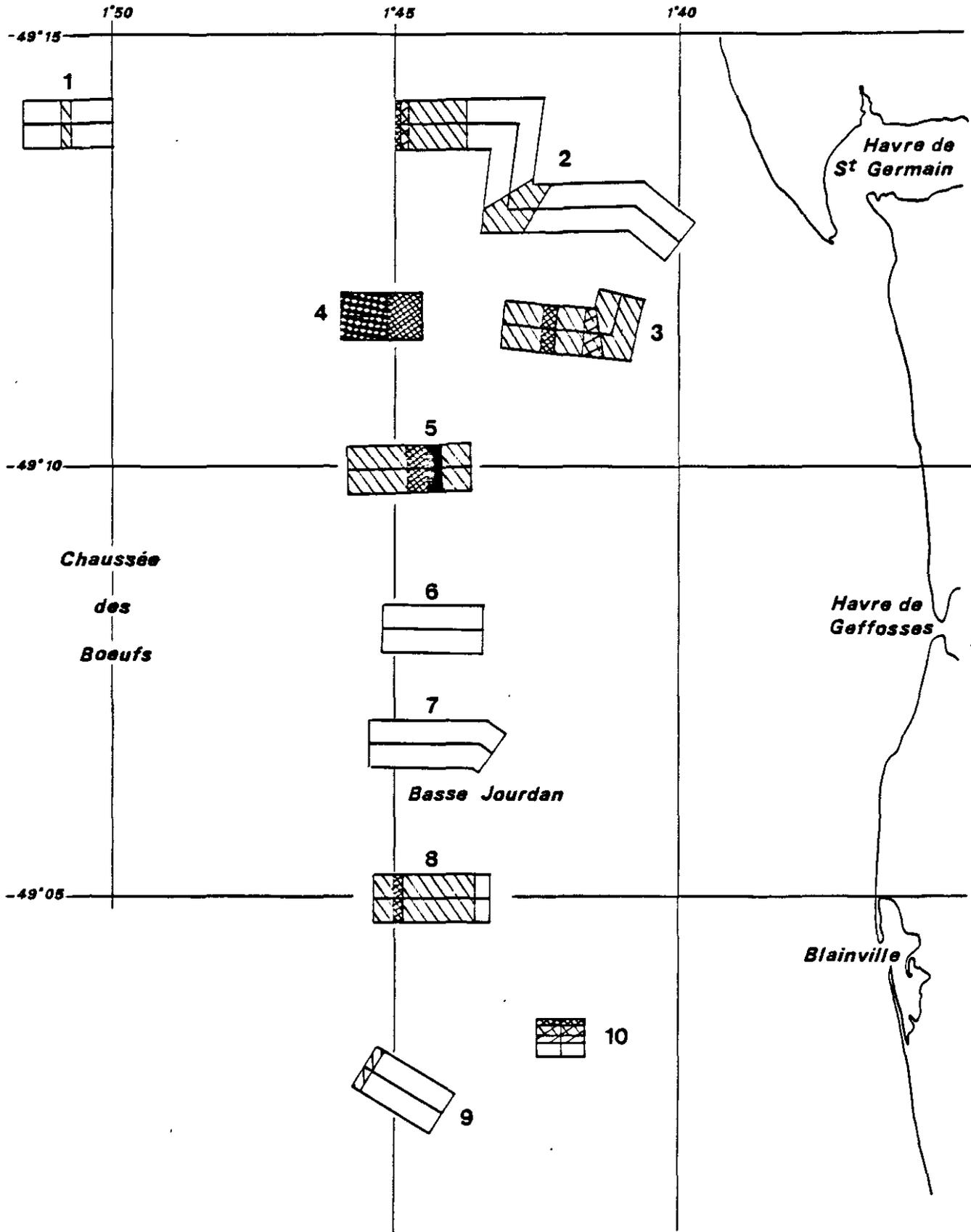
Secteur : CHAUSEY

ANNEXE 8



Secteur : COTENTIN

ANNEXE 9



ANNEXE 10 : PARAMETRES DES FONCTIONS PHYSIOLOGIQUES

Valeur des constantes physiologiques utilisées dans le modèle.

$e_6 = .35$ pour les bactéries et $.80$ pour le détritique et le phytoplancton.

Les unités sont en Kcal/m²/jour excepté pour e qui est un coefficient sans dimension.

Paramètres :		Ingestion	Respiration	Excrétion	Mortalité	Egestion	Sources
Compartiments		τ	ρ	η	μ	ϵ	
BACTERIES BENTHIQUES	X5	6,26	0,6	0,173	0,05	-	PACE et al.
DEPOSIVORES	X6	0,55	0,04	0,02	0,01	0,35(.8)	PACE et al. sauf (.8)
FILTREURS	X7	0,08	0,006	0,0008	0,0	0,30	Présente Etude
POISSONS DIVERSAUX	X8	0,10	0,01	0,0028	0,003	0,20	PACE et al.
AUTRES CARNIVORES BENTHIQUES	X9	0,20	0,02	0,004	0,01	0,20	PACE et al.

ANNEXE 11 : PARAMETRES DES FONCTIONS DE CONTROLE

Parametres des fonctions controlant le taux d'ingestion pour les differents flux (F_{ij}) : i = proie (ou ressource) j = prédateur .

1. Limitation par la ressource et préférences trophiques

g_{ij} = seuil en dessous duquel le taux d'ingestion est nul.

a_{ij} = seuil au dessus duquel le taux d'ingestion est maximal.

π_{ij} = facteur de préférence trophique.

Flux	a _{i,j}	g _{i,j}	π _{i,j}	Sources
F 4,5	2	0,05	-	PACE et al.
F 4,6	1	0,05	0,2	Présente étude
F 5,6	3	0,05	0,3	PACE et al. sauf π
F 4,7	20	0,05	0,5	Présente étude
F 5,7	20	0,05	0,5	Présente étude
F 5,8	40	0,5	0,6	PACE et al. sauf π
F 6,9	50	0,1	0,4	PACE et al. sauf π
F 7,8	400	40	0,4	Présente étude
F 7,9	600	60	0,6	Présente étude

2. Limitation par la place

a_{i,j} = seuil au-dessus duquel le taux d'ingestion est maximal

g_{i,j} = seuil en-dessous duquel le taux d'ingestion compense la dépense due à la maintenance.

Compartiment	g _{i,j}	a _{i,j}	Sources
X5	2	10	PACE et al.
X6	7	70	Présente étude
X7	100	1000	Présente étude
X8	1,5	15	PACE et al.
X9	1,5	15	PACE et al.

ANNEXE 12 :

Constantes physiologiques recueillies dans la littérature concernant les filtreurs. Les valeurs présentées sont des extrapolations réalisées à partir des relations allométriques "métabolisme - poids" lorsqu'elles existent.

α - INGESTION Les valeurs sélectionnées sont celles qui sont susceptibles de donner la meilleure idée de l'ingestion maximale. Elles représentent des maxima expérimentaux ou saisonniers. Le paramètre est exprimé en poids de nourriture ingérée par jour et par unité de biomasse.

Espèce	Poids individuel (Poids sec décalcifié)	Taux d'ingestion	Sources
<i>Mytilus edulis</i>	0,1 g	0,12	WINTER (1978)
	1 g	0,07	"
	0,475 g	0,12	TENORE et DUNSTAN (1973)
	0,1 g	0,24	THOMPSON et BAYNE (1975)
	1 g	0,06	"
	0,59 g	0,07	FORSTER-SMITH (1975)
	0,65 g	0,02	HAWKINS et al. (1985) (maximum saisonnier)
	1 g	0,056	WIDDOWS et al. (1979) (maximum saisonnier)
	1,2 1,6 g	0,01	WIDDOWS et BAYNE (1971) (maximum observé)
<i>Mytilus chilensis</i>	0,1 g	0,10	NAVARRO et WINTER (1973)
	1 g	0,04	"
<i>Aulacoma ater</i>	0,54 g	0,07	STUART (1982)
<i>Nodiolus nodiolus</i>	0,1 g	0,07	WINTER (1978)
	1 g	0,04	"
<i>Crassostrea virginica</i>	0,586 g	0,10	TENORE et DUNSTAN (1973)
<i>Artica islandica</i>	0,1 g	0,07	WINTER (1978)
	1 g	0,04	"
<i>Nerconaria nerconaria</i>	0,85 g	0,08	TENORE et DUNSTAN (1973)
<i>Spisula subtruncata</i>	0,012 g	0,09	NOHLENBERG et KIORBOE (1981)

ANNEXE 12 :

b-ASSIMILATION : (énergie assimilée / énergie ingérée) x 100

- Les fourchettes présentées correspondent aux valeurs minimales et maximales de "l'article-source".

<u>Espèce</u>	<u>Assimilation</u>	<u>Sources</u>
<i>Mytilus edulis</i>	71,9%	WINTER (1969)
"	78,2% - 81,8%	WINTER (1978)
"	71,1% - 75,5%	TENORE et DUNSTAN (1973)
"	53% - 77%	KJORBOE et al. (1981)
"	(proche de 100% en présence de particules fines)	"
"	68% - 86%	WIDDOWS et BAYNE (1971)
"	30% - 70%	HAWKINS et al. (1985)
"	20% - 90%	THOMPSON et BAYNE (1974)
"	78%	VAHL (1973)
<i>Mytilus chilensis</i>	50% - 75%	NAVARRO et WINTER (1984)
<i>Nodiolus nodiolus</i>	82,5% - 94,2%	WINTER (1969)
"	87,5% - 95,9%	WINTER (1978)
<i>Arctica islandica</i>	66,3% - 91,5%	WINTER (1978)
<i>Crassostrea virginica</i>	77,4% - 87,9%	TENORE et DUNSTAN (1973)
<i>Mercenaria mercenaria</i>	71,2% - 77,3%	TENORE et DUNSTAN (1973)
"	30% - 82,2%	BRICELJ et MALOUF (1984)
<i>Spisula subtruncata</i>	33% - 80%	MOHLENBERG et KJORBOE (1981)
<i>Venus striatula</i>	90%	ALLEN (1962)
<i>Cerastoderma edule</i>	83,2%	WINTER (1969)
<i>Nya truncata</i>	72,9%	WINTER (1969)
<i>Nya arenaria</i>	82%	WINTER (1969)
"	80%	ALLEN (1962)

ANNEXE 12 :

c-RESPIRATION : facteur de conversion : 1ml O₂ = 4,86 cal

<u>Espèce</u>	<u>Poids individuel</u>		<u>Taux de respiration</u>	<u>Sources</u>	
	<u>et température ambiante</u>				
<i>Nytilus edulis</i>	0,1 g	à 15°C	0,009	BAYNE et al. (1976)	
	1 g	"	0,004	(expression établie pour l'été seulement)	
	1,2	1,6 g	15°C	0,01 0,006	WIDDOWS et BAYNE (1971)
			10°C	0,007 0,003	"
	1,4 g	20°C	0,01	WIDDOWS (1973)	
	"	10°C	0,004	"	
	0,63 g	14°C	0,007	HANKINS et al. (1985)	
		8°C	0,004	"	
	0,1 g	10°C	0,013	VAHL (1973) in	
	1 g	"	0,007	WINTER (1978)	
<i>Nytilus californiensis</i>	0,1 g	10°C	0,019	VAHL (1973) in	
	1 g	"	0,013	WINTER (1978)	
<i>Nytilus californiensis</i>	0,1 g	15°C	0,013	KRUGER (1960) in	
	1 g	"	0,006	WINTER (1978)	
<i>Nytilus chilensis</i>	0,1 g	12°C	0,013	NAVARRO et WINTER	
	1 g	"	0,007	" (1982)	
<i>Crassostrea virginica</i>	0,1 g	10°C	0,007	DANE (1972)	
	1 g	"	0,004	"	
	0,1 g	20°C	0,007	"	
	1 g	"	0,01	"	
<i>Cerastoderma edule</i>	0,1 g	10°C	0,007	VAHL (1973)	
	1 g	"	0,01	"	
<i>Glycymeris glycymeris</i>	0,1 g	10°C	0,006	BRAND et NORRIS (1984)	
	1 g	"	0,002	"	
<i>Venus verrucosa</i>	?	10°C	0,0009	ANGOURGUX (1982)	
	?	20°C	0,004	"	

ANNEXE 12 :

d-EXCRETION : Excrétion azotée

Espèce	Poids Individuel	Paramètre	Sources
<i>Nytilus edulis</i>	0,1 g	0,0002	BAYNE et al. (1977)
	1 g	0,002	"
	0,45 g	0,0001 0,0001	HAWKINS et al. (1985)
<i>Nytilus chilensis</i>	0,1 g	0,0009	NAVARRO et WINTER (1982)
	1 g	0,0006	"
<i>Nytilus californianus</i>	0,1 g	0,0009	BAYNE et al. (1976)
	1 g	0,0006	