

"Cette communication ne peut être citée sans autorisation préalable de l'auteur".

Conseil International pour
l'Exploration de la Mer

1976 CM /42

Réunion spéciale sur les évaluations
de population des stocks de crustacés
et de coquillages.

LA CROISSANCE DE LA COQUILLE SAINT-JACQUES (*Pecten maximus* L.)
DANS LES DIVERS GISEMENTS FRANCAIS.(1)

par

L. ANTOINE⁺, P. ARZEL⁺, A. LAUREC⁺ et E. MORIZE⁺

ABSTRACT.

The growth of the scallop (*Pecten maximus* L.) has been studied in several stocks along the french coast. The growth in height has been first described by the Von Bertalanffy growth curve, and the parameters (especially K and L_{∞}) compared between the different stocks. An attempt has been made to study local (inside a stock) spatial heterogeneities, as well as variations from year to year. Finally a modification of the Von Bertalanffy growth curve is suggested, which takes into account seasonal variations in the growth rate.

INTRODUCTION.

Les études conduites par l'équipe Pêche du Centre Océanologique de Bretagne sur la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* L.) ont conduit à s'intéresser à sa croissance. Un premier article a été consacré à la croissance comparée des gisements de la rade de Brest et de Saint-Brieuc (BUESTEL et LAUREC, 1976). Le but du présent document est d'étendre cette étude aux gisements normands, ainsi qu'au banc dit d'Armen, situé au large de l'île de Sein. Seule sera étudiée la croissance linéaire, la dimension concernée étant la hauteur sur la valve gauche de l'umbo aux différents anneaux et ramenée au millimètre inférieur. Des croissances moyennes ont été
.../...

+ Centre Océanologique de Bretagne - B.P. 337 - 29273 BREST Cédex
France

(1) Contribution n° 496 du Département Scientifique du Centre
Océanologique de Bretagne.

déterminées pour chaque gisement, une étude de variabilité spatio-temporelle à l'intérieur de l'un d'entre eux a été esquissée.

1. MATERIEL.

L'étude a été menée à partir d'échantillons provenant des gisements suivants (fig. 1) :

- Baie de Seine subdivisée en trois zones : frange côtière, paléovallée de la Seine ("creux"), large. (D,E,F)
- Nord-Ouest de Dieppe. (G)
- Baie de Saint-Brieuc. (C)
- Rade de Brest. (B)
- Banc d'Armen. (A)

En rade de Brest comme en baie de Saint-Brieuc, nous disposons de plusieurs centaines d'échantillons dont la collecte s'est étalée sur trois ans, et prélevés pour l'essentiel à bord des navires coquilliers au cours de pêches expérimentales ou commerciales. En baie de Seine plusieurs centaines d'individus ont été examinés sur une seule année. Les gisements du Nord-Ouest de Dieppe et d'Armen n'ont pu être étudiés que sur respectivement 209 et 52 individus, provenant de deux pêches commerciales pour Dieppe et une pêche commerciale pour Armen.

A Saint-Brieuc se pose un problème particulier en ce sens que le taux d'exploitation est si intense que pour obtenir de vieux individus on a dû utiliser des échantillons provenant des zones difficilement, voir totalement, inexploitable du gisement. Les jeunes individus proviennent en majorité de la partie la plus exploitée. Procéder ainsi équivaut à nier ou négliger a priori une hétérogénéité spatiale dans la croissance. De même on sera conduit à supposer que les taux de croissance sont stables d'une année sur l'autre. Quoique l'on fasse il est toujours très délicat d'estimer la croissance des animaux provenant d'un stock durement exploité. D'une part comme le signale J. CADDY (communication personnelle), les individus à taille plus faible que la moyenne ont une chance accrue d'accéder à un âge avancé, d'autre part on ignore l'impact exact que peut avoir la

pêche sur la croissance des individus. On peut craindre à ce propos que nombre de coquilles blessées par la drague mais non capturées, voient leur croissance, au moins pour un certain temps, ralentie sinon bloquée.

2. METHODES.

2.1. Détermination de l'âge.

L'âge a été déterminé selon la technique classique de lecture des anneaux (GIBSON, 1956 ; MASON, 1957 ; BUESTEL et LAUREC, 1976 - ibid), anneaux que l'on sait correspondre à un ralentissement hivernal de la croissance. L'expérience venant, on a été amené à éliminer les lectures les plus difficiles. Ceci peut introduire un biais, car l'on peut craindre une élimination systématique d'animaux à croissance différente de la moyenne. On a noté par ailleurs que la lecture des anneaux est plus ou moins facile selon les gisements, abstraction faite de la plus ou moins grande expérience dont nous disposions selon les cas.

L'anneau a été supposé apparaître chaque année à la même date. La hauteur de cet anneau a été retenu comme la hauteur de l'animal à cette date. Ce sont essentiellement ces mesures qui ont permis l'étude de la croissance. Les hauteurs totales n'ont été utilisées que pour tenter de suivre la croissance entre deux anneaux.

2.2. Description mathématique de la croissance.

2.2.1. Croissance d'anneau en anneau :

A/ Choix d'une fonction mathématique.

La croissance linéaire a été décrite par la formule classique de Von Bertalanffy qui est apparue adéquate dans l'exemple de la coquille Saint-Jacques pour décrire la croissance d'anneau en anneau (BUESTEL et LAUREC, 1976 - ibid). Si l'on note L_i la taille à l'anneau i , nous aurons, le temps étant exprimé en années :

$$L_i = L_{\infty} (1 - \exp(-K(i - t_0))) \quad (1)$$

.../...

B/ Ajustement.

La méthode utilisée est celle décrite par ABRAMSON et TOMLINSON (1961). Nous avons utilisé le programme écrit et publié par ABRAMSON (1971). Ce programme est adapté au cas où les intervalles de temps entre les mesures de longueurs soient constants, ce qui est bien le cas pour l'étude de la croissance **par les anneaux**. La méthode d'ajustement opère selon le principe des moindres carrés. Cet ajustement peut être pratiqué sans hypothèse probabiliste. Ces hypothèses deviennent nécessaires si l'on veut tenter une inférence statistique quant à la valeur des paramètres K , L_{∞} et t_0 . Pour poser clairement ces hypothèses, il faut prendre conscience de ce que l'on estime une croissance moyenne sur une population. Pour chaque anneau donné on suppose que la longueur correspondante suit une loi aléatoire normale dont l'espérance correspond à la taille à l'anneau selon la croissance moyenne. On suppose de plus que la taille aux anneaux des diverses mesures individuelles constitue autant de réalisations indépendantes de cette même loi normale. Ces hypothèses ne sont manifestement pas remplies. Discuter de tous les écarts aux conditions théoriques nous entraînerait trop loin, mais l'on peut dire que les intervalles et ellipses de confiance fournis par le programme d'ABRAMSON doivent être considérés comme des indications.

C/ Variabilité.

Nous avons dit que l'on étudiait en fait pour chaque zone (et il serait plus correct d'ajouter pour un intervalle de temps considéré) une croissance moyenne. Nous avons esquissé à l'intérieur de chaque zone une étude de variabilité. La variabilité peut avoir une double origine selon que l'écart à la croissance moyenne trouve son origine sur le plan génétique, ou est au contraire induit par des conditions de l'environnement différentes des conditions moyennes. On pourrait être tenté de descendre au niveau des croissances individuelles en déterminant les paramètres K , L_{∞} et t_0 au niveau de chaque coquille, ce qui semble possible lorsque trois (ou plus) anneaux sont lisibles. En fait l'ajustement de la courbe de

.../...

Von Bertalanffy n'est jamais parfait : il existe donc des résidus. On n'aura alors qu'une estimation des paramètres. Pour pouvoir pratiquer une inférence sur ces estimations il faudrait recourir à un modèle probabiliste intégrant l'existence de résidus aléatoires par delà un modèle "moyen" de type Von Bertalanffy. Des hypothèses devraient être utilisées qu'il est impossible de vérifier dans l'état actuel des connaissances.

On ignore par exemple les répercussions d'une taille trop faible pour un anneau sur les anneaux suivants, c'est-à-dire le degré de dépendance statistique entre deux résidus. On peut ainsi s'apercevoir en tentant de calculer les paramètres individuels (selon la méthode d'ABRAMSON et TOMLINSON) qu'une corrélation négative très nette apparaît entre les estimations des K et L_{∞} des diverses coquilles. Mais on peut montrer aisément que ce résultat est, au moins pour une part, un artefact. Le plus sage est donc de renoncer pour l'instant à l'étude des hétérogénéités de croissance individuelles.

Nous avons en revanche étudié l'hétérogénéité des tailles aux anneaux selon l'année de naissance, et à l'intérieur d'une même zone selon le lieu exact de provenance. Nous n'avons pas spécialement tenté d'expliquer dans le détail les hétérogénéités constatées.

2.2.2. Croissance entre deux anneaux. Modulation saisonnière de la croissance :

Si la croissance d'anneau en anneau peut être décrite de façon satisfaisante par une fonction de Von Bertalanffy il n'en va pas de même si l'on veut interpoler entre deux anneaux. Les modifications saisonnières sont un phénomène bien connu. BUESTEL et LAUREC (1976, *ibid*) ont proposé une façon de décrire mathématiquement cette modulation saisonnière de la croissance. Leur exposé succinct doit être développé.

Le point de départ est l'utilisation d'une notion équivalente à celle de temps physiologique suggérée par RICKER (1958). On considère qu'il existe un temps interne ou physiologique noté u , et par rapport auquel la croissance est strictement celle décrite par

.../...

la fonction de Von Bertalanffy $L(u) = L_{\infty} (1 - \exp(-K(u - u_0)))$ (2). En revanche si l'on note v le temps (astrologique) usuel, le temps interne ne s'écoule pas à vitesse constante par rapport à u temps "externe". En été il y a accélération, et en hiver ralentissement. Sur une année les deux phénomènes se compensent, de sorte que d'année en année la croissance suit bien une courbe de Von Bertalanffy, même vis-à-vis du temps astrologique v . Pour décrire les phases d'accélération et de ralentissement d'écoulement du temps interne on peut faire appel à la dérivée $\frac{du}{dv}$. Lorsque $\frac{du}{dv} = 1$ les deux temps s'écoulent à la même vitesse. L'écoulement du temps interne s'accélère lorsque $\frac{du}{dv} > 1$. La formule la plus simple que l'on puisse proposer pour traduire l'accélération estivale des phénomènes est

$$\frac{du}{dv} = 1 - \lambda \cos((v - v_A) \times 2\pi) \quad (3)$$

v_A correspond à la date du ralentissement maximal. λ peut varier de 0 (pas de modulation saisonnière) à 1 (modulation maximale). L'équation (3) définit u à une constante additive près, constante additive sans importance puisque c'est $u = u_0$ qui intervient dans l'équation (2). La convention la plus simple conduit à faire naître la coquille à l'origine du temps interne : $u_0 = 0$.

Nous indiquerons donc simplement les valeurs utilisées. Une petite subtilité apparaît toutefois quant à la détermination de la constante additive à laquelle nous avons fait allusion.

De (3) on déduit :

$$u = v - (\lambda/2\pi) \sin(2\pi(v - v_A)) + C \quad (4)$$

C étant la constante additive évoquée. L'étude de la croissance d'anneau en anneau ayant donné une taille L_1 au premier anneau on aura

$$L_1 = L_{\infty} (1 - \exp(-Ku)) \text{ puisque } u_0 = 0$$

soit puisque $v = v_A$ au premier anneau

$$L_1 = L_{\infty} (1 - \exp(-K(v_A + C))) \quad (5)$$

Cette équation comporte une seule inconnue que l'on peut donc déterminer.

.../...

3. RESULTATS.

3.1. Croissance gisement par gisement.

Les paramètres des courbes de croissance montrent qu'il existe des différences importantes d'un gisement à l'autre. Ceci n'est pas sans impact sur les problèmes de gestion rationnelle des stocks. On voit ainsi qu'une taille minimale appliquée uniformément à l'ensemble des gisements pourrait conduire à une réglementation fort loin d'être optimale. A l'extrême une taille limite optimale sur un gisement à forte croissance (par exemple la baie de Seine) conduirait pratiquement à fermer l'exploitation d'autres stocks où la croissance est médiocre (Armen).

Il paraît relativement délicat de discuter de la valeur de t_0 . On notera cependant que pour les gisements où les périodes de fixation sont connues, les t_0 obtenus apparaissent comme d'un ordre de grandeur raisonnable, qui accorde un âge voisin de six mois à la formation du premier anneau. (Pour une étude très fine il faudrait d'abord convertir le t_0 obtenu qui correspond à un temps interne en temps absolu). Il ne paraît pas raisonnable de pousser plus loin l'interprétation.

Les variations des paramètres K et L_∞ , où l'on a également reporté les intervalles et ellipses de confiance à 5 %, font l'objet de la figure 3, on notera l'allongement des ellipses de confiance, qui traduit la forte corrélation négative entre les erreurs sur les estimations de K et L_∞ . D'autre part, l'importance relative de l'imprécision sur K et L_∞ dépend essentiellement du nombre de coquilles très âgées de l'échantillon : lorsque l'on manque d'individus très âgés L_∞ est relativement mal connu. Ainsi dans le cas des gisements d'Armen ou de Dieppe L_∞ est "bien" connu par rapport à K , car si l'on disposait de peu d'individus, ceux-ci comportaient une proportion relativement élevée de coquilles âgées.

On notera la très forte valeur relative de K pour les coquilles de Brest, traduisant un métabolisme élevé que l'on peut rapprocher (BUESTEL et LAUREC, 1976 - *ibid*) du fait qu'elles sont sexuellement matures toute l'année. K et L_∞ semblent liés. Ce lien

.../...

s'il existe, est renforcé sur la figure 3 par la corrélation entre les erreurs d'estimation. Ceci dit, si l'on s'en tient aux gisements où la croissance a été la mieux étudiée (Brest, Saint-Brieuc et baie de Seine) la relation apparaissant entre K et L_{∞} va au-delà de l'artefact, la diminution de K allant de pair lorsque l'on va vers la Manche orientale avec une augmentation de L_{∞} .

Les gisements profonds (large de la baie de Seine, Dieppe et Armen) montrent un effet différent relié à la profondeur, sans qu'il y ait nécessairement rapport de cause à effet, et qui correspond à une diminution de K , ne s'accompagnant pas cette fois d'une augmentation de L_{∞} . Ce résultat est à rapprocher de ceux obtenus par HAYNES et HITZ (1971). Le problème essentiel pour une interprétation physiologique serait de séparer l'impact de la pression de celui des autres facteurs, notamment trophiques. Selon l'interprétation stricte métabolique de Von Bertalanffy une diminution de K sans impact sur L_{∞} traduirait une diminution dans les mêmes proportions de l'anabolisme et du catabolisme. En revanche une augmentation de K liée à une diminution de L_{∞} laisse supposer que le catabolisme aurait augmenté plus vite que l'anabolisme. On sait toutefois avec quelle prudence on doit accueillir ces interprétations.

3.2. Hétérogénéité à l'intérieur des gisements.

Certains gisements peuvent au vu, de plusieurs facteurs (rendements, structures des populations, croissance apparente) être subdivisés en sous-ensembles (baie de Saint-Brieuc, baie de Seine). C'est essentiellement la baie de Seine qui a conduit à des études d'hétérogénéité spatiale. Six sous-ensembles ont été dégagés : 1, 2 (correspondant à une subdivision du secteur précédemment appelé large), 4 (correspondant au creux), 5 et 6 (correspondant à la côte), et 3 non étudié précédemment.

L'étude d'hétérogénéité spatiale a été couplée avec une étude d'hétérogénéité temporelle, en comparant les coquilles de deux classes d'âge successives (nées respectivement en 1973 et 1974).

La grandeur retenue pour ces études fut la taille au deuxième anneau.

Dans le tableau II sont indiqués pour chaque sous-ensemble et chaque classe d'âge la taille moyenne au deuxième anneau, l'écart type et l'effectif de l'échantillon. Des tests peuvent être pratiqués, avec la réserve que suscite l'utilisation de débarquements commerciaux et notamment la possibilité qu'existent à l'intérieur des sous-ensembles des hétérogénéités spatiales, et que l'effort soit distribué de façon différente selon l'année. On court alors le risque d'une confusion des variations spatiales et temporelles.

Au niveau des variations spatiales, les sous-ensembles 4, 5 et 6 n'apparaissent pas comme significativement différents (analyse de variance). En revanche si l'on peut regrouper les groupes 1 et 2, le groupe 3 est significativement différent, à 5 %, constituant une manière d'intermédiaire avec les groupes 4, 5 et 6, ce que confirme sa position géographique. Par delà les problèmes de test on peut quantifier les différences qui pour être significatives pourraient être néanmoins négligeables. Il n'en va pas ainsi puisque l'écart approche 14 mm entre les groupes 2 et 6.

Les hétérogénéités temporelles n'ont fait l'objet que d'une étude réduite puisque deux cohortes annuelles successives ont simplement été étudiées. L'écart des tailles moyennes au deuxième anneau est significatif à 5 % à l'intérieur des groupes 5 et 6, frôlant la significativité au même seuil pour le groupe 4.

L'écart apparaît également comme significatif pour les sous-ensembles 1 et 2, si on les regroupe, ce que l'étude des variations spatiales autorise. Plus importants peut-être que les problèmes de significativité, les ordres de grandeurs de variations temporelles apparaissent comme intéressants. Globalement elles apparaissent comme moins fortes que les variations spatiales. Elles sont même négligeables dans les secteurs les plus profonds (1 et 2), elles sont plus fortes dans les secteurs côtiers (4, 5 et 6). On peut raisonnablement supposer que des variations plus marquées puissent affecter ces secteurs.

3.3. Modulation saisonnière.

On pourrait procéder à un ajustement par les moindres carrés pour fixer la valeur de t_A et λ (équations (3) et (4)). La minimisation ne serait pas simple mathématiquement. On a simplement conjecturé la valeur de λ , prise égale à 1 car en hiver la croissance marque un arrêt presque complet. t_A a été choisi égal à zéro, le coeur du ralentissement hivernal se situant au voisinage du début janvier.

La courbe résultante pour la baie de Saint-Brieuc, seul gisement où nous ayons des données mois par mois, fait l'objet de la figure 4. S'il apparaît au vu des données collectées dans cette étude que la modulation saisonnière constitue une amélioration certaine, il ne semble pas possible de préciser l'allure de cette modulation. On ne peut dire notamment si la simple sinusoïde utilisée dans les équations (3) et (4) est adéquate. En fait les études de croissance fine entreprises par l'un d'entre nous (L. ANTOINE) suggèrent une modulation plus complexe, introduisant chez les coquilles mues sexuellement un ralentissement de la croissance à l'époque de la ponte.

4. CONCLUSIONS.

Cette étude confirme s'il était besoin l'adéquation d'un modèle de Von Bertalanffy pour décrire la croissance linéaire annuelle de la coquille Saint-Jacques. Il serait à cet égard utile que des études similaires soient entreprises sur l'ensemble des gisements de *Pecten maximus* pour que soit généralisée la figure 3.

Des études d'hétérogénéité spatiale peuvent apparaître utiles localement, notamment lorsqu'existe une réglementation portant sur une taille minimale. Les hétérogénéités temporelles devraient être étudiées sur plusieurs années. Ceci posé les hétérogénéités

distinguer les gisements en sous-ensembles de taille relativement réduite, où notamment la gamme des profondeurs concernées est limitée, ne paraissent pas suffisantes pour rendre sans objet l'étude des croissances moyennes.

L'étude de la modulation saisonnière devra conduire à préciser la relation (3), éventuellement à utiliser des fonctions plus sophistiquées qu'une simple sinusoïde.

Des études fines de croissance doivent être entreprises, utilisant non seulement les anneaux annuels, mais éventuellement les circuli.

Des études systématiques d'allométrie permettront enfin de dépasser le simple cadre des croissances linéaires.

REFERENCES.

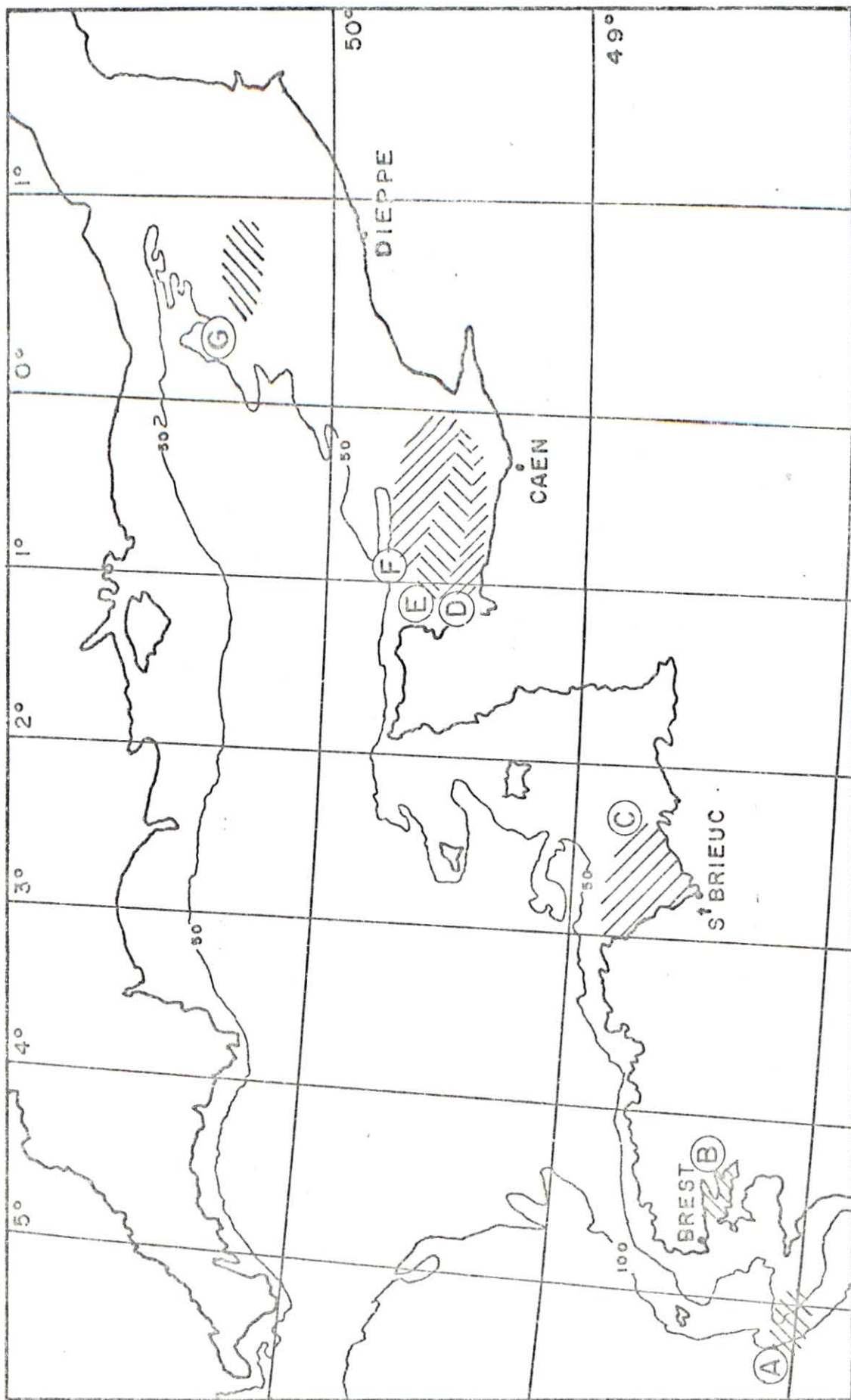
- ABRAMSON, N.J., 1971. Computer programmes for fish stock assessment. (compiled by) *FAO Fisheries Technical Paper*, n° 101. Rome. 144 pp.
- BUESTEL, D. et A. LAUREC, 1976 (sous presse). La croissance de la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* L.) en rade de Brest et en baie de Saint-Erieuc.
- GIBSON, F.A., 1966. Note on an scallop (*Pecten maximus*) population in Holyhead Harbour. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 46 : 33-47.
- HAYNES, E.B. and C.R. HITZ, 1971. Age and growth of the giant sea scallop *Patinopecten caurinus*, from the Strait of Georgia and Outer Washington Coast. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, Vol. 28, n° 9 : 1335-1341.
- MASON, J., 1957. The age and growth of the scallop, *Pecten maximus* L., in Manx waters. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 36 : 473-492.
- RICKER, W.E., 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. Bull. 119. *Fish. Res. Bd. Can.*, 382 pp.
- TOMLINSON, P.K. and N.J. ABRAMSON, 1961. Fitting a Von Bertalanffy growth curve by least squares. *Calif. Dep. Fish. Game, Fish. Bull.*, 116, 69 p.

GISEMENT		PARAMETRES DE LA CROISSANCE			TAILLE DE L'ECHANTILLON								
		L ∞ Erreur standard	K Erreur standard	t ₀ Erreur standard	l ₁	l ₂	l ₃	l ₄	l ₅	l ₆	l ₇	l ₈	l ₉
ARMEN	(A)	107,14 3,54	0,520 0,080	0,896 0,170	47	47	44	40	29	22	13	0	0
BREST	(B)	106,75 0,91	0,663 0,020	0,627 0,020	300	616	586	360	246	123	57	28	7
ST-BRIEUC	(C)	124,59 0,77	0,561 0,008	0,594 0,006	754	1183	566	250	66	12	-	-	-
BAIE DE SEINE	(D)	139,78 2,15	0,556 0,025	0,500 0,034	42	348	207	76	26	3	-	-	-
	(E)	135,43 2,95	0,581 0,032	0,405 0,032	59	444	115	16	3	1	-	-	-
	(F)	138,92 2,02	0,475 0,019	0,494 0,029	67	617	388	170	40	11	4	1	-
DIEPPE	(G)	123,51 1,95	0,531 0,032	0,874 0,059	5	184	198	158	117	57	28	10	6

TABLEAU I : AJUSTEMENT D'UNE COURBE DE VON BERTALANFFY SUR LES DIVERS GISEMENTS ETUDIES.
L'ORIGINE DES TEMPS EST SITUEE AU 1er JANVIER PRECEDANT LA NAISSANCE
DE LA COQUILLE.

SOUS-ENSEMBLE		1	2	3	4	5	6
CLASSE 1974	lm	70,1	69,9	76,9	82,1	81,5	83,8
	Ecart-type	5,30	7,15	6,48	6,82	7,56	8,89
	Effectif	142	40	143	298	112	61
CLASSE 1973	lm	71,1	71,0	79,1	79,2	77,2	78,6
	Ecart-type	6,63	4,28	4,85	6,14	6,49	8,20
	Effectif	151	47	39	38	102	37

TABLEAU II : HAUTEUR MOYENNE AU 2^{ème} ANNEAU, ECART-TYPE ET EFFECTIF
POUR DEUX CLASSES D'AGE SUCCESSIVES.



LOCALISATION DES GISEMENTS ETUDIÉS

Fig. I

BAIE DE SEINE (détail)

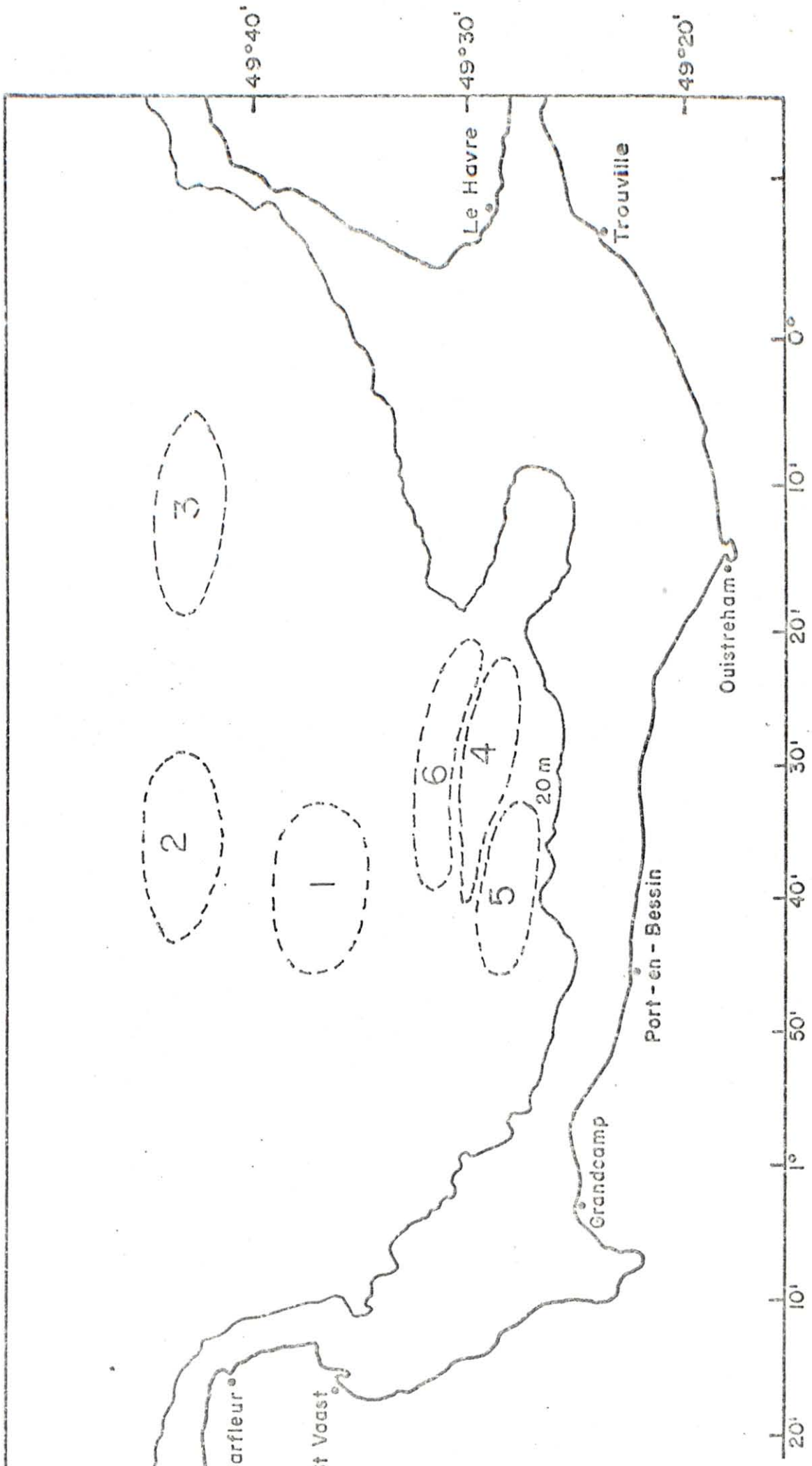


Fig. 2

Continuation des paramètres K et L_{∞} dans les divers glissements

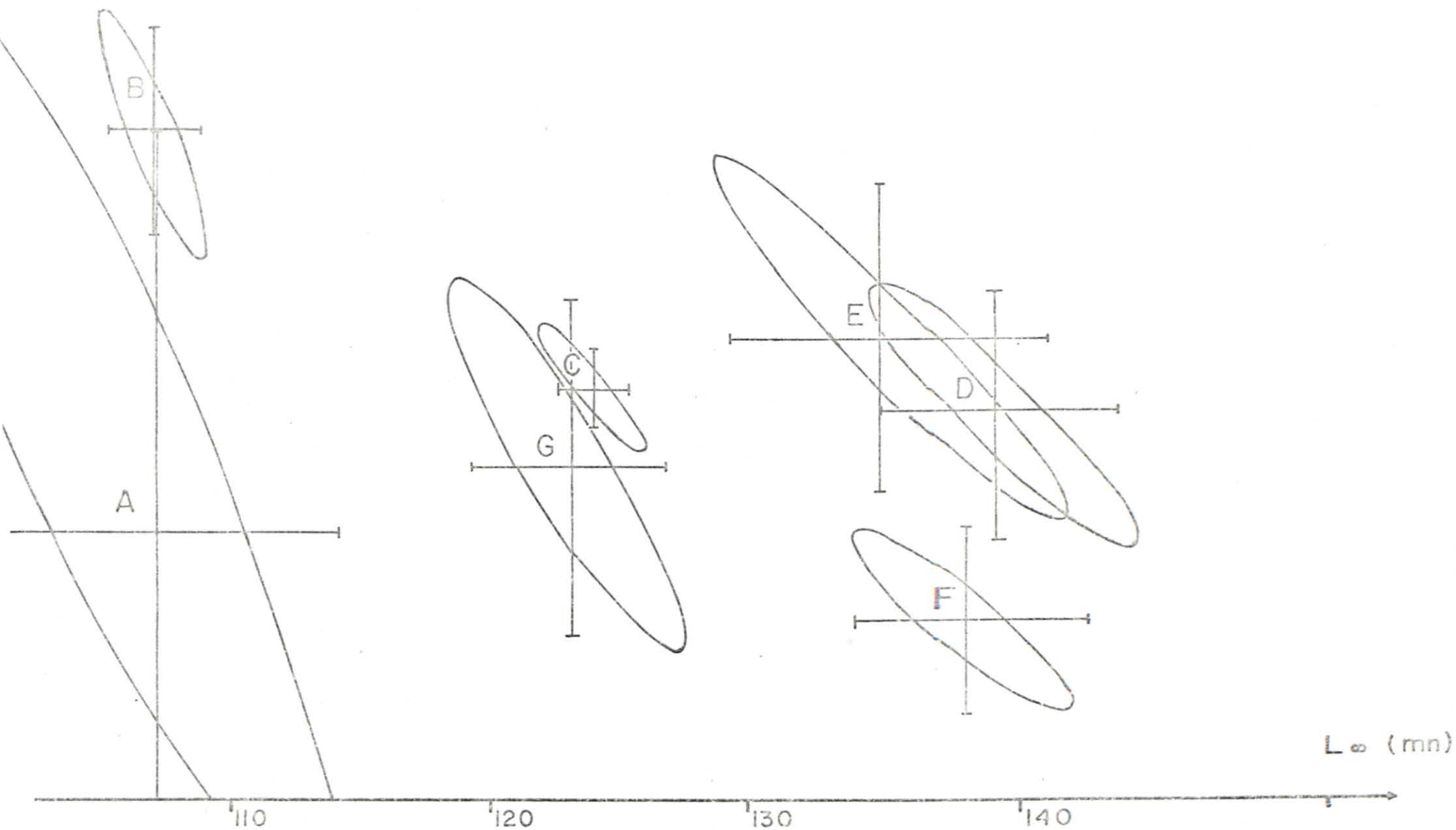
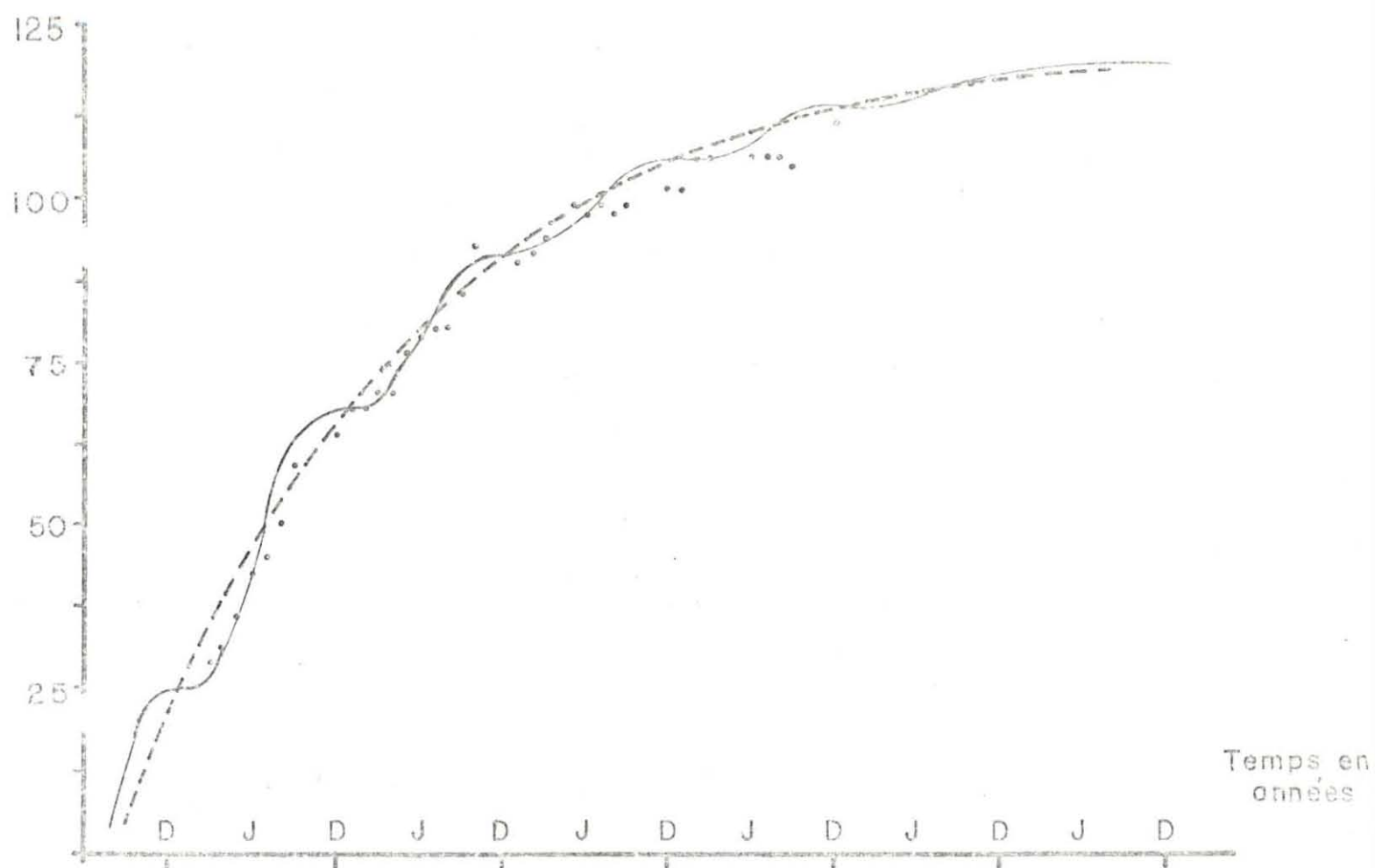


Fig 3

CROISSANCE LINEAIRE EN BAIE DE S^t BRIEUC

Taille en mm



----- Croissance moyenne. Ajustement Von Bertalanffy

————— Croissance modulée

..... Points expérimentaux

D début Décembre

J début Juin