

Distribution de *Pecten maximus* (L.) et de ses principaux compétiteurs et prédateurs potentiels en rade de Brest

*Distribution of Pecten maximus (L.) and its main potential competitors
and predators in the Bay of Brest*

JACQUES GRALL⁽¹⁾, LAURENT CHAUGAUD⁽¹⁾, GÉRARD THOUZEAU⁽¹⁾, SPYROS FIFAS⁽²⁾, MICHEL GLÉMAREC⁽¹⁾,
YVES-MARIE PAULET⁽¹⁾

⁽¹⁾ Université de Bretagne occidentale, URA 1513 CNRS, Écologie benthique, UFR sciences et techniques, BP 809, 29285 Brest Cedex, France.

⁽²⁾ IFREMER Centre de Brest, BP 70, 29280 Plouzané, France.

RÉSUMÉ

L'étude des interactions biotiques entre *Pecten maximus*, ses compétiteurs et ses prédateurs en rade de Brest a pour objet de définir la capacité d'accueil des zones de semis des juvéniles produits en éclosion. La distribution de la coquille et des autres espèces mégabenthiques a été étudiée par dragages. Les zones à plus fortes densités de classes d'âge 3 et 4⁺ de *Pecten* ne se superposent pas aux zones à plus fortes densités de compétiteurs, ce qui signifierait l'existence de relations densité-dépendantes entre les suspensivores épigés. La zone à densités maximales de coquilles Saint-Jacques ne coïncide pas non plus avec une zone à fortes densités de prédateurs, ce qui laisserait augurer d'une meilleure survie des coquilles dans ce secteur. La réduction probable, depuis 40 ans, de la surface colonisée par *P. maximus* résulterait d'un changement de la nature biosédimentaire des fonds (envasement) et/ou de la prolifération d'espèces compétitrices ou prédatrices, suite à la dégradation des peuplements benthiques. ▲

Mots clés : *Pecten maximus*, distribution, compétiteurs, prédateurs.

ABSTRACT

The distributions of *Pecten maximus* and its potential benthic competitors and predators in the Bay of Brest were studied from dredge samples to define best areas for seeding of scallop juveniles produced in hatcheries. Negative associations would occur between scallops and their main competitors (segregated distributions), reflecting negative density-dependent relationships between major epifaunal suspension feeders. Highest scallop densities at Roscanvel were not associated with high predator densities, in contrast to the "Chenal de l'Aulne" and Caro; this result could signify higher scallop survival in the former zone. Results would indicate a decrease of the area colonized by scallops in the Bay, when comparing to data from 1954/1955. This would be explained by increased sediment silting in several parts of the Bay and/or the proliferation of scallop competitors (large-sized epifaunal suspension feeders) or predators due to benthic community degradation. ▲

Key words: *Pecten maximus*, distribution, competitors, predators.

Abridged version (see p. 935-6)

Note présentée par Lucien Laubier.

Note remise le 22 janvier 1996, acceptée le 16 septembre 1996.

Correspondance : G. Thouzeau.

L'étude des interactions biotiques, au stade adulte, entre la coquille Saint-Jacques *Pecten maximus* (L.) et ses principaux compétiteurs (pour l'espace et la nourriture) et prédateurs s'insère dans le cadre de l'opération pilote Coquilles Saint-Jacques du programme Rade de Brest mis en œuvre par la Communauté urbaine de Brest. Elle fait partie intégrante d'un programme de recherches à 4 ans (1994-1997) sur le déterminisme du recrutement de la coquille, entrepris en partenariat entre l'université de Bretagne occidentale, le CNRS et l'IFREMER. L'objectif de ce programme est de définir les actions et les moyens à mettre en œuvre pour restaurer la qualité de l'eau et assurer la pérennité des ressources marines exploitées, dont la coquille Saint-Jacques, malgré la forte pression anthropique. La coquille Saint-Jacques constitue l'une des ressources traditionnelles de la rade de Brest, malgré le déclin de sa pêcherie dont la production est passée de 1 500-2 600 tonnes dans les années cinquante à 100-300 tonnes à partir de 1963. Les 114 tonnes débarquées pendant la campagne 1993/1994 correspondraient à une mortalité par pêche (F) de 0,402 par an, soit un prélèvement de 17 % du stock sous l'hypothèse d'une mortalité naturelle (M) égale à 0,20 [1]. La biomasse totale du stock est estimée à 597 tonnes en octobre 1994 (5,06 millions d'individus), avec un recrutement annuel (0,975 à 1,19 million d'individus suivant le mode de calcul) ne compensant pas la mortalité totale (M + F) estimée à 1,29 million d'individus entre octobre 1993 et octobre 1994 [1]. Les fluctuations annuelles du recrutement apparaissent donc comme un facteur déterministe pour une gestion rationnelle du stock. La décroissance des captures de coquilles Saint-Jacques observée en rade de Brest depuis une trentaine d'années reste, à l'heure actuelle, inexplicite. Parmi les hypothèses proposées pour expliquer ce phénomène : (1) les unes font appel à un mécanisme naturel d'oscillation du volume de la population, fréquemment observé chez les bivalves et particulièrement chez les Pectinidés ; (2) d'autres désignent l'hydroclimat comme principal responsable de l'effondrement du stock en 1963 [2] ; et (3) les dernières se réfèrent à des causes d'origine anthropique, soit par surexploitation du gisement (mode de gestion inadapté), soit par dégradation du biotope. Agissant individuellement ou en synergie, les facteurs de causalité suggérés n'ont jusqu'à présent fait l'objet d'aucune analyse permettant de les hiérarchiser ; aucun d'entre eux ne peut être rejeté *a priori*. La problématique du recrutement et de son déterminisme est devenue le point de focalisation de la plupart des études d'écologie des populations et de gestion des ressources vivantes exploitées. Depuis les travaux pionniers de Hjort [3, 4] plusieurs théories de la régulation du recrutement se sont affrontées ; à l'heure actuelle, les modèles déterministes [5-7] accordent un rôle prépondérant soit aux facteurs physiques, soit aux facteurs trophiques notamment à travers la nutrition larvaire. Le programme de recherches développé en rade de Brest a pour objectif de quantifier l'importance respective des différents facteurs de l'environnement dans le déterminisme du recrutement de la coquille Saint-Jacques.

L'objectif de cette étude est l'élaboration, à l'échelle de la rade, d'une cartographie des bancs naturels de coquilles Saint-Jacques ainsi que de ses principaux prédateurs et compétiteurs potentiels. Cette cartographie permet d'appréhender les interactions biotiques existant entre les différentes espèces de la mégafaune benthique dans la rade ;

elle conduit nécessairement à (re)définir l'adéquation des zones de semis des juvéniles de *Pecten maximus* produits en éclosérie, en termes de capacités d'accueil du milieu.

Matériel et méthodes

Une campagne d'estimation du stock, de la structure de taille et de la structure démographique de la population de coquilles Saint-Jacques en rade de Brest a été réalisée à partir du NO Sainte-Anne en octobre 1994, avant le début de la saison de pêche commerciale. Le caractère inédit de ce travail a résidé dans un plan d'échantillonnage systématique comprenant 68 stations réparties sur l'ensemble de la rade (Fig. 1). Le mégabenthos (individus de taille ≥ 10 mm) [8] présentant généralement une distribution surdispersée, l'estimation de la répartition spatiale des Pectinidés, des crustacés brachyours et anomours, des ascidies, des ophiuridés, etc., a été réalisée par dragage. La drague expérimentale utilisée, dérivée de la drague commerciale à volets type « Erquy » mais de taille plus réduite (ouverture 1,40 m), était munie d'une poche à anneaux métalliques de 50 mm de diamètre pour son tablier et d'un filet Nylon à mailles carrées de 50 mm de côté pour sa partie supérieure. L'efficacité de la drague étant une fonction croissante de la taille des animaux [1], elle a été estimée en plongée sous-marine par récolte, dans la surface des traits de drague, des individus ayant échappé à la capture. Les suivis de traits ont été réalisés en 7 stations représentatives des principales strates biosédimentaires (d'après [9]), dans la mesure où la nature sédimentaire des fonds influe sur l'efficacité des dragues commerciales « Erquy » (30 % pour les fonds durs et 67 % pour les fonds mous [10]).

Les densités de coquilles Saint-Jacques représentées sur la Figure 2 sont exprimées en nombre d'individus récoltés par trait de drague de 200 m, après application d'un coefficient correcteur moyen d'efficacité de la drague de 20 %, établi sur l'ensemble des plongées. Le faible nombre de plongées n'a en effet pas permis de calculer un coefficient correcteur par strate biosédimentaire.

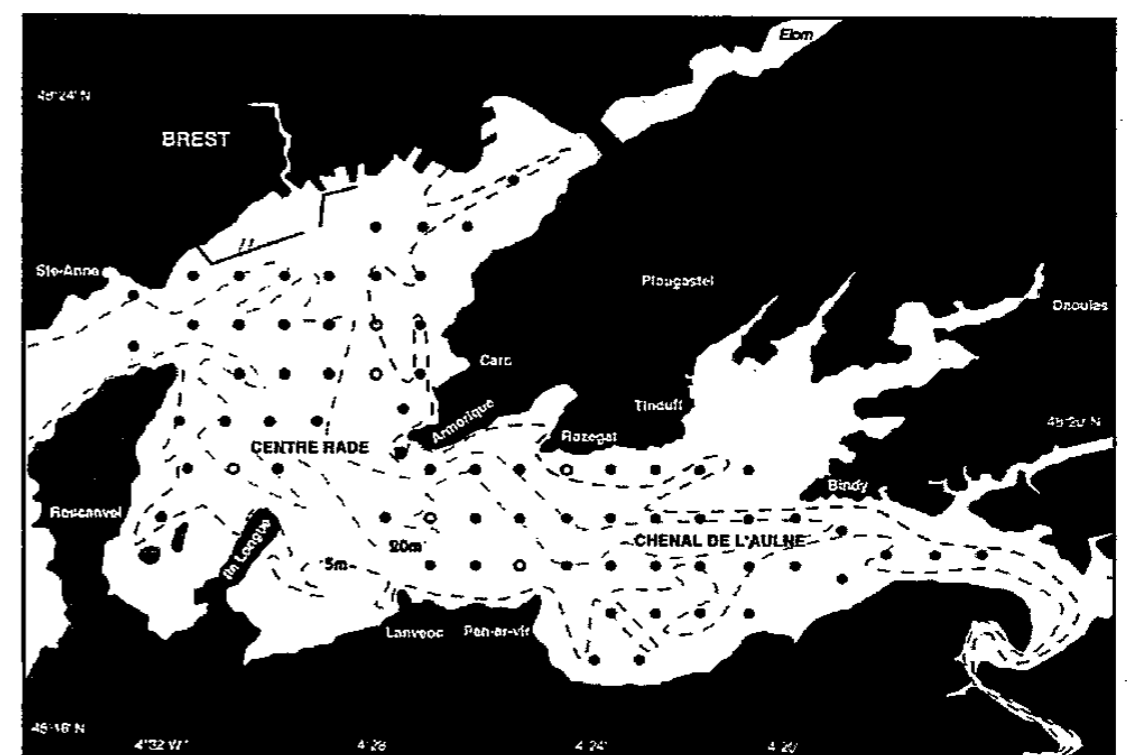


Figure 1. Plan d'échantillonnage adopté en octobre 1994 en rade de Brest. (o) Localisation des traits de drague destinés à évaluer l'efficacité des captures par les plongeurs sous-marins.

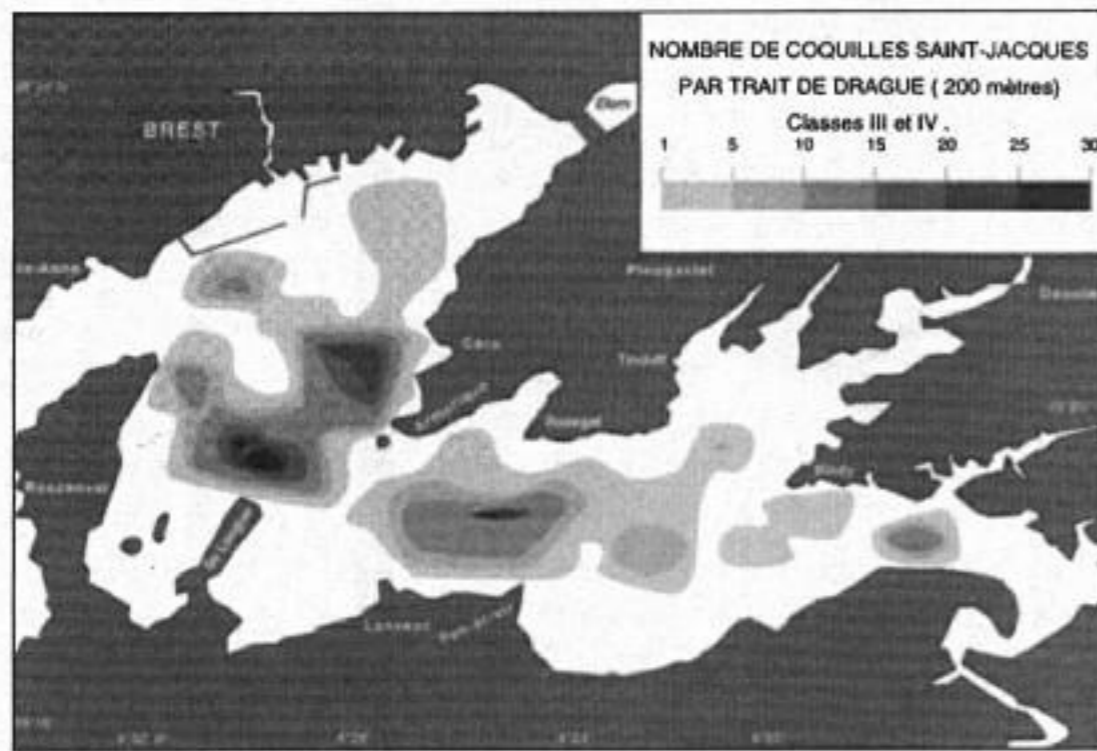


Figure 2. Cartographie des densités de coquilles Saint-Jacques, *Pecten maximus* (L.), d'âges 3 et 4+ en octobre 1994. Les isoglines correspondent à des densités de coquilles par trait de drague de 200 m (280 m² échantillonnés par trait).

En parallèle à l'échantillonnage des coquilles Saint-Jacques, des données semi-quantitatives ont été recueillies sur la grande mégafaune (individus de taille ≥ 50 mm) associée dans les prélèvements. Un indice d'abondance a été défini (de 0 à 5), afin d'estimer la densité relative des principaux compétiteurs et prédateurs de *Pecten maximus*.

Résultats

La biomasse totale de coquilles Saint-Jacques présente sur le fond avant la saison de pêche 1994-1995 est estimée à 597 tonnes (5,06 millions d'individus [1]). L'effectif exploitable, c'est-à-dire les individus ayant atteint la taille commerciale (102 mm de longueur), constitue 53 % de l'abondance totale. La Figure 2 illustre l'abondance des classes d'âge 3 et 4+ (individus âgés de 4 ans et plus) dans la rade, calculée par interpolation linéaire (*nearest neighbor interpolation*; logiciel SPYGLASS Transform 3.0). Trois zones principales de distribution de ces classes sont identifiées

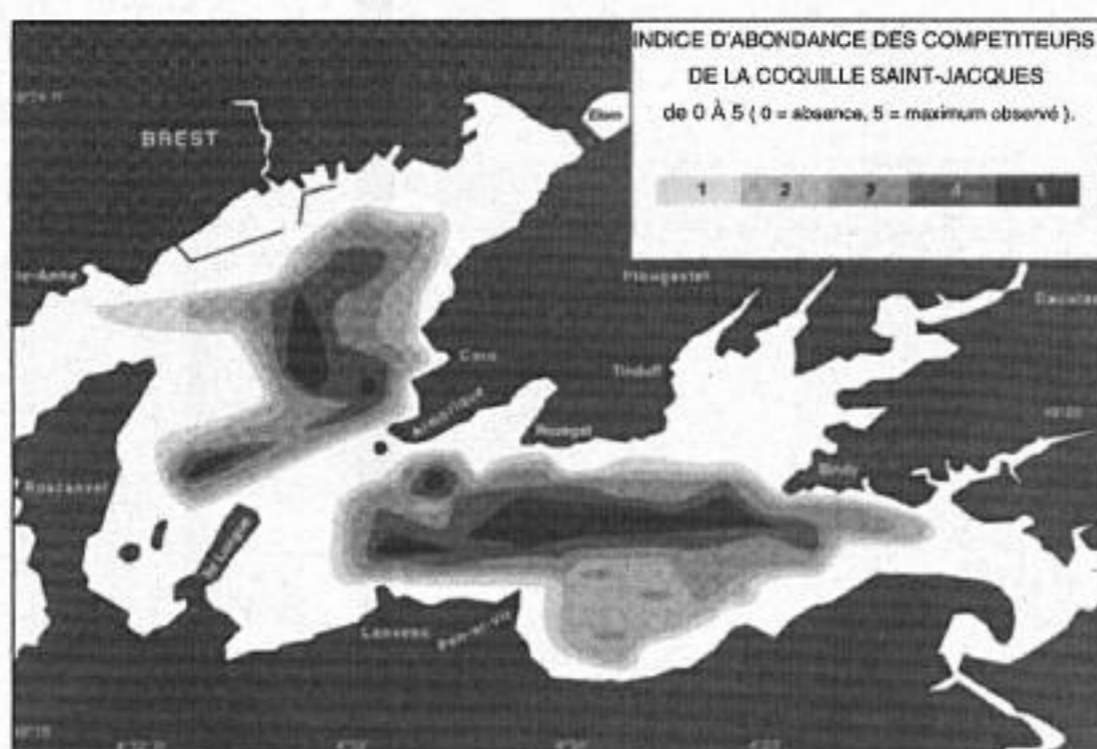


Figure 3. Répartition (indice d'abondance de 0 à 5) des compétiteurs potentiels pour l'espace et la nourriture de *Pecten maximus* échantillonnés en octobre 1994 dans les traits de drague de 200 m (bassin nord: 5 = 20 000 ophiures; bassin sud: 5 = 100 000 crépidules).

(Fig. 2), le Centre Rade (à l'est de Roscanvel) présentant les plus fortes densités de coquilles Saint-Jacques d'âges 3 et 4+ (22,2 individus par trait de 200 m en moyenne, soit une densité de 0,08 individu/m²). Les secteurs de Penn-ar-Vir/Lanvéoc et du Caro présentent quant à eux des densités comparables (16,4 et 16,5 individus par trait de 200 m respectivement, soit une densité de 0,06 individu/m²). Dans le Chenal de l'Aulne, la coquille n'est présente qu'en 2 secteurs (sud de Rozegat et sud du Bindy).

Les principaux compétiteurs potentiels de *Pecten maximus*, pour l'espace et la nourriture, comprennent 2 autres espèces de Pectinidés (*Aequipecten opercularis* L. et *Chlamys varia* L.), une ascidie (*Phallusia mamillata* Cuvier), un gastéropode (*Crepidula fornicata* L.) et 2 ophiures (*Ophiotrix fragilis* et *Ophiocoma nigra* Abildgaard). C'est dans le Chenal de l'Aulne et le Centre Rade que ces espèces présentent les plus fortes densités (Fig. 3). Les zones à plus fortes densités de coquilles Saint-Jacques ne se superposent pas aux zones à plus fortes densités de compétiteurs (en particulier dans le Chenal de l'Aulne), ce qui pourrait signifier l'existence de relations densité-dépendantes négatives entre les suspensivores épigés de grande taille. Ce résultat illustrerait l'impact de la compétition interspécifique sur le gisement coquillier de la rade.

L'aire de répartition de la crépidule (Fig. 4) a augmenté depuis une dizaine d'années, si l'on se réfère aux travaux d'Hily [9]. En particulier, elle occupe désormais l'ensemble du Chenal de l'Aulne et, dans une moindre mesure, l'anse de Roscanvel. Sa prolifération sur les fonds grossiers se traduit par une modification de la nature biosédimentaire des fonds, la production et l'accumulation de biodépôts entraînant un envasement des sites comparable à ce qui est observé en baie de Saint-Brieuc [11, 12]. D'autre part, la colonisation des substrats meubles par la crépidule permet à la faune épigée sessile de trouver de nouveaux supports pour se fixer. La faune associée aux bancs de crépidules est donc soit affine des sédiments envasés, soit caractéristique des substrats durs [13].

Les prédateurs potentiels de *Pecten maximus* échantillonnés à la drague peuvent être scindés en 3 groupes: le premier groupe, constitué par 2 étoiles de mer de grande taille (*Marthasterias glacialis* L. et *Asterias rubens* L.),

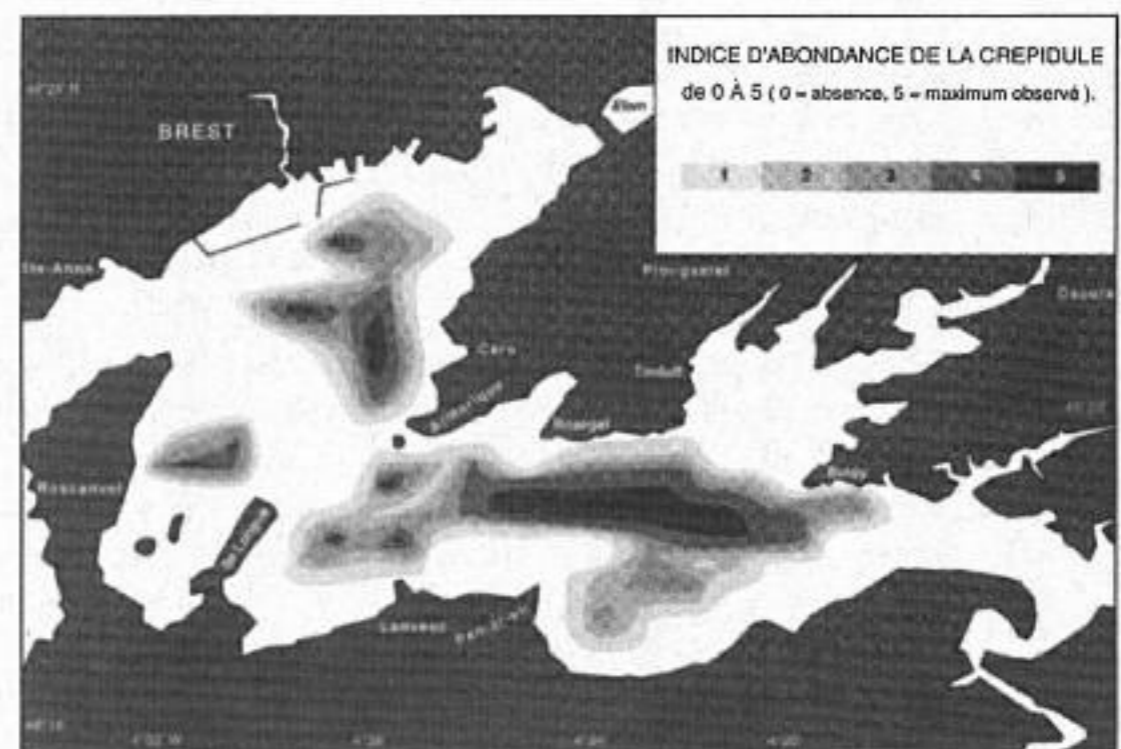


Figure 4. Répartition (indice d'abondance de 0 à 5) des crépidules (*Crepidula fornicata* L.) échantillonnées en octobre 1994 dans les traits de drague de 200 m (5 = 100 000 individus).

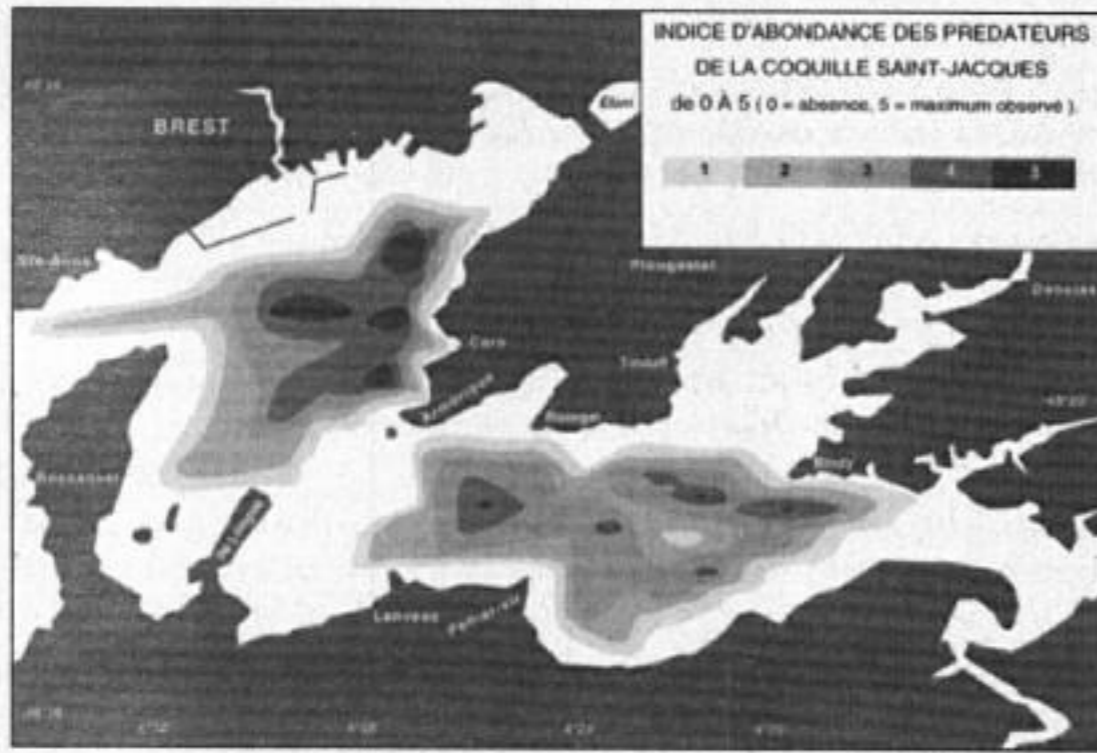


Figure 5. Répartition (indice d'abondance de 0 à 5) des prédateurs mégabenthiques échantillonnés en octobre 1994 dans les traits de drague de 200 m (bassin nord: 5 = 40 prédateurs de grande taille; bassin sud: 5 = 400 à 500 prédateurs de petite taille).

occupe préférentiellement le bassin nord alors que le deuxième groupe, constitué principalement par des crustacés de petite taille (*Liocarcinus* spp., *Eupagurus bernhardus* L., *Eurynome* sp, *Inachus* spp. et *Macropodia* spp.), colonise les bancs de maërl du bassin sud (Fig. 5). La taille de ces crustacés limite les possibilités de prédation sur la coquille Saint-Jacques aux postlarves et aux juvéniles. Deux autres crabes, *Carcinus maenas* L. et *Cancer pagurus* L., observés en abondance sur les collecteurs artificiels immergés en rade [2], n'ont pas été échantillonnés à la drague. Le troisième groupe est constitué par un buccin, *Buccinum undatum* L., présent dans les 2 bassins de la Rade, mais dont la distribution semble associée à celle de la crépidule. Contrairement au Chenal de l'Aulne et à la zone du Caro, la tache de coquilles Saint-Jacques en Centre Rade ne coïncide pas avec une zone à fortes densités de prédateurs, ce qui laisserait augurer d'une meilleure survie des coquilles en Centre Rade.

Discussion

Le premier résultat tiré de l'établissement de la distribution de *Pecten maximus* en rade de Brest est une réduction de la surface colonisée par la coquille Saint-Jacques en octobre 1994, comparativement à l'aire de répartition observée par Faure en 1954/1955 [14] (Fig. 6). Les abondances moyennes actuelles par secteur ne peuvent malheureusement pas être comparées avec les rendements moyens par trait de drague donnés par Faure, dans la mesure où la longueur des traits n'est pas mentionnée. A titre indicatif, le rendement maximal en 1954-1955 était de 40 individus/trait dans le secteur de Lanvéoc-Penn-ar-Vir, contre 17 au nord de l'île Longue et à Roscanvel, et 9 sur les bancs du Corbeau et du Caro. Parmi les facteurs déterministes inhérents aux conditions environnementales et aux interactions biotiques, 2 causes peuvent être avancées pour expliquer la réduction de la surface colonisée par *Pecten*: (1) un changement de la nature biosédimentaire de certains secteurs de la rade, se traduisant par un envasement du sédiment, empêcherait l'installation et la survie des prérecrues de coquille Saint-Jacques au sein de ces zones. Le degré d'en-

vasement des sédiments influe sur la survie des larves pédivéligères et des postlarves de *Pecten maximus*. De forts taux de pélites provoquent le colmatage des filtres branchiaux et du velum des larves pédivéligères [15-17]. Les mêmes résultats ont été obtenus pour *Patinopecten yessoensis* Jay [18] et *Placopecten magellanicus* Gmelin [19]. En 1985 en baie de Saint-Brieuc, les postlarves de *P. maximus* ne se fixaient plus dans les collecteurs situés le plus près du fond (envasés) après 1 mois d'immersion des structures, avec un taux de mortalité augmentant fortement pour les postlarves déjà fixées [20, 21]. Par contre, l'augmentation progressive des fixations dans les collecteurs situés plus haut dans la colonne d'eau était en accord avec Round et al. [22] indiquant des fixations sur des supports naturels en hauteur en cas d'envasement des sédiments. L'envasement est probablement un facteur majeur de mortalité des post-larves dans le Chenal de l'Aulne, dans l'Auberlac'h (vases sableuses) et dans l'ensemble de la baie de Daoulas (vases hétérogènes [23]). L'augmentation des apports terrigènes en provenance des bassins versants (Aulne, Elorn) et celle des rejets urbains, et la prolifération de la crépidule (bassin sud) sont responsables des modifications de la nature biosédimentaire des fonds. En particulier, les 10 000 à 19 000 tonnes (poids frais) de crépidules dans la rade produiraient annuellement 452 000 à 846 000 tonnes (poids frais) de biodépôts [13, 24]; (2) une prolifération d'espèces compétitrices (suspensivores épigés de grande taille [25]) ou prédatrices de la coquille, faisant suite à la dégradation des peuplements benthiques depuis 40 ans [23], aurait entraîné une augmentation des interactions biotiques entre les espèces épigées et une survie moindre des prérecrues (catégories de taille les plus vulnérables) de *Pecten maximus*. Le remplacement progressif de la coquille Saint-Jacques par la crépidule dans le bassin sud est à cet égard conforme à ce qui a été observé en baie de Saint-Brieuc depuis une vingtaine d'années [11, 12, 26, 27]. La présence en rade des prédateurs les plus redoutables de la coquille (*Astéridés*, *Carcinus maenas*, *Cancer pagurus*) différencie ce gisement coquillier de celui de la baie de Saint-Brieuc [20, 28]. Ces prédateurs de grande taille sont par contre observés dans la plupart des autres gisements européens [17, 29-31].

Dans les 2 cas, il s'agit d'une réduction de l'aire de répartition de la coquille traduisant un changement de la capacité d'accueil des sites dans la rade et une dégradation des

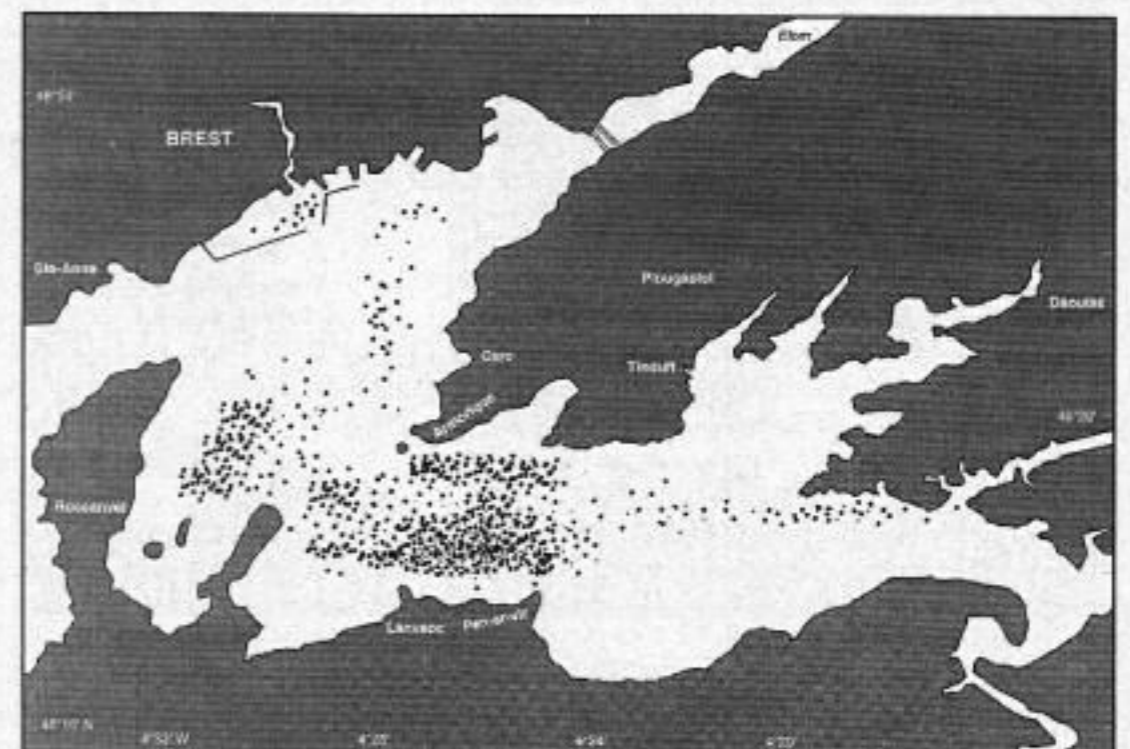


Figure 6. Aire de répartition (présence) de la coquille Saint-Jacques, en 1954-1955 (d'après Faure [14]).

biotopes liée *pro parte* à l'eutrophisation des eaux (conditions d'hypoxie sur les banquettes peu profondes résultant de la dégradation de la matière organique en excès, modifications de la composition spécifique des communautés benthiques, etc. [23]).

D'autre part, la comparaison de l'aire de répartition de la coquille Saint-Jacques en 1994 avec celle observée par Faure il y a 40 ans [14] fait apparaître un déplacement de la zone de répartition de la coquille du bassin sud vers le Centre Rade (Roscanvel). Cette réduction des zones à forte densité de *Pecten* dans le bassin sud coïnciderait avec la prolifération de la crépidule à l'est d'une ligne Pointe de Penn-ar-Vir-Rozégat (Fig. 4).

Les interactions biotiques entre la coquille Saint-Jacques et ses principaux compétiteurs et prédateurs potentiels seraient minimales sur les fonds colonisés actuellement par la coquille (Centre Rade), si l'on se réfère à la répartition de ces différents groupes (Figs. 3, 4 et 6). Ce résultat désigne le facteur « interactions biotiques » comme prépondérant dans l'évolution spatio-temporelle de la répartition et de l'abondance du stock de coquilles, par rapport à des modifications des principales caractéristiques reproductrices de l'espèce ou de l'effort de pêche. Il confirme les conclusions de Boucher et Fifas [1] selon lesquelles les grandes caractéristiques de la composition en taille ou en âge du stock coquillier, du taux moyen de recrutement ou de la fréquence de ses fortes abondances, et de la pression de pêche ne diffèrent pas significativement à 45 ans d'intervalle.

Conclusion

Les résultats présentés ont un caractère partiel dans la mesure où seuls les individus de plus grande taille

ABRIDGED VERSION

Mapping the distributions of the king scallop *Pecten maximus* (L.) and its main spatio-trophic competitors and predators in the Bay of Brest is part of a 4-year (1994-1997) research programme on scallop recruitment, undertaken by the University of Western Brittany in collaboration with the CNRS and IFREMER. This project is one of 5 major studies undertaken within a E.C. funded "Contrat de Baie" ("Rade de Brest" program of the Communauté urbaine de Brest); the final goal is to restore water quality and marine resources in this ecosystem which suffers from anthropogenic disturbance. The scallop programme was prompted by the declined scallop fishery in the Bay, the annual production of which dropped from 1,500-2,600 tonnes in the 1950's to 100-300 tonnes from 1963 on. Hydroclimate, anthropogenic disturbances and/or natural stock fluctuations could explain the decrease of scallop landings in the last 30 years. The 114 tonnes landed in 1993/1994 corresponded to a fishing mortality (F) of about 0.402; catches would have accounted for 17% of stocks, on the assumption that natural mortality (M) was 0.2. Total biomass was estimated to be 597 tonnes in October 1994 (5.06 millions individuals); the 1994 recruitment (0.975 to 1.19 million individuals) did not compensate for total mortality (M + F) from October 1993 to October 1994 (1.29 million individuals). Annual fluctuations in recruitment are therefore critical for the management of exploited stocks.

The present study investigates the distributions of *Pecten maximus* and its potential benthic competitors and predators in the Bay of

(≥ 50 mm) ont été échantillonnés avec la drague expérimentale. Les opérations engagées en 1995 permettront de compléter l'analyse puisque la mégafaune *sensu stricto* (individus ≥ 10 mm [8]), dont font partie les juvéniles de *Pecten maximus* (classes 1 et 2), a été échantillonnée quantitativement sur l'ensemble de la rade. L'estimation de l'abondance et de la biomasse de l'ensemble des compétiteurs et prédateurs potentiels de *P. maximus* constitue la première étape de la quantification des interactions biotiques au sein du gisement coquillier de la rade; la caractérisation de la niche écologique de la coquille Saint-Jacques en rade de Brest nécessite d'intégrer ces résultats à ceux obtenus [2] sur: (1) la reproduction des principales espèces benthiques (nombre et périodes de pontes des différentes espèces, abondances postlarvaires, zones d'établissement des postlarves sur le fond, etc.); (2) la variabilité spatio-temporelle des caractéristiques hydrologiques (température, salinité, circulation de marée, intensité du courant à l'interface eau-sédiment, intensité du mélange turbulent, apports terrigènes en provenance des bassins versants, etc.) et biosédimentaires (granulométrie du sédiment, fraction fine, teneurs en matière organique et en pigments chlorophylliens, etc.); (3) la variabilité des apports trophiques d'origine pélagique; et (4) l'incidence réelle de la prolifération de la crépidule (modifications de la nature biosédimentaire des fonds, des flux trophiques pélagobenthiques, et du peuplement benthique associé au microhabitat constitué par les amas de crépidules et le sédiment piégé entre ces amas, interactions directes avec *P. maximus*). L'impact de la crépidule sur la survie et la croissance des postlarves et juvéniles de *P. maximus* nécessiterait aussi une approche expérimentale *in situ* (étude du devenir d'individus marqués et semés sur des fonds à crépidules en densités variables). ▼

Brest. Results will be used to clarify biotic interactions within the Bay and to define best areas for seeding of scallop juveniles produced in hatcheries.

Field work was carried out from the RV "Sainte-Anne" in October 1994, before the opening of the fishery. Samples were collected with an experimental dredge (1.40 m width) derived from commercial dredges used in the Bay. The targeted fauna was megabenthic organisms ≥ 50 mm including scallops of age 2 and over. A 2-dimensional systematic lattice sampling scheme was used, with a total of 68 stations being sampled. Gear efficiency was estimated from SCUBA surveys of the tows in 7 locations representing the main biosedimentary units in the bay. Scallop densities are numbers of individuals per 200-m tow, using an averaged dredge efficiency of 20%. An abundance index (0 to 5) was also defined for the associated megafauna collected in the dredge, in order to estimate biotic interactions on scallop grounds.

Ages 3 and 4+ (4-year-old scallops and older) scallops were mainly distributed in 3 areas of the bay, with Roscanvel showing the highest densities (22.2 individuals/200-m tow, *i.e.* 0.08 individual/m²). The Pen-Ar-Vir/Lanvéoc and Caro areas showed similar densities (16.4 and 16.5 individuals/200-m tow respectively, *i.e.* 0.06 individual/m²). The occurrence of great scallops in the "Chenal de l'Aulne" was restricted to 2 sites (south of Rozégat and Bindy).

Main potential scallop competitors for space and food included 2 other pectinids (*Aequipecten opercularis* L. and *Chlamys varia* L.), ascidians (*Phallusia mamillata* Cuvier), gastropods (*Crepidula fornicata* L.), and 2 brittle stars (*Ophiotrix fragilis* and *Ophioco-*

mina nigra Abildgaard). Highest densities were observed in the "Chenal de l'Aulne" and "Centre Rade". Negative associations would occur between the scallop and its main competitors (segregated distributions), reflecting negative density-dependent relationships between major epifaunal suspension feeders. The spread of individuals would emphasize the need to space out to minimize interspecific competition for space and food. The proliferation of *Crepidula* in the bay (especially in the "Chenal de l'Aulne") would lead to changes in sediment organic matter content and increased silting, as observed for the Bay of Saint-Brieuc.

Main megabenthic predators in the Bay can be divided in 3 groups depending on their distribution. The first group, containing 2 large-sized sea stars (*Marthasterias glacialis* L. and *Asterias rubens* L.), mainly colonizes the northern basin. The second group, made of small-sized crustaceans (*Liocarcinus* spp., *Eupagurus bernhardus* L., *Eurynome* sp, *Inachus* sp and *Macropodia* sp), is most abundant on coralline algae bottom of the southern basin. Scallop shell thickness would preclude these crustaceans from preying on individuals larger than spat and juveniles. The third group is made of a snail (*Buccinum undatum* L.) found in the 2 basins; its distribution is closely related to that of *Crepidula*. In contrast to the "Chenal de l'Aulne" and Caro, scallops at Roscanvel were not associated with predator high densities; this result could signify higher scallop survival in the latter zone.

This study would indicate a decrease of the area colonized by scallops in the Bay, when comparing to data from 1954/1955.

We suggest that 2 environmental and biological factors would explain this decrease: (1) increased sediment silting in several parts of the Bay would lead to high great scallop larval (pediveliger larvae) and post-larval mortality, in agreement with a number of previous studies on *Pecten*. Other studies on *Placopecten magellanicus* Gmelin and *Patinopecten yessoensis* Jay also showed that high concentration of suspended silt particles in the water column induced high mortalities of pediveliger larvae. Silting is likely to be a major mortality factor of scallop post-larvae in the "Chenal de l'Aulne", in the Bay of Daoulas and at l'Auberlac'h; (2) benthic community degradation in the Bay would lead to the proliferation of scallop competitors (large-sized epifaunal suspension feeders) or predators, inducing higher biotic interactions and lower survival of scallop pre-recruits (size classes most vulnerable). The progressive substitution of *Pecten maximus* by *Crepidula fornicata* in the southern basin is in agreement with observations made in the Bay of Saint-Brieuc in the last 20 years.

Both hypotheses emphasize changes in environmental conditions and biotope degradation due to anthropogenic disturbance. Biotic interactions between scallops and other species would be lower in areas presenting highest scallop densities (Roscanvel); this result would design biotic factors as major determinants of spatio-temporal trends observed for scallop stocks in the Bay of Brest. This agrees with biological studies on scallops suggesting that the main characteristics of the scallop reproductive cycle (size and age structure, recruitment level, high-recruitment frequency...) has not changed in the last 45 years. ▲

RÉFÉRENCES

1. Boucher J., Fifas S. 1995. Dynamique de la population de coquilles Saint-Jacques (*Pecten maximus*) de la rade de Brest : hier était-il différent d'aujourd'hui ? In : Communauté urbaine de Brest, ed. Actes de colloque 3^{es} Rencontres scientifiques internationales, Programme Rade. 14-16 mars 1995, Brest, 2 : 2-14.
2. Chauvaud L., Thouzeau G., Grall J. 1996. Experimental collection of great scallop postlarvae and other benthic species in the Bay of Brest : settlement patterns in relation to spatio-temporal variability of environmental factors. *Aquacult. Int.* (sous presse).
3. Hjort J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe reviewed in the light of biological research. *Rapp. Proc.-Verb. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* 20 : 1-228.
4. Boucher J., Dao J.-C. 1989. Repeuplement et forçage du recrutement de la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*). In : Troadec J.-P., ed. *L'homme et les ressources halieutiques*. Brest : IFREMER pub., 313-48.
5. Cushing D.H. 1982. *Climate and fisheries*. London : Academic Press Inc., 373 p.
6. Rothschild B.J. 1986. *Dynamics of marine fish populations*. New York : Harvard University Press, 280 p.
7. Sinclair M. 1988. *Marine populations : an essay on population regulation and speciation*. Seattle and London : University of Washington Press, 252 p.
8. Grassle J.F., Sanders H.L., Hessler R.R., Rowe G.T., McLellan I. 1975. Pattern and zonation : a study of the bathyal megafauna using the research submersible Alvin. *Deep-Sea Res.* 22 : 457-81.
9. Hily C. 1989. La mégafaune benthique des fonds meubles de la rade de Brest : pré-échantillonnage par vidéo sous-marine. *Cah. Biol. Mar.* 30 : 433-54.
10. Buestel D., Gohin F. 1985. Estimation d'un stock naturel de coquilles Saint-Jacques par une méthode combinant les dragages et la plongée. Traitement des résultats par une méthode géostatistique. *Rapp. Proc.-Verb. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* 18 : 25 p.
11. Thouzeau G., Hamon D. 1992. *Carte des peuplements benthiques des substrats meubles de la baie de Saint-Brieuc (Manche occidentale)*. Publication spéciale IFREMER Brest, Université Bretagne occidentale, Conseil général des Côtes d'Armor, 30 p.
12. Hamon D. 1994. *État de la prolifération de la crépidule (Crepidula fornicata) en baie de Saint-Brieuc*. Rapport IFREMER/DEL, Brest, 14 : 29 p.
13. Chauvaud L., Thouzeau G., Grall J., Guérin L. Prolifération of *Crepidula fornicata* in the Bay of Brest : colonization steps and stock assessment ; changes of the associated megabenthos. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* (sous presse).
14. Faure L. 1956. La coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* L.) de la rade de Brest. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.* 20 (2) : 119-31.
15. Gruffydd L.L.D., Beaumont R.A. 1972. A method for rearing *Pecten maximus* in the laboratory. *Mar. Biol.* 15 : 350-5.
16. Gruffydd L.L.D., Lane D.J.W., Beaumont R.A. 1975. The glands of the larval foot in *Pecten maximus* (L.), and possible homologues in other bivalves. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 55 : 463-76.
17. Brand A.R., Paul J.D., Hoogesteger J.N. 1980. Spat settlement of scallops *Chlamys opercularis* (L.) and *Pecten maximus* (L.) on artificial collectors. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 60 : 379-89.
18. Yamamoto G. 1964. Studies on the propagation of the scallop *Patinopecten yessoensis* (Jay) in Mutsu bay. *Fish. Res. Bd. Can., Trans. Series* 1054 : 68 p.
19. Naidu K.S., Scaplen R. 1979. Settlement and survival of giant scallop *Placopecten magellanicus* larvae, on enclosed polyethylene film collectors. In : Pillay T.V.R., Dill W.A., eds. *Advances in aquaculture*. Farnham : Fishing News Books Ltd, 379-81.

20. Thouzeau G. 1991. Déterminisme du prérecrutement de *Pecten maximus* (L.), en baie de Saint-Brieuc : processus régulateurs de l'abondance, de la survie et de la croissance des postlarves et juvéniles. *Aquat. Liv. Res.* 4 (2) : 77-99.
21. Thouzeau G. 1991. Experimental collection of post-larvae of *Pecten maximus* (L.) and other benthic macrofaunal species, in the Bay of Saint-Brieuc. I – Settlement patterns and biotic interactions among the species collected. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 148 (2) : 159-79.
22. Round F.E., Sloane J.F., Ebling F.J., Kitching J.A. 1961. The ecology of Lough Ine. X : the hydroid *Sertularia operculata* (L.) and its associated flora and fauna : effects of transference to sheltered water. *J. Ecol.* 49 : 617-29.
23. Glémarec M., Grall J., Dao S. 1995. Bioévaluation des structures benthiques en rade de Brest. In : Communauté urbaine de Brest, ed. *Actes de colloque 3^{es} Rencontres Scientifiques Internationales, Programme Rade*. 14-16 mars 1995, Brest 1 : 232-48.
24. Manac'h N. 1995. *La biodéposition de la crépidule* (*Crepidula fornicata*). *Impact sur l'écosystème de la rade de Brest*. Rapport IFREMER/DEL, Brest, 15 : 48 p.
25. Hily C. 1991. Is the activity of suspension feeders a factor controlling water quality in the Bay of Brest ? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69 : 179-88.
26. Dupouy H., Latrouite D. 1979. Le développement de la crépidule sur le gisement de coquilles Saint-Jacques de la baie de Saint-Brieuc. *Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches Mar.* 292 : 13-9.
27. Rouault J.-P. 1991. *Distribution quantitative de la crépidule* (*Crepidula fornicata*) *en baie de Saint-Brieuc. Première approche*. Rapport IFREMER/DERO-EL 19 : 21 p.
28. Buestel D., Dao J.-C. 1979. Aquaculture extensive de la coquille Saint-Jacques : résultats d'un semis expérimental. *La Pêche Maritime*, 20 juin 1979 : 361-5.
29. Burnell G.M. 1983. *Growth and reproduction of the scallop* *Chlamys varia* (L.) *on the west coast of Ireland*. Ph D Thesis, University College, Galway, 295 p.
30. Wilson J.H. 1987. Spawning of *Pecten maximus* (Pectinidae) and the artificial collection of juveniles in two bays in the West of Ireland. *Aquaculture* 61 : 99-111.
31. Peña J.B., Mestre S., Farias A. 1995. Pectinid settlement on artificial collectors in Castellon, East Spain, in 1990. In : Lubet P., Barret J., Dao J.-C., eds. *Fisheries, biology and aquaculture of pectinids*. Actes de colloques IFREMER, 17 : 111-4.