

LA CROISSANCE DE LA COQUILLE ST. JACQUES

Pecten maximus (L)

ET SES VARIATIONS EN MER CELTIQUE
ET EN MANCHE

LOIC ANTOINE

UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE

BREST , 1979

THESE
présentée
A L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE
pour l'obtention
DU DOCTORAT DE 3ÈME CYCLE

Spécialité : Océanographie
Mention : Biologie

par
Loïc ANTOINE

LA CROISSANCE DE LA COQUILLE ST JACQUES
PECTEN MAXIMUS (L.)
ET SES VARIATIONS EN MER CELTIQUE ET EN MANCHE

Soutenue : le 30 Mai 1979 devant la Commission d'Examen

Monsieur A. LUCAS	Président
Messieurs M. GLÉMAREC	
J.Y. LE GALL	Examineurs
P. LUBET	

AVANT PROPOS

Je dois à Monsieur le Professeur A. LUCAS l'éveil à la Biologie au cours de mes premières années d'étudiant brestoï ; à Monsieur le Professeur GLEMAREC la découverte du milieu marin avec l'oeil du biologiste. Ce travail n'aurait pas vu le jour sans cette étincelle, et je leur en suis profondément reconnaissant.

Une fois l'étincelle produite, le feu doit être entretenu. A l'Université de Caen, Monsieur le Professeur P. LUBET a maintenu et avivé l'intérêt de ses étudiants pour la Biologie Marine. Bien au-delà des années d'enseignement, il a continué à me prodiguer des conseils indispensables à un chercheur débutant, et je lui adresse mes plus sincères remerciements.

Jean-Yves LE GALL a su remplacer, de ses compétences précieuses et de son amitié, la place qu'occupait Monsieur le Professeur POSTEL auprès de tous ceux qui s'étaient orientés vers la recherche halieutique. Je lui en suis d'autant plus reconnaissant de participer à ce jury.

Ce travail n'est pas le fruit d'une entreprise solitaire. Il serait plutôt en grande partie le produit d'un détournement à des fins individuelles de données bien souvent récoltées, dépouillées, discutées en équipe. A toute l'équipe Pêche du Centre Océanologique de Bretagne, j'exprime ici mon attachement et ma reconnaissance, et tout particulièrement à Jean-Claude DAO, qui m'a laissé opérer ce détournement avec bienveillance et amitié.

Comme de nombreux biologistes à l'U.B.O. et au C.O.B., j'ai bénéficié des conseils toujours éclairés et toujours précieux d'Alain LAUREC. C'est également lui qui m'a persuadé d'entreprendre ce travail en plus d'activités professionnelles, et je l'en remercie tout particulièrement.

De nombreuses personnes m'ont également aidé tout au long de cette étude et je tiens à les remercier ici :

Gérard CONAN, qui a mis à ma disposition des programmes informatiques qu'il a rédigés ;

Jean BRANELLEC, sans qui le traitement des données aurait été une opération douloureuse ;

Daniel DESBRUYERES, si souvent sollicité pour ses compétences - entre autres - en matière de microscopie électronique à balayage ;

Ghislaine GOURMELEN, qui sait déchiffrer toujours avec bonne humeur les manuscrits les plus rebutants ;

Violaine MARTIN et Sylvie GROS qui ont assuré l'illustration graphique du mémoire.

S O M M A I R E

INTRODUCTION

CHAPITRE 1 : GENERALITES

- 1.1. Distribution géographique de *Pecten maximus* (L)
 - 11.1. Origine et répartition de l'espèce
 - 11.2. Les autres *Pecten* dans le monde
 - 11.3. Répartition bathymétrique de *Pecten maximus*
 - 11.4. Conclusion
- 1.2. Principales caractéristiques physiographiques des gisements étudiés
 - 12.1. Les courants de marée
 - 12.2. Les houles
 - 12.3. L'hydrologie
 - a) la salinité
 - b) la température
 - 12.4. La sédimentologie
 - 12.5. Les particules en suspension
 - 12.6. Conclusion
- 1.3. Matériel et méthodes
 - 13.1. Gisements et échantillons
 - a) le gisement d'Armen
 - b) le gisement de la rade de Brest
 - c) le gisement de Camaret
 - d) le gisement de Cornouaille britannique (Cornwall)
 - e) le gisement de la baie de St Brieuc
 - f) le gisement de la baie de Seine
 - g) les gisements du large de Dieppe et de Beachy Head
 - h) le gisement du Vergoyer
 - i) autres données
 - 13.2. Méthodes
 - a) détermination de l'âge
 - b) mensurations
 - c) le problème de l'erreur introduite par l'observateur

CHAPITRE 2 : ETUDE DE LA CROISSANCE SELON Von BERTALANFFY SUR SEPT GISEMENTS

- 2.1. Description de la croissance par la fonction de Von BERTALANFFY
- 2.2. Méthode d'ajustement
- 2.3. Variabilité
- 2.4. Résultats
 - 24.1. Tableaux et courbes de croissance
 - 24.2. Comparaison des paramètres K et L_{∞}
- 2.5. Interprétation
- 2.6. Synthèse et conclusion

CHAPITRE 3 : ETUDE DE L'HETEROGENEITE DE LA CROISSANCE AU SEIN D'UN MEME GISEMENT : DEUX APPROCHES

- 3.1. Introduction
- 3.2. Hétérogénéité spatio-temporelle en baie de Seine
 - 32.1. Variation spatiale
 - 32.2. Variation temporelle
 - 32.3. Synthèse
 - 32.4. Discussion
- 3.3. Existence possible de plusieurs recrutements la même année
 - 33.1. Traitement des données
 - 33.2. Résultat et discussion
- 3.4. Conclusions

CHAPITRE 4 : CROISSANCE RELATIVE

- 4.1. Introduction
- 4.2. Allométrie et régression
- 4.3. Comparaison : les difficultés
- 4.4. Résultats
 - 44.1. Relation hauteur - longueur
 - 44.2. Relation hauteur - épaisseur
 - 44.3. Relation hauteur - volume
 - 44.4. Relation hauteur - poids total et poids du muscle

4.5. Comparaison des droites d'allométrie

45.1. Analyse de variance

45.2. Ellipses de confiance

4.6. Etude de la courbure des valves

46.1. Exposé du problème

46.2. Matériel et méthodes

46.3. Résultats

4.7. Conclusions

4.8. Perspectives

CHAPITRE 5 : LA CROISSANCE JOURNALIERE CHEZ *PECTEN MAXIMUS*

5.1. Rappel sur l'état actuel des connaissances sur les stries de croissance

51.1. Stries d'accroissement et rythmes exogènes

51.2. Principales familles et espèces de Bivalves où des stries journalières de croissance ont été décrites

51.3. Théorie de la formation des stries de croissance

51.4. Méthodes d'étude

5.2. Mise en évidence d'un rythme journalier de la croissance chez *Pecten maximus*

52.1. Recherche de marques internes

52.2. Etude des stries externes - Matériel et méthodes

52.3. Résultats et interprétation

a) naissain

b) classes 1 et 2

5.3. Tendances de la croissance journalière chez *Pecten maximus*

5.4. Synthèse

5.5. Théorie sur la formation de stries de croissance chez *Pecten maximus*

55.1. Description de la strie

55.2. Mécanismes de la calcification

55.3. Une explication de la formation des stries chez *Pecten maximus*

5.6. Conclusion

CONCLUSION GENERALE

BIBLIOGRAPHIE

I N T R O D U C T I O N

1. BUTS DE L'ETUDE

L'étude de la dynamique des populations est une discipline qui cherche à cerner les mécanismes de régulation et d'évolution des stocks ; appliquées aux espèces marines exploitées, elle cherche à évaluer les stocks ainsi que l'effet de l'exploitation sur la dynamique, dans le but pratique d'aménager rationnellement l'exploitation.

L'un des premiers soucis du chercheur qui s'attache à l'évaluation et à la gestion d'un stock est d'acquérir une connaissance sûre des caractéristiques de la population, principalement l'âge et la croissance (mais aussi la mortalité, fécondité) des individus qui la composent. Ce faisant, il utilisera des critères directs tels que la taille mesurée aux différents âges, ou le marquage, soit des critères indirects mais moins fiables comme l'analyse modale. Dans les deux cas, une moyenne pour la population lui suffira. Cependant, pour de nombreuses espèces une étude détaillée de la croissance est nécessaire parce que trop d'inconnues subsistent quant aux critères d'âge et aux variations des taux de croissance.

Dans l'étude qui suit, c'est la démarche inverse qui est adoptée. Lorsque l'étude de la dynamique des populations de *P. maximus* a été entamée, peu de problèmes se posaient pour âger et mesurer la croissance des individus composant les populations. Cependant la quantité d'information récoltées restait disponible pour un approfondissement des recherches dans des directions qui ne sont pas prioritaires en matière de dynamique des populations mais qui permettent de vérifier certains a priori sur lesquels se base l'étude de la dynamique. D'autre part, et comme toujours lorsqu'on avance dans un axe de recherche, plusieurs questions annexes ont été soulevées lors de l'étude

des stocks. Ces questions méritaient qu'on y répondît, car de subsidiaires ces questions peuvent devenir primordiales dans une autre étude de dynamique, sur d'autres espèces.

La démarche a donc consisté à utiliser un certain nombre de données comme banc d'essai pour des études de croissance.

2. DEROULEMENT DE L'ETUDE

L'étude de stock entreprise au C.O.B. a porté principalement sur la Manche. Les conditions générales de l'étude sont données dans un premier chapitre.

La première question soulevée a été de savoir si la division en différents gisements se justifiait du point de vue de la croissance de *Pecten maximus*. Le deuxième chapitre est donc consacré au calcul des courbes de croissance et à la mesure des différences entre les gisements.

Lors de l'établissement d'une courbe de croissance, on englobe des hétérogénéités qui peuvent ne pas être négligeables mais qui sont souvent difficilement cernables. Au chapitre 3, on tentera sur deux exemples de dégager des hétérogénéités spatiales et temporelles et d'en expliquer les causes.

Dans certains cas, il est nécessaire d'aller au delà de la séparation des stocks sur de simples critères quantitatifs tels que la croissance moyenne : le degré de dépendance d'un stock vis à vis d'un autre peut avoir des répercussions quant au mode d'exploitation. Pour quantifier cette séparation, on doit chercher des caractéristiques génétiques, ou plus simplement pour commencer des différences morphologiques imputables soit à l'accommodation soit aux gènes. Au chapitre 4, on étudiera diverses relations biométriques et on tentera des comparaisons entre gisements.

Enfin l'étude des structures fines de la croissance peut permettre de résoudre plusieurs problèmes soulevés tant en dynamique de population

(technique de lecture d'âge, précision des lectures, distinction des marques saisonnières) qu'en écologie (influence du milieu sur le déroulement de la croissance). La Coquille St Jacques présente l'intérêt d'être un matériel relativement accessible ; la mise au point d'une méthode d'étude des stries quotidiennes et l'interprétation écologique et éthologique font l'objet du chapitre 5.

CHAPITRE 1

GENERALITES

1.1. DISTRIBUTION GEOGRAPHIQUE DE *PECTEN MAXIMUS* (L)

11.1. Origine et répartition de l'espèce

D'après GIGNOUX (1960), cité par FATTON (1973) c'est l'espèce du Miocène *Pecten grayi* MICH. qui, au Pliocène, se serait dichotomisée en deux espèces encore représentées actuellement : *Pecten jacobaeus* se serait individualisé en Méditerranée, tandis que *Pecten grayi* donnait *Pecten grandis* SOW., qui aurait donné lui-même l'espèce *Pecten maximus* actuelle sur les côtes atlantiques de l'Europe. Plusieurs immigrations atlantiques en Méditerranée au Quaternaire expliqueraient, selon LECOINTRE (1952) cité par FATTON, la présence de *Pecten maximus* dans les couches à Strombes de la Méditerranée. Cette division explique peut-être la répartition passée des deux espèces, mais on reste étonné du manque de connaissance quant à la répartition exacte actuelle des deux espèces et le recouvrement possible des aires ; des confusions entre les deux espèces sont même courantes.

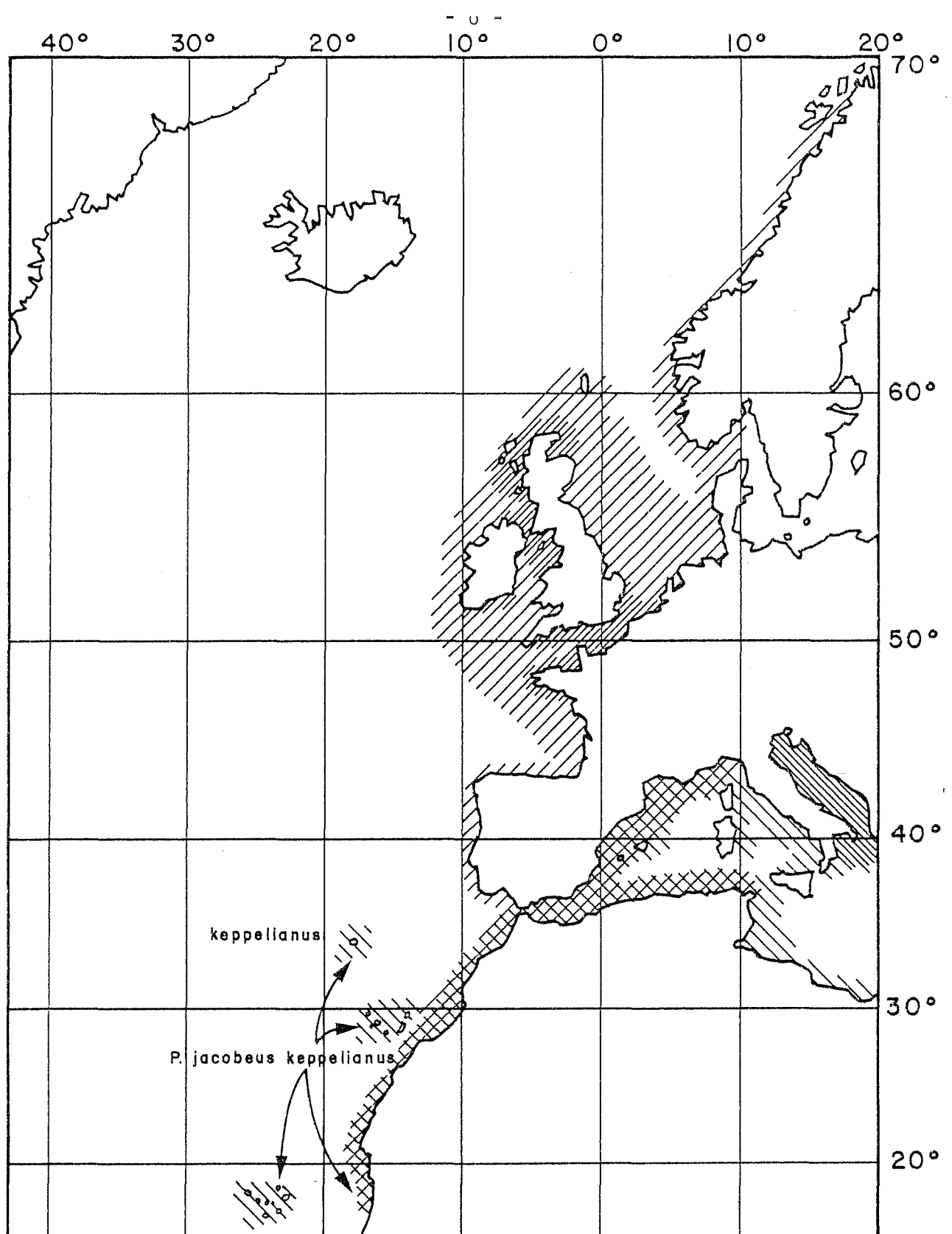
Selon TEBBLE (1966), *Pecten maximus* est distribué des côtes de la Norvège à la péninsule Ibérique, sans précision sur les côtes Méditerranéennes de l'Espagne. FATTON (1973) donne comme répartition la côte de l'Atlantique boréal oriental (Europe) et la région lusitanienne, c'est-à-dire les côtes atlantiques de l'Espagne et du Portugal. D'après TEBBLE, et GULLAND (1971), les seuls gisements suffisamment denses pour être exploités sont ceux de

l'Ecosse, la Mer d'Irlande, la Manche et la côte Atlantique jusqu'à l'Espagne.

C'est lorsqu'on arrive au débouché de la Méditerranée que les auteurs deviennent imprécis ou se contredisent. En effet, selon GRUVELA (1926), cité par GULLAND (1971), PASTEUR-HUMBERT (1962, 1973), *Pecten maximus* existe dans tout le bassin occidental de la Méditerranée (Italie, Grèce, Algérie, Maroc méditerranéen), l'espèce étant également répertoriée sur les côtes atlantiques du Maroc jusqu'à 30 km au sud de Rabbat (PASTEUR-HUMBERT, 1973), ainsi qu'au large du cap July, par 158 m (BRETHES, comm. pers.). En revanche, le catalogue F.A.O. d'identification des espèces pour les besoins de la pêche (1973) donne *Pecten jacobus* comme seule espèce de coquille St Jacques exploitée en Méditerranée, et ne signale pas *Pecten maximus* comme existant en Méditerranée. De plus, la carte de la F.A.O. ne représente pas la Mer Adriatique comme zone d'exploitation de *Pecten jacobus* alors qu'une exploitation intense avait encore lieu en 1977, de la part des italiens (Venise surtout).

Il y a, en fait, un recouvrement très probable des aires de répartition des deux espèces, *jacobus* et *maximus*. En effet, un des échantillons qu'on étudiera dans les chapitres suivants provient d'un secteur de pêche devant Malaga (Mer d'Alboran) ; c'est, sans conteste, l'espèce *maximus*, qui donc existe en Méditerranée et, du moins devant Malaga, en quantité suffisante pour donner lieu à une exploitation commerciale.

Quant à *Pecten jacobus*, elle est signalée sur les côtes atlantiques du Maroc par PASTEUR-HUMBERT (1962, 1973) mais la confusion reste encore possible avec *Pecten maximus*. Selon FLEMING (1957) cité par FATTON, c'est une sous-espèce de *Pecten jacobus* (*Pecten jacobus keppelianus*) qu'on trouve en Atlantique et dans une zone relativement proche de l'aire de répartition de *Pecten jacobus*, puisqu'elle vit autour des îles de Madère, du Cap Vert et de l'Ascension et sur les côtes de Mauritanie. Par contre, elle n'est



-  Aire de répartition de *Pecten maximus*
-  Gisements exploités
-  Aire de répartition de *Pecten jacobaeus*
-  Gisements exploités

La présence de *Pecten maximus* en Méditerranée au delà de la Mer d'Alboran n'est pas prouvée.

FIGURE 1

nulle part signalée comme remontant les côtes atlantiques au nord de Gibraltar. (figure 1)

11.2. Les autres *Pecten* dans le monde

En Atlantique nord, le genre *Pecten* n'existe que sur les côtes est. Le seul Pectinidé que l'on trouve tant à l'Ouest (Georges Bank, Terre Neuve) qu'à l'est (Islande, Ecosse, Norvège) est un *Chlamys* (*Chlamys islandica*), espèce circumarctique, également représentée en Pacifique nord par deux sous-espèces (FATTON, 1973). En Atlantique Sud, plusieurs espèces donnent lieu à des pêches commerciales sur les côtes du Brésil et de l'Argentine (*Pecten ziczac*, en particulier).

Dans le Pacifique nord, c'est un pétoncle (*Patinopecten yessoensis*) qui fournit l'exploitation commerciale japonaise ; en hémisphère sud, pétoncles et "coquilles" sont pêchées en Australie. L'espèce *Pecten meridionalis* TAFE, en Tasmanie, fait l'objet d'une exploitation intense. Une autre espèce existe en Nouvelle Galles du sud : *Pecten fumatus*. A propos de cette espèce on est frappé par la très grande ressemblance entre celle-ci et *Pecten maximus*. Le systématicien aurait probablement bien peu de critères pour séparer les deux espèces, beaucoup plus proches l'une de l'autre que *P. maximus* et *P. jacobus*. Qu'une telle ressemblance existe en des points aussi éloignés que l'Europe et l'Australie a de quoi frapper le biologiste, mais aussi le paléontologiste et le géologue. En effet, si l'on admet que les espèces *maximus* et *jacobus* sont originaires de la même espèce, il est difficile de considérer la similitude avec *P. fumatus* comme simplement fortuite. Ces considérations ne sont pas celles d'un systématicien, mais il n'a pas été trouvé d'explication paléontologique de la parenté entre cette espèce pacifique australe et les espèces européennes dans la littérature, si ce n'est la "convergence" mais qui ne peut s'expliquer ici par une nécessité fonctionnelle.

En Afrique du sud, il existe une espèce (*Pecten sulcirostratus*) faisant l'objet d'une exploitation commerciale ; sa répartition se limite à la zone tempérée chaude entre Port Elizabeth et le cap des Aiguilles (FATTON, 1973 ; DE VILLIERS, 1976).

11.3. Répartition bathymétrique de *Pecten maximus*

Sur les côtes de la Manche, et plus particulièrement en Bretagne et en Irlande, on pouvait, lorsque *P. maximus* n'était encore que peu ou pas exploité, récolter les animaux aux basses mers de vives eaux. Aux îles Chausey, on trouve encore des coquilles St Jacques dans les retenues d'eaux entre les îles, dans 50 cm à 1 m d'eau. LUBET (comm. pers.) a pu observer l'espèce par 1 à 2 m de profondeur dans les herbiers du bassin d'Arcachon en 1958. En ce qui concerne la profondeur maximale, TEBBLE (1966) donne 110 m ; mais on trouve fréquemment des coquilles St Jacques dans les traits de chalut sur la grande Sole (150 à 200 m, observations personnelles). Cependant, l'exploitation spécifique de *Pecten maximus* se fait de 10-20 m (rade de Brest, baie de St Brieuc, Ecosse) jusqu'à une centaine de mètres (Iles Scilly, banc d'Armen).

11.4. Conclusion

L'origine des échantillons qu'on étudiera aux chapitres suivants centre l'étude sur le secteur géographique où *Pecten maximus* est le mieux représenté. En effet, on peut considérer que 80 % de la quantité pêchée en Europe (30 à 35 000 t) le sont entre la pointe de Bretagne et le Pas de Calais. Mais c'est aussi une région où les conditions les plus variées sont rassemblées, puisqu'on passe d'un secteur océanique profond (le large de la Bretagne), à un secteur côtier peu profond (côtes françaises de la Manche) avec des

positions intermédiaires.

1.2. PRINCIPALES CARACTERISTIQUES PHYSIOGRAPHIQUES DES GISEMENTS ETUDIES

La description des conditions hydrodynamiques et hydrologiques en Manche a fait l'objet de trois solides synthèses, précédant toutes un travail de bionomie benthique (HOLME, 1961 ; CABIOCH, 1968 ; GENTIL, 1976). On ne fera que résumer l'ensemble de ces synthèses. Rappelons cependant que toutes sont fondées sur des travaux portant que la dynamique globale des eaux de la Manche (LUMBY, 1935 ; DIETRICH, 1950 ; LACOMBE, 1953 ; CIEM, 1962). En ce qui concerne la coquille St Jacques, ce sont souvent des eaux côtières (Rade de Brest et baie de St Brieuc en particulier) qui doivent être comparées. Il s'avère alors impossible de trouver des données comparables telles que températures et salinités moyennes mensuelles sur plusieurs années consécutives. Cependant, les données du R.N.O.⁽¹⁾ et les relevés effectués par l'équipe pêche du C.O.B. en rade de Brest et en baie de St Brieuc permettent d'établir, au moins pour ces deux gisements, une comparaison, sommaire mais indispensable.

12.1. Courants de marée

La répartition des vitesses maximales de courants de marée en Manche est illustrée par la figure 2. On ajoutera que :

- les intensités sont supérieures du côté français (effet de la force de Coriolis, réflexion de l'onde marée atlantique sur les côtes du Cotentin et de la Somme).

(1) Réseau National d'Observations, mis en place en 1976 en rade de Brest et baie de St Brieuc

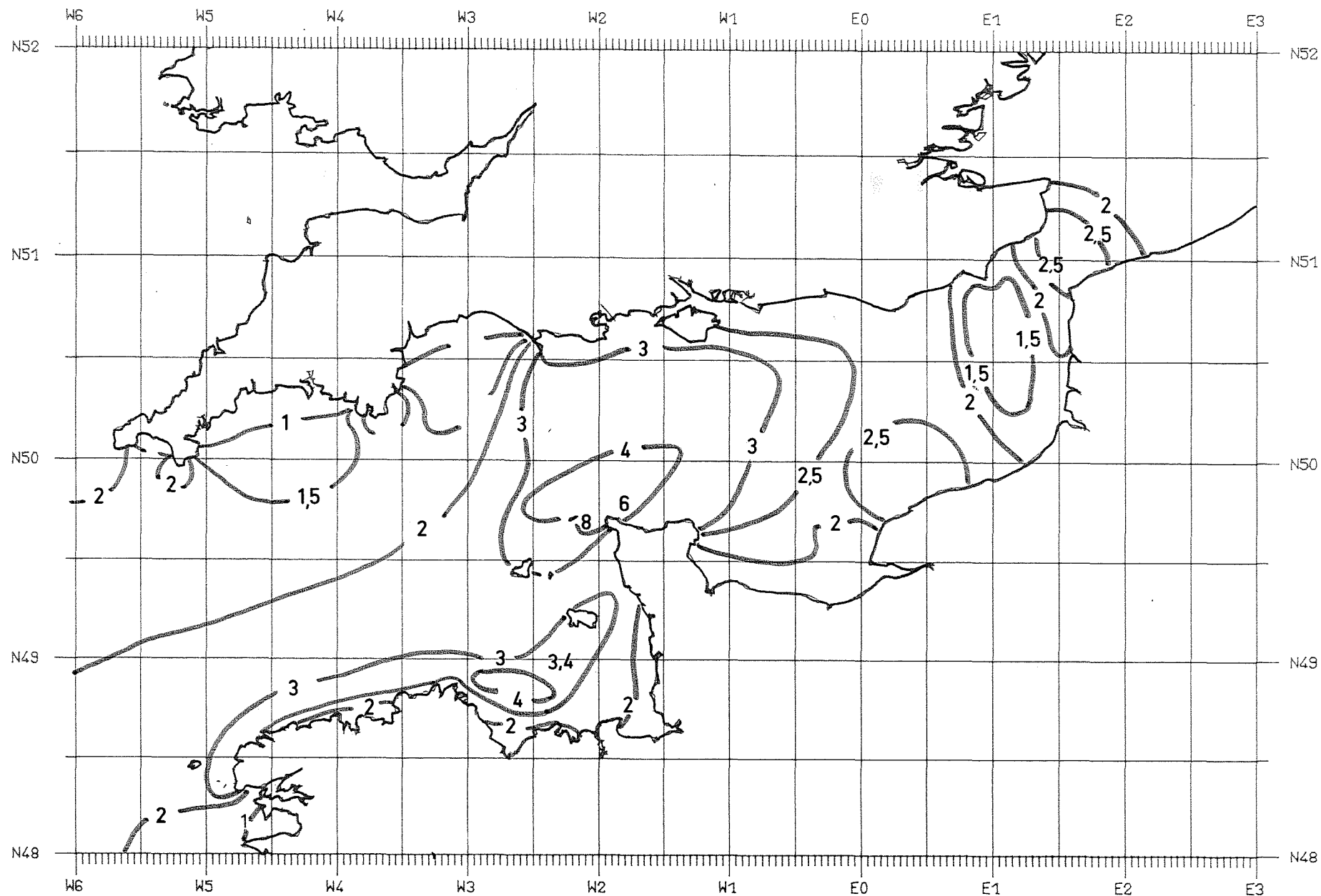


FIGURE 2

COURANTS DE MAREE DE SURFACE
(d'après le S.H.O.M., 1973)

- les courants sur le fond s'affaiblissent au-delà de 20 m mais conservent sensiblement leur direction de surface, tout au moins en milieu ouvert (LARSONNEUR, 1971).
- en Manche centrale, le régime des courants est alternatif, avec une résultante dans le sens du courant le flot, c'est-à-dire vers l'est-nord-est.
- l'approche des côtes crée des situations plus complexes, avec possibilité d'augmentation de la vitesse des courants (baie de St Brieuc : SHOM 1973) ou d'apparition de mouvements cycloniques (rade de Brest, baie de Seine, et, dans une moindre mesure, baie de St Brieuc).

12.2. Les houles

La profondeur à laquelle se font sentir les mouvements de la houle dépend de la longueur d'onde de celle-ci. Ce sont les houles de secteur Ouest qui se font le plus sentir à la pointe de Bretagne et en Manche occidentale. Ces houles d'Ouest se font sentir jusqu'aux côtes du Pays de Caux.

Signalons que le couloir que forme la Manche Est est le siège d'une forte agitation atmosphérique, provoquant ainsi une agitation quasi permanente des eaux (27,4 % soit environ 1 jour sur 4 de vents de force 5 ou plus sur l'échelle de Beaufort : sémaphore de Dieppe, DARCHEN et BLOCK, 1968). Cette agitation ajoute encore au brassage provoqué par les courants de marée.

12.3. L'hydrologie

GENTIL a fait remarquer la rareté des séries cohérentes de mesures de paramètres physico-chimiques dans le bassin Est, exception faite des répartitions globales des températures et salinités données par LUMBY (1935) et le C.I.E.M. (1962). On a rappelé plus haut l'absence de longues séries dans la plupart des secteurs côtiers concernés par la pêche à la coquille St Jacques.

a) La salinité (figure 3, a et b)

Deux régimes se dégagent dans le schéma général de la Manche :

- le bassin occidental, ouvert aux eaux océaniques, peu alimenté en eaux fluviales (salinité supérieure à 35 ‰ peu variable).
- le bassin oriental, recevant les eaux fluviales sur la côte française (Orne, Seine, Somme), de salinité plus variable et inférieure à 35 ‰ dans sa moitié sud.

Les salinités relevées par le R.N.O. en rade de Brest et en baie de St Brieuc (figure 4) en 1976/77 montrent le caractère nettement estuarien de la rade par rapport à la baie, celle-ci montrant une salinité remarquablement constante. Ceci s'explique aisément si on regarde la forme fermée de la rade, recevant plusieurs cours d'eau dont deux importants, et la forme ouverte de la baie, peu approvisionnée en eaux douces.

b) La température (figures 5a et b, 6, 7a et b)

Seule la pointe de Bretagne, donc le gisement d'Armen et la pointe de Cornouaille sont en régime océanique : il existe une thermocline d'été (DIETRICH, 1950 : figure 6). A l'est d'une ligne Bréhat-Start Point, cette thermocline disparaît au large ; elle n'existe jamais sur les côtes, tant en Manche ouest qu'en Manche est. L'homogénéité thermique verticale est donc de règle sur tous les autres gisements étudiés, y compris la rade de Brest. En revanche, l'amplitude des variations saisonnières est de plus en plus forte d'ouest en est (figure 5, a et b), le bassin est étant nettement plus continental (amplitude annuelle : 11°) que le bassin ouest (amplitude annuelle : 6,5° au large de Gernesey). L'échauffement des eaux est plus rapide là où n'existe pas de stratification thermique estivale. Ces différences sont illustrées par les courbes de la figure 7a. En rade de Brest, il semble que l'élévation de température soit légèrement plus rapide qu'en baie de St Brieuc, mais les températures maximales atteintes ne sont pas différentes, tout au

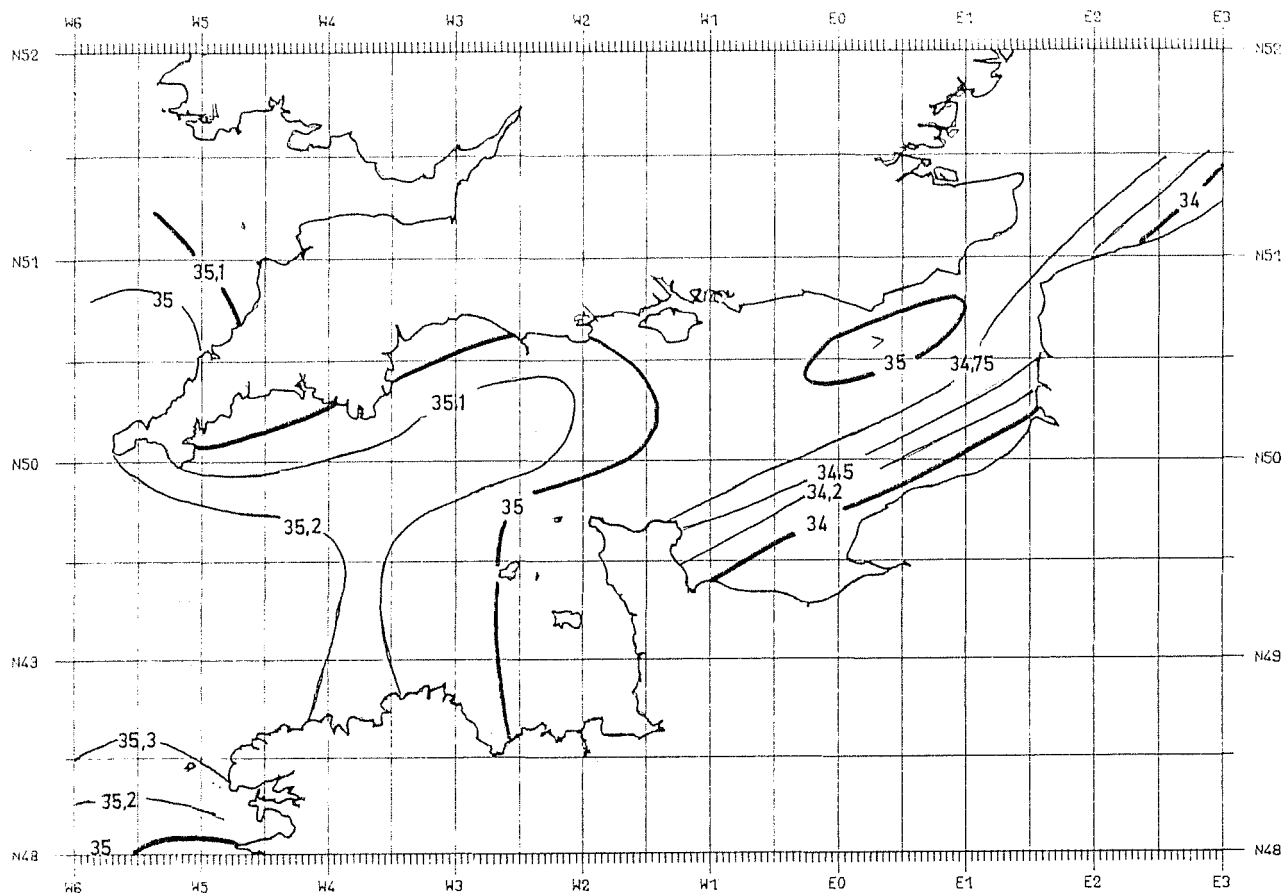


FIGURE 3a
SALINITES MOYENNES DE SURFACE EN FEVRIER
(d'après le S.H.O.M., 1966)

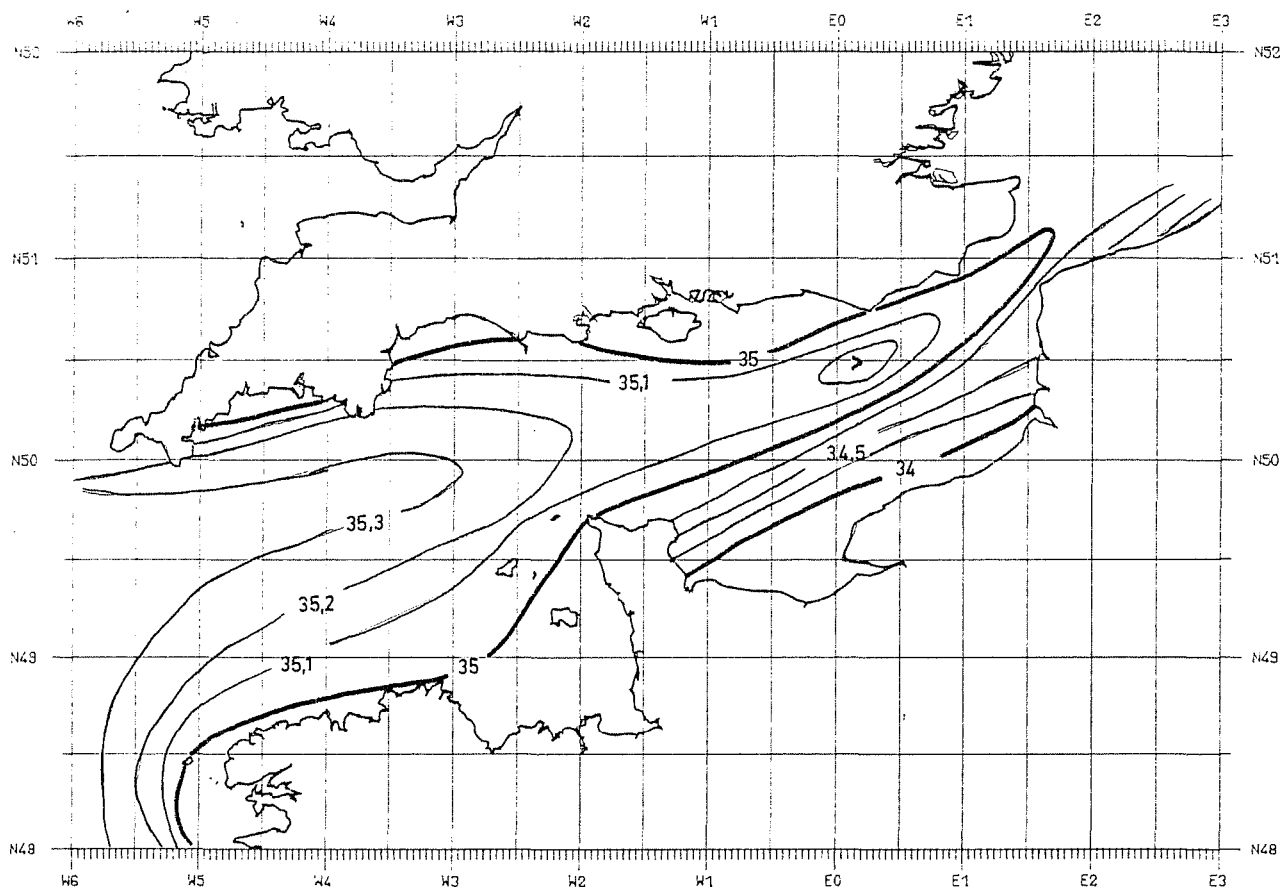


FIGURE 3b
SALINITES MOYENNES DE SURFACE EN AOÛT
(d'après le S.H.O.M., 1966)

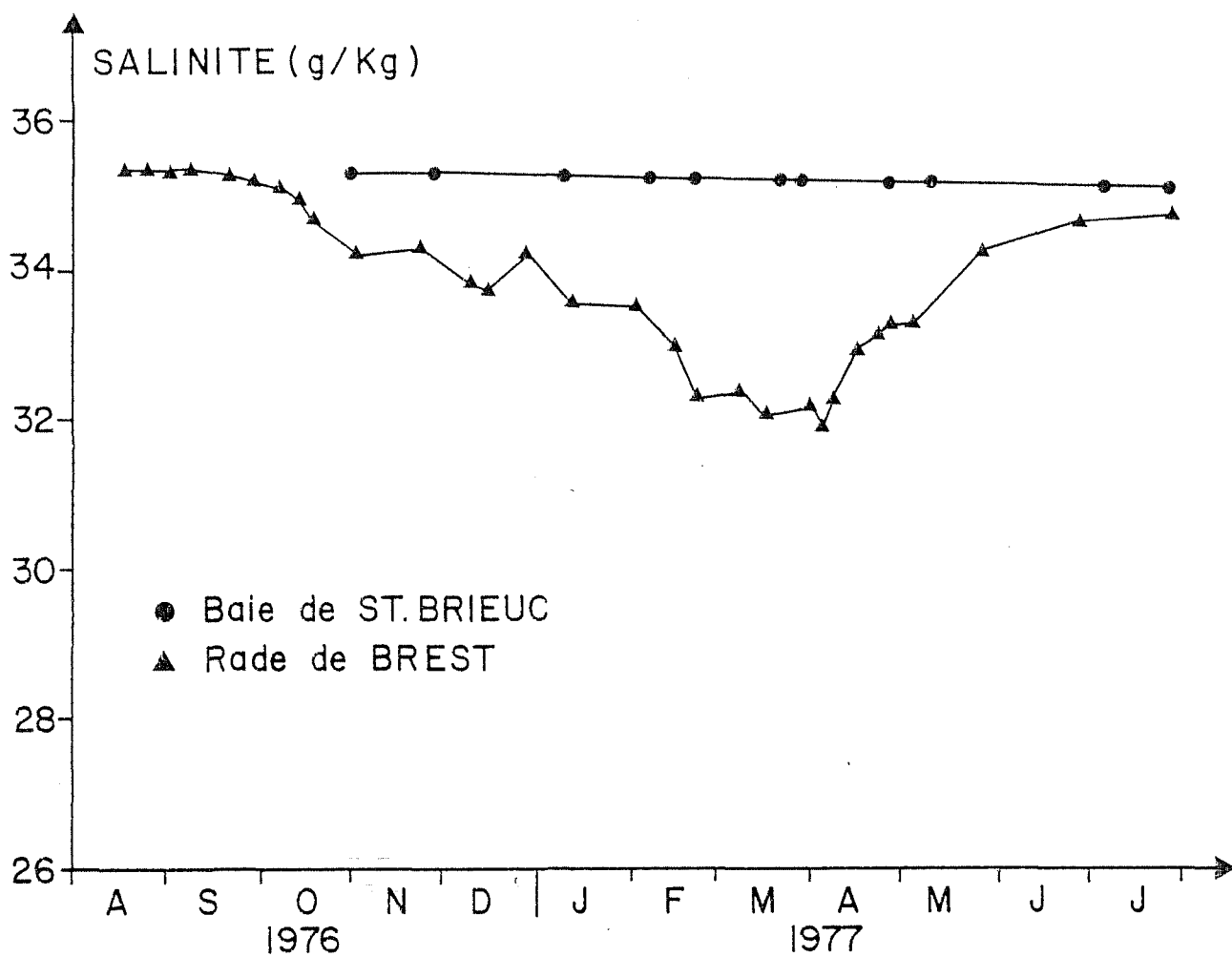


FIGURE 4

Salinités relevés par le RNO en rade de Brest et en baie de St Briec
en 1976 et 1977.

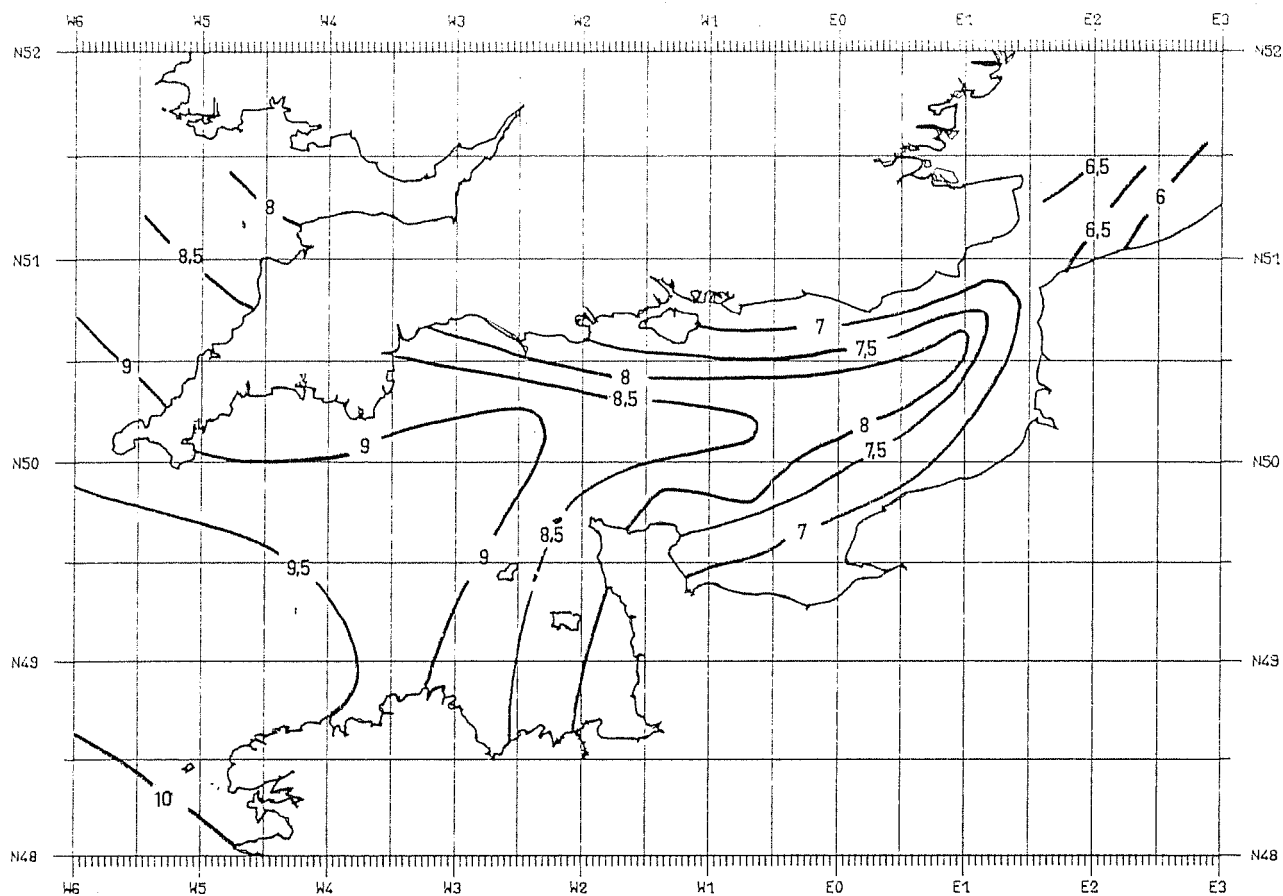


FIGURE 5a
TEMPERATURES MOYENNES DE SURFACE EN FEVRIER
(d'après le S.H.O.M., 1966)

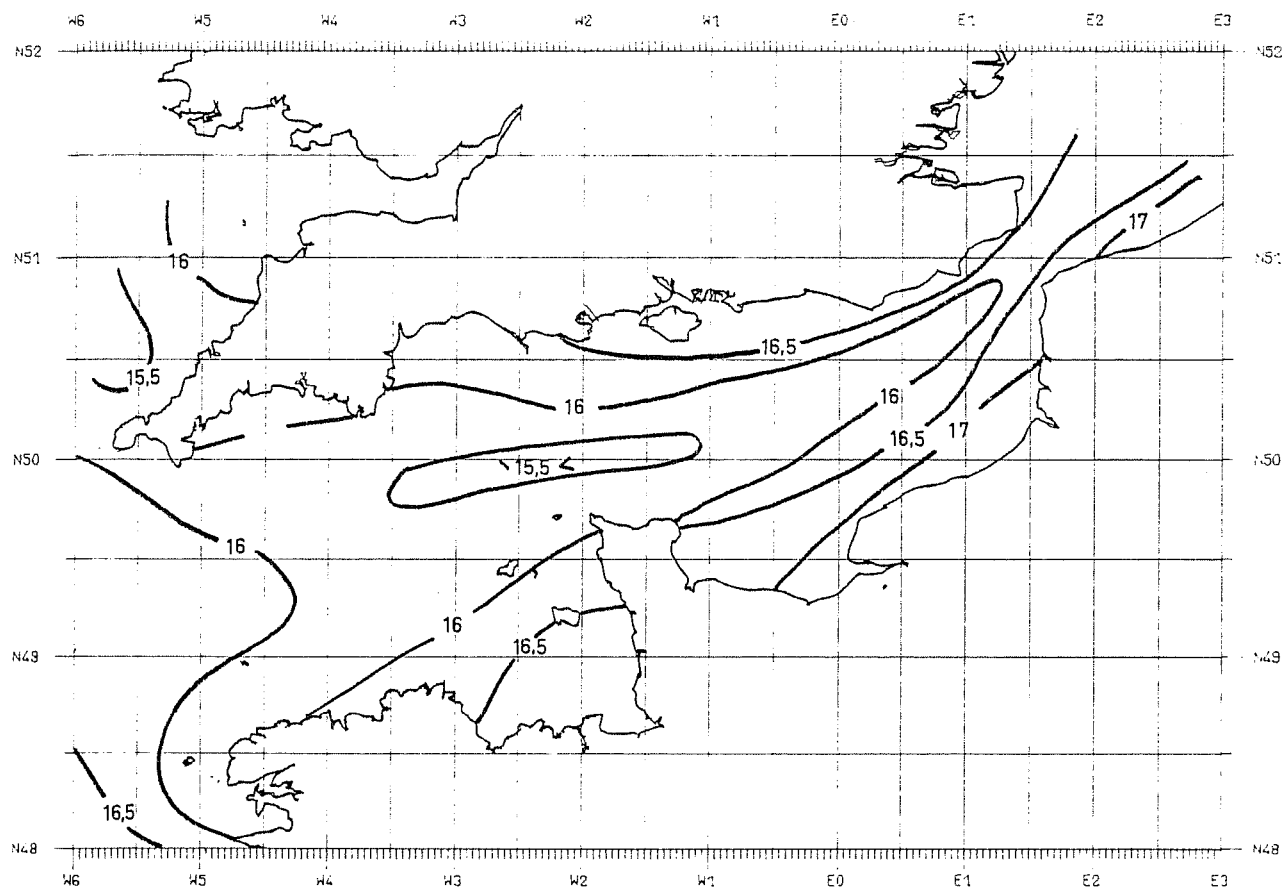


FIGURE 5b
TEMPERATURES MOYENNES DE SURFACE EN AOUT
(d'après le S.H.O.M., 1966)

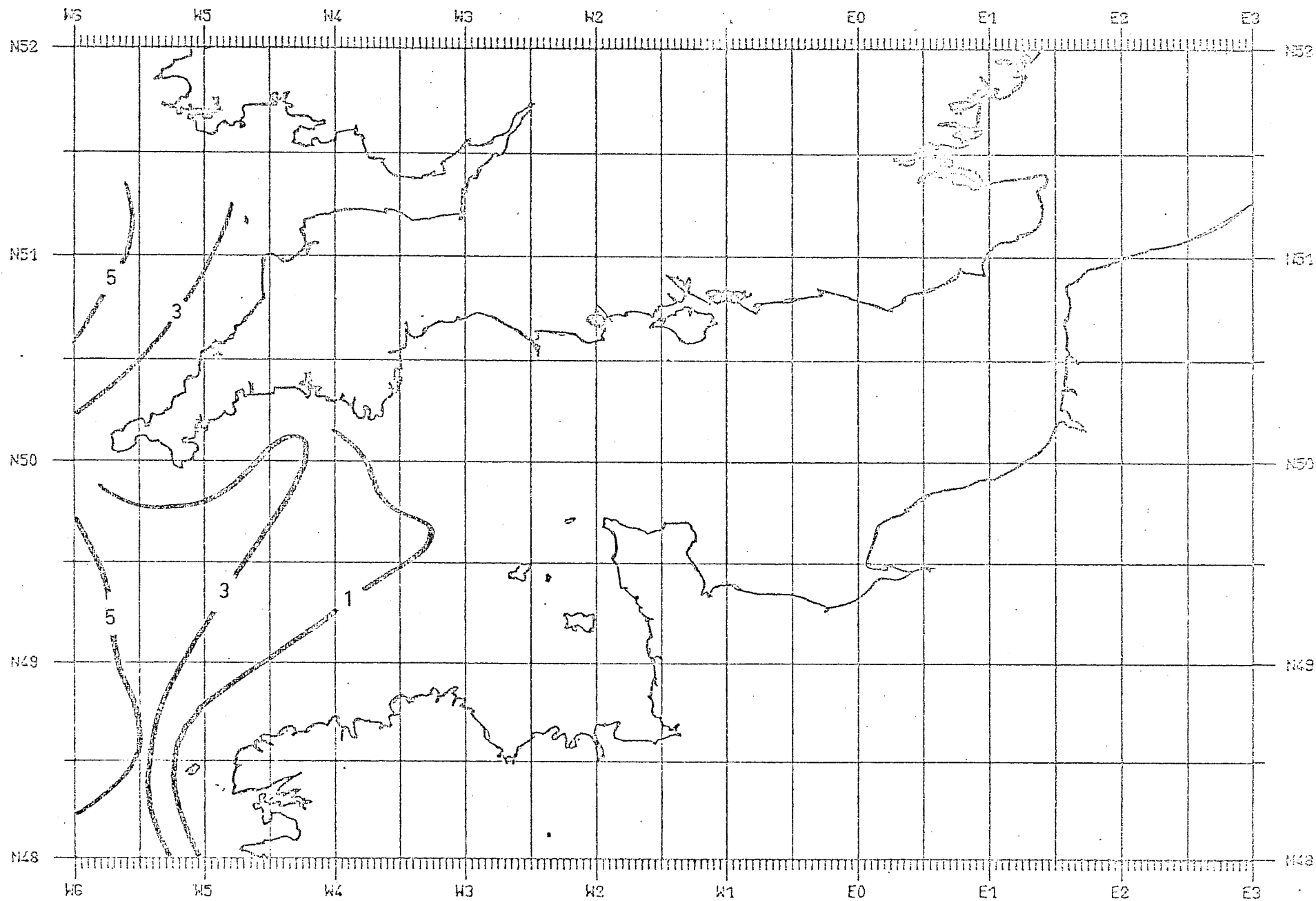


FIGURE 6

DIFFERENCE DE TEMPERATURE ESTIVALE
ENTRE LE FOND ET LA SURFACE.
(d'après DIETRICH 1950)

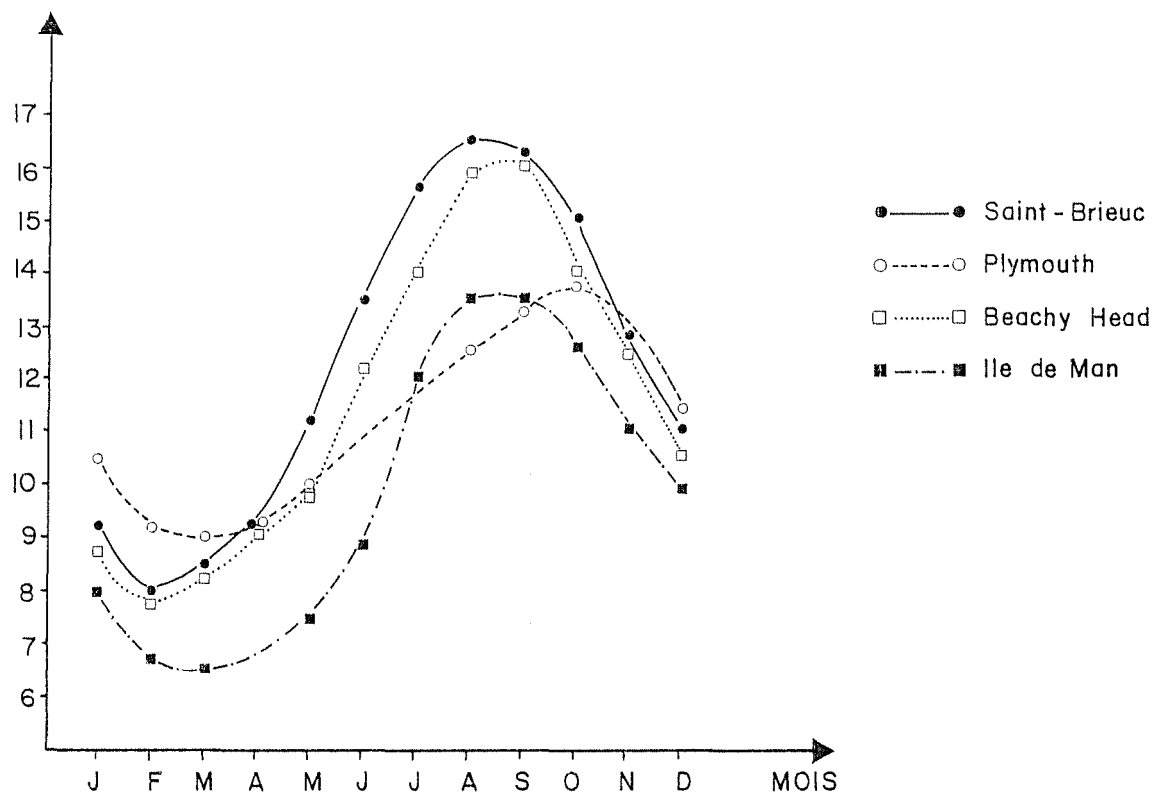


FIGURE 7a
TEMPERATURES MOYENNES MENSUELLES
(d'après le C.I.E.M. et MASON, 1957,
pour l'île de Man).

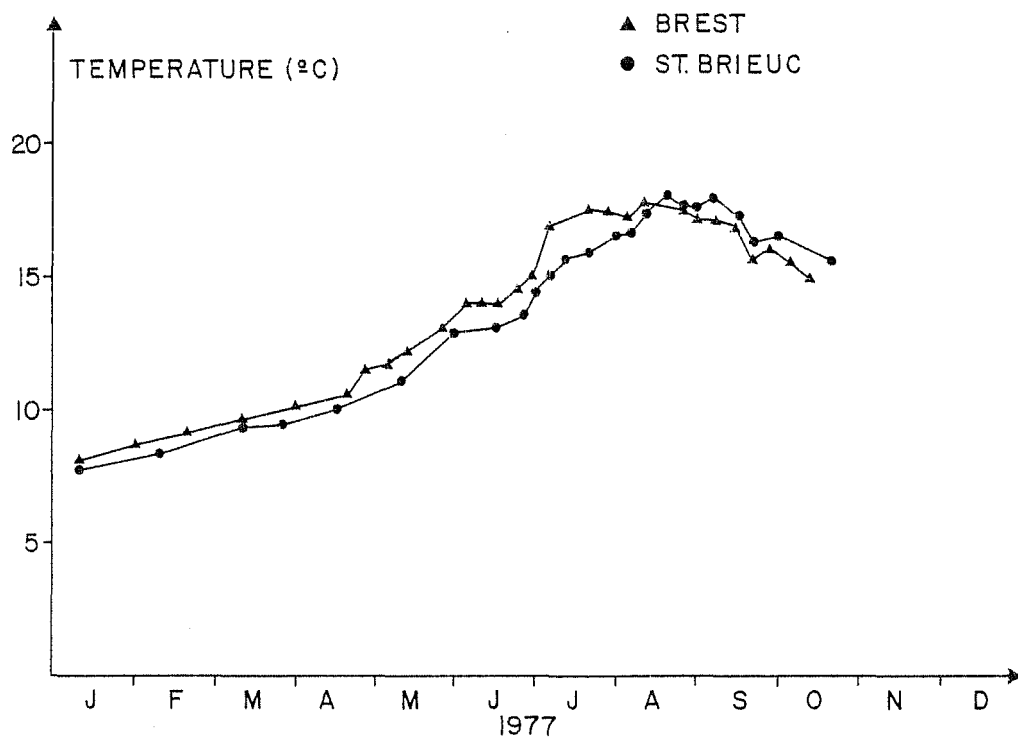


FIGURE 7b

Températures sur le fond en rade de Brest et en baie de St Brieuc en 1977.

moins pour l'année 1977 (figure 7b).

12.4. La sédimentologie

Le mode de vie de *Pecten maximus* rend l'espèce inféodée aux fonds suffisamment meubles pour qu'elle puisse y creuser la dépression au fond de laquelle elle vit. La limite supérieure est une granulométrie type graviers caillouteux ; la limite inférieure : le sablo-vaseux. Cependant, toute enclave sédimentaire dans un facies rocheux est susceptible d'héberger des coquilles St Jacques, recrutées au hasard de la fixation de naissain. L'ensemble de la Manche et de la Mer Celtique, mis à part les secteurs de forts courants (voire figure 2 : zone entourant le Cotentin) est susceptible d'héberger des gisements de coquille St Jacques, car on remarque la grande uniformité du point de vue sédimentaire des fonds de la Manche (CABIOCH, 1968 ; LARSONNEUR et al., 1978). Le fond type graviers-caillouteux cède la place à un sédiment plus fin dans les baies (rade de Brest, golfe normano-breton, baie de Seine, large de Plymouth), et à un fond très grossier de cailloux et de blocs dans les secteurs de forts courants (Cotentin). Signalons que le rôle d'"accident morpho-sédimentaire isolé" de CABIOCH⁽¹⁾ peut être joué par les épaves, particulièrement abondantes en baie de Seine. Ces enclaves peuvent jouer un double rôle pour la coquille St Jacques, en servant de support pour la fixation des larves et de réceptacle pour les recrues grâce au substrat offert par le piégage de sédiments moins grossiers.

12.5. Les particules en suspension

Il n'existe pas d'étude publiée portant sur les caractères

(1) Pointement rocheux isolé sur un fond plat parcouru par de forts courants. Crée une enclave hydrodynamique sédimentaire et faunistique.

physico-chimiques de la Manche dans son ensemble. La turbidité n'a pas non plus fait l'objet d'une étude générale. Il n'est donc pas possible, dans l'état actuel des connaissances, de chiffrer la productivité des eaux de la Manche, c'est-à-dire d'appréhender la quantité de nourriture disponible pour les filtreurs benthiques tels que la coquille St Jacques. Cependant, en ce qui concerne la Manche non compte tenu des secteurs côtiers, BOUCHER (communication personnelle) estime que les quantités de phytoplancton, produites surtout lors des blooms printaniers, ne seraient guère différentes dans les bassins Ouest et Est ; néanmoins le zooplancton, et plus particulièrement les Copépodes (caractérisant une forte production planctonique) est plus abondant dans le bassin Ouest, à l'Ouest des îles anglo-normandes. On ne sait rien des autres sources de nourriture probables des Pectinidés (Bactéries, particules organiques non vivantes, protéines, etc...) et de leur répartition. On peut supposer que dans les secteurs côtiers et particulièrement ceux proches des apports terrigènes, cette source de nourriture non planctonique est importante, sinon primordiale (ANTOINE 1978). Notons aussi que, autant que la quantité de nourriture présente, c'est sa disponibilité qui doit être considérée. A ce titre, il est probable que le fort brassage vertical observé dans toute la Manche Est, la moitié Est de la Manche Ouest et les secteurs côtiers, allié à la profondeur relativement faible favorise, du point de vue de la disponibilité de nourriture, les gisements concernés. Les gisements profonds du large, tels que Armen et la Cornouaille anglaise sont au contraire nettement défavorisés, malgré une production planctonique apparemment au moins aussi importante dans les eaux superficielles que dans le centre du bassin est. La productivité des baies est probablement supérieure à celle des eaux du milieu de la Manche pour lesquelles sont faites les remarques de BOUCHER.

12.6. Conclusion

En-dehors des eaux côtières on constate un net gradient océan-~~conti-~~

ment, d'Ouest en Est. Pour les eaux côtières, la dépendance "continentale" augmente à l'Ouest dans le cas de baies fermées (rade de Brest surtout) ; à l'Est le long des côtes les plus influencées par les eaux fluviales, et enclavées (baie de Seine). Une des particularités de *Pecten maximus* et de pouvoir vivre dans des milieux apparemment aussi différents que la rade de Brest et la Manche Est, la Mer Celtique et la baie de Seine.

1.3. MATERIEL ET METHODES

Les études qui vont suivre ont été faites sur des échantillons de *Pecten maximus* en provenance de divers gisements, dont la physiographie a été décrite précédemment. La variété de ces gisements et les procédés d'échantillonnage impliquent une historique rapide des gisements.

13.1. Gisements et échantillons

a) Le gisement d'Armen

Proche de la rade de Brest, il s'en différencie radicalement par ses caractéristiques océaniques. C'est un gisement peu accessible et à faible densité. Fréquenté épisodiquement par les pêcheurs de Sein, Audierne et le Conquet, il ne fournit que quelques tonnes par an de coquilles St Jacques âgées et petites. L'échantillon sur lequel on a travaillé a porté sur un seul débarquement, en 1976. 242 hauteurs aux anneaux (voir définition en 13.2.) ont été mesurées.

b) Le gisement de la rade de Brest

Gisement prospère jusqu'en 1962 (1500t annuelles), il est actuellement quasi éteint depuis 15 ans, l'hiver 1962/63 ayant parachevé les effets d'une surpêche chronique. Actuellement 200 tonnes y sont annuellement pêchées,

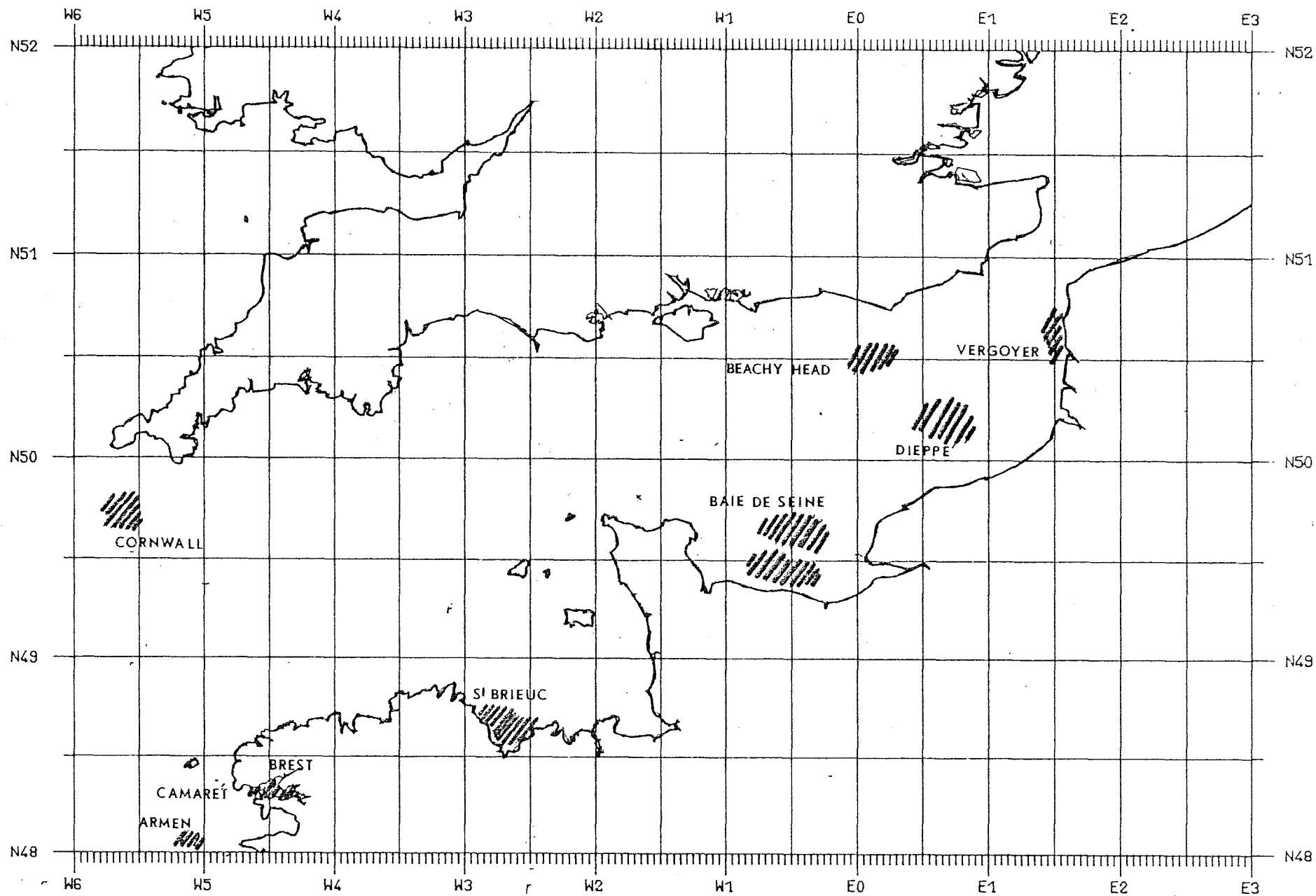


FIGURE 8

CARTE DES GISEMENTS ETUDIES

principalement d'animaux âgés. Les animaux échantillonnés proviennent de pêche commerciales au cours des saisons de pêche 1975/76 et 1976/77. Bien que peu productifs, les apports réguliers ont permis de mesurer 2 805 tailles aux anneaux.

c) Le gisement de Camaret

Très proche de la rade de Brest, ce gisement est une petite tache de forte densité de jeunes animaux, et récemment remis en exploitation. On tentera plus loin d'analyser ses relations avec le gisement de Brest. L'absence d'animaux âgés n'a pas permis d'établir une courbe de croissance correcte. Les échantillons proviennent de pêches expérimentales effectuées de janvier 1977 à juillet 1978.

d) Le gisement de Cornouaille britannique (Cornwall)

Cet échantillon provient des débarquements des navires de Penzance. La pêche a été faite en Juillet 1977 au sud-est des Scilly par 90 m de profondeur. Le gisement, comparable à celui d'Armen, donne lieu à une exploitation durant l'été. 443 hauteurs aux anneaux ont été mesurées.

e) Le gisement de la baie de St Brieuc

Gisement très important par la densité de coquilles St Jacques et par l'exploitation qui en résulte (en moyenne 10 000 tonnes annuelles, soit 50 % de la production française), c'est également le plus fréquemment échantillonné. Un problème particulier se pose ici, car le taux d'exploitation est si intense que pour obtenir des individus âgés on a dû utiliser des échantillons provenant de zones moins exploitées, c'est-à-dire difficiles d'accès. Procéder ainsi revient à négliger a priori les hétérogénéités spaciales dans la croissance. En fait, c'est à ce moment même qu'on a dû se poser le problème d'une hétérogénéité possible. Ce problème est obligatoirement esquivé

lorsqu'on échantillonne, comme c'est le cas pour d'autres gisements, des apports commerciaux : un trait de drague de deux heures sur le fond, le mélange de coquilles provenant de plusieurs traits suffit à effacer l'hétérogénéité spatiale. Le problème sera abordé au chapitre 3. 2 852 hauteurs aux anneaux ont été mesurées, principalement sur les débarquements des saisons de pêche 1974/75, 1975/76 et 1976/77.

f) Le gisement de la baie de Seine

Fraction importante du gisement de la Manche est, il fournit en moyenne 2 000 tonnes par saison. Nous le subdiviserons pour les besoins de l'étude en une partie côtière et une partie dite "large", lesquelles pourront être elles-mêmes subdivisées en sous secteurs, déterminés en fonction des distinctions faites par les pêcheurs, et correspondant à des différences réelles (voir chapitre 3). 2 647 hauteurs aux anneaux ont été mesurées soit sur échantillonnage des apports commerciaux, soit au cours de pêches commerciales ou expérimentales, pendant les saisons de pêche 1975/76 et 1976/77.

g) Les gisements du large de Dieppe et de Beachy Head

L'appellation "Dieppe" regroupe des échantillons prélevés sur les pêches effectuées dans le secteur nord ouest de Dieppe, au centre du bassin est de la Manche (657 mesures). L'échantillon "Beachy-Head" a été effectué à bord d'un navire dieppois, au cours d'une marée effectuée à 15 milles dans le sud ouest de la pointe de Beachy Head (1 063 mesures).

h) Le gisement du Vergoyer

Secteur particulier de la côte du Boulonnais, la zone des ridins du Vergoyer a été échantillonnée en juin 1978. Les 286 mensurations proviennent des pêches effectuées par le NO. CRYOS au cours de la campagne ECOMANCHE 1978.

i) Autres données

Les données de MASON (1958) ont permis de calculer les paramètres de croissance pour le gisement de l'île de Man. On supposera que, malgré l'écart qui sépare le travail de MASON de celui-ci (20 ans) les différences observées ne proviennent pas d'une modification de la croissance au cours du temps.

Enfin, un échantillon de valve gauche de *Pecten maximus* provenant du débarquement de Fuengirola (mer d'Alboran, Méditerranée) le 20 mars 1977 a été fourni par J. CANO, du laboratoire d'océanographie de Malaga. La profondeur de pêche est de 22 m. Faute d'anneaux hivernaux lisibles, la croissance annuelle n'a pu être étudiée sur cet échantillon ; il entre en revanche dans les études de biométrie (chapitre 4).

13.2. Méthodes

a) Détermination de l'âge

Par rapport à d'autres espèces marines exploitées, et en particulier les poissons, *Pecten maximus* possède l'avantage d'inscrire son âge par des anneaux provoqués par le ralentissement hivernal de la croissance, déjà décrits pour l'espèce par TANG (1941), GIBSON (1956), FAURE (1956), BUESTEL et LAUREC (1976). La croissance peut donc être déterminée par la mesure de la taille à l'anneau, représentant la taille de l'animal à la fin de l'hiver correspondant. Ainsi, à partir d'un nombre relativement faible d'individus âgés (Armen par exemple) peut-on, par sommation, disposer d'un nombre raisonnable de mesure de taille à un âge donné. Cependant, cette méthode présente un premier inconvénient : un même animal donne autant de mesures qu'il a d'anneaux lisibles ; il est ainsi présent dans toute une série de mensurations. Par exemple, un individu affecté d'une faible croissance abaissera la moyenne des tailles à tous les âges où il a été mesuré ; ceci n'est pas important lorsqu'on dispose d'un nombre suffisant d'animaux, mais on entrevoit dans

quelle mesure les hétérogénéités spaciales, temporelles et individuelles peuvent affecter les mesures.

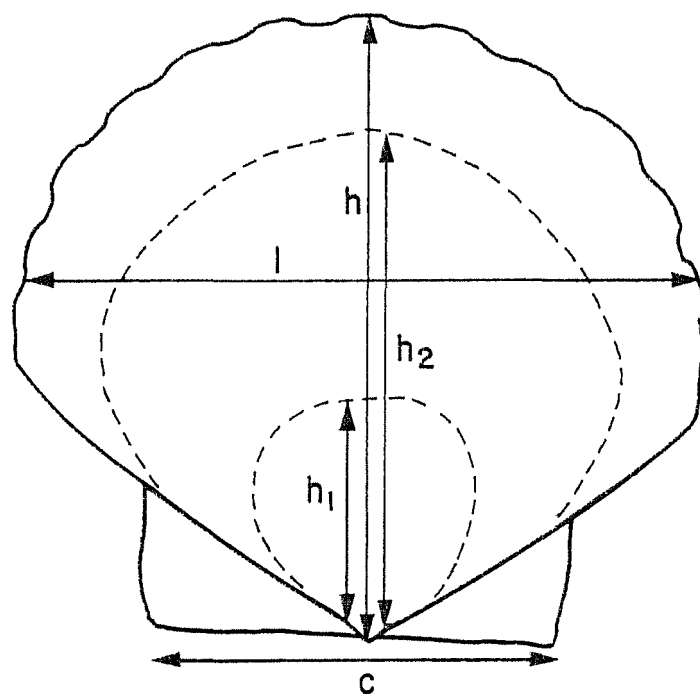
Un deuxième inconvénient réside dans le fait que l'expérience venant, l'expérimentateur est amené à écarter les lectures les plus difficiles, ce qui peut introduire un biais car on peut alors craindre l'élimination systématique d'animaux à croissance différente de la moyenne. Au contraire, la recherche systématique d'anneaux peut conduire à inventer un anneau là où il n'y en a pas, d'où un autre biais possible. C'est souvent le cas du premier anneau hivernal.

b) Mensurations

Les mensurations retenues pour les études de croissance et d'allométrie sont synthétisées dans la figure 9. Pour l'étude de la croissance, les hauteurs aux anneaux mesurées au millimètre le plus proche sont difficiles à lire et souvent peu précises lorsque les anneaux sont rapprochés. On a été conduit à éliminer toutes les mesures d'anneau au-delà du 9ème, ce qui n'affecte pas les calculs des paramètres de l'équation représentant la croissance. On constate d'ailleurs que des erreurs de lecture d'anneau sont fréquentes dans les âges supérieurs à 8 ou 9 ans (GIBSON, 1956 ; MASON, 1957).

c) Le problème de l'erreur introduite par l'observateur

Lors du dépouillement de mensurations effectuées sur 3 années d'échantillonnage est apparu un biais, introduit par les expérimentateurs eux-mêmes. En effet, on constate dans les figures 10 à 12 qu'il apparaît dans les histogrammes une succession de pics et de creux qui sont en fait des phénomènes parasites : répartis autour des valeurs rondes (mesures se terminant par un zéro ou par un cinq), ils correspondent tantôt à un rejet systématique par l'expérimentateur de la valeur ronde, tantôt au contraire à une attirance systématique pour la valeur ronde. La figure 12, qui



h = hauteur

l = longueur

c = charnière

e = épaisseur

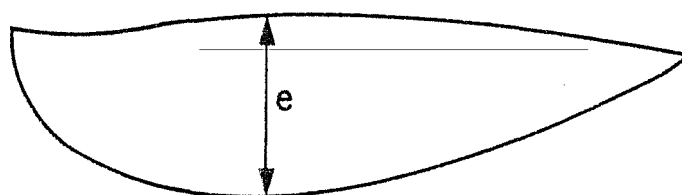


FIGURE 9

LES DIFFERENTES DIMENSIONS RETENUES POUR L'ETUDE

Exemples de biais introduits au cours de la mesure.

Figure 10

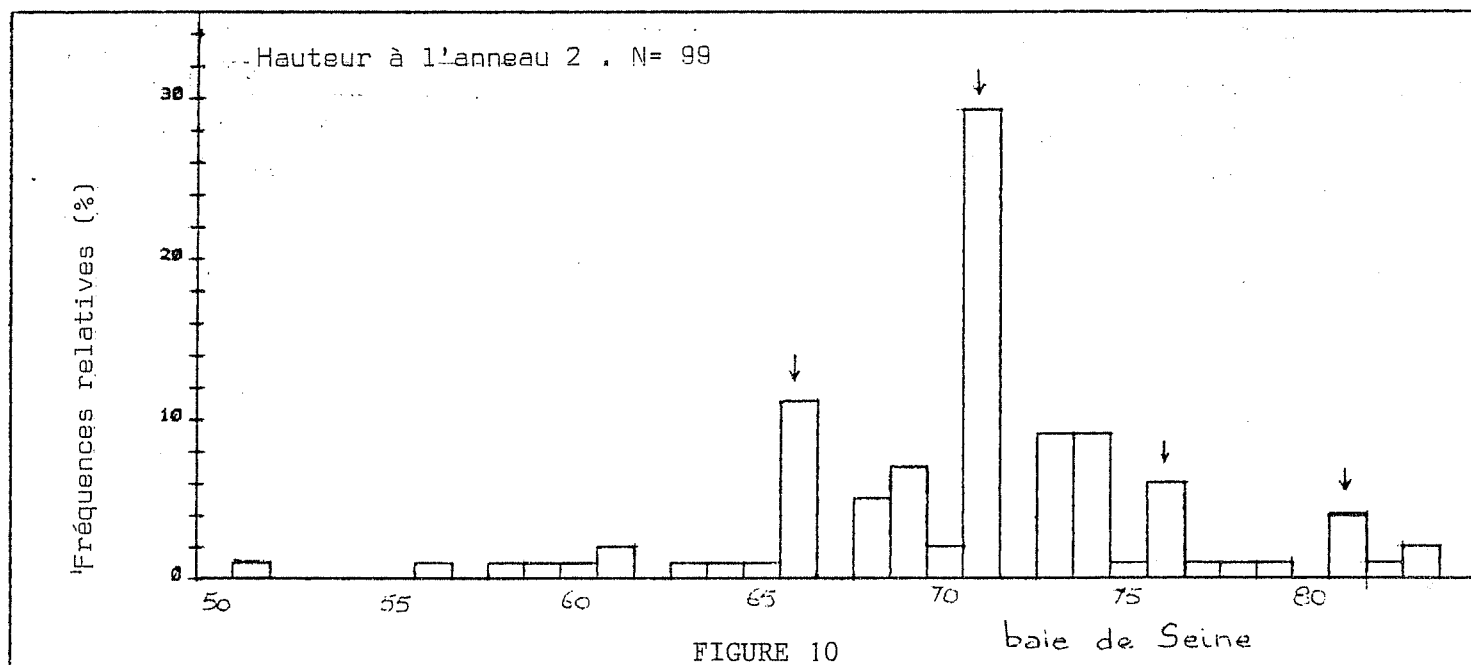
Les mesures, effectuées par un meme observateur, montrent une tendance à l'évitement des valeurs rondes 65, 70, 75, 80mm; les valeurs immédiatement supérieures sont au contraire surchargées.

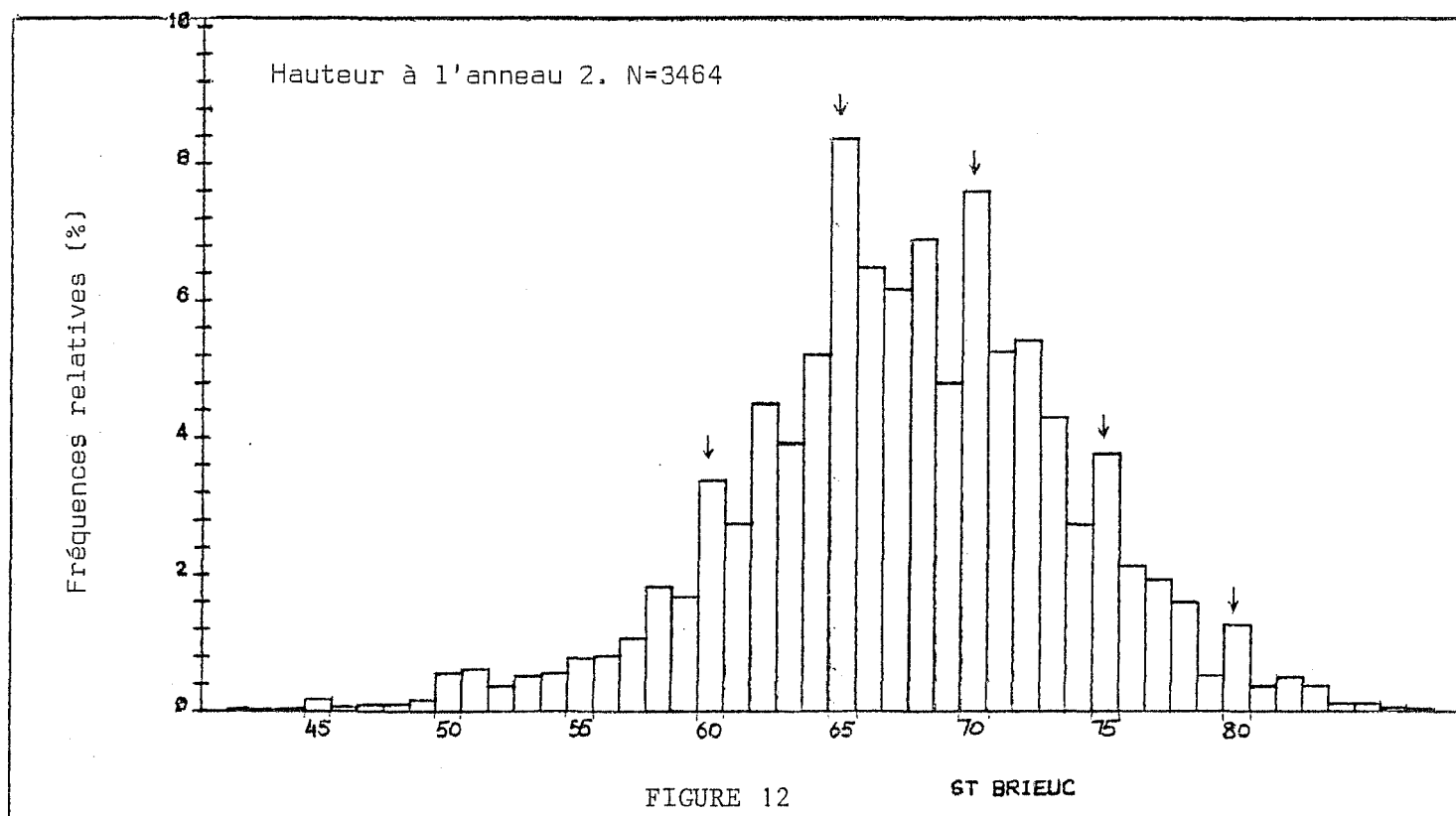
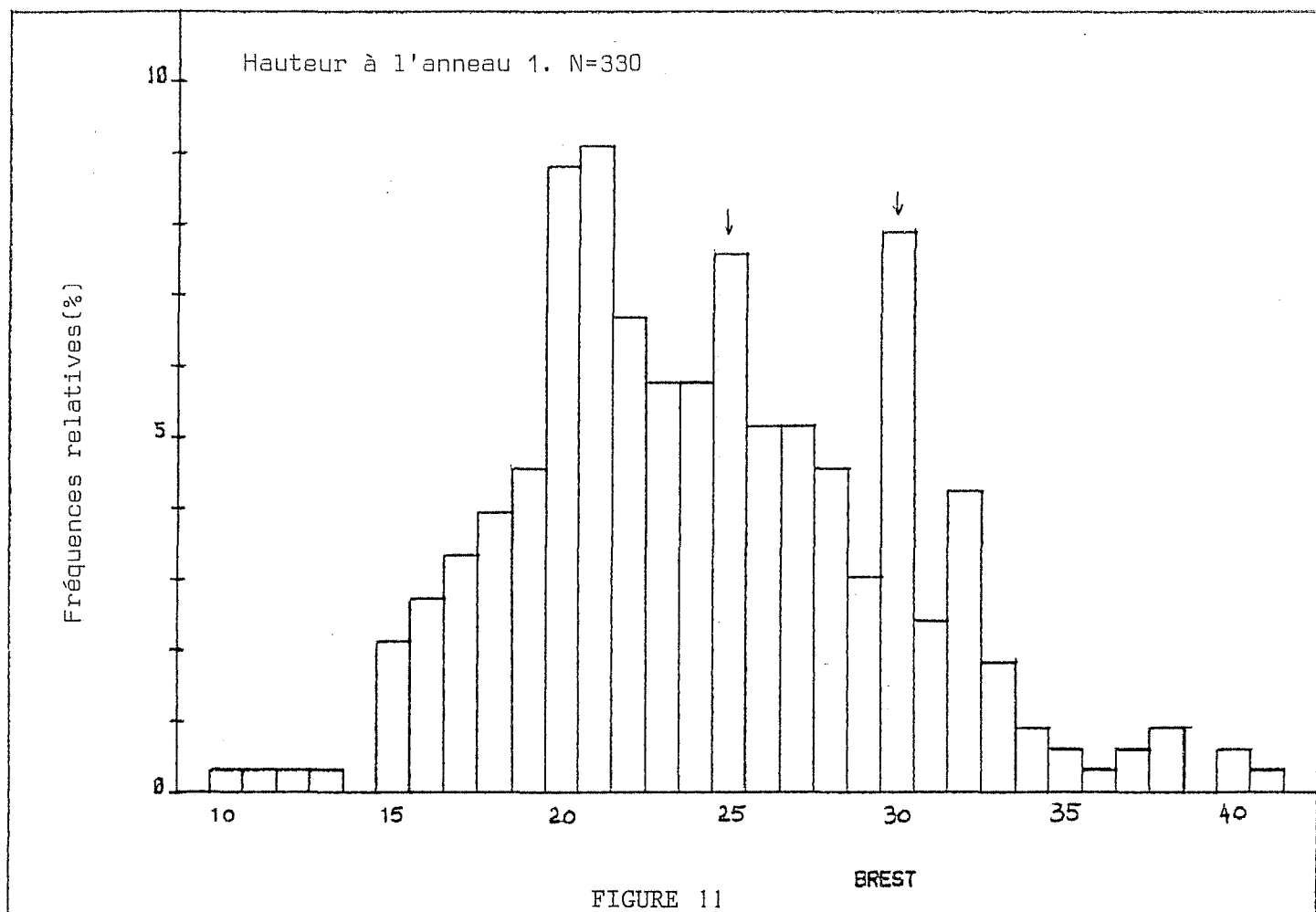
Figure 11

Série de mesures effectuées par un meme expérimentateur: on note ici la tendance inverse du cas précédent, c'est à dire une attirance pour les valeurs rondes, particulièrement 25 et 30mm.

Figure 12

Total des mensurations effectuées de 1973 à 1976 pour l'anneau 2 en baie de St Brieuc par plusieurs expérimentateurs. On note une très nette tendance à charger les valeurs rondes.





correspond à une somme de mensurations effectuée par plusieurs expérimentateurs et à des dates successives montre que la tendance générale est à une attirance pour les valeurs rondes. On a également pu constater qu'un même expérimentateur, prévenu du biais qu'il introduisait lors d'un échantillonnage, pouvait tomber dans le biais inverse à l'échantillonnage suivant. En fait, il est quasiment impossible de ne pas introduire de tels biais lors de mensurations systématiques, effectuées par plusieurs personnes.

Ces biais ont une importance car, lors de traitements statistiques tels que la séparation d'une famille de gaussiennes (chapitre 3, 3.1), un lissage est nécessaire afin de résorber l'erreur sur l'ensemble des mesures, et une partie de l'information disparaît au cours de cette opération. Par exemple, prenons la distribution des fréquences de taille de la figure 12. Essayons un ajustement à une loi normale. En l'absence de lissage on obtient :
distribution théorique : $\bar{x} = 67,94$; $\sigma = 6,12$
 $\chi^2 = 248$ pour 33 degrés de liberté
probabilité = 0,000
soit une probabilité nulle.

Après un lissage par la méthode des moyennes mobiles d'ordre 5, répartissant l'erreur sur les valeurs rondes sur l'ensemble des classes de taille, on obtient :
distribution théorique : $\bar{x} = 67,98$; $\sigma = 5,97$
 $\chi^2 = 32$ pour 29 degrés de liberté (perte de 4 ddl)
probabilité = 0,337 (acceptable).

Le lissage a donc rendu l'ajustement possible. On a bien réparti l'erreur, mais on a aussi peut-être gommé une partie de la variabilité due à autre chose qu'à l'erreur de mesure.

Sans vouloir entrer dans le détail, disons tout de même que l'ajustement à une loi normale est un artifice de calcul. Dans le cas d'une hauteur à l'anneau, il n'existe pas de vraie distribution normale (celle-ci va de $-\infty$ à $+\infty$, ce qui n'existe pas dans la nature). Il serait plus intéressant de

tester la symétrie de notre distribution : une dissymétrie peut avoir une signification biologique ; les individus à croissance lente seraient plus nombreux que ceux à croissance rapide, ou inversement. On peut aussi tester l'aplatissement de la distribution. Il existe pour cela des tests (tests de "skewness" et de "kurtosis"). Mais on peut douter de l'efficacité de tels tests dans notre cas, où le lissage par les moyennes mobiles absorbe une partie des écarts à la normalité.

CHAPITRE 2

ETUDE DE LA CROISSANCE SELON VON BERTALANFFY SUR SEPT GISEMENTS

2.1. DESCRIPTION DE LA CROISSANCE PAR LA FONCTION DE VON BERTALANFFY

Sans entrer dans le détail du raisonnement de Von BERTALANFFY (1938), et résumée par BEVERTON et HOLT (1957), on rappellera que la démarche de Von BERTALANFFY consiste à considérer un organisme vivant comme un système de réactions chimiques, et à grouper les phénomènes physiologiques responsables de la masse d'un individu à un quelconque instant en anabolisme et catabolisme, respectivement proportionnels à la surface d'absorption et au poids. Postulant qu'un organisme croît de façon isométrique et conserve un poids spécifique constant, surface et poids sont proportionnels à la longueur totale.

L'expression finale de la fonction est alors :

$$L_t = L_{\infty}(1 - e^{-k(t-t_0)}) \quad (1)$$

où L_t = la taille de l'animal à l'instant t

L_{∞} = la taille maximale moyenne (assymptote)

K = paramètre à signification physiologique (métabolisme)

t_0 = instant théorique où $L = 0$. Cette valeur n'a pas, normalement, de signification biologique, la croissance des juvéniles (qui ne nous concerne pas ici) ne peut généralement pas être décrite par une fonction similaire.

Lorsqu'on sait donner l'âge de l'animal sur lequel on travaille, comme c'est le cas pour *Pecten maximus*, on choisit $(t-t_0) = 1$ an. Il suffit alors de disposer de mesures de L aux années t_1, t_2, t_3 , etc... Théoriquement, trois années suffisent pour établir une courbe de croissance annuelle.

Cependant, plus on dispose de mesures pour les années au-delà de la 3ème, meilleur est la précision sur L_{∞} .

Une modulation de la courbe de croissance décrite par l'équation (1) a été obtenue par URSIN (1963) en introduisant la température comme paramètre supplémentaire, ou encore un temps physiologique ou interne (BUESTEL et LAUREC, 1975 ; ANTOINE, ARZEL, LAUREC et MORIZE, 1976). On verra plus loin que pour une même évolution moyenne des températures, deux courbes de croissance peuvent être significativement différentes. D'autre part, la notion de temps interne est encore théorique. Les modalités du ralentissement hivernal de la croissance sont encore mal connue d'un gisement à l'autre, et on peut supposer que la phase de ce temps interne dépend, selon les gisements, de l'âge de l'animal, du rythme saisonnier et des écarts annuels aux conditions moyennes (température en particulier). La prépondérance de l'un ou l'autre de ces stimuli pourrait également varier d'un gisement à l'autre.

Le plus raisonnable est donc d'utiliser l'équation (1) pour comparer les croissances moyennes d'un gisement à l'autre.

Le modèle de VON BERTALANFFY a déjà été utilisé pour décrire la croissance de plusieurs bivalves. On citera : *Siliqua patula* (TAYLOR, 1959), *Cardium corbis* (TAYLOR, 1960) *Cardium edule* (HANCOCK, 1965), *Venerupis pullastra* (JOHANNENSEN, 1973). Chez les Pectinidés, le même modèle a été appliqué à la croissance de *Patinopecten caurinus* (HAYNES et HITZ, 1971), *Placopecten magellanicus* (POSGAY, 1976), *Chlamys opercularis* (BROOM, 1976), *Chlamys varia* (CONAN et SHAFEE, 1977), *Pecten maximus* (BUESTEL et LAUREC, 1975 ; ANTOINE et al., 1976).

2.2. METHODE D'AJUSTEMENT

La méthode utilisée est celle décrite par ABRAMSON et TOMLINSON (1961), selon le programme écrit et publié par ABRAMSON (1971). Ce programme est adapté

au cas où les intervalles de temps entre les mesures de longueurs sont constants : c'est bien le cas ici, puisqu'on considère que l'intervalle de temps entre deux anneaux hivernaux est constant et égal à 1 an. Cette méthode d'ajustement présente l'avantage de ne nécessiter aucune transformation des variables ; on rappellera à cet égard que toute transformation des variables modifie les relations entre ces variables (RICKER, 1973).

L'ajustement se fait par la méthode des moindres carrés, selon le processus suivant : soit L_i l'estimation de la hauteur de l'animal à l'instant t_i (c'est-à-dire la taille à l'anneau i). L_i et t_i sont liés par la relation :

$$L_i = L_{\infty} (1 - e^{-k(t_i - t_0)})$$

Le programme regroupe l'ensemble des L_i pour N individus à l'instant t_i et travaille alors à partir de la hauteur moyenne $\bar{L}_i$. L'ajustement consiste à minimiser la somme des carrés suivante :

$$\sum_i (\bar{L}_i - L_{\infty}(1 - e^{-k(\bar{t}_i - t_0)})^2 \cdot N_{i,L_i}$$

L'ajustement a été fait sur l'ordinateur CII 10070 du C.O.B. Cet ajustement peut être pratiqué sans hypothèse probabiliste. Ces hypothèses deviennent nécessaires si on veut tenter une inférence statistique quant à la valeur des paramètres K , L_{∞} et t_0 . Pour poser clairement ces hypothèses, il faut avoir présent à l'esprit qu'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 : on sait déjà qu'un seul individu peut participer à l'évaluation de la croissance autant de fois qu'il a d'anneau, et répercuter son poids individuel (au sens statistique du mot) sur des mesures supposées indépendantes. Ces écarts aux conditions théoriques font qu'on doit considérer les intervalles de confiance fournis d'après le programme d'ABRAMSON comme des indications.

2.3. VARIABILITE

Nous avons vu qu'on étudiait pour chaque gisement une croissance moyenne, au cours d'un intervalle de temps au maximum égal à 9 ans, âge au-delà duquel on cessait de mesurer les anneaux. A l'intérieur de chaque zone, la croissance moyenne est susceptible de varier. Une étude de cette variation, dans le temps et dans l'espace, fera l'objet du chapitre suivant. Mais une approche différente pouvait être imaginée, qui consisterait à comparer les paramètres individuels L^∞ , K et t_0 , ce qui semble possible puisqu'il suffit que 3 anneaux existent pour calculer, individuellement, ces paramètres. En fait, l'ajustement de la croissance au modèle de VON BERTALANFFY n'est pas parfait : on n'aurait qu'une estimation des paramètres, et il existe toujours des résidus. Ainsi, en tentant de calculer les paramètres individuels selon la méthode d'ABRAMSON-TOMLINSON, on s'aperçoit qu'une corrélation négative très nette apparaît entre les estimations de K et L^∞ des différentes coquilles. En fait, ce résultat est au moins pour une part dû à un artefact, la corrélation entre les résidus entrant ici en ligne de compte et pouvant alors masquer la corrélation supposée entre L^∞ et K . En effet, supposons L^∞_M , K_M , t_{0M} les vraies valeurs pour une population donnée. On approchera les valeurs L^∞_i , K_i et t_{0i} d'un échantillon par des estimations :

$$\begin{aligned}\tilde{L^\infty_i} &= L^\infty_i + \epsilon L^\infty_i \\ \tilde{K_i} &= K_i + \epsilon K_i \\ \tilde{t_{0i}} &= t_{0i} + \epsilon t_i\end{aligned}$$

ϵL^∞_i , ϵK_i et ϵt_i sont les résidus introduits par les méthodes et les erreurs d'estimations. Si on veut étudier la relation entre L^∞_i et K_i , on passera par la covariance :

$$\begin{aligned}\text{COV}(\tilde{L^\infty_i}, \tilde{K_i}) &= \text{COV}(L^\infty_i + \epsilon L^\infty_i, K_i + \epsilon K_i) \\ &= \text{COV}(L^\infty_i, K_i) + \text{COV}(\epsilon L^\infty_i, \epsilon K_i)\end{aligned}$$

la difficulté provient ici du fait qu'on ne connaît pas la force de la corrélation entre les résidus ϵL^∞_i , ϵK_i et ϵt_{0i} qui existe certainement. On peut,

sans la démontrer, l'imaginer aisément : toute surestimation sur L^∞ sera compensée, dans l'ajustement, par une sous-estimation de K et inversement.

L'étude de l'hétérogénéité des croissances individuelles par comparaison des paramètres individuels n'est donc pas envisageable.

2.4. RESULTATS

Les paramètres de l'équation de VON BERTALANFFY sont portés dans le tableau 2.1 ; les hauteurs à l'anneau observées et calculées après ajustement figurent dans les tableaux 2.1 à 2.5 avec l'effectif par anneau, l'erreur de la moyenne et la variance de la variable. La figure 13 représente les courbes théoriques de croissance pour chaque gisement tracées à partir des valeurs calculées des tableaux 2.1 à 2.5. La figure 14 donne les positions relatives des couples (K, L^∞) avec les intervalles et les ellipses de confiance à 5 %.

24.1. Tableaux et courbes de croissance

On remarquera tout d'abord la faible différence entre les valeurs théoriques calculées par ajustement et les valeurs observées, ces différences ne devenant importantes que dans le cas des faibles effectifs (par exemple : baie de Seine, large, anneau 8 - tableaux 2.3 et 2.4). Ceci montre que le modèle de VON BERTALANFFY décrit correctement la croissance de *Pecten maximus*. Ceci montre aussi qu'il est justifié de ne pas introduire dans les calculs les tailles aux anneaux au-delà de celles aisément lisibles, comme on l'a dit au chapitre 1. Ces mesures non seulement introduisaient plus d'imprécision que de précision dans la partie tangentielle de la courbe, mais aussi pourraient laisser croire à des pseudo-reprises de croissance. Par exemple, chez MASON (1957, tableau 2.5) on constate un écart moyen de plus de 7 mm entre le 11^e et le 12^e anneau, équivalent à l'écart entre le 6^e et le 7^e anneau.

GISEMENTS	L_{∞} erreur standard	K erreur standard	t_0 erreur standard
BREST	106,75 0,91	0,663 0,020	0,628 0,021
ARMEN	107,14 1,49	0,520 0,033	0,896 0,072
CORNWALL	116,74 1,86	0,364 0,016	0,439 0,038
ST BRIEUC	124,21 0,71	0,564 0,008	0,595 0,006
BAIE DE SEINE CÔTE	139,23 1,21	0,569 0,014	0,527 0,018
BAIE DE SEINE LARGE	138,92 1,42	0,475 0,013	0,494 0,020
BEACHY HEAD	128,94 0,87	0,484 0,010	0,648 0,018
DIEPPE	122,45 1,06	0,495 0,015	0,746 0,029
VERGOYER	130,69 0,81	0,773 0,019	0,606 0,014

ILE DE MAN d'après les données de MASON, 1957	PRINTEMPS	129,07	0,435	0,165
	AUTOMNE	124,18	0,507	0,942

Tableau 2.1. :

Paramètres de l'équation de Von Bertalanffy.

BREST
N = 2805

ANNEAU	HAUTEUR THEORIQUE	HAUTEUR OBSERVEE	ERREUR DE LA MOYENNE	TAILLE ECHANTILLON	VARIANCE
1	23,36	24,35	0,306	331	31,02
2	63,78	62,66	0,213	734	33,41
3	84,61	86,51	0,184	706	23,81
4	95,34	95,85	0,231	463	24,70
5	100,87	100,57	0,266	325	23,04
6	103,72	103,26	0,383	154	22,56
7	105,19	104,51	0,559	57	19,58
8	105,94	106,18	0,859	28	17,81
9	106,33	106,43	1,232	7	20,66

ARMEN
N = 242

1	-	-	-	-	-
2	46,79	46,83	1,040	47	50,84
3	71,25	70,98	1,140	47	61,08
4	85,80	86,34	0,888	44	34,69
5	94,45	94,25	0,804	40	25,86
6	99,59	99,10	0,960	29	26,73
7	102,65	102,77	1,103	22	26,77
8	104,47	104,92	1,575	13	32,25

CORNWALL
N = 443

ANNEAU	HAUTEUR THEORIQUE	HAUTEUR OBSERVEE	ERREUR DE LA MOYENNE	TAILLE ECHANTILLON	VARIANCE
1	21,55	23,25	0,998	61	60,76
2	50,58	47,53	1,099	76	91,79
3	70,76	70,67	0,959	76	69,90
4	84,78	87,06	0,757	72	41,26
5	94,53	95,75	0,598	65	23,24
6	101,30	100,75	0,692	51	24,42
7	106,01	104,42	0,788	31	19,25
8	109,28	107,00	1,312	9	15,49
9	111,56	106,50	3,500	2	4,95

Tableau 2.2. :

Hauteurs calculées et observées sur les gisements de Brest, Armen et Cornwall.

BAIE DE
SEINE
Côte
N = 1349

ANNEAU	HAUTEUR THEORIQUE	HAUTEUR OBSERVEE	ERREUR DE LA MOYENNE	TAILLE ECHANTILLON	VARIANCE
1	32,88	34,45	0,635	82	33,06
2	79,04	78,12	0,280	629	49,31
3	105,16	107,14	0,301	410	37,15
4	119,95	118,17	0,461	177	37,62
5	128,32	126,80	0,870	45	34,06
6	133,05	136,20	1,772	5	3,96
7	135,73	138,00	0,000	1	0,00

BAIE DE
SEINE
Large
N = 1298

1	29,67	31,01	0,626	67	26,21
2	70,96	70,38	0,231	617	32,95
3	96,65	97,77	0,364	388	51,41
4	112,63	112,08	337	170	19,27
5	122,56	120,77	0,752	40	22,66
6	128,75	127,09	1,492	11	24,50
7	132,59	135,00	2,121	4	4,24
8	134,98	143,00	0,000	1	0,00

BEACHY
HEAD
N = 1063

1	20,18	23,35	0,418	68	11,90
2	61,92	59,59	0,397	281	44,22
3	87,64	29,11	0,435	233	44,09
4	103,49	105,08	0,440	190	36,72
5	113,26	113,21	0,468	161	35,28
6	119,27	118,64	0,694	86	41,47
7	122,98	120,61	1,118	36	45,02
8	125,27	120,50	3,819	6	9,35
9	126,68	112,50	0,500	2	0,71

Tableau 2.3. :

Hauteurs calculées et observées sur les gisements de la baie de Seine et Beachy Head.

NAISSANCE	PRINTEMPS		AUTOMNE	
ANNEAU	HAUTEUR MOYENNE OBSERVEE	EFFECTIF	HAUTEUR MOYENNE OBSERVEE	EFFECTIF
1	35,7	28	20,0	4
2	67,7	49	50,1	173
3	90,0	64	80,8	574
4	104,8	48	98,5	361
5	107,0	11	107,3	330
6	120,6	8	114,9	245
7	115,8	3	117,7	103
8	124,2	6	122,8	40
9			124,0	40
10			127,4	16
11			128,8	14
12			134,4	8

Tableau 2.5. :

Hauteurs observées par classe d'âge en fonction de la période de naissance : données de MASON (1957).

ANNEAU	2	3	4	5	6	7	8
"t"	0,306	0,140	0,529	1,494	1,178	0,898	1,066
ddl	121	121	114	103	78	51	20
valeur limite de "t" 5% pour ddl $\geq$ 60 : 2,00							

Tableau 2.6. :

Comparaison des hauteurs aux anneaux 2 à 8 entre Armen Cornwall.

DIEPPE
N = 657

ANNEAU	HAUTEUR THEORIQUE	HAUTEUR OBSERVEE	ERREUR DE LA MOYENNE	TAILLE ECHANTILLON	VARIANCE
1	14,46	24,50	2,104	8	34,81
2	56,63	54,80	0,415	158	27,04
3	82,34	83,92	0,414	163	28,09
4	98,00	98,42	0,362	158	20,70
5	107,55	106,83	0,438	116	17,39
6	113,37	112,31	0,870	32	24,20
7	116,92	116,60	1,440	15	31,14
8	119,08	121,50	2,643	6	6,47
9	120,40	114,00	0,000	1	0,00

VERGOYER
N = 286

1	34,36	34,16	0,495	56	13,72
2	86,24	86,91	0,681	66	30,61
3	110,18	109,66	0,550	65	19,66
4	121,23	120,74	0,784	46	28,20
5	126,32	125,91	1,009	33	33,60
6	128,68	130,23	1,468	13	28,02
7	129,76	131,83	1,956	6	4,79
8	130,26	134,00	0,000	1	0,00

ST BRIEUC
N = 2852

1	25,35	25,58	0,146	754	16,07
2	67,99	67,39	0,178	1183	37,48
3	92,23	93,80	0,245	566	33,97
4	106,03	105,18	0,404	250	40,80
5	113,87	111,94	0,908	66	54,41
6	118,33	118,00	1,043	33	35,90

Tableau 2.4. :

Hauteurs calculées et observées sur les gisements de Dieppe, Vergoyer et St Briec.

Total des mesures : 10995.

MASON n'interprète pas ces écarts, mais on peut les attribuer tant au petit nombre de mesures aux anneaux 11, 12 et 13 qu'aux erreurs de lectures d'âge, *Pecten maximus* pouvant atteindre 15 à 18 ans. Il est très peu probable qu'un animal dont la croissance suit depuis aussi longtemps une croissance de type VON BERTALANFFY se modifie aussi profondément. De telles pseudo-reprises de croissance peuvent être vues chez d'autres espèces. Citons par exemple les observations de ZUPANOVIC (1968) en Méditerranée sur le merlu : une première inflexion dans la courbe (vers 3 ans) est attribuée à un changement de régime alimentaire et une migration, mais une "reprise" entre 7 et 8 ans, non interprétée par l'auteur, provient probablement d'une confusion entre les anneaux sur les otolithes au-delà du 7^e.

La superposition des courbes (figure 13) montre qu'il existe des différences importantes d'un gisement à l'autre. Ces différences résident tant dans les tailles au même âge que dans la cambrure des courbes. On voit par exemple qu'au 2^e anneau il y a un écart voisin du simple au double (47 à 86 mm) entre les courbes théoriques des gisements d'Armen et du Vergoyer. Le même écart ou presque subsiste encore au 7^e anneau (103 à 136 mm) entre le gisement d'Armen ou Cornwall et la baie de Seine. Notons que, pour des raisons invoquées au chapitre 1 on ne comparera pas les tailles à l'anneau 1, car malgré l'intérêt que représente la connaissance de l'âge au 1^{er} hiver comme indicateur possible de la "date de naissance", le biais introduit à la lecture de l'anneau ne permet pas de comparer. Il serait intéressant de vérifier si l'ajustement en pâtit, en comparant les ajustements obtenus en tenant compte ou non de la taille à l'anneau 1.

Ces différences ont un impact direct sur l'exploitation et la gestion rationnelle des stocks. En effet, une taille limite légale unique est appliquée à l'ensemble des gisements français. On constate qu'une telle réglementation, choisie tant par méconnaissance de la croissance que par souci de simplification modifie complètement le régime d'exploitation d'un gisement à

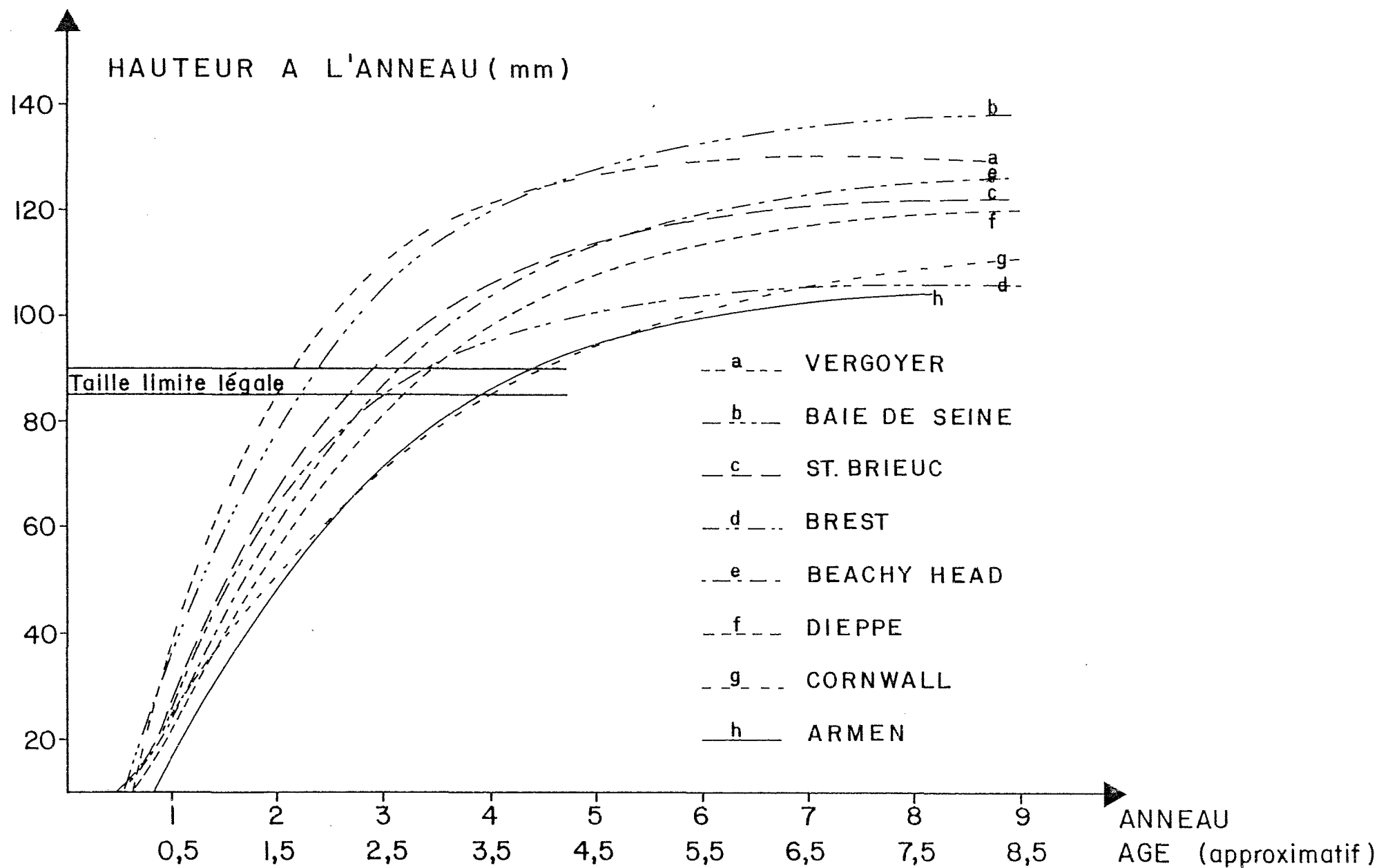


FIGURE 13
 COURBES THEORIQUES DE CROISSANCE
 POUR LES DIFFERENTS GISEMENTS ETUDIES

l'autre : l'âge à la première capture passe de 1,5 année au Vergoyer à 4 ans sur Armen ; pour les gisement à fort taux d'exploitation, comme la baie de Seine et la Manche centrale, il passe de 2 à 3 ans. A l'extrême, une taille limite optimale de 3 ans déterminée pour un gisement à forte croissance et appliquée à l'ensemble des gisements conduirait à fermer l'exploitation d'autres stocks où la croissance est médiocre (Brest, Armen, Cornwall). Il se trouve qu'une telle mesure toucherait surtout, du côté français, les gisements à faible densité. Cependant, un gisement tel que celui de la rade de Brest pourrait être reconstitué par repeuplement et aquaculture extensive. La gestion d'un tel stock impliquerait une réglementation sur la taille strictement adaptée au nouveau stock.

On peut comparer les tailles à un même anneau d'un gisement à l'autre au moyen d'un test "t", portant sur les moyennes observées (tableaux 2.1 à 2.4). Il en résulte la confirmation de l'observation des courbes, et seules les tailles aux anneaux 2 à 8 des courbes "Armen" et "Cornwall" ne diffèrent pas significativement (tableau 2.6). Pour toutes les autres courbes les différences sont significatives, les intervalles de confiance ne se recouvrant même pas.

Remarque

Le calcul du test "t" suppose une égalité des variances des deux variables étudiées. Cette condition n'est pas remplie, loin s'en faut puisque tous les tests F appliqués d'une variance à l'autre pour un même anneau indiquent une différence significative. Cette différence est, du point de vue biologique, beaucoup plus vraisemblable qu'une égalité : on mesure un paramètre qui est évidemment affecté par les conditions écologiques et il est normal de constater des différences. Rappelons aussi que dans le cas des échantillons provenant de pêches commerciales, ou encore lorsqu'on a mélangé des échantillons provenant de deux secteurs a priori écologiquement différents, on néglige l'hétérogénéité spatiale du paramètre étudié (la croissance annuelle).

On néglige aussi l'hétérogénéité temporelle, c'est-à-dire la différence de croissance annuelle d'une classe d'âge à l'autre, due soit à des fluctuations dans les dates de recrutement, soit à des conditions écologiques particulières. Ces variations sont incluses dans la variance, et expliquent en partie les écarts de variance d'un anneau à l'autre et d'un gisement à l'autre. On remarquera toutefois que les écarts ne sont jamais très forts : les variances sont généralement comprises entre 20 et 40 (tableaux 2.1 à 2.4), les plus forts écarts (anneau 2 : Brest et Cornwall) pouvant provenir d'un bimodalisme dû à deux périodes de recrutement (voir chapitre 3).

24.2. Comparaisons des paramètres K et L_{∞}

Une manière originale de comparer les croissances d'un même animal entre différents gisements consiste à porter sur un graphique les couples des valeurs de K et L_{∞} de chaque courbe de croissance (ANTOINE et al., 1976 ; DJABALI et YAHIAOUI, 1978). Pour cela il est nécessaire de délimiter le domaine de confiance attribuable à chaque couple de valeur. On choisira ici l'ellipse de confiance (ANTOINE et al., 1976) dont on donnera une définition sommaire.

L'ellipse de confiance regroupe l'ensemble des hypothèses sur l'estimation de deux variables qu'on ne peut rejeter dans un test à 5 ou 1 %. S'il n'existait aucune corrélation entre les erreurs faites sur les deux variables, ce domaine serait un cercle centré sur la valeur moyenne. L'allongement en ellipse du domaine de confiance est fonction de la corrélation introduite par le fait que, à l'ajustement, toute surestimation sur l'une des variables se traduit par une sous-estimation sur l'autre⁽¹⁾. Lors d'ajustements linéaires,

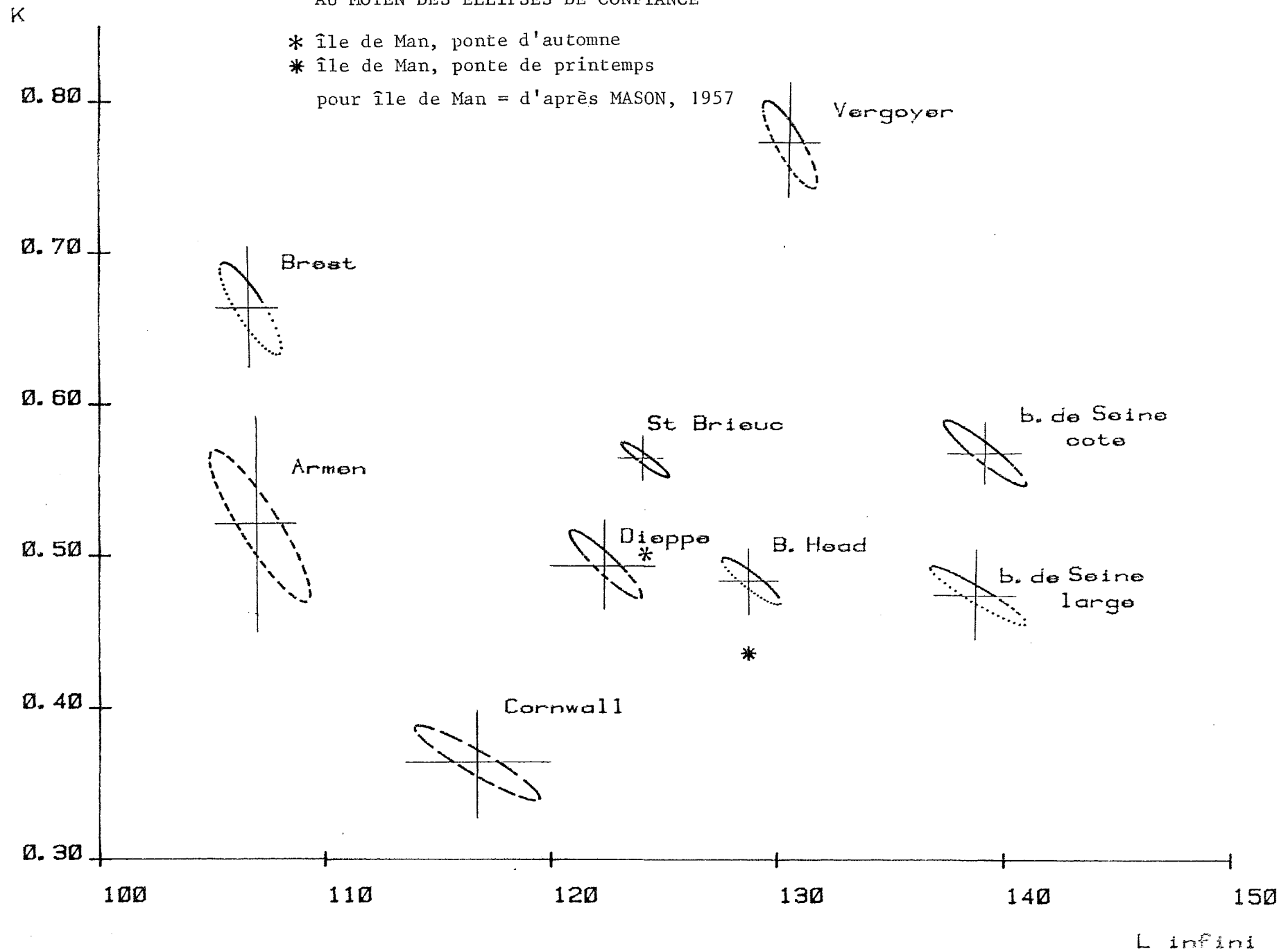
(1) Cette corrélation est en partie due à un artefact ; il faut se garder de lui attribuer systématiquement une valeur biologique. En effet, lorsqu'on compare des paramètres entre eux, on ne dispose que d'estimations des vraies valeurs. Ainsi, si $(\tilde{a}_i, \tilde{a}_j)$ sont les estimations des vraies valeurs (a_i, a_j) , on les comparera à partir des différences $(\tilde{a}_i - \tilde{a}_j)$.

$$(\tilde{a}_i - \tilde{a}_j) = (\tilde{a}_i - a_i) + (a_i - a_j) + (\tilde{a}_j - a_j)$$

Les vraies valeurs $(a_i - a_j)$ sont encadrées par des erreurs d'estimation dont la part dans le calcul est inconnue et qui peuvent entraîner des corrélations artefact.

FIGURE 14

COMPARAISON DES PARAMETRES K ET L_{∞}
AU MOYEN DES ELLIPSES DE CONFIANCE



le domaine de confiance à la forme d'une ellipse (exemple de variables : pente et ordonnée à l'origine d'une droite de régression prédictive). Pour des ajustements non linéaires tels que pour l'estimation des paramètres de VON BERTALANFFY, le domaine devient une surface complexe et incalculable. L'ellipse de confiance peut quand même être utilisée à titre indicatif (DRAPER et SMITH, 1967). Le non recouvrement de deux ellipses indique une différence significative. Signalons que l'ellipse de confiance ne doit pas être systématiquement utilisée comme test de comparaison (voir chapitre suivant). On lui préfère des tests plus précis tels que l'analyse de variance. Cependant, on peut éviter par ce moyen l'obligation d'homogénéité des variances résiduelles. Pour comparer les couples (K, L_{∞}) on n'a utilisé aucun test statistique, le caractère "indicatif" des données de calculs fournies par le programme d'ajustement ne le permettant pas. Le tracé des ellipses permet de s'assurer qu'il n'y a pas de superposition des domaines de confiance, rendant vaine toute tentative d'interprétation basée sur une différence.

Sur la figure 14 sont également portés les couples (K, L_{∞}) obtenus d'après les données de MASON, sans intervalle ni ellipses, faute de données suffisamment précises. On note la dispersion des ellipses qui ne se recouvrent pas, même pour les gisements d'Armen et de Cornwall, pour lesquels les tailles aux anneaux ne différeraient pas significativement. La simple comparaison des tailles ne permet donc pas de déduire l'égalité des courbes de croissance en cas d'absence de différence significative.

La distribution des valeurs de K et L_{∞} semble se faire selon trois gradients :

- un gradient géographique : de Brest vers St Brieuc et la baie de Seine, ou vers l'île de Man : la diminution de K semble aller de pair avec une augmentation de L_{∞} . Le gradient géographique se traduirait soit par une diminution des températures moyennes du sud vers le nord, soit par le passage d'un milieu océanique à un milieu plus continental d'ouest en est. Selon l'interpré-

tation strictement métabolique de VON BERTALANFFY, une augmentation de K liée à une diminution de L_{∞} laisse supposer que le catabolisme augmenterait plus vite que l'anabolisme.

- un gradient de profondeur : de Brest vers Armen, de la côte vers le large en baie de Seine, on constate un effet différent, correspondant à une diminution de K ne s'accompagnant pas cette fois d'une augmentation de L_{∞} . Les gisements de Cornwall et de la Manche Centrale (Dieppe et Beachy Head) représentent la mixité des gradients géographique et bathymétrique. Ceci traduirait, toujours selon l'interprétation strictement métabolique, une diminution dans les mêmes proportions de l'anabolisme et du catabolisme.
- un gradient trophique : le gisement du Vergoyer présente une croissance tout à fait exceptionnelle par la valeur très élevée de K . Le gisement côtier de la baie de Seine semble lui aussi nettement favorisé par rapport au gradient géographique. Cela signifierait une forte activité métabolique, avec un catabolisme élevé (forte valeur de K), alliée à des conditions trophiques particulièrement favorables, et donc à un anabolisme élevé (K et L_{∞} élevés). Signalons que quelques mesures effectuées par PRIOL (1930) sur le banc du Vergoyer en 1928 semblent indiquer, bien que l'auteur ne signale pas s'il s'agit de la hauteur ou de la longueur, qu'une forte croissance soit le fait de ce gisement depuis de nombreuses années.

2.5. INTERPRETATION

Les variations de la croissance selon la distribution géographique ont été décrites chez de nombreuses espèces de Bivalves : *Mercenaria mercenaria* (ANSELL, 1968), *Callista chione*, *Tivella stultorum* (HALL, 1974, 1975), *Placopecten magellanicus* (HAYNES, 1966), *Mytilus edulis* (LE GALL, 1970 ; LUBET, 1976), *Siliqua patula* (TAYLOR, 1959), *Cardium corbis* (TAYLOR, 1960). Dans tous les cas, une diminution du taux de croissance va de pair avec une latitude crois-

sante, phénomène déjà décrit pour les poissons (HOLT, 1959). L'effet principal en cause est donné comme étant la diminution des températures moyennes. Une diminution de K corrélée avec une diminution de la température moyenne est montrée par TAYLOR chez *C. corbis* et *S. patula*.

L'étude de la croissance de *Pecten maximus* sur une grande échelle géographique montre que l'espèce entre bien dans le schéma général selon lequel taille maximale et taux de croissance sont corrélés négativement, selon le gradient géographique. Mais cette relation n'est pas systématique chez cette espèce. En effet, bien que n'étant pas une espèce strictement côtière telle que les variations locales du milieu l'emporteraient sur les variations géographiques (exemple : *M. edulis*), *P. maximus* reste fortement sensible à des facteurs locaux. Il n'est guère possible après cette étude de dire quel est le facteur prépondérant. Le facteur trophique est certainement très important : la charge en matière nutritive à proximité de la côte alliée au brassage intense des eaux est probablement la raison du métabolisme élevé en baie de Somme (Vergoyer). Inversement, la diminution de la quantité de nourriture alliée à un gradient de pression seraient, autant que la température, impliqués dans la diminution du métabolisme au large de la pointe de Bretagne. De tels effets ont déjà été supposés par HAYNES et HITZ (1971) pour *Patinopecten caurinus*. Vouloir relier systématiquement croissance et quantité de phytoplancton (KIRBY-SMITH, 1970 ; HAYNES et HITZ, 1971 ; BROOM et MASON, 1978) ne semble pas être la meilleure approche, la brièveté des blooms phytoplanctoniques, dont la durée moyenne est de 15 à 30 jours au printemps ne couvre pas les périodes de croissance (4 à 6 mois). En revanche, la production paraprimaire, les particules organiques inertes, les protéines en solution dont les eaux côtières sont particulièrement chargées à proximité des fleuves sont autant d'éléments nutritifs supplémentaires pour un filtreur tel que *P. maximus*. Les gisements les plus proches de ces sources nutritives seraient alors métaboliquement les plus actifs. Ceci se traduirait soit par une croissante li-

néaire plus forte dans les eaux les plus froides (Vergoyer) soit par une activité sexuelle plus précoce et plus longue dans les eaux les moins froides (Rade de Brest : LUCAS, 1976 ; BUESTEL et LAUREC, 1976 ; ANTOINE, GAREN et LUBET 1979). L'éloignement de la côte fait diminuer les charges en particules nutritives ; cette diminution agit probablement dans le même sens que l'augmentation de pression dans le ralentissement de la croissance. Enfin, si les variations de température sont amorties en profondeur, les moyennes sont toujours inférieures à celles des eaux côtières. Rappelons que des études antérieures sur les gisements français semblent montrer une certaine constance dans la croissance au sein d'un même gisement (PRIOL, 1930 ; FAURE, 1956, 1966). On ne peut cependant être plus précis dans les comparaisons avec ces études : en effet, PRIOL, en mesurant 320 *P. maximus* sur le banc du Vergoyer en 1928 ne précise ni l'âge, ni la dimension considérée ; quant aux mesures de FAURE en rade de Brest (1956, pour des données de 1951 à 1953) elles coïncident, pour la taille aux anneaux, presque exactement avec nos résultats bien qu'il s'agisse pour l'auteur de notre longueur à l'anneau (axe antéro-postérieur). Il y a là vraisemblablement une confusion entre les termes "longueur" et "hauteur", d'autant que FAURE signale en 1966 la constance de la courbe de croissance par rapport à ses données de 1951 à 1953 (entre temps, il y a eu l'hiver 62/63 qui aurait pu modifier la croissance individuelle en agissant par sélectivité naturelle). La croissance moyenne de *P. maximus* en rade de Brest serait donc restée remarquablement stable depuis 25 ans.

On ne doit pas négliger la possibilité d'une composante génétique. Bien qu'aucun résultat ne puisse encore étayer cette hypothèse, on suppose que plusieurs gisements (Armen, Cornwall, Manche centrale) seraient des pseudopopulations telles que les définit MILEYKOVSKY (1966) c'est-à-dire des populations incapables d'une reproduction indépendante (sauf en cas d'autofécondation individuelle, il est vrai). En effet, des observations en plongée ou à la télévision sous-marine montrent que, sur ces gisements, les concentrations

de coquilles St Jacques sont telles (1 individu pour 20 à 100 m²) qu'au moment de l'émission des gamètes, ceux-ci n'ont que très peu de chance de se rencontrer. Ces pseudogisements seraient alors dûs aux disséminations de larves issues des gisements à forte densité ; ceci expliquerait aussi la présence de *P. maximus* en faible quantité jusqu'à 200 m de profondeur au large de la Bretagne (voir chapitre 1). Si les disséminations se font toujours dans la même direction (celle des courants résultants), des isollements génétiques peuvent apparaître. De plus, la sélectivité peut aussi jouer : on pourrait, par exemple, supposer que seuls les animaux "programmés" pour un métabolisme lent puissent survivre à des profondeurs importantes. LUBET (1976) précise qu'à de rares exceptions près (*Mercenaria*) aucune preuve génétique de l'existence de races physiologiques n'a été apportée, faute de travaux entrepris sur le sujet.

Une place particulière sera accordée dans cette discussion aux effets possibles de la densité sur la croissance. De nombreux auteurs ont en effet montré l'effet de la densité d'une population sur la croissance des individus qui la compose. Pour *P. maximus*, GRUFFYDD (1974) a trouvé une corrélation significative entre la densité apparente et la taille maximale. LUBET (comm. pers.) décrit l'effet de la densité sur la croissance des mollusques par une phase où l'augmentation de la densité favorise la croissance individuelle ("effet de groupe") jusqu'à un seuil au-delà duquel l'augmentation de la densité perturbe la croissance individuelle ("effet de masse"). De tels effets se mesurent sur des peuplements artificiels (cages) ou à très forte densité naturelle (*Cardium edule*, pouvant dépasser 1 000 individus/m², *Mytilus edulis*, *Ostrea*, *Crassostrea*). Il semble que dans ces cas, les limites soient dictées par la place disponible avant qu'il y ait gêne mutuelle entre individus : mouvements difficiles, chocs et donc stress, diminution de la ration alimentaire. Chez *P. maximus*, les plus fortes densités observées montrent les animaux en disposition régulière, de l'ordre de 4 à 5 par m², la surface occupée étant délimitée par le diamètre de l'entonnoir dans lequel se trouve

l'animal (BUESTEL, observations en plongée en baie de St Brieuc, comm. pers.). Les contacts entre les animaux sont très rares, même dans ce cas : il n'est guère pensable que cette proximité agisse sur la croissance, d'autant plus que ces zones de forte densité sont restreintes et que les animaux ont la possibilité d'augmenter les distances entre eux en cas de gêne mutuelle. On peut également invoquer une diminution de la quantité de nourriture disponible ; mais on doit garder présent à l'esprit que le flux total de matière nutritive captable par des filtreurs, en baie de St Brieuc par exemple, est partagé entre plusieurs populations de même éthologie alimentaire, et dont certaines atteignent des densités probablement largement équivalentes, du point de vue volume d'eau filtrée, à la population de *Pecten maximus* : moules et huîtres, de culture ou sauvages, sans compter crépidules, anomies, pétoncles, ascidies, ophiures, etc. Il est donc plus vraisemblable que ce soit la densité totale des filtreurs qui puisse modifier la quantité de nourriture disponible et donc affecter la croissance de l'une ou l'autre espèce. Lorsqu'on s'éloigne des côtes, la quantité de nourriture diminue fortement (voir chapitre 1). C'est également là qu'on observe les plus faibles densités ; on ne peut évidemment pas pour autant imputer à la seule diminution de nourriture la baisse de la densité. En revanche, une forte densité telle que celle observée en plongée pose le problème de la place disponible pour les jeunes individus. Il est connu pour plusieurs espèces que lorsqu'un peuplement est arrivé à une densité optimale, aucun recrutement ne peut y prendre place. Cette densité optimale (ou maximale) peut-être atteinte en une seule année : une seule classe d'âge occupe alors le banc, ou le gisement (*Spisula ovalis* : GLEMAREC, 1978) ou en plusieurs années, ce qui pourrait être le cas pour *P. maximus*. Un fait observé depuis l'exploitation intensive du gisement briochin prêterait en cette faveur : l'augmentation de l'effort de pêche dans les années 60 semble avoir été suivi d'une augmentation des densités, comme si la disparition par pêche des individus en place avait laissé le champ libre aux recrues, lesquelles

étant plus petites, pouvaient s'installer à plus fortes densités. De telles relations densité/recrutement devraient être prises en considération dans le cas de densités contrôlées (aquaculture extensive, rotation d'exploitation). On conclura toutefois qu'il est peu probable qu'aux densités observées pour *P. maximus* (de $10^{-2}/m^2$ à $1/m^2$) un effet quelconque de la densité sur la croissance puisse être attendu. En d'autres termes, *P. maximus* n'atteint jamais le maximum de densité supportable par l'espèce.

2.6. SYNTHESE ET CONCLUSION

Le modèle de Von BERTALANFFY décrit correctement la croissance linéaire de *P. maximus*.

Il existe de nettes différences d'un gisement à l'autre du point de vue de la croissance, justifiant la séparation en gisements distincts. Ces différences peuvent entraîner une revue des réglementations de pêche selon les gisements ; elles doivent également être prises en compte pour les techniques envisageables de repeuplement. Ces différences semblent d'ordonner suivant un gradient géographique, ou K et L^∞ sont inversement corrélés.

Les plus fortes croissances s'observent en Manche Orientale, sur le banc du Vergoyer et la baie de Seine. Les plus faibles s'observent au large de l'ouvert de la Manche et par de fortes profondeurs.

Une interprétation strictement métabolique permet d'expliquer les différences d'un gisement à l'autre en fonction des conditions trophiques et écologiques. Cependant des particularismes apparaissent dans les gisement les plus côtiers.

Les relations croissance/densité semblent pouvoir être négligées, aux densités connues ; en revanche la densité joue probablement un rôle important dans la capacité d'un gisement à se régénérer.

Le tableau 2.7 donne à titre comparatif les valeurs de K et L^∞ don-

nées par différents auteurs, ou calculés d'après leur données chez six autres Pectinidés exploités dans le monde.

Le plus fort taux de croissance observé l'est chez *Chlamys opercularis* dans les îles anglo-normandes ($K=1,100$). C'est avec *P. maximus* l'espèce qui atteint les plus fortes valeurs de K . Il faut remarquer que ce fort métabolisme s'accompagne d'une faible longévité : sur les gisements bretons ou français de la Manche, rares sont les individus de plus 4 ans, même en secteur inexploité (observations personnelles). Les plus fortes valeurs des couples (K, L_{∞}) s'observent pour *Pecten maximus*, *Patinopecten yessoensis* et *Patinopecten caurinus*, ces deux dernières pouvant être considérées comme vicariantes (FATTON, 1973). On ne dispose pas de données sur les espèces australiennes.

Peut-être est-il encore prématuré de parler d'introduction d'espèces de Pectinidés dans un milieu donné ; cependant, les valeurs de K et L_{∞} spécifiques et les gisements correspondants devraient être pris en considération si on envisage de telles opérations, tant pour l'espèce transplantée que pour l'espèce remplacée ou adjointe.

ESPECE	LOCALITE	K	L ∞	temperature min - max	PROFONDEUR	REFERENCES
<i>Pecten sulcicostatus</i>	Mosser bay (Bonne Espérance)	0,322	86,7	9,5-15	70-90	D'après les données de G. de VILLIERS - 1976 -
	False bay (Bonne Espérance)	0,377	95,5	11,6-14,8	20-40	
<i>Placopecten magellanicus</i>	Baie de Fundy (secteur de Digby)	0,156	162,0	2-15	30-60	D'après les données de STEVENSON et DICKIE - 1950 - POSGAY - 1976 -
	Georges bank	0,350	146,4	3-12	30-60	
<i>Patinopecten caurinus</i>	Côtes du Washington (Canada, O. Pacifique)	0,436	106,0	6,5-9	70-100	HAYNES et HITZ - 1971 -
	Détroit de Georgia (Washington, Canada)	0,354	160,0	8-11	50	
<i>Patinopecten yessoensis</i>	Lac Saroma (Japon)	0,392	148,1	-1,5-18,5	10	D'après les données de MARU et OBARA - 1967 -
<i>Chlamys opercularis</i>	Aberdeen (Ecosse)	0,751	73,5			BROOM, 1976, d'après ARAVINDAKSHAN - 1955 -
	Mer d'Irlande (Kilmore)	0,479	74,1	7-14		BROOM, 1976, d'après LEE - 1973 -
	Jersey (Îles anglo- normandes)	1,100	60,3	8-16	15-20	BROOM, 1976, d'après ASKEW et al. - 1974 -
	Rade de Brest	0,410	78,0	8-17	10-20	D'après les données de DUFF - 1976 -
<i>Chlamys varia</i>	Rade de Brest					CONAN et SHAFEE - 1977 -
	cohorte de printemps cohorte d'automne	0,461 0,447	52,0 52,30	8-17 8-17	5-15 5-15	

Tableau 2.7. :

Tableau comparatif des valeurs estimées de K et L ∞ pour différentes espèces de Pectinidés dans le monde.

C H A P I T R E 3

ETUDE DE L'HETEROGENEITE DE LA CROISSANCE AU SEIN D'UN MEME GISEMENT : DEUX APPROCHES

3.1. INTRODUCTION

Lors de l'étude de la croissance globale, on a vu que, pour les besoins de l'étude, on a volontairement négligé les variations probables de la croissance dans le temps et dans l'espace. Cette omission volontaire, et le plus souvent forcée, faute de pouvoir séparer les captures commerciales en fonction de leur provenance exacte dans le gisement, n'a pas empêché néanmoins de dégager des différences de croissance d'un gisement à l'autre.

Qu'il existe des hétérogénéités spatio-temporelles de croissance au sein d'un même gisement chez la coquille St Jacques n'échappe pas à l'observateur. Les pêcheurs ont pour habitude, et particulièrement en baie de Seine, de distinguer des secteurs de pêche en fonction des rendements, des structures de population et des types de fond. On constate, au moins pour le gisement cité, que ces distinctions coïncident avec des différences de croissance. Ces différences peuvent avoir plusieurs origines ; on abordera ce problème dans deux études : l'une portant sur la subdivision d'un gisement en sous-secteurs (baie de Seine), l'autre portant sur la possibilité d'existence de plusieurs fixations de naissain la même année (Camaret, Brest).

3.2. HETEROGENEITE SPATIO-TEMPORELLE EN BAIE DE SEINE

L'étude a porté sur la comparaison des animaux de deux classe d'âge

successives, nées respectivement en 1973 et 1974. Les comparaisons ont porté sur la taille au 2ème anneau.

La subdivision en six secteurs a été faite en fonction des gisements distingués par les pêcheurs eux-mêmes (figure 15). Les mensurations ont été faites à bord de bateaux de pêche sur ces six secteurs, au cours de pêches soit expérimentales, soit commerciales.

Le tableau 3.1 indique pour chaque sous-ensemble et chaque classe d'âge la hauteur moyenne au 2ème anneau, l'écart-type et la taille de l'échantillon. Les comparaisons ont été effectuées au moyen de l'analyse de variance ; les statistiques sont rassemblées dans les tableaux 3.1 à 3.4.

L'étude de la variation du facteur étudié au sein des six groupes, pour les deux classes d'âge, débouche sur une évidence : il existe des différences hautement significatives et l'hypothèse nulle (hauteur moyenne à l'anneau 2 égale sur tous les secteurs) peut-être rejetée (tableau 3.2). L'étude plus détaillée, par comparaisons 3 à 3 ou 2 à 2, sera plus instructive.

32.1. Variation spatiale

Etant donné les valeurs des hauteurs moyennes, on regroupera a priori et pour les deux classes d'âge les ensembles 1,2,3 d'une part, et 4,5,6 d'autre part. L'analyse de variance pratiquée sur les classes d'âge 1973 et 1974 des ensembles 1,2 et 3 montre des valeurs de F significatives au seuil de 1 %, nous autorisant à rejeter l'hypothèse nulle. En revanche, les ensembles 4,5 et 6 n'apparaissent pas comme significativement différents (tableau 3.3).

Si maintenant on regroupe les ensembles 3,4,5 et 6, il apparaît une différence statistiquement décelable, pour la classe 1974, alors que ces mêmes ensembles ne sont pas significativement différents pour la classe 1973 (tableau 3.3). Les ensembles 1 et 2 ne diffèrent pas statistiquement l'un de l'autre, tant pour la classe 1973 que 1974.

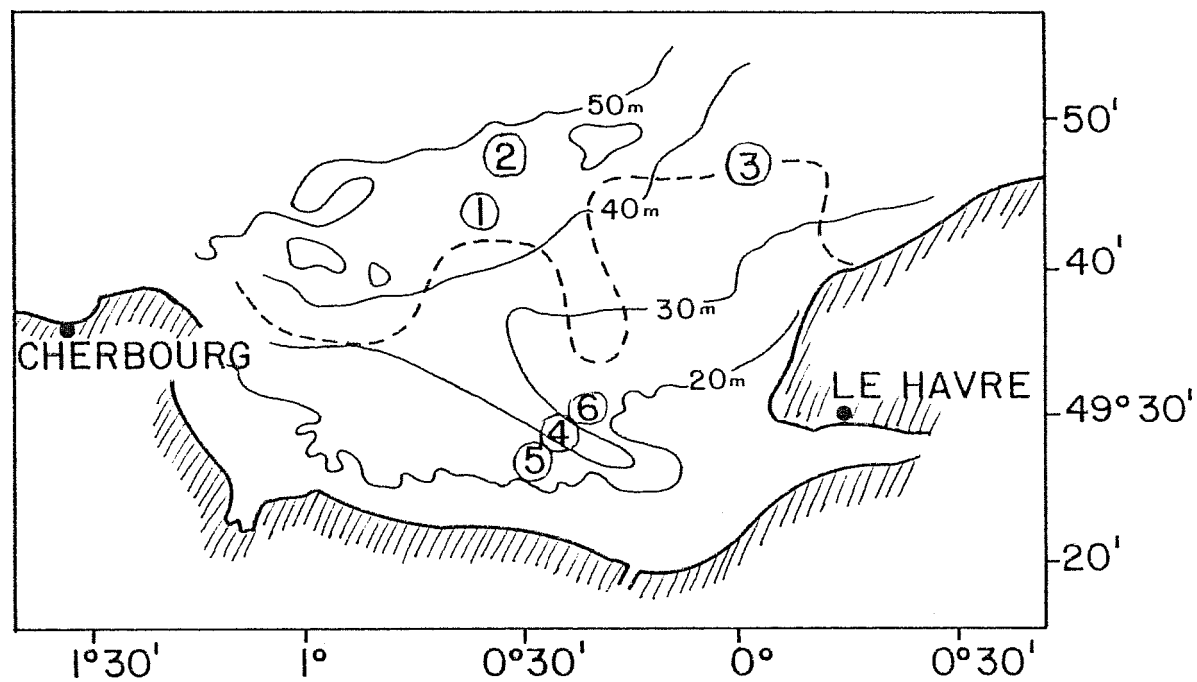


FIGURE 15

LOCALISATION DES SECTEURS UTILISES POUR
L'ETUDE DE VARIABILITE EN BAIE DE SEINE

	SECTEUR	1	2	3	4	5	6
1974	$\bar{m}$	70.1	69.9	76.9	82.1	81.5	83.8
	σ	5.30	7.15	6.48	6.82	7.56	8.89
	N	142	40	143	298	112	61
	SECTEUR	1	2	3	4	5	6
1973	$\bar{m}$	71.1	71.0	79.1	79.2	77.2	78.6
	σ	6.63	4.28	4.85	6.14	6.49	8.20
	N	151	47	39	38	102	37

Tableau 3.1. :

Hauteur à l'anneau 2 pour 2 classes d'âge successifs sur 6 secteurs.

1974	$\sum x_{ij}^2$	=	4949718,4
	$\sum n_{jm}^2$	=	4919819,2
	Nm^2	=	4791893,2
variation totale = 157825,17			
variation factorielle= 127926,00 ddl = 5 s^2 = 25587,20			
variation résiduelle= 29899,20 ddl = 790 s^2 = 37,85			
F = 676,02**			
1973	$\sum x_{ij}^2$	=	2335758,80
	$\sum n_{jm}^2$	=	2253580,50
	Nm^2	=	2313804,00
variation totale = 21954,74			
variation factorielle= 60223,56 ddl = 5 s^2 = 12044,71			
variation résiduelle= 38268,82 ddl = 408 s^2 = 93,80			
F = 128,41**			

Tableau 3.2. :

Etude de la variation totale de l'ensemble des secteurs (analyse de variance).

Comparaison entre les ensembles 1, 2, 3 :		
1974	F = 50,18**	ddl(2 ; 322)
1973	F = 140,24**	ddl(2 ; 234)

Comparaison entre les ensembles 4, 5, 6 :		
1974	F = 2,80	ddl(2 ; 468) non significatif
1973	F = 1,98	ddl(2 ; 174) non significatif

Comparaison entre les ensembles 3, 4, 5, 6 :		
1974	F = 21,38**	ddl(3 ; 610)
1973	F = 1,37	ddl(3 ; 212) non significatif

Comparaison entre les ensembles 1, 2 :		
1974	F = 0,04	ddl(1 ; 180) non significatif
1973	F = 0,01	ddl(1 ; 196) non significatif

Tableau 3.3. :

Comparaison des secteurs regroupés.

ENSEMBLE	1	2	3	4	5	6
F	2,89	5,13	0,11	6,19	19,56	8,18
DDL	1;291	1;85	1;180	1;334	1;212	1;98
SIGNIFICATIVITE						
95 %	non	oui	non	oui	oui	oui
99 %	non	non	non	non	oui	oui

Tableau 3.4. :

Comparaison des 2 classes d'âge successives au sein d'un même secteur.

32.2. Variation temporelle

Le tableau 3.4 regroupe les tests effectués sur un même ensemble, mais entre les deux classes d'âge. Les ensembles 1 et 3 ne diffèrent pas significativement d'une année sur l'autre ; le test est significatif, pour l'ensemble 2, au seuil de 5 % mais non significatif au seuil de 1 % ; il en va de même pour l'ensemble 4. Les ensembles 5 et 6 diffèrent d'une année sur l'autre.

32.3. Synthèse

Au niveau des variations spatiales, on peut regrouper chez la classe 1973 les ensembles 1 et 2 d'une part, et 3,4,5 et 6 d'autre part. Chez la classe 1974, le groupe 3 constitue une sorte d'intermédiaire entre les groupes 1 et 2 d'une part, et 4,5 et 6 d'autre part. Cette situation est confirmée par sa position géographique et bathymétrique (figure 15). Ici encore se trouve confirmé le fait que les hauteurs les plus faibles s'observent pour les secteurs les plus profonds (1 et 2). 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 ensembles 5 et 6 chez la classe 1974. On rejoint ici un problème pratique : à peu de distance, on peut capturer les animaux qui, sous le coup d'une réglementation uniformisée, peuvent être exploités à différents niveaux de rendement.

Pour les hétérogénéités temporelles, on constate aussi un rapprochement des groupes 1, 2 et 3, où les variations semblent faibles ou nulles, les groupes 5 et 6 se caractérisant par une variation plus forte. Plus important peut-être que les problèmes de significativité, les ordres de grandeur des variations temporelles paraissent intéressants. Globalement, elles apparaissent comme moins fortes que les variations spatiales. Elles sont même négligeables

dans les secteurs les plus profonds (1,2 et 3), et sont plus fortes pour les secteurs côtiers (5 et 6) où elles atteignent respectivement 4,3 et 5,2 mm.

32.4. Discussion

Il apparaît que, tant pour les variations spatiales que temporelles, les secteurs les plus profonds sont ceux où l'on observe la plus grande stabilité, les secteurs côtiers sont au contraire plus soumis à variation. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées :

- a. Des variations dans les conditions du milieu affectent plus les secteurs côtiers : la proximité de la côte d'une part et la profondeur plus faible d'autre part font du centre de la baie de Seine une zone sensible aux variations de salinité, de température, aux apports terrigènes (sels nutritifs, particules en suspension, pollutions).
- b. Les dates de naissance ne sont pas les mêmes pour les deux cohortes étudiées dans les secteurs côtiers. La croissance serait plus ou moins forte selon que les animaux ont été recrutés plus ou moins tard l'année de leur naissance. De telles variations se feraient alors moins sentir dans les secteurs les plus au large, qui pourraient aussi ne pas dépendre des mêmes recrutements.
- c. Les secteurs 4,5 et 6 sont généralement les plus exploités ; c'est ce qu'a montré une étude par carnets et fiches de pêche (C.N.E.X.O.-M.A.B.N. 1978). Les taux d'exploitation peuvent varier d'une saison de pêche à l'autre. Dans un stock fortement exploité, les individus à taille plus faible que la moyenne ont plus de chance d'accéder à un âge plus avancé, du fait de la sélection par l'engin de pêche et le tri par les pêcheurs. Une diminution de la taille moyenne indiquerait alors un fort taux d'exploitation l'année ou les années précédentes. 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, si non bloquée.

L'étude de deux cohortes seulement n'a pas permis d'investiguer plus loin ces hypothèses. Cependant, une telle étude, déjà suggérée par MASON (1957), pourrait être développée, grâce aux connaissances acquises récemment sur la coquille St Jacques. En effet, la collecte de naissain permet de connaître, chaque année sur le gisement où elle se fait, la date précise du recrutement (BUESTEL, 1978). D'autre part, les fiches de pêche permettent, au moins en Manche Est, de connaître l'effort de pêche développé par secteurs. On constate qu'il est relativement aisé de distinguer les anneaux dûs aux chocs des dragues sur les coquilles. On pourrait ainsi établir la relation entre le taux d'exploitation et la croissance des coquilles ayant subi le passage des engins de pêche.

Signalons que l'interprétation de l'étude des hétérogénéités spatiales pourrait être revue si l'on avait procédé à des comparaisons entre, par exemple, deux traits de drague successifs, ou le contenu de deux dragues traînées ensembles. Ici encore, se pose le problème de la validité de l'échantillonnage devant l'hétérogénéité spatiale.

3.3. EXISTENCE POSSIBLE DE PLUSIEURS RECRUTEMENTS⁽¹⁾ LA MEME ANNEE

La distribution des fréquences de taille à l'anneau 1, en rade de Brest (figure 16a et b) montre une nette dissymétrie, suggérant un mélange de plusieurs distributions normales. Des mensurations effectuées de décembre 77

(1) Recrutement est entendu ici au sens de : arrivée du naissain sur le fond, c'est-à-dire fixation.

à avril 78 sur les animaux de la classe 1975 du gisement de Camaret mettent en évidence un phénomène analogue, nettement mieux marqué, puisqu'un bimodalisme ressort très nettement pour les hauteurs aux anneaux 1 et 2 (figure 17a et b).

33.1. Traitement des données

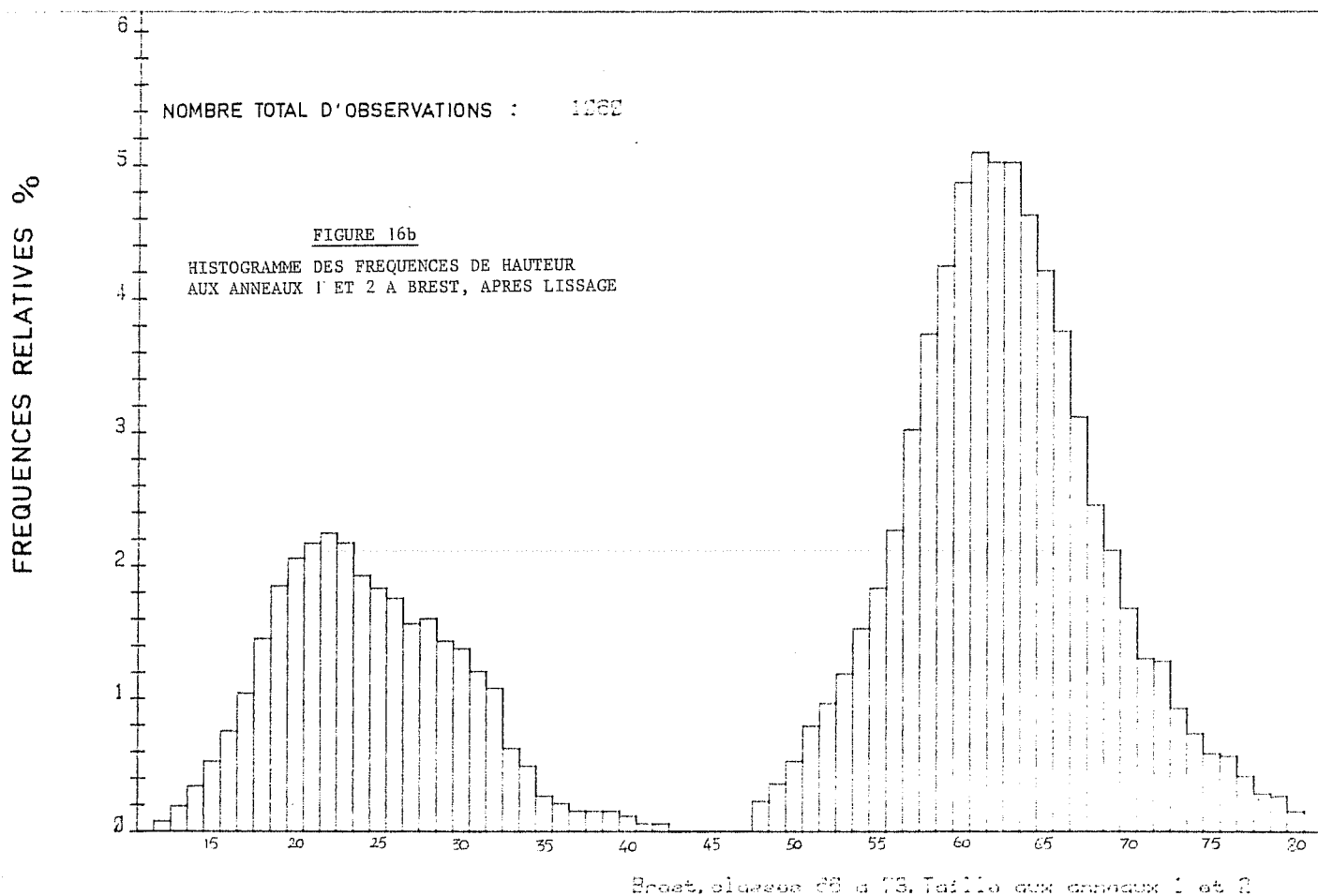
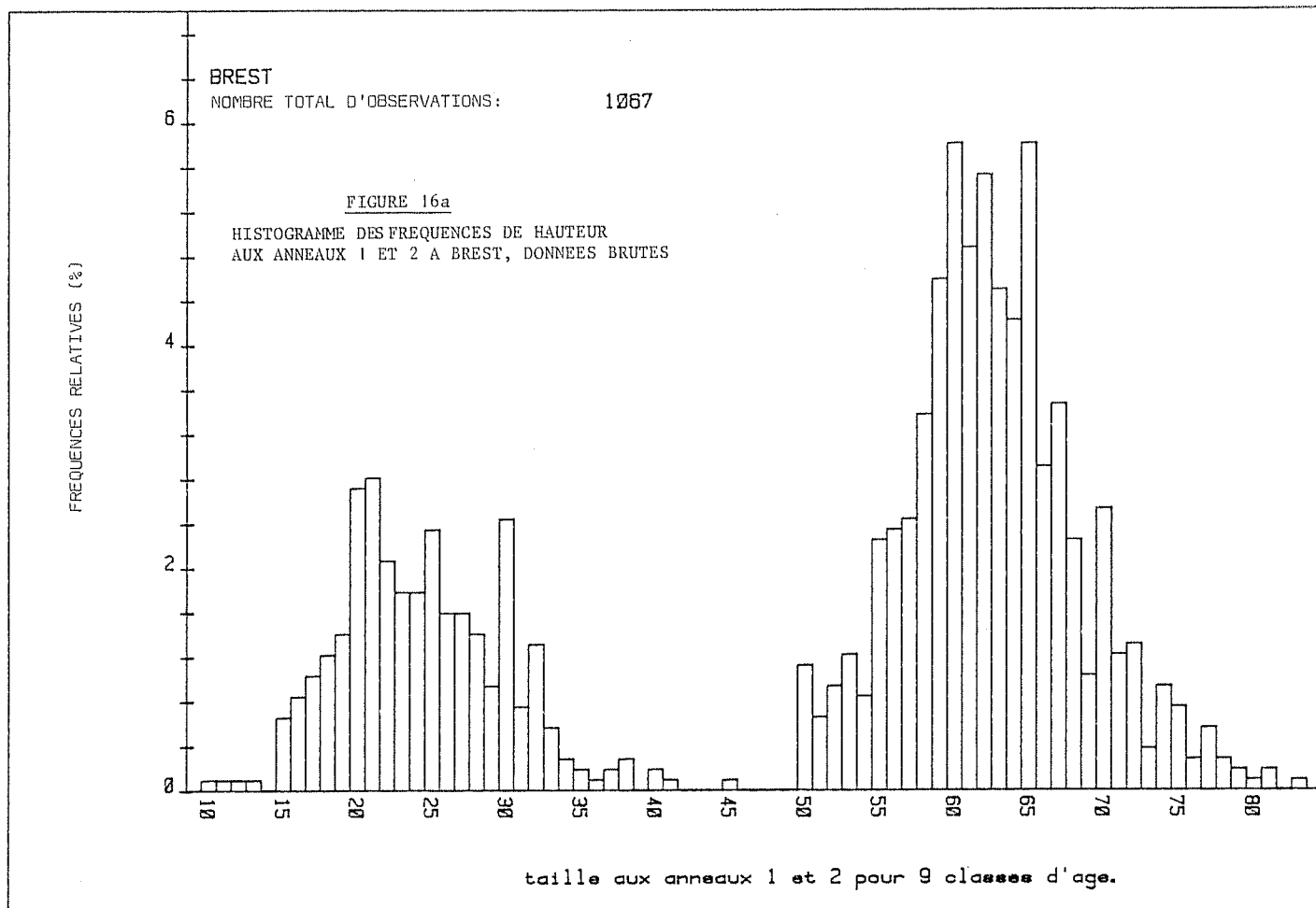
Le biais systématique introduit par l'observateur lors de la mesure (voir chapitre 1) a dû être éliminé, afin d'éviter les pics parasites qui en résulteraient. Pour ce faire, un lissage par la méthode des moyennes mobiles a été appliqué aux distributions des tailles aux anneaux 1 et 2 pour les deux gisements étudiés. L'erreur se répétant tous les 5 mm, une moyenne mobile d'ordre 5 a été choisie, afin de répartir symétriquement l'erreur. Les histogrammes ainsi obtenus sont donnés dans les figures 16b et 17b.

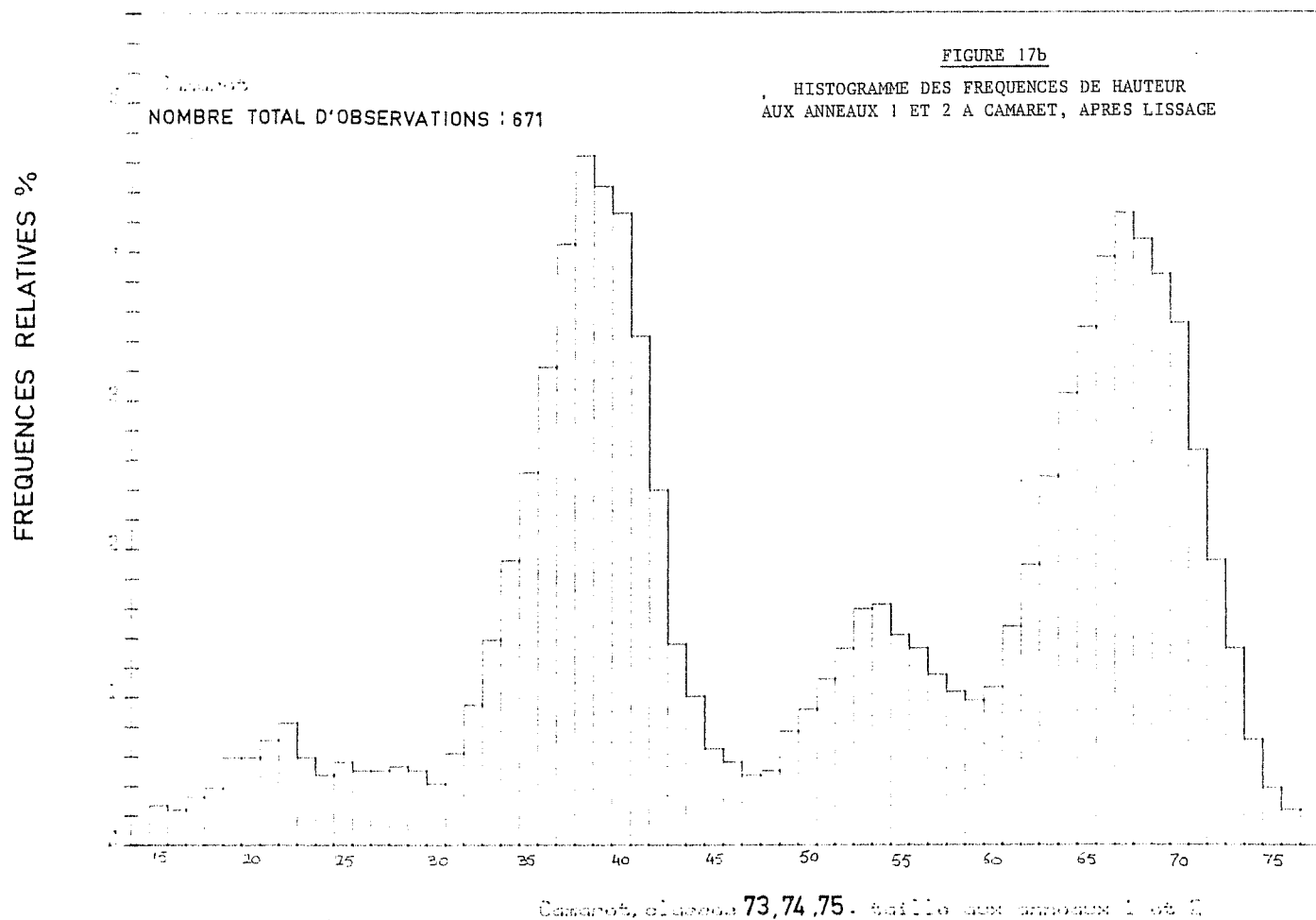
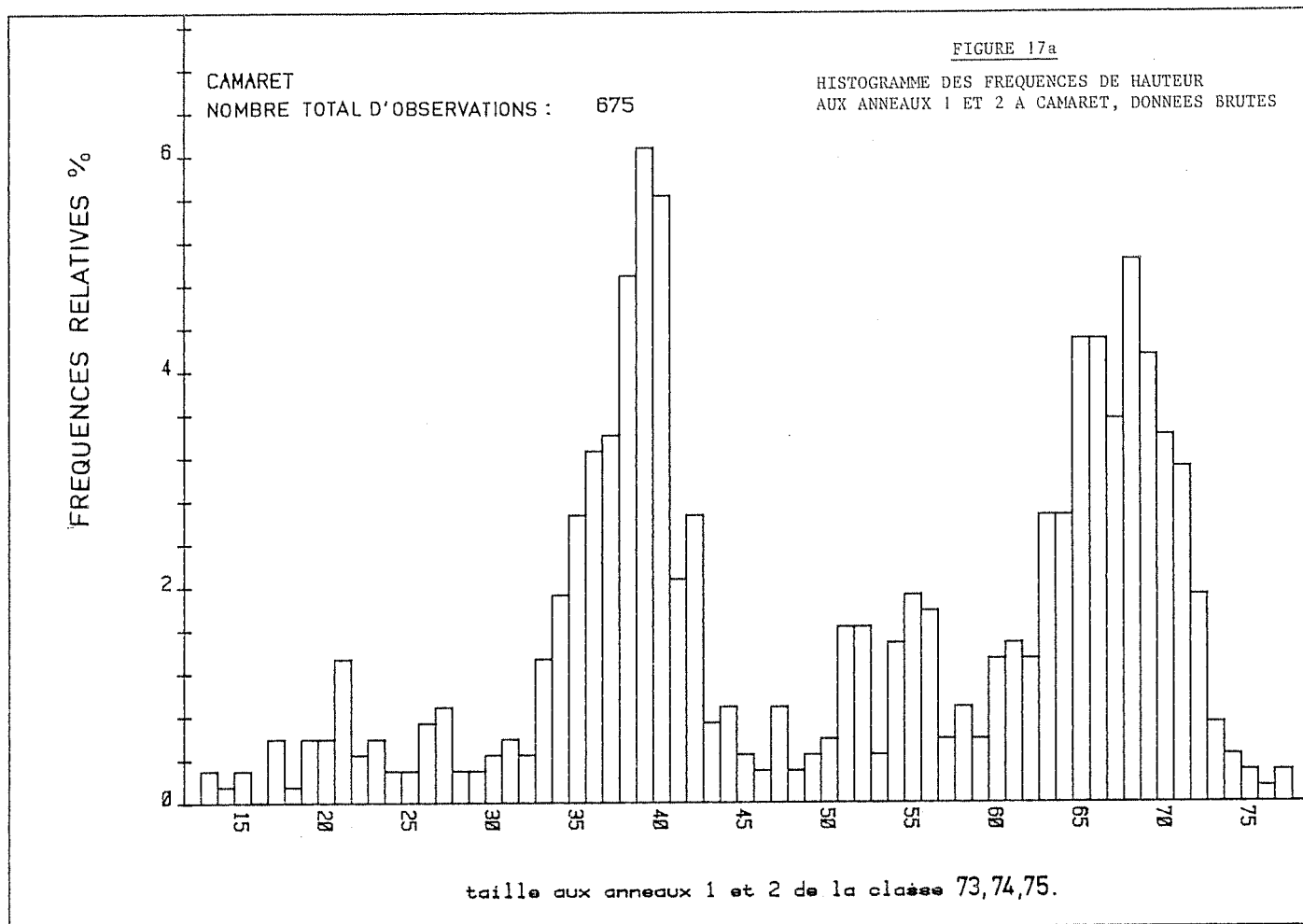
La séparation des distributions de fréquences en groupes distincts a été faite selon la méthode utilisée par CONAN (1977), basée sur une technique décrite et programmée par HASSELBLAD (1966) et modifiée par TOMLINSON (in ABRAMSON, 1971). Cette méthode est basée sur la recherche, par itération, du maximum de vraisemblance de l'estimation de la moyenne, chaque groupe étant supposé appartenir à une distribution normale.

33.2. Résultats et discussion

Les distributions de fréquences de taille des anneaux 1 et 2 peuvent être, pour Brest, divisées en trois groupes chacune ; pour Camaret, deux groupes par anneau peuvent être obtenus. Les tailles moyennes obtenues figurent avec leur écart-type aux tableaux 3.5 et 3.6, ainsi que les proportions relatives de chacun des groupes.

Les résultats obtenus lors d'une séparation en plusieurs groupes ne sont que théoriques, tout au moins pour l'échantillon de la rade de Brest. En





CAMARET
NOMBRE TOTAL D'OBSERVATIONS: 103

FIGURE 18

HISTOGRAMME DES FREQUENCES DE HAUTEUR
A L'ANNEAU 1 POUR LA CLASSE 1976 A CAMARET

FREQUENCES RELATIVES %

10

5

0

18

20

22

24

26

28

30

32

34

36

38

40

42

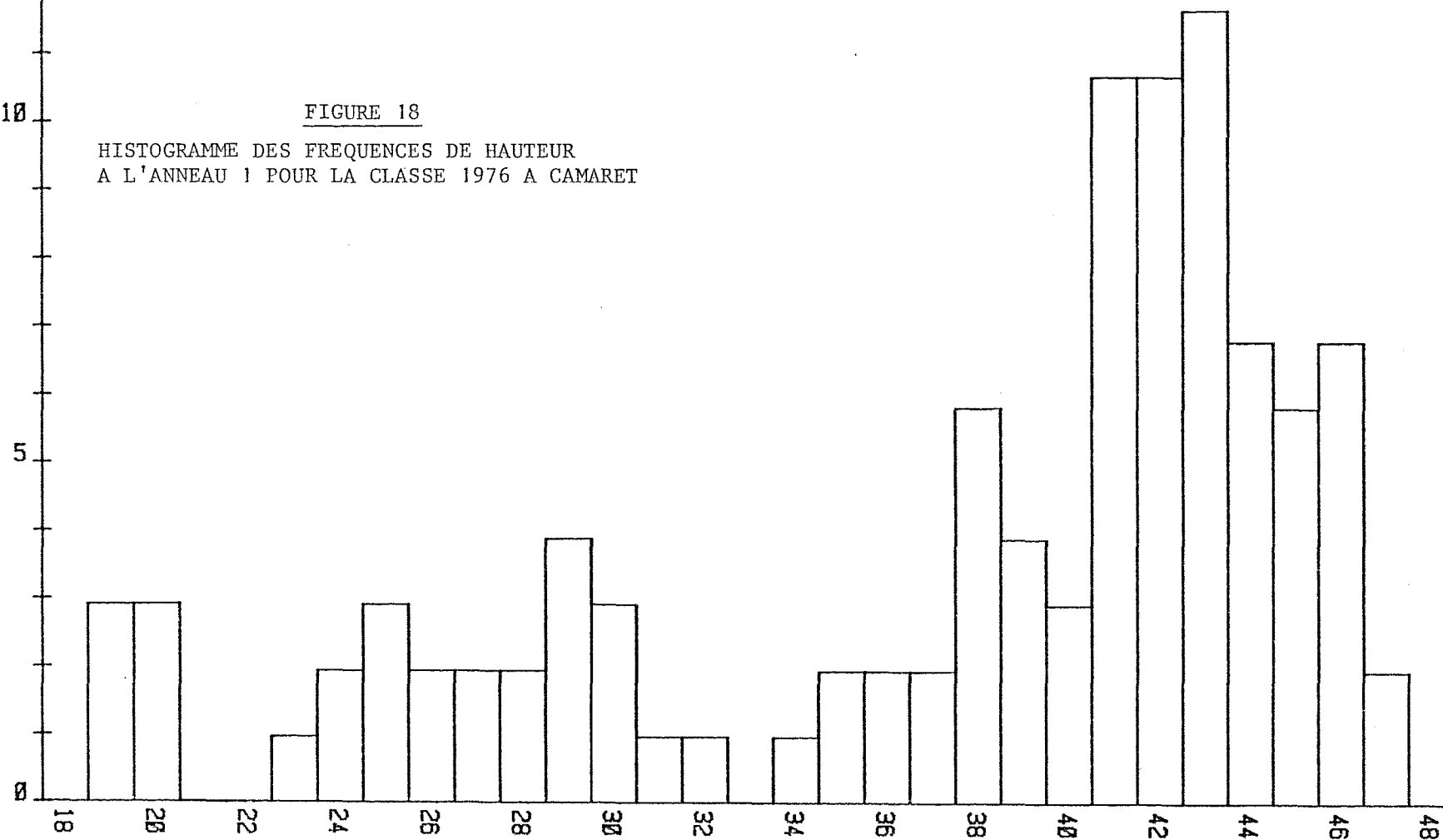
44

46

48

taille aux anneaux 1

de la classe 1976



	GROUPE 1	GROUPE 2	GROUPE 3
MOYENNE	22,41	30,65	38,70
ECART TYPE	3,90	2,60	2,57
PROPORTION	73 %	24 %	3 %
$\chi^2 = 6,597$ ddl = 21 p = 0,999			

Anneau 1 N = 330

	GROUPE 1	GROUPE 2	GROUPE 3
MOYENNE	55,70	62,84	71,41
ECART TYPE	3,53	3,91	4,75
PROPORTION	15 %	69 %	16 %
$\chi^2 = 2,885$ ddl = 21 p = 1			

Anneau 2 N = 730

Tableau 3.5. :

Hauteurs sur anneaux 1 et 2 pour Brest : groupes théoriques calculés.

	ANNEAU 1		ANNEAU 2	
	GROUPE 1	GROUPE 2	GROUPE 3	GROUPE 4
MOYENNE	23,46	38,82	54,30	67,66
ECART TYPE	4,42	3,38	3,81	3,73
PROPORTION	8 %	37 %	15 %	40 %
$\chi^2 = 19,829$ ddl = 49 p = 1				

N = 677

Tableau 3.6. :

Hauteurs aux anneaux 1 et 2 pour Camaret : groupes théoriques calculés.

effet, un ajustement parfait ou presque ($p = 0,999$ ou $p = 1$) peut être obtenu si l'on programme un jeu de trois moyennes voisines mais différentes de celles obtenues précédemment, ou encore un découpage en deux groupes. En ce qui concerne l'échantillon de Camaret, la distinction naturelle très nette de quatre groupes permet d'accorder une valeur réelle au résultat obtenu.

On remarquera que l'échantillon brestois est composé de 9 classes d'âge (tableau 2.2) alors que trois classes composent l'échantillon de Camaret. Ceci provient de l'état différent de ces deux gisements : le gisement de Camaret se différenciant de celui de Brest, déjà décrit, par une représentation quasi exclusive de la classe 1975 durant la période d'échantillonnage.

Ces résultats montrent cependant que l'hypothèse selon laquelle l'hétérogénéité des distributions des fréquences de taille aux anneaux 1 et 2 proviendrait d'un mélange de plusieurs distributions est vraisemblable.

GIBSON (1956) sur la côte ouest d'Irlande, puis MASON (1957) à l'île de Man constatent tous deux un bimodalisme dans les distributions de fréquence de taille au 1er anneau chez *Pecten maximus*. Une observation similaire de BAIRD au pays de Galles semble toutefois être en partie faussée par une confusion entre petits anneaux 2 et grands anneaux 1 (BAIRD, 1966, p 44). Ces trois auteurs ont attribué ce bimodalisme à un double recrutement annuel avec, pour GIBSON et MASON, deux périodes prépondérantes : l'une au printemps, l'autre en automne.

Sur les côtes françaises, on ne connaît pas d'observation directe de deux périodes de ponte nettement distinctes chez *Pecten maximus* en dehors des pontes d'été en Baie de St Brieuc, mais de nombreuses observations tendent à accréditer l'hypothèse de l'occurrence de plusieurs recrutements annuels. En effet, en baie de Seine, la présence d'une gonade bien développée commence dès le mois de décembre et s'étale jusqu'en septembre (observations personnelles) ; en rade de Brest, la coquille St Jacques est mûre toute l'année (FAURE, 1956 ; LUCAS, 1975 ; BUESTEL et LAUREC, 1976 ; ANTOINE et al., sous presse). En baie de Camaret, la maturité sexuelle s'observe dès mars, et les premières mesures

du rapport gonado-somatique en avril 1978 semblent indiquer une ponte dès mars ; en baie de Quiberon, l'espèce est mûre dès mars (LATROUITE, communication personnelle). Il n'y a qu'en baie de St Brieuc que la reproduction se cantonne aux mois d'été, avec cependant la possibilité de voir se succéder deux pontes (BUESTEL, 1978).

D'autre part, un double recrutement est signalé en rade de Brest par CONAN et SHAFFEE (1978) chez un autre Pectinidé (*Chlamys varia*).

Il apparaît donc possible d'attribuer le bi ou plurimodalisme observé à Brest et Camaret à des recrutements multiples, le mode des plus grandes hauteurs à l'anneau correspondant à des individus nés en début d'année.

On remarque la proportion majoritaire des modes "grand anneau" 1 et 2 pour Camaret, et la proportion majoritaire du mode "petit anneau 1" à Brest (figures 16 et 17). Cette fois encore, on ne peut qu'avancer des hypothèses :

- Les recrutements annuels successifs en rade de Brest sont surtout des recrutements de milieu et de fin d'année ; bien que mûre toute l'année, des conditions particulières déclencheraient les pontes, principalement au cours de l'été. Ces conditions peuvent être soit externes (température, photopériode, etc), soit internes (déterminisme génétique). Les mêmes phénomènes se dérouleraient à Camaret, mais des conditions particulières en 1975 auraient provoqué une ponte précoce fournissant un recrutement prépondérant au printemps. En fait, des mesures faites sur la classe 1976 de Camaret montrent que le bimodalisme se retrouve, avec la même prépondérance du recrutement du printemps (figure 18).
- Deux périodes distinctes de recrutement ont lieu à Camaret, une seule (été) à Brest. La différence proviendrait d'un isolement génétique ou géographique. Les recrues de début de saison en rade de Brest proviendraient du transport de larve ou de naissain de Camaret vers la rade ; la production plus forte de larve et de meilleures conditions de survie feraient que la participation de recrutement précoce de Camaret à celui de Brest serait la plus forte.

- Le gisement de Brest dépendrait entièrement du recrutement de Camaret. Les animaux étant à une trop faible densité sur le fond pour que la fécondation réussisse, seules les larves transportées de Camaret fourniraient un recrutement étalé au cours de la saison pour la rade de Brest.
- Les différentes classes d'âge présentes en rade de Brest ayant subi une ou plusieurs saisons de pêche, les coquilles nées en fin de saison ont plus de chance d'échapper au prélèvement, du moins lorsque la sélectivité de la pêche joue encore. Si un recrutement précoce existe à Brest, les animaux issus de ce recrutement sont sélectionnés par la pêche.

Plusieurs de ces hypothèses seraient vérifiables.

- Différences génétiques : BEAUMONT (1978) a montré des différences enzymatiques entre les populations de *Chlamys opercularis* de la rade de Brest et de la baie de St Briec. Dans notre cas il faudrait de plus montrer que, si différence génétique il y a, elle détermine aussi les périodes de ponte. CONAN et SHAFTE ont également avancé pour *Chlamys varia* la possibilité d'une dichotomie du patrimoine génétique chez la population de la rade de Brest, aboutissant à deux périodes de ponte différentes.⁽¹⁾
- La participation, partielle ou totale, de la population de la baie de Camaret au recrutement de la rade de Brest pourrait être étudiée : les connaissances sur les courants en rade de Brest sont à ce jour suffisamment précises pour qu'on puisse reconstituer le trajet probable d'une larve au cours de sa vie planctonique ; cependant ceci sera possible lorsque les recherches sur le comportement des larves planctoniques de *Pecten* auront abouti.
- La capture préférentielle par la pêche des individus nés au printemps sera suivie lors de la pêche de la classe 75 de Camaret, entrant dans les captures au cours de la saison de pêche 78/79.
- Enfin, la pose de collecteurs de naissain dans la baie de Camaret dès le début de l'année 1979 permettra de confirmer l'existence d'un recrutement précoce.

(1) Hypothèse controversée (LUCAS, LUBET, communications personnelles)

3.4. CONCLUSIONS

Il existe bien des variations spatio-temporelles de la croissance chez *P. maximus*. Si elles peuvent être englobées dans une moyenne lors du calcul de la courbe de croissance, ces différences ne sont pourtant pas négligeables du point de vue pratique d'une part (elles peuvent avoir un impact sur la pêche) et écologique d'autre part : ce sont les secteurs les plus côtiers, dans les gisements étudiés, qui montrent les plus fortes variations ; les variations semblent tamponnées avec la profondeur, soit par isotropie du milieu, soit par isolation et sélection.

Isolation et sélection (génétique ou par capture) peuvent également apparaître lorsque l'hétérogénéité est due à une période de ponte étalée, avec les maximums en début et milieu d'année, comme on en a montré à Camaret.

Les relations entre deux gisements du point de vue du recrutement sont abordées, et des hypothèses sur les différences génétiques sont posées, ouvrant la perspective d'études plus fines.

C H A P I T R E 4

C R O I S S A N C E R E L A T I V E

4.1. INTRODUCTION

La définition de la croissance relative a été donnée en particulier par TEISSIER (1948) : ce sont les relations qui existent chez un animal entre la dimension ou le poids d'un organe et les dimensions ou le poids du corps tout entier, ou d'un autre organe, pris comme référence. Ces relations peuvent se décrire par l'équation : $y = bx^a$ (1)

Soit après transformation en coordonnées logarithmiques :

$$\text{Log } y = a \text{Log } x + \text{Log } b \text{ soit } Y = aX + B \text{ (2)}$$

Selon TEISSIER, on dira qu'il y a isométrie si $a = 1$ dans le cas de dimensions (longueur, largeur, etc...) ou $a = 3$ si c'est un poids qui est étudié par rapport à une dimension du corps. Ceci veut dire dans le premier cas que les deux dimensions croissent dans les mêmes proportions, dans le deuxième cas que l'animal accroît toutes ses dimensions dans les mêmes proportions et que la densité de l'animal ne change pas. Dans le cas contraire ($a \neq 1$; $a \neq 3$) on parle d'allométrie, minorante ou majorante, selon que a est inférieur ou supérieur à 1 ou 3. Dans le domaine de l'halieutique, c'est l'expression du poids en fonction de la longueur qui est la principale équation utilisée : l'établissement d'une clé taille/poids est nécessaire lorsqu'on veut établir un modèle de dynamique de population. Dans ce cas, bon nombre d'espèces ayant une croissance isométrique du type $W = K L^3$ (3) la simple connaissance de K , ou coefficient de condition, suffit à la conversion. Cependant, chez certaines espèces, le poids peut croître plus vite que la longueur. Dans ce cas, les auteurs (BEVERTON et HOLT, 1958 ; RICKER, 1973) s'accordent à dire que la

complication introduite par l'équation d'allométrie n'est pas compensée par la précision gagnée sur la simple relation cubique, ils conseillent d'utiliser la clé longueur/poids décrite par (3).

A quoi sert donc la relation d'allométrie ? TEISSIER l'utilise pour mettre en évidence des stades successifs (changements de "a" au cours de la croissance) ; ainsi peut-on détecter une modification hormonale, physiologique ou écologique chez un animal, au cours de sa croissance. Dans le cas de la coquille St Jacques, on peut aussi chercher s'il existe de tels stades.

On serait aussi tenté de comparer les relations d'allométrie, pour un même couple de dimension, d'un gisement à l'autre et mieux apprécier ainsi les affinités ou les différences entre les populations de ces gisements. On se heurte ici à un problème souvent soulevé, partiellement résolu.

4.2. ALLOMETRIE ET REGRESSION

Le premier stade consiste à ajuster les données à l'équation (2). Il existe trois types d'ajustements, basés sur la méthode des moindres carrés (exposés en détail par RICKER, 1973) :

- a. la régression prédictive, qui consiste, pour la régression des y sur les x à minimiser la somme des carrés des distances verticales à la droite de régression. De la même façon on ajuste la régression des x en y en minimisant la somme des carrés des distances horizontales à la droite. La régression prédictive est une simple recette de restitution des y (ou des x) (MAYRAT, 1964).
- b. la régression fonctionnelle, qui minimise la somme des carrés des produits des distances verticales et horizontales de chaque point à la droite. Cette régression traduit mieux la tendance centrale d'une distribution naturelle.
- c. l'axe majeur réduit, qui minimise la somme des carrés des distances à angle droit de chaque point à la droite, après que les variables aient été cen-

trées et réduites : $X' = \frac{X - \bar{X}}{\sigma_X}$. C'est de cette régression qu'est tiré le coefficient de TEISSIER $\alpha_T = \frac{\sigma_Y}{\sigma_X}$, exposant dans l'équation (1). C'est l'axe majeur réduit qui se rapproche le plus de la relation idéale entre x et y. Paradoxalement, c'est celle qui est la moins utilisable lors de comparaison de droites.

4.3. COMPARAISONS : LES DIFFICULTES

Les trois modèles décrits ci-dessus ne s'appliquent correctement que lorsque x et y sont normalement distribués. On va donc faire une première approximation en utilisant des modèles et des méthodes à des distributions plurimodales, ou sans distribution définissable : exemple : dimensions mesurées à tous âges et en proportions non contrôlées.

Selon MAYRAT (1964), RICKER (1973) la régression fonctionnelle ou l'axe majeur réduit sont les relations qui décrivent le mieux les variations relatives de x et de y. Cependant, MAYRAT donne comme impossible la comparaison statistique entre ces régressions. DAGNELIE (1975) compare les coefficients de TEISSIER à une valeur déterminée à partir du test suivant :

$$t_{\text{obs}} = \frac{|a_T^2 - \alpha_T| \sqrt{n-2}}{2a_T \alpha_T \sqrt{1-r^2}}$$

où H_0 est $a_T = \alpha_T$

Cependant, là aussi les distributions de x et de y sont considérées comme normales, ce qui ne sera pas le cas dans notre étude. On manipulera donc avec précaution les comparaisons des coefficients à 1 ou à 3 dans l'étude d'allométrie.

Pour la comparaison des droites de régression, la seule méthode citée et utilisée est celle de SNEDECOR et COCHRAN (1967) ; elle consiste à comparer les droites de régression prédictives au moyen de l'analyse de variance (CONAN, 1978). Cette méthode ne peut s'appliquer que sur les régressions prédictives, et permet de comparer plusieurs droites à la fois. Si les pentes ne diffèrent pas significativement, on compare alors les ordonnées à l'origine.

Cette méthode nécessite une homogénéité des variances résiduelles, ce qui est rarement le cas dans cette étude. Aussi pourra-t-on utiliser le test des ellipses de confiance (DRAPER et SMITH, 1967) qui permet de s'affranchir de l'homogénéité de variances résiduelles et de comparer simultanément pente et ordonnée à l'origine (voir chapitre 2). Les programmes de calcul d'analyse de variance et d'ellipse de confiance ont été adaptés au HP 9825 A par CONAN.

En conclusion, il ressort que c'est la régression prédictive qui est la plus utilisable dans les études de croissance relative comparée, bien qu'étant moins précise ; la forte valeur des coefficients de corrélation rend cependant les trois modèles voisins les uns des autres (TEISSIER, 1948 ; MAYRAT, 1964 ; RICKER, 1973). On verra aussi que lors de la comparaison de la pente de la droite (2) à 1 ou à 3, on obtient des résultats voisins, que l'on utilise la régression prédictive ou l'axe majeur réduit.

Puisqu'on ne cherche pas ici à établir des lois biométriques basées sur des considérations biochimiques ou physiologiques, nous donnerons la préférence aux résultats obtenus à partir des droites de régression prédictives suivant en cela la démarche de CONAN (1978).

4.4. RESULTATS⁽¹⁾

Les dimensions et poids retenus ont été (voir figure 9) :

- la hauteur, comme dimension de référence
 - la longueur l
 - l'épaisseur e
 - l'umbo (charnière)
 - le poids total W
 - le poids du muscle adducteur W_m
-

(1) voir également ARFI, 1977

- le volume de la cavité palléale. Celui-ci a été mesuré par moulage à la pâte à modeler puis pesée du moule obtenu et conversion en volume, connaissant le poids spécifique de la pâte. La lenteur de la manipulation fait que seul un petit échantillon par gisement a été étudié.

Les résultats figurant dans les tableaux (4.1 à 4.5) portent sur les comparaisons des pentes des droites prédictives à 1 ou à 3 au moyen d'un test "t" : $t = \frac{|a - \alpha|}{S_a}$ où $\alpha = 1$ ou 3 et les coefficients de TEISSIER au moyen du test donné par DAGNELIE (1975) mais avec la réserve apportée au paragraphe 4.3. Un essai d'étude d'allométrie de stade a été tenté sur la relation hauteur-longueur pour le gisement côtier de la baie de Seine (tableau 4.6)

44.1. Relation hauteur-longueur (tableau 4.1)

Les résultats montrent que l'allométrie serait majorante ($a_T > 1$) mais que l'écart à 1 est relativement faible ; *P. maximus* grandirait donc légèrement plus vite en longueur qu'en hauteur. Signalons qu'une erreur par défaut peut exister sur la mesure de la longueur, dimension systématiquement endommagée lors de la pêche à la drague.

44.2. Relation hauteur-épaisseur (tableau 4.2)

L'allométrie semble majorante. Les effectifs sont faibles mais statistiquement suffisants.

44.3. Relation hauteur-volume (tableau 4.3)

Ici aussi l'allométrie semble majorante, ce qui paraît logique étant donné les allométries majorantes pour la longueur et l'épaisseur.

TABLEAUX DES RESULTATS
(voir 4.4.)

n = effectifs

r = coefficient de corrélation (régression prédictive)

a = pente ou coefficient de régression (régression prédictive)

S_a = écart-type de a

a_T = coefficient de TEISSIER (axe majeur réduit)

Hypothèses nulles : $a = \alpha$ avec $\alpha = 1$ (longueurs)
 $a_T = \alpha$ } $\alpha = 3$ (poids, volume)

$$\text{test} = t = \frac{|a - \alpha|}{S_a}$$

$$t = \frac{|a_T^2 - \alpha^2| \cdot \sqrt{n-2}}{2a_T \cdot \alpha \sqrt{1-r^2}}$$

La significativité au seuil de 5 % est indiquée : a^* ou a_T^*

La significativité au seuil de 1 % est indiquée : a^{**} ou a_T^{**}

	CAMARET	BREST	ST BRIEUC	BAIE DE SEINE	DIEPPE
n	164	159	4949	1050	245
r	0,997	0,895	0,974	0,994	0,949
a	1,05**	1,05	1,01	1,04**	1,06**
S _a	0,006	0,042	0,005	0,029	0,019
a _T	1,05**	1,17**	1,03**	1,05**	1,12**

TABLEAU 4.1. : relation hauteur-longueur

	CAMARET	BREST	ST B.	B de S.
n	42	50	261	222
r	0,973	0,849	0,983	0,982
a	1,11**	1,22**	1,26**	1,11**
S _a	0,042	0,110	0,015	0,014
a _T	1,14**	1,43**	1,28**	1,13**

TABLEAU 4.2. : relation hauteur-épaisseur

	CAMARET	BREST	ST B.	B de S.
n	39	25	33	53
r	0,954	0,951	0,996	0,998
a	2,98	3,22	3,21**	3,23**
S _a	0,008	0,085	0,070	0,090
a _T				

TABLEAU 4.3. : relation hauteur-volume

	BREST	ST BRIEUC	BAIE DE SEINE	DIEPPE
n	156	4949	1161	182
r	0,874	0,892	0,914	0,923
a	2,46**	2,04**	2,57**	2,84*
S _a	0,107	0,020	0,031	0,077
a _T	2,81**	2,28**	2,81**	3,08**

TABLEAU 4.4. : relation hauteur-poids total

	BREST	ST BRIEUC	BAIE DE SEINE	DIEPPE
n	175	4945	936	189
r	0,857	0,813	0,976	0,823
a	2,85	1,97**	3,04	3,17
S _a	0,123	0,026	0,022	0,152
a _T	3,32**	2,42**	3,12	3,85**

TABLEAU 4.5. : relation hauteur-poids du muscle

	0-2 ans	2-4 ans	4-6 ans	7 ans et +	globale
n	356	525	136	24	1041
r	0,995	0,916	0,942	0,788	0,994
a	1,04**	1,02**	0,99	0,94	1,04**
S _a	5,77.10 ⁻³	15,8.10 ⁻³	31,3.10 ⁻³	153.10 ⁻³	2,97.10 ⁻³
a _T	1.045	1.113	1.053	1.199	1.046

TABLEAU 4.6. : allométrie de stade = baie de Seine, gisement de la côte. Relation hauteur-longueur.

44.4. Relation hauteur-poids total et poids du muscle (tableaux 4.4 et 4.5)

Il y a allométrie le plus souvent minorante, et même fortement minorante pour la baie de St Brieuc. Il faut remarquer que ces résultats sont fortement influencés par les variations saisonnières, ce qui explique la faiblesse relative du coefficient de corrélation. Ces résultats montrent cependant que la relation taille-poids est sujette à allométrie et variation saisonnière. Lors des calculs du modèle de dynamique de population de RICKER (DAO, BUESTEL, LAUREC, 1976 ; rapports CNEXO-EPR Normandie, 1977), on a préféré utiliser l'évolution du poids moyen mensuel par classe d'âge, étant donné le grand nombre de pesées effectuées sur ces gisements.

Enfin, l'essai d'étude d'allométrie de stade sur la relation hauteur-longueur en baie de Seine (tableau 4.6) montre qu'il n'y a guère possibilité de distinguer des stades au cours de la croissance, un test "t" portant sur la comparaison des pentes entre elles ne montre pas de différence significative. Une étude d'allométrie de stade pourrait être faite entre le poids de la gonade et la hauteur au cours de l'âge ; cette étude permettrait de comparer les fécondités des classes d'âge.

4.5. COMPARAISON DES DROITES D'ALLOMETRIE

Nous avons vu que les relations d'allométrie variaient d'un gisement à l'autre, mais aussi que la comparaison des coefficients de TEISSIER entre eux n'était pas possible. Il reste donc la comparaison des droites de régression prédictives, logarithmiques.

Si on considère les données brutes récoltées sur les différents gisements, il apparaît très vite, et même empiriquement, qu'il existe une hétérogénéité : on dira plutôt que les données sont disparates. Abondance de données à St Brieuc ($N > 2000$), manque de données ailleurs (Armen, Malaga) ; échantillonnage étalé dans le temps (Brest, St Brieuc, baie de Seine) ou ponctuel

(Armen, Malaga, Dieppe) ; dispersion spatiale variable : plurinormalité, absence de certaines classes d'âge ; amélioration progressive de l'observation, etc... Lorsqu'on a calculé les relations d'allométrie, on a pris en considération l'ensemble des données pour chaque gisement, ce qui peut déjà être une source d'erreur ; si on veut comparer les droites de régression prédictives entre elles, il faut diminuer les sources de variations qui rendent les variances résiduelles hétérogènes, ceci au détriment probable d'une partie de l'information.

- hétérogénéité numérique : on a éliminé, pour Brest et St Brieuc, les données correspondant aux mesures les plus anciennes, éliminant aussi probablement du même coup les sources d'erreur dues au manque d'habitude des observateurs (données correspondant aux années 1974, 1975).

- hétérogénéité spatiale : en baie de St Brieuc, seules les stations Comtesses et Plattières ont été prises en considération, parce que les plus régulièrement suivies par les mêmes observateurs.

- hétérogénéité des distributions : les mensurations correspondant aux plus petits individus (classe 1) de la baie de St Brieuc ou de la baie de Seine ont été éliminées, puisque inexistantes sur les autres gisements. Nous avons vu que l'absence probable d'allométrie de stade le permet.

- autres sources d'hétérogénéité : les données anciennes, pour lesquelles les observateurs inexpérimentés se sont succédés n'ont pas été prises en considération.

Ceci a nettement réduit les effectifs par rapport aux données de l'étude d'allométrie. On ne pourra donc pas retrouver exactement les mêmes valeurs pour les pentes et les ordonnées à l'origine (tableaux 4.7 à 4.10 et figures 19 à 26). Outre la diminution des effectifs, ces "aménagements" conduisent à une perte d'information, même si ce que l'on perd est considéré comme une information de qualité médiocre. Ceci montre également la difficulté qu'on a à traiter des données qui n'ont pas été récoltées spécifiquement pour l'étude qu'on effectue. Accumuler des données dans l'espoir de pouvoir un jour les

traiter est inutile si l'on a pas défini dès le début d'un but et d'un traitement. On court simplement le risque d'avoir accumulé du matériel inutilisable.

45.1. Analyse de variance

Les résultats figurent dans les tableaux 4.7 à 4.10. On a vu qu'on ne disposait pas de jeux complets pour toutes les comparaisons. Néanmoins, des constatations intéressantes peuvent être faites :

- au sein d'un même gisement, des différences significatives peuvent apparaître : c'est le cas à St Brieuc pour la relation longueur-hauteur comparée entre les stations Comtesses (COM) et Plattières (PLA). BUESTEL (en préparation) constate que la même génération a une croissance moindre au Plattières qu'aux Comtesses. Ces différences sont très probablement dûes aux conditions écologiques différentes d'une station à l'autre.
- du point de vue de la taille de la charnière, il semble que les gisements de la façade atlantique, jusqu'à St Brieuc, s'apparentent ; les gisements de la Manche est quant à eux semblent se diviser en un ensemble côtier (Vergoyer + baie de Seine) et un ensemble profond (Dieppe). Distinction que nous avons déjà faite à plusieurs niveaux : croissance, densité, recrutement. Cette différence confirme l'impression visuelle : on distingue facilement une coquille de Manche est d'une coquille de St Brieuc, par exemple, grâce à la dimension de la charnière : en Manche est, on reconnaît les animaux du large par l'étroitesse de leur charnière (tableau 4.9).
- pour la relation épaisseur-hauteur, la même parenté se retrouve en Manche est. D'une manière générale, *P. maximus* s'applatit d'ouest en est (voir § 4.7 et tableau 4.5).
- les relations poids-hauteur ne sont pas homogènes sur l'ensemble des gisements ; il semble cependant qu'il y ait une certaine homogénéité au niveau de la pente (exposant de l'équation (1)) en Normandie. On sait que les varia-

tions saisonnières de poids rendent difficiles de telles comparaisons.

45.2. Ellipses de confiance

- au niveau hauteur-longueur, on remarque que les gisements extrêmes de notre étude s'écartent significativement (Dieppe et Malaga, figure 19). Les ellipses des deux stations de St Brieuc ne se recouvrent pas, indiquant une différence significative et confirmant les résultats de l'analyse de variance (figure 20). Il en est de même entre les gisements de la baie de Seine, Dieppe et Brest. En revanche, l'ellipse correspondant à Brest recoupe celle de St Brieuc ; on ne peut donc affirmer qu'il y a une différence (figure 21 et 22).
- au niveau hauteur-épaisseur, l'ellipse de Brest se détache nettement du groupe (figure 23), celle de St Brieuc se caractérise par une pente sensiblement plus faible.
- relation hauteur-charnière : les ellipses Vergoyer et baie de Seine d'une part, et Comtesses et Plattières d'autre part se recoupent. Toutes les autres sont significativement différentes ; on remarque la position nettement différente de l'ellipse Dieppe, caractérisant la forme particulière de la coquille St Jacques de la Manche centrale profonde (figures 24 et 25), à oreilles étroites.
- relation hauteur-poids total : seules les deux stations de la baie de St Brieuc ont des ellipses qui se recoupent ; on voit à ce propos la supériorité de l'analyse de variance, qui permet dans ce cas de montrer une différence significative au niveau de l'ordonnée à l'origine, sur l'ellipse de confiance (figure 26).

TESTS DE COMPARAISONS		Brest/Malaga	Brest/COM	Brest/PLA	COM/PLA	Dieppe/ Vergoyer	Baie de Seine /Dieppe	B. de Seine/ Dieppe/ Vergoyer
variances résiduelles	F(2 queues) ou χ^2	F = 1,1214	F = 3,8480	F = 1,3662	F = 2,8164	F = 1,3432	F = 1,4385	$\chi^2 = 19,8$
	ddl	107/41	727/107	582/107	727/582	394/63	432/394	2
	α	0,691	$8,11.10^{-15**}$	0,047*	$1,07.10^{-36**}$	0,151	$2,46.10^{-4**}$	5.10^{-5**}
pentes	F(1 queue)	7,1887	/	1,5190	/	4,2821	/	/
	ddl	1/148		1/689		1/457		
	α	$8,17.10^{-3**}$		0,218		0,039*		
ordonnée à l'origine	F(1 queue)	26,0952	/	8,1417	/	42,9552	/	/
	ddl	1/149		1/690		1/458		
	α	$9,80.10^{-7**}$		$4,45.10^{-3**}$		$1,50.10^{-10**}$		

TABLEAU 4.7. : COMPARAISON DES DROITES D'ALLOMETRIE HAUTEUR-LONGUEUR

* = $0,01 < \alpha < 0,05$

** = $\alpha < 0,01$

si α^{**} pour variance résiduelle : pas de comparaison possible sur les pentes et ordonnées à l'origine.

TESTS DE COMPARAISON		Brest/ St Brieuc / B. de Seine/ Vergoyer/Dieppe	Brest/ St Brieuc	Brest/ St Brieuc/ Baie de Seine	St Brieuc/ Baie de Seine	Baie de Seine / Vergoyer	Vergoyer/ Dieppe	Baie de Seine / Dieppe
variance résiduelle	F(2 queues) ou χ^2	$\chi^2 = 9,69$	F = 1,4238	$\chi^2 = 2,49$	F = 1,1869	F = 1,6140	F = 1,8550	F = 1,1493
	ddl	4	23/60	2	60/65	46/65	46/121	65/121
	α	0,046*	0,276	0,287	0,498	0,075	$7,96.10^{-3**}$	0,507
pente	F(1 queue)	6,1449	14,5204	9,3495	11,4112	0,2046	/	2,5603
	ddl	4/315	1/83	2/148	1/125	1/111		1/186
	α	$9,00.10^{-5**}$	$2,65.10^{-4**}$	$1,50.10^{-4**}$	$9,74.10^{-4**}$	0,652		0,111
ordonnée à l'origine	F(1 queue)	87,4847	17,5636	151,91	167,85	13,9788	/	71,5658
	ddl	4/319	1,84	2/150	1/126	1/112		1/187
	α	0 **	$6,82.10^{-5**}$	0 **	6.10^{-25**}			$7,6.10^{-15**}$

TABLEAU 4.8. : COMPARAISON DES DROITES D'ALLOMETRIE HAUTEUR-EPAISSEUR

* = $0,01 < \alpha < 0,05$

** = $\alpha < 0,01$

si $\alpha < 0,01$ pour les variances résiduelles : pas de comparaison possible sur les pentes et ordonnées à l'origine.

TESTS DE COMPARAISON		PLA/COM = St Brieuc	Dieppe / Baie de Seine/ Vergoyer	Baie de Seine /Vergoyer	(PLA + COM)/ Baie de Seine + Vergoyer)	Brest/ (PLA + COM)	Malaga/ Brest
Variance résiduelle	F(2 queues) ou χ^2	F = 1,2107	$\chi^2 = 2,61$	F = 1,2548	F = 1,3245	F = 1,0759	F = 1,4090
	ddl	432/410	2	388/61	451/844	107/844	39/107
	α	0,051	0,271	0,278	$5,5 \cdot 10^{-4**}$	0,585	0,172
pente	F	0,4080	11,2158	0,0428	/	0,3675	0,0042
	ddl	1/842	2/806	1/449		1/951	1/146
	α	0,523	$1,57 \cdot 10^{-5**}$	0,836		0,545	0,948
ordonnée à l'origine	F	0,0091	456,5	0,9096	/	70,6416	76,7068
	ddl	1/843	2/808	1/450		1/952	1/147
	α	0,924	0 **	0,341		$1,16 \cdot 10^{-16**}$	$4,4 \cdot 10^{-15**}$

TABLEAU 4.9. : COMPARAISON DES DROITES D'ALLOMETRIE : HAUTEUR-CHARNIERE

* = $0,01 < \alpha < 0,05$

** = $\alpha < 0,01$

si $\alpha < 0,01$ pour les variances résiduelles : pas de comparaison possible sur les pentes et ordonnées à l'origine.

TESTS DE COMPARAISON		PLA/COM/Baie de Seine/ Dieppe/Brest	PLA/COM	Baie de Seine / Dieppe
Variance résiduelle	F(2 queues) ou χ^2	$\chi^2 = 89,14$	F = 1,0678	F = 1,1902
	ddl	4	451/603	180/255
	α	0 **	0,453	0,202
pente	F	/	3,4784	0,0128
	ddl		1/1054	1/435
	α		0,062	0,910
ordonnée à l'origine	F	/	9,5420	67,52
	ddl		1/1055	1/436
	α		$2,1 \cdot 10^{-3**}$	$2,4 \cdot 10^{-15**}$

TABLEAU 4.10. : COMPARAISON DES DROITES D'ALLOMETRIE :
HAUTEUR-POIDS

* = $0,01 < \alpha < 0,05$

** = $\alpha < 0,01$

si $\alpha < 0,01$ pour les variances résiduelles :
pas de comparaisons possible sur les pentes
et ordonnées à l'origine.

RELATION HAUTEUR/LONGUEUR Comparaison des droites d'allometrie

Elevations

0.5

0.0

-0.5

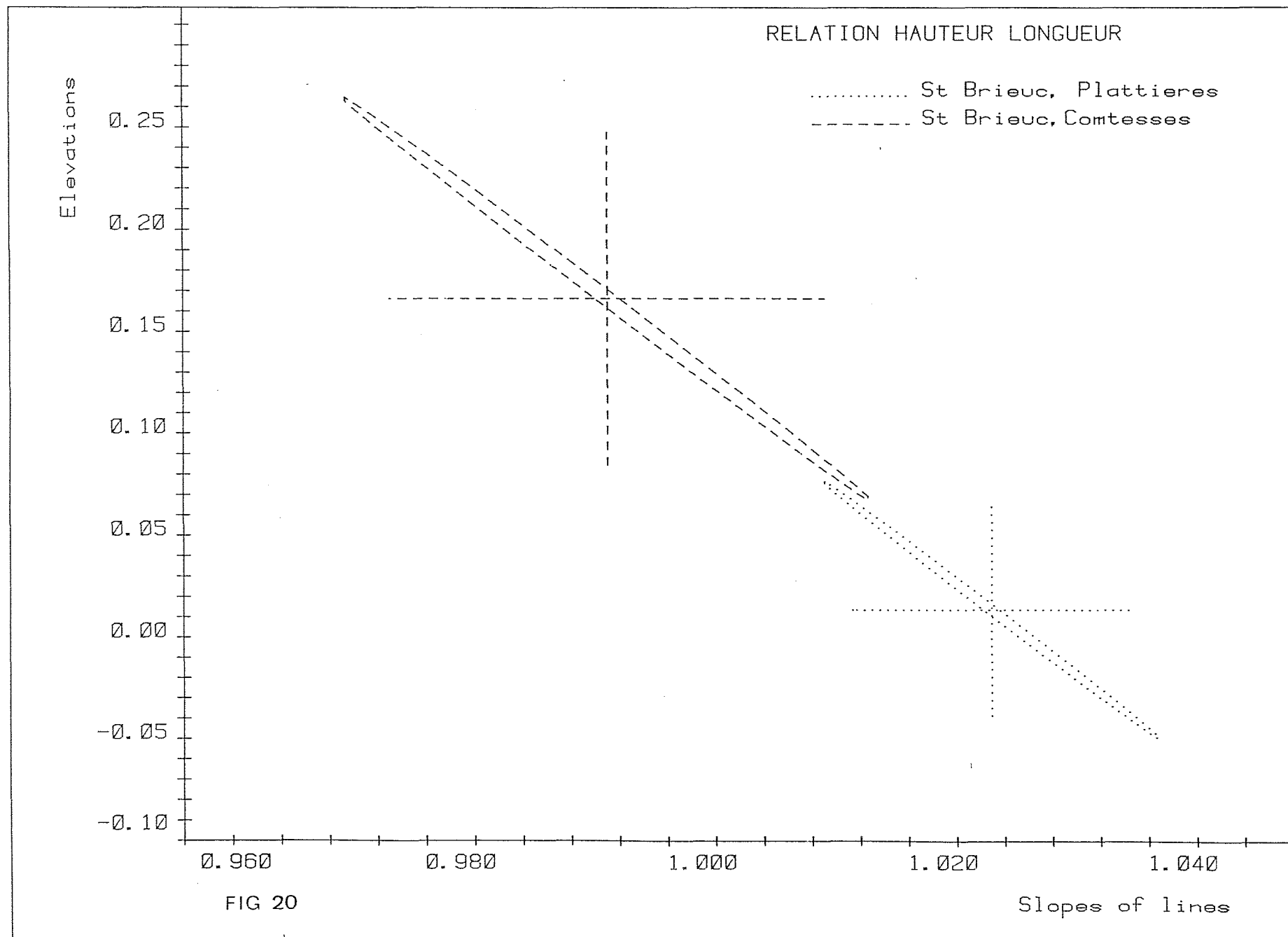
-1.0

.....St Brieuç Pla
 ----St Brieuç Com
 — Brest
 — baie de Seine
 — Dieppe
 — Vergoyer
 — Malaga

0.80 0.85 0.90 0.95 1.00 1.05 1.10 1.15

FIG 19

Slopes of lines



RELATION HAUTEUR LONGUEUR

- St Brieuc, Plattieres
- St Brieuc, Comtesses
- Baie de Seine
- Dieppe
- Brest

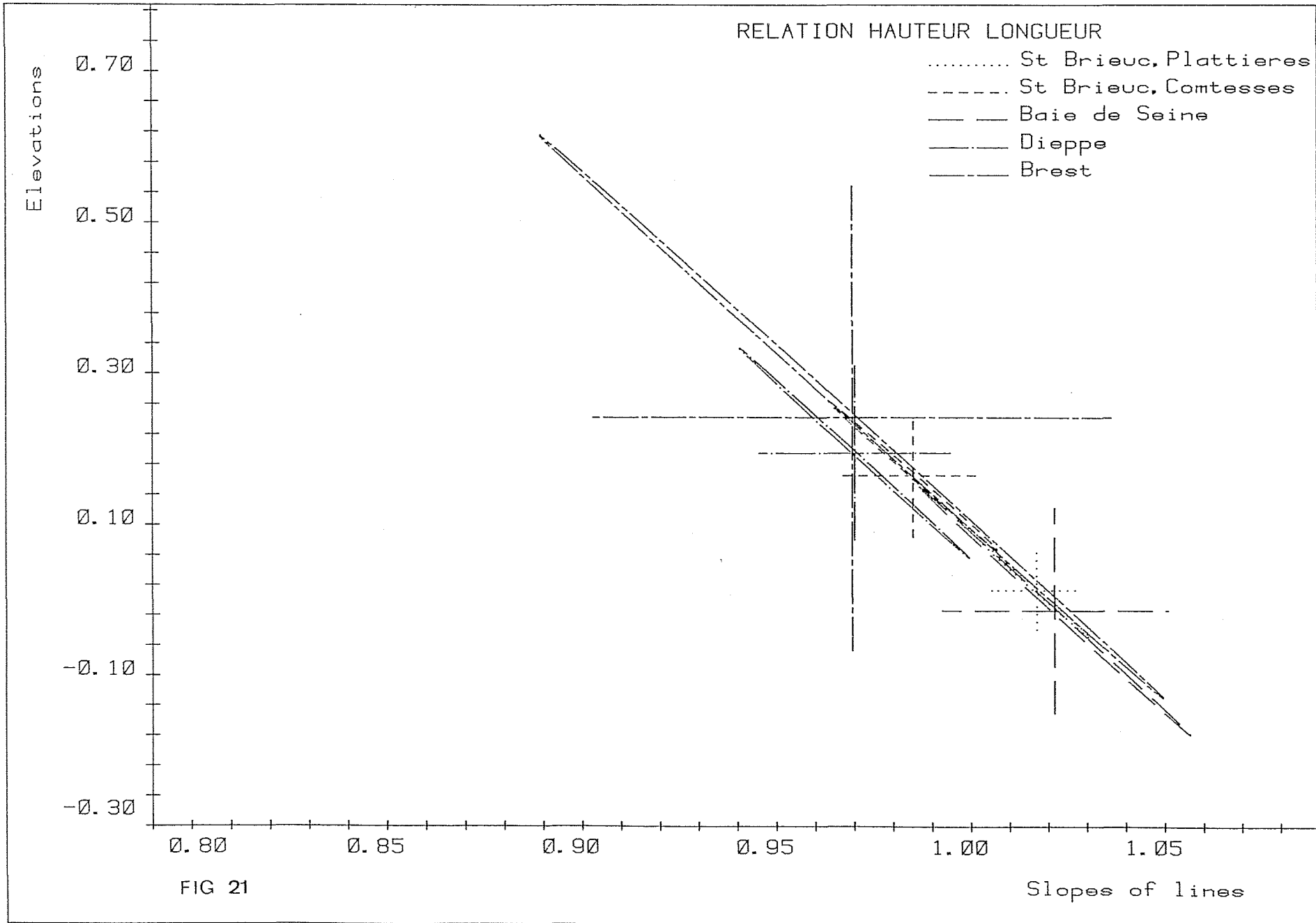
Elevations

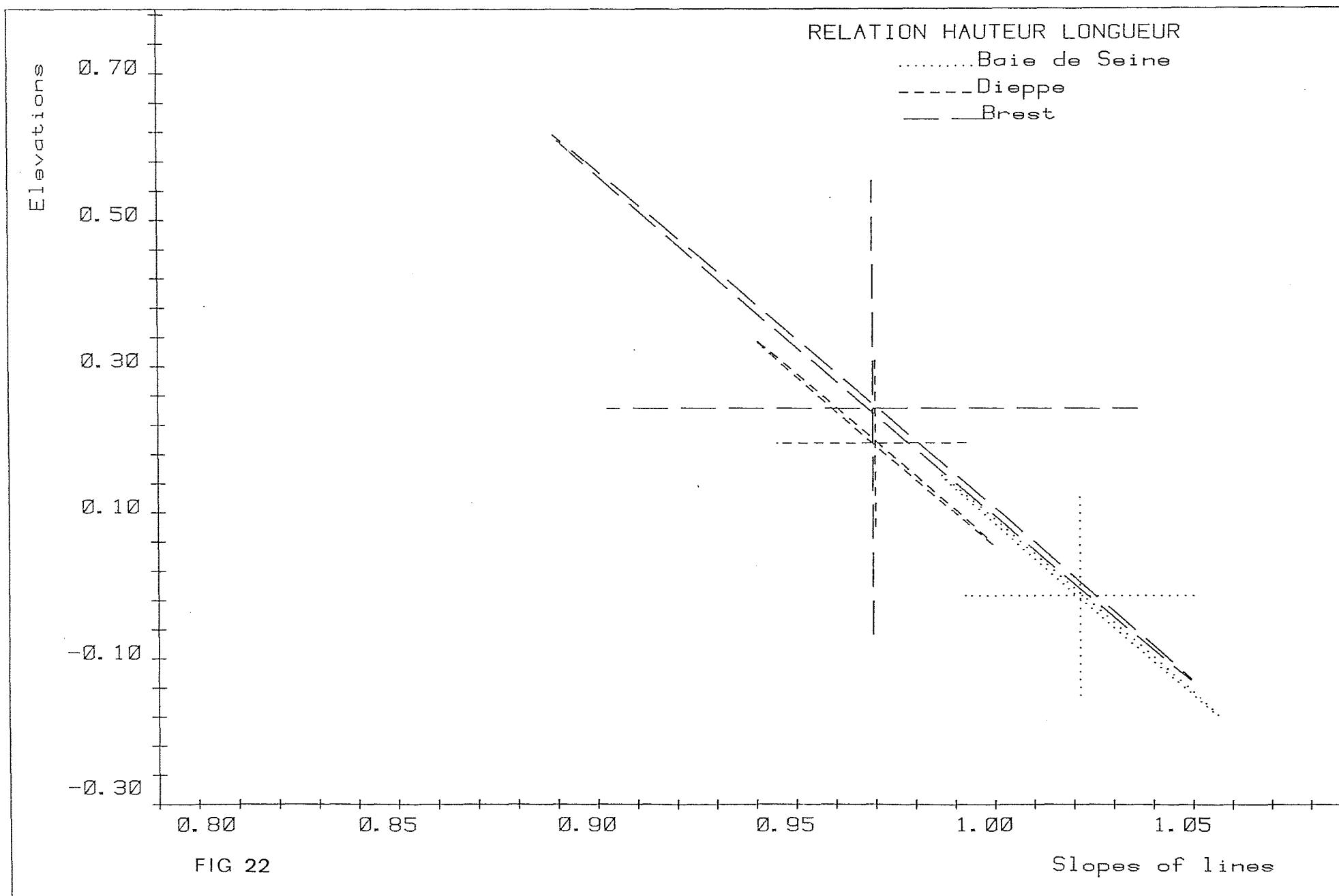
0.70
0.50
0.30
0.10
-0.10
-0.30

0.80 0.85 0.90 0.95 1.00 1.05

FIG 21

Slopes of lines





RELATION HAUTEUR/EPAISSEUR Comparaison des droites d'allometrie

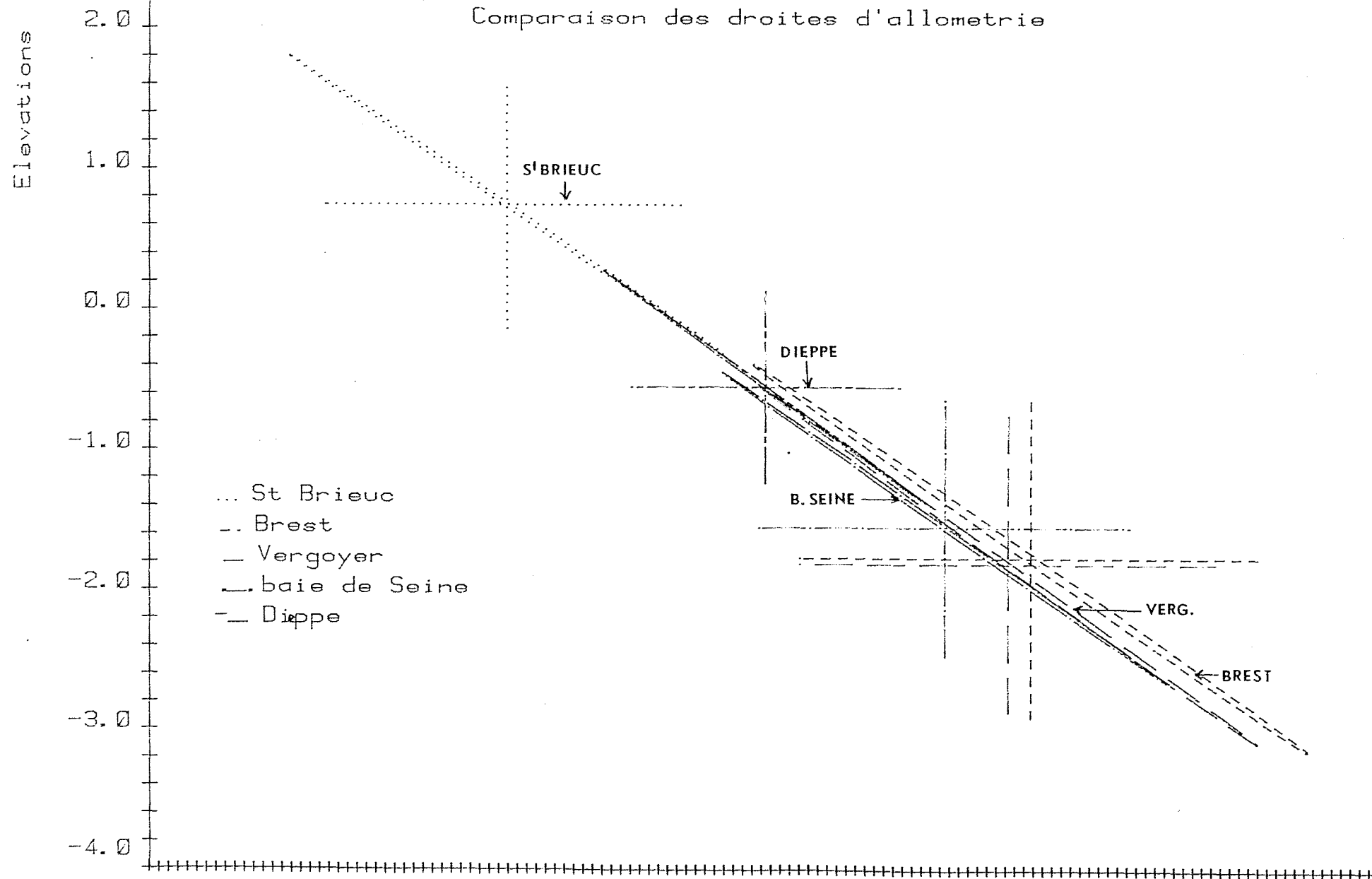


FIG 23

Slopes of lines

RELATION HAUTEUR/CHARNIERE Comparaison des droites d'allometrie

Elevations

1.0

0.5

0.0

-0.5

-1.0

-1.5

-2.0

- Malaga
- brest
- St Brieuc, Plattieres
- St Brieuc, Comtesses
- baie de Seine
- Dieppe
- Vergoyer

0.60

0.70

0.80

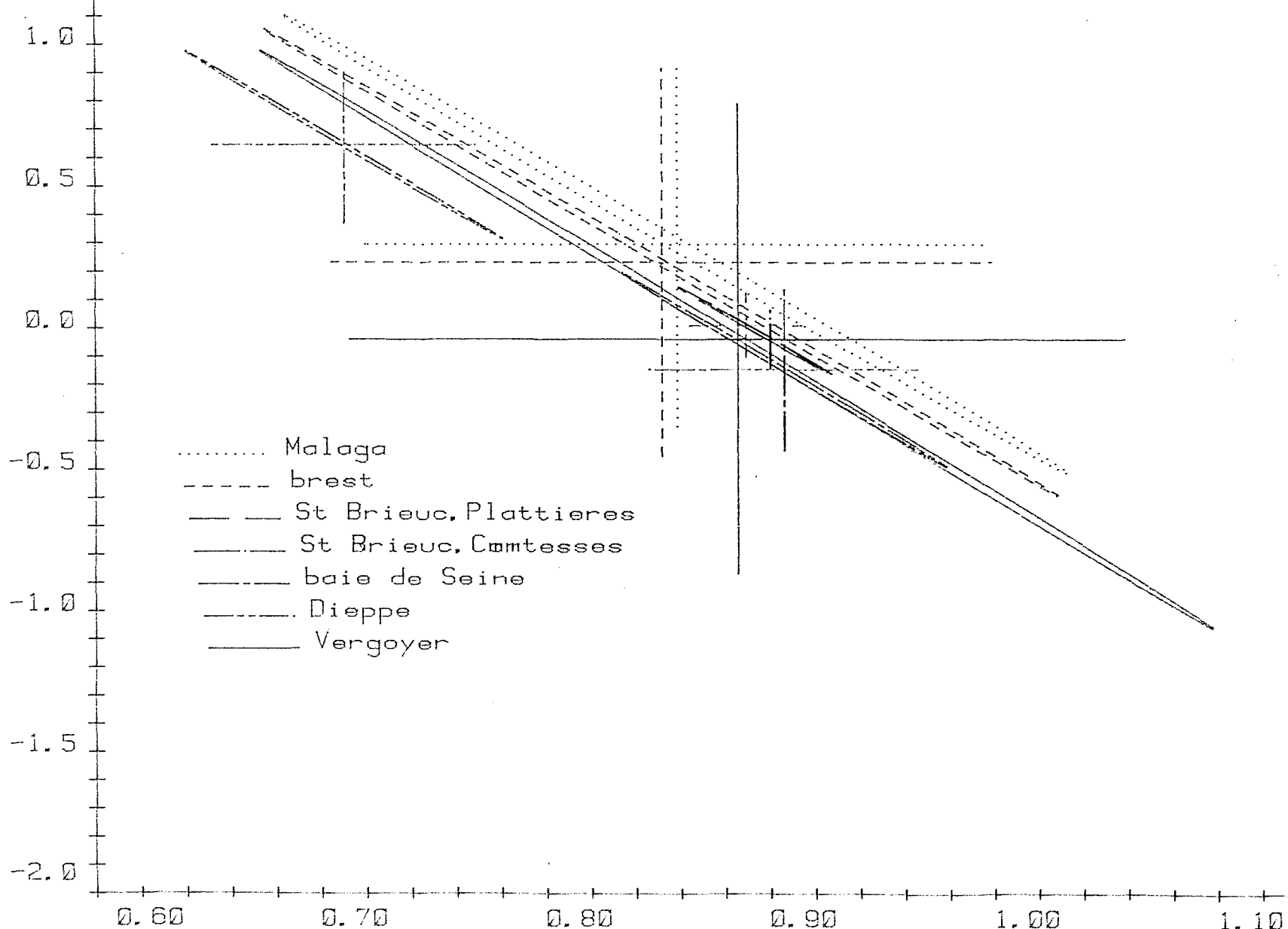
0.90

1.00

1.10

FIG 24

Slopes of lines



Elevations

RELATION HAUTEUR CHARNIERE

- St Brieuc, Plattieres
- St Brieuc, Comtesses
- Baie de Seine
- Dieppe
- Brest

1.0

0.5

0.0

-0.5

-1.0

0.60

0.70

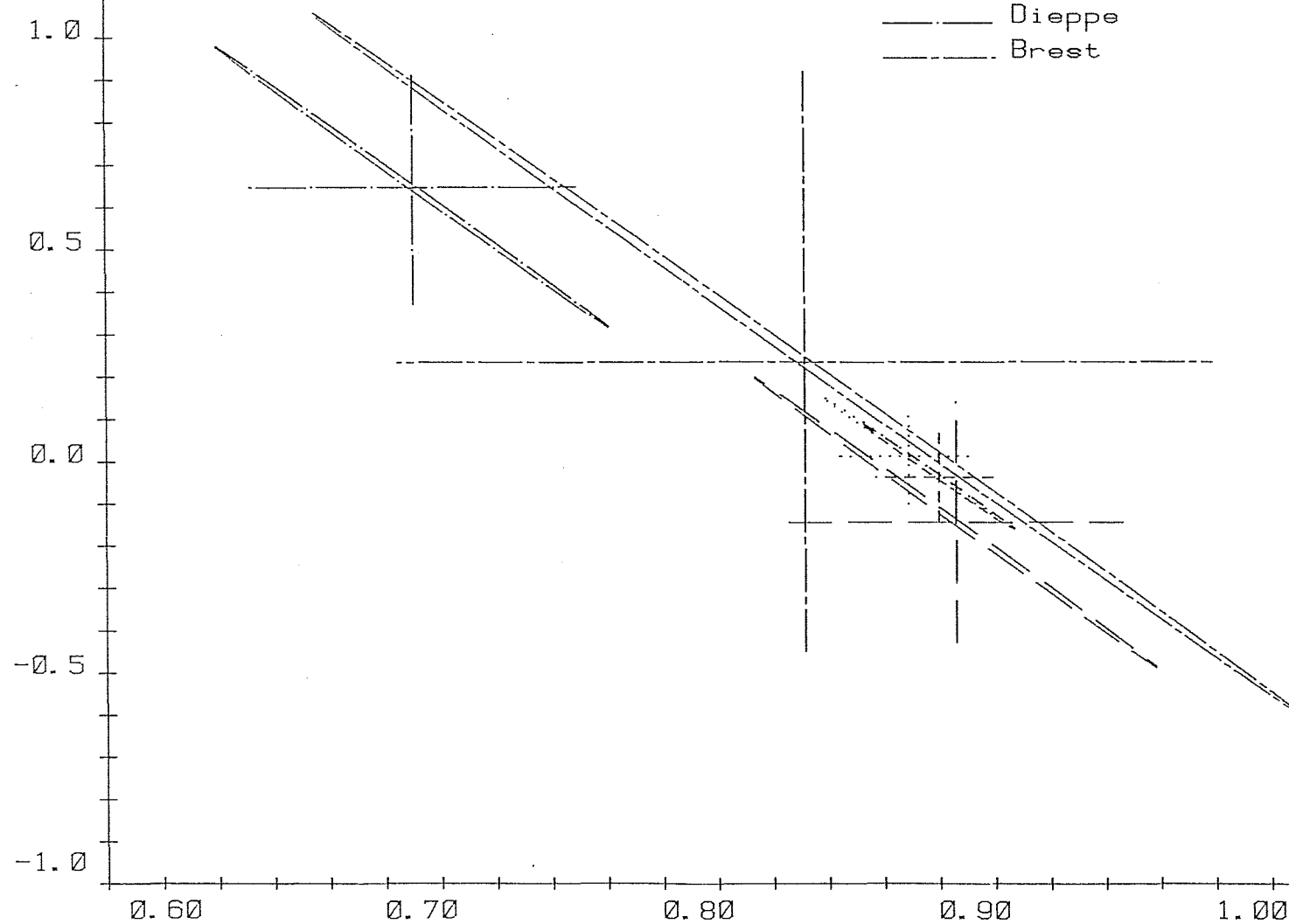
0.80

0.90

1.00

FIG 25

Slopes of lines



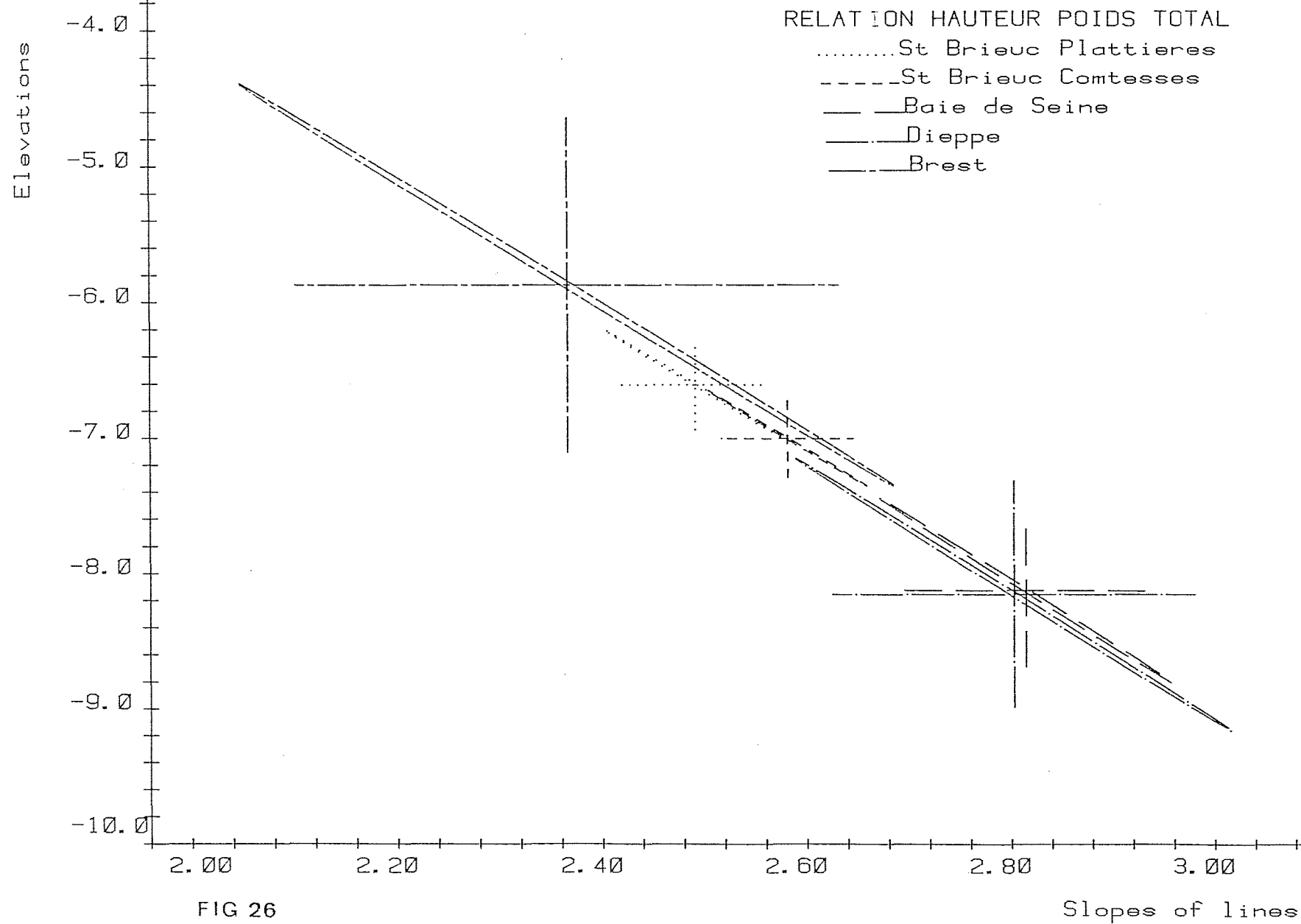


FIG 26

4.6. ETUDE DE LA COURBURE DES VALVES

46.1. Exposé du problème

L'observation macroscopique des animaux en provenance des différents gisements fait apparaître un caractère évident : les animaux en provenance de la Manche est, et particulièrement des gisements profonds (Dieppe, Beachy Head) ont une valve droite nettement moins creuse, une valve gauche plus bombée que les animaux d'Atlantique ou de Manche ouest, dont la valve droite est très creuse et la valve gauche plate. L'étude de croissance relative ne permet pas de mettre en relief cette caractéristique. On doit donc rechercher un modèle susceptible de décrire la courbure des valves et de supporter des comparaisons inter gisements.

Un modèle a été proposé par LISON (1949) qui assimile la courbure des valves des Bivalves à une spirale logarithmique d'équation :

$$\rho = be^{a\omega} \quad (4)$$

soit après transformation logarithmique :

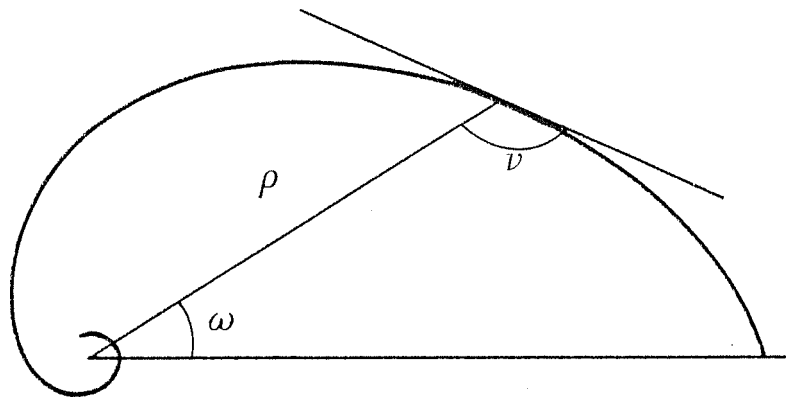
$$\text{Log } \rho = \text{Log } b + a\omega$$

ou encore $\text{Log } \rho = b' + a\omega \quad (5)$

Chez *P. maximus*, la courbure de la valve droite peut être assimilée à une seule spirale, la valve gauche à une succession de deux spirales.

46.2. Méthodes et matériel

Les paramètres ρ et ω ont été étudiés sur la coupe des valves au moyen d'une impression de celles-ci au tampon-encreur. ρ a été mesuré au demi-millimètre près en faisant varier ω de 5° en 5°, de 0 à 90°. La régression par les moindres carrés donne les valeurs des paramètres a et b' de l'équation (5) (figures 28, 29, 30 et 31).



Spirale logarithmique

$$\rho = be^{a\omega}$$

$\nu = \text{constante}$

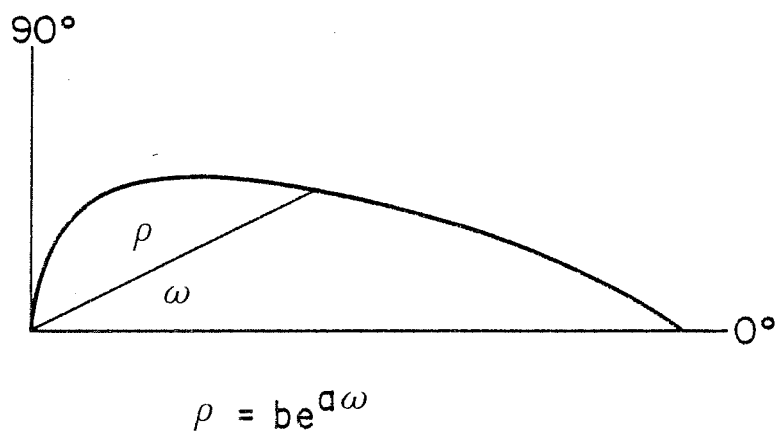


FIGURE 27

Assimilation de la courbure de la valve droite de *P. maximus* à une spirale logarithmique.

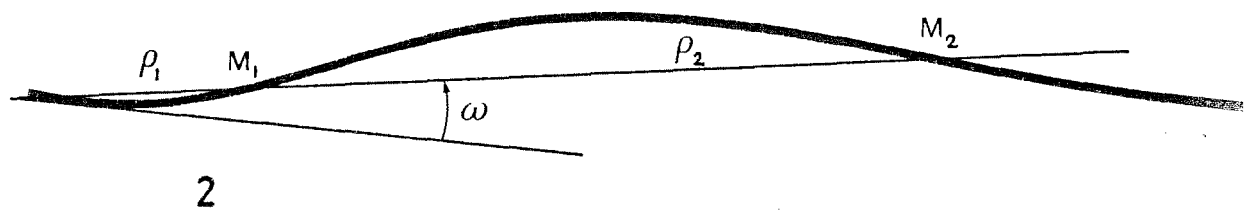
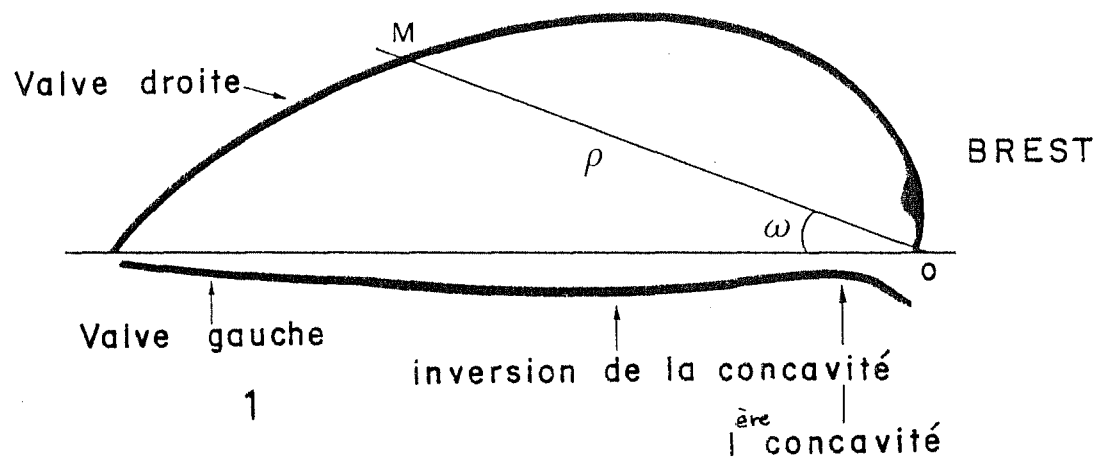


FIGURE 28

1. Mensurations effectuées sur la valve droite (spirale simple)
2. Mensurations effectuées sur la valve gauche (double spirale).
L'impression a été agrandie au pantographe.

Deux études distinctes ont été menées :

d'une part, la comparaison d'échantillons de 6 individus provenant des gisements de Brest, St Briec et Dieppe, d'autre part la comparaison d'animaux nés d'un même gisement (St Briec) mais dont une partie a été transplantée à l'état de naissain (6-8 mois) en rade de Brest ; dans ce cas là, l'étude de la courbure a été faite au même âge (18-20 mois) sur des échantillons de 10 individus prélevés l'un sur la population naturelle (baie de St Briec) l'autre sur la population semée en rade de Brest.

46.3. Résultats

- comparaisons inter-gisements : la comparaison a porté sur la valeur du paramètre "a" de l'équation (5) (tableau 4.11) pour la valve droite. Le test statistique appliqué aux distributions non paramétriques (test de MANN-WHITNEY) montre qu'on peut considérer la courbure des valves de l'échantillon brestois comme différente de celle de Dieppe ; St Briec étant à un stade intermédiaire.

La valve gauche est plus complexe et pose les problèmes suivants : difficulté de mesure sur une faible concavité ; absence fréquente d'une succession concavité-convexité ; présence de plusieurs inversions de courbures. De plus, le choix d'une valve interprétable dans un lot peut introduire un biais sérieux dans la comparaison. On se contentera donc de constater (figure 31) que le changement de concavité n'intervient pas, sur notre échantillon, au moment de la formation du 1er ou 2è anneau hivernal mais se situe entre les deux.

- comparaison transplant-population native (tableau 4.12) : la différence est significative, et l'étude vient confirmer l'impression visuelle d'une plus grande concavité chez les coquilles du transplant que chez la population d'origine. De plus, les coquilles transplantées ne semblent pas différer de la population brestoise indigène (voir tests dans les tableaux 4.12

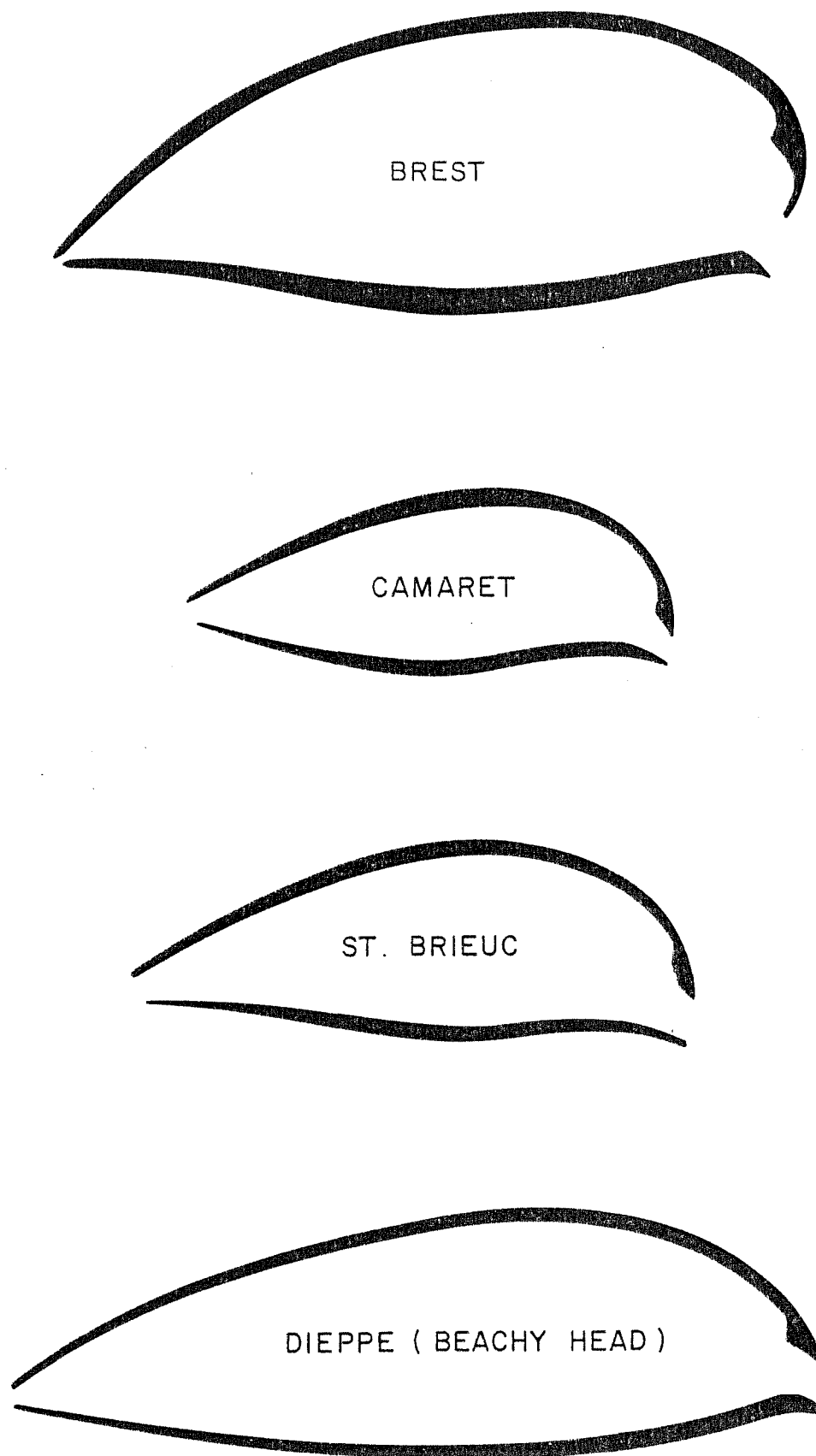


FIGURE 29

EXEMPLE DE PROFILS DE COUPE DES VALVES
DE *P. MAXIMUS* (GROSSISSEMENT 1).

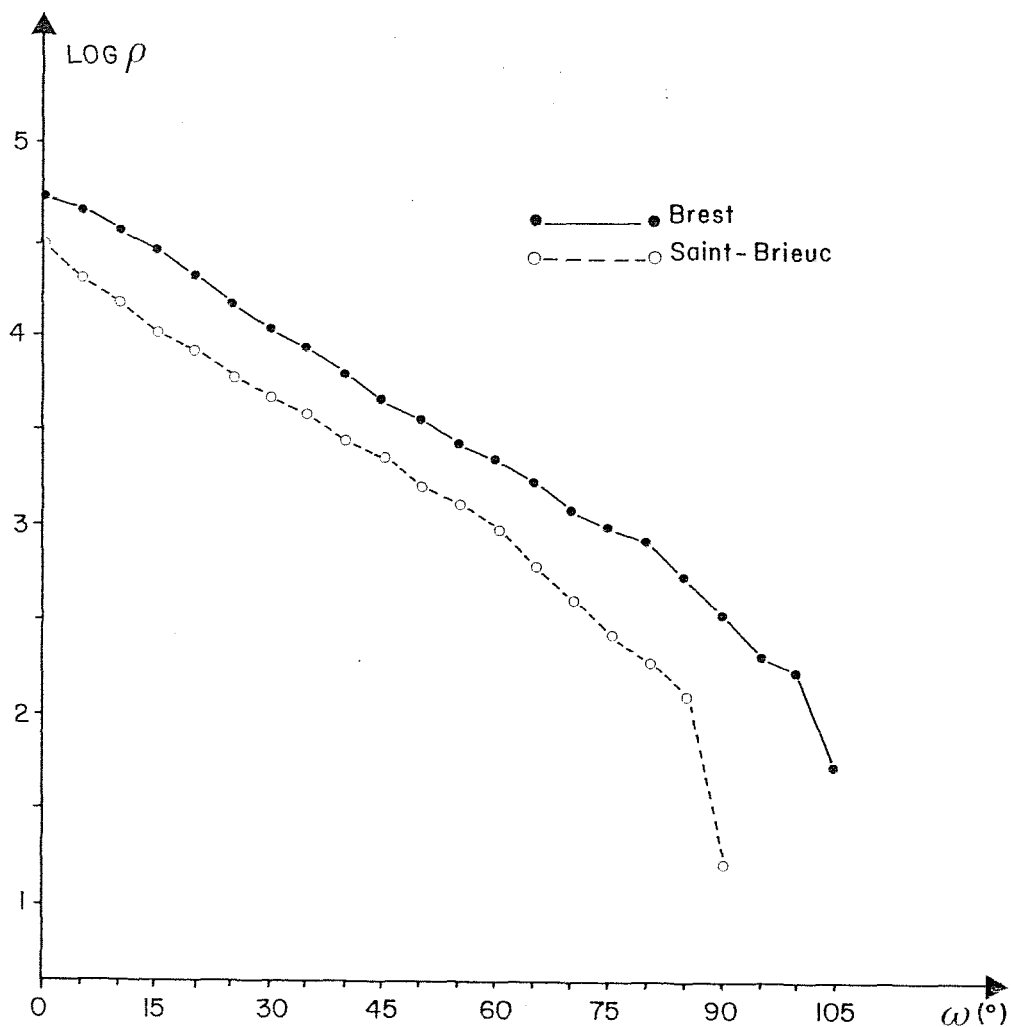


FIGURE 30

Valve droite : linéarisation de la spirale logarithmique = $\text{Log } \rho = \text{Log } b + a\omega$

La plus petite valeur de ρ , correspondant au décrochement de la droite, n'est pas prise en compte : le décrochement correspondant plus aux imprécisions des mesures qu'à un changement morphologique.

On remarquera que seul l'échantillon brestois va au-delà de 90°.

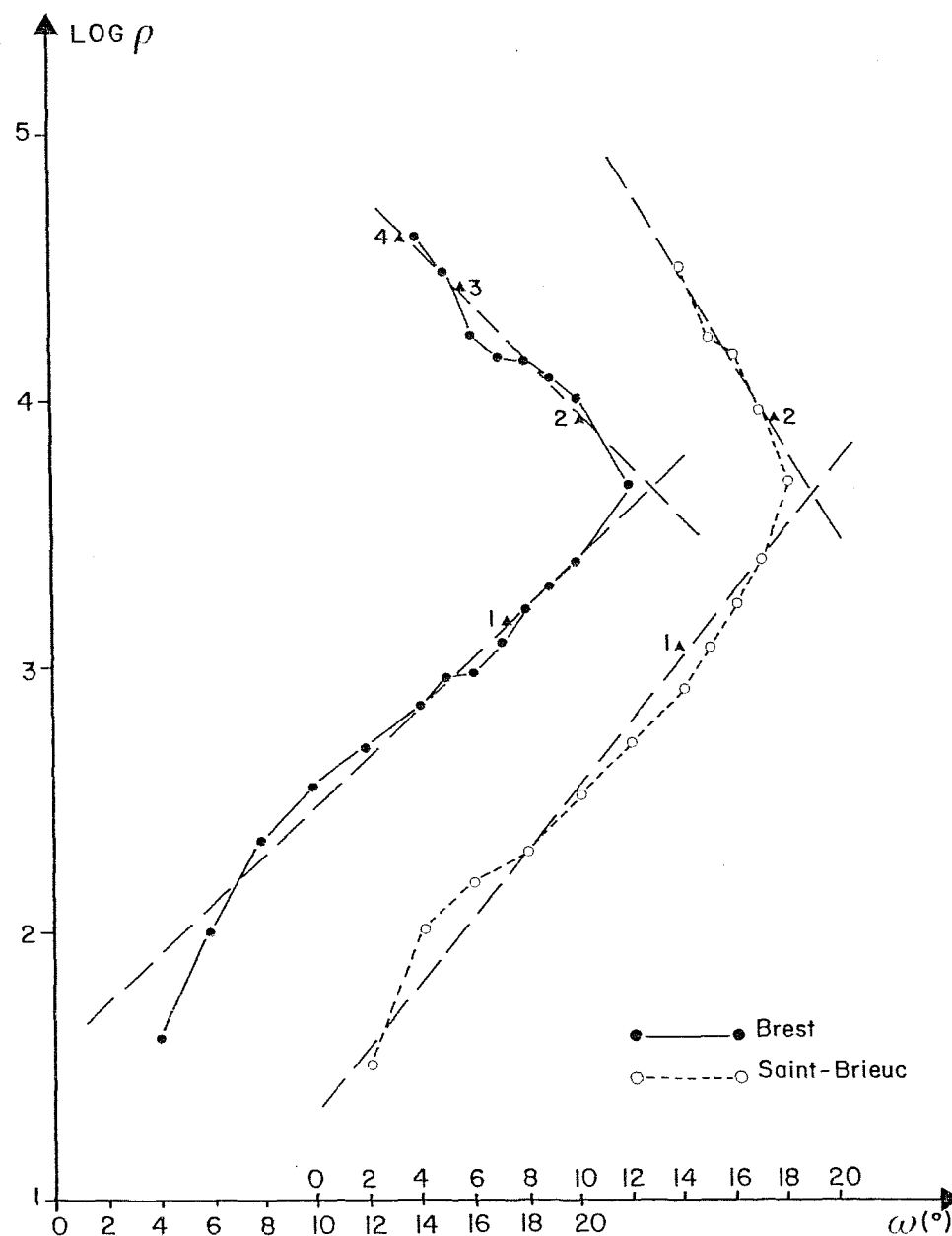


FIGURE 31

Valve gauche : linéarisation des deux spirales successives. L'intersection des droites correspond à l'inversion de concavité, les triangles aux anneaux hivernaux.

BREST	ST BRIEUC	DIEPPE
183	241	291
236	259	296
238	263	297
247	277	311
266	297	331
289	320	365

TABLEAU 4-11 : VALEURS DE a POUR LES TROIS GISEMENTS

Test de MANN-WHITNEY :

Brest/St Brieuc $U = 8 > U_{6/0} = 5$ non significatif
 Dieppe/St Brieuc $U = 6 > U_{6/0} = 5$ non significatif
 Dieppe/Brest $U = 0^{**}$

TRANSPLANT	ST BRIEUC
217	262
221	264
226	270
230	275
241	276
243	277
243	277
249	281
253	282
264	286

TABLEAU 4-12 : VALEURS OBTENUES POUR LA

MEME POPULATION D'ORIGINE

Test de MANN-WHITNEY :

Transplant/St Brieuc $U = 1,5 < U_{10/0} = 16^{**}$
 Transplant/Brest $U = 25$ $U_{10/4} = 11$ non significatif
 St Brieuc/St Brieuc $U = 27$ $U_{10/4} = 11$ non significatif

Paramètre "a" de l'équation $\text{Log } p = b' + aw$

les valeurs ont été multipliées par 10^4 et rangées par ordre croissant.

et 4.13). Il semble donc que la coquille St Jacques soit capable de modifier la forme de sa valve droite au cours de sa croissance ; ainsi les coquilles transplantées ont pris une forme qui les rapproche de la population locale alors qu'en même temps leurs "soeurs" de la baie de St Brieuc évoluaient différemment.

Ces résultats n'ont pas la prétention de prouver une fois pour toute les différences morphologiques et leurs causes : il faudrait poursuivre l'étude sur un plus grand échantillon. Cependant, un fait important se dégage : il est probable que les différences morphologiques observées d'un gisement à l'autre, tout au moins la concavité de la valve, ne soient pas dues à des modifications héréditaires du soma. Autrement dit, nous ne sommes pas en présence de génotypes mais d'accomodats (LUBET, 1976). Dans la suite de l'étude du transplant, (ANTOINE et al., 1979) il est montré que la possibilité de pondre dès l'âge de 10 mois n'était pas non plus un critère de différenciation d'une population à l'autre puisque la capacité à mûrir précocement existait chez la population de la baie de St Brieuc mais ne s'y manifestait pas, sauf si l'on transplantait au stade de naissain des individus de St Brieuc à Brest.

Pour expliquer la forme des coquilles de la Manche centrale (valve droite peu creuse, valve gauche plus bombée), il faut donc rechercher une explication adaptative. Ces animaux se trouvent sur des fonds peu meubles (graviers) et balayés par de forts courants alternatifs. Il est possible que la forme aplatie et légèrement biconcave de la coquille lui permette de mieux résister à l'entraînement par le courant, perturbation qu'elle peut mal éviter par un enfouissement du fait de la dureté des fonds. Il a été avancé (chapitre 2) que ces gisements étaient des pseudopopulations originaires de gisements de forte densité, par le jeu de la dispersion des larves. Une différence de courbure prouvée entre les coquilles des animaux du large de Dieppe n'infirmait pas cette hypothèse puisqu'on pourrait expliquer cette différence comme issue d'une adaptation ; on serait alors en présence d'écophénotypes. On pourrait

également étudier les relations courbure/oreille ou épaisseur/oreille ; si corrélation il y a, cela pourrait vouloir dire que la sélection "animaux plats" produit des animaux à "oreilles étroites", les deux caractères étant alors associés.

4.7. CONCLUSIONS

Si on considère la hauteur comme dimension de référence, la plupart des dimensions croissent relativement plus vite : il y a allométrie majorante. Seul le poids total croît suivant une allométrie minorante, parfois même fortement minorante. Cependant les fortes variations annuelles du poids ne peuvent permettre d'utiliser systématiquement la relation allométrique comme clé hauteur-poids.

La comparaison des droits d'allométrie confirme plusieurs des observations précédentes :

- l'hétérogénéité au sein d'un même gisement se retrouve dans la morphologie : le rapport hauteur/longueur se modifie d'une station à l'autre en baie de St Brieuc.

- des parentés se remarquent entre différents gisements, certaines dimensions (charnière, épaisseur) peuvent proportionnellement se réduire suivant un gradient géographique. Ceci est confirmé par l'étude de la courbure des valves.

La courbure des valves peut être induite par le milieu ; la coquille St Jacques est donc capable d'adapter sa morphologie au milieu. Ceci se fait non pas par sélection au cours des successions de générations, mais dès que des jeunes individus sont mis dans une situation nouvelle.

4.8. PERSPECTIVES

LUBET (1976) dit que *"la présence de races à l'intérieur de popula-*

ctions à vaste répartition géographique est vraisemblable ; la différence n'est pas grande entre une race physiologique dont le mécanisme adaptif a une base génétique, une race géographique et un écotype".

L'étude comparative de la croissance selon VON BERTALANFFY, de la croissance relative et de la morphologie des coquilles montrent que nous sommes probablement en présence d'écotypes, ou de races géographiques. Un pas supplémentaire pourrait être fait en étudiant d'une part le polymorphisme biochimique, comme le fait BEAUMONT (1978) chez *Chlamys opercularis*, et d'autre part les possibilités de liens entre gisements par le transport des larves. A ce propos, l'hypothèse d'une séparation au niveau du Cotentin pourrait être étudiée ; de même que les liens entre deux gisements proches mais séparés par une barrière hydrologique ou géomorphologique (rade de Brest et Camaret).

BEAUMONT (1978) a montré que, du point de vue de la composition protéique du muscle adducteur, les populations de *Chlamys opercularis* de Plymouth et de Brest s'apparentaient, alors que celle de St Brieuc s'isolait. Comme on l'a supposé pour la pression, il pourrait s'agir là d'isolements génétiques dus à la sélection de génotypes en fonction de facteurs écologiques, supposition également faite par LUBET (1976), sur les résultats des travaux de SASTRY (1968, 1970, 1971) sur *Aequipecten irradians* et de PORTER et CHESNUT (1960) sur le genre *Mercenaria*.

C H A P I T R E 5

LA CROISSANCE JOURNALIERE CHEZ *PECTEN MAXIMUS*

5.1. RAPPEL SUR L'ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LES STRIES DE CROISSANCE

La recherche de structures traduisant les rythmes de croissance annuels ou subannuels chez les animaux marins a plusieurs origines. D'une part, on a cherché à âger les animaux dans le but d'étudier la dynamique d'une population (clé longueur - âge, longévité, structure démographique). Chez les poissons, on utilise souvent l'otolithe, où la succession de dépôts de matériaux inorganiques (carbonates de calcium) et de matériau organique (conchioline) marque la succession été-hiver (DANNEVIG, 1956 ; CHRISTENSEN, 1964 ; PANELLA, 1971 ; SIMKISS, 1973). On peut aussi déterminer l'âge de certains invertébrés et plus particulièrement des Mollusques bivalves, dont le test calcaire est également susceptible de marquer des ralentissements de croissance hivernaux (HASKIN, 1954) ou hivernaux et estivaux (MARU et OBARA, 1967). Chez les bivalves, le ralentissement de croissance est transcrit soit à l'intérieur du test (Cardiidés, Vénéridés par exemple), soit à l'extérieur (Pectinidés). Il est dû aux modifications des proportions de matières organiques et inorganiques associées au ralentissement du métabolisme sous l'influence de stimuli externes (BARKER, 1974 ; PANELLA et MAC CLINTOCK, 1968 ; RHOADS et PANELLA, 1970 ; HALL, 1974 ; THOMSON, 1974). Chez *Pecten maximus*, on a utilisé le ralentissement annuel de croissance signalé par, entre autres, MASON (1957), et BUESTEL et LAUREC (1976), pour déterminer l'âge de l'animal et effectuer des mesures de taille à l'anneau (voir chapitre 1, 13.2).

D'autre part, de nombreux auteurs se sont penchés sur les possibili-

tés qu'auraient les animaux marins de marquer des rythmes subannuels, dès lors qu'ils étaient capables d'enregistrer les successions saisonnières marquées telles que été/hiver. WELLS (1963) fut un des premiers à rechercher, dans la croissance du squelette d'un corail, des rythmes transcrivant un phénomène géophysique (rotation de la terre) au cours des ères géologiques. Ainsi, en comparant des spécimens vivants marquant, en moyenne, 365 stries d'accroissement par an, avec un fossile de la même espèce datant du Dénovien, et marquant 400 stries par an, il conclut à un ralentissement de la vitesse de rotation de la terre sur elle-même, depuis le Dénovien. Ce corail est donc un "géo-chronomètre". A la suite de WELLS, plusieurs recherches ont été entreprises sur des animaux vivants et fossiles pour trouver d'autres géochronomètres. La découverte d'un rythme journalier chez une espèce actuelle (principalement Mollusques bivalves et Coraux) permet d'extrapoler pour la même espèce ou une espèce voisine fossile (BARKER, 1964 ; CLARK, 1968 ; HOUSE et FARROW, 1971 ; PANELLA et MAC CLINTOCK, 1968 ; RHOADS et PANELLA, 1970 ; FARROW, 1971, 1972 ; EVANS, 1972 ; EVANS et LE MESSURIER, 1972 ; ROSENBERG, 1974 ; HALL et al., 1974).

Par extension, plusieurs auteurs ont proposé d'utiliser certaines espèces de mollusques comme chronomètres d'évènements écologiques actuels tels que les modifications du milieu ambiant (dessalures, températures extraordinaires ou pollutions). L'étude d'une thanatofaune par analyse de stries de croissance permet de déterminer la date de la mort de ces animaux (RHOADS et PANELLA, 1970 ; FARROW, 1972 ; BLACK, 1973 ; KENNICH et OLSSON, 1975).

51.1. Stries d'accroissement et rythmes exogènes

On a vu que le premier rythme reconnu est un rythme annuel. Il se compose d'une succession d'anneaux de ralentissement ou d'arrêt de croissance hivernaux. D'autres ralentissements peuvent survenir en cours d'année, par exemple lors de fortes températures estivales (MARU et OBARA, 1967) ou lors

de la reproduction (PANELLA, 1968, 1970). Des ensembles de 20 à 30 stries de croissance ont été trouvés chez une douzaine d'espèces de Bivalves, la succession de cycles de 30 stries comprenant chacun un resserrement et un élargissement est considérée comme caractéristique d'un rythme mensuel de production de stries journalières (BERRY et BARKER, 1974).

Une succession de cycles d'environ 14 stries est considérée comme caractéristique d'un rythme tidal ou lunaire (intervalle de temps séparant deux grandes marées par exemple, ou pleine lune et nouvelle lune) (PANELLA, 1968 ; BERRY et BARKER, 1974 ; ROSENBERG, 1974 ; EVANS, 1972 ; DOLMAN, 1974).

51.2. Principales familles et espèces de Bivalves où des stries journalières de croissance ont été décrites

Vénéridés

Les espèces de la famille des Vénéridés sont, selon BERRY et BARKER (1974) les meilleurs enregistreurs de rythmes intertidaux (fortnight tidal cluster, selon ces auteurs).

L'espèce *Mercenaria mercenaria*, étudiée par de nombreux auteurs, est susceptible de marquer le rythme des marées, les stries d'accroissement à l'intérieur du test correspondant à l'ouverture et la fermeture des valves selon que l'animal est exondé ou non (BARKER, 1964 ; RHOADS et PANELLA, 1970 ; THOMSON, 1974 ; LUTZ et RHOADS, 1977). Des expériences en milieu contrôlé ont montré qu'il existait un rythme endogène (horloge interne) d'ouverture et de fermeture des valves, qui s'accordait, en milieu naturel, avec les stimuli externes (THOMSON, 1974).

Chez *Tivella stultorum* (Californie), des stries de croissance peuvent être vues à l'extérieur du test ainsi qu'en coupe. Etudiant cette espèce et *Callista chione* (Mer Adriatique), HALL (1974), HALL, DOLLASE et CORBATO (1974) reconnaissent des stries journalières groupées en bandes de croissance rapide estivale (fast growing band) et en bandes de croissance ralentie

hivernale (biocheck). Au cours des périodes de croissance rapide, des stries subjournalières peuvent être vues chez *Tivella stultorum*, l'hypothèse d'un rythme tidal est avancée mais non prouvée (HALL et al., 1974).

D'autres espèces de Vénéridés ont fait l'objet d'études se rapportant à la croissance journalière : *Protothaca staminea* (EVANS, 1972), *Meretrix lusoria* (Japon : KOIKE, 1973).

Cardiidés

Chez *Clinocardium nuttali* de la côte Est américaine, EVANS (1974) a montré que les stries d'accroissement observés en coupe correspondaient aux périodes d'exondation ; deux stries par jour sont donc marquées ; un cycle de 18 stries correspond à un cycle de marée. La formation des stries dépend toutefois de la position intertidale de l'animal et du faciès écologique.

L'espèce européenne *Cerastoderma edule*, étudiée par FARROW (1971, 1972) et DOLMAN (1974) montre une superposition d'un rythme semi-journalier (formation d'une strie à chaque exondation) et journalier, selon qu'il y a exondation ou non durant la nuit où se fait la calcification. Il est probable que, selon la position intertidale de l'individu, des cycles vives-eaux/mortes-eaux regroupent les stries journalières (observations personnelles).

Nuculidés

RHOADS et PANELLA (1970) ont montré que chez *Nucula proxima* (côte Est américaine) des cycles journaliers et mensuels étaient très visibles. Chez l'espèce abyssale (*Nucula cancellata*), selon les mêmes auteurs, des stries d'accroissement sont visibles ; toutefois elles sont plus diffuses que chez l'espèce côtière et aucun rythme n'apparaît.

Mytilidés

Les stries d'accroissement chez *Mytilus edulis* ont été étudiées par LE GALL (1970) sur les côtes françaises de la Manche. Des stries sont formées

sur la surface externe de la coquille. Des stries bi-quotidiennes existent pendant les périodes de croissance active (été) ; la succession des vives-eaux et des mortes-eaux provoque également, chez cette espèce, des cycles de 14 jours.

Tridacnides

On doit à HENOQUE (1977) l'étude de la croissance de *Tridacna maxima* de Polynésie grâce aux stries qu'il prouve comme étant journalières.

Pectinides

Les stries d'accroissement chez les Pectinides sont externes. CLARK (1968, 1974a) a montré la concordance de phase entre la formation de stries et le rythme nycthéméral pendant une période de 50 jours en milieu contrôlé chez *Pecten diegensis* et *Pecten vogdesi*. WRENN (1972) l'a montré en milieu naturel chez *Argopecten irradians*. WHEELER, BLACKWELDER et WILBUR (1975) ont montré, au moyen de radio-isotopes, qu'il existait une périodicité journalière dans la minéralisation par le manteau chez *A. irradians*. Toutes ces espèces vivent en circalittoral, donc ne subissant pas l'exondation. CLARK (1974a), dans la discussion suivant sa communication signale qu'il a capturé un Pectinide profond (1200 m) pour lequel il n'a pas pu étudier la croissance en bassin mais qui présentait des stries externes analogues aux stries quotidiennes qu'il observe chez *P. diegensis*.

Chez les Pectinides européens, BROOM et MASON (1978) ont montré que, chez *Chlamys opercularis*, il existe des stries qui durant une partie de l'année sont déposés journallement, mais que cette périodicité ne subsiste pas en automne et en hiver. Ceci recoupe les observations faites sur *Pecten maximus* (ANTOINE, 1978).

Autres espèces d'invertébrés marins

Il ne semble pas que les Gastéropodes aient fait l'objet d'études

finies de croissance. Cependant, certaines espèces semblent présenter des possibilités d'étude, telles que les Patelles (observations personnelles), ou encore l'opercule des espèces qui en possèdent (Buccinidés, Gibbuliés, Littorinidés,...).

Signalons que chez le crustacé Cirripède *Balanus balanoides*, BOURGET et CRISP (1975) ont mis en évidence des stries journalières de croissance dans le test calcaire correspondant aux immersions et émergences successives.

51.3. Théorie de la formation des stries de croissance

Selon THOMSON (1974), LUTZ et RHOADS (1977), les structures périodiques dans la coquille des mollusques, formées par la variation des proportions relatives de matériel organique (conchioline) et inorganique (calcite) proviennent de la succession d'une respiration aérobie (valves ouvertes) et anaérobie (valves closes). Le métabolisme anaérobie fournit des produits de dégradation, en particulier l'acide succinique, dans le liquide extrapalléal. Ces acides sont neutralisés par le carbonate de calcium de la coquille qui se dissout, laissant un résidu organique insoluble à la surface interne de la coquille. Avec le retour à la respiration aérobie, ce résidu est réincorporé dans la coquille, formant la partie la plus contrastée d'une strie. Le fait que ces changements métaboliques sont le plus souvent synchronisés avec le jour solaire et/ou lunaire (WHEELER et al., 1975 ; LUTZ et RHOARD, 1977) permet de penser que des stries de croissance journalières se rencontrent chez la plupart des mollusques intertidaux. Remarquons que cette théorie n'est valable que pour les stries internes. En ce qui concerne les stries externes comme celles des Pectinidés, d'autres processus sont en cause ; une description a été proposée par CLARK (1968, 1974b), description reprise plus loin.

51.4. Méthodes d'études

L'observation des stries de croissance se fait sur une préparation maintenant classique, utilisée par tous les auteurs déjà cités et dite de l'"acetate peel", ou répliques à l'acétate. La valve de coquille est d'abord incluse dans une résine epoxy, puis sectionnée dans le sens de la hauteur à l'aide d'une scie diamantée. Une fois polie, la surface est alors attaquée à l'HCl 1 %, pendant quelques secondes. Les parties minérales sont ainsi creusées, les parties organiques mises en relief. Une plaque d'acétate de cellulose est alors appliquée sur la surface de l'objet préalablement couvert d'acétone. Celui-ci dissout l'acétate qui épouse les reliefs de la préparation et les conserve une fois sec.

L'analyse chimique de la composition des stries peut être envisagée au moyen d'une microsonde (technique déjà utilisée par CASSELMAN, 1974, pour les otolithes ; ROSENBERG et JONES, 1974 ; KOBAYASHI, 1975 sur les Bivalves). La technique utilisée est dans ce cas celle de la lame mince, d'usage courant en minéralogie. Cette technique ouvre de vastes possibilités. En effet, disposant grâce à certaines espèces de calendriers très précis, on peut envisager de déterminer l'apparition d'un polluant dans un milieu, en choisissant de doser par exemple un métal contenu dans le polluant et métabolisé au niveau de la strie, ou encore les modifications du rapport Ca/Mg ou Sr/Ba, modifications dues à un stress.

5.2. MISE EN EVIDENCE D'UN RYTHME JOURNALIER DE LA CROISSANCE CHEZ *PECTEN MAXIMUS*

52.1. Recherche de marques internes

La littérature déjà citée se réfère aux stries externes des Pecti-

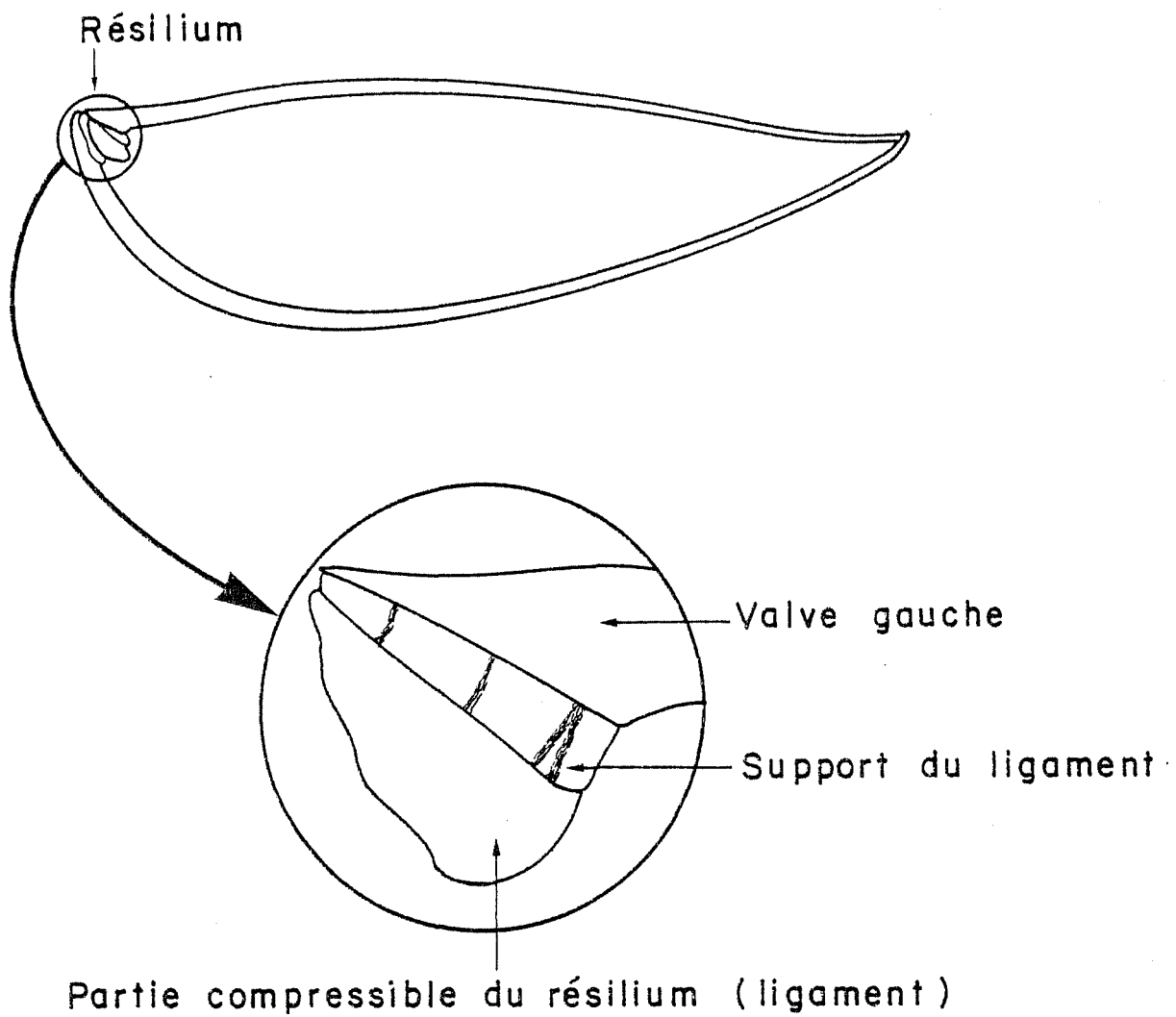


FIGURE 32

LOCALISATION DES STRIES INTERNES DE CROISSANCE
CHEZ *PECTEN MAXIMUS*
voir aussi planche 1

nidés (CLARK, BROOM et MASON). Cependant, MERRIL, POSGAY et NICHY (1961) ont montré que chez *Placopecten magellanicus*, il existe des stries internes de croissance dans le résilium, au niveau des plaques qui relient le ligament à chacune des valves. Il s'agit pour cette espèce des stries d'arrêts hivernaux de croissance. Ces auteurs ont utilisé ces marques internes du fait de la difficulté de lecture des anneaux externes, détériorés à la fois par des Annelides perforants et par les engins de pêche. Chez *P. maximus*, l'usure des stries externes ne fait que rarement disparaître les anneaux hivernaux ; les perforant sont rares sur les gisements étudiés. En revanche, les stries externes supposées journalières sont arasées chez les animaux de plus de deux ans. Aussi, une trace interne d'un rythme de croissance a-t-elle été recherchée, selon la technique décrite par MERRIL et al. pour les anneaux hivernaux.

Chez *P. maximus*, le résilium est composé d'une partie souple protéique et compressible, reliée aux deux valves par des supports inorganiques (figure 32). Cette structure est semblable à celle décrite chez *P. magellanicus* par TRUEMAN (1953). Les anneaux hivernaux se distinguent à l'oeil nu lorsqu'on détache le ligament de ses supports. Pour distinguer des stries plus fines, il est nécessaire d'effectuer des coupes. Une lame mince a donc effectuée selon la technique utilisée en minéralogie, sectionnant l'ensemble valve gauche + support du ligament.

La planche 1 montre que sur l'exemplaire étudié, deux des trois anneaux hivernaux sont visibles mais de façon diffuse. Les stries n'apparaissent nettement que dans la partie la plus récente ; elles ne peuvent être comptées du fait des discontinuités qui ont l'apparence de failles dans des couches géologiques. Ces discontinuités pourraient être dues à la souplesse relative du support, qui pourrait se déformer lors de mouvements violents des valves, ou encore lors de la séparation des valves. Cette méthode a donc été abandonnée.

PLANCHE 1

Lame mince effectuée au travers du résilium (x 50). Sur la partie supérieure gauche du montage, apparaît le départ de la valve gauche (V) ; sur la partie inférieure droite du montage, la coupe traverse la partie souple du résilium (L). Entre les deux le support du ligament apparaît strié ; les zones notées 2 et 3 correspondent aux anneaux des 2^e et 3^e hivers.

On note les discontinuités en "faille" (d) qui correspondraient à des déformations du ligament et de son support lors des mouvements des valves chez l'animal vivant, ou encore lors de l'arrachage de la valve.

52.2. Etude des stries externes. Matériel et méthodes

Dans cette étude, *P. maximus* a été étudié à deux stades différents de sa vie : le naissain (stade fixé après la vie larvaire) et le jeune animal au début de sa vie benthique libre (âgé de 10 à 25 mois).

Lors de la mise au point des techniques de captage de naissain de *P. maximus* en baie de St Brieuc, du naissain, provenant de collecteurs où il s'était fixé en pleine eau, a été mis en élevage dans des logettes, également en pleine eau. Des mesures de croissance et de survie ont alors été régulièrement effectuées. Au cours des exondations nécessaires à ces mesures, les expérimentateurs ont constaté que les manipulations précédentes avaient entraîné la formation d'un anneau sur les valves du naissain, anneau attribué à une perturbation de la croissance des valves (planche 2). Partant de l'hypothèse que cet anneau marquait la date de l'émersion, on peut alors compter le nombre de stries formées de l'anneau au bord externe de la valve et le comparer au nombre de jours écoulés entre les deux dates d'émersion. Dans ce but, un lot de 96 individus prélevés au cours du 13ème jour suivant une émersion a été rapporté au laboratoire (10.10.75 - 23.10.75). Les valves gauches ont été séparées et nettoyées aux ultrasons ; les stries ont été comptées à la loupe binoculaire sur les oreilles, où elles sont le plus visibles (planche 2). D'après la date présumée de fixation sur les collecteurs, les animaux étaient âgés de 12 à 14 semaines. La hauteur moyenne mesurée de l'umbo au bord ventral était de 11,41 mm ($\sigma = 1,46$).

Chez les individus des classes 1 et 2 (10 à 25 mois), la méthode d'étude a priori la plus simple est celle utilisée par CLARK (1974a) pour *Pecten vogdesi* et *P. diegensis* et WHEELER et al. (1975) pour *Argopecten irradians* : des individus prélevés dans le milieu naturel sont mis en bassin ; la capture provoque un stress qui se traduit par un anneau. Les stries formées lorsque l'animal a repris sa croissance sont comptées à partir de

PLANCHE 2

Naissain de *Pecten maximus* (x 10). Sur le cliché supérieur on distingue, sur l'oreille droite, la marque d'une perturbation de la croissance interrompant la régularité des stries ; cette marque se prolonge sur tout le pourtour de la valve.

Sur le cliché inférieur, on peut compter les stries formées entre la 2^e marque et le bord de la valve. Cet animal faisait partie du lot de naissain sur lequel ont été comptées les stries, 12 jours après une exondation expérimentale (transfert d'une logette d'élevage à une autre). Sur cet exemplaire, 11 stries sont lisibles de la marque de stress au bord externe.

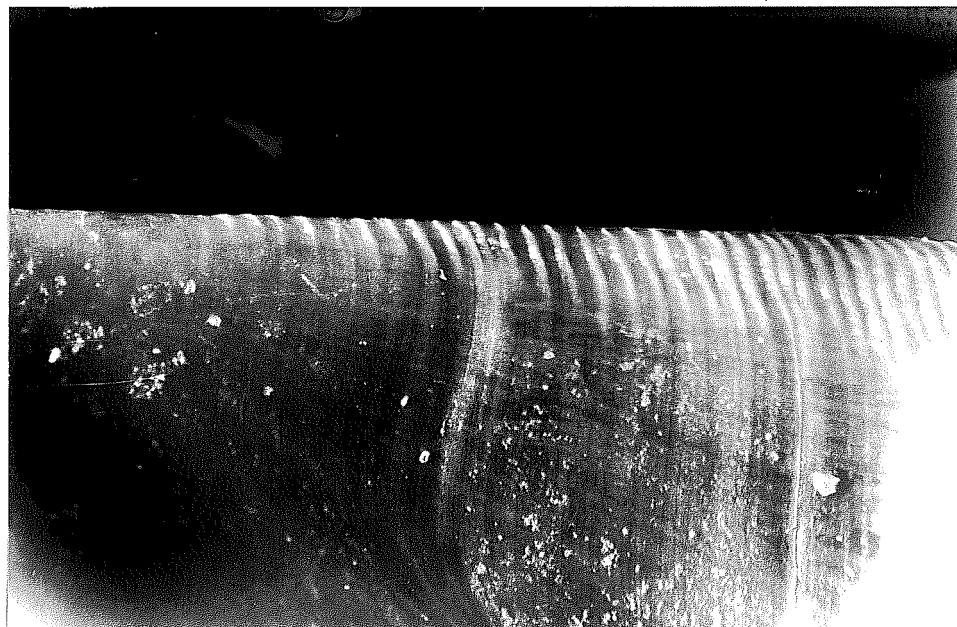
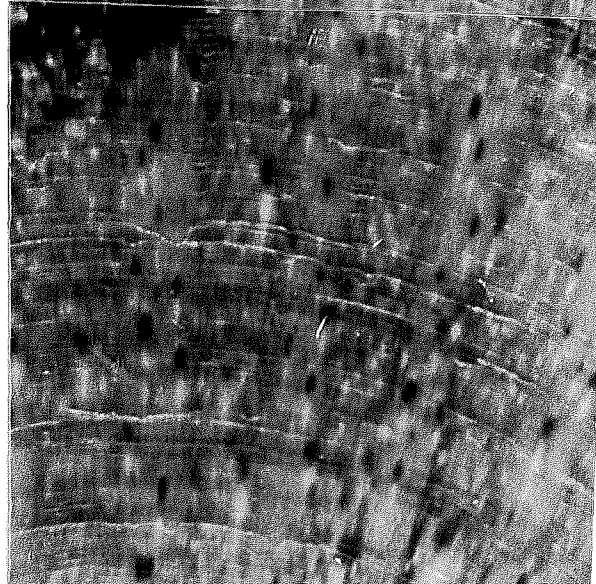
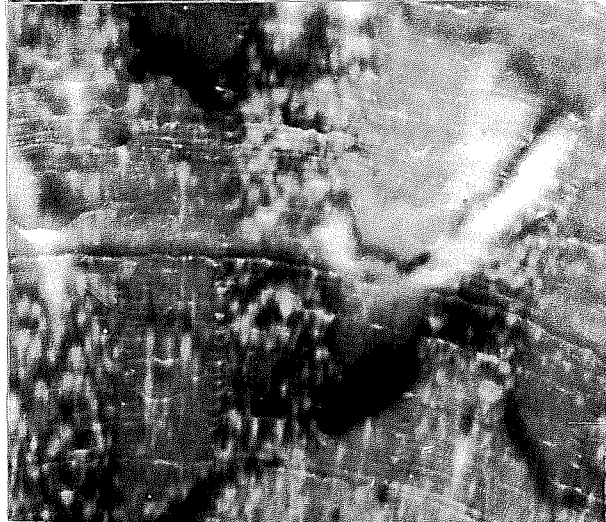
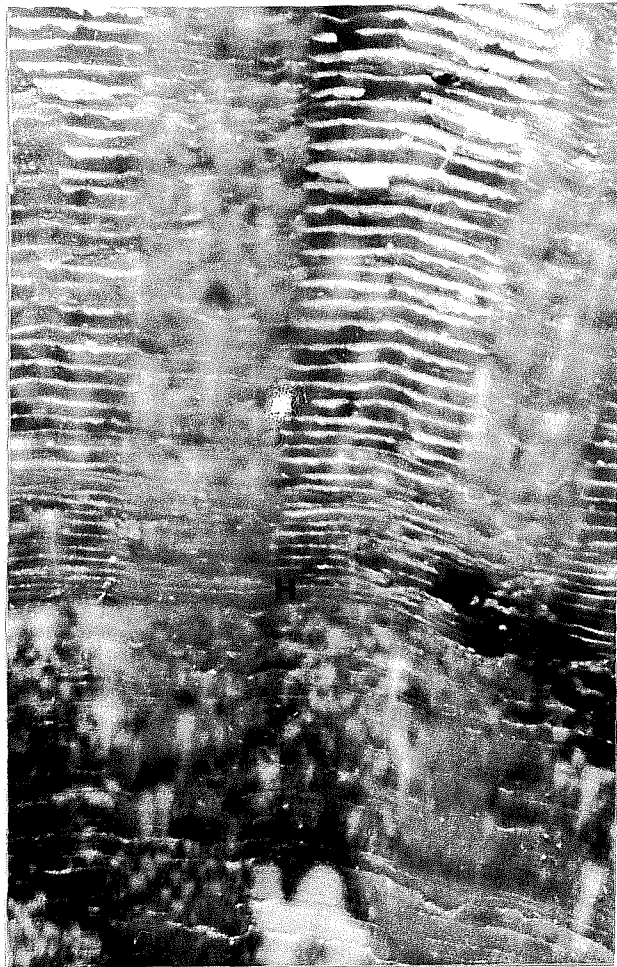


PLANCHE 3

(x20 environ)

Cliché d'un animal correspondant au lot d'individus de la classe 1 sur lesquels les stries d'accroissement ont été comptées à partir du 1er anneau hivernal. On remarque la nette différence entre les stries d'accroissement formées avant et après le ralentissement hivernal (H).



cet anneau. Les essais répétés d'étude en bassin pour *P. maximus* se sont révélés infructueux : aucune reprise de croissance n'est observée, les apports nutritifs des circuits utilisés étant insuffisants. Une méthode indirecte a donc été utilisée : des individus de même classe d'âge ont été prélevés en plongée, à intervalle de temps connu et sur la même station. Les stries sont alors comptées sur la valve gauche à partir de l'anneau de ralentissement de croissance hivernal, et seulement chez les individus pour lesquels la reprise de croissance est nettement distincte de l'anneau (planche 3). Si les stries sont journalières, l'augmentation du nombre de stries entre deux prélèvements doit correspondre sensiblement au nombre de jours écoulés entre les deux prélèvements. Trois prélèvements ont été faits pour les animaux de classe 1 (18.06.77, 28.07.77, 13.10.77), quatre pour les animaux de classe 2 (16.06.77, 24.06.77, 30.06.77, 07.07.77) en baie de St Brieuc (secteur des Comtesses). Les animaux ayant été récoltés au hasard de plongées destinées à d'autres travaux, il n'a pas été possible d'obtenir des intervalles de temps identiques d'une classe d'âge à l'autre, ni de couvrir la même durée.

52.3. Résultats et interprétation

a) Naissain

Chez le naissain, l'intervalle de temps séparant la manipulation de la mort étant de 12 jours pleins, le résultat escompté dans le cas d'un rythme journalier est un nombre de stries voisin de 12 après l'anneau. Les résultats sont portés dans le tableau 5.1. On constate qu'il n'y a que 35 % d'individus ayant marqué 12 stries, 72 % ayant de 10 à 12 stries. Il n'y a pas, pour les cas lisibles, de nombre supérieur à 12. Cette variation peut être mise sur le compte d'une réaction au stress, variable d'un individu à l'autre. On est tenté de dire que les individus ayant marqué 12 stries sont ceux qui ont repris leur croissance dès réimmersion, les autres ayant repris

avec un retard de 1 à 6 jours. Mais la variation peut être due aussi au fait que chez de jeunes individus les rythmes peuvent ne pas être bien établis, phénomène courant chez les poïkilothermes (A. LAUBIER, comm. pers.). Le tableau 5.2 montre qu'il existe une corrélation entre la taille et le nombre de stries marquées après l'anneau. La manipulation affecterait les petits individus plus que les grands, soit du fait de leur plus grande fragilité (la coquille se détériore au cours de la manipulation) soit du fait de leur croissance moindre. Pratiquement, on constate que les émergences et transferts répétés éliminent les plus petits individus.

La croissance semble tendre vers une périodicité journalière chez le naissain. Il serait nécessaire de renouveler l'expérience en laissant un plus grand intervalle de temps s'écouler entre deux manipulations afin que les perturbations dues aux stress soient amorties.

b) Classes 1 et 2

Chez les classes 1 et 2 (tableau 5.3) l'augmentation du nombre de stries est étroitement corrélée avec le temps (figure 32). Une corrélation parfaite se traduirait par une pente égale à l'unité. Un test t peut être fait sur la pente des deux droites (tableau 5.4) : il montre que dans les deux cas, l'hypothèse nulle (pente = 1, ou 1 strie = 1 jour) peut être acceptée.

Si on suppose que la relation est linéaire dès le démarrage de la croissance, on peut calculer le jour théorique de démarrage qui serait, pour la classe 1, le 31 mars (± 5 jours) et pour la classe 2 le 20 avril (± 7 jours). Ces chiffres sont compatibles avec les données des différents auteurs sur la reprise de croissance (MASON, 1957 ; BUESTEL et LAUREC, 1976). Le décalage de la reprise entre les deux classes d'âge confirme également les observations habituelles : les animaux les plus jeunes reprennent les premiers la croissance après l'anneau hivernal (MASON, 1957), celui-ci pou-

Nombre de stries	12	11	10	9	8	7	6
% individus	35	19	18	8	3	4	1
Arrêt complet de croissance : 1 %							
Absence d'anneau d'arrêt : 4 %							
Illisible : 7 %							

Tableau 5.1. :

N = 96
Hauteur moyenne = 11,41 σ = 1,46

Nb de stries Hauteur (mm)	6	7	8	9	10	11	12
14					2		2
13			1	1	2	3	5
12	1			2	2	2	14
11	1	2	1	2	3	10	7
10			1	1	2	3	6
9					3	2	
8		1		1	1		
7	1				1		

Tableau 5.2. :

Coefficient de corrélation $r = 0,300^*$
Relation Hauteur/Nombre de stries (naissain)

	t(2 queues)	ddl	α
Cl_1	1,529458	51	$0,132330 > 0,05$
Cl_2	1,942602	41	$0,058954 > 0,05$

Tableau 5.4. :

Test "t" sur la pente des droites de la figure 1.

	CLASSE 1			CLASSE 2			
Date du prélèvement	18.6	28.7	13.10	16.6	24.6	30.6	
Nombre de jours depuis le 1.6.77	18	59	135	16	24	30	37
Nombre de stries comptées à partir de l'anneau hivernal	80	109	187	57	56	59	73
	73	98	215	45	58	66	75
	82	122	198	54	60	71	72
	77	117	195	52	64	72	69
	69	125	176	54	64	65	64
	82	116	191	53	56	64	60
	77	106	181	45	60	56	73
	78	117	201	58	51	70	70
	80	115	184	51	62		74
	79	118	194	56	66		73
	84	108	169	62	68		67
	85	123	189	61			75
	77	123	200				
	86	124	194				
	79	118	194				
	71	121					
	76	132					
	77	117					
	78	121					
$\bar{x}$	78,42	117,37	192,27	53,17	60,45	65,38	70,42
σ	4,41	7,81	10,28	4,76	5,01	5,71	4,68

Tableau 5.3. :

Nombre de stries comptées à partir de l'anneau hivernal.

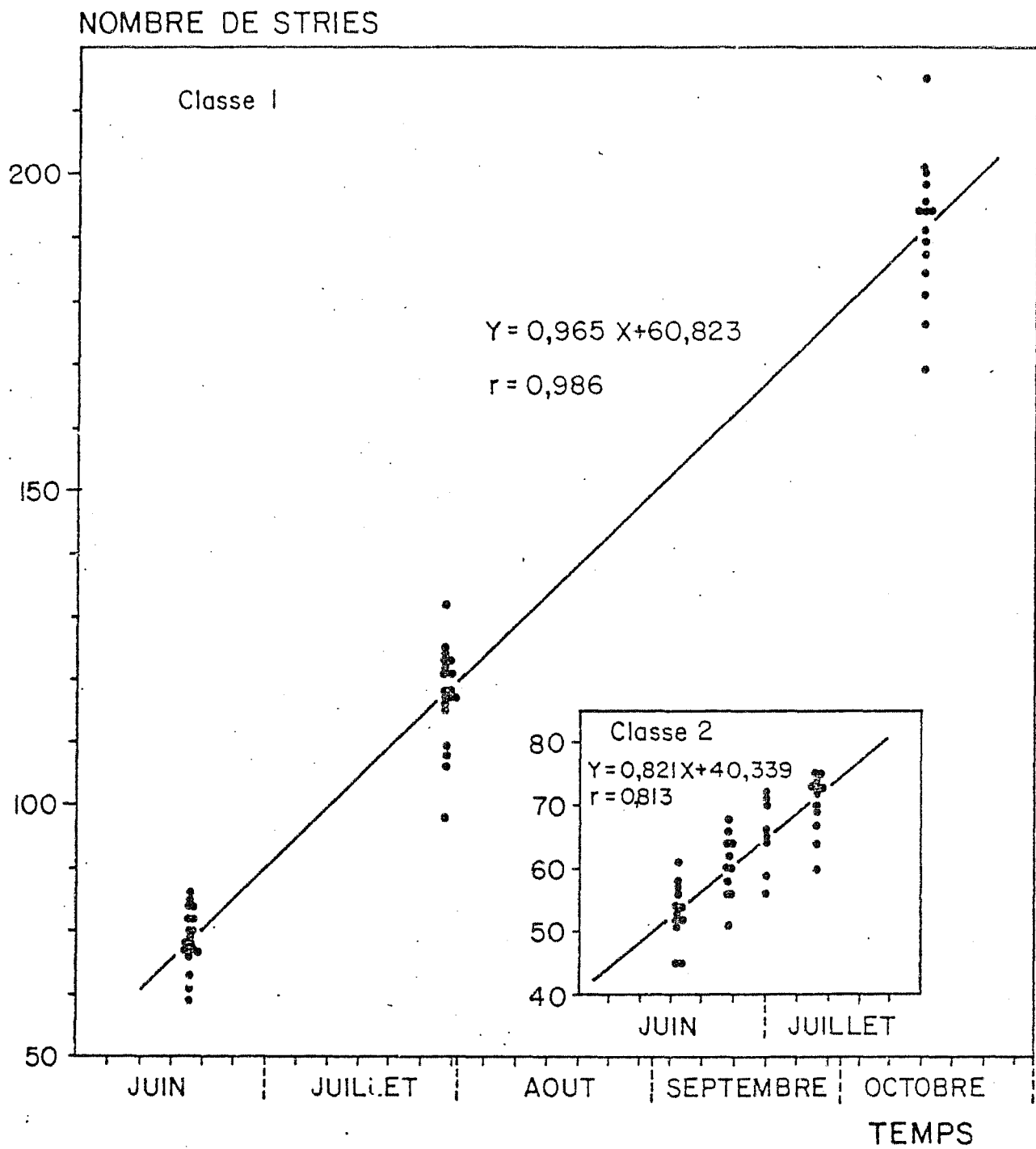


FIGURE 32

ACCROISSEMENT DU NOMBRE DE STRIES
AU COURS DE L'ETE 1977 CHEZ
P. MAXIMUS EN BAIE DE ST BRIEUC

vant même ne pas exister les deux premiers hivers (baie de Seine, observations personnelles).

Il est intéressant de constater que, pour les coquilles de classe 1, la dispersion augmente au cours du temps. Bien que le faible effectif des échantillons ne permette pas de l'affirmer, il semble que la rythmicité se détériore au fur et à mesure que la saison s'avance ; ceci se confirme chez les animaux de classe 2, où apparaît un éloignement du rapport 1 strie/ 1 jour, dans le sens d'un ralentissement.

5.3. TENDANCES DE LA CROISSANCE JOURNALIERE CHEZ *PECTEN MAXIMUS*

Les constatations précédentes, ainsi que les observations de différents auteurs (WRENN, 1972 ; CLARK, 1974a et b) font penser que la périodicité de formation des stries est au moins en partie sous l'influence de stimuli externes tels que la succession jour/nuit, les marées, mais aussi sous contrôle d'un rythme interne (DODD, 1969 ; WHEELER et al., 1975). Si la part des stimuli externes est importante, les mêmes variations devraient se retrouver chez tous les individus vivant dans une même aire. De telles variations ont été recherchées en mesurant l'espace interstrie chez 12 individus de classe 1 sur une séquence d'au moins 80 stries (avril à juillet). Toutes les mesures ont été superposées après lissage par régression polynomiale (figure 33). Aucune variation commune n'apparaît. On remarque même une grande régularité après la phase ascendante initiale, correspondant à la reprise de croissance. Il semble donc qu'aucun facteur externe ne soit venu perturber le rythme de l'ensemble des individus de classe 1 sur la station étudiée pour la période concernée. Il faut donc attendre l'approche de l'hiver pour observer le resserrement des stries journalières.

Afin d'englober les ralentissements et arrêts de croissance hiver-

naux, les stries d'accroissement journalier ont été étudiées tout au long de la vie d'un animal ayant trois hivers révolus (classe 3), capturé le 22.07.75. L'étude a été faite à partir d'une impression à l'acétone sur acétate de cellulose ("acetate peel") de la section polie de la valve gauche. La figure 34 montre la tendance annuelle de la distance interstrie. Les anneaux hivernaux ressortent nettement ; ils sont en fait composés d'un ressèment de stries (planche 4). Après le deuxième anneau hivernal, la reprise de croissance, qui se traduit par un accroissement de la distance interstrie, semble bloquée à partir d'une certaine période, et ne plus reprendre jusqu'au troisième anneau hivernal. Ce ressèment se retrouve entre l'anneau 3 et la capture de l'animal le 22.07.75. Aucune autre tendance que la période annuelle n'apparaît à l'oeil nu, ce qui a été vérifié par le calcul : il n'a pas été possible de détecter un rythme de 7, 14 ou 28 jours, qui aurait pu correspondre à un rythme tidal. La recherche des rythmes a été faite par A. LAUREC, au moyen de l'analyse spectrale.

Le décompte du nombre de strie d'un minimum à l'autre, c'est-à-dire d'un hiver à l'autre, montre qu'il y a 210 stries entre le 1er et le 2è hiver, 170 entre le 2è et le 3è. Une croissance marquant une strie par jour sans interruption devrait donner 365 stries annuelles, comme on l'observe chez *Trivela stultorum* et *Callista chione*, durant les quatre premières années de vie (HALL, 1974). On peut avancer deux hypothèses :

- a. l'hiver provoquerait un arrêt total du dépôt de stries, et donc de la croissance linéaire. Ceci devrait se traduire, sur une coupe, par une marque en épaisseur, due à un arrêt prolongé (100 à 150 jours le 2è hiver, 150 à 180 le 3è). Une telle marque n'apparaît pas sur la coupe étudiée (planche 4).
- b. le rythme journalier du dépôt de la strie tend à se désynchroniser avec l'âge et les saisons : les périodes de dépôt journalier de stries seraient de moins en moins longues. On remarque qu'entre le 2è anneau et le resser-

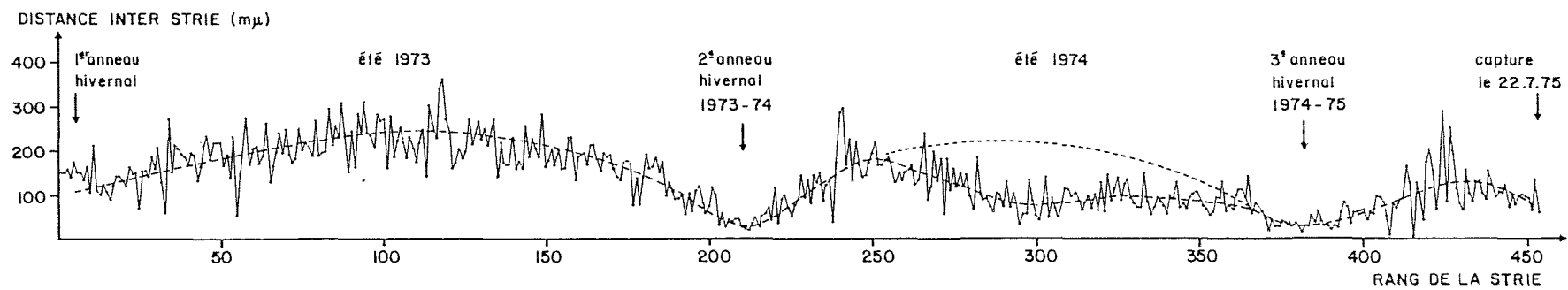


FIGURE 34

Accroissement strie à strie chez un individu de classe 3.
Le lissage a été fait à vue (pointillé). Le pointillé fin
représenterait la croissance déduite (à vue) de celle de
l'année 1973.

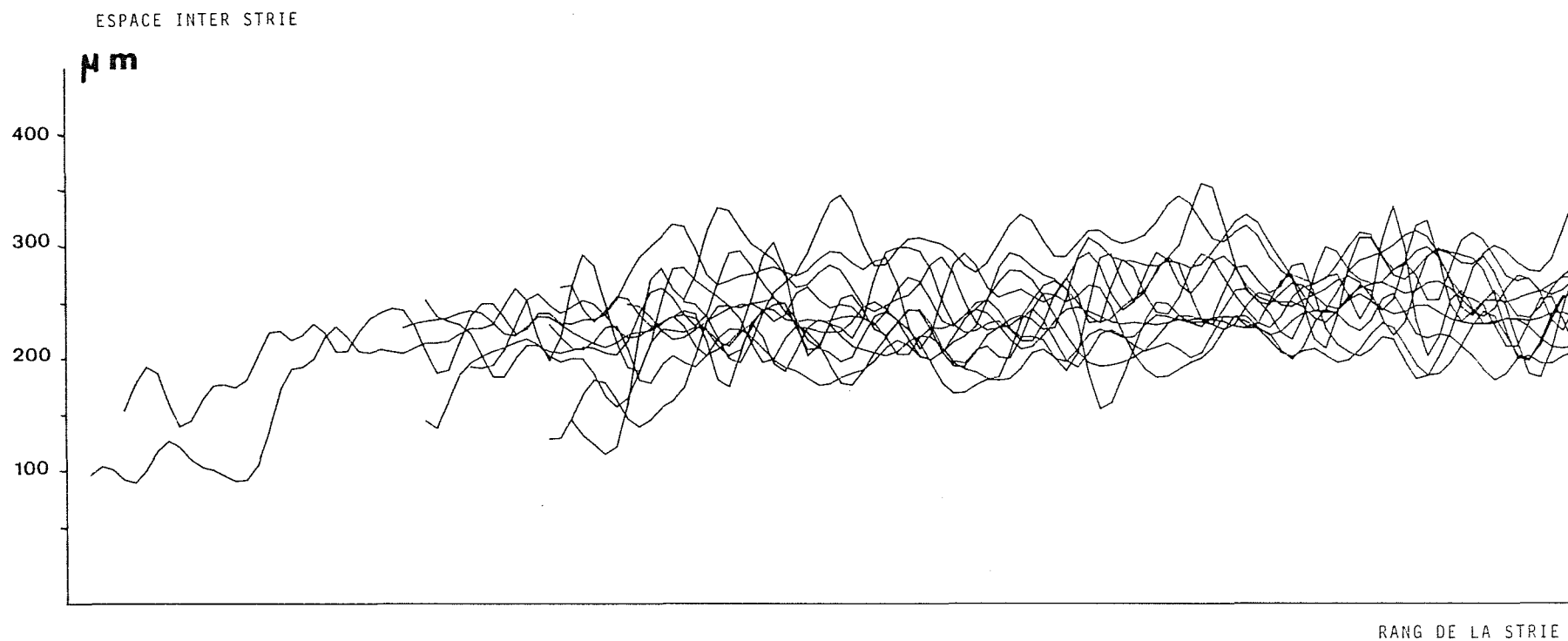


FIGURE 33

Accroissement strie à strie chez 12 individus de classe I, du premier anneau hivernal (fin mars) à la date de capture (29.07.77). Les courbes ont été superposées après lissage par régression polynomiale.

rement estival, la distance interstrie atteint des valeurs aussi élevées qu'après l'anneau 1, de même qu'après le 3^e hiver ; enfin, il y a un plus grand nombre de stries rapprochées au 3^e anneau qu'au 2^e.

5.4. SYNTHÈSE

A partir du 1^{er} hiver, la croissance pourrait s'interpréter comme suit : du 1^{er} au 2^e hiver, les jeunes animaux mobilisent leur métabolisme principalement pour la croissance : celle-ci est régulière et se fait sous la forme d'accroissements journaliers (rythme acquis dès le stade de naissain), sous la dépendance de stimuli externes tels que la photopériode, la température et les apports nutritifs, dont la diminution provoque un resserrement des stries à l'approche de l'hiver. Au cours du 2^e hiver, le dépôt de stries se fait encore, celles-ci sont alors très rapprochées. Il n'y aurait pas d'arrêt total de la croissance, mais perte du rythme journalier du dépôt de strie dès l'automne.

Après le 2^e hiver, la nouvelle reprise de croissance se fait plus tard que la première année, comme le montre le calcul de la date de reprise pour les classes 1 et 2. L'accroissement est d'abord rapide, puis il se trouve ralenti en été, probablement du fait de la mobilisation du métabolisme pour la gamétogénèse. Le ralentissement du 3^e hiver est plus long, mais après ce ralentissement, le même schéma que l'année précédente se reproduit, avec cependant une plus grande irrégularité dans la croissance. Le rythme journalier de la première année est probablement perdu mais la croissance linéaire continue à se faire, avec dépôts successifs de stries d'accroissement. Les accroissements des mois de juin et juillet suivant le 2^e hiver coïncident avec le rythme nycthéméral, comme le montre la figure 32, mais avec une tendance au ralentissement du rythme. A aucun moment n'apparaît de rythme tidal (7, 14 ou 28 jours).

Il semble donc bien qu'il y ait une "horloge interne" chez *Pecten*

maximus, qui pendant une partie de la vie, fasse coïncider sa période avec le rythme nycthéméral. Le dérèglement de cette horloge se fait au cours du vieillissement de l'animal, et dès le 2^e hiver. Les causes de ce dérèglement ne sont pas connues. On peut supposer que, dans la zone tempérée boréale, la baisse de température alliée à la diminution de la durée du jour soit un facteur de dérèglement par ralentissement de la croissance. Photopériode et température sont en tous cas les facteurs influençant les rythmes ou les horloges internes chez certains Crustacés (PALMER, 1974 ; LAUBIER-BONICHON, 1978). CLARK (1974a) pense que le cycle lumière/obscurité est le principal stimulus externe de la formation des stries chez *P. diegensis* et *P. vogdesi*, mais il ne prend pas en compte la possibilité d'action simultanée de plusieurs facteurs (photopériode + température + apports nutritifs) dont l'action commune pourrait être différente de l'action isolée de chacun des facteurs. Il faut aussi signaler que des ralentissements de croissance peuvent être associés de façon différente avec les facteurs photopériode et température chez d'autres Pectinidés : *Patinopecten yessoensis*, en mer du Japon marque un anneau non seulement l'hiver, mais aussi l'été, lors des températures maximales (MARU et OBARA, 1967) ; ceci peut être dû à un catabolisme égal ou supérieur à l'anabolisme, arrêtant alors la croissance. *Pecten sulcirostratus* en Afrique du Sud marque un anneau lorsque la température est minimale ; mais du fait des particularités hydrologiques de cette région de l'océan, les températures minimales s'observent en été austral, lorsque la photopériode est maximale.

Température et photopériode ne peuvent donc être systématiquement associées dans les ralentissements de croissance chez les Pectinidés.

PLANCHE 4

1 (x 60)

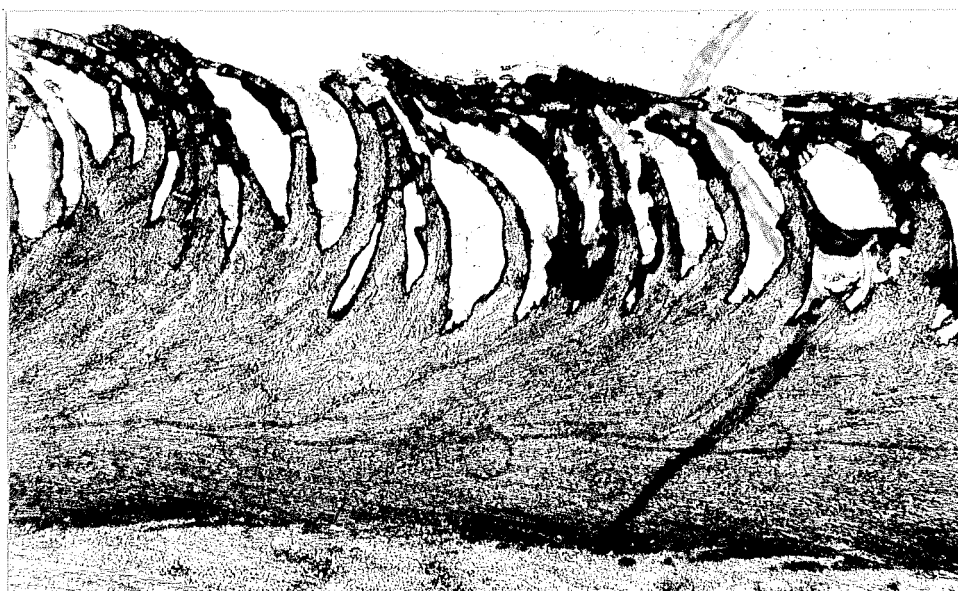
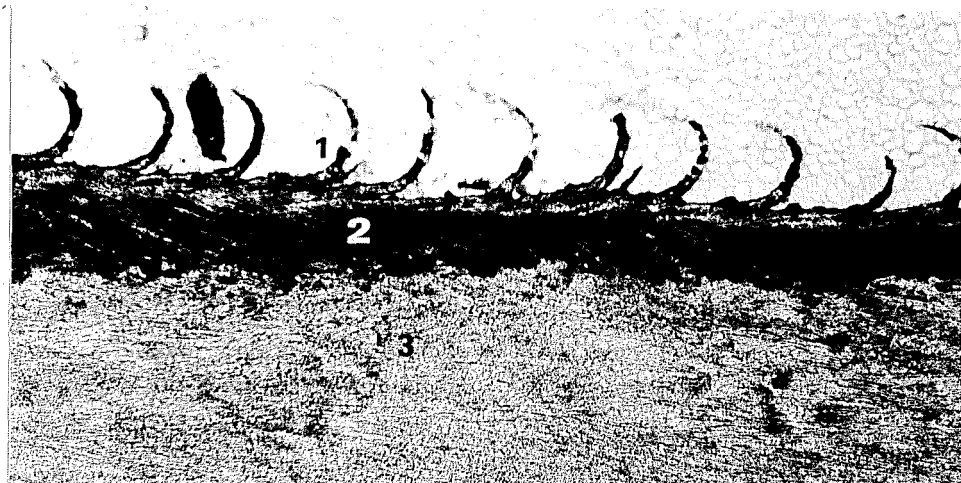
Coupe de la valve gauche (valve plate) de *Pecten maximus*, entre le 1er et le 2è anneau hivernal. La technique utilisée est celle de l'"acetate peel". On note la régularité des stries d'accroissement (1), la structure oblique des cristaux de calcite de la couche externe sous les stries (2), l'aspect homogène de la calcite foliée correspondant à la couche cristalline interne (3).

2 (x 60)

Le resserrement des stries d'accroissement correspond au 3è anneau hivernal (1) ; on note une incurvation de la ligne séparant la couche externe de la calcite interne (2). Cette incurvation correspond à la reprise de croissance. Aucune marque d'arrêt de croissance n'est visible dans la partie interne au niveau de l'anneau hivernal (3).

3 (x 200)

Agrandissement du cliché précédent. On note l'aspect empilé des stries, l'accroissement inter-strie étant alors minimal.



5.5. THEORIE SUR LA FORMATION DES STRIES DE CROISSANCE CHEZ *P. MAXIMUS*

55.1. Description de la strie

Clark (1974a et b) a constaté qu'il n'existait pas de marque nette d'un arrêt de la croissance journalière chez *P. diegensis*, contrairement aux espèces marquant des stries internes. En effet, une étude au microscope électronique à balayage montre que les stries se succèdent comme des vagues, le sommet de la strie étant la position ultime du manteau avant sa rétraction (figure 35). On constate une grande similitude dans la forme et la disposition des stries chez *P. diegensis* et *P. maximus*. Les photographies en microscope électronique à balayage (planche 5) montrent que, comme chez *P. diegensis*, les stries sont disposées en vagues successives et perforées régulièrement. Ces perforations sont nettement plus grandes chez *P. maximus*, les stries sont plus épaisses. La description détaillée de ces stries d'accroissement pourraient être un élément intéressant dans la systématique des Pectinidés, actuels et fossiles.

55.2. Mécanismes de la calcification

La calcification a été décrite chez *Argopecten irradians* par WHEELER, BLACKWELDER et WILBUR (1975) grâce à l'incorporation expérimentale de ^{14}C et de ^{45}Ca . Ils ont confirmé d'une part que la strie de croissance achevait de se former chaque jour en fin de journée (WRENN, 1972) et démontré qu'à la formation finale de la strie, le dépôt minéral est minimum ; il est maximum au milieu de la journée.

CLARK (1974a et b) a montré que chez *P. diegensis* la strie se formait lors de l'incurvation progressive vers le haut de l'extrémité du manteau, incurvation qui est maximale immédiatement avant la rétraction du manteau. Selon lui, la calcification se faisant à l'extrémité de la valve et non sur une surface déjà existante, il n'y a pas de possibilité d'organi-

FIGURE 35

- A) Le manteau est en activité ; des cristaux se forment au niveau de périostracum et s'intègrent dans la coquille en cours d'accroissement.
- B) Le manteau est rétracté. Le périostracum reste en contact avec la coquille ; les cristaux non encore intégrés à la coquille sont ramenés sous la coquille par le périostracum.
- C) La croissance a repris. Les cristaux observés en A et B ont été définitivement intégrés à la coquille ; la partie la plus externe du manteau s'est redressée pour former une autre strie de croissance. D'après CLARK (1974b) ; interprétation basée sur une série de photomicrographies et de coupes.

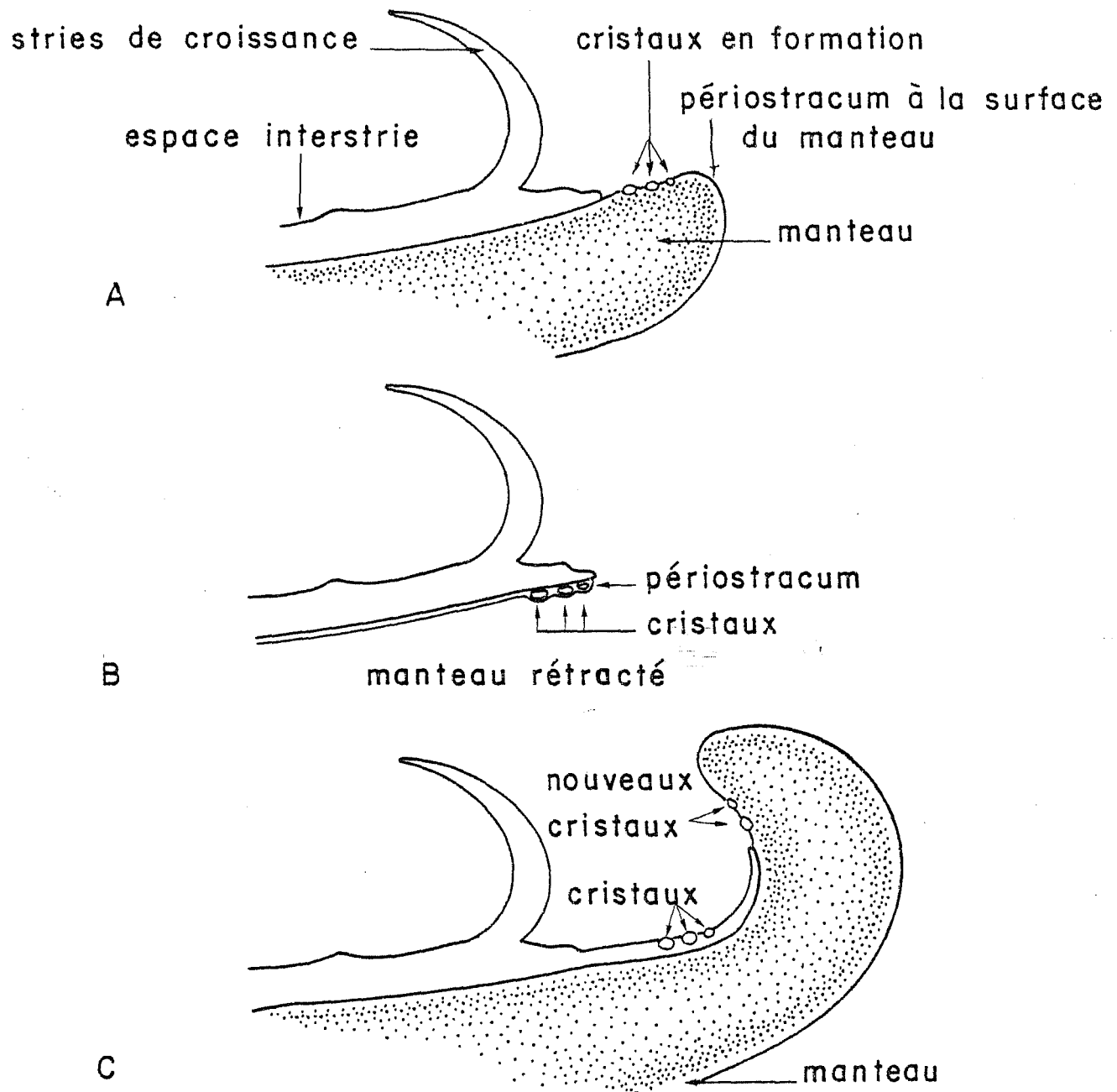


FIGURE 35

PROCESSUS DE DÉPÔT DE LA STRIE JOURNALIÈRE
CHEZ UN PECTINIDE : d'après CLARK, 1974b

sation de la calcification par les couches précédentes. Il confère alors au manteau, au périostracum et à la trame protéique les capacités d'orientation des cristaux de carbonate de calcium. La strie de croissance n'est que la trace d'une position de l'extrémité du manteau ; elle est abandonnée par celui-ci et ne reçoit pas de calcification ultérieure.

55.3. Une explication de la formation des stries de croissance chez
Pecten maximus

Les différents auteurs s'accordent sur le fait que le manteau secrète la strie de croissance à intervalles réguliers chez au moins trois espèces (*P. diegensis*, *A. irradians*, *P. maximus*) ; que la forme de la strie est due à la position du manteau lors de la sécrétion ; que le manteau abandonne cette formation pour reprendre la sécrétion dans la direction horizontale par la suite. Les raisons de l'incurvation et de la rétraction du manteau ne sont pas expliquées.

On pourrait expliquer la formation des stries de la manière suivante : pendant la croissance, il y a un accroissement linéaire de la coquille, dû à la croissance de manteau et, d'une façon générale, à l'accroissement tissulaire de l'animal. La croissance de la coquille se ferait le jour, manteau déployé et valves entrouvertes. Lors de la baisse de la luminosité, et malgré une diminution de la calcification (voir *A. irradians* et *P. diegensis*) l'animal étirerait au maximum son manteau vers le haut, recherchant la lumière. En effet, les Pectinidés, et *P. maximus* en particulier, ont des yeux palléaux développés, servant l'animal dans son orientation comme dans sa défense contre les prédateurs ; la plupart des Pectinidés recherchent les zones éclairées plutôt que l'ombre (FRANC, 1960). Lorsque la luminosité devient trop faible, le manteau se rétracte et les valves se ferment, par protection. En hiver, il y a probablement toujours ouverture quotidienne des valves, le manteau conservant ses qualités sensorielles (yeux

et chémorécepteurs). La faible luminosité expliquerait la position presque verticale des stries hivernales, et l'absence de croissance linéaire de la coquille l'empilement successif des stries (planche 4). Le manteau conserverait ses qualités sécrétrices puisque des stries se forment, et que la coquille peut continuer à s'épaissir. Cependant, la diminution de la quantité de nourriture alliée au ralentissement général du métabolisme font qu'il n'y a pas d'accroissement entre les stries successives ; pour les mêmes raisons, le manteau ne secréterait une strie que lorsque les réserves de l'animal le permettraient, d'où la perte de la rythmicité du dépôt de la strie malgré l'ouverture et l'extension quotidienne du manteau.

L'illumination n'est probablement pas le seul facteur en cause. L'hypothèse d'une horloge interne a été avancée (§ 5.4) ; sa période serait proche du rythme nycthéméral ; de nombreux auteurs s'accordent maintenant pour dire que les activités rythmiques des animaux sont en grande partie d'origine endogène (horloge interne) et que l'ajustement du rythme se fait sur le rythme exogène (stimulus) le plus proche de la période de l'horloge. CLARK (1974a) a montré chez *P. diegensis*, *P. vogdesi*, *Argopecten circularis* la capacité de former des stries analogues aux stries journalières pendant un éclaircissement ou une obscurité continus de 16 jours, et à un rythme très proche d'une strie par jour.

Une horloge interne n'est pas obligatoirement liée à une seule manifestation rythmique comportementale ou physiologique (PALMER, 1974). Au contraire, plusieurs activités pourraient dépendre du même rythme endogène : mouvement des valves, sécrétions hormonales ou fabrication de la coquille, nutrition, la mise en phase de chacune de ces activités avec un stimulus externe périodique n'est pas toujours simultanée ; ou encore les dérèglements ou décalages de l'horloge par rapport au stimulus ne se manifestent pas de la même façon selon l'activité. Il semble cependant que les déphasages se font au détriment des fonctions peu importantes pour l'animal, telles que la sécrétion d'une strie. En revanche, il est probable que pour des fonc-

tions vitales telles que la respiration, la nutrition, la défense contre les prédateurs, le mouvement des valves conserve un rythme circadien.

5.6. CONCLUSIONS

L'étude a prouvé l'existence d'un rythme journalier de la croissance chez *P. maximus*, se traduisant par la production d'une strie externe. Aucun rythme autre que journalier ou saisonnier n'a pu être mis en évidence.

Le rythme journalier est désynchronisé pendant l'hiver d'une part, et au cours du vieillissement de l'animal d'autre part.

L'étude des stries journalières d'accroissement permet de mieux connaître les modalités de la croissance saisonnière, de dater certains événements survenant pendant la période de synchronisation circadienne ; cependant *P. maximus* est un "chronomètre" qui ne fonctionne avec précision qu'une partie de l'année.

L'hypothèse d'un rythme basé sur le mouvement des valves avec ouverture le jour et fermeture la nuit est avancée ; ce rythme pourrait être le fait de nombreux Pectinidés.

D'une manière plus générale, l'étude des stries de croissance chez *P. maximus* concrétise des possibilités offertes par l'étude de la croissance périodique chez les Bivalves et chez d'autres Invertébrés. La figure 34 résume ces possibilités. :

- distinction des différents rythmes saisonniers (utilisation en dynamique de population, sélection des critères de lecture d'âge).
- étude des modalités de la croissance saisonnière (utilisation possible en écologie, en physiologie).
- datation de la mort (dynamique de population, écologie, paléoécologie = étude de thanatofaunes).
- repérage d'un événement extraordinaire et mesure de son impact

sur la croissance de l'animal (écologie, molysmologie). Cette dernière possibilité suppose un inventaire des espèces susceptibles d'enregistrer des rythmes quotidiens, se prêtant à des mesures, et donc utilisables comme indicateurs.

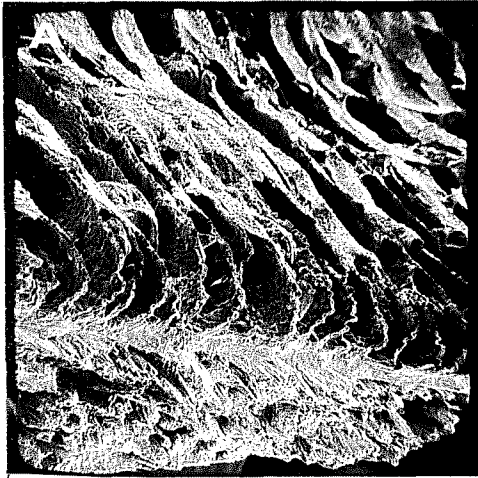
PLANCHE 5

Clichés obtenus en microscopie électronique à balayage sur un fragment de valve de *Pecten maximus*, entre le 2^e et le 3^e anneau hivernal.

Cliché A : on distingue l'arrangement en "vagues" des stries d'accroissement avec une nette tendance au recouvrement. Les perforations décrites chez une autre espèce (*P. vagdesi*) sont également visibles. La direction de la croissance est vers la droite.

Cliché B : on note la pente des cristaux de calcité, qui ne sont pas parallèles à la direction de la croissance (vers la droite).

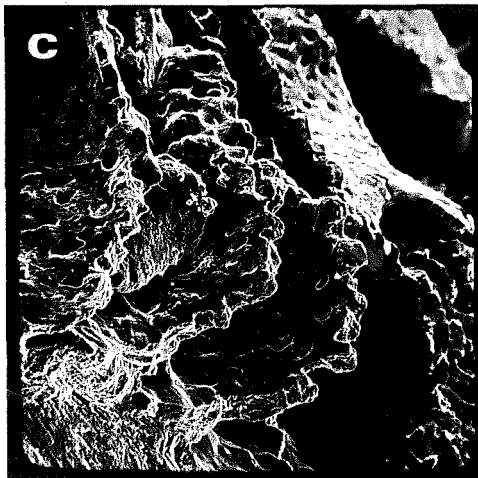
Clichés C et D : on distingue nettement le réseau de perforation des stries, ainsi que des particules sédimentaires retenues entre les stries. La direction de la croissance est vers la droite sur le cliché C, vers la gauche sur le cliché D.



200 μm



50 μm



50 μm



50 μm

CONCLUSION GÉNÉRALE

6.1. CONNAISSANCES ACQUISES SUR *PECTEN MAXIMUS* AU COURS DE L'ÉTUDE

6.1.1. Répartition de l'espèce ; grands traits de l'écologie de *P. maximus*

P. maximus est une espèce eurybathe entre la limite des basses mers de vives eaux et le talus du plateau continental, avec un préférendum dans le circalittoral. Elle est présente en Méditerranée occidentale mais on l'a souvent confondue et on la confond encore avec l'espèce voisine et méditerranéenne, *P. jacobus*.

L'espèce se rencontre plus fréquemment dans des zones où règnent des courants résiduels apportant des matières organiques en suspension ou dissoutes plus que du phytoplancton, ce qui permettrait une nutrition détritivore.

P. maximus ne se trouve jamais à de très fortes densités : les maximums connus sont de l'ordre de 1 à 5 individus au m², mais ceci est une exception. Plus généralement, on compte de l'ordre de 10⁻¹ à 10⁻² individu par m². Ceci pose le problème de la capacité de ces gisements à produire des larves ; il semble possible que ce soit le transport de larves fournies par les gisements ou les parties de gisements à forte densité, du type de ceux de la baie de St Brieuc ou de la baie de Seine qui génère les vastes gisements tels que la Manche Est, ou la Mer Celtique.

61.2 Modélisation de la croissance

Le modèle de VON BERTALANFFY décrit bien la croissance de *P. maximus* dans la phase benthique de sa vie. La comparaison des courbes de croissance obtenues sur les différents gisements étudiés a montré que toutes différaient significativement, justifiant la distinction faite entre les gisements. Les différences peuvent être telles que des individus de même taille mais provenant de gisements différents peuvent être âgés de 18 mois à 4 ans, selon leur provenance. Les conséquences pratiques pour la pêche doivent être envisagées car une réglementation basée sur la taille à la première capture ne peut être généralisée sur l'ensemble des gisements sans risques certains de mésexploitation.

Une méthode originale de comparaison a consisté à comparer les couples des valeurs K et L_{∞} des différents gisements. Il est apparu un gradient géographique, L_{∞} s'accroissant avec la latitude et d'ouest en est, K étant inversement corrélé. Cependant, une autre variation apparaît et semble être liée avec la profondeur se traduisant alors par une diminution de K lorsque la profondeur augmente, et qui pourrait être interprétée comme une diminution dans les mêmes proportions de l'anabolisme et du catabolisme. A proximité des côtes le métabolisme semble être activé grâce à des conditions écologiques exceptionnellement bonnes. Cependant, l'interprétation strictement métabolique des variations de K et de L_{∞} doit être considérée avec prudence car elle reste fondée, en ce qui concerne *P. maximus*, sur des considérations théoriques.

Là encore, les effets de la densité de population sur la croissance individuelle sont considérées comme négligeables aux densités connues ; en revanche, l'ensemble de la biomasse des animaux à même éthologie alimentaire (filtreurs) peut agir sur la croissance de *P. maximus* sur un gisement tel que celui de la baie de St Briec, par réduction de la part disponible à chacune des espèces.

61.3. Variations spatio-temporelles de la croissance

Etudiée au sein d'un même gisement, la croissance montre des différences d'une classe d'âge à l'autre et d'un point à un autre ; différences statistiques mais souvent non négligeables du point de vue de l'exploitation des gisements. Ces différences sont d'autant plus nettes que le point du gisement étudié se trouve à proximité du littoral et peu profond. Les variations écologiques en sont probablement la cause ; celles-ci sont tamponnées par la profondeur, elle-même fonction de l'éloignement de la côte. Les différences de croissance entre deux classes d'âge peuvent également être le fait des différences de date de naissance d'une année sur l'autre, ce qui est d'autant plus net que plusieurs cycles de reproduction peuvent avoir lieu la même année ; c'est le fait du gisement de Camaret. Le devenir des jeunes individus nés à différentes périodes de l'année peut varier d'une année sur l'autre, modifiant ainsi la diversité des tailles des individus des cohortes successives. Le fait de trouver plusieurs recrutements la même année sur deux gisements voisins (Brest et Camaret) mais différents du point de vue de l'état des gisements laisse supposer une dépendance possible par le jeu du transport de larves de Camaret vers Brest, hypothèse qui reste à démontrer.

61.4. Croissance relative

L'étude des relations d'allométrie entre la longueur, l'épaisseur, le volume, la longueur de la charnière, le poids, et la hauteur prise comme dimension de référence a montré que l'isométrie n'était pas de règle chez *P. maximus*. Il apparaît une allométrie généralement majorante avec des différences significatives non seulement d'un gisement à l'autre mais aussi, au sein d'un même gisement, d'une station à l'autre : c'est le cas pour la relation hauteur/longueur en baie de St Brieuc.

L'allométrie de poids, importante pour l'intérêt commercial qu'on porte sur *P. maximus* est masquée par les fluctuations saisonnières dues au développement de la gonade et au rôle de stockeur de réserves que joue le muscle. Une telle étude demande de suivre l'évolution pondérale sur une base de temps plus courte que celle utilisée dans l'étude (mensuelle ou hebdomadaire, au lieu d'annuelle).

On a également étudié une différence morphologique macroscopiquement très nette, à savoir la courbure de la valve droite. Cette étude a prouvé d'une part les différences entre les gisements, avec un aplatissement d'ouest en est ; d'autre part elle a montré sur une population transplantée les capacités d'accommodation individuelle des animaux transplantés à leur nouveau biotope, les rapprochant de la population indigène. Cette accommodation se fait en quelques mois et individuellement, et non par pression de sélection sur plusieurs générations : c'est une adaptation somatique et non génétique. Ceci a des conséquences directes sur les techniques de repeuplement.

61.5. Croissance journalière

La croissance journalière existe chez *P. maximus*. Elle se manifeste par la formation d'une strie quotidienne d'accroissement des valves, visible surtout sur la valve gauche et chez les individus âgés de quelques semaines à deux ans. Le rythme naturel sur lequel est synchronisée l'horloge interne de *P. maximus* est le cycle nycthéméral. Il n'a pas été trouvé de rythme lunaire, ou, ce qui revient au même, de rythme de marée. Seul le rythme saisonnier vient modifier le rythme journalier à l'approche de l'hiver : la périodicité de formation de la strie est perturbée et ralentie, sinon arrêtée en hiver. Elle se détériore également avec l'âge, ainsi que lors de manifestations physiologiques amenant l'animal à ralentir sa croissance (maturation des gonades et reproduction).

L'apparition d'un arrêt de croissance ou d'un accident (choc, cassure des valves) peut être daté par comptage de stries, si l'arrêt ou le choc surviennent en période de production journalière de la strie. Cependant, du fait de l'irrégularité du phénomène, *P. maximus* n'est pas un bon enregistreur d'évènements écologiques.

L'étude des stries journalières de croissance chez d'autres espèces ouvre des possibilités tant en dynamique des populations (meilleure connaissance de l'âge) qu'en écologie (étude de thanatofaunes, datation relative d'évènements écologiques actuels ou fossiles).

6.2. CROISSANCE ET STRATEGIE DEMOGRAPHIQUE CHEZ *P. MAXIMUS*

Du strict point de vue de la dynamique de la population, les études sur la croissance de *P. maximus* ont apporté les éléments nécessaires : choix d'un modèle de croissance, étudié gisement par gisement, variation spatio-temporelles, isométrie et allométrie. En conclusion, on peut se livrer à des réflexions quant à la part de la croissance individuelle en tant que caractéristique démographique susceptible d'adaptation à l'environnement. En d'autres termes, la croissance individuelle fait-elle partie de la stratégie démographique chez *Pecten maximus* ? Est-elle immuablement programmée ou susceptible de se modifier en fonction de "signaux" écologiques ?

Considérons toutes les variations de croissance que nous avons rencontrées.

62.1. Variation d'un gisement à l'autre

Les conditions écologiques rencontrées sur les différents gisements étudiés sont nettement différentes, au point qu'on est tenté d'imputer aux seules différences de condition de vie les modulations de croissance d'un

gisement à l'autre. Les croissances maximales s'observent sur les gisements où le maximum de conditions favorables sont réunies : édaphiques, trophiques, hydrologiques (baie de Seine, Vergoyer). Première réflexion concernant la stratégie démographique : croissance individuelle et densité ou biomasse ne semblent pas liées : d'une part parce que des taux de croissance aussi bien relativement médiocres qu'élevés peuvent se rencontrer sur des gisements à forte densité (baie de St Brieuc, baie de Seine) ; d'autre part parce qu'il semble bien que les caractéristiques de la croissance restent relativement stables au sein d'un même gisement sur de nombreuses années, et cela malgré des fortes variations de densité ; enfin parce que la capacité maximale du milieu pour l'espèce (le K de l'équation de VERHULST ⁽¹⁾) est loin d'être atteinte dans presque tous les cas. En revanche, l'hypothèse d'une dépendance entre les pseudopopulations et les gisements à forte densité par l'approvisionnement en recrues a été avancée ; ceci implique une parenté probable au niveau génétique mais aussi une sélection naturelle favorisant les animaux dont la programmation de la croissance est la mieux adaptée aux nouvelles conditions. On rappellera que la sélection naturelle est le mécanisme fondamental de la stratégie démographique (COLE, 1954 ; BARBAULT, 1976).

Ceci ne veut pas dire que la croissance soit, chez *P. maximus*, programmée de façon immuable. Le simple fait qu'il existe des différences d'un gisement à l'autre montre que la croissance est modulable, même s'il s'agit du résultat de sélection génétique ou d'accomodation. La croissance est également modulable au niveau de l'individu. Ainsi a-t-on vu que *P. maximus* est capable de modifier sa croissance (direction de la courbure de la valve) après transplantation. Dans cette expérience, quelques individus dont la taille était restée bloquée par un an de séjour en cage ont repris

(1) Equation logistique de VERHULST : $\frac{dN}{dt} = rN\left(\frac{K-N}{K}\right)$ où N = effectif de la population, r le taux de croissance de la population (= constante) et K capacité limite du milieu pour l'espèce (= constante).

une croissance presque identique à celle qu'ils auraient eu en l'absence de blocage. Autrement dit, la croissance est en grande partie fonction de la taille, plus que l'âge, tout au moins dans les stades jeunes.

62.2. Variation au sein d'un même gisement

On a vu sur un ensemble particulier (baie de Seine) qu'il existait des variations du taux de croissance annuel et ce d'autant plus que ce gisement était proche de la côte, et donc soumis à des variations plus fortes de l'environnement. D'autre part, des possibilités de recrutements multiples la même année peuvent donner naissance à des cohortes de même classe d'âge mais de taille différente. Une telle stratégie de reproduction peut parfaitement être soumise à une sélection génétique, pour autant que certains animaux soient génétiquement plus aptes à se reproduire à tel ou tel moment de l'année et que les conditions d'environnement éliminent plusieurs années de suite les jeunes produits par l'un ou plusieurs des recrutements. Cette hypothèse a déjà été avancée par CONAN et SHAFTEE (1978). Mais il faut aussi rappeler que, là encore, *Pecten maximus* est capable de modifier son comportement au niveau individuel, tout au moins chez les jeunes individus (la transplantation peut induire une maturation précoce : ANTOINE et al., sous presse).

L'existence d'hétérogénéité au sein d'une population ne doit pas être considérée comme un simple artefact ou bruit : "*Ces prétendus bruits sont une caractéristique fondamentale des systèmes écologiques et doivent à ce titre être nécessairement pris en considération lorsqu'on se propose d'expliquer le fonctionnement de ces derniers*". Par cette phrase, BARBAULT (1977) rappelle le principe de l'étalement des risques de DEN BOER. Ainsi la production par une population d'une cohorte de faible effectif mais de grande taille individuelle (individus nés au printemps) diminue le risque d'extinction de la cohorte annuelle par disparition des recrues du recrute-

ment principal (été) au cours d'un hiver rigoureux. La forte croissance individuelle de la cohorte de printemps n'est pas ici un facteur direct mais une conséquence d'une stratégie de reproduction. De plus, les recrutements multiples augmentent les chances de dispersion des larves et par conséquent le recrutement des pseudopopulations.

L'intervention de la pêche peut être considérée comme une pression de prédation en ce sens qu'elle est sélective, au moins pour les classes de taille sur lesquelles s'exerce la sélectivité des engins, et qu'elle est grossièrement proportionnelle à la densité des individus sur le fond. Sur des gisements à structure démographique réduite (2 classe d'âge, comme par exemple St Brieuc ou Camaret) elle peut agir en sens inverse de la stratégie du recrutement multiple : en effet la pêche tendra à sélectionner les grands individus, et donc à diminuer en premier lieu les effectifs des cohortes nées au printemps (voir chapitre 3 : effets possibles de la pêche en rade de Brest et à Camaret). D'autre part, on a supposé (chapitre 2) que sur un gisement intensément pêché, les individus à taille plus faible que la moyenne avaient une chance accrue d'accéder à un âge avancé. A l'extrême, la pêche pourrait déplacer la croissance moyenne vers une diminution, si aucun facteur n'intervenait pour maintenir une croissance moyenne constante. Les données dont on disposait pour la baie de Seine ne permettaient pas d'affirmer qu'une telle sélection existe (chapitre 3). Avec la réserve faite quant à la mensuration considérée, les données de FAURE (1956-1966) tendent à montrer que les mécanismes de "compensation" interviennent pour maintenir la croissance stable, quelque soit les conditions, qui pour la rade de Brest, rappelons le, ont été sévères : surpêche dans la fin des années 50, hiver rigoureux en 1962-1963, survie d'un gisement moribond depuis 1963 (PIBOUBES, 1973). D'après TAYLOR (1962), des mécanismes compensatoires interviennent au niveau individuel puisqu'il constate chez *Sardinops caerulea* une corrélation négative entre les accroissements entre les temps $t + 1$ et

t et la taille à l'instant t, et ce sur une période de 14 ans. Si de tels mécanismes existent chez *Pecten maximus*, la marge de gain ou de perte relatifs de croissance doit être faible chez un animal dont la croissance est typiquement asymptotique. La stabilité provient peut-être plutôt d'une composante génétique prépondérante (mais non pas exclusive). La poursuite des expériences de transfert de naissain d'un gisement à l'autre devrait permettre d'éclaircir ce point.

62.3. Croissance journalière

On a vu que sur une même station, tous les individus reprenaient la croissance journalière au même moment. Il faut probablement voir là une réponse à un signal de l'environnement, ou à un ensemble de signaux. Des modifications dans la croissance journalière peuvent provenir soit du fait de la mobilisation du métabolisme à une autre activité, soit du dérèglement d'une horloge interne. Il y a donc une adaptation de la croissance journalière à l'environnement avec modulation possible. Il serait intéressant d'étudier la croissance journalière d'un gisement à l'autre et de comparer les facteurs de déclenchements et de dérèglements de la croissance journalière. On peut également envisager d'étudier la croissance journalière au sein d'un même gisement de manière plus précise : rechercher en particulier s'il existe des différences de réponse en fonction de la date de naissance ou de la taille pour une même classe d'âge ; ainsi pourrait-on voir si la population est capable de produire des individus plus adaptés, ou mieux préparés à des variations brutales de l'environnement, permettant ainsi la survie de l'espèce en cas de stress.

La croissance individuelle est donc un élément de la stratégie démographique de *P. maximus* en ce sens qu'elle est susceptible de s'adapter aux conditions écologiques d'un milieu ; c'est une espèce apte à la colonisation d'un milieu, dans la limite de ses tolérances écologiques. En revanche, la croissance individuelle n'est plus un élément majeur dans l'évolution d'une même population en ce sens qu'elle ne se modifie apparemment pas en fonction des variations de la population ; cependant, l'idée qu'il existe la possibilité de survie des animaux à croissance mieux adaptée à des conditions défavorables a été avancée (étalement des risques) grâce aux recrutements étalés dans l'année, qui jouent aussi en faveur de la colonisation d'autres gisements (dispersion des larves et sélection naturelle).

On constate de grandes différences entre les profils démographiques de *Pecten maximus* et des deux autres pectinidés pêchés : *Chlamys varia* et *Chlamys opercularis*. En effet, ces deux dernières espèces, petites mais à croissance rapide, ont une longévité relativement faible (4 à 6 ans), se trouvent souvent à des densités fortes ou très fortes (plusieurs dizaines d'individus au m²) ; mais sur des surfaces plus restreintes que *P. maximus*. En fait, il y a opposition entre une stratégie de type K (*P. maximus*) et de type r (*Chlamys*). La principale différence réside dans les stratégies de reproduction. Si les deux *Chlamys* se retrouvent toujours en abondance dans les collecteurs à naissain (rade de Brest, baie de St Brieuc pour *C. varia*, côtes anglaises et écossaises pour *C. opercularis*) c'est que la survie larvaire est probablement meilleure chez les *Chlamys* que chez *Pecten*, malgré la faible fécondité individuelle. Les expériences de captage de naissain le montrent bien : alors que le captage de naissain de pétoncle est assuré tous les ans, celui de *P. maximus* est aléatoire, quelque soit le gisement (PICKETT, 1976, 1978 ; MASON, 1978 ; BUESTEL, 1978). Le problème pour *P. maximus* serait à deux niveaux : d'une part la fragilité des larves, obligeant donc une très forte production ; d'autre part la difficulté à obtenir une bonne fécondation du fait de l'éloignement entre les géniteurs ;

l'espèce est donc handicapée pour atteindre des fortes densités. Dans une stratégie K, ceci est compensé par la longévité, permettant des structures démographiques (nombre de classe d'âge) plus amples, et donc un étalement des risques. C'est bien le cas de *P. maximus*, à ceci près que lorsqu'une forte densité est atteinte, celle-ci attire le pêcheur qui diminue et la densité et le nombre de classe d'âge. Les risques d'extinction du stock redeviennent alors importants, et principalement à la merci du succès ou de l'échec du recrutement.

La principale inconnue qui subsiste encore dans la dynamique des stocks de coquille St Jacques est donc le mécanisme de recrutement : fécondation, survie et comportement larvaire, au stade pélagique puis fixé, comportement à la fixation. Les mécanismes du recrutement restent encore peu précisément connus chez la plupart des invertébrés marins ou des poissons, qu'il s'agisse de la relation stock-recrutement ou de l'évaluation du recrutement. Pour *P. maximus*, l'étude de BUESTEL en cours apportera les éléments qui manquent encore à la gestion rationnelle des stocks de coquille St Jacques.

B I B L I O G R A P H I E

- ABRAMSON N.J., 1971 - Computer programmes for fish stock assessment. (compiled by) *FAO Fisheries Technical Papers* 101 Rome, 144p.
- ANSELL A.D., 1968 - The rate of growth of the hard clam *Mercenaria mercenaria* (L) throughout the geographical range. *J. cons. Int. Perm. Explor. mer*, 31 (3) : 364-409.
- ANTOINE L., 1978 - La croissance journalière chez *Pecten maximus* L. *Haliotis*, 9 (2) à paraître.
- ANTOINE L., GAREN P., LUBET P., sous presse - Conséquences sur la croissance et la maturation d'une transplantation de naissain de *Pecten maximus* L. *Cah. biol. Mar.*, Roscoff.
- ANTOINE L., ARZEL P., LAUREC A., MORIZE E., 1976 - La croissance de la coquille St Jacques *Pecten maximus* L dans les divers gisements français. *Cons. Int. Perm. Explor. mer*, réunion spéciale sur les évaluations de populations des stocks de crustacés et coquillages, CM 42 : 1-11.
- ARFI R., 1977 - Analyse bivariée et multivariée de la croissance chez *Pecten maximus* L. Mémoire de DEA Marseille.
- BAIRD R.H., 1966 - Notes on an scallop (*Pecten maximus*) population in Holyhead harbour. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, 46 : 33-47.
- BARBAULT R., 1976 - La notion de stratégie démographique en écologie. *Bull. Ecol.*, 7 (4) : 373-390.
- BARBAULT R., LECORDIER C., 1977 - Limitation, stabilisation et régularisation des populations naturelles : les théories. *Revue des questions scientifiques*, 148 (1) : 3-20.
- BARKER R.M., 1964 - Microtextural variations in pelecypods shells, *Malacologia*, 2 (1) : 69-86.

- BEAUMONT A.R., 1978 - Variation of a protein polymorphism in the queen scallop (*Chlamys opercularis* L.) in U.K. and French coastal waters. *Scallop workshop*, Brest : 8-13 mai 1978.
- BELLON-HUMBERT C., 1973 - Les mollusques marins testacés du Maroc. Catalogue non critique. Premier supplément. *Trav. Inst. Sci. Chérifien* série zoologie, 37.
- BERRY W.B., BARKER R.M., 1968 - Fossils bivalve shells indicate longer month and year in Cretaceous than present. *Nature*, 217 : 938-939.
- BERTALANFFY L. Von, 1938 - A quantitative theory of organic growth *Human Biology*, 10 (2) : 181-213.
- BEVERTON R.J.H., HOLT S.J., 1957 - On the dynamics of exploited fish populations. *Fisheries investigations* 2 (19) : 533 p. MAAF, London.
- BLACK R., 1973 - Growth rates of intertidal molluscs as indicators of effects of unexpected incidents of pollution. *J. Fish. Res. Board Can.* 30 : 1385-1388.
- BOURGET E., CRISP D.J., 1975 - An analysis of the growth bands and ridges of barnacles shell plates. *J. mar. biol. Ass. UK*, 55 : 439-461.
- BROOM M.J., 1976 - Synopsis of biological data on scallops : *Chlamys* (*Acquipten*) *opercularis*, *Argopecten irradians*, *Argopecten gibbus*. *FAO Fish synopsis*, Rome, 114 : 44 p.
- BROOM M.J., MASON J., 1978 - Growth and spawning in the Pectinid *Chlamys opercularis* in relation to temperature and phytoplankton concentration. *Marine Biology*, 47 : 277-285.
- BUESTEL D., 1978 - Comparaison de l'importance des fixations du naissain de *Pecten maximus* sur les collecteurs et de l'importance du recrutement dans le milieu naturel en baie de St Brieuc *Scallop workshop*, Brest ; 8-13 mai 1978.
- BUESTEL D., LAUREC A., 1976 - Croissance de la coquille St Jacques (*Pecten maximus* L) en rade de Brest et en baie de St Brieuc. *Haliotis*. 5 : 173-177.

- CABIOCH L., 1968 - Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche Occidentale. *Cah. Biol. Mar.*, 9 (5 supp.) : 720 p.
- CASSELMAN J.M., 1973 - Analysis of hard tissue of pike *Esox lucius* L. with special reference to age and growth. *Proceedings of international Symposium on the ageing of fish*. Unwin brothers Ltd Survey, England, 1974 : 13-27.
- CHRISTENSEN J.M., 1964 - Burning of otoliths, a technique for age determination of Sole and other fish. *Journal du Conseil* 29 (1) : 73-81.
- CIEM, 1962 - Mean monthly temperature and salinity of the surface layer of the North Sea and adjacent waters. Atlas de cartes, Service hydrographique du CIEM, Charlottenlund Danemark.
- CLARK G.R. II, 1968 - Mollusk shell : daily growth lines. *Science*, 161 : 800-802.
- CLARK G.R. II, 1974a - Periodic growth and biological rhythms in experimentally grown bivalves. *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*. G.D. Rosenberg and S.K. Runcorn eds., Wiley, London 1975 : 103-117.
- CLARK G.R. II. 1974b- Calcification on an unstable substrate : marginal growth in the mollusk *Pecten diegensis*. *Science*, 183 : 968-970.
- CNEXO, EPR Basse Normandie, 1978 - La gestion rationnelle des stocks de Coquille St Jacques en baie de Seine. Schéma d'aménagement du littoral bas-normand. Rapport n°3. CNEXO, MABN 34 p.
- COLE L.C., 1954 - The population Consequences of life history phenomena. *Quart. Rev. Biol.*, 29 : 103-137.
- CONAN G., 1978 - Life, history growth, production and biomass modelling of *Emerita analoga*, *Nephrops norvegicus* and *Homarus vulgaris* (Crustacea, Decapoda). Phd thesis, University of California San Diego, Scripps Inst. of oceanogr : 349 p.

- CONAN G., SHAFEE S., 1977 - Growth and bianual recruitment of *Chlamys varia* (L) in Lanvéoc area (Bay of Brest) *Cons. Int. Perm. Explor. mer* : 8 p.
- DAGNELIE P., 1975 - Theorie et méthodes statistiques. Applications agronomiques. *Presses Agronomiques de Gembloux*, tome 1 et 2.
- DANNEVIG E.H., 1956 - Chemical composition of the zones in cod otoliths. *Journal du Conseil*, 21 : 156-159.
- DAO J.C., LAUREC A., BUESTEL D., 1976 - Politiques et problèmes relatifs aux pêches locales. Application de la dynamique des populations au gisement de Coquille St Jacques de la baie de St Briec. Recherche d'un modèle bio-économique. CNEXO-COB, F.I. 159, inf. 23 : 7 p.
- DARCHEN J., DE BLOCK A., 1968 - Monographies de la Météorologie nationale 62 (1) observations de 1951 à 1960.
- DE VILLIERS G., 1976 - Exploratory fishing for and growth of scallop *Pecten sulcicostatus* off the Cape South coast. Rep. of South Africa, dept. of Ind., Sea fish. Branch *invest. rep.*, N° 112 : 23 p.
- DIETRICH G., 1950 - Die Jahresschwankungen des Warmehältis im Englischen Kanal, ihre Ursachen und Auswirkungen. *Deutsh Hydrogr. Z*, (3) : 184-201.
- DJABALI F., YAHIAOUI M., 1978 - La praire (*Venus verrucosa* L.) en rade de Brest et en baie de Granville. Biologie, production, exploitation. Thèse 3è cycle, COB - UBO, Brest : 211 p.
- DODD J.R., 1969 - Effets of light on growth of bivalves. *Nature* (224) : 617-618.
- DOLMAN J., 1974 - A technique for the extraction of environmental and geophysical information from growth records in invertebrates and stromatolites. *Growth Rhythms and the history of the Earth's Rotation*. G.D. Rosenberg and S.K. Runcorn eds., Wiley, London, 1975 : 191-222.

- DRAPER N.R., SMITH H., 1966 - Applied regression analysis. John Wiley and Sons inc., New York, London, Sydney. 407 p.
- DUFF M., 1975 - The population dynamics of an exploited stock of queen scallops in the rade de Brest, France. Mem. D.E.A. Université de Bretagne occidentale, Brest : 30 p.
- EVANS J.W., 1972 - Tidal growth increments in the cockle *Clinocardium nuttalli*. *Science*, 176 : 416-417.
- EVANS J.W., 1974 - Growth and micromorphology of two bivalves exhibiting nondaily growth lines. *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*. G.D. Rosenberg and S.K. Runcorn eds., Wiley, London, 1975 : 119-134.
- EVANS J.W., LE MESSURIER M.H., 1972 - Functional micromorphology and circadian growth of the rock boring clam *Penitella penita*. *Can J. Zool.*, 50 : 1251-1258.
- FAO, 1973 - Fiches d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Méditerranée et mer Noire, zone de pêche 37. Tome 2, Rome.
- FARROW G.E., 1971 - Periodicity structures in the bivalve shell : experiments to establish growth controls in *Cerastoderma edule* from the Thames estuary. *Palaeontology*, 14 : 571-588.
- FARROW G.E., 1972 - Periodicity structure in bivalve shells : analysis of stunting in *Cerastoderma edule* from the Burry Inlet (South Wales). *Palaeontology*, 14 : 61-72.
- FATTON E., 1973 - De la province géographique à la population d'après les Pectinidés néogènes et actuels. Centre d'études et de recherches de paléontologie biostratigraphique. *Notes et contributions*, 3 : 213 p.
- FAURE L., 1956 - La coquille St Jacques (*Pecten maximus* L.) de la rade de Brest. *Rev. trav. inst. Pêches Marit.*, 20 (2) : 119-131.

- FAURE L., 1966 - Etude des stocks de coquille St Jacques de Bretagne en 1966. *Science et Pêche*, 153 : 1-12.
- FLEMING C.A., 1957 - The genus *Pecten* in New Zealand. New Zeel. Geol. Surv., *Paleont. Bull.*, 26 : 1-69.
- FRANC A., 1960 - La classe des Bivalves, in *Traité de Zoologie*, tome 5 (2) Grassé, Paris.
- GENTIL F., 1976 - Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. Thèse 3è cycle, Paris VI : 70 p.
- GIBSON F.A., 1956 - Escallops (*Pecten maximus* L) in Irish waters. *Sci. proc. Roy. Dub. soc. (N.S.)*, 27 : 253-270.
- GIGNOUX M., 1960 - Geologie stratigraphique. Masson éd., Paris : 759 p.
- GLEMMAREC M., 1978 - Evolution temporelle des populations en milieu dunaire : les bancs de *Spisula ovalis*. *Union des Océanographes de France*, Colloque du 26 ou 27 janvier 1978, Brest.
- GRUVELA, 1926 - Les pêches maritimes en Algérie. Soc. Ed. géographiques, maritimes et coloniales, Paris : 236 p.
- GULLAND, 1971 - The fish resources of the Ocean. FAO, publié par Fishing News (books) Ltd.
- HALL C.A. Jr, 1974 - Latitudinal variation in shell growth patterns of bivalve molluscs : implications and problems. *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*. G.D. Rosenberg and S.K. Runcorn eds, Wiley, London 1975 : 163-176.
- HALL C.A. Jr, DOLLASE W.A., CORBATO C.E., 1974 - Shell growth in *Tivella stultorum* (Mawe 1823) and *Callista chione* (Linnaeus 1758) (Bivalvia) : annual periodicity, latitudinal differences and diminution with age. *Palaeogeography, Palaeoclim., Palaeoecology*, 15 : 33-61.
- HANCOCK D.A., 1965 - Graphical estimation of growth parameters. *J. Cons. Perm. int. Explor. Mer*, 22 : 77-90.

- 170
- HASKIN H.H., 1954 - Age determination in molluscs. *Trans. of the N.Y. Acad. Sciences*. 2 (16) : 300-304.
- HASSELBLAD V., 1966 - Estimation of parameters for a mixture of normal distributions. *Technometrics*, 8 (3) : 432-444.
- HAYNES E.B., 1966 - Length-Weight relation of the sea scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin). *ICNAF Res. Bull.*, 3 : 32-48.
- HAYNES E.B., HITZ C.R., 1971 - Age and growth of the grand sea scallop *Patinopecten caurinus*, from the strait of Georgia and outer Washington Coast. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 28 (9) : 1335-1341.
- HENOCQUE Y., 1977 - Etude de la croissance de mollusques bivalves par examen des stries d'accroissement de leur coquille : *Tridacna maxima*, *Tapes decussatus*. Mémoire diplôme E.P.H.E., laboratoire de biologie marine et de malacologie : 130 p.
- HOLME N.A., 1961 - The bottom fauna of the english Channel, part. 1. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 41 : 397-461.
- HOLT S.J., 1959 - Letter to the editors. Water temperature and cod growth rate. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 24 : 374-376.
- HOUSE M.R., FARROW G.E., 1968 - Daily growth banding in the shell of cockle *Cardium edule*. *Nature*, 219 : 1384-1386.
- JOANNESSEN O.H., 1973 - Population structure and individual growth of *Venerupis pullastra* (Montagu) (Lamellibranchia). *Sarsia*, 52 : 97-116.
- KENNISH M.J., OLSSON R.K., 1975 - Effects of thermal discharges on the microstructural growth of *Mercenaria mercenaria*. *Env. Geol.*, 1 : 41-64.
- KIRBY-SMITH W.W., 1970 - Growth of the scallops *Argopecten irradians concentricus* (Say) and *Argopecten gibbus* (Linné) as influenced by food and temperature. *PhD thesis*, Duke university, Durham, N.C. : 139 p.

- KOBAYASHI J., 1975 - Preliminary study on the distribution of some elements in the shell of some bivalvian molluscs by the electron microprobe analyse. *Sc. Reports of Niigata University Ser., E : geology mineralogy*, 3 : 41-50.
- KOIKE H., 1973 - Daily growth lines of the clam *Meretrix lusoria* : a basic study for the estimation of Prehistoric seasonal gathering. *J. Anthropological Soc. of Nippon*, 81 (2) : 122-138.
- LACOMBE H., 1953 - Courants de marée dans la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique. *Serv. hydrogr. de la Marine*, Paris, 550 : 275 p.
- LARSONNEUR C., 1971 - Manche centrale et baie de Seine : géologie du substratum et des dépôts meubles. Thèse doctorat d'Etat, université de Caen : 394 p.
- LARSONNEUR C., VASLET D., AUFFRET J.P., 1978 - La carte des sédiments superficiels de la Manche au 1/500 000. *Union des Océanographes de France*, colloque du 26-27 janvier 1978, Brest.
- LAUBIER-BONICHON A., 1978 - Ecophysiologie de la reproduction chez la crevette *Penaeus japonicus*. Trois années d'expérience en milieu contrôlé. *Oceanologica acta*, 1 (2) : 135-150.
- LECOINTRE G., 1952 - Recherches sur le Néogène et le Quaternaire marins de la côte atlantique du Maroc. Protectorat Rep. Fr. Maroc, service géol., *Notes et Mémoires.*, 99 : 371 p.
- LE GALL P., 1970 - Etude des moulières normandes. Renouveau, croissance. *Vie et Milieu*, 21 (B) : 545-589.
- LISON L., 1949 - Recherche sur la forme et la mécanique de développement des coquilles de Lamellibranches. *Mem. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique*, 2 (34) : 85 p.
- LUBET P., 1959 - Recherches sur le cycle sexuel et l'émission de gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés. *Rev. Trav. Inst. Sci. Pêches Mar.*, 23 (3) : 384-548.

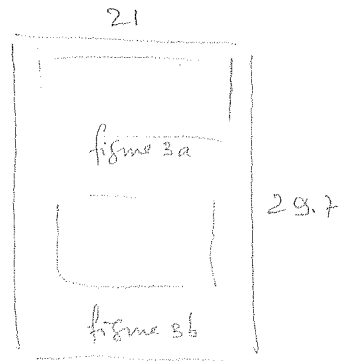
- LUBET P., 1976 - Les problèmes de l'espèce dans le règne animal, *Mém. Soc. Zool. de France*, 38 (1) : 341-374.
- LUCAS A., 1976 - Croissance de *Pecten maximus* en rade de Brest dans les conditions naturelles et en vivier. *Haliotis*, 4 (1-2) : 117-121.
- LUMBY J.R., 1935 - Salinity and temperature of the English Channel. *Fish. Invest.*, 2 (14) : 1-67.
- LUTZ R.A., RHOADS D.C., 1977 - Anaerobiosis and a theory of growth line formation. *Science*, 198 : 1222-1227.
- 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.
- MARU K., OBARA A., 1967 - Studies on the ecology of the scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay.). 1 : On the growth and annual ring formation of the shell. *Sci. Rep. Hokkaido Fish. exp. station*, 7 : 72-83.
- MAYRAT A., 1964 - Croissance et développement chez les crustacés. Leur étude biométrique. Mémoire IFAN N° 77, réunion de C.S.A. sur les Crustacés, Zanzibar : 500-648.
- MERRIL A.S., POSGAY J.A., NICHY F.E., 1961 - Annual marks on shells and ligament of sea scallop *Placopecten magellanicus*. *Fisheries Bull.*, 65 (2) : 299-311.
- MILEYKOVSKIY S.A., 1966 - Range of dispersion of the pelagic larvae of benthic invertebrates by currents and migratory role of this dispersion, taking Gastropoda and Lamellibranchia as examples. *Okeanology*, 3 : 396-404.
- PALMER J.D., 1974 - Biological clocks in marine organisms. Publ. : John Wiley & sons Inc. New York, London, Sidney, Toronto : 173 p.
- PANELLA G., 1974 - Paleontological clocks and the history of the earth's rotation. *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*. G.B. Rosenberg and S.K. Runcorn eds., Wiley, London, 1975 : 253-284.

- PANELLA G., MAC CLINTOCK G., THOMSON N.M., 1968 - Paleontologic evidence of variations in length of synodic month since late Cambrian. *Science*, 162 : 792-796.
- PASTEUR-HUMBERT C., 1962 - Les mollusques marins testacés du Maroc. Catalogue non critique. II les Lamellibranches et les Scaphopodes *Trav. Inst. Sci. Chérifien*, série Zoologie, 28.
- PIBOUBES R., 1973 - Pêche et conchyliculture en Bretagne-Nord. 2^e partie. *Bull C.E.R.S.* 9 (2).
- PICKETT G.D., 1978 - Spat collection and cultivation of *Chlamys opercularis* on the English coast : 1976-1978. *Scallop Workshop*, Brest : 8-13 mai 1978.
- PORTER H.J., CHESTNUT A.F., 1960 - The offshore clam fishery in North Carolina. *Proc. Nat. Shell fish. Ass.*, 51 : 67-73.
- POSGAY J.A., 1976 - Population assessment of the Georges bank Sea scallop stock. *Special ICES meeting on population assessment of shell fish stocks*, 34 : 6 p.
- PRIOL E., 1930 - La coquille St Jacques (*Pecten maximus*). Résumé de nos connaissances pratiques sur ce mollusque. *Rev. Trav. Off. Scient. Pêches Marit.*, 3 (2-10) : 143-173.
- RHOADS D.C., PANELLA G., 1970 - The use of molluscan shell growth patterns in ecology and paleontology. *Lethaia*, 3 : 143-161.
- RICKER W.E., 1973 - Linear regressions in fishery research. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30 : 409-434.
- Réseau National d'Observation (RNO) - CNEXO, 1977.
- ROSENBERG G.D., 1974 - A comment on terminology : the increment and the series. *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*. G.D. Rosenberg and S.K. Runcorn eds., Wiley, London, 1975 : 1-8.

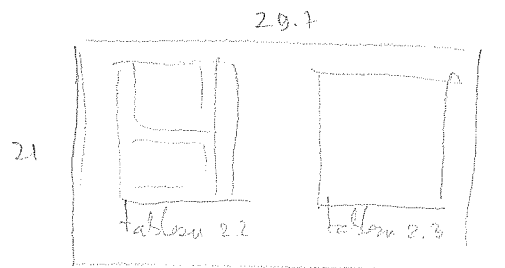
- ROSENBERG G.D., JONES C.B., 1974 - Approaches to chemical periodicities in molluscs and stromatolites. *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*. G.D. Rosenberg and S.K. Runcorn eds., Wiley, London, 1975 : 223-242.
- SASTRY A.N., 1968 - The Relationships among food, temperature and gonadal development of the Bay Scallop *Aequipecten irradians* Lmk. *Physiol. Zool.*, 41 (1) : 44-53.
- SASTRY A.N., 1970 - Reproductive physiological variations in latitudinally separated populations of Bay Scallop *Aequipecten irradians* Lmk. *Biol. Bull.*, 138 : 56-65.
- SASTRY A.N., BLAKE N.J., 1971 - Regulation of gonad development in the Bay Scallop *Aequipecten irradians* Lmk. *Biol. Bull.*, 140 (2) : 274-283.
- SERVICE HYDROGRAPHIQUE DE LA MARINE (SHOM), 1966 - Instructions nautiques, Série C, vol. II, Paris imprimerie nationale.
- SERVICE HYDROGRAPHIQUE DE LA MARINE (SHOM), 1973 - Courants de marée dans la Manche et sur les côtes atlantiques. Publication 550.
- SIMKISS K., 1973 - Calcium metabolism of fish in relation to ageing. *Proceedings of an International Symposium on the ageing of fish*. Unwin Brothers Ltd, Surrey, England, 1975 : 1-12.
- SNEDECOR G.N., COCHRAN W.G., 1967 - Statistical methods. Iowa State university press. Ames. Iowa, 593 p.
- STEVENSON J.A., DICKIE L.M., 1954 - Annual growth rings and rate of growth of the giant scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin) in the Digby area of the bay of Fundy. *J. Fish. Res. Board Can.*, 11 (5) : 660-671.
- TANG S.F., 1941 - The breeding of the scallop (*Pecten maximus* Linné) with a note on the growth rate. *Proc. Trans. of Liverpool Biol. Soc.*, 54 : 9-28.

- TAYLOR C.C., 1958 - Cod growth and temperature *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 23 : 366-370.
- TAYLOR C.C., 1959 - Temperature and growth. The Pacific Razor clam. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 25 : 93-101.
- TAYLOR C.C., 1960 - Temperature growth and mortality. The Pacific Cockle. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 16 : 117-124.
- TAYLOR C.C., 1962 - Growth equations with metabolic parameters. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 27 (3) : 270-286.
- TEBBLE N., 1966 - British bivalve seashells. British Museum (Natural History) publication n° 647, London. 212 p.
- TEISSIER G., 1948 - La relation d'allométrie. Sa signification statistique et biologique. *Biometrica*, 4 : 14-18.
- THOMSON I., 1974 - Biological clocks and shell growth in Bivalves. *Growth Rhythms and the History of the Earth's Rotation*. G.D. Rosenberg and S.K. Runcorn eds, Wiley, London, 1975 : 149-162.
- TRUEMAN E.R., 1953 - The ligament of *Pecten*. *Quart. J. Micr. Sc.*, 94 (2) : 193-202.
- URSIN J.W., 1963 - On the incorporation of temperature in the Von Bertalanffy growth equation. *Medd. Fra. Danm. Fisk-og. Havund.* NS, 4 (1) : 1-16.
- WELLS J.W., 1963 - Coral growth and geochronometry *Nature*, 197 : 948.
- WHELLER A.P., BLACKWELDER P.L., WILBUR K.M., 1975 - Shell growth in the scallop *Argopecten irradians*. I-Isotope incorporation with reference to diurnal growth. *Biol. Bull.*, 148 : 472-482.
- WRENN S.L., 1972 - Daily increments formation and synchronization in the shell of the bay scallop. *American zool.* Utica, N.Y. 12 (3) : 32.
- ZUPANOVIC S., 1968 - Study of hake (*Merluccius merluccius* L.) ; biology and population dynamics in the central Adriatic *Et. Rev. C.G.P.M.*, 32 : 1-23.

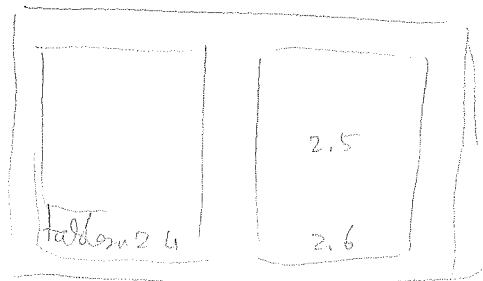
- page 13 : les 2 figures sont à réduire de façon suivante :



- page 15, figures 5a et 5b : idem p. 13
- page 17, figures 7a et 7b : idem p. 13
- page 37, tableaux 2.2 et 2.3 :



- page 38, tableaux 2.4, 2.5 et 2.6 :



- p. 62, figures 16a et 16b : idem p. 13
- p. 63, figures 17a et 17b : "
- p. 76, figures tableaux 4.1 à 4.6 :

