

Les modalités de la reproduction de la coque (*Cerastoderma edule*) sur le littoral français de la Manche et de l'Atlantique

Jacques Guillou⁽¹⁾, Guy Bachelet⁽²⁾, Michel Desprez⁽³⁾,
Jean-Paul Ducrotoy⁽³⁾, Ilham Madani⁽²⁾, Hervé Rybarczyk⁽³⁾,
Pierre-Guy Sauriau⁽⁴⁾, Bernard Sylvand⁽⁵⁾,
Bernard Elkaim⁽⁶⁾ et Michel Glemarec⁽¹⁾

⁽¹⁾ CNRS, Laboratoire d'Océanographie Biologique, Université de Bretagne Occidentale, 6, avenue Le Gorgeu, 29287 Brest, France.

⁽²⁾ CNRS, Institut de Biologie Marine, Université de Bordeaux-I, 2, rue du Professeur-Jolyet, 33120 Arcachon, France.

⁽³⁾ Groupe d'Étude des Milieux Estuariens et Littoraux (GEMEL), 115, quai Jeanne-d'Arc, 80230 Saint-Valéry-sur-Somme, France.

⁽⁴⁾ Laboratoire de Biologie Marine, Université de Nantes, 2, rue de la Houssinière, 41072 Nantes Cedex 03, France.

⁽⁵⁾ CNRS-GEMEL, Laboratoire Maritime, rue du Docteur-Charcot, 14530 Luc-sur-Mer, France.

⁽⁶⁾ Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Pierre-et-Marie-Curie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris, France.

Reçu le 17 juillet 1989, accepté le 17 novembre 1989.

Events in the reproduction of Cerastoderma edule L. along the French Channel and Atlantic coasts.

Guillou J., G. Bachelet, M. Desprez, J.-P. Ducrotoy, I. Madani, H. Rybarczyk, P.-G. Sauriau, B. Sylvand, B. Elkaim, M. Glemarec. *Aquat. Living Resour.*, 1990, 3, 29-41.

Abstract

Events in the reproduction of *Cerastoderma edule* were studied simultaneously during 1987, in eight intertidal zones, with relatively homogeneous edaphic conditions and distributed along the French Channel and Atlantic coasts. This approach was intended at identify the variability of spawning which may induce fluctuations in the recruitment from site to site and from year to year. Different stages of sexual maturity were used together with the condition index of Walne and Mann. Spawning may occur from March to October, sometimes up to December. The number and intensity of each spawning may exhibit different patterns. The resting stage was observed between October and March. It seemed necessary for an efficient spring spawning which may be stimulated by temperature increase. Other spawnings are correlated with the intensity of the first one. The variability of the reproductive scenarios was not linked with the latitudinal gradient. In all these sites, the condition index, associated with the maturity stages, was effective for a prediction of good conditions for recruitment.

Keywords : *Cerastoderma edule*, sexual cycle, spawning, temperature, Channel Atlantic French coast.

Résumé

Le cycle sexuel de *Cerastoderma edule* a été étudié durant l'année 1987 sur plusieurs sites le long du littoral atlantique français, de la baie de Somme au bassin d'Arcachon. Cette étude vise à définir les modalités de la ponte et les facteurs qui la régissent, afin d'identifier à ce niveau, les causes de la variabilité du recrutement. Dans ce but, une méthode commune est mise en œuvre. Elle repose essentiellement sur la reconnaissance des stades de maturité sexuelle et sur les fluctuations de l'indice de condition. Les pontes peuvent être : précoce, printanière, estivale ou tardive, et, selon leur nombre et leur importance, variables selon les sites. La première ponte apparaît toujours en réponse au stimulus thermique qui correspond, au printemps, à l'amélioration des conditions climatiques et trophiques. A l'intérieur de l'espace latitudinal défini, il n'apparaît pas de net gradient au niveau des pontes, ce qui démontre que celles-ci ne sont pas déclenchées par une valeur définie de la température. L'efficacité de la ponte printanière est liée à une valeur seuil de l'indice de condition. Le nombre et l'intensité des pontes estivales et automnales sont fonction de l'importance de la ponte printanière. Il en résulte une forte variabilité dans les conditions de recrutement. Dans l'optique recherchée, certains principes prédictifs peuvent cependant être avancés.

Mots-clés : *Cerastoderma edule*, cycle sexuel, ponte, température, littoral français, Manche-Atlantique.

INTRODUCTION

La coque *Cerastoderma edule* L. fait l'objet d'une pêche à pied sur les estrans du littoral français de la Manche et de l'Atlantique, la plupart des gisements étant situés à proximité d'estuaires. Sur certains sites, d'importantes variations interannuelles de densité de ce bivalve ont été observées, aboutissant même à un véritable effondrement des stocks, comme ce fut le cas en baie de Somme en 1985 et 1986 [200 à 600 t, au lieu de 3 000 t en moyenne par an (Desprez *et al.*, 1987 a)]. Il en fut de même en Basse-Normandie en 1982-1983, où l'exploitation a été inférieure à 80 t contre des valeurs comprises habituellement entre 1 500 et 3 500 t.

D'une manière générale, les causes de ces variations sont probablement multiples : conditions climatiques extrêmes (Hancock et Franklin, 1972), eutrophisation, présence de parasites, recrutement aléatoire, exhaussement des aires habitables, surexploitation, compétition interspécifique avec la polychète *Pygospio elegans*, prédation notamment par les oiseaux, la plie, le crabe vert (Brown et O'Connor, 1974; Hylleberg *et al.*, 1978; Sanchez-Salazar *et al.*, 1987).

En France, l'étude de la coque est intégrée dans le « Programme National sur le Déterminisme du Recrutement » (PNDR), dont l'objectif est d'identifier les processus qui déterminent les fluctuations du recrutement des populations et d'estimer l'amplitude de leur variabilité. La coque est considérée comme un modèle répondant à ces préoccupations, d'autant que ce matériel se révèle favorable à de telles recherches (durée de vie relativement courte, phase larvaire de 4 à 6 semaines, croissance rapide).

L'étude de cette espèce a donc été entreprise sur divers estrans sablo-vaseux, permettant ainsi de limiter le nombre de facteurs physiques, édaphiques notamment, à prendre en considération pour l'analyse de leur variabilité. Dans une première phase, les modalités de la ponte et les possibilités de recrutement de *Cerastoderma edule* ont été étudiées simultanément, durant l'année 1987, sur six sites distribués suivant un gradient latitudinal soit, du nord au sud (fig. 1) : la baie de Somme, la baie d'Orne (Ouistreham) en Basse-Normandie, Saint-Pol-de-Léon en baie de Morlaix, Brouennou à la sortie de l'Aber Benoit, Ronces-les-Bains dans le bassin de Marennes-Oléron et enfin la plage Pereire dans le bassin d'Arcachon. Deux sites complémentaires, l'anse d'Yffignac en baie de Saint-Briec (Bretagne Nord) et la baie des Veys (Basse-Normandie) apportent des résultats plus partiels. C'est la simultanéité des observations et la mise en œuvre d'un protocole commun qui constituent l'originalité des résultats développés ci-dessous.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les modalités de la ponte sont définies en utilisant deux paramètres complémentaires dont le couplage

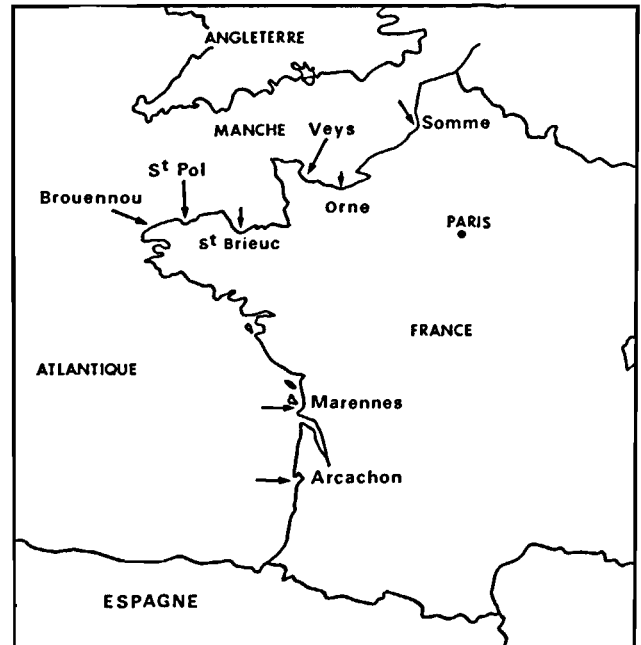


Figure 1. — Localisation des sites d'étude sur le littoral Manche-Atlantique.

Sampling stations localities along the French Atlantic and Channel coasts.

représente la base de cette étude : une échelle pratique de maturité des gonades ainsi que l'indice de condition, le premier à caractère qualitatif et le second quantitatif. Ils présentent l'avantage d'être rapidement mis en œuvre et procurent ainsi, dans les meilleurs délais, l'information nécessaire à une prévision du recrutement (époque, intensité).

Détermination du stade de maturité sexuelle

Les stades sont déterminés par observation immédiate et biopsie, selon l'échelle de Lucas (1965), modifiée par Gallois (1973) :

Stade A : glande génitale non discernable. Trois états possibles chez les adultes : repos sexuel, prévitellogenèse et régression. Sexe indifférencié chez les jeunes.

Stade B : glande génitale observable, mais sexe difficilement discernable à l'œil nu. Peu d'éléments mûrs.

Stade C : glande génitale bien évidente et sexe déterminable à l'œil nu : pied du mâle souvent teinté de rose saumon, alors que le reste est blanc, chez les femelles la couleur est blanc nacré. Stade de maturité sexuelle et de ponte avec dans certains sites la distinction des deux stades :

C_1 : éléments génitaux abondants. Spermatozoïdes peu mobiles et ovocytes encore pédonculés en majorité.

C_2 : spermatozoïdes très mobiles. Ovocytes sphéri-

ques et libres dans les follicules. Ponte imminente.

Stade D : correspond à la phase dite de « restauration » qui révèle après la ponte, la coexistence d'acini vides et d'acini présentant des poussées ovocytaires rapides. Ce stade ne figure pas dans les résultats des sites bretons dans un but de simplification graphique et est alors assimilé au stade B (Fernandez *et al.*, sous-presse).

Les observations complémentaires d'histologie sont utilisées pour mieux préciser les stades de l'évolution gonadique, notamment les phases de repos et de restauration.

Indice de condition

L'individualisation de la gonade s'avérant anatomiquement impossible chez *C. edule*, l'évolution de l'activité reproductrice peut être analysée à l'aide d'un indice de condition traduisant les variations du poids sec d'un animal standard (Trevallion, 1971; Bodoy et Massé, 1978). Cet indice vise à éliminer les effets de la croissance et doit permettre ainsi de déceler une accumulation ou une perte de matière organique associée à la reproduction (Lucas et Beninger, 1985; Bodoy *et al.*, 1986). L'indice retenu est celui de Walne et Mann (1975) :

$$IC = \frac{\text{Poids sec de la chair}}{\text{Poids sec des valves}} \times 10^3.$$

Le poids sec est obtenu par déshydratation à l'étuve à 60° pendant 24 heures ou par lyophilisation.

— Le protocole minimal d'échantillonnage consiste en un prélèvement aléatoire de 30 individus adultes.

Sur certains sites, en raison de la complexité des structures démographiques, il peut dépasser 80 individus (Saint-Pol-de-Léon, Marennes).

Afin de pallier au biais résultant d'une variabilité de la loi d'allométrie chair-valve en fonction de l'âge ou de la taille des individus, l'échantillon destiné au calcul de l'indice de condition est subdivisé en lots qui correspondent, soit à des classes de tailles standard (sites bretons), soit aux groupes d'âges. En accord avec Laurec et Le Guen (1981), le groupe d'âge est défini « par référence au nombre de premier janvier qu'a connu l'animal ». La distinction de ces groupes (G1, G2 et G3) se base alors, soit sur les stries hivernales de ralentissement de croissance, méthode dont Orton (1926) a démontré les avantages et inconvénients (stries surnuméraires), soit sur l'analyse de la structure démographique.

— Les paramètres physico-chimiques nécessaires à l'interprétation des phénomènes biologiques sont les suivants :

- Collecte auprès des stations météorologiques locales des moyennes décadaires de la température de l'air, ceci en raison de l'importance de l'exondation pour une telle espèce intertidale.

- Mesures pour cerner les conditions de l'environnement : cote altitudinale, granulométrie, teneur du sédiment en matière organique, température au sein du sédiment, salinité des eaux surnageantes et interstitielles. L'ensemble de ces données comparatives d'un site à l'autre est rassemblé dans le *tableau 1*.

— L'étude a commencé dès le mois de janvier, à l'exception des sites de Saint-Pol-de-Léon et de la baie d'Orne où elle n'a débuté qu'en Mars. La périodicité de l'échantillonnage est bimensuelle de mai à septembre inclus, mensuelle pour le reste de l'année.

Tableau 1. — Facteurs abiotiques mesurés en 1987 sur les principaux sites étudiés.

Environmental factors measured at the main study areas during 1987.

	Arcachon	Marennes	Brouennou	Saint-Pol	baie d'Orne	Somme
Niveau marégraphique du gisement	BMME* à mi-marée	Mi-marée	BMME* à mi-marée	BMME* à mi-marée	PMME* à mi-marée	PMME* à mi-marée
Sédiment						
— Nature	sable peu envasé	sable envasé	sable peu envasé	sable envasé hétérogène	sable peu envasé	sable envasé
— Médiane granulom. (µm)	300 à 370	200 à 300	100 à 200	300	300 à 400	160 à 270
— Pérites (%)	1,7 à 5,8	10 à 30	0,5 à 2	20 à 40	0,5 à 5	20 à 30
— Matière organique (%)	0,2 à 1,1	0,9 à 1,5	0,2 à 0,3	2,0 à 3,0	0,3 à 1,2	0,3 à 1,0
Amplitude de <i>t</i> ° (°C)						
— Air (<i>t</i> ° décadaire)	-7 à 28	-6 à 23	-1 à 23	-2 à 21	-8 à 23	-4 à 23
— Sédiment (1 ^{er} cm)	9 à 24	10 à 26	5 à 24	6 à 26	6 à 23	—
Salinité (‰)						
— Eau surnageante	27 à 34	30 à 39	29 à 37	33 à 39	28 à 35	30 à 35
— Eau interstitielle	—	—	34 à 36	34 à 37	32 à 34	—

* BMME : Basse mer de morte eau.

• PMME : Pleine mer de morte eau.

RÉSULTATS

Sur l'ensemble des sites la gamétogenèse est hivernale et printanière. L'indice de condition établi sur la population adulte varie notablement et parfois de façon brutale sur des périodes très courtes (10 à 15 jours).

En baie d'Orne (*fig. 3*), les fluctuations de l'indice semblent liées à celles de la température de l'air. La première augmentation de l'indice est nettement

marquée et correspond à l'accroissement thermique printanier. Une deuxième et une troisième correspondent aux accroissements estivaux. Après la mi-septembre, l'indice chute régulièrement corrélativement à la baisse des températures. Les mêmes fluctuations se retrouvent encore plus accentuées en baie des Veys (*fig. 4*).

Dans la plupart des sites les chutes brutales de l'indice observées au printemps et en été coïncident avec les périodes de ponte. L'interprétation des fluc-

Figures 2 à 9. — Présentation standardisée des données relatives aux différents sites étudiés.

A — Indice d'activité reproductrice par classe (G1, G2...) de taille ou d'âge selon les sites (\pm intervalles de confiance à 95%) et éventuellement pourcentage de stades de maturité C₂. B — Températures de l'air (minimales et maximales décadaires) relevées à la station météorologique la plus proche du site. C — Taux de parasitisme et éventuellement taux de castration. D — Stades de maturité sexuelle (A, B, C et éventuellement D). E — Sex-ratio (exprimé en pourcentage de femelles dans la population sexuée).

Standardized presentation of data from different areas.

A — Reproductive activity index for the year classes or size groups (G1, G2...) by area (\pm 95% confidence limits) and percentage of sexual maturity stage C₂. B — Air temperature (minimal and maximal calculated for 10 days) recorded from the nearest meteorological station. C — Parasitism and castration rates. D — Sexual maturity stages. E — Sex ratio (expressed as a percentage of females in the mature population).

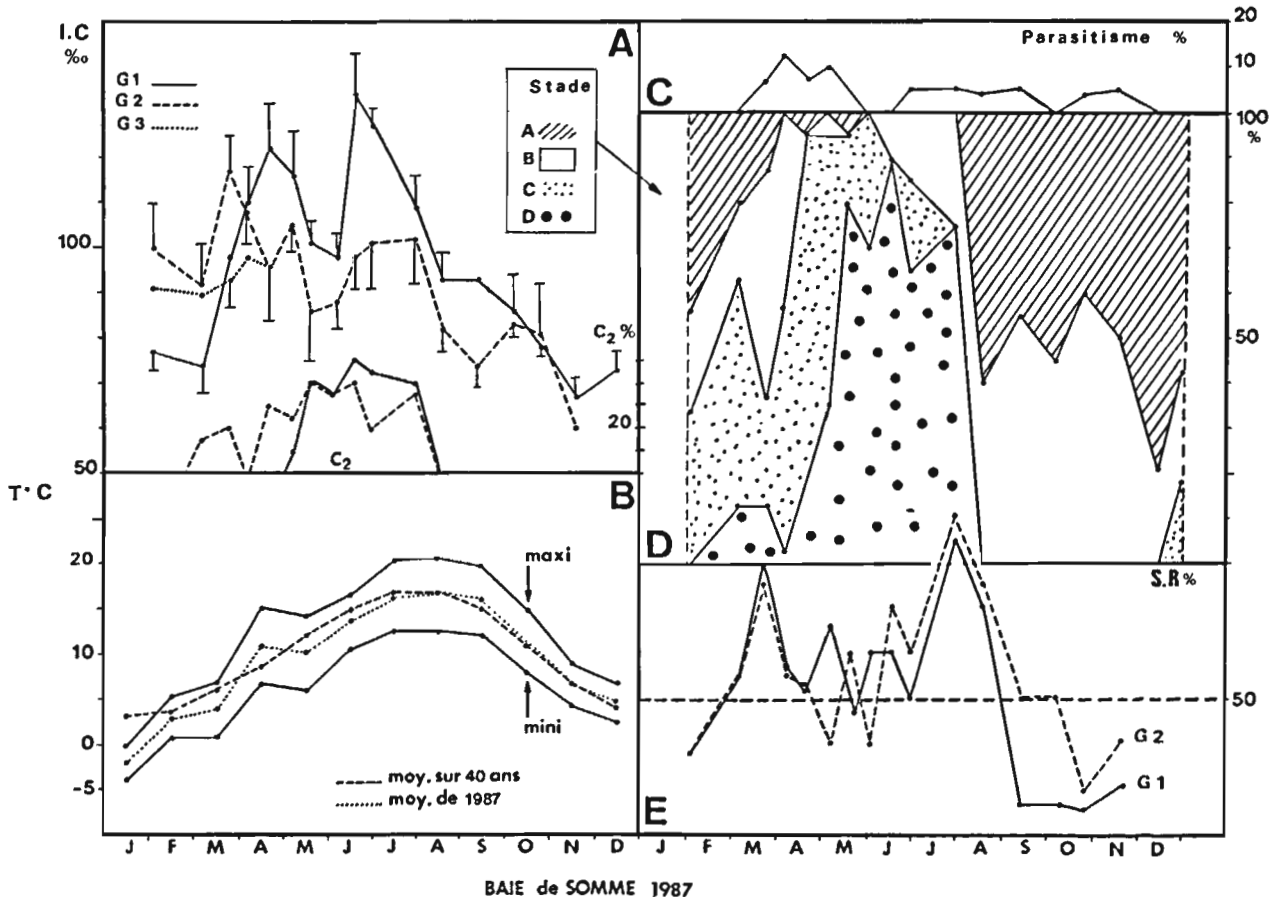


Figure 2. — Baie de Somme.

tuations est précisée au moyen de l'échelle de maturité et en particulier selon l'évolution des stades C.

En baie de Somme (fig. 2), les individus du groupe d'âge 1 (G1) montrent un rapide accroissement printanier de l'indice de condition, qui passe de 70 à 120 en moins d'un mois et demi. La chute de cet indice correspond bien à une première ponte partielle, au cours du mois de mai, comme en témoigne une légère baisse du pourcentage de stades C₂. Puis l'indice de condition s'accroît de nouveau et dépasse 130 à la mi-juin; la température est alors de 15°C et la ponte estivale, massive comme le traduit la chute des stades C₂, se poursuit durant le mois de juillet.

Chez les G2 du même site, la ponte précoce apparaît dès la fin du mois de mars, l'indice de condition est alors de 115, et la chute des stades C₂ traduit bien cette ponte partielle. Les fluctuations ultérieures de l'indice de condition des G2 sont identiques à celles des G1. On retrouve ainsi une faible ponte printanière et une ponte estivale plus importante, avec des indices cependant plus faibles que ceux des G1 (105 contre 120 et 100 contre 130).

En automne, les indices relativement élevés des deux classes laissent supposer d'éventuelles pontes partielles tardives.

En baie de Saint-Brieuc (fig. 5), les pontes principales sont observées au printemps et en automne, confirmées par les données sur le recrutement (Gros *et al.*, 1988). Des émissions secondaires sont cependant enregistrées durant l'été.

A Saint-Pol-de-Léon (fig. 6), les indices de condition des groupes G1 et G2, très proches au départ, montrent sur l'ensemble du cycle des variations synchrones. La ponte printanière apparaît après un net accroissement de température voisin de 10°C; les indices sont alors proches de 80 et la ponte est partielle si l'on considère l'échelle de maturité (fig. 6d). Par contre, la chute brutale des stades C en début juillet indique que la ponte estivale est plus nette. Elle intervient lorsque la température dépasse 15°C. Les indices de conditions ne dépassent pas les valeurs de 95 pour les G1, et de 85 pour les G2. L'apparition de nouveaux stades C indique bien qu'une ponte tardive a lieu en septembre, lorsque la température est de 18°C. Elle est en majorité due au groupe G1, dont l'indice de condition atteint la valeur de 100.

Une nouvelle apparition de stade C en novembre et un léger pic de l'indice de condition du groupe G2 (65) témoignent de nouvelles pontes tardives et partielles.

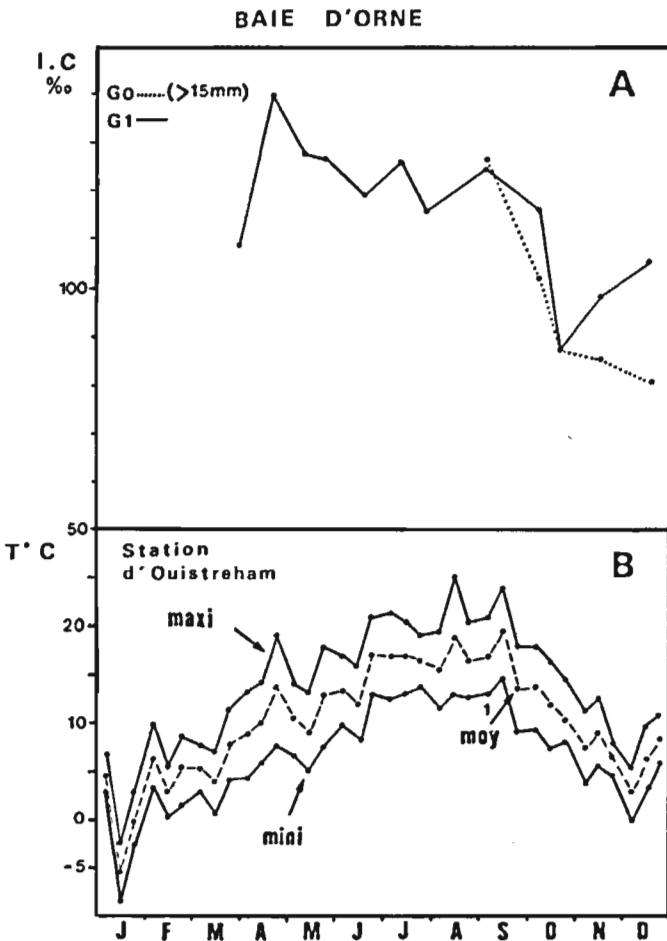


Figure 3. Baie d'Orne.

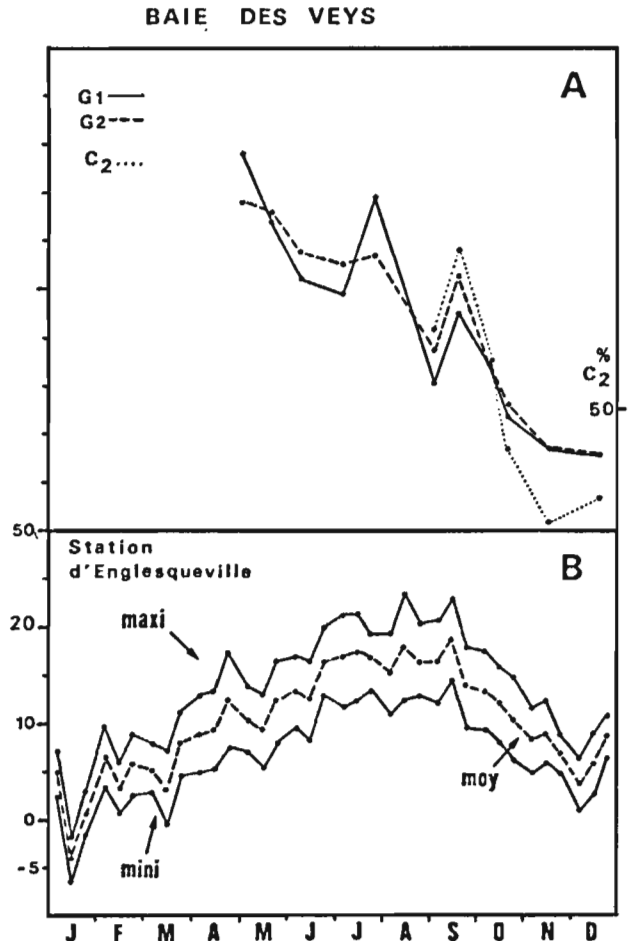


Figure 4. — Baie des Veys.

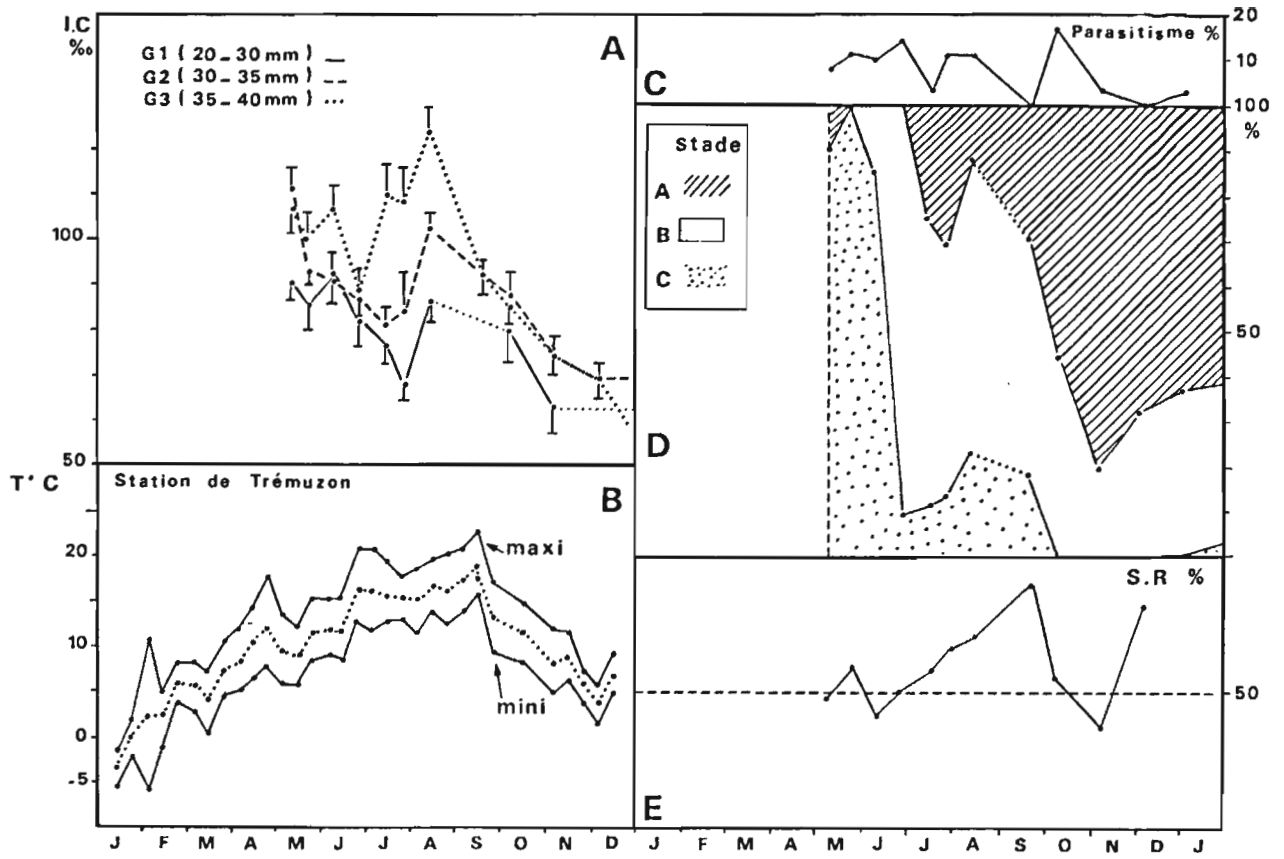


Figure 5. — Baie de Saint-Brieuc.

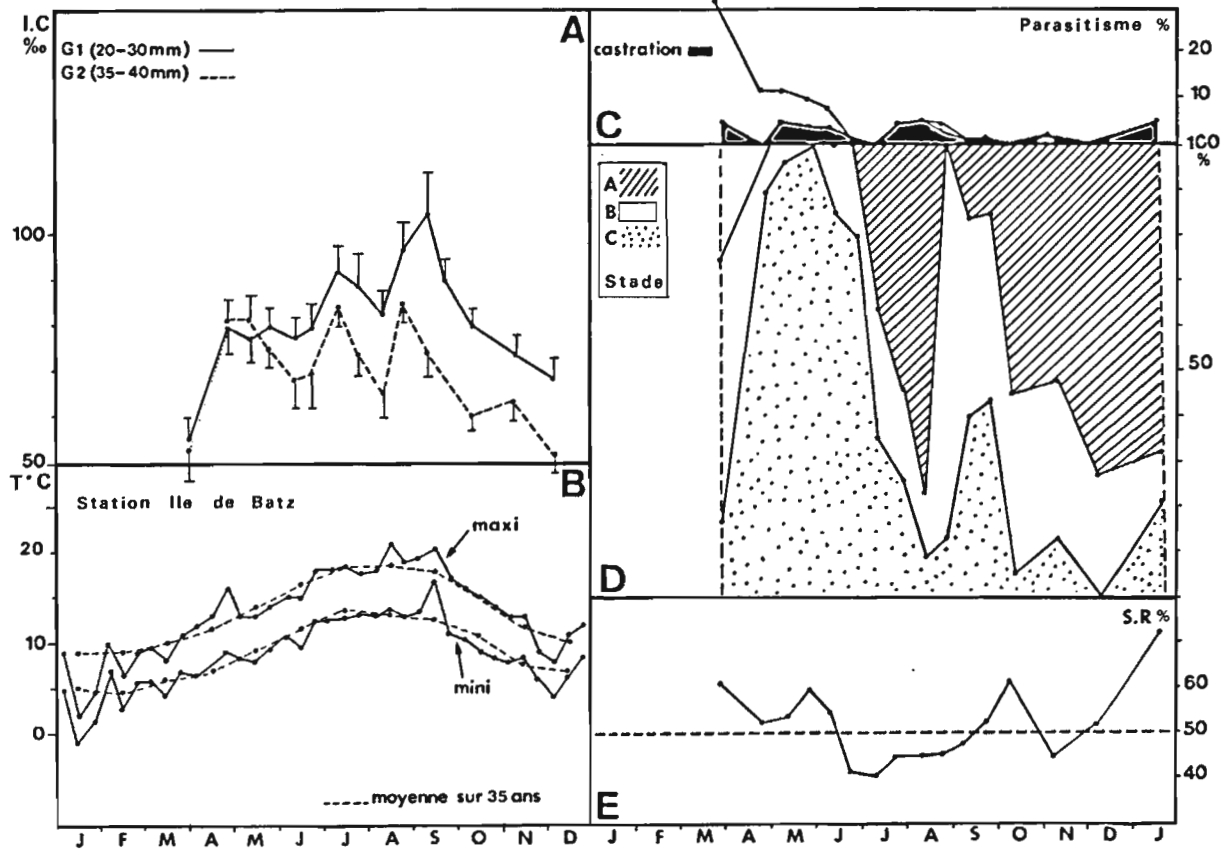
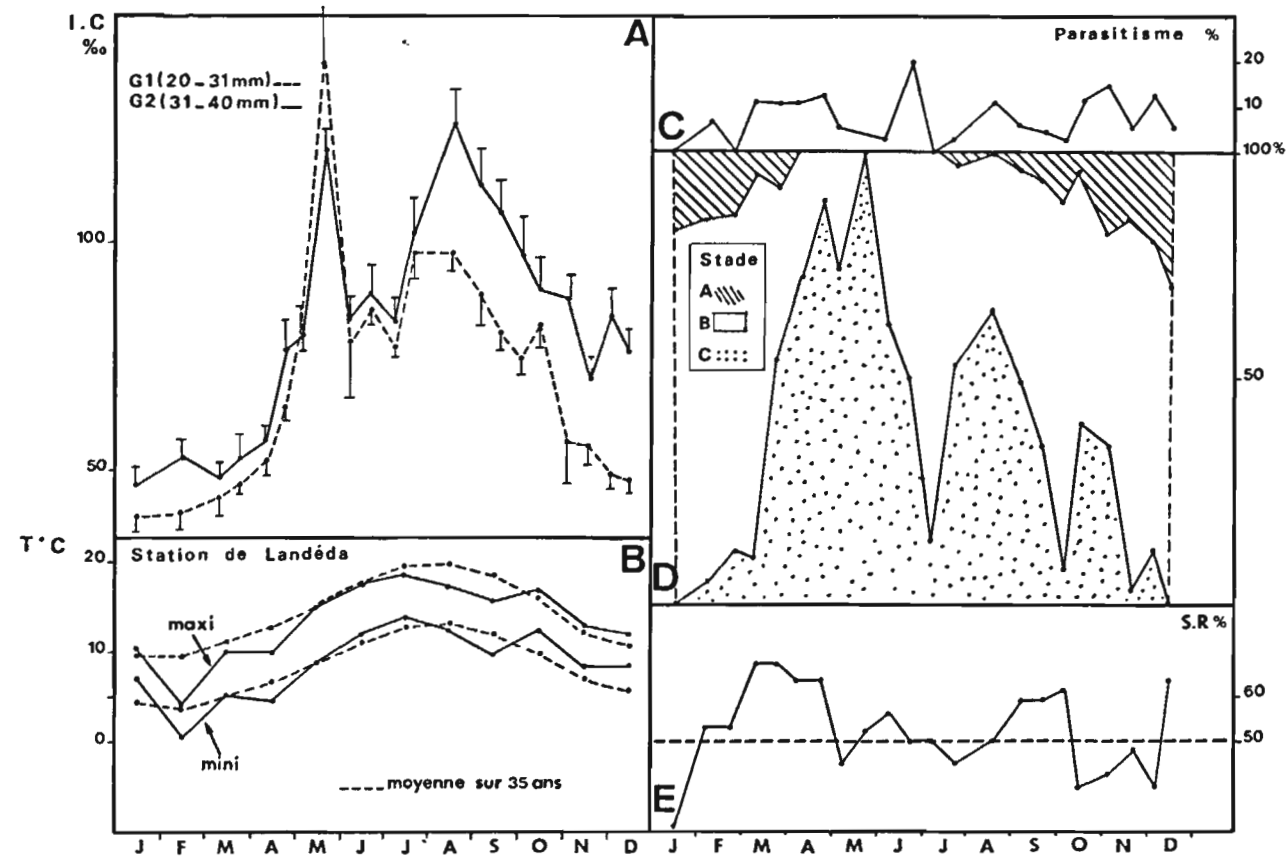


Figure 6. — Saint-Pol-de-Léon, baie de Morlaix.

St POL 1987



BROUENNOU 1986

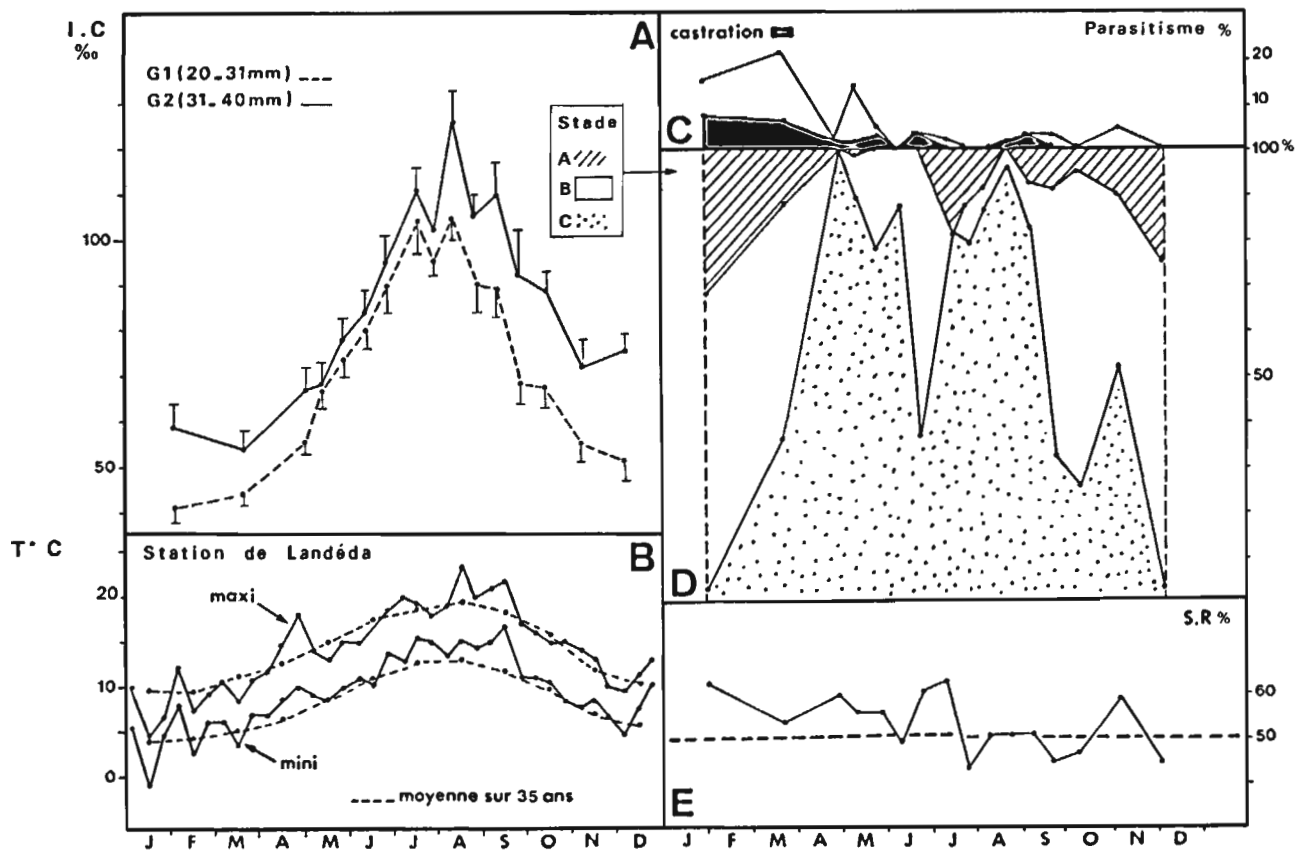


Figure 7. — Anse de Brouennou en 1986 et 1987.

BROUENNOU 1987

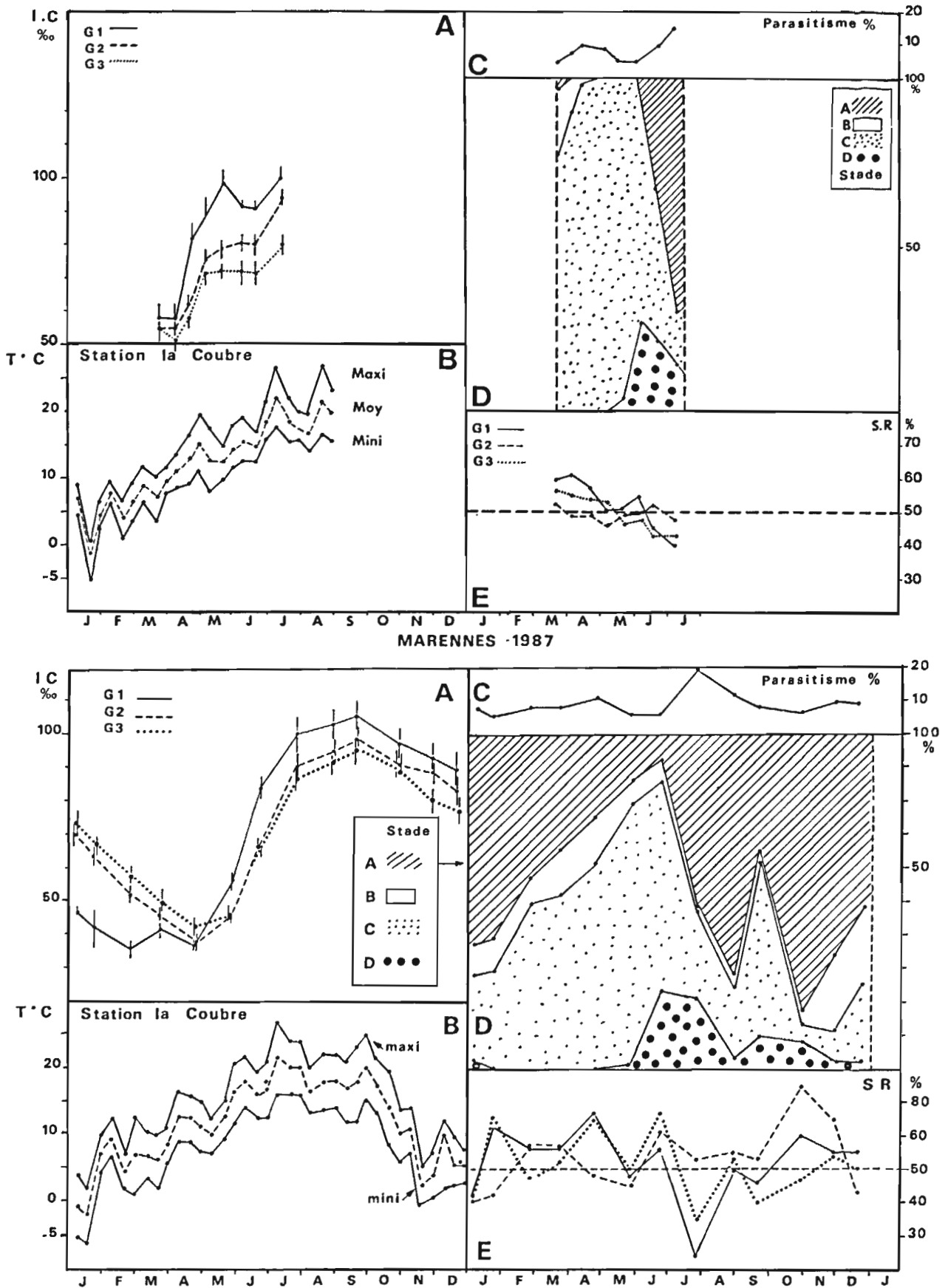


Figure 8. — Bassin de Marennes-Oléron de 1985 et 1987. MARENNES 1985

Les quatre phases de pontes ainsi identifiées ont été confirmées, durant toute cette période, par le recrutement de cohortes successives de juvéniles de 1 à 3 mm de longueur.

Sur le site de Brouennou en 1987 (fig. 7 b), l'échelle de maturité montre une prépondérance de stades C (90% à la fin avril) à la suite d'une élévation de température de plus de 10°C. Par contre, les indices de condition restent inférieurs à 70 et la ponte éventuelle ne serait certainement que très partielle, ce qui se confirme par l'absence de recrutement. Une ponte estivale est déclenchée à la mi-juillet, lorsque la température dépasse 15°C. Les indices de condition atteignent des valeurs légèrement supérieures à 100 et 120 respectivement pour les groupes G1 et G2; cette période de ponte se poursuit jusqu'à la mi-septembre,

comme le montre l'évolution simultanée de l'indice de condition et des stades de maturité. Enfin, les fluctuations automnales du stade C laissent supposer une nouvelle période de ponte en octobre-novembre, plus intense pour le groupe G2, dont l'indice est supérieur à 70.

En 1987, les résultats obtenus à Brouennou et Saint-Pol font donc apparaître, selon les sites, une modulation dans les processus de reproduction alors que l'évolution de la température y est similaire.

Pour la population du bassin de Marennes-Oléron (fig. 8 b) trois groupes d'âge sont considérés et l'évolution globale de leurs stades de maturité apparaît similaire. A la suite de la brusque élévation de température du début avril, les indices de condition atteignent respectivement 100, 80 et 70 pour les groupes

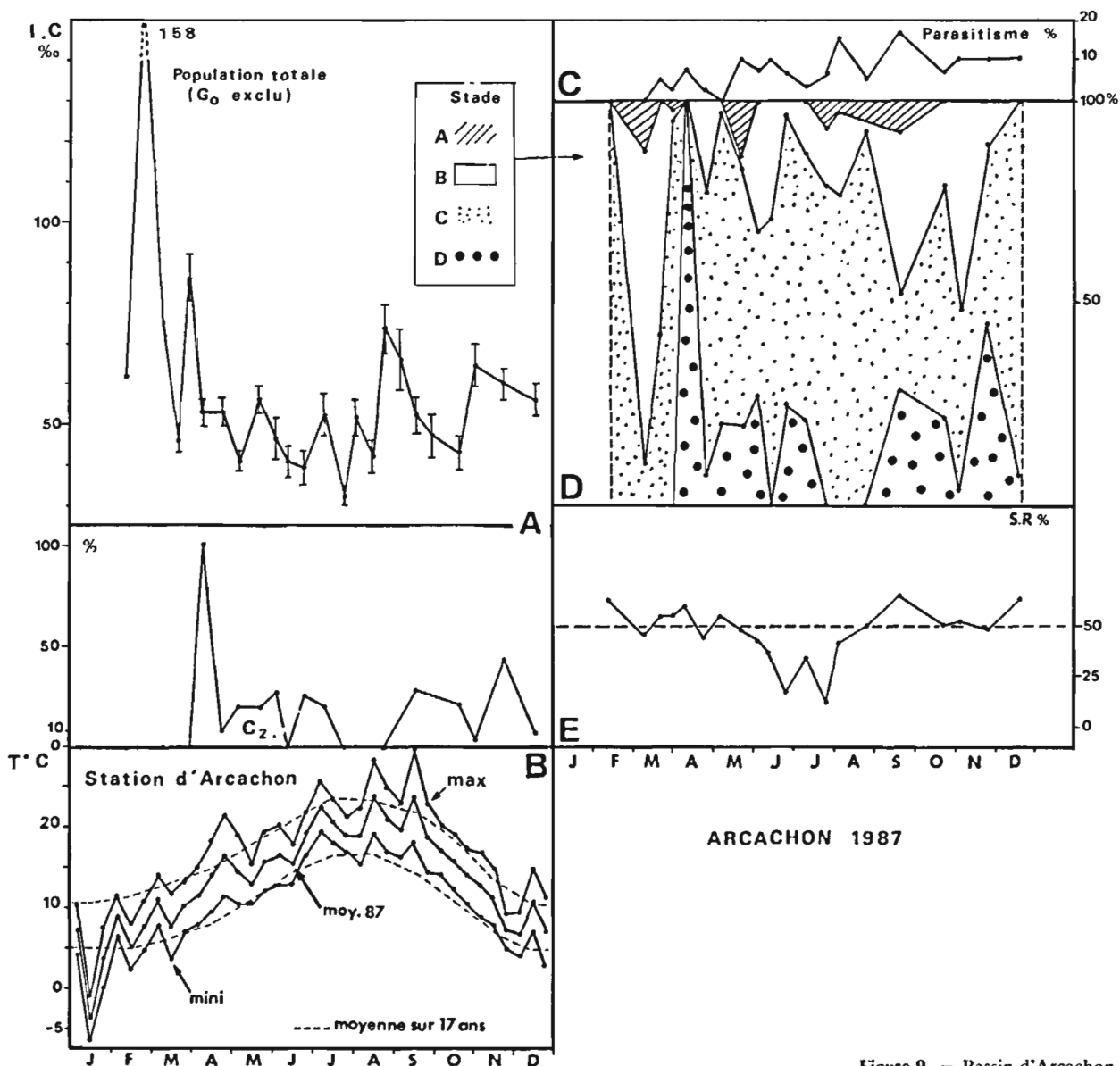


Figure 9.- Bassin d'Arcachon.

G1, G2 et G3 à la mi-mai. Dès le début de juin, le pourcentage des stades C diminue rapidement jusqu'à la mi-juillet. La ponte printanière doit donc débiter entre la fin mai et début juin, et s'étendre jusqu'à la fin juin.

La population du bassin d'Arcachon (fig. 9) est constituée presque exclusivement d'individus du groupe G1. L'évolution de l'indice de condition montre des accroissements extrêmement rapides. Une première ponte très précoce se serait produite entre le 25 février ($I_c = 158$) et le 20 mars ($I_c = 48$), ce que traduit également la disparition presque totale du stade C. Les fluctuations ultérieures de l'indice de condition et des stades de maturité montrent une succession de pontes durant le reste de l'année.

La ponte printanière, à la mi-avril, coïncide bien avec l'augmentation de température qui passe de 10 à 16 °C au cours de ce mois. La dernière ponte a lieu à la mi-octobre avec un indice de condition égal à 70. Cette population est donc caractérisée en 1987 par une ponte massive très précoce et par une suite de pontes partielles sans qu'il y ait de repos sexuel.

Il faut souligner un taux de parasitisme élevé dans les populations étudiées, notamment, au niveau des gonades, par des Trématodes (genres *Labratrema* et *Bucephalus*). Ce taux est variable selon les sites et les saisons (figures C des planches). Il peut atteindre 20-30% sur les sites bretons, 15 à 20% sur les autres sites. Ce parasitisme entraîne une fragilité voire une castration des individus, mâles ou femelles, mais son incidence sur la mortalité du stock resterait faible (Deltreil et His, 1970) et son impact sur la fécondité ne pourrait justifier les variations observées au niveau des pontes (Fernandez *et al.*, sous presse).

D'autre part, en baie d'Orne, le crabe commensal *Pinnotheres pisum* est fréquemment observé dans l'espace intervalvaire.

Le tableau 2 résume les modalités de la ponte chez les populations étudiées en 1987. Les pontes sont identifiées en fonction de leur date d'apparition au cours de l'année, de mars à fin-novembre; leur intensité est évaluée de façon quelque peu arbitraire, en tenant compte de l'amplitude de fluctuation de l'indice de condition et simultanément de la variation en pourcentage des stades C. Ces pontes sont donc partielle, moyenne ou massive, tandis qu'est indiquée la valeur absolue atteinte par l'indice de condition, avant le déclenchement de la ponte.

Selon les sites, peuvent donc intervenir :

– Une *ponte précoce* en février-mars en Arcachon et en baie de Somme. Elle concerne en majorité les individus les plus âgés et fait suite à l'augmentation rapide de la température.

– Une *ponte printanière*, qui peut être massive, si l'augmentation de température a été brutale et continue sur au moins six semaines, et si l'indice de condition dépasse la valeur seuil de 100. Elle n'est que partielle, comme sur les deux sites bretons de Saint-Pol-de-Léon et Brouennou, lorsque l'indice de condition ne dépasse pas la valeur de 80; c'est aussi le cas d'Arcachon. Les différentes classes d'âge participent en général à cette ponte.

– Une *ponte estivale*, avec des températures de l'ordre de 18 à 20 °C selon les sites; elle est d'autant plus intense que les pontes printanières ont été faibles ou moyennes (à Brouennou par exemple), et inversement (baie de Saint-Brieuc, baie des Veys). Dans le

Tableau 2. – Modalités de ponte dans les principaux sites étudiés. Les pontes sont, selon leur ampleur, classifiées en trois catégories (massive, moyenne, partielle), illustrées par trois tailles de cercle. Le nombre représente la valeur maximale de l'indice de condition au moment de la ponte.

Spawning modalities in the primary study areas. According to extent, spawning was defined as large, medium and partial, and is illustrated by three circle sizes. The number represents the value of the reproductive activity index just before spawning.

SITES et GROUPEs	ARCACHON		MARENNES (1985)		BROUENNOU		S ^t POL		ORNE		SOMME	
	G1	G2	G1	G2	G1	G2	G1	G2	G1	G2	G1	G2
PERIODE de PONTE												
PONTE PRECOCE MARS - AVRIL	○ 160											○ 115
PONTE PRINTANIERE MAI - JUIN	○ 90 ○ 50				○ 70		○ ○ 80		○ 140		○ ○ 120 100	
PONTE ESTIVALE JUILLET - AOUT	○ 50		○ 100		○ 110		○ ○ 95 85		○ 120		○ ○ 130 100	
PONTE (s) TARDIVE (s) FIN SEPTEMBRE - OCTOBRE FIN OCTOBRE - NOVEMBRE DECEMBRE	○ 70 ○ 60		○ 100		○ 65		○ ○ 100 85 ○ ○ 75 65		○ 110		○ 70 ○ 70	

second cas, un temps minimal de restauration est nécessaire. A Arcachon, cette ponte estivale n'est pas prononcée, puisqu'il y a succession de pontes sans réelle possibilité de restauration de la gonade.

— Une *ponte tardive automnale*, parfois multiple, mais toujours peu intense et certainement conditionnée par les pontes précédentes. Cette activité d'automne est loin d'être négligeable sur les sites bretons.

DISCUSSION-CONCLUSION

Les modalités de ponte apparaissent donc très variées sur l'ensemble des sites, mais il est cependant possible, grâce à des scénarios types, de généraliser quelques faits marquants.

D'une manière générale, les fluctuations de l'indice de condition sont synchrones pour les différents groupes d'âge. La valeur plus élevée de l'écart-type, en période de ponte, révèle une hétérogénéité des individus à l'intérieur d'une même classe, ce qui traduit l'étalement du phénomène.

Les résultats mettent clairement en évidence, que moins il y a de pontes, plus elles sont marquées; c'est le cas de Brouennou, ou de la baie de Somme pour G1. Lorsqu'il y a plusieurs pontes comme à Arachon, elles sont difficiles à déceler.

L'intensité d'une ponte est en général inversement liée à celle de la ponte précédente. Ainsi l'intensité de la ponte d'automne est inversement liée à celle de la ponte estivale comme cela a été observé sur les sites bretons dans cette étude et en baie de Somme en 1985 (Desprez *et al.*, 1987a). De la même façon, les activités de ponte précoce ou printanière sont certainement fonction d'un repos sexuel au cours de l'automne et de l'hiver précédent. C'est ce que démontre le suivi des activités de ponte sur deux années consécutives à Brouennou (*fig. 7a et b*). En 1986, après une bonne ponte printanière, la ponte estivale est moins marquée, le pourcentage de stades C ne dépasse pas 60 %, contre 80 % au printemps. Ceci peut être mis en relation avec les températures déficitaires du mois d'août, qui tombent à 12,5°C à la mi-septembre, avant de remonter à 14°C à la mi-octobre. Il en résulte une série de pontes tardives depuis la fin septembre jusqu'à décembre. Cette activité tardive ne permet pas le temps de repos gonadique nécessaire, aussi les indices de condition restent-ils très bas au printemps de 1987 (60 au début mai contre 80 à la même date en 1986).

Le rôle inhibiteur des basses températures peut être analysé sur le site de Marennes durant l'année 1985 (*fig. 8a*). Les températures du mois d'avril s'élèvent de façon tout à fait normale, jusqu'à 13°C, puis elles tombent à 10°C au milieu du mois de mai. Ceci est suffisant pour retarder l'accroissement des indices de condition qui ne sont que de l'ordre de 40 au début mai. Il faut alors attendre la fin juin-début juillet

pour voir apparaître les premières pontes qui sont donc essentiellement estivales.

Il semble donc que la reprise d'activité sexuelle et plus particulièrement la maturation des produits génitaux se traduisent par l'augmentation rapide de l'indice de condition liée à celle de la température. Si la valeur seuil de 80 est atteinte, la ponte printanière a bien lieu; si l'activité de ponte se poursuit jusqu'à l'hiver, l'indice de condition reste inférieur à 50 au début du printemps suivant, et le réchauffement printanier se révèle alors insuffisant pour faire remonter l'indice à une valeur qui permette la ponte.

L'ensemble des résultats obtenus sur les différents sites suggère ainsi que les phénomènes liés à la reproduction sont induits par des modifications de l'environnement physique, parmi lesquelles les accroissements printaniers de température de l'air peuvent constituer un premier facteur explicatif.

Par ailleurs, quelle que soit la variabilité des facteurs édaphiques, ils ne semblent pas avoir d'influence directe sur les modalités de la ponte. L'espèce est en effet relativement tolérante vis-à-vis des facteurs édaphiques et de la salinité (*tableau 1*).

Il semble donc que les facteurs autres qu'édaphiques jouent un rôle déterminant dans les modalités de la reproduction. Différentes corrélations peuvent être mise en évidence entre l'indice de condition et la température. Ainsi, en baie de Somme, une corrélation apparaît entre l'indice de condition du groupe G1 et la moyenne décadaire des minimales ($r=0,98$) et des maximales ($r=0,96$) des températures de l'air. Dans le bassin de Marennes (Sauriau et Wolowicz, *comm. pers.*) une relation multilinéaire a été mise en évidence entre l'indice de condition des G2, la température de l'eau et la teneur en seston ($r=0,98$ dont 0,75 pour la température).

Les moyennes décadaires des températures de l'air se révèlent un outil pratique pour une telle espèce intertidale, tandis que les températures de l'eau surnageante ou interstitielle obtenues lors des sorties sur le terrain ne peuvent qu'apporter des données beaucoup trop ponctuelles.

L'année 1987, sur le plan de l'évolution des températures printanières, montre une anomalie négative que l'on retrouve sur l'ensemble des sites, entre le 20 avril et le 20 mai, et qui sera d'autant plus marquée, que le site est méridional (Arcachon et Marennes); elle est atténuée en baie de Somme.

Le long du gradient géographique considéré, le synchronisme des cycles thermiques constitue la première particularité. L'amplitude de ce cycle illustre un cline latitudinal qui ne se traduit pas dans les phénomènes de reproduction. Ces derniers sont plus liés aux fluctuations thermiques qu'à une valeur absolue de température.

Parmi les mollusques littoraux à large répartition géographique, les modalités de la reproduction de *C. edule* sont similaires à celles du type

« *Crassostrea* » défini par Lubet et Mann (1987) par opposition au type « *Mytilus* » (Lubet, 1981).

Au sein de l'aire de répartition géographique de *C. edule*, le littoral français étudié est en situation moyenne. Au nord de son aire de répartition (de la Cornouaille anglaise à la Norvège), les modalités de la reproduction de *C. edule* se caractérisent par une phase nette de maturation printanière suivie d'une phase de ponte, qui se déroule de mai-juin à juillet-septembre. Cette phase de ponte est centrée sur l'été dans les régions les plus nordiques. A cette ponte succède une longue phase de repos sexuel depuis août-octobre à janvier-février. Ceci ressort des travaux en Norvège de Rygg (1970), en Irlande du Nord de Seed et Brown (1977), sur les côtes du Kent de Kingston (1974), sur celles de l'Essex de Boyden (1971), au pays de Galles de Hancock et Franklin (1972), en Cornouailles de Newell et Bayne (1980). Les données plus anciennes d'Orton (1926), aux abords de Plymouth sont plus proches de celles des sites français, avec une ponte très étalée de mars-avril, jusqu'en octobre, parfois plus tard.

Des auteurs comme Cahour (1968) en rade de Brest et Gimazane (1971) en baie des Veys notent des stades de repos sexuel d'octobre à mars, c'est-à-dire beaucoup plus étendus que ne l'a montré l'année 1987.

Certains auteurs (Gimazane et Lubet, 1972; Lubet, 1981) suggèrent chez cette espèce, un lien entre la reprise d'activité printanière et des conditions de la température de l'automne précédent, via une « horloge interne neuro-endocrinienne ». On pourrait ajouter cependant, que des perturbations extrinsèques pourraient « dérégler » ce mécanisme interne. Cette notion de repos gonadique automnal et hivernal prend ici toute sa valeur, mais ne peut être réellement quantifiée que grâce à des suivis pluriannuels sur le même site (suivi triennal par exemple).

L'indice de condition se révèle un bon indicateur de l'état physiologique indispensable pour que l'accroissement de température printanier puisse stimuler la ponte. Durant le repos sexuel, cet indice reste inférieur à 50. La notion de valeur seuil pour cet indice apparaît comme un facteur limitant bien réel au moins pour la première ponte.

Les chutes plus ou moins brutales de l'indice de condition ne sont qu'une présomption de ponte. Cet indicateur de l'état physiologique peut en effet subir des fluctuations liées aux conditions environnementales telles que la nourriture disponible, la pollution. Les diminutions de l'indice doivent donc être interprétées simultanément avec l'échelle de maturité. Seules les chutes brutales et concomitantes de l'indice de condition et des stades C traduisent des pontes massives.

L'émission de gamètes, présentée le plus souvent dans la littérature comme un phénomène de caractère massif au cours de la ponte printanière en mai-juin (Creek, 1960; Yankson, 1986), s'observe d'autant plus nettement que la reproduction est limitée dans le temps et la valeur maximale de l'indice rapidement atteinte (Marennes, baie de Somme). Ce phénomène revêt un caractère moins intense avec émission fractionnée et partielle, lorsque la reproduction est étalée dans le temps (Bretagne et Arcachon). Ces conclusions s'appuient sur l'observation de processus de restauration partielle de la gonade (coupes histologiques et frottis), et sont confirmées par la récolte de post-larves ou de juvéniles recrutés en séquences successives à diverses périodes. Seul l'examen ultérieur des recrutements, objectif de la seconde phase de cette étude, permettra d'analyser si ce sont les pontes partielles ou les pontes massives qui déterminent les meilleures conditions du recrutement et de son maintien.

Remerciement

Cette étude est réalisée dans le cadre du « Programme Coque » du « Programme National sur le Déterminisme du Recrutement » cofinancé par le CNRS et l'IFREMER. Les auteurs tiennent à exprimer leur reconnaissance à Anne Cheviet, Christian Tartu, Jean-René Savini, qui ont participé au lourd travail de terrain et au dépouillement des données au Laboratoire, ainsi qu'à Michel Rougerie pour l'échantillonnage en baie de Saint-Brieuc.

RÉFÉRENCES

- Bodoy A., H. Massé, 1978. Quelques paramètres permettant de suivre la production organique d'un mollusque bivalve au cours d'un cycle saisonnier. *CNEXO, Actes Colloq.*, 7, 753-766.
- Bodoy A., J. Prou, J.-P. Berthomé, 1986. Étude comparative de différents indices de condition chez l'Huitre creuse (*Crassostrea gigas*). *Haliotis*, 15, 173-182.
- Brown R., R. J. O'Connor, 1974. Some observations on the relationships between oystercatchers *Haematopus ostralegus* L. and cockles *Cardium edule* L. in Stangford Lough. *Ir. Nat. J.*, 18, 73-80.
- Boyden C. R., 1971. A comparative study of the reproductive cycles of the cockles *Cerastoderma edule* et *C. glaucum*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 51, 605-622.
- Cahour A., 1968. Cycle de reproduction et sexualité de huit espèces de Bivalves. *D.E.S.*, Univ. Brest, 33 p.

- Creek G. A., 1960. The development of the lammellibranch *Cardium edule* L. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **135**, 243-260.
- Deltreil J.-P., H. His, 1970. Sur la présence d'un Cercaire de Trématode chez *Cardium edule* L. dans le bassin d'Arcachon. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **34**, 225-230.
- Desprez M., J.-P. Ducrottoy, B. Elkaïm, R. Lafite, M. Lemoine, F. Sueur, 1987 a. Crise de la production de Coques (*Cerastoderma edule*) en baie de Somme : Analyse de la reproduction et relations avec l'environnement. *Haliotis*, **16**, 327-351.
- Desprez M., J.-P. Ducrottoy, B. Elkaïm, 1987 b. Crise de la production des Coques (*Cerastoderma edule*) en baie de Somme. I. Synthèse des connaissances biologiques. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **49**, 215-230.
- Fernandez Castro N., J. Guillou, M. Le Penec, J. J. Cardenas Lopez. Le cycle sexuel de *Cerastoderma edule* (Bivalve Cardiidae) à Brouennou (Finistère). *Haliotis*, **18** (sous presse).
- Gallois D., 1973. Étude de deux Veneridae de l'étang de Thau. *Thèse dr. 3^e cycle*, Univ. Montpellier, 121 p.
- Gimazane J. P., 1971. Introduction à l'étude expérimentale du cycle sexuel d'un Mollusque Bivalve *Cardium edule* L. *Thèse dr. 3^e cycle*, Univ. Caen, 112 p.
- Gimazane J. P., P. Lubet, 1972. Étude expérimentale de l'action de la nutrition, de la température et de la lumière sur le cycle sexuel de *Cardium edule* L. (Mollusque Bivalve). *Bull. Soc. Linn. Normandie*, **103**, 137-146.
- Gros Ph., M. Blanchard, P. Chardy, P. Gentien, D. Hamon, Y. Monbet, 1988. *Eutrophisation et phénomènes d'origine benthique*. Rapp. IFREMER/DERO-88.20-EL, 97 p.
- Hancock D. A., A. Franklin, 1972. Seasonal changes in the condition of the edible cockle (*Cardium edule* L.). *J. appl. Ecol.*, **9**, 567-579.
- Hylleberg J., V. Brock, F. Jorgensen, 1978. Production of sublittoral cockles *Cardium edule* L. with emphasis on predation by flounders and sea stars. *Natura Jutlandica*, **20**, 183-191.
- Kingston P. F., 1974. Studies of the reproductive cycles of *Cardium edule* and *C. glaucum*. *Mar. Biol.*, **28**, 317-323.
- Laurec A., J.-C. Le Guen, 1981. *Dynamique des populations marines exploitées. I: Concepts et Modèles*. Publ. CNEXO, Rapp. Scient. Techn., **45**, 118 p.
- Lubet P., 1981. Action de la température sur le cycle de reproduction des Lamellibranches. *Bull. Soc. Zool. France.*, **106**, 288-292.
- Lubet P., R. Mann, 1987. Les différentes modalités de la reproduction chez les mollusques bivalves. *Haliotis*, **16**, 173-180.
- Lucas A., 1965. Recherches sur la sexualité des Mollusques Bivalves. *Bull. Biol. France et Belgique*, **99**, 115-247.
- Lucas A., P. G. Beninger, 1985. The use of physiological condition indices in marine bivalve aquaculture. *Aquaculture*, **44**, 187-200.
- Newell R. I. E., B. L. Bayne., 1980. Seasonal changes in the physiology, reproductive condition and carbohydrate content of the cockle *Cardium* (= *Cerastoderma*) *edule* (Bivalvia : Cardiidae). *Mar. Biol.*, **56**, 11-19.
- Orton J. H., 1926. On the rate of growth of *Cardium edule*. Part I : Experimental observations. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, **14**, 239-279.
- Rygg B., 1970. Studies on *Cerastoderma edule* L. and *Cerastoderma glaucum* (Poirct). *Sarsia*, **43**, 65-80.
- Sanchez-Salazar M. E., C. L. Griffiths, R. Seed, 1987. The effect of size and temperature on the predation of cockles *Cerastoderma edule* (L.) by the shore crab *Carcinus maenas* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **111**, 181-193.
- Seed R., R. A. Brown, 1977. A comparison of the reproductive cycles of *Modiolus modiolus* (L.), *Cerastoderma edule* (L.) and *Mytilus edulis* (L.) in Strangford Lough, Northern Ireland. *Oecologia*, **30**, 173-188.
- Trevallion A., 1971. Studies on *Tellina tenuis* da Costa. 3. Aspects of general biology and energy flow. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **7**, 95-122.
- Walne P. R., R. Mann., 1975. *Growth and biochemical composition in Ostrea edulis and Crassostrea gigas*. Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp., H. Barnes ed., Aberdeen Univ. Press, 587-607.
- Yankson J., 1986. Reproductive cycles of *Cerastoderma glaucum* (Bruguière) and *C. edule* L. with special reference to the effects of the 1981-1982 severe winter. *J. Moll. Stud.*, **52**, 6-14.