

# Déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus* (L.) en baie de Saint-Brieuc : processus régulateurs de l'abondance, de la survie et de la croissance des post-larves et juvéniles

| Gérard Thouzeau

Laboratoire d'Océanographie biologique, Université de Bretagne occidentale,  
6 avenue Le Gorgeu, 29287 Brest Cedex, France.

Adresse actuelle : Atlantic Fisheries Service, Scotia Fundy Region,  
Biological Sciences Branch, PO Box 550, Halifax B3J 2S7, Canada.

Reçu le 9 octobre 1990; accepté le 15 janvier 1991.

---

Determination of *Pecten maximus* (L.) pre-recruitment in the Bay of Saint-Brieuc: processes regulating the abundance, survival and growth of post-larvae and juveniles.

Thouzeau G. *Aquat. Living Resour.*, 1991, 4, 77-99.

## Abstract

The determination of *Pecten maximus* (L.) pre-recruitment in the bay of Saint-Brieuc was studied by spat collection and by benthic sampling of juvenile king scallops and epifaunal and superficial infaunal macrozoobenthos. The sampling techniques allow the estimation of pre-recruit abundance and year-class strength as early as four months after settlement. Year-class strength is determined by adult fecundity, hydrodynamics (currents, near-bottom water turbulence), sediment type (amount of mud, substrates available for settlement), winter bottom-water temperature, biotic interactions (competition, predation), and age 0 growth-regulating factors (juvenile survival during the first winter depends on size). A strong spatio-temporal variability, both intra- and interannual, of factors regulating the abundance of pre-recruitment, was recorded during the 3-year survey.

**Keywords :** *Pecten maximus*, post-larvae, juveniles, pre-recruitment determinism.

## Résumé

L'étude du déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus* (L.) en baie de Saint-Brieuc a été réalisée par captage de post-larves sur des collecteurs artificiels, et par échantillonnage benthique des juvéniles de coquille Saint-Jacques et de la macrofaune épigée et endogée superficielle. Les techniques mises en œuvres fournissent des estimations fiables de l'abondance des pré-recrues et de la force d'une classe d'âge, dès les quatre premiers mois de vie benthique. L'abondance d'une classe d'âge pré-recrutée est déterminée par la fécondité des adultes, l'hydrodynamisme (courants; turbulence à l'interface eau-sédiment), la nature sédimentaire des fonds (degré d'envasement; substrats disponibles), la température hivernale des eaux, l'intensité des interactions biotiques (compétition; prédation), et par les facteurs régulant la croissance du groupe d'âge 0 (la survie lors du 1<sup>er</sup> hiver est fonction de la taille des juvéniles). Les trois années d'étude montrent l'existence d'une forte variabilité spatio-temporelle intra- et interannuelle des mécanismes régulant l'abondance du pré-recrutement de *Pecten maximus*.

**Mots-clés :** *Pecten maximus*, post-larves, juvéniles, déterminisme du pré-recrutement.

## INTRODUCTION

Le recrutement des Pectinidés présente une forte variabilité interannuelle (Dickie, 1955; Olsen, 1955; Baird, 1966; Serchuk *et al.*, 1979; Naidu et Smith, 1982; Sinclair *et al.*, 1985; Wolf, 1987; Young *et al.*, 1990), que n'expliquent pas les modèles analytiques traditionnels (modèles de rendement par recrue; modèles autorégénérants liant stock et recrutement) appliqués en dynamique des populations exploitées. L'absence de relation apparente entre la taille du stock de géniteurs et l'abondance du recrutement (Boucher, 1985; Mohn *et al.*, 1988; Boucher et Dao, 1990; Fifas *et al.*, 1990; Young *et al.*, 1990) suggère que la régulation procède surtout des facteurs de l'environnement (non pris en compte dans ces modèles). L'introduction de variables externes dans les équations empiriques liant stock et recrutement a principalement montré l'influence du facteur thermique sur la gamétogenèse, les pontes et les phases larvaires, de plusieurs espèces de Bivalves (Dickie, 1955; Menesguen et Dreves, 1987; Fifas *et al.*, 1990). Les résultats de ces études ont conduit ces auteurs à qualifier les stades qui précèdent la phase benthique comme stades ou périodes critiques dans le cycle ontogénique. Le devenir des pré-recrues, après le passage à la vie benthique, n'est généralement pas considéré dans ces modèles, ou est seulement limité à une estimation de la mortalité par pêche (Fifas *et al.*, 1990). L'impact des mécanismes régulant la survie des pré-recrues (entre la métamorphose et l'acquisition de la taille commerciale), sur les fluctuations de recrutement, n'est donc pas quantifié.

L'étude du déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus* (L.) en baie de Saint-Brieuc s'inscrit dans le cadre du Programme National sur le Déterminisme du Recrutement (PNDR), engagé par IFREMER depuis 1985. En ce qui concerne la coquille Saint-Jacques, la motivation de l'étude est la chute de la production du stock en baie de Saint-Brieuc, qui est passée de 10 000-12 000 tonnes dans les années 1970 (premier gisement producteur des côtes françaises avec 40 à 45 % des tonnages débarqués), à 3 000-4 000 tonnes entre 1980 et 1985. Les débarquements des 4 dernières années (2 800 t en 1986; 2 020 t en 1987; 2 600 t en 1988 et 1 200 t en 1989) sont les plus faibles enregistrés depuis 25 ans. La surexploitation du stock a conduit à une pêche concentrée sur deux groupes d'âge (groupes 2 et 3), avec 80 % des recrues capturées, en moyenne. Le gisement est typique d'un stade 3 selon Laurec et Le Guen (1981), le recrutement formant à lui seul près de 50 % des captures en nombre. Les fluctuations inter-annuelles d'abondance sont donc prépondérantes dans la gestion du stock exploité.

La détermination des facteurs et mécanismes régulant l'abondance des recrues suppose d'identifier les facteurs biotiques et abiotiques influant sur le déroulement des différentes phases du cycle ontogénique de

*Pecten maximus*. L'objectif final est une planification à plus long terme de la gestion du stock (2 ans au lieu de 6 mois). Cela nécessite la prévision de l'abondance du recrutement d'une année donnée, connaissant l'abondance du pré-recrutement correspondant, deux ans avant.

Le présent article constitue la synthèse des résultats obtenus sur le déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus*. L'impact respectif des principaux facteurs déterminant la variabilité spatio-temporelle intra- et interannuelle de l'abondance, de la survie, et de la croissance des pré-recrues (post-larves et juvéniles), y est discuté. Le potentiel des techniques d'échantillonnage mises en œuvre, quant à l'estimation d'indices de pré-recrutement, y est également évalué ainsi que les acquis résultant de cette étude en matière de gestion de la pêche et d'aquaculture extensive.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Techniques d'échantillonnage

La phase pré-recrutée du cycle ontogénique de *Pecten maximus* débute à la métamorphose et s'achève à l'obtention de la taille commerciale (102 mm de longueur totale). Elle comprend un stade post-larvaire (hauteur  $\leq 10$  mm) et deux stades juvéniles (juvéniles I fixés,  $10 \text{ mm} < \text{hauteur} \leq 30 \text{ mm}$ ; juvéniles II libres,  $30 \text{ mm} < \text{hauteur} \leq 70 \text{ mm}$ ), avant la première maturation sexuelle (Huelvan, 1985). L'étude du stade post-larvaire a été réalisée par captage de naissain sur des collecteurs artificiels. L'échantillonnage des juvéniles a nécessité l'adaptation de la technique « A.QUA.R.E.V.E. » (Application QUAntitative d'un Rabot Epibenthique avec contrôle Vidéo de l'Echantillonnage) mise au point par Thouzeau et Hily (1986) pour l'analyse quantitative de la macrofaune épibenthique des fonds meubles de la baie de Saint-Brieuc.

### Captage expérimental des post-larves

Un suivi expérimental du captage des post-larves de l'ensemble de la macrofaune benthique a été entrepris en 1985, et partiellement reconduit en 1986. Le collecteur (unité de base), inspiré du principe japonais, est expérimenté depuis 1973 par l'IFREMER (Buestel *et al.*, 1977). Il comporte un sac à petites mailles ( $1,7 \times 2 \text{ mm}$ ) contenant une nappe de filet Netlon à maille de 5 mm, qui sert de support à la fixation des post-larves. Le maillage utilisé permet d'éviter l'échappement des post-larves à partir d'une taille de l'ordre de 2 mm. Le dispositif expérimental utilisé en 1985 (fig. 1) comprenait 4 lignes de 4 collecteurs, par filière (le dispositif a été simplifié et réduit à une ligne de 4 collecteurs par filière, en 1986). La distance séparant les collecteurs du fond était de 0,7 m

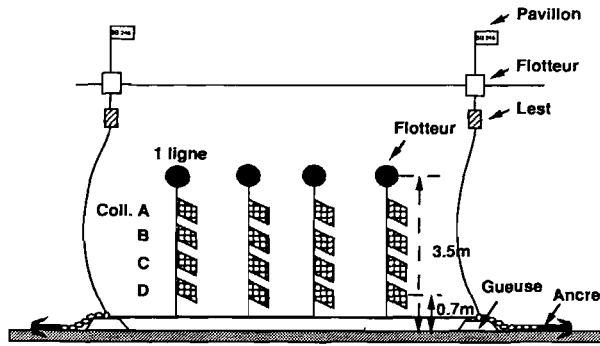


Figure 1. — Filière de captage de post-larves expérimentée en baie de Saint-Brieuc pendant l'été 1985.

Layout of collector lines placed in the Bay of Saint-Brieuc during summer 1985.

(collecteur D), 1,4 m (coll. C), 2,1 m (coll. B), et 2,8 m (coll. A).

Deux sites (Caffa et Dahouet) ont été expérimentés en 1985 (fig. 2). Une première filière a été immergée à Caffa le 14 juillet (profondeur 15 m), dès la détection de la première ponte de *Pecten maximus*. La récupération des lignes s'est effectuée les 1<sup>er</sup>, 16, 28 août, et 11 septembre, soit une durée d'im-

collecteurs a été immergée aux trois stations le 15 juillet, et relevée le 30 du même mois (avec installation de nouveaux capteurs). Les autres rotations ont eu lieu les 12 et 29 août, 23 septembre, et 08 octobre.

#### Échantillonnage des juvéniles de *Pecten maximus*

Les prélèvements ont été réalisés à l'aide du traineau-drague AQUAREVE II (fig. 3) décrit par Thouzeau et Leahy (1988). L'efficacité du dragage et la longueur des traits (fonction du taux de remplissage de la poche) sont déterminées par observation vidéo (caméra orientée vers l'ouverture de la drague). La distance parcourue sur le fond est mesurée à l'aide d'une roue odométrique (détecteur électronique de proximité fixé sur la roue, et relié à un compteur d'impulsions en surface). La taille des mailles du filet (mailles carrées de 10 mm de côté), et celle des perforations de la grille de la table de tri mécanique (10 mm de diamètre), permettent d'échantillonner les juvéniles dont la hauteur de la coquille est  $\geq 10$  mm.

La période d'échantillonnage couvre 3 années de reproduction, entre novembre 1985 et novembre 1987, avec des campagnes en mars, août, et novembre, pour 1986 et 1987. Un échantillonnage stratifié a été retenu, le stratificateur étant la nature sédimentaire des fonds (Thouzeau et Leahy, 1988). À l'intérieur des strates, un échantillonnage systématique en quinconce

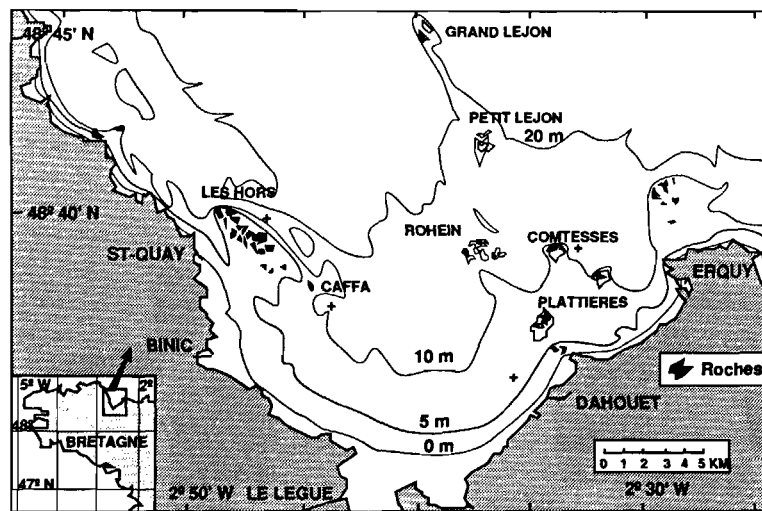


Figure 2. — Baie de Saint-Brieuc; position des stations de captage post-larvaire (+) en 1985 et 1986.

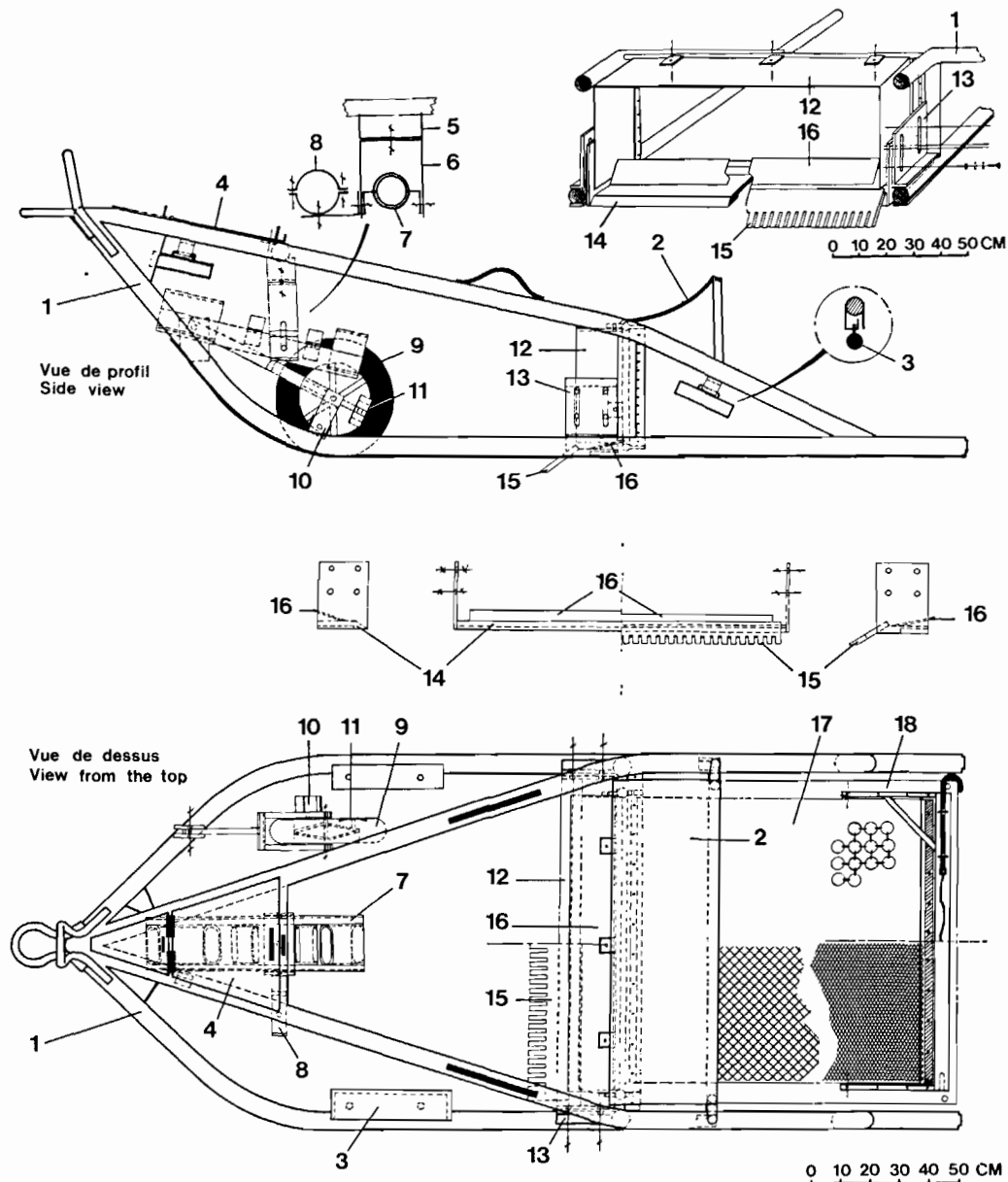
Geographic location of spat collection sites (+) in the Bay of Saint-Brieuc (1985 and 1986).

mersion comprise entre 18 et 59 jours. Une seconde filière a été immergée à Dahouet le 1<sup>er</sup> août (profondeur 7 m) et relevée le 28 août. L'ensemble de la faune capturée a été dénombré de manière à évaluer les interactions biotiques au stade post-larvaire.

Trois sites (Caffa, Les Hors, et Comtesse) ont été échantillonnés en 1986, de manière à détecter une éventuelle variabilité spatio-temporelle de la reproduction, au sein du gisement. Une première série de

maximisant les distances inter-relevés (Scherrer, 1983), a été appliquée. Les premiers résultats concernant la distribution des juvéniles de *Pecten maximus* ont permis d'utiliser la variable étudiée comme nouveau critère de stratification.

La reconduction du plan d'échantillonnage de 1985 en 1986 et 1987, a permis d'estimer la survie et la croissance des juvéniles de *P. maximus* issus des pontes de l'été 1985, au sein des différentes strates.



**Figure 3.** — Plans cotés du traineau-drague épibenthique A.QUA.R.E.V.E. II, utilisé pour échantillonner les juvéniles de *Pecten maximus*. Longueur : 3,18 m; largeur : 1,20 m; hauteur : 1,03 m; poids : 270 kg. (1) tube d'acier creux : diamètre 60 mm, épaisseur 5 mm; (2) déflecteur : épaisseur 5 mm; (3) lest de 25 kg; (4) trappe d'accès au support caméra; (5) étrier fixe; (6) étrier mobile dans le plan horizontal; (7) tube d'acier protégeant la caméra; (8) platine de fixation du phare; (9) roue : périmètre 1,20 m; (10) carter de protection du détecteur; (11) déclencheur (lame d'acier : 10 × 2 cm); (12) capot; (13) rail de fixation de la lame; (14) lame pleine biseautée : épaisseur 30 mm; (15) lame dentée (épaisseur 20 mm; largeur des dents : 20 mm; écartement : 10 mm); (16) déflecteur; (17) filet (1 × 1 × 0,4 m) nylon (mailles carrées de 10 ou 20 mm) ou métallique (anneaux de 40 mm de diamètre); (18) peau en cuir.

Scale drawings of the epibenthic sled-dredge A.QUA.R.E.V.E. II (3.18 m long, 1.20 m width, 1.03 m high, 270 kg weight) used for sampling *Pecten maximus* juveniles. (1) steel hollow pipe: 60 mm diameter, 5 mm thick; (2) 5 mm thick deflector; (3) 25 kg weight; (4) access door to the camera frame; (5) fixed bracket; (6) horizontally mobile bracket; (7) steel tube protecting the camera; (8) light frame; (9) 1.20 m perimeter wheel; (10) sensor housing; (11) 10 × 2 cm steel plate trigger; (12) steel cover; (13) hold-down plate for the blade; (14) 30 mm thick straight edge blade; (15) 20 mm thick toothed blade (20 mm tooth width, 10 mm spacing); (16) deflector; (17) 10/20 mm square-mesh Nylon net or 40 mm diameter steel rings (1 × 1 × 0.4 m); (18) leather for protecting nets.

## Échantillonnage de la macrofaune épigée et endogée superficielle

La plupart des prélèvements ont été réalisés avec le traineau-drague « AQUAREVE I » (poche à mailles carrées de 2 mm de côté) dérivé d'un bâti troïka (Thouzeau et Hily, 1986), du 7 au 12 octobre 1985 (échantillonnage systématique). La taille moyenne des échantillons s'est avérée insuffisante pour estimer correctement la répartition spatiale des grandes espèces épibenthiques à distribution très dispersée. Ces dernières ont été récoltées en mars 1986, lors de l'échantillonnage des juvéniles de *Pecten maximus*.

## Analyse des données

L'analyse des histogrammes de hauteur des post-larves et juvéniles de *Pecten maximus*, a été réalisée selon la méthode des différences logarithmiques (Bhattacharya, 1967) appliquée à une courbe lissée obtenue par moyennes mobiles (Gros et Cochard, 1978). Les paramètres des composantes gaussiennes (moyennes et écart-types) ont été estimés par la méthode d'Hasselblad (1966), à l'aide du programme NORMSEP. Le nombre de courbes de Gauss fourni par la méthode de Bhattacharya s'est avéré compatible avec le nombre de lignées ovocytaires viables reconnues chez les géniteurs, pour les trois années d'étude (Paulet, 1990).

Les densités de juvéniles de *Pecten maximus* ont été cartographiées à partir de fichiers de données « Lotus », à l'aide du programme « Contour » (spline 2D; voir Thouzeau, 1989). La baisse des densités moyennes (au sein de chaque type biosédimentaire) de la classe d'âge 1985, entre novembre 1985 et mars 1987, a servi d'estimateur de la mortalité des juvéniles après deux hivers.

La variabilité spatio-temporelle des distributions de taille des juvéniles de *Pecten maximus* a été testée à l'aide d'analyses de variance à 1 ou 2 facteurs contrôlés (logiciel « Statgraphics »), et du test de l'écart-réduit (comparaison par paires).

La comparaison des taux de croissance des groupes d'âge 0 de *Pecten maximus* en 1985 et 1986 a été réalisée en calculant l'accroissement journalier moyen de la coquille, avant le fort ralentissement hivernal de croissance fixé arbitrairement au 1<sup>er</sup> février (entre décembre et avril selon Buestel et Laurec, 1975; Buestel *et al.*, 1979; Buestel *et al.*, 1987).

Les peuplements macrozoobenthiques ont été séparés à l'aide d'analyses multivariées de classification (classification ascendante hiérarchique) et d'ordination (analyse factorielle des correspondances).

## RÉSULTATS

## Captage post-larvaire en 1985

La structure taxonomique de la macrofaune capturée à Caffa et Dahouet en 1985, est reportée dans le tableau 1. Les abondances des post-larves de *Pecten maximus* capturées à Caffa, celles des compétiteurs spatio-trophiques et des prédateurs, et l'évolution temporelle de la mortalité du naissain de coquille Saint-Jacques, sont représentées figure 4. La position des collecteurs par rapport au fond et le temps d'immersion des structures, ont entraîné des variations d'abondance des fixations. Comparativement aux autres profondeurs de captage, l'abondance relative des post-larves de *P. maximus* et de ses compétiteurs a diminué dans les collecteurs situés le plus près du fond (D) après 33 à 45 jours d'immersion. L'augmentation de la durée d'immersion des capteurs s'est traduite par des abondances maximum de suspensivores observées de plus en plus haut dans la colonne d'eau. Les prédateurs de *P. maximus* (principalement des Crustacés Brachyours et des Gastéropodes perceurs) ont constitué le seul groupe présentant des abondances augmentant avec le temps d'immersion, quelque soit la position des capteurs. D'autre part, la diversité et l'abondance des espèces capturées en un lieu donné sont apparues dépendantes de la nature biosédimentaire des fonds de cette station, bien que le captage ait lieu en pleine eau. Ainsi, les espèces affines des sédiments grossiers ou hétérogènes (tabl. 1) ont principalement été capturées à Caffa au-dessus des fonds de maërl (*Lithothamnium corallioides*) envasé, alors que les espèces inféodées aux sédiments fins ont été capturées à Dahouet sur des fonds sableux.

Les principaux compétiteurs de *Pecten maximus* (surtout des Mollusques épigés suspensivores) ont été capturés à la même période que la coquille Saint-Jacques, à l'exception des ascidies (fixations tardives, fin août début septembre). En ce qui concerne les Pectinidés cependant, la fixation principale de *P. maximus* a eu lieu avant celles de *Chlamys varia* L. et *Chlamys opercularis* L. (15 jours à 1 mois plus tôt), lui permettant d'occuper en premier les supports disponibles pour la fixation.

Les Crustacés Brachyours (principalement *Pilumnus hirtellus* L., *Macropodia rostrata* L., *Liocarcinus arcuatus* Leach, et *L. puber* L.) ont constitué 96 % des prédateurs dénombrés à Caffa en 1985. Leur prolifération à partir de la mi-août, est associée à une forte augmentation du taux de mortalité des post-larves de *Pecten maximus* (fig. 4). Le pic d'abondance des post-larves de *P. maximus* a précédé celui des Crustacés Brachyours d'un mois en 1985.

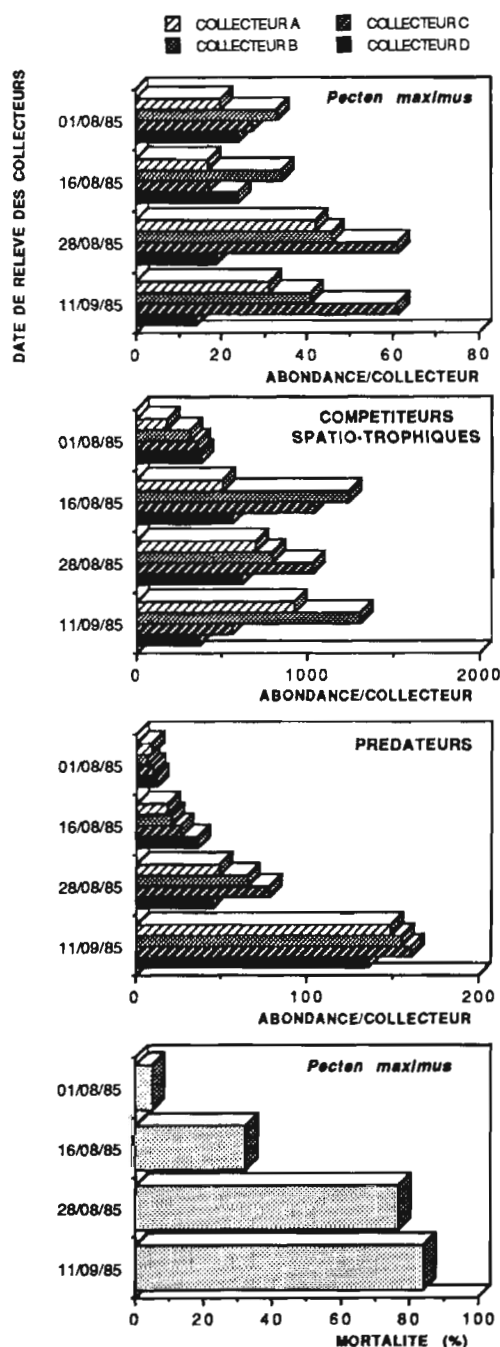
Les croissances moyennes des cinq cohortes post-larvaires de *Pecten maximus* au sein des capteurs ont été comparées figure 5 ( $t_0$  = jour de la ponte). L'existence de variations intercohortes de la

Tableau 1. — Abondance par collecteur des principales espèces capturées à Caffa et Dahouet (\*) en 1985.

Abundance per collector of the main species collected at Caffa and Dahouet (\*) in 1985.

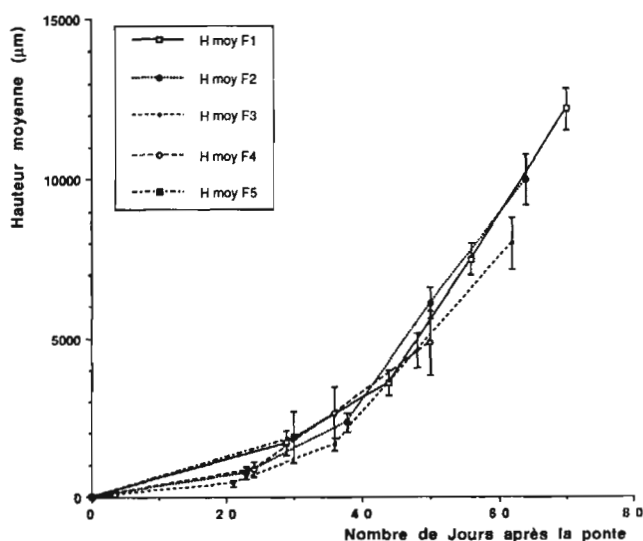
| Date de pose:                     | 14 JUILLET               | 14 JUILLET | 14 JUILLET | 14 JUILLET   | 01 AOUT* |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
|-----------------------------------|--------------------------|------------|------------|--------------|----------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| Date de relève:                   | 01 AOUT                  | 16 AOUT    | 28 AOUT    | 11 SEPTEMBRE | 28 AOUT* |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| Ligne n°-coll. n°                 | 1 A                      | 1 B        | 1 C        | 1 D          | 2 A      | 2 B | 2 C | 2 D | 3 A | 3 B | 3 C | 3 D | 4 A | 4 B | 4 C | 4 D | A   | B   | C   | D   |
| ESPECES (**)                      | ABONDANCE par COLLECTEUR |            |            |              |          |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Pecten maximus</i>             | 20                       | 33         | 27         | 24           | 17       | 34  | 17  | 24  | 42  | 46  | 61  | 19  | 31  | 41  | 61  | 14  | 16  | 21  | 27  | 10  |
| <i>Chlamys varia</i>              | 16                       | 15         | 14         | 30           | 47       | 130 | 89  | 92  | 132 | 135 | 173 | 89  | 174 | 162 | 178 | 56  | 8   | 27  | 31  | 15  |
| <i>Chlamys opercularis</i>        | 3                        | 10         | 13         | 6            | 7        | 13  | 5   | 3   | 45  | 49  | 61  | 27  | 28  | 45  | 25  | 20  | 24  | 32  | 38  | 18  |
| <i>Anomia ephippium</i>           | 66                       | 169        | 215        | 206          | 226      | 665 | 459 | 290 | 108 | 112 | 170 | 42  | 30  | 12  | 30  | 12  | 33  | 71  | 69  | 46  |
| <i>Musculus marmoratus</i>        | 28                       | 39         | 43         | 61           | 24       | 31  | 63  | 40  | 75  | 57  | 98  | 70  | 80  | 117 | 65  | 61  | 7   | 9   | 19  | 12  |
| <i>Modiolus barbatus</i>          | 4                        | 6          | 11         | 3            | 10       | 27  | 49  | 13  | 84  | 88  | 127 | 38  | 201 | 94  | 44  | 26  | 118 | 153 | 221 | 123 |
| <i>Venerupis rhomboïdes</i>       | 2                        | 2          |            | 6            | 5        | 21  | 17  | 4   | 20  | 25  | 48  | 36  | 111 | 89  | 82  | 46  |     | 4   | 3   | 1   |
| <i>Parvicardium scabrum</i>       | 8                        | 11         | 18         | 18           | 107      | 127 | 101 | 60  | 71  | 80  | 87  | 63  | 57  | 41  | 36  | 27  | 8   | 14  | 11  | 7   |
| <i>Mysella bidentata</i>          |                          | 2          | 1          | 7            |          | 1   | 4   | 4   |     |     | 2   | 2   | 9   | 19  | 2   | 3   |     |     |     |     |
| <i>Spisula subtruncata</i>        |                          |            |            |              |          |     |     | 1   | 26  | 38  | 28  | 90  | 115 | 680 | 24  | 47  |     |     |     |     |
| <i>Crepidula fornicata</i>        | 24                       | 27         | 21         | 18           | 78       | 217 | 245 | 45  | 121 | 196 | 220 | 134 | 85  | 29  | 49  | 30  | 74  | 121 | 161 | 70  |
| <i>Rissoa parva</i>               | 69                       | 67         | 67         | 44           | 68       | 83  | 79  | 54  | 62  | 81  | 91  | 43  | 68  | 28  | 42  | 23  | 61  | 80  | 77  | 52  |
| <i>Rissoa inconspicua</i>         | 5                        | 7          | 2          | 8            | 12       | 9   | 7   | 10  | 15  | 13  | 20  | 13  | 42  | 10  | 18  | 25  | 31  | 42  | 51  | 48  |
| <i>Cingula semistriata</i>        | 33                       | 28         | 21         | 33           | 31       | 67  | 54  | 21  | 97  | 95  | 110 | 87  | 130 | 91  | 30  | 45  |     |     |     |     |
| Rissoïdæ                          | 15                       | 31         | 18         | 26           | 12       | 22  | 14  | 9   | 26  | 37  | 24  | 16  | 15  | 20  |     |     | 220 | 261 | 225 | 245 |
| <i>Tricolia pullus</i>            | 2                        | 1          | 3          | 1            | 19       | 24  | 32  | 6   | 98  | 93  | 87  | 104 | 83  | 52  | 17  | 37  |     | 1   |     |     |
| <i>Nassarius incrassatus</i>      | 13                       | 7          | 7          | 9            | 47       | 45  | 41  | 34  | 29  | 48  | 61  | 11  | 40  | 18  | 28  | 11  | 19  | 23  | 27  | 15  |
| <i>Philbertia linearis</i>        |                          |            | 1          | 2            |          | 2   |     | 2   | 1   | 3   | 2   | 1   |     | 1   | 1   |     |     |     |     |     |
| Opisthobranches                   |                          |            | 9          | 1            | 54       | 71  | 87  | 98  |     | 9   |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Liocarcinus arcuatus</i>       | 2                        | 2          | 1          |              |          |     | 1   | 2   | 4   | 3   | 5   | 3   | 3   | 4   | 2   | 1   |     | 1   | 2   | 1   |
| <i>Liocarcinus puber</i>          |                          |            |            |              |          |     |     |     |     | 2   | 2   | 3   | 1   | 2   | 1   | 2   |     |     |     |     |
| <i>Macropodia rostrata</i>        | 5                        | 2          | 5          | 2            | 4        | 2   | 7   | 13  | 8   | 11  | 13  | 6   | 7   | 4   | 7   | 10  | 1   | 2   | 4   | 2   |
| <i>Inachus dorsettensis</i>       |                          |            |            | 1            |          |     |     |     |     | 1   | 2   |     |     |     | 1   | 1   |     |     |     |     |
| <i>Pilumnus hirtellus</i>         |                          |            |            |              | 5        | 5   | 4   | 3   | 20  | 24  | 26  | 17  | 58  | 68  | 49  | 56  |     |     |     |     |
| <i>Pisa armata</i>                |                          |            |            |              |          |     |     |     |     | 1   | 2   |     | 1   | 3   |     | 1   |     |     | 1   | 1   |
| <i>Porcellana longicornis</i>     |                          |            | 1          |              | 4        | 5   | 6   | 5   | 10  | 11  | 14  | 11  | 68  | 68  | 75  | 62  | 8   | 9   | 12  | 10  |
| <i>Galathea intermedia</i>        | 2                        | 1          | 1          | 8            | 5        | 6   | 8   | 7   | 6   | 9   | 12  | 4   | 11  | 5   | 25  | 4   | 3   | 6   | 8   | 4   |
| <i>Hippolyte varians</i>          | 6                        | 5          | 13         | 25           | 18       | 25  | 33  | 44  | 20  | 25  | 30  | 16  | 20  | 14  | 11  | 35  | 64  | 82  | 137 | 180 |
| <i>Thorulus cranchii</i>          |                          |            |            |              | 5        | 6   | 9   | 10  | 8   | 12  | 13  | 15  | 33  | 31  | 27  | 42  | 8   | 12  | 15  | 18  |
| <i>Eualus occultus</i>            |                          |            |            |              |          | 2   | 3   | 3   | 1   | 4   | 5   | 2   | 13  | 13  | 6   | 21  |     |     |     |     |
| <i>Athanas nitescens</i>          |                          |            |            | 1            |          | 1   |     |     |     | 3   | 1   |     |     |     | 2   | 2   |     |     |     |     |
| <i>Elminius modestus</i>          | 11                       | 19         | 13         | 14           | 1        | 3   | 2   | 3   |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Endeis spinosa</i>             |                          | 1          |            |              | 47       | 52  | 51  | 49  | 84  | 99  | 70  | 41  | 18  | 25  | 20  | 10  |     |     | 1   |     |
| <i>Callipallene brevisrostris</i> | 1                        | 2          |            | 4            | 21       | 20  | 17  | 15  | 21  | 25  | 20  | 15  | 4   | 6   |     | 6   |     |     |     |     |
| <i>Nymphon rubrum</i>             |                          | 1          | 1          | 1            |          | 2   | 1   | 1   |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Anoplodactylus petiolatus</i>  |                          | 8          |            | 4            | 2        | 1   | 2   | 4   | 12  | 16  | 15  | 15  | 2   |     | 5   | 1   |     |     |     |     |
| <i>Achelia echinata</i>           | 1                        |            |            | 3            | 13       | 21  | 18  | 5   | 60  | 64  | 58  | 52  | 17  | 22  | 8   | 20  |     | 2   |     |     |
| Syllidæ                           | 1                        |            | 14         | 22           | 15       | 31  | 54  | 77  | 8   | 25  | 31  | 11  | 5   | 9   | 76  | 13  |     | 2   |     | 1   |
| <i>Pomatoceros triqueter</i>      | 1                        |            | 1          |              |          |     |     |     |     | 1   |     |     | 1   | 1   | 3   |     |     |     |     | 3   |
| <i>Nereis</i> sp.                 |                          |            | 1          |              |          | 2   | 1   |     |     |     |     | 2   |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Harmothoe</i> sp.              |                          |            |            |              | 5        | 10  | 11  | 13  | 2   | 6   | 7   |     | 2   | 7   | 9   | 2   |     | 1   | 2   | 1   |
| <i>Ciona intestinalis</i>         |                          |            |            |              |          |     |     |     | 1   | 4   | 2   |     | 7   | 15  | 12  | 5   |     | 1   |     |     |
| <i>Molgula</i> sp.                |                          |            |            |              |          |     |     |     |     |     | 1   | 2   |     |     | 2   | 3   |     |     | 2   | 1   |
| <i>Amphipholis squamata</i>       | 1                        |            | 1          | 2            |          |     |     | 1   |     | 1   | 2   | 4   |     | 1   | 2   |     |     |     | 2   | 1   |
| Sipunculien                       |                          |            |            |              |          |     | 4   | 10  |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Obelia dichotoma</i>           | +                        | +          | ++         | ++           | +        | ++  | ++  | +++ |     | +   | +   | +   |     |     |     | +   |     |     | +   | +   |
| <i>Bougainvillia ramosa</i>       |                          |            |            |              | +        | +   | ++  | ++  | +   | +++ | +++ | +++ | +   | ++  | +++ | +++ |     | +   | ++  | +   |
| <i>Hydrallmania falcata</i>       |                          |            |            |              |          | +   | +   |     | +   | +   | +   | +   |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Clytia johnstoni</i>           | +                        |            | +          | +            | +        |     | +   | +   | +   | +   | +   | +   |     |     |     |     |     | +   |     | +   |
| <i>Obelia longissima</i>          |                          |            |            |              |          |     | +   | ++  |     | +   | +   | ++  |     |     |     |     |     |     | ++  | ++  |
| <i>Disposrella hispida</i>        | +                        |            |            | +            |          | +   | +   |     |     | +   | +   | +   |     |     |     |     |     |     |     |     |
| <i>Celleporaria pumicosa</i>      | ++                       | +          | ++         | +            | +        | +   | ++  | ++  | ++  | +++ | +++ | ++  | +   | ++  | ++  | ++  | +   |     | +   | +   |
| <i>Tubulipora</i> sp.             | +++                      | +++        | +++        | +++          | +        | ++  | ++  | +   | ++  | +++ | +++ | +++ | +   | ++  | ++  | +   |     | +   | +   | +   |
| <i>Scruparia</i> sp.              | +                        |            |            |              | +        | +   | +   | +   | +   | +   | +   | +   | +   |     | +   |     |     |     |     |     |
| <i>Crisia</i> sp.                 |                          | +          |            | +            |          | +   | +   | +   |     | +   | +   | +   |     | +   | +   | +   |     |     | +   |     |
| <i>Celleporina</i> sp.            |                          |            |            |              |          | +   |     | +   | +   | ++  | ++  | ++  |     | +   | +   | +   | ++  | +++ | +++ | +++ |

(\*\*) Voir Thouzeau (1989) pour la taxonomie des espèces.



**Figure 4.** — Variations des abondances de post-larves (*Pecten maximus*; compétiteurs; prédateurs) captées à Caffa en 1985 (immersion des collecteurs le 14 juillet 1985), en fonction de la position des collecteurs par rapport au fond et de leur durée d'immersion. L'évolution temporelle de la mortalité des post-larves de *Pecten maximus* est également représentée (d'après Thouzeau, sous presse).

Variation of post-larval abundances (*Pecten maximus*; competitors; predators) at Caffa, in 1985 (collector immersion on July 14, 1985), according to collector distance from the seabed and the immersion period. Mortality of *Pecten maximus* spat within the collectors is also represented (adapted from Thouzeau, in press).



**Figure 5.** — Comparaison des croissances post-larvaires moyennes des 5 cohortes (F1 à F5) de *Pecten maximus* captées à Caffa en 1985 (intervalles de confiance à 95%). Les courbes ont été superposées, avec  $t_0$  = jour de la ponte.

Mean growth (and 95% confidence limits) of the 5 settlements (F1 to F5) of *Pecten maximus* spat collected at Caffa, in 1985. Growth curves have been superimposed and  $t_0$  = spawning day.

croissance est ainsi montrée : les plus fortes croissances journalières ont été observées pour les pré-recrues issues des pontes précoces (taux de croissance < 25 % entre la 2<sup>e</sup> et la 4<sup>e</sup> fixation). D'autre part, la croissance des individus émis au début de la ponte principale (cohorte 2, fig. 5), a été supérieure de 15 % à celle des individus émis en fin de ponte (cohorte 3). Ce résultat indiquerait une variabilité de la qualité des gamètes au cours de la ponte.

#### Captage post-larvaire en 1986

Le suivi entrepris en 1986 avait pour but de définir la variabilité spatio-temporelle des processus reproducteurs, à l'échelle de la baie. La comparaison intersites des abondances de post-larves de Mollusques captées (fig. 6), montre l'existence de variations spatiales. L'abondance totale sur 20 collecteurs (données cumulées sur 85 jours) a varié d'un facteur 3, suivant les sites de captage. Globalement, le secteur ouest de la baie (Caffa-Les Hors) a présenté des taux de fixations supérieurs à ceux observés dans la partie est (Comtesses), avec un captage maximum aux Hors. A l'échelle du gisement, *Musculus marmoratus* (Forbes) a constitué la principale espèce de Mollusques épigés suspensivores captée, avec 58 % de l'abondance totale (données cumulées sur 85 jours et sur les 3 sites). *Chlamys varia* (21,8 %) et *Chlamys opercularis* (10,5 %) viennent ensuite par ordre d'abondance, alors que *Crepidula fornicata* L., *Anomia ephippium* L., *Pecten maximus* et *Modiolus barbatus* L. n'ont constitué respectivement que 5,1 %, 2,1 %, 1,4 % et 0,96 % de

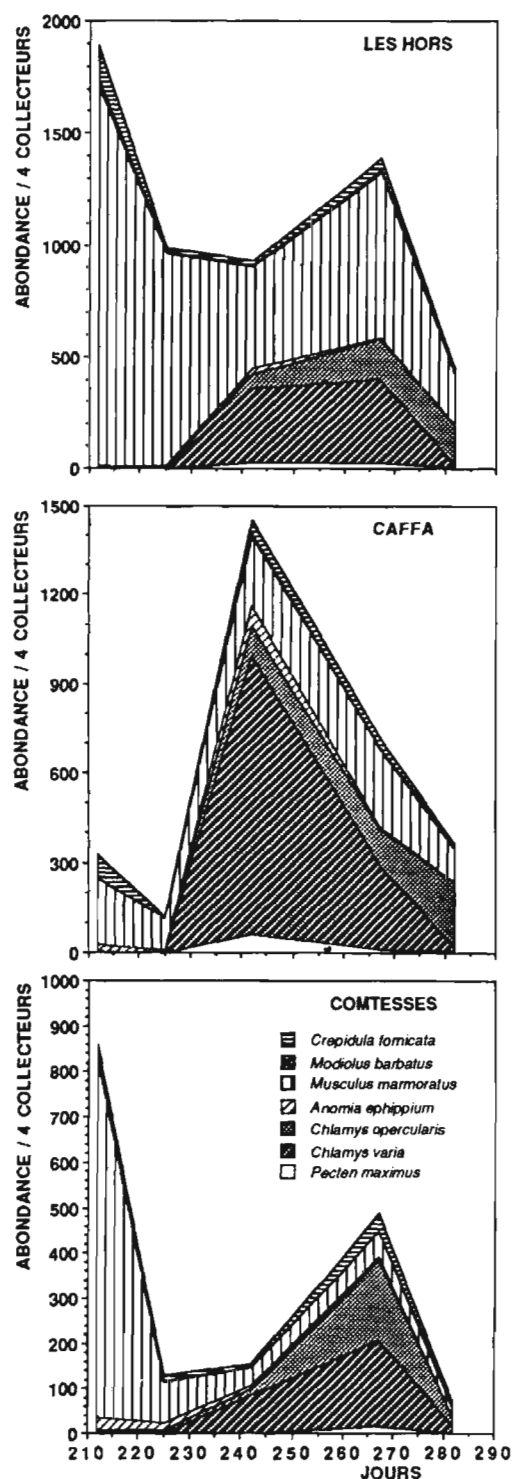


Figure 6. — Variabilité spatio-temporelle des abondances post-larvaires de 7 espèces de Mollusques captées en 1986, en baie de Saint-Brieuc ( $t_{212}$  = 30 juillet 1986).

Spatio-temporal variability of post-larval abundances of 7 Mollusc species collected in the Bay of Saint-Brieuc, in 1986 ( $t_{212}$  = July 30, 1986).

l'abondance totale. Les abondances maximales de ces espèces ont été enregistrées aux Hors pour *M. marmoratus*, *C. fornicata* et *M. barbatus*, et à la station Caffa pour les 3 espèces de Pectinidés et *A. ephippium*.

Les tailles moyennes des cohortes de *Pecten maximus* captées aux 3 sites sont reportées dans le tableau 2. Si l'on se réfère aux croissances journalières moyennes de l'espèce en 1985, les stades évolutifs (et donc la reproduction) ont été synchrones à 1 ou 2 jours près, à l'échelle de la baie, en 1986.

L'année 1986 a été exceptionnelle, dans la mesure où elle a présenté une forte anomalie thermique négative par rapport à la moyenne générale établie sur 25 ans (Agoumi in Leahy, 1989). L'impact du facteur thermique sur les processus reproducteurs des principaux Mollusques suspensivores captés, est montré en comparant les résultats de captage de 1985 et 1986 à Caffa (tabl. 3). A l'exception de *Musculus marmoratus*, un retard de 15 jours à 1 mois a été constaté dans les dates d'apparition des post-larves au sein des collecteurs, en 1986. D'autre part, l'abondance totale moyenne par collecteur a été inférieure de 30 % entre mi-juillet et mi-septembre. Cependant, l'adaptation écophysologique (pour la reproduction) des Mollusques au stress thermique, a varié suivant les espèces. Deux réponses opposées ont été observées; *Pecten maximus*, *Crepidula fornicata*, *Anomia ephippium* et *Modiolus barbatus* ont présenté des taux de fixation très inférieurs à ceux de 1985 (tabl. 3). Le nombre de cohortes post-larvaires captées pour chaque espèce (et donc le nombre de pontes), a également été inférieur à celui de 1985. A l'inverse, les 2 espèces de pétoncles et *M. marmoratus* ont présenté un nombre de fixations au moins égal à celui de 1985, et des rendements de captage 2 à 3 fois plus élevés.

#### Résultats sur les juvéniles de *Pecten maximus*

Les distributions des groupes d'âge zéro de *Pecten maximus* en novembre 1985 et 1987, sont représentées figures 7 et 8. Pour les deux années, les juvéniles de coquilles Saint-Jacques ont principalement été échantillonnés à l'est du plateau des roches de Saint-Quay/Les Hors. Le très faible pré-recrutement issu des pontes 1986 n'a pas permis de dresser de cartographie de distribution du groupe d'âge zéro en novembre 1986.

Les distributions des fréquences de taille des juvéniles de *Pecten maximus* (fig. 9) indiquent que le pré-recrutement est assuré chaque année par une ponte principale fournissant 70 à 80 % des individus.

L'hétérogénéité spatiale de la répartition des juvéniles de *Pecten maximus* issus des pontes 1985 nous a conduit à regrouper les stations selon un critère géographique et sédimentaire (abondance des supports permettant la fixation). L'ouest de la baie (Caffa-Les Hors) présente des fonds de maërl envasé (profondeur moyenne : 15 m), alors que les sédiments

**Tableau 2.** — Comparaison inter-stations des tailles moyennes des post-larves de *Pecten maximus* captées en 1986. T = hauteur de la coquille; s = écart-type; N = nombre d'individus.

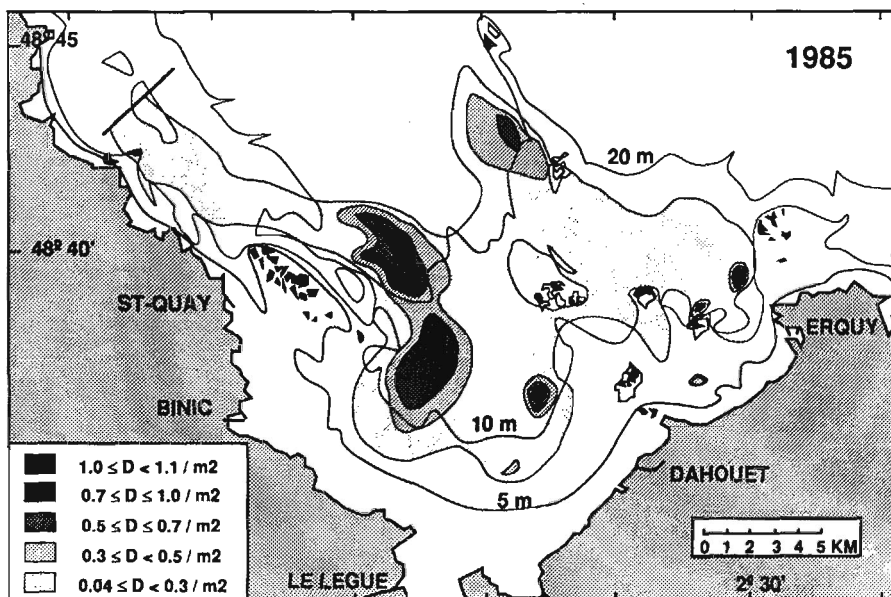
Comparison between spat collection sites of mean post-larval size of *Pecten maximus* collected in 1986. T = shell height; s = standard deviation; N = number of individuals.

| Date de pose<br>Date de relève | 15 juillet<br>30 juillet |   | 30 juillet<br>12 août |   | 12 août<br>29 août |    | 29 août<br>23 septembre |    | 23 septembre<br>8 octobre |   |
|--------------------------------|--------------------------|---|-----------------------|---|--------------------|----|-------------------------|----|---------------------------|---|
| Taille (µm)                    | T ± s                    | N | T ± s                 | N | T ± s              | N  | T ± s                   | N  | T ± s                     | N |
| Les Hors                       |                          |   |                       |   | 604 ± 194          | 26 | 618 ± 144               | 20 | 300 ± 0                   | 1 |
| Caffa                          |                          |   |                       |   | 616 ± 163          | 50 | 1 163 ± 229             | 4  | 300 ± 0                   | 1 |
|                                |                          |   |                       |   |                    |    | 1 467 ± 176             | 3  |                           |   |
| Comtesses                      |                          |   | 500 ± 0               | 1 | 1 000 ± 0          | 1  | 735 ± 180               | 10 | 300 ± 0                   | 1 |
|                                |                          |   |                       |   |                    |    | 1 436 ± 374             | 7  |                           |   |

**Tableau 3.** — Variabilité interannuelle de l'abondance du naissain capté à Caffa. Les abondances moyennes de post-larves ont été cumulées sur l'ensemble de la période de captage (14 juillet-11 septembre 1985; 15 juillet-8 octobre 1986).

Interannual variability of the abundance of spat collected at Caffa. Mean post-larval abundances have been cumulated on the entire spat collection period (July 14-September 11, 1985; July 15-October 8, 1986).

| Espèces                    | Abondance cumulée<br>par collecteur |       | Taux de captage<br>1986/1985<br>(%) | Nombre<br>de fixations |      | Retard<br>observé<br>en 1986 |
|----------------------------|-------------------------------------|-------|-------------------------------------|------------------------|------|------------------------------|
|                            | 1985                                | 1986  |                                     | 1985                   | 1986 |                              |
| <i>Pecten maximus</i>      | 42.5                                | 18.0  | < 58 %                              | 5                      | 3    | 26 jours                     |
| <i>Anomia ephippium</i>    | 340.0                               | 25.0  | < 93 %                              | 5                      | 4    | 1 mois                       |
| <i>Modiolus barbatus</i>   | 105.0                               | 6.5   | < 94 %                              | 3                      | 2    | 1 mois                       |
| <i>Crepidula fornicata</i> | 204.0                               | 42.5  | < 79 %                              | 7                      | 5    | 15 jours                     |
| <i>Chlamys varia</i>       | 178.0                               | 309.5 | > 74 %                              | 4                      | 4    | 15 jours                     |
| <i>Chlamys opercularis</i> | 39.0                                | 110.0 | > 282 %                             | 2                      | 5    | 1 mois                       |
| <i>Musculus marmoratus</i> | 130.5                               | 235.0 | > 80 %                              | 4                      | 5    | NON                          |



**Figure 7.** — Densités (ind. m<sup>-2</sup>) du groupe d'âge 0 (juvéniles I) de *Pecten maximus* en novembre 1985.

Densities (ind. m<sup>-2</sup>) of age 0 *Pecten maximus* (juveniles I) on the bottom, in November 1985.

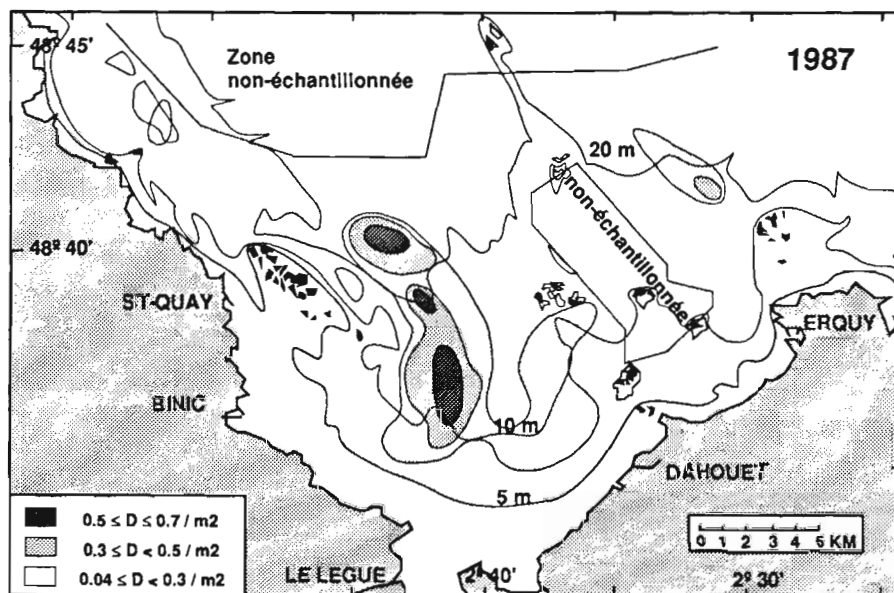


Figure 8. — Densités ( $\text{ind. m}^{-2}$ ) du groupe d'âge 0 (juvéniles I) de *Pecten maximus* en novembre 1987.

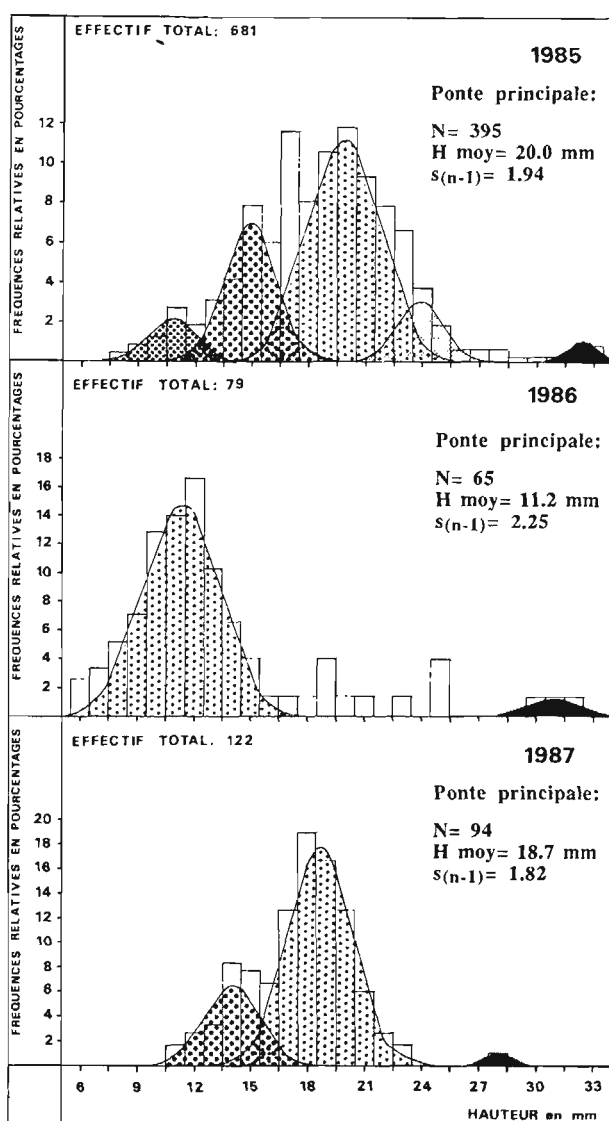
Densities ( $\text{ind. m}^{-2}$ ) of age 0 *Pecten maximus* (juveniles I) on the bottom, in November 1987.

grossiers sablo-graveleux (avec une fraction phycogène propre) sont dominants au Petit Léjon (20-25 m). Le centre baie (10-15 m) est caractérisé par des sables hétérogènes envasés; les sables fins envasés, localement contaminés par une fraction biogène, sont localisés en fond de baie (prof. < 12 m). L'évolution temporelle des densités moyennes par zone est représentée figure 10. Pour l'ensemble des zones, les résultats indiquent une mortalité des juvéniles essentiellement hivernale, et de fortes variations spatiales (8 à 60 % de mortalité après le premier hiver). A la fin du second hiver, la mortalité des juvéniles atteignait 30 % au Petit Léjon, 53 % en centre baie, 77 % à Caffa-Les Hors, et 80 % en fond de baie (100 % pour les fonds de sables fins les moins profonds).

Les croissances moyennes par zones des juvéniles de *Pecten maximus* issus des pontes 1985, 1986 et 1987, sont représentées figure 11. La comparaison des taux de croissance des groupes d'âge 0 en 1985 et 1986 indique une meilleure croissance en 1985. Les juvéniles issus de la ponte principale des 9-11 juillet 1985 (Paulet *et al.*, 1988) mesuraient 488  $\mu\text{m}$  (hauteur moyenne) dans les collecteurs le 1<sup>er</sup> août, et 20 mm à l'anneau 1, soit un accroissement journalier moyen de 106  $\mu\text{m}$ . Ceux issus de la ponte ayant eu lieu entre le 25 juillet et le 5 août 1986, mesuraient 616  $\mu\text{m}$  dans les capteurs le 29 août, et 11,2 mm à l'anneau 1, soit un  $\Delta H$  moyen de 67,85  $\mu\text{m. jour}^{-1}$ . Le taux de croissance des pré-recrues de *P. maximus* avant le dépôt de l'anneau 1 a donc été inférieur de 36 % en 1986, comparativement à 1985. D'autre part, l'augmentation moyenne de hauteur du groupe d'âge

1 entre mars et août 1987 ( $\Delta H = 28,32$  mm) a été supérieure de 32 % à celle enregistrée entre mars et août 1986 ( $\Delta H = 21,47$  mm), alors que les croissances automnales ont été similaires (16,85 mm entre août et novembre 1987, contre 16,52 mm entre août et novembre 1986). Ces résultats indiquent donc une forte baisse de la croissance des juvéniles de *P. maximus* en 1986, comparativement à 1985 et 1987.

Les variations spatio-temporelles (inter-zones) de croissance du groupe d'âge 2 en 1987, ont été testées par analyse de variance à 2 facteurs contrôlés (zone et période). Les 2 facteurs pris séparément ont une influence très significative sur la croissance des juvéniles, au risque d'erreur de 1 % (probab. ( $> F$ ) < 0,0001 dans les 2 cas). L'interaction des 2 facteurs est également significative pour le même risque ( $P(> F) = 0,0094$ ). L'hétérogénéité spatiale de la croissance se traduit par le maintien du gradient de hauteur décroissant de la côte vers le large, observé pour les groupes d'âges 0 et 1 (Thouzeau et Lehay, 1988). Cependant, les variations spatiales sont moins marquées lors de la 3<sup>e</sup> année de croissance qu'au début de la phase benthique (entre la fixation estivale et le premier hiver): la comparaison des accroissements moyens de hauteur entre mars et novembre 1987 (secteurs comparés 2 à 2; test de l'écart réduit), donne des différences non significatives au risque d'erreur de 5 %, pour les zones Caffa-Les Hors et Est baie (coeff.  $E = 0,71 < 1,96$ ), Est baie et Petit Léjon ( $E = 0,97$ ), Caffa-Les Hors et Petit Léjon ( $E = 1,63$ ).



Séparation des modes en 1985 d'après Thouzeau et Leahy (1988).

**Figure 9.** — Distribution des fréquences de taille (hauteur de la coquille) des juvéniles de *Pecten maximus* issus des pontes 1985-1986 (hauteur à l'anneau 1) et 1987 (hauteur en novembre 1987).

Size-frequency distributions (shell height) of *Pecten maximus* juveniles from the 1985, 1986 (height at the first year ring), and 1987 (height in November 1987) spawnings.

### Impact des interactions biotiques sur la survie des juvéniles

L'étude des peuplements macrozoobenthiques des fonds meubles de la baie de Saint-Brieuc a conduit à l'identification de 366 espèces et à la détermination de 5 peuplements et de 2 faciès biosédimentaires. Les principaux compétiteurs et prédateurs de la coquille Saint-Jacques au sein des différents biotopes sont reportés dans le tableau 4. Les densités d'espèces enfouies profondément dans le sédiment (Bivalves) et celles d'individus vagiles à déplacement rapide (pois-

sons principalement) y sont sous-estimées. Une meilleure estimation est obtenue pour les organismes à déplacement lent (Paguridés, crabes, Pectinidés), en raison de la vitesse de traîne de l'échantillonneur (1-1,5 nœuds). En l'absence d'expérimentations *in vivo* ou *in vitro*, l'impact des interactions biotiques sur la survie des pré-recrues de *Pecten maximus* est fortement suggéré par la relation existant entre les taux de survie des juvéniles, et l'abondance des compétiteurs et prédateurs au sein des peuplements (fig. 12). Le meilleur taux de survie des juvéniles de *P. maximus*, après deux hivers, est associé à une densité minimale des prédateurs et des compétiteurs, et inversement. Les peuplements des sédiments phycogènes (Caffa-Les Hors) et des fonds de sables fins envasés à contamination biogène (fond de baie), présentent les plus fortes interactions biotiques, contrairement aux fonds grossiers sablo-graveleux du large (Petit Léjon). Le Centre baie apparaît intermédiaire. De plus, la mortalité maximale des juvéniles en fond de baie est associée aux densités maximales des prédateurs de plus grande taille (Crustacés Brachyours, *Eupagurus bernhardus* L., *Natica alderi* Forbes, *Ocenebra erinacea* L., *Callionymus lyra* L.).

### DISCUSSION

Lors de la mise au point du protocole d'étude du déterminisme du recrutement de *Pecten maximus*, trois hypothèses de base avaient été formulées pour les stades pré-recrutés : (i). Il existe une relation entre l'abondance du groupe d'âge 0 à l'année (n) et celle du recrutement à l'année (n+2), justifiant l'intérêt (pour la gestion de la pêche) d'une estimation précoce de l'abondance d'une classe d'âge; (ii). L'échantillonnage quantitatif des pré-recrues de *P. maximus* est réalisable dès la première année (individus d'âge 0), et ce malgré une distribution supposée surdispersée et des densités sur le fond supposées faibles ( $< 1 \text{ ind. m}^{-2}$ ); (iii). Les fluctuations spatio-temporelles intra- et interannuelles d'abondance des pré-recrues ne résultent pas uniquement de la taille du stock et s'expliquent par la variabilité (mesurable) des facteurs de l'environnement, lors des différentes phases du cycle ontogénique. La validation de ces hypothèses découle de cette étude et des travaux de Thouzeau et Leahy (1988) et Thouzeau (sous presse).

### Fiabilité des échantillonneurs

Les deux techniques d'échantillonnage du pré-recrutement sont complémentaires et permettent une estimation fiable de l'abondance des pré-recrues sur le fond, dès les quatre premiers mois de vie benthique. La présente étude confirme les résultats de Thouzeau et Leahy (1988) selon lesquels le captage de naissain constitue un bon estimateur des pontes de *Pecten maximus* déterminant le pré-recrutement sur le fond.

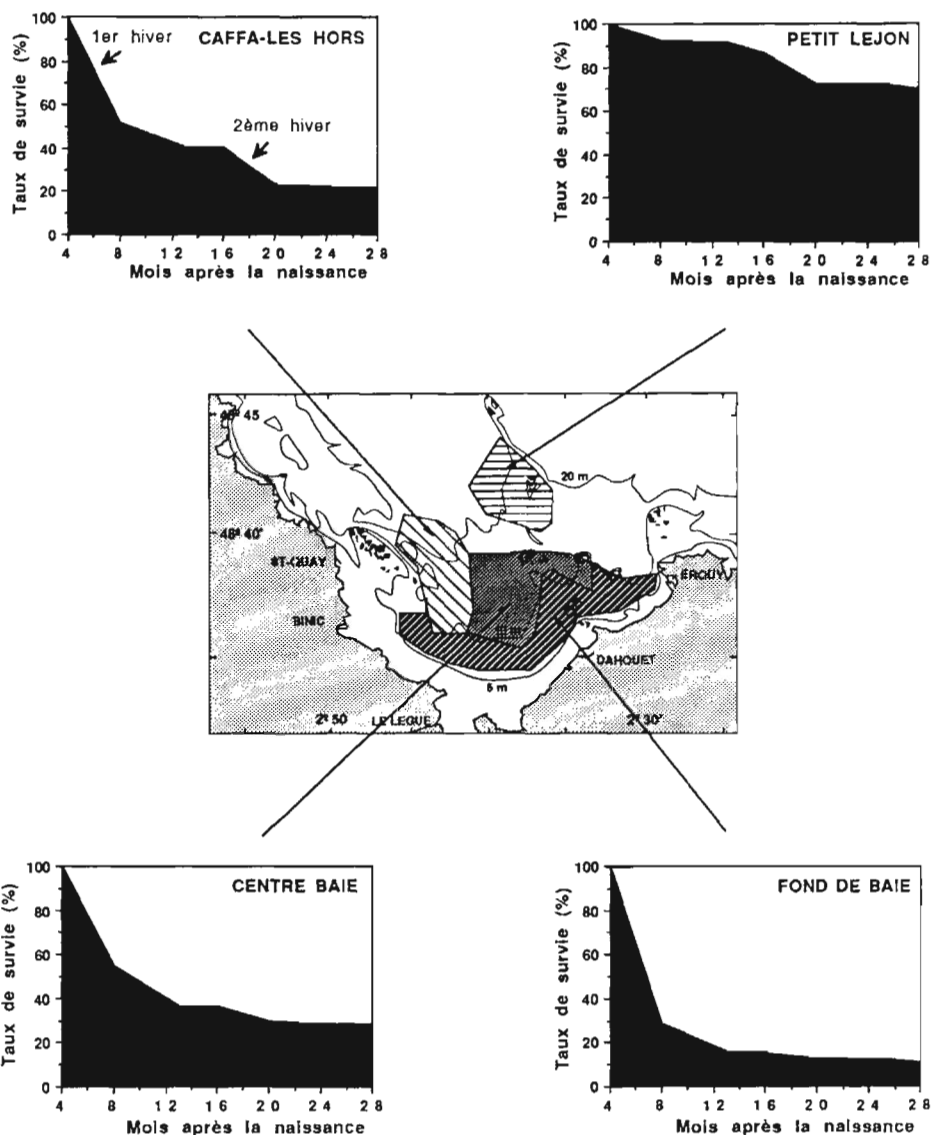


Figure 10. — Variabilité spatio-temporelle (entre novembre 1985 et novembre 1987) des taux de survie des juvéniles de *Pecten maximus* issus des pontes 1985.

Spatio-temporal variability (from November 1985 to November 1987) of the survival of *Pecten maximus* juveniles from the 1985 spawnings.

Elle montre également que les données de captage permettent d'estimer la variabilité interannuelle de l'abondance des pré-recrues, puisque les fluctuations d'abondance du naissain capté sont corrélées aux variations d'abondance des juvéniles échantillonnés sur le fond. La baisse de 58 % en 1986 (par rapport à 1985) de l'abondance totale moyenne du naissain capté par collecteur à Caffa, était en effet associée à une diminution de 51 % de la densité des juvéniles échantillonnés dans ce secteur.

L'« AQUAREVE II » constitue un outil d'échantillonnage performant pour les juvéniles de *Pecten maximus* puisque le taux de capture est supérieur à 80 % lorsque les conditions météorologiques sont

favorables (Thouzeau et Lehay, 1988). A titre comparatif, l'efficacité moyenne des dragues commerciales est généralement inférieure à 30 % pour les classes d'âge exploitées de Pectinidés (Dickie, 1955; Caddy, 1971; Chapman *et al.*, 1977; Mason *et al.*, 1979; Buestel et Gohin, 1985; Robert et Lundy, 1988).

#### Relation d'abondance entre les groupes d'âges 0 et 2

Alors que le taux de fixation du naissain dans les collecteurs semble indépendant de la biomasse des géniteurs (Boucher et Dao, 1990), cette étude montre l'existence d'une relation entre le taux de fixation du naissain et l'abondance des juvéniles sur le fond. La

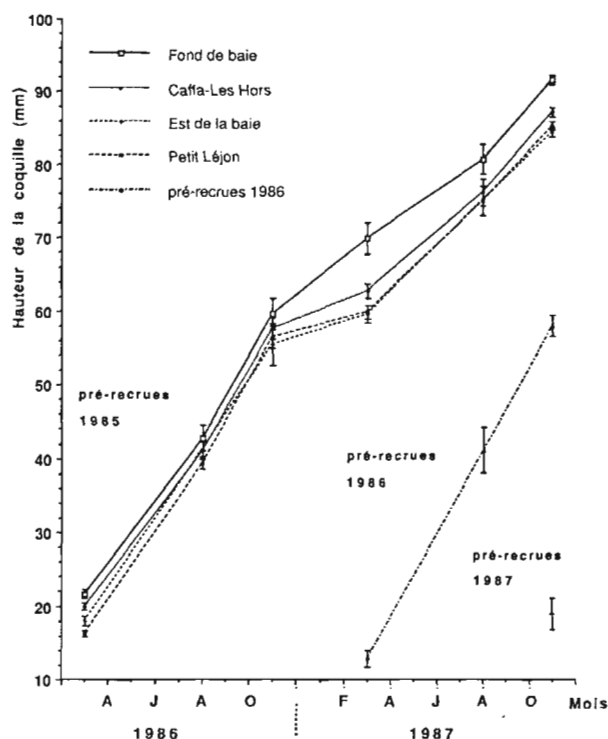


Figure 11. — Croissances moyennes par secteurs des juvéniles de *Pecten maximus* issus des pontes des étés 1985, 1986 et 1987 (intervalles de confiance à 95 %).

Mean growth for each zone of *Pecten maximus* juveniles from the 1985, 1986 and 1987 summer spawnings (95% confidence limits).

liaison pré-recrues/recrutement est établie à partir des campagnes d'estimation de stock réalisées par l'IFREMER, et des tonnages débarqués en 1987-1988 et 1988-1989. Les estimations d'abondance des pré-recrues en 1986 laissaient augurer un très mauvais recrutement en 1988-1989 qui s'est effectivement soldé par le plus faible tonnage débarqué en criée depuis 1965. Les baisses d'abondance des post-larves et juvéniles en 1986, par rapport à 1985, sont comparables à la chute des tonnages débarqués entre les saisons 1987-1988 et 1988-1989 (< 54 %). Ces résultats confirment ceux de Boucher (1985) selon lesquels les taux de fixation par collecteur entre 1975 et 1982 étaient corrélés à l'abondance du recrutement 2 ans après. Une relation similaire entre taux de fixation et recrutement a été montrée pour *Pecten alba* (Tate) sur la côte Sud de l'Australie (Gwyther et Burgess, 1987; Sause *et al.*, 1987).

#### Facteurs régulant l'abondance du pré-recrutement

L'absence de relation systématique entre les abondances des cohortes larvaires et les rendements de captage de naissain (Boucher, 1985), ainsi que le mauvais ajustement fourni par le modèle empirique du

recrutement de Fifas *et al.* (1990) pour les années à fort recrutement, indiquent que les fluctuations de recrutement ne dépendent pas uniquement des variations de fécondité réelle des géniteurs. Ces résultats sont à mettre en parallèle avec ceux de Young *et al.* (1990) pour *Pecten fumatus*, sur les côtes de Tasmanie (le nombre de larves est fonction de la taille du stock de géniteurs, contrairement à l'abondance du groupe d'âge 0 sur le fond). La présente étude montre que l'abondance des pré-recrues est régulée par la nature sédimentaire des fonds, l'hydrodynamisme, la température, et les interactions biotiques. Les facteurs régulant la croissance des groupes d'âge 0 constituent une source indirecte de variation, la survie lors du 1<sup>er</sup> hiver étant fonction de la taille des juvéniles (Thouzeau et Lehay, 1988). L'existence de fortes variations spatiales des taux de survie et de croissance des pré-recrues signifie que la hiérarchie des facteurs régulateurs varie spatialement.

La capacité d'accueil des sites rencontrés par les larves pédivélégères lors de la métamorphose, constitue la principale source de variation de la mortalité des post-larves. L'abondance du pré-recrutement dépend surtout de la localisation spatiale des larves pédivélégères lors du passage à la vie benthique (indépendamment de l'abondance des larves), puisque l'absence de conditions adéquates pour la fixation se traduit par une mortalité totale des post-larves. La dispersion des larves, occasionnée par les courants résiduels, est donc déterminante quant au devenir des cohortes.

#### Capacité d'accueil des sites

La nature sédimentaire des fonds et la turbulence des eaux à l'interface eau-sédiment sont les deux éléments définissant la capacité d'accueil des sites. La multiplicité des substrats colonisés *in vitro* (Comely, 1972; Le Pennec, 1974) ou *in vivo* (Elmhirst, 1945; Mason, 1958; Eggleston, 1962; Buestel et Dao, 1979; Brand *et al.*, 1980; Minchin, 1981, 1984; Dare, 1987; Thouzeau et Lehay, 1988), indique que l'espèce ne montre pas de *preferendum* strict pour un type de support donné. Cependant, la répartition des juvéniles issus des pontes 1985-1986-1987 était étroitement liée à celle des bancs de maërl en baie de Saint-Brieuc, comme en Irlande (Minchin, 1976). L'absence de supports pour la fixation des post-larves a entraîné une mortalité totale des larves pédivélégères lorsqu'elles ne pouvaient plus prolonger leur phase pélagique. L'absence de post-larves dans la zone de Dahouet en 1985 (zone à forte concentration larvaire; *in* Boucher et Dao, 1990), et le non-échantillonnage des juvéniles sur les fonds sableux du fond de la baie (pour les trois années d'étude), en sont l'illustration. La taille minimale des supports pour la fixation des post-larves reste à définir; il est probable qu'elle soit fonction de l'intensité de l'hydrodynamisme et qu'elle varie spatialement.

**Tableau 4.** – Densités moyennes (ind. m<sup>-2</sup>) des principaux compétiteurs spatio-trophiques (A) et prédateurs (B) de *Pecten maximus* au sein des différents peuplements macrozoobenthiques des fonds meubles de la baie de Saint-Brieuc. SF = sables fins; SFVCB = sables fins envasés à contamination biogène; MPV = maërl propre ou envasé; SHV = sédiments hétérogènes envasés; FT = faciès de transition; SGSG = sédiments grossiers sablo-graveleux; AE = faciès d'appauvrissement édaphique.

Mean densities (ind. m<sup>-2</sup>) of the main spatio-trophic competitors (A) and predators (B) of *Pecten maximus* within macrozoobenthic assemblages of the Bay of Saint-Brieuc. SF = fine sands; SFVCB = muddy fine sands with biogenic fraction; MPV = mud-free or muddy coralline algae bottom; SHV = muddy sands mixed with coralline algae and shells; FT = transition facies; SGSG = coarse sand and gravel bottom; AE = sedimentary impoverishment facies.

| ESPECES                        | SF  | SFVCB | MPV   | SHV  | FT  | SGSG | AE   |
|--------------------------------|-----|-------|-------|------|-----|------|------|
| <i>Crepidula fornicata</i> (A) | 2.7 | 86.4  | 126.3 | 6.9  | 4.2 | 3.2  | 0.3  |
| <i>Anomia ephippium</i>        | 0.5 | 16.5  | 26.5  | 3.3  | 0.4 | 2.1  |      |
| <i>Chlamys opercularis</i>     |     | 0.2   | 1.0   | 0.05 | 0.4 | 0.6  | 0.1  |
| <i>Chlamys varia</i>           |     | 0.4   | 0.8   | 0.03 | 0.2 | 0.2  | 0.01 |
| <i>Pecten maximus</i>          |     | 0.2   | 0.3   | 0.1  | 0.1 | 0.1  | 0.01 |
| <i>Modiolus</i> sp.            |     | 0.2   | 0.9   | 0.1  | 0.4 | 0.2  |      |
| <i>Venerupis rhomboïdes</i>    |     | 1.7   | 10.1  | 0.03 | 2.7 | 5.2  | 0.6  |
| <i>Glycymeris glycymeris</i>   |     |       | 0.03  | 0.1  | 4.5 | 5.8  | 1.1  |
| <i>Pyura squamulosa</i>        |     | 0.4   | 0.6   | 0.01 | 0.8 | 2.0  | 0.5  |
| <i>Pyura microcosmus</i>       |     | 0.1   | 1.3   | 0.2  | 0.2 | 0.2  | 0.2  |
| <i>Microcosmus claudicans</i>  |     | 0.1   | 0.4   | 0.4  | 1.9 | 0.2  |      |
| <i>Ciona intestinalis</i>      | 0.1 | 0.6   | 0.2   | 0.01 | 0.1 | 0.01 |      |
| <i>Ascidia</i> sp.             |     |       | 0.5   |      |     | 0.1  |      |
| <i>Molgula socialis</i>        | 0.3 | 0.1   |       | 0.5  |     |      |      |
| <i>Polycarpa mamillaris</i>    |     |       | 0.4   |      | 1.9 | 0.6  |      |
| <i>Ophiura albida</i>          | 0.1 | 2.4   | 2.9   | 0.7  | 0.5 | 1.4  | 0.7  |
| <i>Polydora antennata</i>      |     | 2.8   | 1.6   | 1.3  | 1.0 | 0.8  |      |
| <i>Polydora flava</i>          |     |       |       | 0.2  | 0.2 | 0.2  | 0.03 |
| <i>Philbertia purpurea</i> (B) |     | 0.1   | 0.8   |      |     |      |      |
| <i>Philbertia linearis</i>     |     | 0.4   | 1.6   | 0.2  |     |      |      |
| <i>Mangelia coarctata</i>      |     | 1.0   | 1.9   | 0.2  | 0.6 | 0.2  | 0.01 |
| <i>Mangelia attenuata</i>      |     | 0.5   | 1.4   | 0.1  | 0.5 | 0.2  | 0.01 |
| <i>Mangelia brachystoma</i>    | 0.3 | 0.7   |       | 0.03 | 0.2 | 0.1  |      |
| <i>Natica alderi</i>           | 1.4 | 3.7   | 0.2   | 1.3  | 0.3 |      |      |
| <i>Ocenebra erinacea</i>       | 0.1 | 1.1   | 1.0   | 0.4  | 0.3 | 0.3  | 0.01 |
| <i>Urosalpinx cinerea</i>      |     |       | 0.8   | 0.3  | 0.1 | 0.1  |      |
| <i>Nassarius incrassatus</i>   | 6.9 | 11.0  | 4.2   | 4.7  | 4.3 | 1.6  |      |
| <i>Nassarius reticulatus</i>   | 1.1 | 12.6  | 1.8   | 1.2  | 0.9 | 0.1  |      |
| <i>Buccinum undatum</i>        | 0.2 | 0.3   | 0.7   | 0.1  | 0.1 | 0.3  | 0.02 |
| <i>Anapagurus hyndmanni</i>    |     | 12.3  | 12.2  | 7.3  | 0.4 | 2.2  |      |
| <i>Eupagurus bernhardus</i>    | 1.6 | 3.2   | 1.5   | 3.3  | 0.6 | 0.9  | 0.1  |
| <i>Eupagurus cuanensis</i>     | 0.2 | 1.3   | 1.5   | 1.1  | 0.6 | 0.9  | 0.01 |
| <i>Galathea intermedia</i>     | 0.5 | 6.7   | 19.5  | 2.3  | 1.1 | 4.0  |      |
| <i>Porcellana longicornis</i>  | 1.3 | 2.6   | 2.2   | 1.4  |     | 0.1  |      |
| <i>Liocarcinus pusillus</i>    | 0.2 | 1.3   | 1.0   | 1.0  | 0.6 | 0.6  | 0.3  |
| <i>Liocarcinus arcuatus</i>    |     | 0.4   |       | 0.01 |     |      |      |
| <i>Liocarcinus depurator</i>   | 0.1 | 0.1   | 0.1   | 0.03 | 0.1 |      |      |
| <i>Macropodia rostrata</i>     | 2.0 | 1.8   | 0.4   | 1.7  | 0.5 | 0.4  | 0.01 |
| <i>Inachus dorsettensis</i>    | 0.2 | 0.9   | 1.0   | 0.3  | 0.2 | 0.2  | 0.1  |
| <i>Pilumnus hirtellus</i>      |     | 0.4   | 0.5   | 0.1  |     | 0.1  |      |
| <i>Glycera</i> sp.             | 0.1 | 0.2   | 0.2   | 0.03 | 0.4 | 1.2  | 0.8  |
| <i>Nephtys hombergii</i>       |     | 1.6   | 4.0   | 0.1  |     | 0.2  | 0.6  |
| <i>Nephtys</i> sp.             | 0.1 | 0.8   | 1.0   | 2.1  | 1.2 | 0.8  | 0.03 |
| Gobiidés juvéniles             | 0.4 | 1.1   | 1.0   | 0.4  | 0.1 | 0.3  | 0.01 |
| <i>Callionymus lyra</i>        | 0.1 | 0.3   |       | 0.2  | 0.1 |      |      |
| <i>Solea</i> sp.               | 0.5 | 0.3   |       | 0.1  |     |      |      |

Voir Thouzeau (1989) pour la taxonomie des espèces.

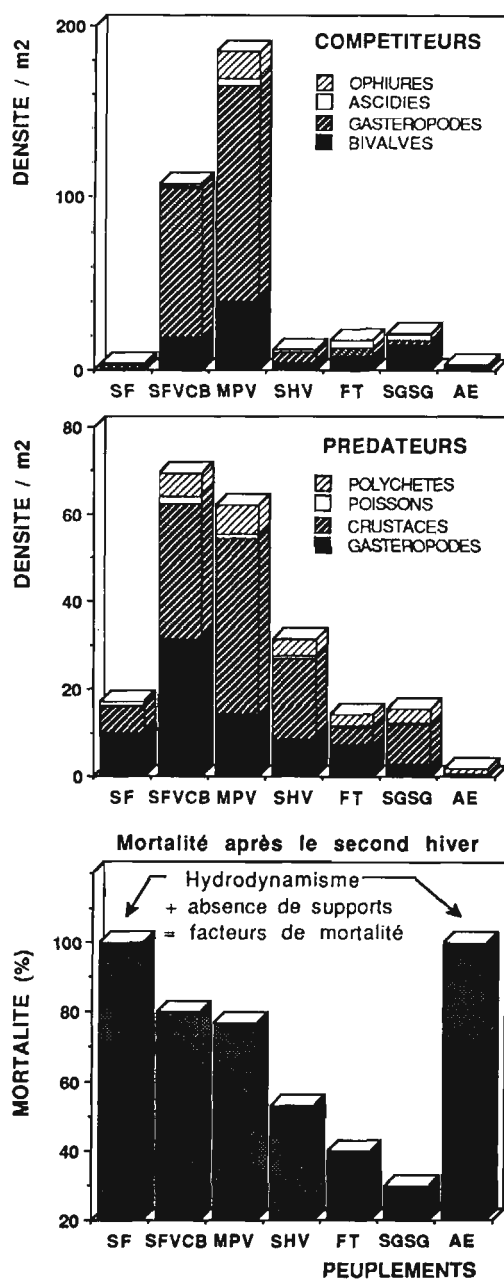


Figure 12. — Mortalité des juvéniles de *Pecten maximus* issus des pontes 1985, comparée à l'abondance des compétiteurs et prédateurs au sein des différents peuplements macrozoobenthiques (SF = Sables Fins; SFVCB = Sables Fins Envasés à Contamination Biogène; MPV = Maërl Propre ou Envasé; SHV = Sédiments Hétérogènes Envasés; FT = Faciès de Transition; SGSG = Sédiments Grossiers Sablo-Graveleux; AE = faciès d'Appauvrissement Edaphique).

*Mortality of Pecten maximus juveniles from the 1985 spawnings, compared to the abundance of competitors and predators within the macrozoobenthic assemblages (SF = fine sands; SFVCB = muddy fine sands with biogenic fraction; MPV = mud-free or muddy coralline algae bottom; SHV = muddy sands mixed with coralline algae and shells; FT = transition facies; SGSG = coarse sand and gravel bottom; AE = sedimentary impoverishment facies).*

Le degré d'envasement des sédiments influe également sur la survie des larves pédivéligères et des post-larves. De forts taux de pélites provoquent le colmatage des filtres branchiaux et du velum des larves pédivéligères de *Pecten maximus* (Gruffydd et Beaumont, 1972; Gruffydd *et al.*, 1975; Minchin, 1976; Brand *et al.*, 1980; Fegan, 1983). Les mêmes résultats ont été obtenus par Yamamoto (1964) pour *Patinopecten yessoensis* (Jay), et Naidu et Scaplen (1979) pour *Placopecten magellanicus* (Gmelin). En 1985, les post-larves de *P. maximus* ne se fixaient plus dans les collecteurs situés le plus près du fond (envasés) après un mois d'immersion des structures, avec un taux de mortalité augmentant fortement pour les post-larves déjà fixées. L'augmentation progressive des fixations dans les collecteurs situés plus haut dans la colonne d'eau (fig. 4), est en accord avec Round *et al.* (1961) indiquant des fixations sur des supports naturels en hauteur en cas d'envasement des sédiments. L'envasement est probablement un facteur de mortalité pour les zones Sud Caffa et Centre baie (au sud de Rohein), dont la fraction grossière du sédiment est contaminée par une fraction pélitique représentant 20 à 30 % du poids total du sédiment.

La turbulence des eaux au niveau de l'interface eau-sédiment régulerait également la survie des pré-recrues, les plus fortes mortalités de juvéniles ayant été observées pour les sites peu profonds (en général des sables fins) exposés à l'action des houles dominantes (Thouzeau et Lehay, 1988). L'augmentation de la profondeur moyenne de répartition des juvéniles, entre le secteur ouest abrité et le secteur est exposé (Thouzeau et Lehay, 1988), supporte cette interprétation du rôle joué par l'agitation du milieu sur la survie des pré-recrues. D'autre part, la rareté des juvéniles dans le secteur nord-ouest de la baie est en contradiction avec les prévisions du modèle numérique barotrope de circulation résiduelle (Lehay, 1989), quant aux localisations théoriques des larves à la fin des phases pélagiques. Le renforcement des courants de marée instantanés dans ce secteur (Lehay, 1989) pourrait avoir empêché la fixation des post-larves, malgré la présence de nombreux supports disponibles (fond de graviers et cailloutis).

#### Impact de l'hydrodynamisme sur le transport des larves et les zones de fixation des post-larves

Les localisations théoriques des larves à la fin des phases pélagiques, pour les 3 années d'étude, sont représentées figure 13 (modifié d'après Lehay, 1989). Les zones hachurées sur les cartes de distribution larvaire correspondent aux points d'arrivée des larves issues des pontes ayant donné l'essentiel du pré-recrutement sur le fond. La relation existant entre les distributions observées de juvéniles et les localisations théoriques prévues par le modèle physique, montre l'impact de la circulation résiduelle lagrangienne (marée et vent) sur la dispersion des larves. Elle tend à minimiser l'effet des mouvements verticaux des larves (migrations nycthérales lorsque la masse d'eau est

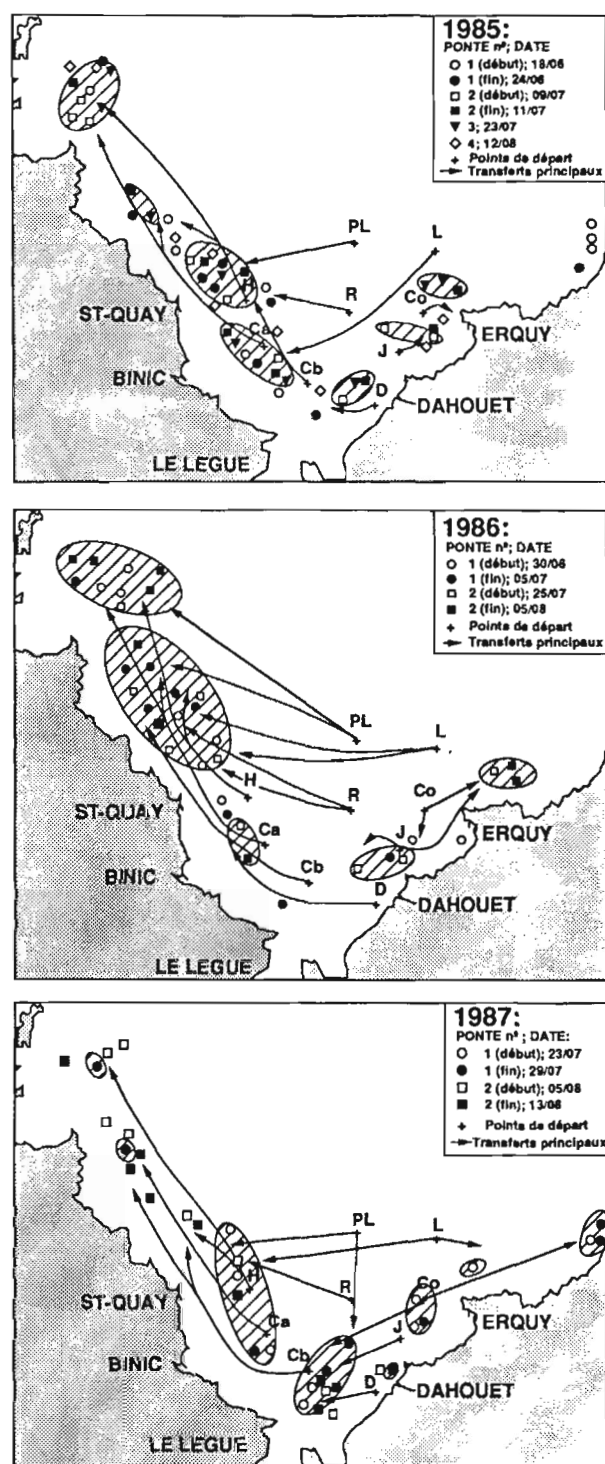


Figure 13. — Déplacements résiduels des larves et zones théoriques de fixation calculées pour des durées de vie larvaire de 18, 25 et 18 jours en 1985, 1986 et 1987, (modifié d'après Lehay, 1989). Des changements de direction des transferts principaux (à partir d'un lieu d'émission donné) sont observés suivant les pontes.

Ca=Caffa; Cb=Centre baie; Co=Comtesses; D=Dahouet; H=Les Hors; J=Les Jaunes; L=Les Landas; PL=Petit Léjon; R=Rohein.

stratifiée; in Boucher et Dao, 1990), sur la dérive résiduelle (horizontale). La circulation résiduelle permet d'expliquer la quasi-absence de la classe d'âge 1986 sur l'aire de répartition principale du gisement. La simulation de la circulation résiduelle induite par la marée et le vent lors des deux périodes larvaires, montre clairement un entraînement des larves en dehors de la zone d'étude (vers le nord-ouest ou l'est), en 1986. Ces fortes dérives larvaires ont été provoquées par de forts vents de sud-ouest (Lehay, 1989) et sont associées à une durée des phases pélagiques de l'ordre de 25 jours en 1986, contre 18 jours en 1985 (durées estimées à partir des dates de pontes et de fixations dans les collecteurs).

Les discordances existant entre les distributions théoriques et observées, résultent des limites du modèle (quant à la dérive réelle subie par les larves) et/ou d'une survie variable des pré-recrues suivant les zones. Les déplacements induits par la dispersion et la circulation de densité ne sont pas pris en compte, de même que les capacités éventuelles des larves à s'opposer à la dispersion. Le pas d'espace choisi (250 m), le caractère bi-dimensionnel (intégration sur la colonne d'eau) du modèle, et l'extrapolation des données de vent à l'ensemble de la baie, sont d'autres éléments limitants. L'absence de fixations prévues par le modèle à l'ouest du Petit Léjon résulterait du pas d'espace choisi (maille de 250 m). Ce dernier ne permet pas de reproduire la circulation engendrée à petite échelle, par le talus (profondeur < 20 m) joignant le Petit Léjon au Grand Léjon (Lehay, 1989). Par contre, le non-échantillonnage des juvéniles en fond de baie et dans le secteur nord-ouest (contrairement aux prévisions du modèle) résulte des caractéristiques édaphiques et hydrodynamiques (évoquées précédemment) de ces zones.

L'étude spatio-temporelle de la phase benthique post-métamorphique a surtout montré l'impact des facteurs thermique et trophique sur la survie et la croissance des pré-recrues. L'influence des interactions biotiques est également suggérée par les mortalités différentielles des post-larves et juvéniles suivant l'abondance des compétiteurs et prédateurs. La mortalité induite par la pêche des adultes (due au passage des dragues) n'a pas été mesurée; cependant, certains effets annexes du dragage ont été observés lors de transects vidéo.

#### La température

La forte anomalie thermique négative observée en 1986 a clairement montré l'impact du facteur thermique sur la dynamique de la population de *Pecten maximus*. L'hiver et l'été 1986 ont été les plus froids après ceux de 1963, alors que le printemps 1986 est celui ayant présenté la plus faible température moyenne saisonnière depuis 25 ans (Lehay, 1989).

*Residual larval drift and theoretical zones of settlement calculated for 18, 25 and 18-day durations of larval stages (modified from Lehay, 1989). Changes in larval drift direction from a given spawning area occurred according to the spawning period.*

● *Impact sur les dates de fixation* : l'évolution de l'indice gonadique et le déclenchement de la première ponte (régit par l'obtention d'une température de fond de 15,5-16°C; in Boucher et Dao, 1990) accusaient un retard de 17 jours en 1986, par rapport à 1985, identique à celui de l'évolution de la température de fond (Paulet, 1990). L'augmentation de la durée moyenne des phases larvaires en 1986 (25 jours contre 18-20 jours en 1985-1987) s'est traduite par une première fixation de *Pecten maximus* dans les collecteurs, en retard de plus de 3 semaines par rapport à 1985.

● *Impact sur la croissance des post-larves* : en 1985, les variations intercohortes de croissance des post-larves de *Pecten maximus* étaient associées à une baisse de la température en août et septembre (Thouzeau, sous presse). Par contre, les variations intracohortes observées au sein de la colonne d'eau (Thouzeau, sous presse) ne résultaient pas de variations thermiques (température estivale homogène dans les 3 derniers mètres; in Lehay, 1989). En 1986, le synchronisme des pontes (Paulet, 1990), des fixations et de la croissance des post-larves, à l'échelle de la baie, tendrait à minimiser l'existence ou l'impact de variations spatiales des facteurs thermique et trophique. Cependant, le déficit saisonnier moyen de ces paramètres a pu masquer d'éventuelles variations spatiales. Le synchronisme des fixations issues de la ponte principale de 1986, s'explique par la déstratification horizontale et verticale de la masse d'eau lors de la phase larvaire (Lehay, 1989), et l'homogénéisation en ayant résulté.

● *Impact sur la survie et la croissance des juvéniles* : les secteurs présentant le plus fort refroidissement hivernal des eaux (fond de baie, Caffa) sont ceux pour lesquels les mortalités ont été maximales lors des deux premiers hivers (et inversement). Les anomalies négatives des hivers 1985 et 1986 ont également entraîné des mortalités exceptionnellement élevées chez les adultes (30 % d'individus morts en moyenne, dans les traits de dragues commerciales; Dao, comm. pers.). D'autre part, les variations spatiales de croissance des groupes d'âge 0 étaient associées à l'existence d'un gradient thermique horizontal (couplé à des gradients bathymétrique et trophique), comme en baie de Seine (Antoine *et al.*, 1979). L'existence d'une plus grande hétérogénéité spatiale de la croissance lors des 6 premiers mois (hauteur moyenne de la coquille à l'anneau 1 diminuant de 25 % entre -10 m et -20 m) pourrait résulter des variations interannuelles du gradient thermique estival. Le fort gradient horizontal de 1985 (2°C) n'a en effet pas été observé en 1986 et 1987 (Lehay, 1989). La forte baisse des taux de croissance des groupes d'âges 0 et 1 en 1986 (par rapport à 1985 et 1987), a été enregistrée pendant les mois de printemps et d'été lorsque les anomalies thermiques saisonnières étaient maximales (-1,39°C et -1,24°C, respectivement; in Lehay, 1989). Par contre, la croissance automnale, similaire à celle de 1987, était associée à une température

moyenne plus proche des normales saisonnières (anomalie de -0,56°C par rapport à la moyenne).

La baisse des taux de croissance en 1986, la réduction du nombre de fixations (pontes) et des rendements de captage de naissain (associées à une qualité moindre des gamètes selon Paulet, 1990), montrent l'impact d'une année froide sur la dynamique de la population. Ces résultats semblent indiquer une limitation des capacités d'adaptation de la coquille Saint-Jacques, aux variations thermiques de l'environnement.

### Le facteur trophique

L'abondance et la qualité de la nourriture disponible régulent probablement la croissance des post-larves de *Pecten maximus*, dans la baie. Les variations de croissance intercohortes en 1985 étaient corrélées à une forte baisse (50 %) des concentrations en chlorophylle *a* (et en diatomées) à partir du 23 août (Sournia in Thouzeau, sous presse). Les variations intracohortes au sein de la colonne d'eau (croissance augmentant avec la distance fond-collecteur; 25 à 30 % de variation entre les collecteurs A et D; Thouzeau, sous presse), résulteraient plutôt d'une modification de la qualité trophique des eaux près du fond (augmentation du rapport MIP/MOP; Sournia, comm. pers.). L'effet inhibiteur sur la croissance post-larvaire, de l'augmentation du taux de Matière Inorganique Particulaire (MIP) aux abords immédiats du fond, concorderait avec les résultats de Vahl (1980) et Wallace et Reinsnes (1985) pour *Chlamys islandica* (Müller).

L'hétérogénéité spatiale de la croissance des juvéniles en 1985 était associée à la présence d'un gradient trophique estival (pour les teneurs en pigments photosynthétiques) décroissant de la côte vers le large et d'ouest en est (Thouzeau et Lehay, 1988). Le suivi ponctuel d'une station en 1986 et 1987 n'a pas permis de vérifier la persistance interannuelle de ce gradient. L'influence des variations interannuelles de la biomasse phytoplanctonique sur la croissance des juvéniles, n'est pas clairement établie. En 1986, la forte diminution des taux de croissance des groupes d'âges 0 et 1 correspondait à des concentrations algales inférieures d'un facteur 2,5 à celles de 1985 (Sournia, comm. pers.). Par contre, la bonne croissance des pré-recrues en 1987 ne s'explique pas par des teneurs élevées en phytoplancton. La biomasse phytoplanctonique des eaux était aussi faible qu'en 1986, avec des teneurs en chlorophylle *a* toujours inférieures à 1 µg l<sup>-1</sup> (Sournia, comm. pers.). Ce résultat pourrait signifier l'existence d'autres sources trophiques en 1987 (apports terrigènes, débris de macrophytes, remise en suspension de matière particulaire), ou une prédominance du facteur thermique sur le facteur trophique dans la régulation de la croissance. Une étude expérimentale permettrait de préciser l'impact réel de la qualité trophique des eaux sur la croissance des pré-recrues.

### Les interactions biotiques

L'estimation de l'impact de la compétition spatio-trophique et de la prédation sur la survie des pré-recrues de *Pecten maximus*, nécessiterait une vérification expérimentale. Le captage de naissain montre que les post-larves de coquille Saint-Jacques sont d'abord en compétition avec l'anomie, la crépidule, et des mytilidés, pour l'occupation des substrats vacants. Le synchronisme des stades évolutifs se traduit par une compétition directe (spatiale et trophique) entre les espèces (Thouzeau, sous presse). Les deux espèces de pétoncles et les ascidies se fixent plus tardivement. Le décalage temporel des pics d'abondance des trois espèces de Pectinidés dans les collecteurs (observé en 1985 et 1986), est conforme aux résultats obtenus pour d'autres gisements européens (Pickett, 1978; Slater, 1979; Brand *et al.*, 1980; Fegan, 1983; Gillespie, 1983; Roman et Cano, 1987). Les variations spatiales d'abondance des compétiteurs captés en 1986 (abondance maximale pour le secteur ouest de la baie), suggèrent que l'intensité du facteur biotique varie suivant les zones. L'étude des peuplements benthiques a confirmé les résultats de captage quant aux variations spatiales d'abondance des compétiteurs (et des prédateurs) dans la baie. Elle suggère fortement un impact des interactions biotiques sur la survie des juvéniles de *P. maximus* (fig. 12). Dans les sédiments grossiers sablo-graveleux du large (Petit Léjon), le taux de survie de 70 % après le second hiver était associé à une densité totale des compétiteurs inférieure de 88 % à celle des fonds de maërl de Caffa-Les Hors (taux de survie de 23 %). La présente étude ne permet pas d'établir l'impact des interactions trophiques interspécifiques, sur la croissance des pré-recrues de *P. maximus*. De même, l'influence éventuelle de la baisse du stock exploité de coquilles Saint-Jacques sur la croissance des individus (type d'interaction montré par Overholtz, 1982), reste à déterminer.

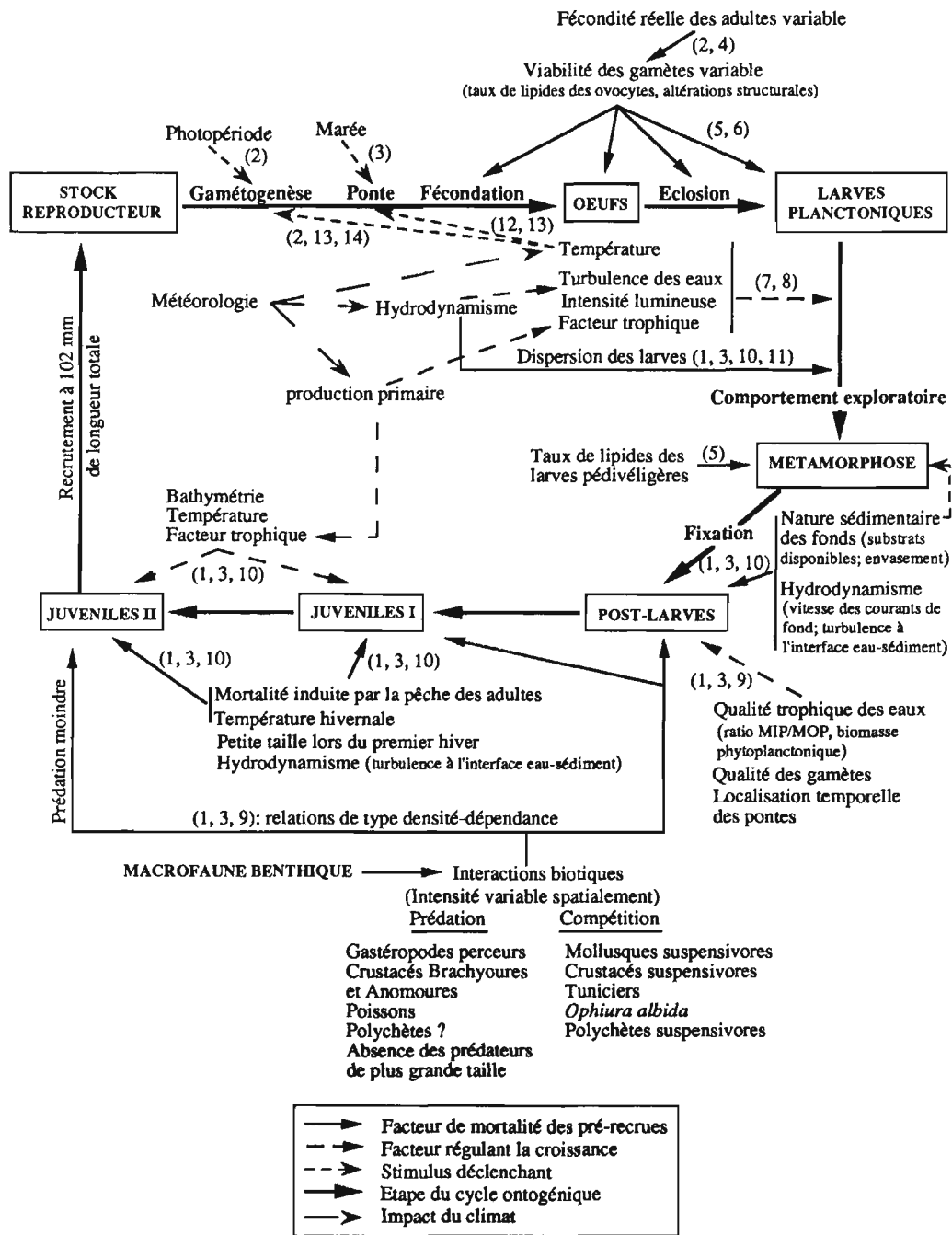
La prédation s'exerçant au stade post-larvaire sur *Pecten maximus* n'est que partiellement définie à l'aide des données de captage, tous les prédateurs benthiques n'étant pas captés (tabl. 1 et 4). Une relation de type densité-dépendance a été observée en 1985 dans les collecteurs, le taux de survie des post-larves de *P. maximus* étant lié à l'abondance des prédateurs. La prolifération des Crustacés Brachyours à partir de la mi-août (abondance moyenne par collecteur multipliée par 3) s'est traduit par une mortalité des post-larves augmentant d'un facteur (2,4). Bien que ce type d'interaction biotique soit probablement amplifié au sein des collecteurs (volume clos), par rapport au fond sédimentaire, les résultats du captage concordent avec ceux tirés de l'étude des peuplements (fig. 12). La survie des juvéniles de *P. maximus* est fortement anticorrélée à l'abondance des prédateurs sur les fonds, à l'exception des secteurs pour lesquels l'hydrodynamisme et la nature sédimentaire sont des facteurs de mortalité totale (100 %). L'abondance des prédateurs est corrélée à celle des proies potentielles

(dont *P. maximus*) : les densités maximales de prédateurs ont été observées pour le peuplement des fonds de maërl de Caffa-Les Hors et celui des sables fins envasés à contamination biogène du fond de la baie, c'est-à-dire ceux présentant les plus fortes densités de Bivalves (et inversement pour le peuplement des sédiments grossiers sablo-graveleux du large). Malgré les forts taux de mortalité des juvéniles de *P. maximus*, le gisement de Saint-Brieuc apparaît privilégié par rapport aux autres gisements européens (Minchin, 1976; Buestel et Dao, 1979; Brand *et al.*, 1980; Burnell, 1983; Wilson, 1987; Dare, 1987), dans la mesure où les prédateurs les plus redoutables (Astéridés, *Carcinus maenas*, *Cancer pagurus*) sont absents de l'aire de répartition principale de la coquille Saint-Jacques. L'absence du Dinoflagellé *Gyrodinium aureolum* (algue unicellulaire toxique) dans la baie permet également d'éviter les mortalités massives de larves et de post-larves de *P. maximus*, observées en rade de Brest depuis 1985 (Boucher et Dao, 1990).

### L'effort de pêche sur le stock d'adultes

L'impact du régime d'exploitation des adultes de *Pecten maximus*, sur la survie des pré-recrues, reste à établir. Les résultats de Fifas *et al.* (1990) tendraient à montrer pour le groupe d'âge 0 l'existence d'une relation antagoniste entre l'abondance du recrutement et l'effort de pêche (contrairement au groupe d'âge 1). Il est probable que la mortalité des juvéniles induite par la pêche des adultes (novembre à mars-avril) varie suivant les zones, en raison de la concentration de l'effort de pêche sur certains secteurs et des variations spatiales de la nature sédimentaire des fonds dragués. Le secteur Caffa-Les Hors présenterait la plus forte mortalité induite par la pêche (Thouzeau et Lehay, 1988), alors que le fond de baie n'est pas dragué. L'effort de pêche et la température expliqueraient les différences de survie hivernale des juvéniles, entre les zones Caffa-Les Hors et Petit Léjon.

L'action mécanique des dragues ne se limite pas à la casse des coquilles des individus. Sur les côtes canadiennes, Caddy (1973, 1989), Elner et Jamieson (1979), et Lough *et al.* (1989) ont montré que le travail des dragues entraînait une disparition de l'épifaune sessile (par casse et enfouissement), l'accumulation de vase dans la cavité palléale du pétoncle géant (remise en suspension des particules fines lors du trait), et une concentration des prédateurs (poissons, crabes) dans la « trace » laissée par les engins (effet attractif). Ces effets annexes du dragage ont également été observés en baie de Saint-Brieuc, lors des suivis de mars 1986 et 1987 (observations vidéo des fonds après le passage des dragues). Ils sont autant de causes supplémentaires de mortalité, pour les individus non capturés.



**Figure 14.** — Modèle synthétique du déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus* en baie de Saint-Brieuc. Facteurs et mécanismes régulant l'abondance et la croissance des pré-recrues.

*Modelling of pre-recruitment determinism in Pecten maximus from the Bay of Saint-Brieuc. Factors and processes regulating pre-recruits abundance and growth.*

(1) présente étude (present study); (2) Paulet, 1990; (3) Thouzeau, 1989; (4) Paulet et Fifas, 1989; (5) Dorange et Le Pennec, 1989; (6) Salaün *et al.*, sous presse; (7) Salaün, 1987; (8) Samain *et al.*, 1987; (9) Thouzeau, sous presse; (10) Thouzeau et Lehay, 1988; (11) Lehay, 1989; (12) Boucher 1985; (13) Boucher et Dao 1990; (14) Fifas *et al.*, 1990.

### Variabilité interannuelle des facteurs déterminant l'abondance des pré-recrues

Les facteurs ou mécanismes identifiés comme régulant l'abondance du pré-recrutement de *Pecten maximus* ont été regroupés (fig. 14). Le modèle inclut les facteurs identifiés pour la gamétogenèse et les phases pélagiques. Certains mécanismes régulateurs peuvent ne pas avoir été observés, tels des facteurs cycliques à périodicité de l'ordre de la décennie (Caddy, 1979). Les trois années d'étude diffèrent sensiblement pour l'hydrologie et les paramètres physico-chimiques du milieu. L'impact de ces facteurs sur les processus biologiques est ainsi clairement montré.

En 1985, un bon ensoleillement à la fin du printemps s'est traduit par un réchauffement rapide des eaux (associé à des teneurs en phytoplancton assez élevées), qui a provoqué une première ponte précoce et une saison de reproduction longue. Les eaux chaudes et l'absence de coups de vent pendant les phases pélagiques ont permis un développement larvaire rapide et une faible dérive résiduelle des larves, avec une localisation des pédivéligères sur des fonds propices à la fixation (excepté en fond de baie). Ce sont la fécondité réelle du stock de géniteurs et les interactions biotiques (intensité dépendant de la localisation des post-larves), qui ont principalement régulé l'abondance du pré-recrutement en 1985.

La forte anomalie thermique négative de 1986 a entraîné une gamétogenèse plus tardive, un resserrement de la période de ponte, et une diminution du nombre d'émissions, augmentant ainsi la probabilité d'inadéquation des processus physiques et biologiques (quant à la qualité des œufs émis et le devenir des larves). De fait, l'évolution lente de la température s'est traduite par une première ponte retardée, asynchrone, et de mauvaise qualité (Paulet, 1990). Une phase larvaire longue pour les individus issus de la ponte principale, et de forts vents de sud-ouest, ont provoqué une forte dérive résiduelle de la plupart des larves, en dehors de la zone de répartition principale (individus devenus « vagabonds » selon Sinclair, 1988). 1986 représente le cas le plus défavorable en termes de dérive larvaire, avec une conjonction des circulations résiduelles induites par la marée et le vent. Des conditions hydrodynamiques défavorables à l'établissement et à la survie des post-larves, une mauvaise croissance et une mortalité hivernale supposée élevée (les juvéniles étaient de petite taille), se sont soldées par une abondance à peu près nulle du pré-recrutement correspondant. En 1986, ce sont essentiellement les facteurs physiques (météorologiques et hydroclimat) qui ont régulé l'abondance de la classe d'âge.

L'année 1987 (intermédiaire entre les 2 années précédentes, quant aux densités de pré-recrues et à l'hydroclimat) a montré l'impact d'une discordance temporelle des processus physiques et biologiques, lors de la maturation des gamètes et du déclenchement de la première ponte. Cette dernière qui concernait la

totalité des géniteurs (Paulet, 1990) a fourni moins de 1 % des pré-recrues (contre 80 % en 1985), en raison d'une mauvaise qualité des œufs émis. D'autre part, la bonne croissance des post-larves et juvéniles en 1987, malgré une faible biomasse phytoplanctonique, conduit à s'interroger sur la nature des sources trophiques consommées par les pré-recrues.

### CONCLUSION

L'étude du déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus* permet d'envisager plusieurs applications ou recommandations en matière de gestion et d'aménagement des activités de pêche et d'aquaculture extensive dans la baie. La localisation des zones de fixation des groupes d'âge 0 début novembre, avant l'ouverture de la pêche, et la prise en compte de la répartition des groupes d'âge 1, devraient permettre une meilleure protection de la ressource par instauration de cantonnements interdits à la pêche. La fermeture des zones à fortes densités de pré-recrues permettrait de réduire la mortalité induite par la pêche des adultes sur les juvéniles. Cette notion de pêche tournante par assolement est également préconisée par Gales et Caddy (1975) et Caddy (1989) pour les gisements exploités de *Placopecten magellanicus*. D'autre part, la définition au cours de cette étude de sites privilégiés pour l'installation, la survie, et la croissance des pré-recrues, doit permettre l'instauration de zones ateliers protégées qui seront :

- des zones favorables à la croissance estivale des post-larves et juvéniles issus de la production naturelle (captage) ou artificielle (écloserie) de naissain. Les zones Sud Caffa et fond de baie sont propices à ce type de culture suspendue (eaux peu profondes, chaudes, situées en milieu abrité, et les plus riches en biomasse phytoplanctonique);
- ou des zones favorables au semis des juvéniles produits, le choix des sites devant privilégier la survie plutôt que la croissance des individus. Le secteur du Petit Léjon (eaux profondes à variations thermiques et agitation limitées; densités de compétiteurs et de prédateurs minimales) est celui ayant présenté les meilleurs taux de survie des juvéniles au cours des 3 années d'étude.

La mise à disposition, pour la gestion du stock, d'un indice fiable de pré-recrutement avant le premier hiver, permettra une gestion plus rationnelle (à plus long terme, 2 ans au lieu de 6 mois) de la ressource. L'estimation de la force d'une classe d'âge recrutée dès le 4<sup>e</sup> mois après les pontes, permettra d'atténuer l'impact d'une mauvaise année de reproduction sur l'abondance future du stock, par ajustement des quotas de pêche pour les 2 ou 3 campagnes à suivre. En matière de stratégie opérationnelle, l'estimation de l'abondance du groupe d'âge 0 sur le fond s'avère plus intéressante que le captage de naissain. L'acquisition des données est plus rapide (une mission de

15 jours contre 3 mois de suivi), moins fastidieuse (tri à la mer et non sous loupe binoculaire au laboratoire), et indépendante de l'hydroclimat contrairement au captage. Il est probable en effet, que le taux de fixation initial des post-larves et leur maintien dans les collecteurs, soient fonction de la turbulence des eaux (courants instantanés, agitation) au regard des faibles profondeurs de la baie.

Les applications à retenir de l'étude du captage de naissain, en termes d'amélioration des techniques ou de stratégie de production naturelle de naissain dans la baie, ont été exposées par Thouzeau (sous presse). L'optimisation du captage du naissain de *Pecten maximus* vise à augmenter le taux de fixation par collecteur, ainsi que la survie et la croissance des post-larves captées.

La transposition (en matière de gestion de stock ou d'aquaculture) des résultats acquis en baie de Saint-Brieuc, à d'autres stocks coquilliers, impose de tenir compte des caractéristiques hydrologiques (milieu ouvert ou semi-fermé comme la baie; profondeur des gisements; amplitude thermique; sources trophiques...), édaphiques (nature sédimentaire des fonds; envasement), et biologiques (modalités de la reproduction; survie et croissance des pré-recrues) de chaque site. La définition de ces variables reste un pré-requis indispensable à toute application directe (dans le cas d'un gisement présentant des caractéristiques similaires à celles de la baie) ou adaptée (biotopes différents), des connaissances acquises pour le gisement briochin. Les outils d'évaluation mis au point au cours de cette étude, n'en restent pas moins utilisables quelque soit le gisement considéré.

### Remerciements

Nous tenons à remercier Jean Boucher, Spiros Fifas, Didier Leahy, Yves-Marie Paulet et Mike Sinclair, pour leurs remarques et suggestions utiles à la rédaction de cet article.

### RÉFÉRENCES

- Antoine L., P. Arzel, A. Laurec, E. Morize, 1979. La croissance de la coquille Saint-Jacques *Pecten maximus* (L.) dans les divers gisements français. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 175, 85-90.
- Baird R. H., 1966. Note on a scallop (*Pecten maximus*) population in Holyhead harbour. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 46, 33-47.
- Bhattacharya C. G., 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics*, 23, 115-135.
- Boucher J., 1985. Caractéristiques dynamiques du cycle vital de la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*): hypothèses sur les stades critiques pour le recrutement. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer*, K23, 10 p.
- Boucher J., J. C. Dao, 1990. Repeuplement et forçage du recrutement de la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*). In: L'homme et les ressources halieutiques, J. P. Troadec, IFREMER ed., Nantes, 313-357.
- Brand A. R., J. D. Paul, J. N. Hoogesteger, 1980. Spat settlement of scallops *Chlamys opercularis* (L.) and *Pecten maximus* (L.) on artificial collectors. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 60, 379-389.
- Buestel D., A. Laurec, 1975. Croissance de la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*) en rade de Brest et en baie de Saint-Brieuc. *Haliotis*, 5, 173-177.
- Buestel D., P. Arzel, P. Cornillet, J.-C. Dao, 1977. La production de juvéniles de coquilles Saint-Jacques, *Pecten maximus* (L.). 3rd meeting ICES Working Group on Maricult., Brest, Actes de Colloques CNEXO, 4, 307-315.
- Buestel D., J.-C. Dao, 1979. Aquaculture extensive de la coquille Saint-Jacques : résultats d'un semis expérimental. *La Pêche Maritime*, 20 juin 1979, 361-365.
- Buestel D., J.-C. Dao, G. Lemarie, 1979. Collecte de naissain de Pectinidés en Bretagne. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 175, 80-84.
- Buestel D., F. Gohin, 1985. Estimation d'un stock naturel de coquille Saint-Jacques par une méthode combinant les dragages et la plongée. Traitement des résultats par une méthode géostatistique. Coun. Meet. Coun. Explor. Sea, K 18, 25 p. [mimeo].
- Buestel D., A. Gérard, A. Guenole, 1987. Croissance de différents lots de coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus*) en culture sur le fond dans la rade de Brest. *Haliotis*, 16, 463-477.
- Burnell G. M., 1983. Growth and reproduction of the scallop *Chlamys varia* (L.) on the west coast of Ireland. Ph. D. Thesis, Univ. College Galway, 295 p.
- Caddy J. F., 1971. Efficiency and selectivity of the Canadian offshore scallop dredge. Coun. Meet. Int. Coun. Explor. Sea, K25 [mimeo].
- Caddy J. F., 1973. Underwater observations on tracks of dredges and trawls and some effects of dredging on a scallop ground. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30, 173-180.
- Caddy J. F., 1979. Long-term trends and evidence for production cycles in the Bay of Fundy scallop fishery. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 175, 97-108.
- Caddy J. F., 1989. A perspective on the population dynamics and assessment of scallop fisheries, with special reference to the sea scallop, *Placopecten magellanicus* G. In: Mar. Invertebrate fisheries: their assessment and management. J. F. Caddy ed., FAO Rome, 559-589.
- Chapman C. J., J. Mason, J. A. M. Kinnear, 1977. Diving observations of the efficiency of dredges used in the

- Scottish fishery for the scallop *Pecten maximus* (L.). Scottish Fish., Res. Rep., **10**, 16 p.
- Comely C. A., 1972. Larval culture of the scallop *Pecten maximus* (L.). *J. Cons. int. Explor. Mer*, **34**, 365-378.
- Darc J., 1987. Settlement of scallop *Pecten maximus* (L.) spat on natural substrates off south-west England: the Hydroid connection. 6th Int. Pectinid workshop, Menai-Brige, 27 p. [mimeo].
- Dickie L. M., 1955. Fluctuations in abundance of the giant sea scallop, *Placopecten magellanicus* (G.), in the Digby area of the Bay of Fundy. *J. Fish. Res. Board Can.*, **12**, 797-856.
- Orange G., M. Le Pennec, 1989. Ultrastructural study of oogenesis and oocytic degeneration in *Pecten maximus* from the Bay of Saint-Brieuc. *Mar. Biol.*, **103**, 339-348.
- Eggleston D., 1962. Spat of the scallop *Pecten maximus* (L.) from off Port Erin, Isle of Man. Rep. Mar. Biol. Station, Port Erin, **74**, 29-32.
- Elmhirst R., 1945. Clam fishing in the firth of Clyde. *Trans. Bute Nat. Hist. Soc.*, **13**, 113-116.
- Elnor R. W., J. S. Jamieson, 1979. Predation of sea scallops, *Placopecten magellanicus*, by the rock crab, *Cancer irroratus*, and the American lobster, *Homarus americanus*. *J. Fish. Res. Board Can.*, **36**, 537-543.
- Fegan D. F., 1983. Scallop spat collection in the Oban area, 1982. 4th Int. Pectinid Workshop, Aberdeen, May 1983, 20 p. [mimeo].
- Fifas S., J. C. Dao, J. Boucher, 1990. Un modèle empirique du recrutement pour le stock de coquilles Saint-Jacques, *Pecten maximus* (L.) en baie de Saint-Brieuc (Manche, France). *Aquat. Living Resour.*, **3**, 13-28.
- Gales L. E., J. F. Caddy, 1975. YRAREA: a program to demonstrate effects of exploitation on a contagiously distributed shellfish population. Tech. Rep. Fish. Mar. Serv. Can., **582**, 79 p.
- Gillespie M. J. S., 1983. Results of recent pectinid R and D carried out at MFU, Ardtoe. 4th Int. Pectinid workshop, Aberdeen, 9 p. [mimeo].
- Gros P., J.-C. Cochard, 1978. Biologie de *Nyctiphanes couchii* (Crustacea Euphausiacea) dans le secteur nord du Golfe de Gascogne. *Ann. Inst. océanogr. Paris*, **54**, 25-46.
- Gruffydd L. L. D., R. A. Beaumont, 1972. A method for rearing *Pecten maximus* in the laboratory. *Mar. Biol.*, **15**, 350-355.
- Gruffydd L. L. D., D. J. W. Lanc, R. A. Beaumont, 1975. The glands of the larval foot in *Pecten maximus* (L.), and possible homologues in other bivalves. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **55**, 463-476.
- Gwyther D., D. Burgess, 1987. Abundance of scallops in Port Phillip Bay and prediction of yields for the 1987 season. Dept Conservation Forests and Lands, Victoria, Mar. Sci. Lab., Tech. Rep., **64**, 12 p.
- Hasselblad V., 1966. Estimation of parameters for a mixture of normal distributions. *Technometrics*, **8**, 431-441.
- Huelvan S., 1985. Variabilité génétique de populations de *Pecten maximus* (L.) en Bretagne. Thèse dr. 3<sup>e</sup> cycle, Univ. Bretagne Occidentale, Brest, 196 p.
- Laurec A., J.-C. Le Guen, 1981. Dynamique des populations marines exploitées. Tome I: Concepts et modèles. Rapp. scien. tech., CNEXO, **45**, 118 p.
- Lehay D., 1989. Étude de l'hydrologie et de l'hydrodynamique de la baie de Saint-Brieuc. Approche de l'influence de l'hydrodynamisme sur la coquille Saint-Jacques. Thèse dr., Univ. Bretagne Occidentale, Brest, 330 p.
- Le Pennec M., 1974. Morphogenèse de la coquille de *Pecten maximus* (L.) élevé au laboratoire. *Cah. Biol. Mar.*, **15**, 475-482.
- Lough R. G., P. C. Valentine, D. C. Potter, P. J. Auditore, G. R. Bolz, J. D. Neilson, R. I. Perry, 1989. Ecology and distribution of juvenile cod and haddock in relation to sediment type and bottom currents on eastern Georges Bank. *Mar. Ecol. Progr. ser.*, **56**, 1-12.
- Mason J., 1958. The breeding of the scallop *Pecten maximus* (L.), in Manx waters. *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **37**, 653-671.
- Mason J., C. J. Chapman, J. A. M. Kinnear, 1979. Population abundance and dredge efficiency studies on the scallop, *Pecten maximus* (L.). *Rapp. P.-V. Réunion. Cons. int. Explor. Mer*, **175**, 91-96.
- Menesguen A., L. Dreves, 1987. Sea-temperature anomalies and population dynamics variations: effect on growth and density of three Bivalve species. *Mar. Ecol. Progr. ser.*, **36**, 11-21.
- Minchin D., 1976. Pectinid settlement. 1st int. Pectinid workshop, Baltimore, Ireland, 11-16 May 1976, 21 p. [mimeo].
- Minchin D., 1981. The scallop, *Pecten maximus* in Mulroy bay. *Fish. Bull.*, Dublin, **1**, 21 p.
- Minchin D., 1984. Aspects of the biology of young scallops *Pecten maximus* (L.) about the Irish Coast. Ph. D. Thesis, Trinity College, Univ. Dublin, 125 p.
- Mohn R. K., G. Robert, D. L. Roddick, 1988. Georges Bank scallop stock assessment. Can. Atlantic Fisheries Scientific Advisory Committee (CAFSAC) Res. Doc., **88**, (3), 29 p.
- Naidu K. S., R. Scaplen, 1979. Settlement and survival of giant scallop *Placopecten magellanicus* larvae, on enclosed polyethylene film collectors. In: Advances in aquaculture, T. V. R. Pillay, W. A. Dill eds., Fishing News Books Ltd, Farnham, England, 379-381.
- Naidu K. S., S. J. Smith, 1982. A two-dimensional systematic survey of the Iceland scallop, *Chlamys islandica*, in the straight of Belle Isle. Can. Atlantic Fisheries Scientific Advisory Committee (CAFSAC) Res. Doc., **82** (4), 24 p.
- Olsen A. M., 1955. Underwater studies on the Tasmanian commercial scallop *Notovola meridionalis* (T.). *Austr. J. Mar. Freshwater Res.*, **6**, 392-409.
- Overholtz W. J., 1982. Long-term temporal perspectives of the demersal fish assemblages of Georges Bank with implications for management and modelling. Ph. D. Thesis, Oregon State Univ., Corvallis, Oregon, 243 p.
- Paulet Y. M., 1990. Rôle de la reproduction sur le déterminisme du recrutement chez *Pecten maximus* (L.) de la baie de Saint-Brieuc. Thèse dr. Univ. Bretagne Occidentale, Brest, 68 p. + Annexes.
- Paulet Y. M., S. Fifas, 1989. Étude de la fécondité potentielle de la coquille Saint-Jacques, *Pecten maximus*, en baie de Saint-Brieuc. *Halietis*, **19**, 275-285.
- Paulet Y. M., A. Lucas, A. Gérard, 1988. Reproduction and larval development in two *Pecten maximus* (L.)

- populations from Brittany. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **119**, 145-156.
- Pickett G. D., 1978. Spat collection on the English coast 1976-1978. 2nd Int. Pectinid Workshop, Brest, Mai 1978, 17 p. [mimeo].
- Robert G., M. J. Lundy, 1988. Gear performance in the Bay of Fundy scallop fishery. I. Preliminaries. Can. Atlantic Fisheries Scientific Advisory Committee (CAFSAC) Res. Doc., **88**, (19), 28 p.
- Roman G., J. Cano, 1987. Pectinid settlement on collectors in Malaga, S. E. Spain, in 1985. 6th Int. Pectinid workshop, Menai Bridge, Wales, 32 p. [mimeo].
- Round F. E., J. F. Sloenc, F. J. Ebling, J. A. Kitching, 1961. The ecology of Lough Ine X: the hydroid *Sertularia operculata* (L.) and its associated flora and fauna: effects of transference to sheltered water. *J. Ecol.*, **49**, 617-629.
- Salaün M., 1987. Influence des facteurs du milieu sur la nutrition des larves de Bivalves en baie de Saint-Brieuc. *Haliotis*, **16**, 209-220.
- Salaün M., J. Boucher, M. Le Pennec, sous presse. Prodissoconch as an indication of larval growth and viability in *Pecten maximus* (Mollusca: Bivalvia). *J. Shellfish Res.*
- Samain J. F., J.-C. Cochard, L. Chevolot, J. Y. Daniel, C. Jeanthon, J. R. Le Coz, Y. Marty, J. Moal, D. Prieur, M. Salaün, 1987. Effet de la qualité de l'eau sur la croissance larvaire de *Pecten maximus* en éclosion: observations préliminaires. *Haliotis*, **16**, 363-381.
- Scherrer B., 1983. Techniques de sondage en écologie. In: S. Frontier, Stratégies d'échantillonnage en écologie. Masson ed., Paris, Coll. Ecologie, **17**, 63-162.
- Serchuk F. M., P. W. Wood, J. A. Posgay, B. E. Brown, 1979. Assessment and status of sea scallop (*Placopecten magellanicus*) populations off the northeast coast of the United States. *Proc. Natl. Shellfish. Assoc.*, **69**, 161-191.
- Sinclair M., 1988. Marine populations. An essay on population regulation and speciation. Univ. Washington Press, Seattle, 252 p.
- Sinclair M., R. K. Mohn, G. Robert, D. L. Roddick, 1985. Considerations for the effective management of Atlantic scallops. *Can. Fish. Aquat. Sci., Res. Rep.*, **1382**, 113 p.
- Slater J., 1979. An investigation into the occurrence and development of Pectinid veligers at the Loch Ceann Traigh spat collection site. White Fish Authority, Field Rep., **782**, 17 p.
- Thouzeau G., sous presse. Experimental collection of post-larvae of *Pecten maximus* (Linné) and other benthic macrofaunal species in the Bay of Saint-Brieuc (France). I. Settlement patterns and biotic interactions among the species collected. II. Reproduction patterns and post-larval growth of 5 mollusc species. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*
- Thouzeau G., 1989. Déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus* (L.) en baie de Saint-Brieuc. Thèse dr., Univ. Bretagne Occidentale, Brest, 545 p.
- Thouzeau G., C. Hily, 1986. A.QUA.R.E.V.E. : une technique nouvelle d'échantillonnage quantitatif de la macrofaune épibenthique des fonds meubles. *Oceanol. Acta*, **9**, 509-513.
- Thouzeau G., D. Lchay, 1988. Variabilité spatio-temporelle de la distribution, de la croissance et de la survie des juvéniles de *Pecten maximus* (L.) issus des pontes 1985, en baie de Saint-Brieuc. *Oceanol. Acta*, **11**, 267-284.
- Vahl O., 1980. Seasonal variations in season and in the growth rate of the iceland scallop, *Chlamys islandica* (O. F. Müller) from Balsfjord, 70°N. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **48**, 195-204.
- Wallace J. C., T. G. Reinsnes, 1985. The significance of various environmental parameters for growth of the iceland scallop, *Chlamys islandica* (Pectinidae), in hanging culture. *Aquaculture*, **44**, 229-242.
- Wilson J. H., 1987. Spawning of *Pecten maximus* (Pectinidae) and the artificial collection of juveniles in two bays in the West of Ireland. *Aquaculture*, **61**, 99-111.
- Wolf M., 1987. Population dynamics of the Peruvian scallop, *Argopecten purpuratus*, during the El nino phenomenon of 1983. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44**, 1684-1691.
- Yamamoto G., 1964. Studies on the propagation of the scallop *Patinopecten yessoensis* (Jay) in Mutsu bay. *Fish. Res. Board Can., Trans. Series*, **1054**, 68 p.
- Young P. C., R. B. Martin, R. J. McLoughlin, G. West, 1990. Variability in spatfall and recruitment of commercial scallops (*Pecten fumatus*) in Bass Strait. In: Proceedings of the Australian Scallop workshop. M. L. C. Dredge, W. F. Zacharin, L. M. Joll eds., Tasmanian Government Print., Hobart, Australia, 80-91.