



Groupe d'Etude des Milieux Estuariens et Littoraux

115, quai Jeanne d'Arc
80230 Saint-Valery-sur-Somme
03-22-26-60-40
www.gemel.org

Etat de l'art sur la biologie des coques (*C. edule*), les causes de mortalité et les épisodes de mortalité sur le littoral des Hauts de France

Dans le cadre du projet MOCOPREVE

Rapport du GEMEL n°20-010 version finale
25 novembre 2020



Travail réalisé pour :



Mélanie ROCROY

Table des matières

Introduction.....	3
A- Etat de l'art de la biologie des coques	6
1) La productivité des coques.....	6
2) Classification des coques.....	7
3) Anatomie de la coque	7
4) Cycle de vie des coques.....	10
Reproduction.....	10
Pontes.....	10
Maturité sexuelle	11
Fécondation et recrutement : Cycle de vie	11
Stratégie de reproduction	12
Taux de mortalité	13
5) Croissance des coques.....	13
6) Milieu de vie et de développement	14
B- Causes de mortalité des coques.....	16
1) Conditions de l'environnement naturel	18
Température et Salinité	18
Qualité du substrat.....	19
Niveau marégraphique et limitation alimentaire	19
2) Facteurs biotiques	19
Prédation	19
Parasites	20
3) Dynamique de population.....	21
4) Facteurs anthropiques	22
C- Episodes de mortalité des coques dans les Hauts de France	24
1) 1900 à 1940 (Lambert, 1943): mise en place d'une réglementation de pêche des coques suite à une exploitation intensive.....	25
2) 1960 à 1988 (Desprez et <i>al.</i> , 1987a ; François Sueur, 1987 ; Desprez et <i>al.</i> , 1989 ; Ducrotoy et <i>al.</i> , 1987b) : Crise majeure liée aux vagues de froid et de chaleur.....	26

3) 1989 à 2009 (Desprez <i>et al.</i> , 1992 ; Rybarczyk <i>et al.</i> , 1999 ; Spilmont <i>et al.</i> , 2009) : Mise en évidence de phénomènes d'eutrophisation qui entraînent des mortalités massives	28
4) 2008 à 2020 (Bellamy <i>et al.</i> , 2008 ; Ruellet, 2012 et 2015 ; Rocroy, 2016, 2017 et 2018) : Impact de la bactérie <i>Vibrio aestuarianus</i> dans la perte des gisements de coques sur le littoral des Hauts-de-France	29
Conclusions.....	32
Bibliographie	34

Introduction

Entre continent et océan, en zone d'interaction entre l'eau douce et l'eau salée, les estuaires sont des lieux d'interface où de nombreux gradients spatiaux et temporels se manifestent et ce de manière souvent très marquée (Dalrymple et Choi, 2007 ; Wolanski, 2007). Les milieux estuariens sont complexes en raison d'un grand nombre de facteurs terrestres et marins intervenant dans leur fonctionnement.

A part le mélange entre eau douce et eau salée (pouvant donner lieu à tout un gradient de circulations qui peut aller d'une circulation avec un gradient de densité à une circulation homogène), les estuaires se caractérisent par une influence hydrodynamique mixte (houle et marée) dépendante du vent.

Les sédiments qui constituent les estuaires proviennent de deux sources différentes : l'une marine et l'autre fluviale.

Ces sédiments sont composés de graviers, de sables et de particules fines. Les sables se déplacent préférentiellement par charriage sur le fond. Les sédiments les plus fins caractérisent la totalité de la colonne d'eau. Ils sont transportés en suspension, ce qui leur permet d'être déposés sur les niveaux les plus hauts de l'estuaire, niveaux qui se trouvent à l'abri des houles et des forts courants générés par la marée ou par le vent.

Dans ces zones, les surfaces envasées offrent un substrat meuble, riche en matière organique, qui permet l'installation d'une faune très adaptée à un substrat physiquement contraignant. Les communautés qui y sont associées jouent un rôle important dans la structuration des sédiments (Pearson, 2001 ; Reise 2002) et dans les réseaux trophiques (Baird et Milne, 1981 ; Cloern, 1982 ; Levin *et al.*, 2001). Elles assurent de ce fait un rôle fondamental dans le recyclage des nutriments (Levin *et al.*, 2001) et influencent la distribution et l'abondance des consommateurs secondaires tels que les crustacés, poissons, oiseaux...(McLusky, 1981 ; McLusky et Elliot, 2004 ; van de Kam *et al.*, 2004).

Au sein du benthos, les mollusques bivalves constituent une composante importante de l'écosystème marin benthique (Dame, 2011 ; Berke *et al.*, 2012). C'est plus particulièrement une ressource alimentaire essentielle pour les juvéniles de poissons plats ou de crustacés et surtout pour un certain nombre d'espèces de limicoles (Moreira, 1995). Enfin, certaines espèces de bivalves sont une ressource économique, exploitées par les pêcheurs dans le cadre de la pêche professionnelle ou de loisir (van Gils *et al.*, 2006).

C'est le cas notamment de *Cerastoderma edule* (la coque) qui est souvent présente en grande quantité dans les zones côtières, les baies et les estuaires sableux (Tebble, 1966 ; Reise, 2003). On la trouve sur les façades Manche-Atlantique et Méditerranéenne, de la Norvège à l'Afrique de l'Ouest (Hayward et Ryland, 1995). La baie de Somme est depuis de nombreuses années le premier site français de production des coques (*C. edule*).

La baie de Somme est une vaste zone intertidale de 72 km² ouverte sur la Manche à l'Ouest (Figure 1).

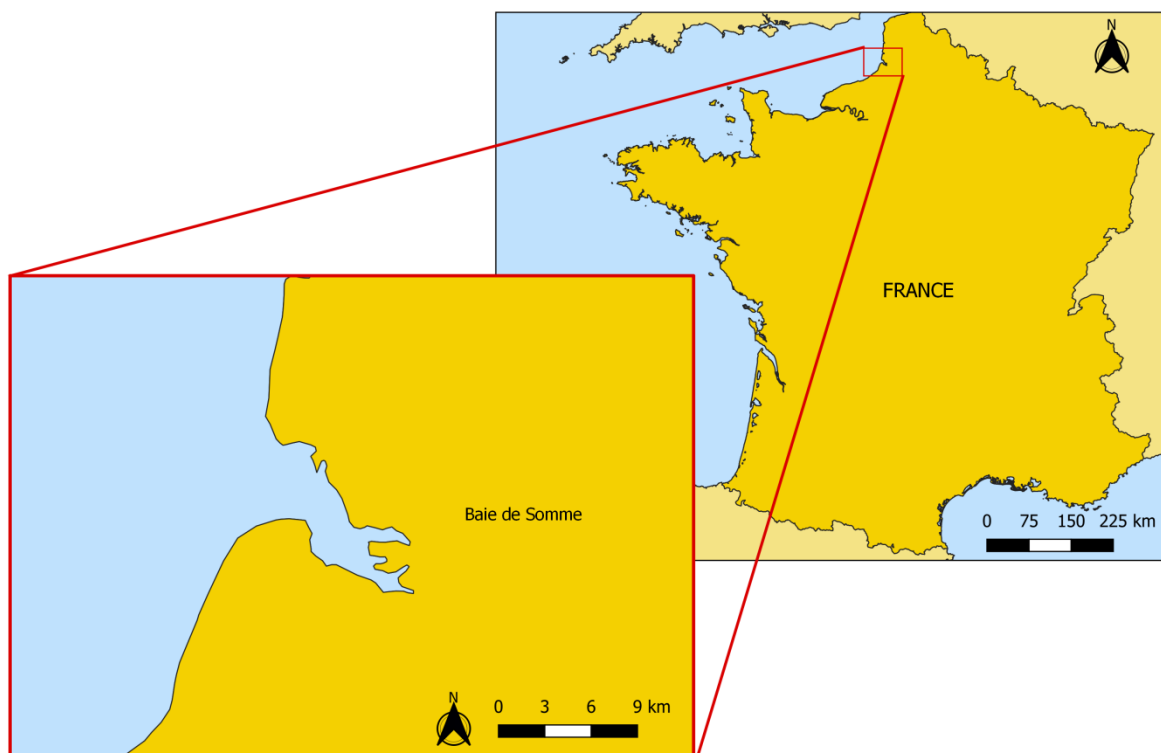


Figure 1 : Localisation de la baie de Somme en France

Compte tenu du faible débit de la Somme (5 à 60 m³/s) (Dupont, 1981) et, celui encore moindre de la Maye (*i.e.* petit cours d'eau qui se jette dans la baie), les apports continentaux en sédiments sont négligeables comparés aux apports marins. Les sédiments présents en baie de Somme sont donc majoritairement d'origine marine (Bastide, 2011).

Le fonctionnement de l'hydrodynamisme de la baie de Somme passe par un couloir de dérive littorale qui est animé principalement par la **marée** dont le marnage peut atteindre 11 mètres en vives eaux (Loquet, 2001), et le **vent** (les éventuelles houles).

- L'onde de marée dans la baie est dissymétrique, avec une asymétrie en faveur d'un flot rapide : 2,02 à 2,55 m/s durant 4 à 5 heures et un jusant plus lent : 1,29 à 2,09 m/s de 7 à 8 heures (Jouanneau, 2013). L'étale de pleine mer est quasiment inexistant tandis que l'étale de basse mer dure plusieurs heures.

- Devant le littoral de la Somme, les vents les plus fréquents viennent du secteur Sud-est, Ouest et Sud-Ouest, mais les vents les plus violents sont de secteur Sud-Ouest à Ouest-Nord-Ouest.

L'intensité et la direction de ces courants de marée sont évidemment fortement liées au marnage et aux conditions atmosphériques pouvant entraîner des phénomènes de surcotes.

Ces conditions impliquent un transfert des sédiments du large vers la baie, entraînant un ensablement important et le comblement avancé des estuaires picards (Anthony *et al.*, 2005). Le remplissage de la baie de Somme est fait principalement de sables fins homogènes dont la médiane est à 0,17 mm. Les sables sont moins fins à l'entrée de la baie (médiane à 0,24 mm) alors que la vase prédomine dans les mollières (plus de 70 %). Ces sables sont transportés une bonne partie du temps en suspension en raison d'une combinaison de forts courants et d'une granulométrie fine (SOGREAH, 1995).

En 2012, 2015 et 2018, des mortalités importantes de coques ont été signalées sur différents gisements français classés dont celui de la baie de Somme. Ces années-là, jusqu'à 80 % des coques sont mortes en quelques semaines dans les estuaires picards. Lors de ces mortalités anormales, le réseau REPAMO de l'IFREMER a été déclenché par les professionnels et des bactéries appartenant à l'espèce *Vibrio aestuarianus* ont été isolées des animaux moribonds. L'état de la recherche sur le sujet ne permet cependant pas d'imputer de façon certaine ces importantes mortalités à ces bactéries.

Par ailleurs, l'évolution des gisements de coques en baie de Somme, étudiée par le GEMEL depuis 1985, connaît d'importantes fluctuations en termes de dynamique de population, passant par des épisodes de mortalités qui ont été attribuées à différents facteurs selon les années (maladie, anoxie, fortes chaleurs, surpopulation,...). L'animal, comme son environnement, ont fait l'objet de nombreux travaux de recherche, que ce soit des thèses, des articles dans des revues à comité de lecture ou des rapports.

Le but de cette étude est de réaliser la synthèse des connaissances sur la biologie de la coque et sur les causes possibles de mortalité massive, en particulier dans les estuaires picards.

A- Etat de l'art de la biologie des coques

1) La productivité des coques

Les principaux gisements sont aux Pays-Bas (Waddenze, Zeelande), au Royaume-Uni (Wash, estuaire de la Tamise, baies de Horecambe et Caenarfon), en Espagne (Galice et côte méditerranéenne) et en France où elle est présente sur l'ensemble du littoral avec cependant des estuaires beaucoup plus productifs que d'autres comme la baie de Somme et la baie de Vilaine.

Ainsi, du nord au sud, les gisements les plus constants en France sont : région de Dunkerque, baie de Canche, baie d'Authie et baie de Somme, baie de Seine, baie des Veys, baie du Mont Saint-Michel, baie de Saint-Brieuc et de nombreuses anses de Bretagne Nord. Plus au sud, on les retrouve dans la baie de Vilaine, à la Baule et dans l'estuaire de Loire, les bassins de Marennes-Oléron et d'Arcachon (Figure 2) (Quéro et Vayne, 1998).

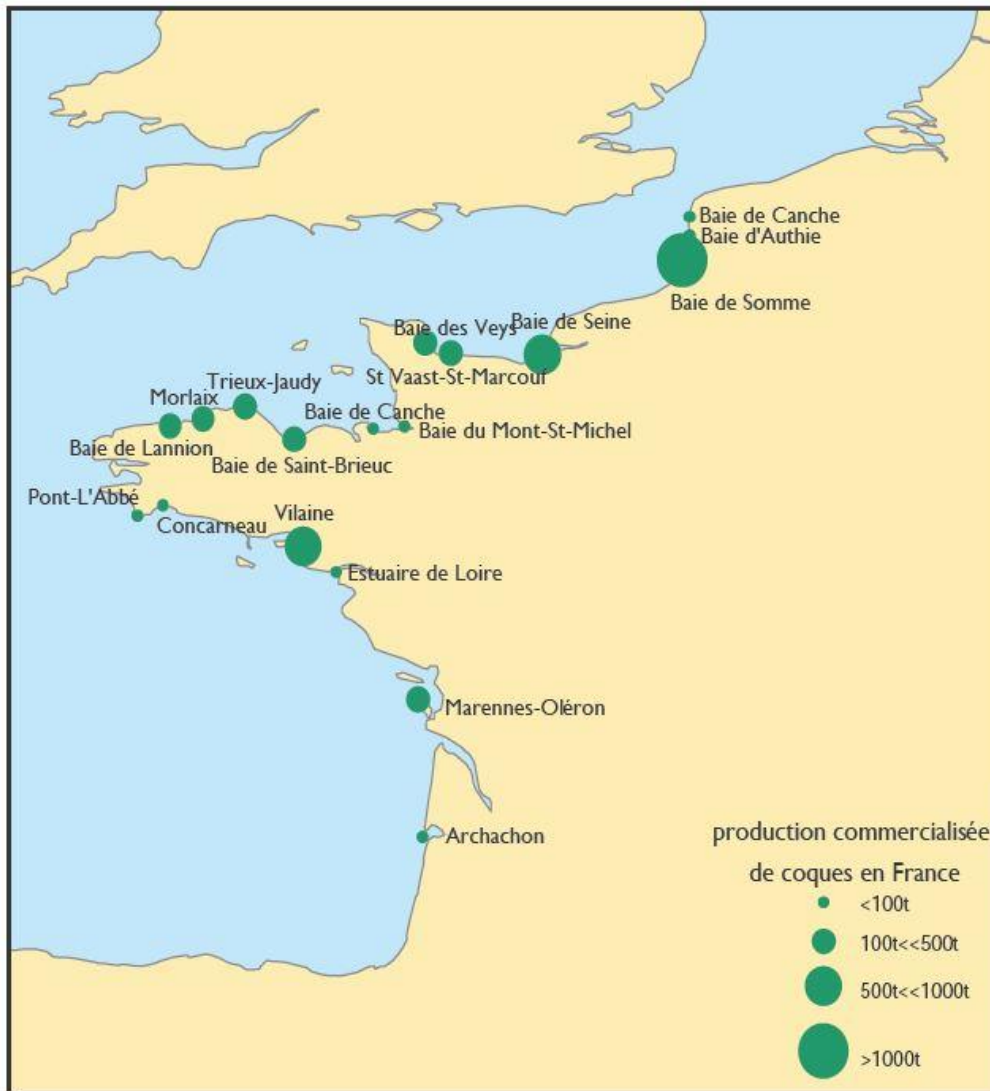


Figure 2 : Production des gisements de coques en France (D'après Quéro et Vayne, 1998)

En 2019, les gisements de coques des Hauts-de-France ont été très productifs (Rocroy, 2019 (a, b, c, d et f)). Cette situation exceptionnelle n'avait été référencée qu'une seule fois depuis 1913, année durant laquelle 20 000 tonnes de coques avaient été pêchées (Lambert, 1943). Des gisements de coques « éphémères » à Cayeux, Sainte-Cécile ou encore au large des côtes picardes ont été signalés en 2019 et début 2020 ; celui de Sainte-Cécile ayant même été exploité par les pêcheurs à pied professionnels.

2) Classification des coques

Les coques sont nommées de différentes manières selon les régions de France ou les pays. On les appelle : hénou dans les Hauts-de-France, bucarde, sourdon, rigadeau, maillot en Manche Atlantique ; bourdos, besourde, bigour, mourgue en Méditerranée (Lambert, 1943).

Les coques appartiennent à l'embranchement des Mollusques, comme l'ensemble des "coquillages" - 95 000 espèces -. Ce terme désigne des espèces caractérisées par un corps mou (*mollusca*). Ce sont des invertébrés sans squelette interne.

Embranchement : Mollusque

Classe : Bivalve

Ordre : *Veneroida*

Famille : *Cardiidae*

Genre : *Cerastoderma*

Espèce : *edule*

3) Anatomie de la coque

La coquille est formée de 2 valves égales, bombées, arrondies et globuleuses. Les valves sont dotées de 22 à 28 côtes radiales bien marquées croisées par des stries d'accroissement bien visibles. Leur couleur va de blanc à jaunâtre (Figure 3).



Figure 3 : Photographie de *Cerastoderma edule* en baie de Somme. Prélèvement sur le terrain par le GEMEL, 2019, maille du tamis = 10 mm (© GEMEL)

L'ouverture du bivalve est contrôlée par un ligament externe élastique visible sur la coquille et la fermeture, lorsqu'ils se contractent, par deux muscles adducteurs internes. Les empreintes de ces muscles sont nettement marquées sur la face interne des valves (Figure 4).

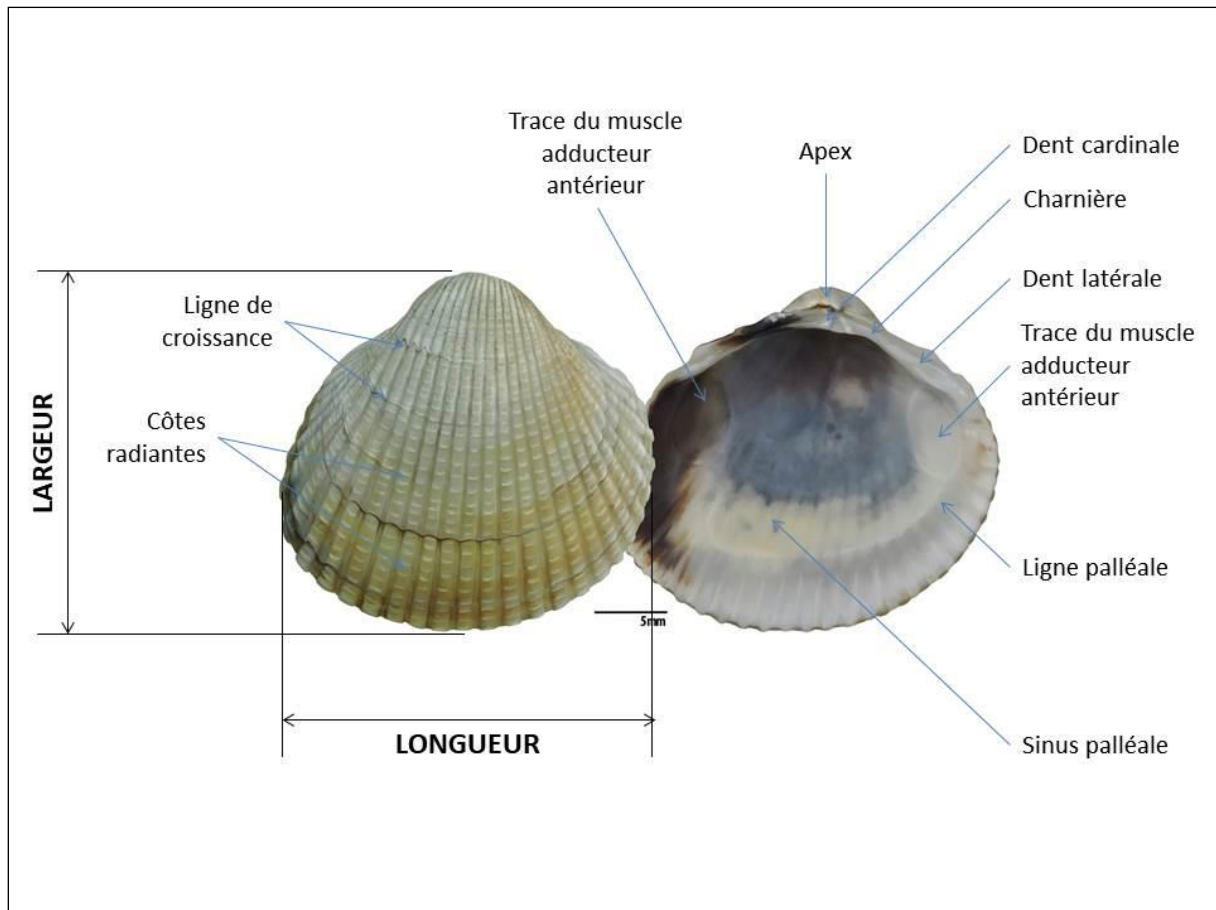


Figure 4 : Schéma de l'anatomie de la coquille de coque (*C. edule*) interne et externe (photo © Fernando Correia)

L'épaisseur de la coquille va en décroissant régulièrement depuis le sommet vers les bords. La taille de la coque (distance antéro-postérieure de la coquille) varie de 50 μm à 40 mm.

La coquille des coques est composée pour 95 % d'une fraction minérale et pour 5 % d'une fraction organique (Jacob *et al.*, 2008). Elle s'organise en 3 principales couches : le périostracum, l'ostracum et l'hypostracum élaborés dans différentes régions du manteau (Richardson *et al.*, 1980). Le calcium utilisé pour la sécrétion de la coquille n'est ni retrouvé dans la glande digestive, ni dans le manteau, il proviendrait directement de l'environnement et ne serait pas d'origine alimentaire (Richardson *et al.*, 1980). De plus, l'épaisseur de la coquille est inversement proportionnelle à la salinité (Neri *et al.*, 1979), c'est-à-dire que plus la salinité est grande, plus la coquille est fragile et fine.

Le pied est l'organe locomoteur, il est gros, long et coudé au milieu. La coque se sert de son pied pour se mouvoir et surtout pour s'enterrer. Le pied étiré s'enfonce dans le sable, puis, il épaisit son extrémité en se contractant exerçant ainsi une traction sur le corps qui est attiré vers cette extrémité. La contraction puis la brusque extension du pied permet à la coque de faire des « sauts ».

Le manteau, dont l'épiderme a sécrété la coquille, enveloppe complètement l'animal, ses bords forment deux tubes, les siphons (Figure 5). Lorsque la mer recouvre la coque, l'eau entre dans la cavité palléale par le siphon ventral, inhalant (toujours ouvert) qui porte de nombreux tentacules et sort par le siphon dorsal, exhalant (plus court, ouvert périodiquement).

C'est un suspensivore actif : il retient le plancton et l'oxygène contenu dans l'eau lorsqu'il passe à travers ses branchies et rejette ensuite l'eau et les excréments. Son volume de filtration varie de 1,6 litres en hiver (Blanchard, 1992) à 8,7 litres par heure et par gramme de chair sèche au printemps, en période de maturation maximale et de ponte (Deslous-Paoli *et al.*, 1987).

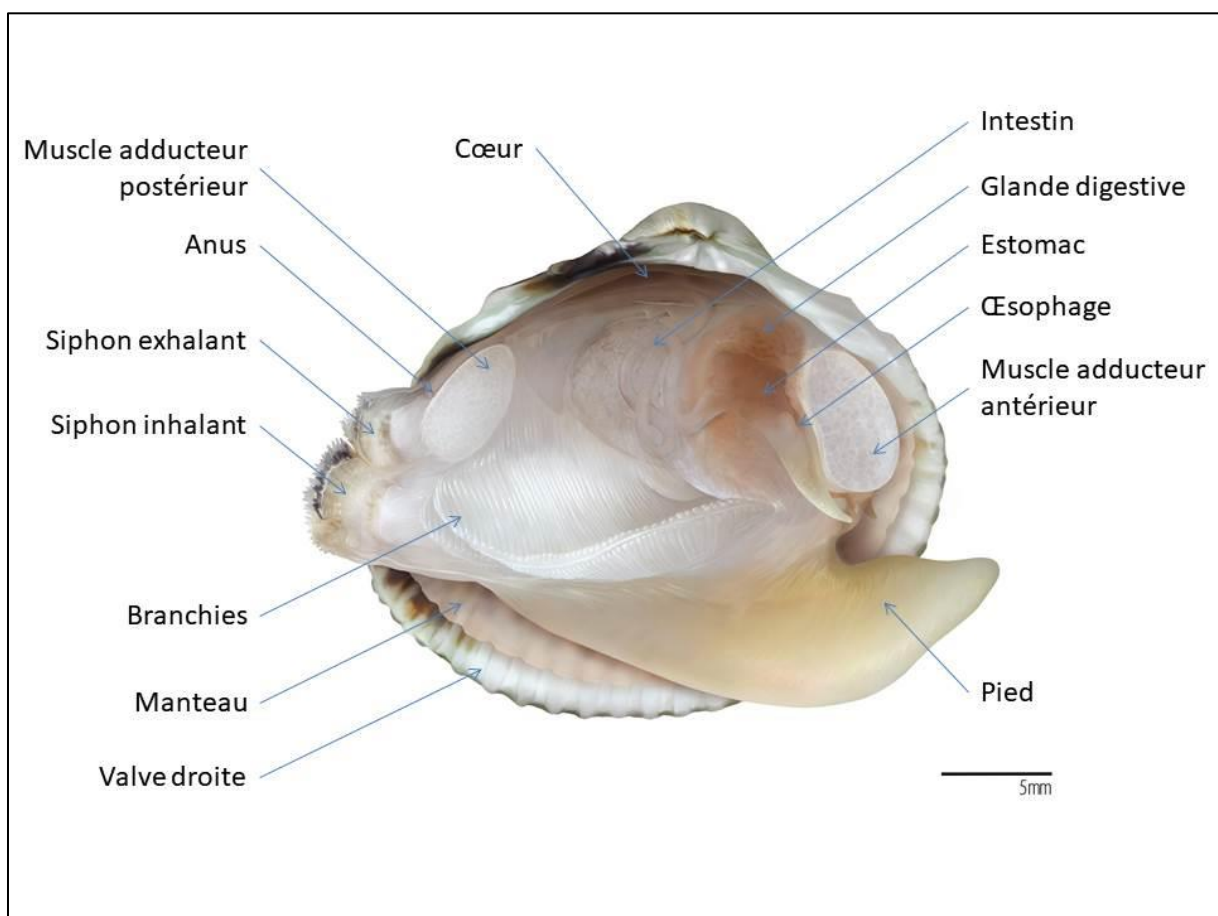


Figure 5 : Schéma de l'anatomie interne d'une coque (photo © Fernando Correia)

4) Cycle de vie des coques

Les coques vivent en moyenne 2 à 4 ans mais peuvent exceptionnellement atteindre 10 ans.

Reproduction

Les phénomènes liés à la reproduction sont induits par des modifications de l'environnement physique, parmi lesquelles les brusques réchauffements de l'air (plutôt qu'une valeur absolue de la température de l'air), mais aussi par un seuil de température de l'eau de 13°C (Boyden, 1972).

L'appareil génital est simple : les coques sont gonochoriques (sexes séparés). *Cerastoderma edule* est dioïque, les individus mâles sont moins nombreux que les femelles (Boyden, 1972, Kingston, 1974). Cela a été observé sur les effectifs de la baie de Somme (Desprez *et al.*, 1987) et indique que les mâles succombent plus rapidement et en plus grand nombre que les femelles lors des épisodes de mortalité, ce qui explique la proportion croissante de femelles.

Pontes

Les populations les plus septentrionales ont un cycle sexuel caractérisé par une ponte massive et un repos sexuel, tandis que les populations méridionales ont un cycle sans repos, comprenant plusieurs émissions de gamètes (Fernandez Castro et Le Pennec, 1987).

Les différentes phases de pontes qui peuvent être identifiées sont :

- Les pontes précoces en février-mars, qui concernent plutôt les individus plus âgés (Guillou *et al.*, 1990)
- Les pontes printanières (avril-juin) qui sont généralement les plus massives
- Les pontes estivales qui sont d'autant plus intenses que les pontes printanières ont été faibles
- Les pontes tardives automnales (fin septembre-novembre) qui sont toujours peu intenses.

Les coques du littoral des Hauts-de-France font partie des populations méridionales, il peut donc y avoir plusieurs pontes en cours d'année. Cela a été mis en évidence sur le gisement de Fort Mahon (Baie d'Authie) où 3 pontes durant l'année 2019 ont été observées (Rocroy *et al.*, 2019) ainsi qu'en baie de Somme où les périodes de recrutement des coques ont été déterminées (Ruellet, 2013 (a et b)) dans le cadre du projet COMORES réalisé par le GEMEL.

L'intensité d'une ponte est en général inversement liée à celle de la ponte précédente. En baie de Somme, l'intensité de la ponte d'automne est inversement liée à celle de la ponte estivale (Desprez *et al.*, 1987).

La littérature est unanime à reconnaître qu'un hiver rigoureux a une influence positive sur la ponte. Il stimule la reproduction en synchronisant les émissions de gamètes des deux sexes et en assurant une meilleure fertilité (Hancock, 1973). Il existe un ajustement des stratégies de reproduction des populations de coques face un environnement perturbé (Desprez *et al.*, 1987).

Maturité sexuelle

Il apparaît que les coques doivent mesurer au moins 13 mm pour être sexuellement matures (Desprez *et al.*, 1987). La maturité sexuelle semble dépendre plus de la taille que de l'âge des individus (Kristensen, 1958 ; Hancock et Franklin, 1972 ; Sauriau, 1992). Cette taille correspond à leur deuxième année de vie en Irlande du nord (Seed et Brown, 1977), mais certains auteurs ont pu observer une reproduction dès leur première année si leur croissance est très rapide (Seed et Brown, 1977).

Cela a été mis en évidence en baie de Somme où des individus âgés de quelques mois seulement se sont reproduits (Lemoine *et al.*, 1988).

Une castration parasitaire a été signalée par différents auteurs (Hancock et Urquhart, 1965 ; Boyden 1972 ; Lemoine *et al.*, 1988). Elle touche inégalement les individus d'une même population ; ce sont surtout les mâles âgés qui sont affectés.

Fécondation et recrutement : Cycle de vie

Le cycle de vie est représenté sur la Figure 6.

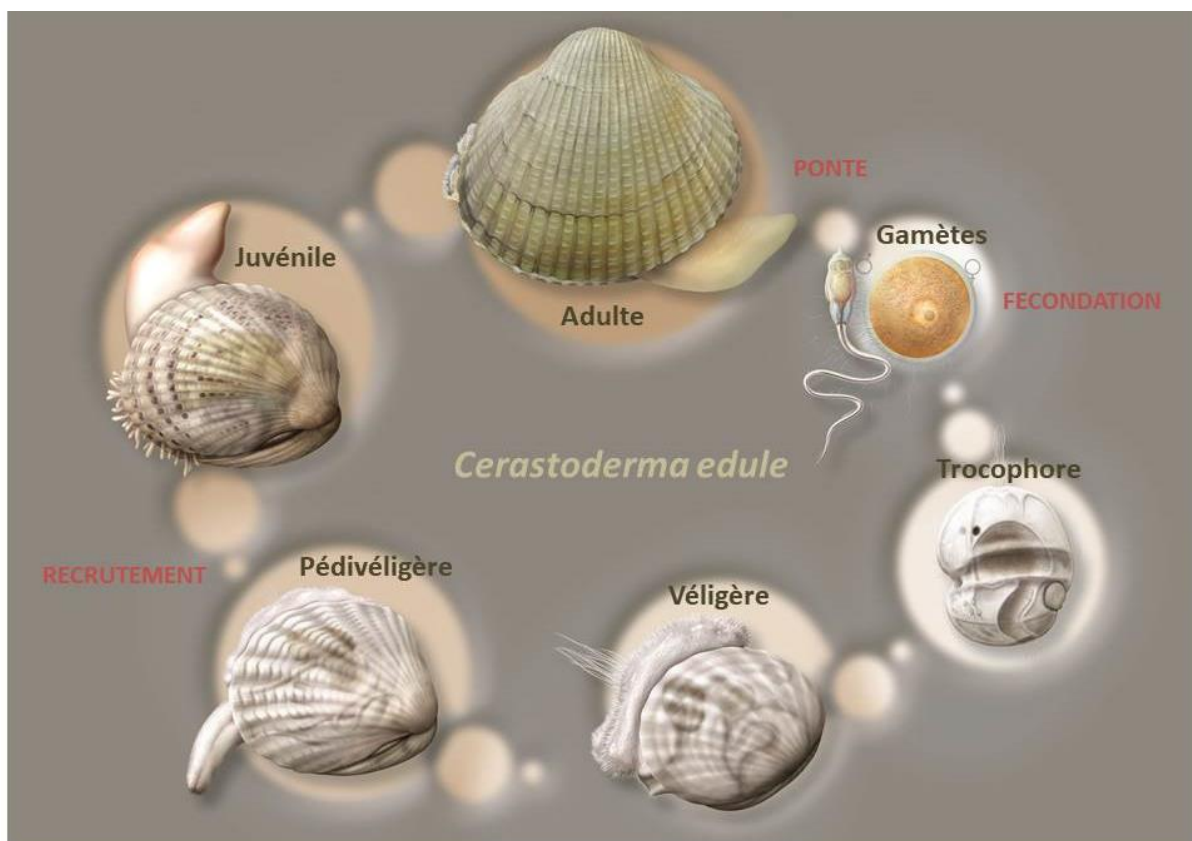


Figure 6 Cycle de vie de la coque *Cerastoderma edule* (© Fernando Correia)

La fécondation (*i.e.* rencontre des gamètes) et le développement se font dans l'eau, en liberté ; celle-ci fournit des larves « véligères » (Figure 7) qui nagent quelques temps près de la surface de l'eau et sont disséminées parfois assez loin par les courants de surface, les vents,...

La durée de vie libre planctonique dure 3 à 4 semaines, selon la température, pour une taille de 300 µm (Honkoop & Meer, 1997 ; Chicharo & Chicharo, 2001). Ensuite, la larve acquiert une coquille rudimentaire et un long pied vermiforme (= larve pédivéligère), elle tombe sur le fond et s'enfouit légèrement.

Il faudra 2 semaines de plus pour que le recrutement soit visible dans le sédiment, c'est-à-dire que les coques aient atteint la taille d'environ 2 mm (Baggerman, 1975). Les jeunes coques (Figure 7) vivent dans la couche superficielle du sédiment et peuvent être facilement entraînées par les mouvements de flux et de reflux et des accumulations peuvent être observées selon la pente du site.



Figure 7 : Photographie au microscope d'une larve véligère de coque (à gauche) et de jeunes coques de quelques millimètres (à droite) (©GEMEL)

Stratégie de reproduction

Quelle que soit la densité initiale des jeunes recrues, une chute brutale des effectifs est observée durant les toutes premières semaines. La stratégie de reproduction des coques est de type « r », c'est à dire basée sur la production d'un grand nombre de jeunes, le plus tôt possible, avec ordinairement une mortalité très élevée. C'est une adaptation aux milieux instables et imprévisibles tels que les habitats estuariens.

Taux de mortalité

Le taux de mortalité moyen interannuel est globalement constant au cours de la vie de la coque, entre 50 % et 70 % de l'effectif présent l'année précédente (Ponsero *et al.*, 2009). Le taux de mortalité calculé ici est dit total puisqu'il englobe toutes les causes de mortalité : naturelle ou anthropique.

Des épisodes de mortalité des coques peuvent survenir spécifiquement sur différentes phases du cycle de vie des individus. Ils empêchent alors le bon rétablissement du gisement.

C'est au moment du recrutement qu'apparaissent les indices les plus graves de perturbation de la dynamique de la coque en baie de Somme (Desprez *et al.*, 1987).

Un certain nombre de facteurs va affecter la croissance des coques :

- l'époque d'apparition des recrues qui dépend de la période de ponte,
- la localisation géographique (Hancock, 1967 ; Ducrotoy *et al.*, 1992),
- la température de l'eau (Smaal *et al.*, 1997),
- la disponibilité en nourriture qui dépend de la saison mais aussi de l'altimétrie de la station,
- la densité des coques (Jensen, 1993 ; De Montaudouin et Bachelet, 1996).

5) Croissance des coques

Comme pour la plupart des Bivalves, la croissance de la coque est très variable d'une région à l'autre. Cette variabilité est due à l'interaction de divers facteurs tels que : le niveau sur l'estran, la salinité, la disponibilité en nourriture, le substrat, la température, la densité et la compétition (West *et al.*, 1979). Les coques moins souvent émergées auront une croissance plus rapide. Kristensen (1958) considère qu'une durée minimum d'immersion de 5 heures par marée est nécessaire à une croissance normale.

La croissance est saisonnière : par exemple, en baie de Somme, comme au pays de Galles, elle débute en mai, puis est maximale de juin à août (en été). Il y a ensuite un ralentissement automnal et un arrêt hivernal (Desprez *et al.*, 1987 ; Seed et Brown, 1977 ; Hancock et Franklin, 1972). Les coques vont en général perdre du poids l'hiver et subir une mortalité importante en lien avec la rigueur de l'hiver. Des anneaux d'arrêt de croissance hivernale apparaissent lorsque la température de l'eau avoisine les 5°C.

La modélisation de la croissance des coques peut être ajustée au modèle saisonnalisé de Von Bertalanffy (1938) :

$$L(t) = L_{\infty} \left(1 - e^{-\left(K(t-t_0) + \frac{CK}{2\pi} \sin(2\pi(t-ts)) - \frac{CK}{2\pi} \sin(2\pi(t_0-ts))\right)} \right)$$

L_{∞} = asymptote de la courbe, elle est dénommée longueur maximale moyenne des coques,

K = le taux ou coefficient de croissance initial,

C = facteur de saisonnalité (la croissance est fortement ralentie à une période de l'année ; 0 correspondant à une absence de saisonnalité et 1 correspondant à un arrêt de croissance à une période de l'année),

ts = facteur qui permet de situer le ralentissement de la croissance en hiver ; $t=0$ au 1^{er} janvier),

$t0$ = date théorique de naissance (longueur nulle)

La taille des individus à la fin de leur première année de vie benthique (que l'on appelle groupe zéro : G0) varie entre 7,4 et 17,1 mm (Ducrotoy *et al.*, 1992).

Les histogrammes en classes de tailles sont généralement polymodaux avec un chevauchement des différentes cohortes pour les classes d'âges les plus élevées (Ramon, 2003 ; Ponsero *et al.*, 2009). Cela a été mis en évidence récemment en octobre 2019 par le GEMEL en baie d'Authie sur le gisement de coques de Fort Mahon (Rocroy *et al.*, 2020) (Figure 8).

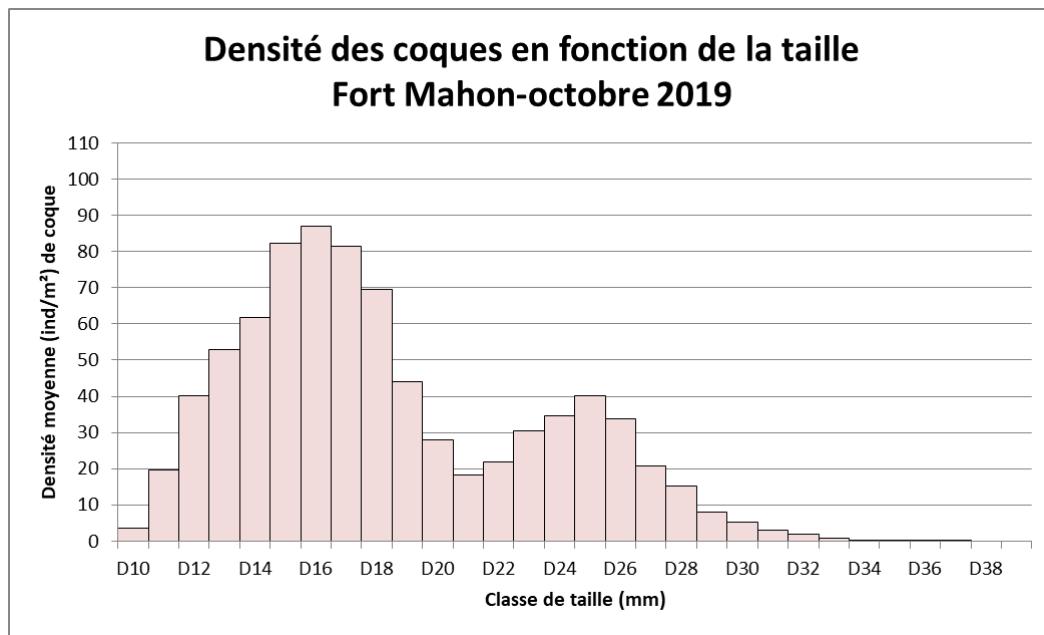


Figure 8 : Densités de coques par classe de taille à Fort Mahon, baie d'Authie en octobre 2019, illustrant 2 cohortes

6) Milieu de vie et de développement

Ce mollusque préfère :

- les terrains sablonneux du milieu intertidal (zone de balancement des marées) qui sont recouverts à chaque marée,
- les dépôts d'alluvions des embouchures de fleuves ou de rivières.

Il aime le sol des estuaires où l'eau, moins agitée qu'au large, dépose sur le fond une couche de sable et de vase mélangés. La coque s'enfouie dans le sol sur 2 à 3 cm et sort ses siphons pour recueillir la nourriture à l'extérieur lorsque la mer recouvre le sol. C'est une espèce ubiquiste qui se répartit des sables fins jusqu'aux vases sableuses, dont la granulométrie du sol dans lequel elle vit varie entre 100 et 400 μm (Guillou *et al.*, 1990) avec un *preferendum* à 150 μm . Ces particules fines permettent au sol de garder assez d'eau à marée basse pour résister au vent qui désagrège la couche de sable, essentielle à la survie des coques (Lemoine *et al.*, 1988).

La coque a la capacité de vivre avec de grandes différences de concentration de sel dans l'eau de 18 à 40 ‰ et un *optimum* entre 30 et 35 ‰ (Kingston, 1974 ; MarLIN, 2018). Le seuil critique létal se trouve sous 10 ‰ (Verdelhos *et al.*, 2015). C'est donc une espèce euryhaline (*i.e.* qui tolère une large gamme de variation de salinité) ce qui est typique des organismes vivants dans les estuaires.

B- Causes de mortalité des coques

Lorsque les conditions du milieu lui sont favorables, la coque peut atteindre de fortes biomasses sur de grandes étendues comme en 2019 en baie de Somme (Rocroy, 2019), mais elle peut également disparaître totalement ou voir ses effectifs diminuer de manière importante et durable (Franklin, 1972 ; Evans, 1977 ; West *et al.*, 1979).

Ces évolutions, irréversibles, peuvent être engendrées par une surexploitation des gisements et/ou par l'action de facteurs abiotiques (températures extrêmes, qualité du substrat ou de l'eau) ou biotiques (compétition, prédation). En raison de la forte variabilité naturelle du succès du recrutement et des taux de survie des coques, il peut être difficile de faire la différence entre la mortalité naturelle et les décès inhabituels.

Un modèle à 8 facteurs potentiels, qui peuvent influencer une mortalité massive et non naturelle des coques, a été décrit par Burdon *et al.* (2014) (Figure 9). Il s'agit de :

- la limitation en nourriture,
- la densité de coques,
- l'appauvrissement en oxygène (dû aux blooms de *Phaeocystis*),
- la température et la salinité,
- les parasites et agents pathogènes et commensaux,
- les substances toxiques et les polluants,
- la prédation,
- les modifications des sédiments et matières en suspension,
- les topographies et bathymétries du milieu.

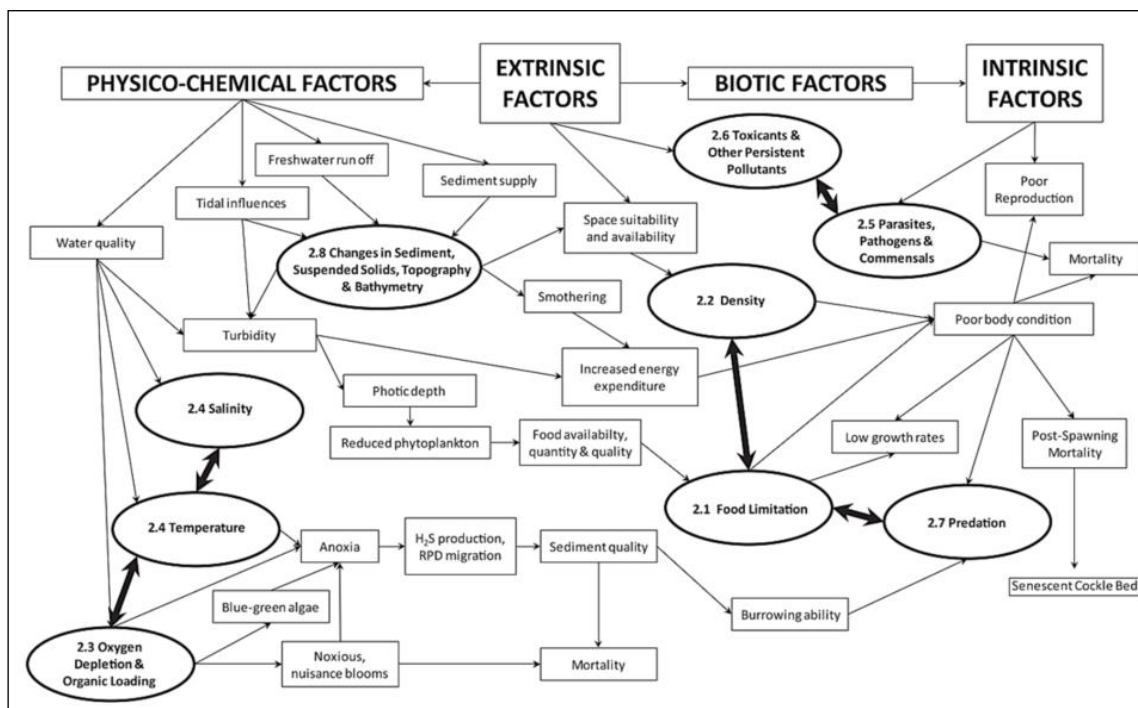


Figure 9 : Interactions entre les facteurs pouvant entraîner une mortalité massive de coques d'après le modèle de Burdon *et al.*, 2014.

Un unique facteur ne sera pas très impactant sur ces mollusques, mais leur synergie peut amplifier les épisodes de mortalité.

Même si la coque est très prolifique, de nombreux facteurs peuvent nuire à sa dynamique de population en termes de survie, de croissance, de reproduction et mettre en péril les gisements.

Différents facteurs influencent le cycle de vie de la coque (Bellamy *et al.*, 2009 ; Figure 10)

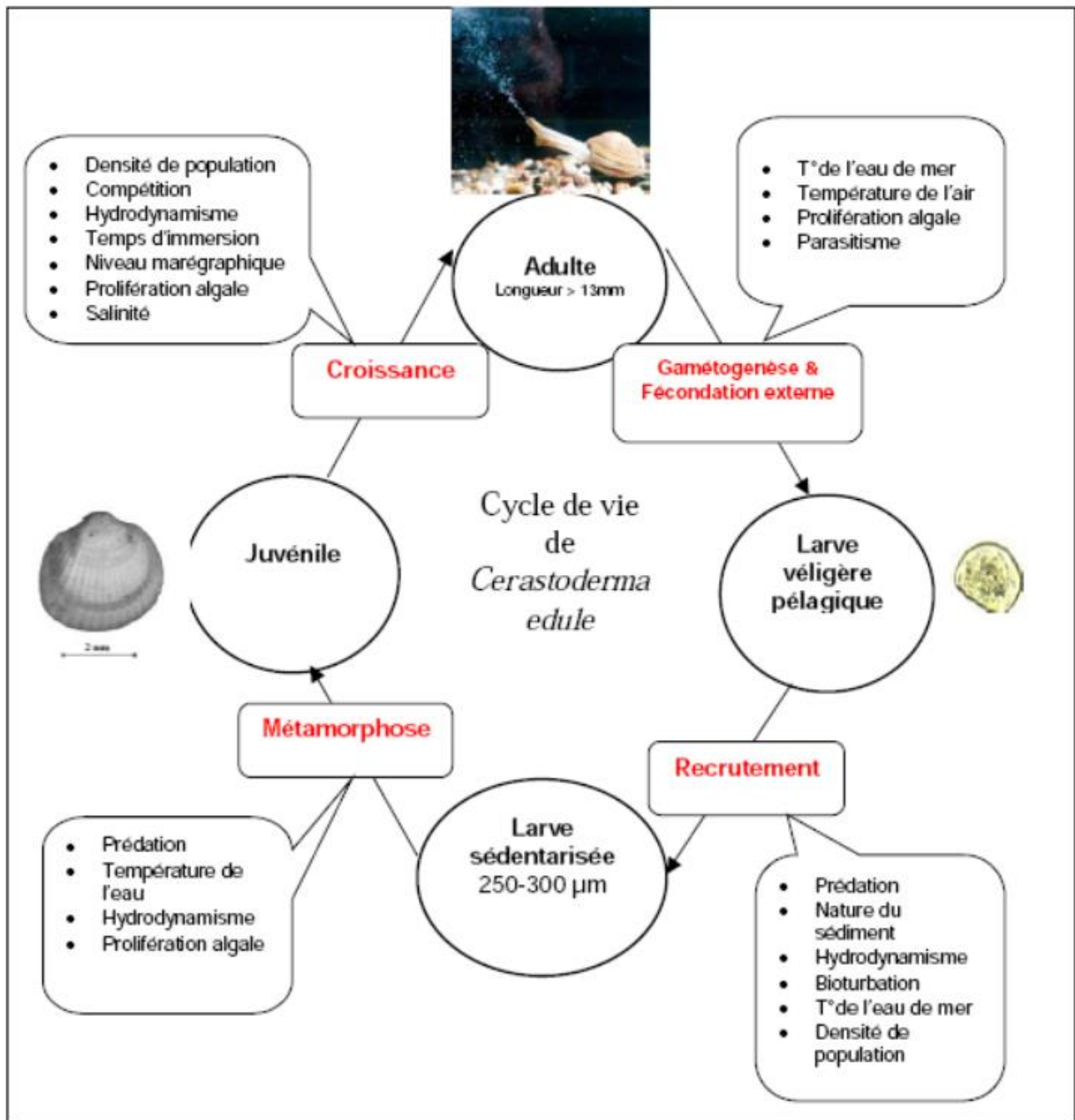


Figure 10 : Facteurs influençant les différentes étapes du cycle de vie de la coque, *Cerastoderma edule*. (d'après Bellamy *et al.*, 2009)

On peut regrouper ces facteurs en 4 grandes catégories :

- **Conditions de l'environnement naturel** : température (de l'eau et de l'air), salinité, substrat, bathymétrie, hydrodynamisme, niveau marégraphique, temps d'immersion...
- **Facteurs biotiques** : prédation, parasitisme, limitation de la nourriture,...
- **Dynamique de population** : mortalité naturelle, faible reproduction, faible croissance, faible vitalité, densité de coques...
- **Influences anthropiques** : pollution (dont prolifération algale = blooms)...

La mortalité des coques peut être le résultat de facteurs externes, notamment des facteurs physico-chimiques et biotiques tels que la concurrence pour la nourriture et l'espace, la mauvaise qualité de l'environnement ou l'élimination par les prédateurs. Les facteurs physiologiques internes peuvent également jouer un rôle et inclure les effets de la maladie, d'un mauvais état corporel et de la mortalité post-fraye. Les facteurs externes et internes qui peuvent affecter la santé et la survie des coques sont détaillés ci-après.

1) Conditions de l'environnement naturel

Tous les organismes vivent avec des seuils de tolérances pour chaque variable environnementale, comme la température et la salinité. Si ces variables augmentent ou diminuent, en dehors des limites de tolérance, les organismes subissent des effets néfastes sur leur santé ou leur cycle de développement (Wither *et al.*, 2012).

Température et Salinité

Après sa phase planctonique, la coque, pour se protéger de prédateurs et des vagues, s'enfouit dans les premiers centimètres du sédiment (à la verticale grâce à son pied). Elle est donc directement impactée par des hivers rigoureux ou des étés exceptionnellement chauds. Lorsque les températures ont atteint - 7°C en baie de Somme dans les années 85/86, une mortalité accrue des stocks en place a été observée (Desprez *et al.*, 1987). Cependant, le froid intense n'a pas d'influence négative sur la ponte : il stimule la reproduction (Hancock, 1973).

Kristensen (1958) a montré que le seuil de tolérance à une forte température était de 34°C et que le seuil léthal était à 36°C avec un optimum à 25°C. Dans cette étude, il a aussi été montré que le naissain compris entre 3 à 6 mm résistait mieux à de fortes températures que les adultes.

Les tempêtes peuvent aussi être la cause d'inondations, qui peuvent gravement affecter les coques par des changements drastiques de salinité : en apportant de l'eau douce la salinité va diminuer (Verdelhos *et al.*, 2015). En dessous du seuil de 10 ‰, la salinité est incompatible avec la survie des coques (Seed et Brown, 1977). De plus, l'épaisseur de la coquille est inversement proportionnelle à la salinité (Neri *et al.*, 1979), c'est-à-dire que plus la salinité est grande, plus la coquille est fragile et fine.

Qualité du substrat

La qualité du substrat est très importante dans le renouvellement des populations benthiques estuariennes, en particulier chez les bivalves (Ducrotoy *et al.*, 1987). Si le substrat évolue vers une distribution granulométrique non favorable, les gisements de coques même adultes peuvent disparaître (Franklin, 1972).

La survie des larves est aussi liée au substrat qui doit être en capacité de retenir l'eau et donc avoir une proportion adéquate de particules fines.

En baie de Somme, les sédiments sont fins et stables, mais s'il y a une perturbation et une évolution vers des sables grossiers, cela peut engendrer une élimination complète du gisement (Lafite, 1986). En conséquence, l'hydrodynamisme relié aux tempêtes a un rôle majeur sur les effectifs des jeunes recrues.

Niveau marégraphique et limitation alimentaire

Le niveau marégraphique où se trouvent les coques influe sur le temps d'immersion par les eaux marines. Les coques dépendent de l'accessibilité en oxygène dissous nécessaire à la respiration ainsi que du temps de nourrissage.

L'approvisionnement alimentaire est déterminé par trois facteurs principaux : la concentration de particules alimentaires dans l'eau, la vitesse de l'eau et le temps d'immersion (Kamermans, 1993). Une réduction significative du temps d'immersion (en raison de changements naturels ou anthropiques entraînant une localisation des coques sur des niveaux intertidaux plus élevés) réduit les taux de croissance des coques (Elliott, 1979). Cela se répercute sur le taux de mortalité ainsi que sur la fécondation et le recrutement des coques. L'optimum pour les coques est le niveau moyen de marées.

Étant donné la nature très productive des environnements estuariens (McLusky et Elliott, 2004), il est peu probable que la limitation des aliments entraîne des mortalités massives chez les coques et, par conséquent, à l'heure actuelle, ce facteur est considéré comme peu probable.

2) Facteurs biotiques

Prédation

Les principaux prédateurs de coques sont des oiseaux, des poissons, des crustacés tels que les crabes et les crevettes. Chaque espèce de prédateurs cible des tailles de coques spécifiques (Figure 11).

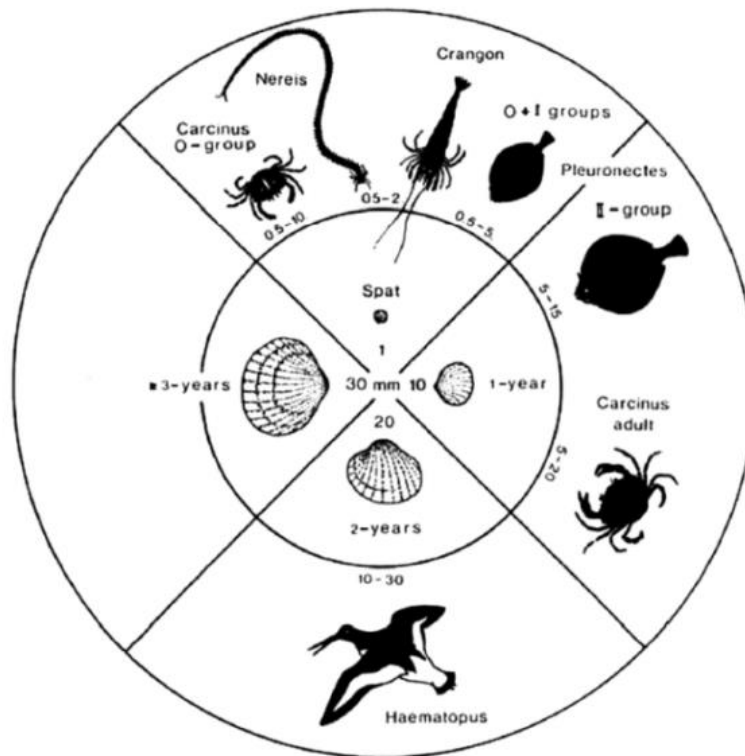


Figure 11 : Prédation des coques selon leur cycle de vie (d'après Burdon *et al.*, 2014)

Plusieurs auteurs se sont intéressés à la prédation qui intervient sur les juvéniles. En particulier, Reise (1985) et Triplet (1999) montrent clairement que la pression de prédation se concentre sur les premiers stades de développement de la coque et diminue progressivement au cours de la croissance. Les hivers rigoureux entraînent une diminution des populations de prédateurs épibenthiques de type crabe vert et crevette grise (Strasser *et al.*, 2003) favorisant ainsi la production de jeunes coques.

Parasites

Un large éventail de parasites, d'agents pathogènes biologiques et de commensaux affecte la santé individuelle et la population des coques, bien qu'il existe actuellement un manque de compréhension du lien entre l'infestation et la mortalité de masse (Longshaw et Malham, 2013). Il est probable que l'impact des parasites, des agents pathogènes et des commensaux peut indirectement contribuer à la mortalité de masse soit en affaiblissant les individus, soit en infectant des individus déjà stressés par un autre facteur ou une combinaison de facteurs.

Longshaw et Malham (2013) ont récemment passé en revue les parasites, les agents pathogènes et les commensaux des coques, dont ceux qui affectent *Cerastoderma edule*. Leur examen met en évidence un total de 50 parasites dont seulement certains sont impliqués dans des événements de mortalité.

Le macroparasite induisant la mortalité et le plus largement réparti dans les coques est *Gymnophallus choledochus* (trématode). Le microparasite inducteur de mortalité le plus récemment identifié est *Marteilia cochillia* (protozoaire), qui a été trouvé sur les côtes atlantiques et méditerranéennes d'Espagne (Carrasco *et al.*, 2013). En baie de Somme, il s'agit de *Vibrio aestuarianus* (bactérie). En effet, en 2012, 2015 et 2018, des mortalités importantes de coques (80 % du gisement) ont été constatées en quelques semaines sur les estuaires picards. Lors de ces mortalités anormales, le réseau REPAMO de l'IFREMER a été déclenché par les professionnels et des bactéries appartenant à l'espèce *Vibrio aestuarianus* ont été isolées des animaux moribonds.

3) Dynamique de population

La coque subit des cycles naturels, qui peuvent varier entre un et dix ans (Ducrotoy *et al.*, 1992). Ils sont régis par des périodes où les densités s'effondrent, se rétablissent et des phases plus constantes où les densités de coques plus élevées sont maintenues.

La densité a été décrite par de nombreux auteurs comme l'un des facteurs pouvant affecter à la fois la croissance et la mortalité des coques (et des autres bivalves). Malham *et al.* (2012), reconnaissent que le succès de la population de coques peut être influencé négativement par la compétition pour l'espace et la nourriture qui constituent des facteurs limitant pour la survie et la croissance des recrues (Franklin et Pickett, 1979). La monopolisation de l'espace par les coques adultes entraîne un manque d'espace disponible pour les recrues qui doivent s'installer ailleurs et par conséquent sur des secteurs potentiellement moins favorables.

Richardson *et al.* (1980) ont décrit l'influence de la densité sur la compétition pour l'espace, suggérant que les collisions entre individus à proximité immédiate font émerger les animaux à la surface des sédiments, ce qui les rend plus vulnérables aux prédateurs et plus sensibles aux conditions environnementales.

Des densités élevées de coques ont potentiellement un taux de croissance plus faible. Bien que les taux de croissance aient été affectés à la fois par la hauteur des marées (taux de croissance plus élevés à bas niveau d'eau) et par la densité (taux de croissance décroissants à mesure que la densité augmentait jusqu'à un point après lequel elle restait constante), aucune mortalité de masse n'a été observée (De Montaudouin et Bachelet, 1996).

Le cannibalisme, lorsque les coques adultes sont en grande densité, peut jouer un rôle important en réduisant la survie des larves et des jeunes recrues (Hancock, 1973). En effet, les adultes par leur activité de filtration consomment les larves qui sont donc perdues pour le renouvellement du stock.

En plus de cela, il y a une consommation accrue d'oxygène dans la couche limite du sédiment qui génère un risque d'anoxie (les coques sont des gros consommateurs d'oxygène) lorsque les densités sont très importantes.

4) Facteurs anthropiques

Les eaux usées domestiques et les eaux de ruissellement agricoles sont les principales sources de nutriments et de matières organiques dissoutes et particulaires dans les eaux estuariennes et côtières (Gray *et al.*, 2002). L'augmentation des charges de nutriments dans l'eau peut entraîner plusieurs signes et symptômes d'eutrophisation, dont l'un est la mortalité benthique (Elliott et de Jonge, 2002). Une réduction de la teneur en oxygène, conduisant potentiellement à une anoxie dans l'eau et les sédiments, a une influence majeure sur les coques et autres faunes benthiques. Un apport insuffisant d'oxygène dans la colonne d'eau génère des mortalités directes tandis qu'un manque d'oxygène dans le lit entraîne la migration de la couche de discontinuité potentielle redox, la séparation aérobie-anaérobie, vers la surface. Cela conduit au développement de populations macrobenthiques opportunistes et en conséquence à des changements le long du *continuum* Pearson et Rosenberg (Gray et Elliott, 2009).

Un effondrement de la population de coques dans la baie de Somme au cours de la période 1982 et 1985 est attribué à l'eutrophisation et à l'induction de l'anoxie (Desprez *et al.*, 1992 ; Rybarczyk, 1993). Les changements dans la communauté benthique sont résumés par une augmentation rapide de la densité du ver opportuniste *Pygospio elegans* (Spionidé) avec une absence de *Cerastoderma edule*. Le retour des coques (*C. edule*) est concomitant avec la disparition quasi complète du ver opportuniste.

Les Mollusques Bivalves marins, y compris les coques, sont bien connus pour être sensibles à une grande variété de substances toxiques directes présentes dans le milieu marin. Les substances toxiques peuvent influencer l'augmentation de l'incidence des maladies signalées chez les animaux marins, peut-être en induisant une immunosuppression qui, à son tour, compromettrait gravement la défense contre les parasites et les agents pathogènes (Wootton *et al.*, 2003).

En ce qui concerne les déchets dégradables, des mortalités massives de *Cerastoderma edule* ont été observées après un déversement majeur de pétrole, après l'échouement du Sea Empress en 1996 au large de la côte sud-ouest du pays de Galles (SEEEC, 1999). Parmi les polluants, les métaux lourds sont des contaminants dominants dans les environnements marins et estuariens et représentent un domaine de préoccupation croissant dans les domaines environnementaux. Bien que les substances toxiques et autres polluants persistants puissent nuire aux organismes marins, il existe peu de preuves indiquant qu'ils sont une cause directe de mortalité massive chez les coques.

C- Episodes de mortalité des coques dans les Hauts de France

Sur le littoral des Hauts-de-France, les principaux gisements de coques se trouvent dans les estuaires. On la trouve en quantités notables aux embouchures de la Canche, de l'Authie et de la Somme qui forment des estuaires de type « picard » grâce à leur hydrodynamisme (Figure 12). Par ailleurs, elle est plus rare sur la côte, bien que selon les années, des spots sont trouvés à Cayeux et à Quend-Plage comme en 2019 (année exceptionnelle pour la production de coques).

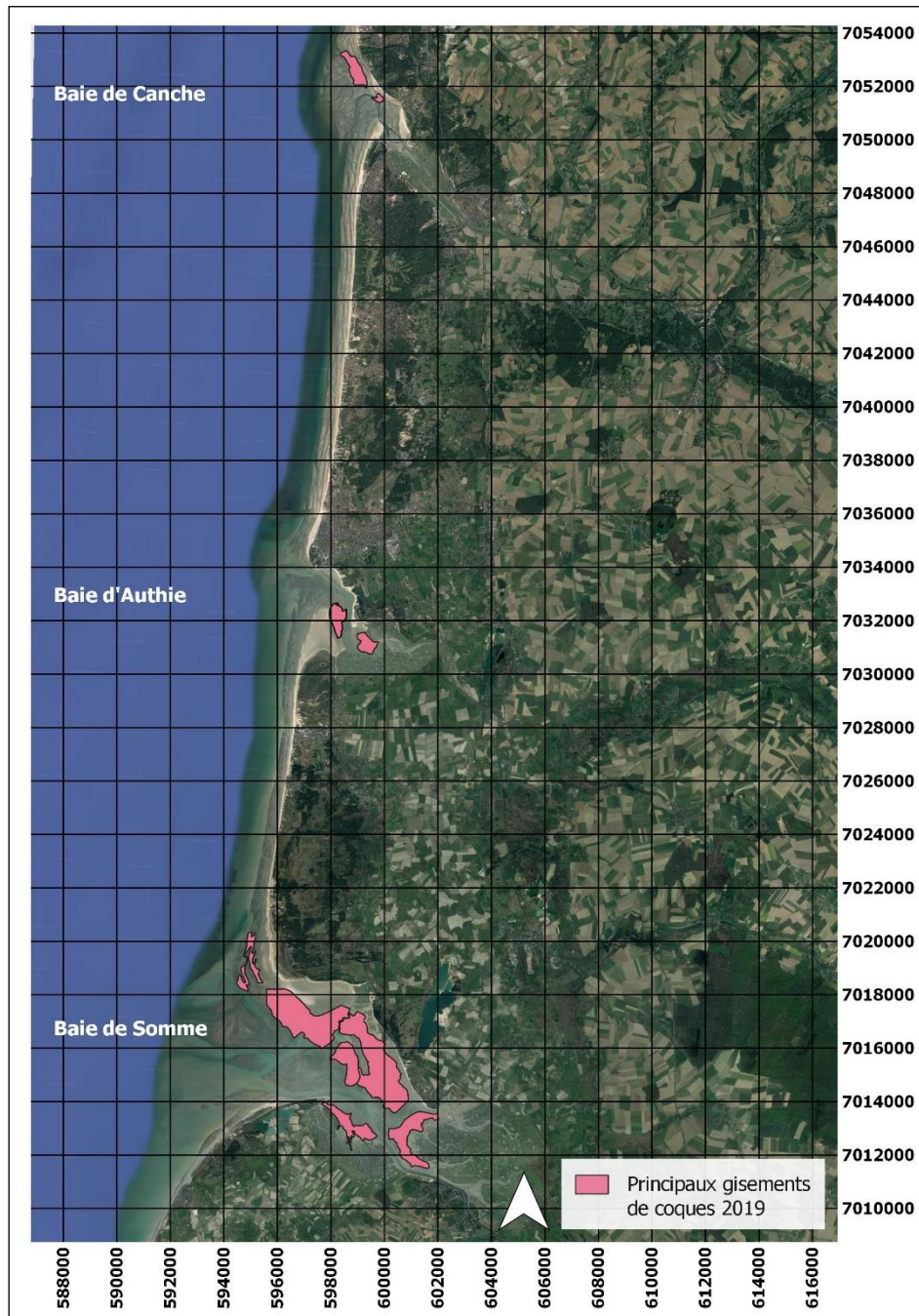


Figure 12 : Projection des principaux gisements de coques sur le littoral des Hauts-de-France, en 2019 (Lambert 93, en mètre) (© Gemel, source fond de carte : Ortho Littorale V2-MEDDE).

C'est dans ces sables vaseux que l'on retrouve les plus gros gisements de coques de France. Cependant, une très forte variation annuelle a généré des années fastes, ou miséreuses, dans la production de coques, posant la question de savoir si les gisements allaient perdurer dans le temps. Cette partie de la synthèse bibliographique est un bilan de la production de coques depuis les années 1900 jusqu'en 2020. L'accent est mis sur les épisodes de mortalité et leurs causes au sein des estuaires picards.

Au cours des années, différents suivis ont été réalisés sous l'égide des intervenants suivants et principalement du GEMEL :

- Lambert fait un bilan sur la production des gisements de coques entre 1902 et 1940 ;
- Desprez, Ducrotoy, Lemoine, Rybarczyk et Sueur qui en font la description entre 1960 et 1990 ;
- Bellamy en 2008 année à partir de laquelle le REPAMO (REseau de PAtologie des MOllusques) est mis en place ;
- Ruellet de 2009 à 2017
- Rocroy de 2017 à 2020.

1) 1900 à 1940 (Lambert, 1943): mise en place d'une réglementation de pêche des coques suite à une exploitation intensive

En 1902, la production de coques est de 8000 tonnes pêchées. Puis, elle augmente en 1903 et 1904 (10600 tonnes et 12500 tonnes respectivement), date à partir de laquelle la production de coques baisse jusqu'en 1910 pour tomber à 4464 tonnes en 1910. Plusieurs facteurs concomitants expliquent cette baisse de production : envahissement des sables, exploitation intensive et hivers rigoureux.

Pour protéger la ressource et les métiers qui en découlent, des arrêtés règlent la pêche en baie de Somme à partir de 1905. Ils interdisent de traverser les gisements de coques en voitures attelées et ferment la pêche de mai à août (période considérée comme étant la durée de ponte). En revanche, aucune règle n'est prononcée sur la taille de capture, ni sur un quota spécifique de pêche. C'est problématique puisque si l'on enlève toutes les coques en capacité de se reproduire avant de fermer la pêche, à quoi cela sert-il de protéger la reproduction ?

Puis en 1912 et 1913 de belles récoltes de coques (18 et 20000 tonnes) sont réalisées, avant un nouvel épisode d'épuisement du stock en 1914. La guerre réduit ensuite considérablement la pêche qui reprend dès le retour de la paix.

De bons rendements en 1919 et 1920 sont recensés pour s'amoindrir en 1921 (2560 tonnes). Cette baisse de rendement génère l'apparition du **décret du 18 mai 1921** qui fixe la taille marchande autorisée pour la pêche des coques à 25 mm, en deçà de laquelle il est interdit de récolter les bivalves.

1922 est de nouveau une année prospère avec 9600 tonnes de coques pêchées puis on retombe à 4400 tonnes en 1923. Les gisements trop exploités ont besoin de temps pour se renouveler, c'est pourquoi en 1931, une production « normale » oscille autour de 2500 tonnes de rendement.

En 1940, une nuée de pêcheurs s'abat sur les gisements de coques du littoral des Hauts-de-France. 690 autorisations sont délivrées, contre 40 à 50 au début des années 1900. Durant cette période, les réglementations ne sont plus respectées : fraude sur la dimension des coques, le nombre de fils des venettes ou sur leur grosseur. Suite à cela, une réglementation sur la quantité maximale par semaine de coques à extraire selon le nombre de pêcheurs est fixée.

Indépendamment des causes de destruction déjà énumérée, certaines sont spécifiques à la baie de Somme. Ce sont :

- **Les grands froids** : ils tuent les petites coques enfoncées peu profondément. En effet, l'eau de la baie peu salée (à cause de l'eau douce en amont provenant des rivières qui remplace l'eau de mer au jusant) peut à marée basse complètement geler les gisements de coques ;
- **La chaleur** : elle épuise les coques qui ne peuvent plus s'enfouir, et qui roulées par le flot, s'imprègnent de sable et finissent par mourir. Contrairement aux coques congelées qui reprennent ensuite leur vitalité ;
- **L'accès aux gisements des voitures attelées** : écrase de grosses quantités de coques par l'action des roues des voitures et des pieds des chevaux. L'interdiction réglementaire en vigueur, aux véhicules d'accéder aux gisements n'est pas respectée. Il est en effet difficile de respecter cette réglementation parce que la route est trop longue et la récolte trop lourde. Il est alors envisagé, afin de limiter cette perte de coques : (1) de jalonner des itinéraires et (2) d'indiquer de véritables routes, cheminements que les véhicules devraient suivre obligatoirement.

2) 1960 à 1988 (Desprez et al., 1987a ; François Sueur, 1987 ; Desprez et al., 1989 ; Ducrotoy et al., 1987b) : Crise majeure liée aux vagues de froid et de chaleur

L'hiver rigoureux de 1963 permet d'observer une diminution simultanée des productions de coques en baie de Somme et sur tous les gisements en Europe. Il est difficile de mettre en évidence les facteurs climatiques exceptionnels à l'échelle internationale.

Deux éléments permettent de mettre en évidence la diminution des stocks de coques en baie de Somme : l'évolution interannuelle du tonnage de coques commercialisables et celle des surfaces occupées par les populations de ce bivalve. D'importantes fluctuations interannuelles entre 1970 et 1990 caractérisent la récolte (Figure 13).

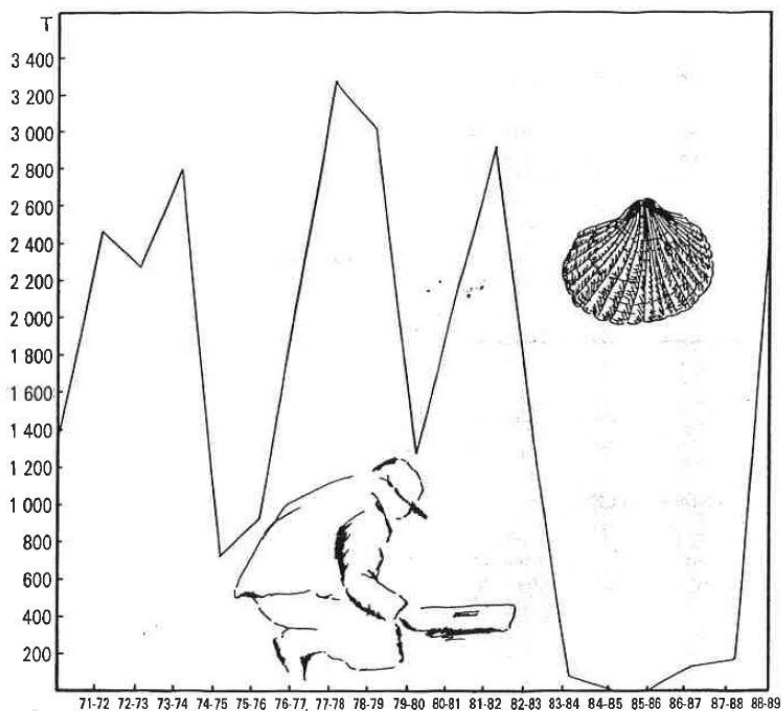


Figure 13 : Evolution interannuelle du tonnage de coques ramassées en baie de Somme en vue de leur commercialisation années 1971-1989 (Triplet, 1991)

Depuis 1971, la commercialisation des coques s'effectue après le passage dans une station d'épuration afin d'éviter tout risque de contamination virale ou bactériologique. Ce passage permet de connaître avec précision les tonnages de coques commercialisables.

En 1975-76, en baie de Somme comme au Pays de Galles, une nouvelle crise de la production de coques se produit alors qu'elle ne se retrouve pas sur les autres pays européens. On tombe à 600 tonnes de coques pêchées au lieu des 2500-3000 tonnes de production « normale ». S'en suit un réensemencement de naissain afin de faciliter la restauration des gisements de coques en baie de Somme puisque c'est au niveau du recrutement qu'apparaissent les indices les plus graves de perturbation de la dynamique des coques.

Durant les étés 1982 et 1983 en baie de Somme, on enregistre des *maxima* de températures de surface de sédiment qui atteignent 40°C. Ces années sont caractérisées par de fortes mortalités estivales d'adultes et par de très mauvais recrutements (Lemoine et *al.*, 1988). Une hypothèse de ces mauvais recrutements réside dans une mortalité importante des larves lors de leur implantation dans le sédiment. Les indices de conditions mettent en évidence qu'une ponte a bien lieu et donc que le problème vient après. De nombreux facteurs tant physiques (température, niveau marégraphiques, déshydratation du sédiment), que biologiques (compétition, consommation par les espèces suspensivores y compris les adultes de la même espèce), interviennent dans la mortalité des larves qui représentent une étape particulièrement critique du processus de recrutement des bivalves.

En 1984, on fait face à une nouvelle crise de la pêche, avec un effondrement des stocks de coques. On réalise alors la même démarche de réensemencement en naissain de coques qu'en 1976, mais il n'aboutit pas à une reconstitution des ressources. Même si le recrutement revient ensuite à la normale en 1985, il ne reste en été 1986 que de rares individus adultes (de taille inférieure à 25 mm).

Le trait le plus caractéristique de la dynamique de populations de coques de la baie de Somme de 1981 à 1986 est la mortalité alarmante des adultes en 1982 et 1983 et surtout celle des jeunes recrues nées en 1985 et 1986 empêchant tout rétablissement du gisement et par la suite toute perspective de retour à une exploitation « normale ».

De plus, les trois hivers de 1984-85, 1985-86, 1986-87 sont caractérisés par des vagues de froid durant plusieurs décades, inhabituelles pour la région. Cela nuit à la survie des populations de coques où environ 94 % des individus sont mourants. Ce qui rejoint les observations de Kristensen (1957) et Lemoine *et al.* (1988) qui signalaient que des températures inférieures à -7°C durant plusieurs jours affectaient gravement le bivalve.

En revanche, le froid n'a pas d'impact négatif sur la ponte puisqu'au contraire il stimule la production en synchronisant les émissions de gamètes des deux sexes et en assurant une meilleure fertilité (Hancock, 1972). La qualité des recrutements observés en 1985 et 1986 confirme pleinement ces conclusions.

Dès la mi-juillet 1987, une très forte mortalité des jeunes coques (taille comprise entre 6 et 8 mm de long) est constatée. La coquille de ces individus forme des accumulations au niveau des petites anses. Plusieurs hypothèses sont avancées face à cette forte mortalité : causes naturelles en relation avec les effectifs de coques présents très importants ; pollutions dont l'origine resterait à déterminer ; hydrodynamisme conséquent.

La saison 1988-1989 permet enfin une meilleure récolte (2400 tonnes).

3) 1989 à 2009 (Desprez *et al.*, 1992 ; Rybarczyk *et al.*, 1999 ; Spilmont *et al.*, 2009) : Mise en évidence de phénomènes d'eutrophisation qui entraînent des mortalités massives

La fin juin 1989 se caractérise par des mortalités massives de coques (l'odeur de putréfaction des chairs alarme les riverains de la baie). Ces mortalités sont localisées dans l'espace et le temps, cela suggère qu'elles ne sont pas dues à une perturbation climatique mais principalement à la qualité de l'eau. La proximité des arrivées d'eau douce par rapport aux zones touchées par la mortalité, laisse envisager un apport continental néfaste. Cependant, la concomitance avec les températures élevées au début de l'été est également à prendre en considération comme facteur amplificateur des mortalités.

Un phénomène d'eutrophisation sur le littoral picard permet d'entrevoir la possibilité d'une asphyxie par manque d'oxygène dans des lentilles d'eau qui se seraient déplacées au jusant. L'abondance du plancton à cette époque corrobore cette hypothèse, sachant que la dégradation de la matière organique en excès a pu favoriser une demande importante en gaz respiratoire. L'hypothèse d'eutrophisation formulée pour expliquer la crise est confirmée lors des études menées en 1989 sur la qualité physico chimique et bactériologique de l'eau dans le cadre du projet EXELSOM.

La coque est l'espèce en baie de Somme ayant le plus gros besoin en oxygène. Son métabolisme respiratoire est perturbé dès 25°C, ce qui indique qu'elle est sensible aux variations de la teneur en oxygène de l'eau (Wilson ,1997). Les causes d'asphyxie induisant une mortalité, peuvent être multiples : surdensité de coques, blooms phytoplanctoniques liés à un enrichissement en matière organique et nutriments (favorisés par une élévation des températures), eau pauvre en oxygène liée aux lentilles d'eau, ...

Dans son étude parut en 2009, Spilmont *et al.* montrent l'impact des blooms printaniers sur les communautés benthiques estuariennes. *Phaeocystis globosa* est l'une des trois espèces de *Phaeocystis* qui participent à la formation de blooms phytoplanctoniques qui bien que n'étant pas toxiques, affectent considérablement les processus biogéochimiques dans les sédiments de surface. Ces efflorescences sont souvent renforcées par l'eutrophisation. Au cours des suivis de 1999 à 2005, Spilmont observe en mai 2001 qu'il y a eu une très forte efflorescence en baie de Canche. Dans ces sédiments estuariens, l'impact le plus important est la formation d'une croûte à la surface des sédiments due au séchage de la mousse (produit de dégradation des cellules actives de *Phaeocystis*). Cela conduit à des conditions anoxiques dans les sédiments de surface et entraîne une mortalité élevée parmi la communauté benthique. Certains organismes ont également tendance à migrer vers le haut et sont alors directement accessibles au niveau trophique supérieur représenté par les oiseaux. Même si les coques ne sont pas ici clairement mentionnées, ce phénomène peut entraîner de la même façon leur mortalité.

4) 2008 à 2020 (Bellamy *et al.*, 2008 ; Ruellet, 2012 et 2015 ; Rocroy, 2016, 2017 et 2018) : Impact de la bactérie *Vibrio aestuarianus* dans la perte des gisements de coques sur le littoral des Hauts-de-France

On recense sur deux zones concentrées sur 2 ha, une mortalité élevée de coques en mai 2008. Elle est localisée dans deux secteurs à CH'4 et au Voie de Rue avec respectivement 99,7 % (individus de taille comprise entre 20 et 36 mm) et 93,2 % (individus de taille comprise entre 22 et 30 mm) de mortalité alors que la mortalité naturelle moyenne est estimée à environ 8,5 %.

Puis en juin 2008, une autre mortalité de coques adultes est déclarée sur le gisement du Crotoy. D'après les résultats du REPAMO (REseau de Pathologie des Mollusques), l'hypothèse infectieuse ne peut pas être retenue comme cause de cet épisode de mortalité parce qu'il n'y a pas de bactérie dans les coques testées. Le REPAMO, est un réseau de surveillance de l'état de santé des mollusques du littoral français métropolitain, qu'ils soient sur des gisements naturels ou en élevage. Il assure une mission réglementaire et une activité de service public déléguée par le Ministère de l'Agriculture et de la Pêche à travers la Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture (jusqu'au 30 juin 2008), puis de la DGAL (à partir du 1^{er} juillet 2008). Il répond aux exigences réglementaires, en particulier à celles de la Directive 2006/88/CE (entrant en vigueur le 1^{er} août 2008 et abrogeant à cette date les Directives 91/67/CEE et 95/70/CE) relative aux conditions de police sanitaire applicables aux animaux et aux produits d'aquaculture, et relative à la prévention de certaines maladies chez les animaux aquatiques et aux mesures de lutte contre ces maladies.

Les variations de production de coques entre 2010 et 2020 sont données dans le Tableau 1. On y constate un forte baisse en 2012-13 et en 2015-16.

Tableau 1 : Quantité de coques (en tonnes) déclarée pêchées en baie de Somme par les professionnel (Données AFMARES). Les saisons vont du 1^{er} mai de l'année N au 30 avril de l'année N+1.

Saisons	Pêche professionnelle de coques entre le 1er mai et le 30 avril (tonnes)
2010-2011	2912
2011-2012	1684
2012-2013	260
2013-2014	562
2014-2015	2023
2015-2016	281
2016-2017	Pas données
2017-2018	2915
2018-2019	741
2019-2020	4871

En effet, un autre épisode de mortalité a lieu entre le 15 et le 19 août 2012 durant lequel 80 à 99 % des coques meurent selon les secteurs de la baie de Somme. Cet épisode de mortalité est dû aux fortes chaleurs enregistrées pendant la ponte estivale, moment durant lequel les individus sont affaiblis. La mortalité touche toutes les classes de taille et donc tous les âges, impactant l'année 2013 car même si le gisement se régénère, les individus n'auront pas la taille exploitable. Ici encore des échantillons de coques sont envoyés au REPAMO. Des bactéries appartenant à l'espèce *Vibrio aestuarianus* ont été isolées de coques moribondes. Il s'agit d'une première détection de cette bactérie chez des coques en France. Toutes les coques contaminées ne meurent pas, mais elles deviennent instables et moins résistantes.

En 2015, il y a une grande prolifération du ver *Pygospio elegans* en baie de Somme sur les zones de CH'4 et du Crotoy. Les banquettes formées augmentent le niveau moyen du sol, rendant les zones peu propices à la croissance des coques, mais n'empêchant pas leur survie. Il n'y a pas de ponte printanière ce qui va engendrer des problèmes d'exploitabilité en 2016. On note un épisode de mortalité à CH'4 durant l'été (81 % des coques) due à *Vibrio aestuarianus*. Les gisements du Hourdel et du Crotoy sont inexploitablement parce que les densités de coques sont trop faibles.

L'attention est attirée sur le fait que la taille légale de capture des coques doit être supérieure ou égale à 30 mm dans la plus grande longueur. Mais vu les fortes mortalités de 2015, la question d'une taille légale de pêche à 27 mm est posée. C'est l'arrêté préfectoral du 10 octobre 2016 qui fait passer la taille légale de capture des coques à 27 mm.

Lors de la commission de visite du 6 juin 2016, une mortalité très élevée sur le gisement du Sud de la baie d'Authie (Fort Mahon) est constatée au cœur du gisement, là où les densités de coques sont très élevées. Cette mortalité fait l'objet d'une procédure REPAMO montrant que les causes ne sont ni virologiques, ni bactériologiques, mais plutôt dues à une très forte densité de coques dépassant la capacité de charge du milieu.

Le 22 mai 2017, jour de la commission de visite pour l'ouverture de la zone pour la pêche à pied sur le gisement du Sud de la baie d'Authie (Fort Mahon), un épisode de mortalité est à nouveau constaté. L'épisode de chaleur (environ 27°C) qui a lieu en amont couplé à une très forte densité de coques est certainement la cause de cette mortalité.

En 2018, du 14 au 20 mai, une hausse de la mortalité est constatée sur les gisements de la commune de Fort Mahon en Baie d'Authie (31 %) et sur la commune du Crotoy en Baie de Somme Nord. Durant cette semaine, des échantillons de coques saines et moribondes sont envoyés au REPAMO pour analyses : 8 coques sur 10 sont infectées par le *Vibrio aestuarianus*, probable raison de la mortalité, à laquelle s'ajoute pour Fort Mahon une densité trop importante de coques, arrivant probablement à la capacité de charge maximale de la zone. L'élément déclencheur de cet épisode de mortalité est certainement le pic de chaleur (environ 26°C) anormalement élevé pour la saison qui se produit en période de morte eau, c'est-à-dire que pour le secteur, la basse mer est aux heures où le soleil est au zénith.

Un autre épisode de mortalité sur le gisement du Fort Mahon se produit début août 2018, lié cette fois-ci à un phénomène d'eutrophisation durant lequel un développement d'algues vertes est observé.

Conclusions

La coque est une espèce ayant un fort intérêt écologique et se trouve au centre de chaînes trophiques complexes. En effet, ce bivalve qui consomme du plancton, de la matière organique en suspension ou des algues vertes est en même temps la proie de nombreux prédateurs dont des crustacés, des poissons (*e.g.* poissons plats), mais surtout des oiseaux et plus particulièrement des limicoles (Sanchez-Salazar *et al.*, 1987 ; Rolet *et al.*, 2014). De par sa position dans les chaînes trophiques, sa perte ou diminution pourrait engendrer des répercussions fortes sur ces prédateurs notamment les oiseaux (*e.g.* huître-pie ; Triplet *et al.*, 1999) et donc une perte de biodiversité à l'échelle locale.

Ce mollusque est précieux pour les pêcheries européennes, la production de capture atteignant plus de 100 000 tonnes par an dans les années 80 et au début des années 90. Cependant, la production de coques a depuis diminué, avec une récolte de 24 626 tonnes en 2017 en Europe (FAO, 2018). La taille et le taux de chair des coquillages se dégradent également sur certains gisements et engendrent une diminution de la qualité des coquillages, qui se répercute sur les prix de vente. Depuis plusieurs années, des épisodes de mortalités massives touchent de plus en plus de gisements. Les professionnels sont habitués à ces événements mais leur répétition fragilise l'activité.

En 1965, dans l'étude d'Hancock et Urquhart sur un gisement de coques exploité au Sud du Pays de Galles (Burry Inlet), les analyses montrent que sur une année, la mortalité totale du gisement est de 85 %, dont la perte due à la pêche n'est que de 14 %.

Les études menées précédemment par le GEMEL ont montré que l'exploitation traditionnelle du gisement de coques était favorable au site dans le sens où il limite la compétition intraspécifique pour l'espace. Autrement dit, les prélèvements par pêche permettent de réduire les effets négatifs d'une sur-densité d'individus adultes.

La fréquence des perturbations climatiques devrait augmenter au cours des prochaines décennies (Beniston *et al.*, 2007), ce qui est préoccupant pour les populations de coques. La distribution géographique de *C. edule* devrait se contracter en réponse au changement climatique (Singer *et al.*, 2017) et son aire de répartition pourrait se déplacer vers le nord en réponse à l'augmentation des températures (Verdelhos *et al.*, 2015).

Le changement climatique peut également avoir un impact sur les interactions parasite-hôte chez les animaux aquatiques, ce qui peut à son tour créer des problèmes en raison d'une cascade à travers les réseaux trophiques (Marcogliese, 2008).

Des changements dans la reproduction des coques ont déjà été observés du fait de la variabilité du climat : les hivers froids provoquant une accélération et un allongement de la durée de la gamétogenèse (Morgan *et al.*, 2013).

Le réchauffement climatique, en combinaison avec l'acidification des océans, c'est-à-dire avec une pCO₂ élevée, peut également réduire la vitalité de *C. edule* (Ong *et al.*, 2017) : une pCO₂ élevée diminue le pH de l'eau, ce qui entraîne de ce fait une baisse de la calcification de la coquille puisque le calcium de la coquille des coques provient directement de l'environnement et non de l'alimentation.

Il est essentiel de comprendre les changements à long terme des espèces pour élaborer des politiques et planifier des stratégies de conservation à long terme (Engelhard *et al.*, 2016). Il vaut mieux déterminer quand les mortalités se produisent avant qu'elles ne soient trop sévères, pour éviter les *scénarii* de gestion de crise (Patton *et al.*, 1998).

Bibliographie

- Anonyme, 1995. Etude sédimentologique de la Baie de Somme. Rapp. Conseil Général de la Somme. (Rapport pour le Conseil Général de la Somme). SOGREAH Ingénierie, Paris (France).
- Anthony, E., Marion, C., Bastide, J., Dobroniak, C., Dolique, F., Alain, T., 2005. Rapid “forced” sandy accretion of small macrotidal estuaries in Northern France : The Somme, Authie and Canche estuaries.
- Baggerman, B., 1954. Spatfall and Transport of *Cardium edule* L. Archives Néerlandaises de Zoologie 10, 315–342. <https://doi.org/10.1163/036551653X00042>
- Baird, D., Milne, H., 1981. Energy flow in the Ythan estuary, Aberdeenshire, Scotland. Estuarine, Coastal and Shelf Science 13, 455–472. [https://doi.org/10.1016/S0302-3524\(81\)80041-2](https://doi.org/10.1016/S0302-3524(81)80041-2)
- Bastide, J., 2011. Morphodynamique et enjeux d’aménagements des franges littorales d’un estuaire macrotidal tempéré : la baie de Somme, Picardie, France. (Thèse de Doctorat). Université du Littoral Côte d’Opale.
- Bellamy, E., Lefebvre, A., Mahé, K., 2008. Mortalité de Coques (*Cerastoderma edule*) observée en baie de Somme en mai 2008. 40.
- Bellamy, E., Lefebvre, A., Mahé, K., de Rafélis, M., 2009. Croissance de la coque (*Cerastoderma edule*) en baie de Somme. Morphométrie et marquage (No. RST/LER.BL/09.04). IFREMER, Boulogne-sur-Mer (France).
- Beniston, M., Stephenson, D.B., Christensen, O.B., Ferro, C.A.T., Frei, C., Goyette, S., Halsnaes, K., Holt, T., Jylhä, K., Koffi, B., Palutikof, J., Schöll, R., Semmler, T., Woth, K., 2007. Future extreme events in European climate: an exploration of regional climate model projections. Climatic Change 81, 71–95. <https://doi.org/10.1007/s10584-006-9226-z>
- Berke, S.K., Jablonski, D., Krug, A.Z., Roy, K., Tomasovych, A., 2013. Beyond Bergmann’s rule: size-latitude relationships in marine Bivalvia world-wide: Size-latitude trends in bivalves. Global Ecology and Biogeography 22, 173–183. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00775.x>
- Boyden, C.R., 1972. Relationship of Size to Age in the Cockles *Cerastoderma edule* and *Glaucum* from the River Crouch Estuary, Essex. Journal of Conchology 27, 475–489.
- Burdon, D., Callaway, R., Elliott, M., Smith, T., Wither, A., 2014. Mass mortalities in bivalve populations: A review of the edible cockle *Cerastoderma edule* (L.). Estuarine, Coastal and Shelf Science 150, 271–280.
- Carrasco, N., Hine, P.M., Durfort, M., Andree, K.B., Malchus, N., Lacuesta, B., González, M., Roque, A., Rodgers, C., Furones, M.D., 2013. *Marteilia cochillia* sp. nov., a new *Marteilia* species affecting the edible cockle *Cerastoderma edule* in European waters. Aquaculture 412–413, 223–230. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2013.07.027>

- Cloern, J., 1982. Does the Benthos Control Phytoplankton Biomass in South San Francisco Bay? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 9, 191–202. <https://doi.org/10.3354/meps009191>
- Dalrymple, R.W., Choi, K., 2007. Morphologic and facies trends through the fluvial–marine transition in tide-dominated depositional systems: A schematic framework for environmental and sequence-stratigraphic interpretation. *Earth-Science Reviews* 81, 135–174. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2006.10.002>
- Dame, R.F., 2011. *Ecology of Marine Bivalves: An Ecosystem Approach*, Second Edition, CRC Press. ed.
- de Montaudoin, X., Bachelet, G., 1996. Experimental evidence of complex interactions between biotic and abiotic factors in the dynamics of an intertidal population of the bivalve *Cerastoderma edule*. *Oceanologica Acta* 19, 449–463.
- Desprez, M., Ducrotoy, J.-P., Elkaïm, B., 1987. Crise de la production des coques (*Cerastoderma edule*) en baie de Somme. 1. Synthèse des connaissances biologiques. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 49, 215–230.
- Desprez, M., Rybarczyk, H., Wilson, J.G., Ducrotoy, J.-P., Sueur, F., Olivesi, R., Elkaim, B., 1992. Biological impact of eutrophication in the bay of Somme and the induction and impact of anoxia. *Netherlands Journal of Sea Research, Proceedings of the 26th European Marine Biology Symposium Biological Effects of Disturbances on Estuarine and Coastal Marine Environments* 30, 149–159. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(92\)90054-I](https://doi.org/10.1016/0077-7579(92)90054-I)
- Ducrotoy, J.-P., Desprez, M., Elkaïm, B., 1987. Crise de la production des coques (*Cerastoderma edule*) en Baie de Somme. II: Impact de la dynamique biosédimentaire. *Rev. trav. Inst. pêches marit* 49, 231–241.
- Ducrotoy, J.-P., Rybarczyk, H., Desprez, M., 1992. Approche de la dynamique de la matière organique dans un estuaire macrotidal : la baie de Somme. France (Rapport pour le Conseil Régional de Picardie No. 1), *Rapports Scientifiques du G.E.M.E.L. GEMEL, Saint-Valery-sur-Somme (France)*.
- Dupont, J.-P., 1981. Relations entre bios et phénomènes sédimentaires intertidaux : le modèle de la baie de Somme (Thèse de Doctorat). Université de Rouen - Haute-Normandie, Rouen (France).
- Edwards, R., White, I., 1999. The Sea Empress Oil Spill: Environmental Impact and Recovery. *International Oil Spill Conference Proceedings* 1999, 97–102. <https://doi.org/10.7901/2169-3358-1999-1-97>
- Elliott, M., Jonge, V.N. de, 2002. The management of nutrients and potential eutrophication in estuaries and other restricted water bodies. *Hydrobiologia*. <https://doi.org/10.1023/A:1020372316420>

- Engelhard, G.H., Thurstan, R.H., MacKenzie, B.R., Alleway, H.K., Bannister, R.C.A., Cardinale, M., Clarke, M.W., Currie, J.C., Fortibuoni, T., Holm, P., Holt, S.J., Mazzoldi, C., Pinnegar, J.K., Raicevich, S., Volckaert, F.A.M., Klein, E.S., Lescrauwaet, A.-K., 2016. ICES meets marine historical ecology: placing the history of fish and fisheries in current policy context. *ICES Journal of Marine Science : journal du conseil* 73, 1386–1403. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsv219>
- Evans, S., 1977. Growth, production, and biomass release of a non-stable population of *Cardium edule* L. (Bivalvia). *Zoon* 5, 133–141.
- FAO Fisheries & Aquaculture - Species Fact Sheets - *Cerastoderma edule* (Linnaeus, 1758) [WWW Document], n.d. URL <http://www.fao.org/fishery/species/3535/en> (accessed 4.9.20).
- Fernandez Castro, N., Le Pennec, M., 1987. Modalités de la reproduction de *Cerastoderma edule* dans le nord-Bretagne en 1986 et 1987. IFREMER.
- Franklin, A., 1972. The cockle and its fisheries. Ministry of Agriculture Fisheries and Food, Fisheries Laboratory, Burnham on Crouch, Essex.
- Franklin, A., Pickett, G.D., 1978. Studies on the indirect effects of fishing on stocks of cockles, *Cardium edule*, in the Thames Estuary and Wash. Great Britain Ministry of Agriculture, Fisheries and Food.
- Francois, C., Garcia, C., Arzul, I., Miossec, L., Joly, J.-P., Chollet, B., Ferrand, S., Robert, M., Omnes, E., Cobret, L., Tourbiez, D., Faury, N., Haffner, P., Saulnier, D., Pépin, J.-F., Renault, T., 2009. Bilan 2008 du réseau REPAMO - Réseau national de surveillance de la santé des mollusques marins. IFREMER.
- Garcia, C., François, C., Renault, T., Lupo, C., n.d. Compte-rendu des journées de la surveillance de la santé des mollusques marins 2013. 17.
- Gibson, R.N., 2001. *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review, Volume 39: An Annual Review*: CRC Press.
- Gray, J., Elliott, M., 2009. *Ecology of Marine Sediments: From Science to Management*.
- Gray, J.S., Wu, R.S., Or, Y.Y., 2002. Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. *Marine Ecology Progress Series* 238, 249–279. <https://doi.org/10.3354/meps238249>
- Guillou, J., Bachelet, G., Desprez, M., Ducrottoy, J.-P., Madani, I., Rybarczyk, H., Sauriau, P.-G., Sylvand, B., Elkaim, B., Glermarec, M., 1990. Les modalités de la reproduction de la coque (*Cerastoderma edule*) sur le littoral français de la Manche et de l'Atlantique. *Aquat. Living Resour.* 3, 29–41. <https://doi.org/10.1051/alr:1990003>
- Hancock, D.A., 1973. The relationship between stock and recruitment in exploited invertebrates. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. perm. int. Explor. Mer.* 164, 113–131.

- Hancock, D.A., Urquhart, A.E., 1965. The determination of natural mortality and its causes in an exploited population of cockles (*Cardium edule* L.) Fishery Invest. Lond. Ser. 2 24, 1–40.
- Hancock, D.A., 1967. Growth and Mesh Selection in the Edible Cockle (*Cardium edule* L.). Journal of Applied Ecology 4, 137–157. <https://doi.org/10.2307/2401414>
- Hancock, D.A., Franklin, A., 1972. Seasonal Changes in the Condition of the Edible Cockle (*Cardium edule* L.). Journal of Applied Ecology 9, 567–579. <https://doi.org/10.2307/2402454>
- Handbook of the Marine Fauna of North-West Europe, n.d. , Handbook of the Marine Fauna of North-West Europe. Oxford University Press.
- Jacob, D.E., Soldati, A.L., Wirth, R., Huth, J., Wehrmeister, U., Hofmeister, W., 2008. Nanostructure, composition and mechanisms of bivalve shell growth. Geochimica et Cosmochimica Acta 72, 5401–5415. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2008.08.019>
- Jensen, K.T., 1993. Density-dependent growth in cockles (*Cerastoderma edule*): evidence from interannual comparisons. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 73, 333–342. <https://doi.org/10.1017/S0025315400032896>
- Jouanneau, N., 2013. Caractérisation de la dispersion de traceurs passifs dans un écoulement côtier soumis à un régime macrotidal: Étude d’impact de la dynamique sur la qualité de l’eau le long du littoral du Nord-Pas de Calais et de la Picardie (Thèse de Doctorat). Université du Littoral Côte d’Opale.
- Kamermans, P., 1993. Food limitation in cockles (*Cerastoderma edule* (L.)): Influences of location on tidal flat and of nearby presence of mussel beds. Netherlands Journal of Sea Research 31, 71–81. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(93\)90019-0](https://doi.org/10.1016/0077-7579(93)90019-0)
- Kingston, P., 1974. Some Observations on the Effects of Temperature and Salinity Upon the Growth of *Cardium Edule* and *Cardium Glaucum* Larvae in the Laboratory. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 54, 309–317. <https://doi.org/10.1017/S0025315400058562>
- Kristensen, I., 1958. Differences in Density and Growth in a Cockle Population in the Dutch Wadden Sea. Archives Néerlandaises de Zoologie 12, 351–453. <https://doi.org/10.1163/036551658X00038>.
- Lafite, R., 1986. Etude sédimentologique de la baie de Somme.
- Lambert, L., 1943. La coque (*Cardium edule* L). Revue des Travaux de l’Institut des Pêches Maritimes 13.
- Lemoine, M., Desprez, M., Ducrotoy, J.-P., 1988. Exploitation des ressources en bivalves de la baie de Somme : Aménagement de la pêche à pied et état de la ressource en coques, IFREMER, GEMEL. ed.

- Levin, L.A., Boesch, D.F., Covich, A., Dahm, C.N., Erseus, C., Ewel, K.C., Kneib, R.T., Moldenke, A., Palmer, M.A., Snelgrove, P., Strayer, D., Weslawski, J.M., 2001. The function of marine critical transition zones and the importance of sediment biodiversity. *Ecosystems*.
- Longshaw, M., Malham, S., 2015. A review of the infectious agents, parasites, pathogens and commensals of European cockles (*Cerastoderma edule* and *C.glaucum*). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 93, 227–247.
- Loquet, N., 2001. Dynamique des échanges et modélisation de la production primaire dans un écosystème côtier macrotidal en Manche orientale. La Baie de Somme (Thèse de Doctorat). Université Paris VI, Paris (France).
- MacKenzie, C.L., Burrell, V.G., Rosenfield, A., Hobart, W.L., 1997. The History, Present Condition, and Future of the Molluscan Fisheries of North and Central America and Europe. *Technical Reports of the Fishery Bulletin*. 3, 244.
- Malham, S.K., Hutchinson, T.H., Longshaw, M., 2012. A review of the biology of European cockles (*Cerastoderma spp.*). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 92, 1563–1577. <https://doi.org/10.1017/S0025315412000355>
- Marcogliese, D.J., 2008. The impact of climate change on the parasites and infectious diseases of aquatic animals. *Rev. - Off. Int. Epizoot.* 27, 467–484.
- McLusky, D.S., 1981. *The Estuarine Ecosystem (Tertiary Level Biology)* - AbeBooks - McLusky, Donald S: 0216911168.
- McLusky, D.S., Elliott, M., 2004. *The Estuarine Ecosystem: Ecology, Threats and Management*, Third Edition. ed. Oxford University Press, Oxford, New York.
- Moreira, F., 1995. The winter feeding ecology of Avocets *Recurvirostra avosetta* on intertidal areas. I. Feeding strategies. *Ibis* 137, 92–98. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1995.tb03224.x>
- Morgan, E., O' Riordan, R.M., Culloty, S.C., 2013. Climate change impacts on potential recruitment in an ecosystem engineer. *Ecol Evol* 3, 581–594. <https://doi.org/10.1002/ece3.419>
- Neri, R., Schifano, G., Papanicolaou, C., 1979. Effects of salinity on mineralogy and chemical composition of *Cerastoderma edule* and *Monodonta articulata* shells. *Marine Geology* 30, 233–241. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(79\)90017-3](https://doi.org/10.1016/0025-3227(79)90017-3)
- Ong, E.Z., Briffa, M., Moens, T., Van Colen, C., 2017. Physiological responses to ocean acidification and warming synergistically reduce condition of the common cockle *Cerastoderma edule*. *Mar. Environ. Res.* 130, 38–47. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2017.07.001>
- Ottaway, B., Parker, M., McGrath, D., Crowley, M., 1979. Observation on a bloom of *Gyrodinium aureolum* Hulbert on the south coast of Ireland, summer 1976, associated with mortalities of littoral and sub-littoral organisms.

- Parada, J., Molaes, J., 2008. Natural mortality of the cockle *Cerastoderma edule* (L.) from the Ria of Arousa (NW Spain) intertidal zone. *Revista de Biología Marina Y Oceanografía* 43, 501–511. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572008000300009>
- Patton, T.M., Rahel, F.J., Hubert, W.A., 1998. Using Historical Data to Assess Changes in Wyoming's Fish Fauna. *Conservation Biology* 12, 1120–1128.
- Pearson, T.H., 2001. Functional group ecology in soft-sediment marine benthos: The role of bioturbation. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 39, 233–267.
- Ponsero, A., Dabouineau, L., Allain, J., 2009. Modelling of common European cockle *Cerastoderma edule* fishing grounds aimed at sustainable management of traditional harvesting. *Fisheries Science* 75, 839–850. <https://doi.org/10.1007/s12562-009-0110-4>
- Quero, J., Vayne, J., 1998. *Les Fruits de la mer - et plantes marines des pêches françaises*. Delachaux, Lausanne; Paris.
- Ramón, M., 2003. Population dynamics and secondary production of the cockle *Cerastoderma edule* (L.) in a backbarrier tidal flat in the Wadden Sea. *Scientia Marina* 67.
- Reise, K., 2003. Metapopulation structure in the lagoon cockle *Cerastoderma lamarcki* in the northern Wadden Sea. *Helgol Mar Res* 56, 252–258. <https://doi.org/10.1007/s10152-002-0125-z>
- Reise, K., 2002. Sediment mediated species interactions in coastal waters. *Journal of Sea Research* 48, 127–141. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(02\)00150-8](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(02)00150-8)
- Reise, K., 1985. *Tidal Flat Ecology: An Experimental Approach to Species Interactions*. Springer Science & Business Media.
- Richardson, C., Crisp, D., Runham, N., Gruffydd, L., 1980. The use of tidal growth bands in the shell of *Cerastoderma edule* to measure seasonal growth rates under cool temperate and sub-arctic conditions. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 60, 977 & ndash;989.
- Rocroy, M., 2019a. Evaluation du gisement de coques de la baie d'Authie Sud, Fort Mahon pour le 20 mai 2019. (Rapport du GEMEL). GEMEL, Saint-Valery-sur-Somme (France).
- Rocroy, M., 2019b. Evaluation du gisement de coques de la baie de Somme Nord, au Nord de la Maye, le 26 juin 2019. (Rapport du GEMEL). GEMEL, Saint-Valery-sur-Somme (France).
- Rocroy, M., 2019c. Evaluation du gisement de coques de la baie de Somme Nord, au Sud de la Maye, le 1er septembre 2019. (Rapport du GEMEL). GEMEL, Saint-Valery-sur-Somme (France).
- Rocroy, M., 2019d. Evaluation du gisement de coques de la baie de Somme Centre au 1er septembre 2019. (Rapport du GEMEL). GEMEL, Saint-Valery-sur-Somme (France).
- Rocroy, M., 2019e. Evaluation du gisement de coques du Hourdel (baie de Somme Sud) en août 2019 et simulation de croissance au 1er septembre 2019. (Rapport du GEMEL). GEMEL, Saint-Valery-sur-Somme (France).

- Rocroy, M., Darras, J.-C., Talleux, J.-D., 2020. Evaluation des gisements de coques *C. edule* de la baie d'Authie (Fort-Mahon et Groffliers) - avant les travaux de dragage et de ré-ensablement au Bois de Sapins par CA2BM, année 2019. (Rapport du GEMEL). GEMEL, Saint-Valery-sur-Somme (France).
- Rocroy, M., Darras, J.-C., Talleux, J.-D., 2019. Etude de la dynamique de population de coques (*C. edule*) sur les deux gisements de la baie d'Authie, avant les travaux de dragage par CA2BM, année 2019. (Rapport du GEMEL). GEMEL, Saint-Valery-sur-Somme (France).
- Rolet, C., Spilmont, N., Ward, A., Luczak, C., 2014. Les limicoles hivernants sur le littoral Nord - Pas-de-Calais: vers une typologie d'occupation en lien avec les ressources alimentaires. *Le Héron* 47, 1–22.
- Ruellet, T., 2013a. Détermination des périodes de recrutement des coques en baie de Somme (Rapport du GEMEL). GEMEL, Saint-Valery-sur-Somme (France).
- Ruellet, T., 2013b. Contribution à la dynamique de population de *Cerastoderma edule* en baie de Somme dans le cadre du projet COMORES (Rapport du GEMEL). GEMEL, Saint-Valery-sur-Somme (France).
- Rybarczyk, H., Elkaim, B., Wilson, J., Loquet, N., 1996. L'eutrophisation en Baie de Somme : mortalités des peuplements benthiques par anoxie. URL [/paper/L%27eutrophisation-en-Baie-de-Somme-%3A-mortalit%C3%A9s-des-Rybarczyk-Elkaim/ea6774dd93515912312af13b74ae53d59941f906](#) (accessed 11.24.20).
- Sanchez-Salazar, M.E., Griffiths, C.L., Seed, R., 1987. The interactive roles of predation and tidal elevation in structuring populations of the edible cockle, *Cerastoderma edule*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 25, 245–260. [https://doi.org/10.1016/0272-7714\(87\)90125-9](https://doi.org/10.1016/0272-7714(87)90125-9)
- Sauriau, P.-G., 1992. Les mollusques benthiques du bassin de Marennes-Oléron : estimation et cartographie des stocks non cultivés, compétition spatiale et trophique, dynamique de population de *Cerastoderma edule* (L.) (Thèse de Doctorat). <http://www.theses.fr>. Université de Bretagne Occidentale, Brest (France).
- Seed, R., Brown, R.A., 1977. A comparison of the reproductive cycles of *Modiolus modiolus* (L.), *Cerastoderma (=Cardium) edule* (L.), and *Mytilus edulis* L. in Strangford Lough, Northern Ireland. *Oecologia* 30, 173–188. <https://doi.org/10.1007/BF00345419>
- Singer, A., Millat, G., Staneva, J., Kröncke, I., 2017. Modelling benthic macrofauna and seagrass distribution patterns in a North Sea tidal basin in response to 2050 climatic and environmental scenarios. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 188, 99–108. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.02.003>
- Smaal, A.C., Vonck, A.P.M.A., Bakker, M., 1997. Seasonal Variation in Physiological Energetics of *Mytilus Edulis* and *Cerastoderma edule* of Different Size Classes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 77, 817–838. <https://doi.org/10.1017/S0025315400036213>

- Spilmont, N., Denis, L., Artigas, L.F., Caloin, F., Courcot, L., Créach, A., Desroy, N., Gevaert, F., Hacquebart, P., Hubas, C., Janquin, M.-A., Lemoine, Y., Luczak, C., Migné, A., Rauch, M., Davoult, D., 2009. Impact of the *Phaeocystis globosa* spring bloom on the intertidal benthic compartment in the eastern English Channel: A synthesis. *Marine Pollution Bulletin* 58, 55–63. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.09.007>
- Strasser, M., Dekker, R., Essink, K., Günther, C.-P., Jaklin, S., Kröncke, I., Madsen, P.B., Michaelis, H., Vedel, G., 2003. How predictable is high bivalve recruitment in the Wadden Sea after a severe winter? *Journal of Sea Research* 49, 47–57. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(02\)00198-3](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(02)00198-3)
- Tebble, N., n.d. *British Bivalve Seashells a Handbook for Identification* by Tebble N - AbeBooks [WWW Document]. URL <https://www.abebooks.com/book-search/title/british-bivalve-seashells-a-handbook-for-identification/author/tebble-n/> (accessed 3.31.20).
- Triplet, P., Sueur, F., Fagot, C., Oget, E., Desprez, M., 1999. Réponses de l’huître-pie *Haematopus ostralegus* à une diminution de sa ressource alimentaire principale en baie de Somme : La coque *Cerastoderma edule*. *Alauda* (Dijon) 67, 145–153.
- Uknbn, 2018. Mollusc (marine) data for Great Britain and Ireland. <https://doi.org/10.15468/AURWCZ>
- Van de Kam, J., Ens, B., Piersma, T., Zwarts, L., 2004. *Shorebirds: An Illustrated Behavioural Ecology*. BRILL.
- Van Gils, J.A., Piersma, T., Dekinga, A., Spaans, B., Kraan, C., 2006. Shellfish Dredging Pushes a Flexible Avian Top Predator out of a Marine Protected Area. *PLOS Biology* 4, e376. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040376>
- Verdelhos, T., Marques, J.C., Anastácio, P., 2015a. Behavioral and mortality responses of the bivalves *Scrobicularia plana* and *Cerastoderma edule* to temperature, as indicator of climate change’s potential impacts. *Ecological Indicators* C, 95–103. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.042>
- Verdelhos, T., Marques, J.C., Anastácio, P., 2015b. The impact of estuarine salinity changes on the bivalves *Scrobicularia plana* and *Cerastoderma edule*, illustrated by behavioral and mortality responses on a laboratory assay.
- Von Bertalanffy, L., 1938. A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws II). *Human Biology* 10, 181–213.
- West, A.B., Partridge, J.K., Lovitt, A., 1979. The cockle *Cerastoderma edule* (L.) on the South Bull, Dublin Bay: population parameters and fishery potential. *Irish Fisheries Investigations, Series B* 13.
- Wilson, J.G., Elkaim, B., 1997. Seasonal and Geographical Differences in Oxygen Consumption with Temperature of *Cerastoderma glaucum* (Poiret) and a Comparison with *C. edule* (L.). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 45, 571–577. <https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0230>

Wither, A., Bamber, R., Colclough, S., Dyer, K., Elliott, M., Holmes, P., Jenner, H., Taylor, C., Turnpenny, A., 2012. Setting new thermal standards for transitional and coastal (TraC) waters. *Mar. Pollut. Bull.* 64, 1564–1579.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.05.019>

Wolanski, E., 2007. *Estuarine Ecohydrology* - 1st Edition.

Wootton, E.C., Dyrinda, E.A., Ratcliffe, N.A., 2003. Bivalve immunity: comparisons between the marine mussel (*Mytilus edulis*), the edible cockle (*Cerastoderma edule*) and the razor-shell (*Ensis siliqua*). *Fish Shellfish Immunol.* 15, 195–210.
[https://doi.org/10.1016/s1050-4648\(02\)00161-4](https://doi.org/10.1016/s1050-4648(02)00161-4)

Bilan 2008 du réseau REPAMO - Réseau national de surveillance de la santé des mollusques marins, n.d. 43.

Contribution à l'étude de la pathologie de la coque *Cerastoderma edule* dans le Banc d'Arguin, n.d. 43.