

..... NNT/NL : 2022AIXM0045/003ED251

THÈSE DE DOCTORAT

Soutenue à Aix-Marseille Université
le 23 février 2022 par

Mathilde Mahé

**La gestion durable d'une ressource halieutique à l'aide
d'un modèle : exemple de *Ruditapes philippinarum*
(Adams et Reeve, 1850) dans l'étang de Berre.**

Discipline

Sciences de l'environnement

Spécialité

Océanographie

École doctorale 251

Sciences de l'Environnement

Laboratoire/Partenaires de recherche

Institut Méditerranéen d'Océanologie (MIO)

Gipreb Syndicat Mixte



Composition du jury

Catherine ALIAUME

Rapporteuse

MARBEC, Université de Montpellier

Olivier LE PAPE

Rapporteur

Agrocampus Ouest, INRAE Rennes

Xavier DE MONTAUDOUIN

Examineur

EPOC CNRS, Université de Bordeaux

Catherine FERNANDEZ

Présidente du jury

IMBE, Aix-Marseille Université

Jean-Christophe POGGIALE

Directeur de thèse

MIO, Aix-Marseille Université

Nicolas MAYOT

Co-directeur de thèse

Gipreb Syndicat Mixte

Citation

Mahé Mathilde (2022). La gestion durable d'une ressource halieutique à l'aide d'un modèle : exemple de *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve, 1850) dans l'étang de Berre. (Thèse) Gipreb Syndicat-Mixte / Aix-Marseille-Université, 238 pages.

Affidavit

Je soussignée, Mathilde Mahé, déclare par la présente que le travail présenté dans ce manuscrit est mon propre travail, réalisé sous la direction scientifique de Jean-Christophe Poggiale et Nicolas Mayot, dans le respect des principes d'honnêteté, d'intégrité et de responsabilité inhérents à la mission de recherche. Les travaux de recherche et la rédaction de ce manuscrit ont été réalisés dans le respect à la fois de la charte nationale de déontologie des métiers de la recherche et de la charte d'Aix-Marseille Université relative à la lutte contre le plagiat.

Ce travail n'a pas été précédemment soumis en France ou à l'étranger dans une version identique ou similaire à un organisme examinateur.

Fait à Berre l'Étang, le 1^{er} décembre 2021.



Cette œuvre est mise à disposition selon les termes de la [Licence Creative Commons Attribution - Pas d'Utilisation Commerciale - Pas de Modification 4.0 International](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

SOMMAIRE



INTRODUCTION	1
CHAPITRE 1. L'étang de Berre	7
1. 1. Historique	8
1. 2. Situation actuelle	10
1. 3. Les palourdes dans l'étang de Berre	13
1. 4. Cas de l'été 2018	14
CHAPITRE 2. Synthèse bibliographique sur la palourde japonaise <i>Ruditapes philippinarum</i>	18
2. 1. Distribution géographique / Milieu de vie	18
2. 2. Morphologie	19
2. 3. Le régime alimentaire	20
2. 4. Le cycle de vie	22
2. 5. La mortalité naturelle	23
2. 6. Les facteurs environnementaux	26
2. 7. <i>Ruditapes philippinarum</i> : une spécificité de l'étang de Berre en France ?	27
2. 7. 1. <i>Les palourdes sur la façade Méditerranéenne</i>	28
2. 7. 2. <i>Le paradoxe de sa pêcherie</i>	32
LES DONNEES A L'ECHELLE INDIVIDUELLE	35
CHAPITRE 3. La reproduction	37
3. 1. Introduction	37
3. 2. Matériels et méthodes	38
3. 2. 1. <i>Cycle de reproduction</i>	38
3. 2. 2. <i>Longueur à la maturité sexuelle</i>	41
3. 2. 3. <i>Analyse statistique</i>	41
3. 3. Résultats	42
3. 3. 1. <i>Longueur à la maturité sexuelle</i>	42

3. 3. 2.	<i>Cycle de reproduction</i>	42
3. 3. 3.	<i>La température dans l'étang de Berre</i>	47
3. 4.	Discussions	49
3. 4. 1.	<i>Longueur à la maturité sexuelle</i>	49
3. 4. 2.	<i>Cycle de reproduction</i>	51
3. 4. 3.	<i>Variation du cycle de reproduction</i>	51
3. 4. 4.	<i>Fitness dans l'étang de Berre</i>	52
CHAPITRE 4.	La croissance	54
4. 1.	Introduction	54
4. 2.	Matériels et méthodes	56
4. 2. 1.	<i>Le dispositif expérimental</i>	56
4. 2. 2.	<i>Les paramètres environnementaux</i>	58
4. 2. 3.	<i>Analyses des données</i>	60
4. 3.	Résultats	61
4. 3. 1.	<i>Choix du modèle de croissance</i>	61
4. 3. 2.	<i>Comparaison entre les saisons – Longueur</i>	62
4. 3. 3.	<i>Comparaison entre les saisons - K</i>	63
4. 3. 4.	<i>Paramètres environnementaux</i>	65
4. 4.	Discussions	66
LES DONNEES A L'ECHELLE DE LA POPULATION		73
CHAPITRE 5.	La mortalité naturelle	75
5. 1.	Le taux de mortalité dans l'étang de Berre	75
5. 2.	La prédation	78
5. 3.	Les pathologies	79
5. 3. 1.	<i>La Maladie de l'Anneau Brun</i>	79
5. 3. 2.	<i>La Maladie du Muscle Brun</i>	81
5. 3. 3.	<i>La perkinsose</i>	82
5. 4.	Conclusion	83

CHAPITRE 6. L'état du peuplement des palourdes dans l'étang de Berre après une crise écologique	85
6. 1. Contexte	85
6. 2. Matériels et méthodes	86
6. 2. 1. Zone d'échantillonnage	86
6. 2. 2. Type d'échantillonnage	86
6. 2. 3. Méthode de prélèvement et traitement des échantillons	87
6. 2. 4. Analyses des données	90
6. 3. Résultats	91
6. 3. 1. Remarques générales	91
6. 3. 2. Les strates profondes (entre 2 et 5 m) supérieures à 5 km ²	91
6. 3. 3. Histogramme de fréquence de taille	92
6. 3. 4. Densité et biomasse moyennes	93
6. 3. 5. Densité et biomasse totale	93
6. 3. 6. Évaluation du stock	94
6. 3. 7. Évaluation du peuplement d'individus immatures sexuellement	94
6. 3. 8. Distribution spatiale (selon les densités moyennes)	97
6. 3. 9. Distribution spatiale en lien avec la profondeur	99
6. 3. 10. Distribution spatiale en lien avec l'environnement	99
6. 3. 11. Cas de la strate Sud-Ouest Profond (SP)	108
6. 4. Conclusion	109
CHAPITRE 7. L'évolution du peuplement de palourdes dans l'étang de Berre	112
7. 1. Contexte	112
7. 2. Matériels et méthodes	112
7. 2. 1. Choix des strates d'intérêt	112
7. 2. 2. Période de prélèvement	114
7. 3. Résultats	116
7. 3. 1. Remarques générales	116
7. 3. 2. Histogramme des fréquences de taille	116
7. 3. 3. Densité et biomasse moyennes	118
7. 3. 4. Abondance et biomasse totale	122
7. 3. 5. Évolution du peuplement en fonction de la classe de taille	123
7. 3. 6. Estimation du peuplement à l'échelle de l'étang	125

7. 3. 7.	<i>Cas de la strate Bouquet Bord (BB)</i>	127
7. 4.	Conclusion	129
LA GESTION DE LA PECHE		133
<hr/>		
CHAPITRE 8.	La pêche à pied de loisir	135
8. 1.	Introduction	135
8. 2.	Matériels et méthodes	137
8. 2. 1.	<i>Le réseau littorea</i>	137
8. 2. 2.	<i>Les zones d'études</i>	137
8. 2. 3.	<i>Les enquêtes auprès des pêcheurs</i>	138
8. 2. 4.	<i>Comptage des pêcheurs</i>	139
8. 3.	Résultats	142
8. 3. 1.	<i>Les enquêtes</i>	142
8. 3. 2.	<i>Estimation de la fréquentation</i>	142
8. 4.	Discussion	152
CHAPITRE 9.	La cogestion	154
9. 1.	La pêche à pied professionnelle	154
9. 2.	Gestion de la pêche	155
9. 3.	Le principe de cogestion	158
9. 4.	Et dans l'étang de Berre ?	159
9. 4. 1.	<i>Avant l'ouverture de la pêche professionnelle</i>	159
9. 4. 2.	<i>Collapse d'un stock et exploitation : intérêt économique vs scientifique ?</i>	160
9. 4. 3.	<i>Un paradoxe : Gérer de manière durable une ressource invasive ?</i>	162
9. 4. 4.	<i>Interaction entre les différents acteurs</i>	162
9. 5.	Conclusion	163
CHAPITRE 10.	Le modèle	165
10. 1.	Introduction	165
10. 2.	Le modèle individuel DEB	167
10. 2. 1.	<i>La structure du modèle</i>	169

10. 2. 2.	<i>L'environnement</i>	172
10. 2. 3.	<i>Les sorties du modèle individuel</i>	176
10. 3.	Le modèle de population	178
10. 3. 1.	<i>La structure du modèle</i>	178
10. 3. 2.	<i>Initialisation des simulations</i>	180
10. 4.	Utilisation du modèle de gestion	181
10. 4. 1.	<i>Comparaison du modèle avec les données in situ</i>	181
10. 4. 2.	<i>Les scénarios de simulation issus du COPIL pêche</i>	183
10. 4. 3.	<i>Influence de la saison</i>	185
10. 4. 4.	<i>Influence de la politique de gestion de la pêche</i>	186
10. 5.	Discussion	193
CONCLUSION		195
<hr/>		
REFERENCES		205
<hr/>		
Bibliographie		207
Textes réglementaires		233
COMMUNICATIONS SCIENTIFIQUES		239
<hr/>		
Posters scientifiques		241
Publications scientifiques		244
ANNEXES		323
<hr/>		

REMERCIEMENTS



Cette thèse a été réalisée au sein du Gipreb Syndicat Mixte (Berre l'Étang), dont je remercie les présidents successifs, Serge Andréoni puis Didier Khelfa de m'avoir permis de réaliser ce travail dans leur syndicat. Un grand merci à Raphaël Grisel, le directeur du Gipreb d'avoir accepté cette thèse et fait en sorte qu'elle aboutisse. Ce travail a été mené en collaboration avec l'Institut Méditerranéen d'Océanologie, merci à Richard Sempéré et Valérie Michotey, directeur·rice successifs, de m'avoir accueillie dans leurs locaux. Je tiens également à remercier Catherine Keller et Jean Christophe Poggiale, directeur·rice succesifs de l'école doctorale 251 pour m'avoir permis de mener à bien ce projet. Un remerciement particulier à Isabelle Hammad pour sa gentillesse et son efficacité pour faciliter le déroulement de nos thèses.



Je tiens en à remercier les membres du jury pour avoir accepté d'examiner mon travail. Mes remerciements s'adressent à Catherine Aliaume et à Olivier Le Pape qui ont accepté d'être les rapporteurs de cette thèse et de m'avoir prodigué de précieux et constructifs conseils. Je remercie aussi Catherine Fernandez et Xavier De Montaudouin d'avoir bien voulu assister à ma soutenance de thèse.

J'ai eu la chance d'avoir non pas un, mais deux directeurs de thèse exceptionnels. Au-delà des qualités scientifiques (indéniables), vos qualités humaines m'ont permis de vivre une thèse sereine, du début à la fin. Je tiens à remercier Jean-Christophe d'avoir accepté ce projet un peu fou et de s'être rendu aussi disponible pour moi. Le monde des équations et de la

modélisation paraît tellement facile avec toi ! Paraît, seulement. Mais tu as toujours su, avec pédagogie, bienveillance et patience, m'expliquer les rouages mathématiques et débloquent ce cher modèle. Je te suis très reconnaissante. Nicolas, merci d'avoir cru en moi et en ce projet, même si cette belle aventure avait démarré avec un « non, il n'y aura pas de thèse, après ce stage ! ». Ton soutien a été indéfectible tout au long de ces trois ans, que ce soit sur l'eau ou sous l'eau, j'ai toujours pu compter sur ta présence. Merci d'avoir fait de cette thèse une réalité.

Un grand merci aux membres de mon comité de suivi de thèse, Xavier de Montaudouin, Jonathan Flye Sainte Marie, Gérald Gregori et Raphaël Grisel, pour votre implication tout au long de cette thèse, votre soutien et vos nombreux conseils. Votre expertise m'a été précieuse pour que ce projet aboutisse.

La présente étude fait partie du projet **GE**stion du **PE**uplement des **PA**lourdes de l'étang de Berre (**GEPEPA**). Il est financé par le **Fond Européen pour les Affaires Maritimes et la Pêche (FEAMP)**. N° de dossier OSIRIS : PFEA400018DM0930002. Un énorme merci à l'équipe de la DIRM MED/DDDAM/Affaires Economiques, Catherine Gourmaud, Jean-Luc Desforges et Jean-Marie Faure qui nous ont aidés à monter le dossier et nous ont suivis tout au long de ce projet.



Cette thèse, c'est plus de 3 ans de travail, quelques 25 milles palourdes mesurées, une centaine de sorties terrains, de très très nombreux post-it et deux câbles de pied à coulisse (le précieux !). C'est surtout le résultat d'un heureux mélange de collaborations scientifiques diverses et variées, grâce à des personnes prêtes à explorer avec moi, cette belle lagune de Berre et à (essayer) de découvrir les mystères de *Ruditapes philippinarum*.

Je voudrais, tout d'abord, chaleureusement remercier mes collègues du Gipreb, anciens, de passage ou actuels, d'avoir contribué au déroulement de ma thèse dans la bonne humeur. Plus particulièrement merci à ma superbe équipe de « technicien » trois étoiles : Raphaël et Nicolas. À toutes nos sorties terrain dans la bonne humeur et votre capacité à rester (très, trop ?) longtemps dans l'eau à 2°C !! Merci d'avoir accepté mes folles expériences et d'avoir mis tout en œuvre pour leur réussite. Merci à vous deux, pour votre soutien sans faille, pour votre bienveillance et votre confiance.

Un grand merci à toi Michèle pour ta gentillesse et ta patience infinie que tu as montrée vis-à-vis de mes multiples demandes de document. Isabelle, je te remercie pour ta tolérance à encore et toujours corriger mes romans littéraires, promis je vais faire des efforts ; mais surtout profite de ta retraite bien méritée ! Merci à Pablo, Marie et Laura pour votre aide quand j'avais besoin de petites mains, que ce soit sur le terrain ou en laboratoire et de m'avoir fait découvrir le monde merveilleux de Natura2000.

Merci également aux stagiaires, que j'ai pu encadrer, tout au long de ces trois ans : Aurélien, Marine, Noémie, Lou, Julien, Morgane, Enzo et Louise ; pour m'avoir permis de « grandir » (professionnellement parlant en tout cas !).

À l'Institut Méditerranéen d'Océanologie, je tiens à remercier Didier Aurelle de m'avoir permis de me remettre à la génétique et aux micropipettes. C'était un plaisir d'affronter les tourments des reviewers avec toi (on y croit, la fin est proche !). Merci également à Quentin Langevin pour ta précieuse aide lors de ces expériences. Merci à David Nérini pour son aide lors des prises de têtes pour le protocole de l'étude de l'état du peuplement de palourdes et ta bienveillance à chacune de nos rencontres. Impossible d'oublier Lauric Reynes, merci pour

ton accueil et ta gentillesse lors de mes venues au MIO, fournisseur officiel de café et de soutien !

J'ai eu la chance de faire plusieurs expériences à la station marine d'Endoume – Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie (IMBE), merci à tous pour votre chaleureux accueil à chacune de mes venues. Les données utilisées dans le CHAPITRE 5 ont été (en partie) produites au sein du SCBM (IMBE, Marseille). Merci notamment à Sandrine Chenesseau, Fatma Mirleau, Pascal Mirleau et Caroline Rocher pour leur précieuse aide. Et surtout un énorme merci à Christian Marshall, quel plaisir d'avoir travaillé avec toi. Merci pour ta disponibilité, ton enthousiasme et ta folie ! On en a traité des coquilles de palourdes, mais quelle satisfaction de voir ce vert fluorescent au microscope !!

Merci également à Doriane Delanghe du Centre Européen de Recherche et d'Enseignement des Géosciences de l'Environnement (CEREGE) de m'avoir fait découvrir le monde de l'analyse granulométrique et à Sophia Moureau pour avoir pris le temps de m'aider avec mes (trop ?!) nombreux échantillons.

Je tiens à remercier le personnel de la station marine d'Arcachon (UMR EPOC) pour leur accueil lors des analyses (en milieu liquide) de la perkinsose, et particulièrement à Xavier de Montaudouin, Florence Jude-Lemeilleur, et Line Mornet pour leur disponibilité et leur précieuse aide.

Certaines personnes m'ont permis de récupérer des palourdes de Méditerranée française : Jean-François Holley (Cépralmar), Hervé Violette et Jean-Yves Jouvenel (P2A Développement), Jacques Sarrazin (Laboratoire départemental vétérinaire - Hérault), Jean-François Auvray et Adrien Bontemps (SATMAR), ainsi que Massimo Ponti (University of Bologna). Merci à vous !

Mes remerciements s'adressent également aux membres du COFIL : le Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins de Provence-Alpes-Côte d'Azur (CRPMEM-PACA), la Prud'homie des patrons pêcheurs de Martigues, la Direction Interrégionale de la Mer Méditerranée (DIRM-Med), la Direction Départementale des Territoires et de la Mer des Bouches-du-Rhône (DDTM-13) et sans oublier le Gipreb.

Je tiens à remercier les membres du réseau Littorea pour leur retour d'expérience sur la pêche de loisir, notamment Franck Delisle et Sarah Olivier.

Un remerciement particulier pour Dominique Estival, une grande dame d'une efficacité redoutable pour m'aider à affronter les démarches de scolarité avec une gentillesse sans limites. Merci pour ton aide précieuse !

Certaines figures de ce manuscrit ne sont pas de ma main, merci à François Dérian de m'avoir permis d'utiliser la Figure 2-1 et à Jonathan Flye Sainte Marie pour la Figure 5-2. Merci à Vincent Mahé d'avoir créé la Figure 2-3 après un superbe shooting photo de palourdes !

Une immense merci à Yéléna Brison Bika Bika pour avoir lu intégralement ce long roman et d'avoir réussi le tour de force de le corriger dans les temps. S'il reste des fautes, elles sont entièrement de mon fait.

Merci à ma famille pour leur soutien et leur amour indéfectible. J'espère que ce roman en 4 tomes vous donnera un idée de que j'ai pu faire pendant autant d'année ! Je me souviens encore de votre tête quand j'ai annoncé que je voulais aller à l'université et que je voulais faire de la biologie marine. Papa, je crois que l'élève a dépassé le maître ! Merci maman de m'avoir toujours soutenue dans mes choix, même les plus exotiques. Ce n'était pas facile de comprendre mon quotidien un peu fou, mais je t'assure petit frère, que je n'ai pas été payé 3 ans à rien faire (si si je vais à la plage mais je bosse, promis). Ma très chère petite sœur, merci de mettre la folie de ta jeunesse dans ma vie. Avec toi, les vaches n'ont qu'à bien se tenir !

A mon jumeau, mon confident, mon chef cuistot, les mots sont faibles pour t'exprimer ma gratitude. Il est rare d'avoir un binôme de vie et je mesure chaque jour la chance de t'avoir à mes côtés. Merci pour toutes ces années, ces voyages et ces fous rires. Tu as toujours été

présent, même à l'autre bout de la planète. Et surtout, un immense merci d'avoir posé tes valises dans le sud aride pour me soutenir dans cette dernière ligne droite. Vivement la prochaine aventure ! Je suis sûre que l'avenir nous promet encore bien des surprises.

Merci à mes trois drôles de dames, toujours là malgré les kilomètres (vive les visio !). Ma bourgeoise ploemeuroise, je te promets que nos week-ends européens reprendront un jour. En tout cas, Paris n'aura bientôt plus de secret pour moi. Merci à mon italienne préférée pour ta joie, ta bonne humeur et surtout ta folie !! Une vraie bouffée d'air frais (italien of course) à chaque fois. Mme la presque québécoise, vivement que je vienne te voir, que tu me fasses découvrir (et aimer ?!) le climat particulier de ton nouveau chez-toi. Bientôt, bientôt j'espère, en tout cas mon passeport est prêt !

Et que serait cette thèse sans ma famille de cœur ? Merci d'avoir accueilli, nourri, désaltéré et surtout supporté cette fille à l'accent douteux et qui s'obstine à dire « chocolatine ». C'est une chance incroyable de pouvoir côtoyer votre famille qui respire la gentillesse et la bienveillance. Je pense que vous ne vous rendez pas compte de l'importance de votre présence dans ma vie et du nombre de fois où, juste le sourire de vos deux merveilles, m'a permis de retrouver le mien. A nos soirées, week-ends et même vacances ensemble, que de souvenirs inoubliables ! Et c'est loin d'être fini, on ne se débarrasse pas des Mahé si facilement !

Enfin, merci à la crise écologique majeure de 2018, survenue quelques mois après le début de ma thèse, pour m'avoir fait remettre en question tout mon projet et tester ma capacité d'adaptation. Entre cette crise écologique et la crise sanitaire due à la COVID-19, on peut dire que ma thèse a été mouvementée. C'est sûr, je m'en souviendrais !

INTRODUCTION



La gestion durable des espèces halieutiques des zones côtières est mondialement reconnue comme étant une question primordiale (Pastres *et al.*, 2001). Les mesures de gestions permettent de répondre à trois objectifs principaux : la gestion du stock, la lutte contre le déclin du volume de pêche et l'utilisation efficace des zones de pêches (Uchida & Wilen, 2004). Ces mesures de gestion peuvent être de plusieurs types et être décidées à différents niveaux (européen, national, régional ou encore local).

L'Union Européenne a pris la décision qu'au plus tard en 2020, « les stocks devraient être exploités à un niveau qui leur permette de produire le rendement maximal durable pour le long terme », c'est-à-dire que le stock est exploité au maximum sans affecter le renouvellement du futur stock (Anonyme, 2016). Cependant, à l'échelle mondiale, les pêcheries sont en déclin en raison de la surexploitation des stocks, mais également d'un manque de connaissances scientifiques et des méthodes d'évaluations et de gestions incertaines (Bald *et al.*, 2009).

Pourtant, la réglementation de la pêche permet de maximiser le rendement à long terme (Andersen, 1982 *in* Nielsen & Vedsmand, 1999). Pour être efficaces, les mesures de gestion doivent être prises dans un principe de cogestion avec l'ensemble des acteurs impliqués (Nielsen & Vedsmand, 1999 ; Uchida & Wilen, 2004) et également s'appuyer sur des connaissances scientifiques du milieu et de l'espèce ou des espèces concernées (Caill-Milly, 2012). La gestion du stock peut être améliorée avec l'utilisation d'un modèle, intégrant les données sur la dynamique de population de l'espèce et son environnement (Dang, 2009).

L'exemple de l'étang de Berre est apparu pertinent pour une étude complète sur un système de gestion de la pêche. En effet, cette lagune méditerranéenne a un long historique de perturbation anthropique qui, encore aujourd'hui, affecte la qualité de l'eau et la biodiversité présente (CHAPITRE 1). Ces conditions particulières ont amené au développement en masse d'une espèce à caractère invasif, la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve, 1850) depuis 2013. Dans le reste de la façade méditerranéenne française, seule la palourde européenne, *Ruditapes decussatus* (Linnaeus, 1758) a été retrouvé (CHAPITRE 2. 7).

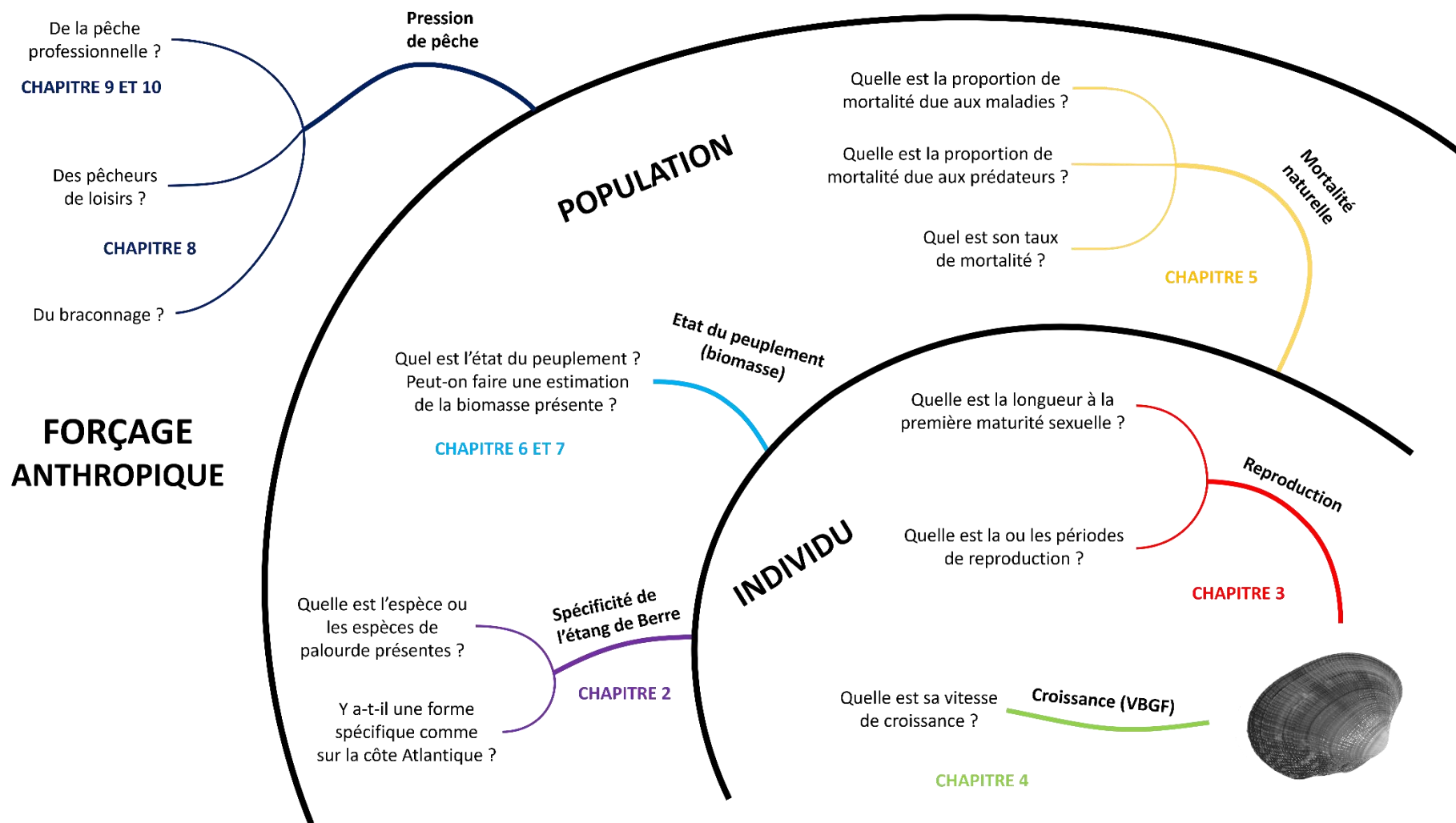
Étant donné son développement très récent et massif, la pêche sur cette espèce a été mise en place de manière particulière. Dans l'étang de Berre, la cogestion de la pêche avec

l'ensemble des acteurs (pêcheurs, administrateurs et scientifiques) a commencé avant même son ouverture réglementaire (CHAPITRE 9). Dans ce cadre, les pêcheurs, les services de l'état comme les scientifiques ont souhaité la création d'un modèle de gestion de la pêche (CHAPITRE 10). La finalité de ce travail de thèse est le développement de ce modèle afin d'aider à la prise de décision pour une pêche plus durable.

Pour que le modèle soit le plus efficace possible, il était indispensable de mieux appréhender la biologie de la palourde japonaise et sa dynamique de population dans l'étang de Berre. Même si de nombreuses études sur la biologie de cette espèce existent dans la bibliographie (CHAPITRE 2), très peu concernent la Méditerranée. De plus, la morphologie de cette espèce dépend de son milieu de vie, et il existe des variations importantes de forme entre des palourdes de localités différentes (CHAPITRE 2. 7). Ces changements morphologiques sont le fait d'adaptations environnementales, ainsi, il était essentiel d'étudier la biologie, l'écologie et la dynamique de population de la palourde japonaise dans l'étang de Berre pour adapter le modèle à cette réalité écologique.

Dans ce but, plusieurs expériences ont été menées *in situ* durant cette thèse (Carte mentale I). D'abord à l'échelle de l'individu, des expériences sur la reproduction (CHAPITRE 3) et sur la croissance (CHAPITRE 4) ont été conduites. Ensuite, à l'échelle de la population, la mortalité des palourdes a été estimée (CHAPITRE 5). L'état du peuplement des palourdes a également été estimé afin de connaître leur abondance et leur biomasse dans l'étang de Berre (CHAPITRE 6 et CHAPITRE 7). Pour finir, la pression de pêche des pêcheurs de loisir (CHAPITRE 8), ainsi que celle des professionnels (CHAPITRE 9) ont été estimées. L'ensemble des données, récoltées dans le cadre de cette thèse, ont été intégrées dans le modèle de gestion de la pêche (CHAPITRE 10) qui a permis de tester des scénarios de mesures de gestion. Enfin, l'utilisation du modèle, son appropriation par les professionnels et la collaboration entre les services de l'État, pêcheurs et scientifiques dans le cadre de cette cogestion ont été discutées (CHAPITRE 9).

Ce manuscrit a été écrit de telle manière qu'un lecteur puisse lire et comprendre les chapitres indépendamment les uns des autres. Ainsi, un bref rappel du contexte est fait au début de chaque chapitre.



Carte mentale I. Ensemble des questions posées lors de cette thèse avec les chapitres correspondants.

CHAPITRE 1. L'étang de Berre

Situé dans la région Provence-Alpes-Côte d'Azur, l'étang de Berre a une superficie de 155 km² et une profondeur maximale de 9,5 m (Gipreb, 2012 ; Figure 1-1). C'est une lagune côtière caractérisée par une liaison unique avec la mer Méditerranée, par le canal de Caronte, long de 6,5 km. Il reçoit de l'eau douce naturellement par l'Arc, la Touloubre, la Cadière, la Durançole et l'étang de l'Olivier, et artificiellement par l'usine hydroélectrique d'EDF (Électricité de France) de Saint-Chamas (Deslous-Paoli, 1996 ; G. Bernard, 2007). L'étang de Berre est divisé en deux bassins : le grand étang de 132 km² et, à l'Est, séparés par un haut fond (~ 1,5 m) l'étang de Vaïne (à l'Est) de 23 km² (Marchessaux, 2019). Au Sud-Est, il est séparé de l'étang de Bolmon par le cordon sableux du Jaï et ils communiquent actuellement par une bourdigue et deux fenêtres (Stora, 1982 ; Gipreb, 2021b). Ensemble, ces étangs forment un des plus grands systèmes lagunaires de Méditerranée (Gipreb, 2012).

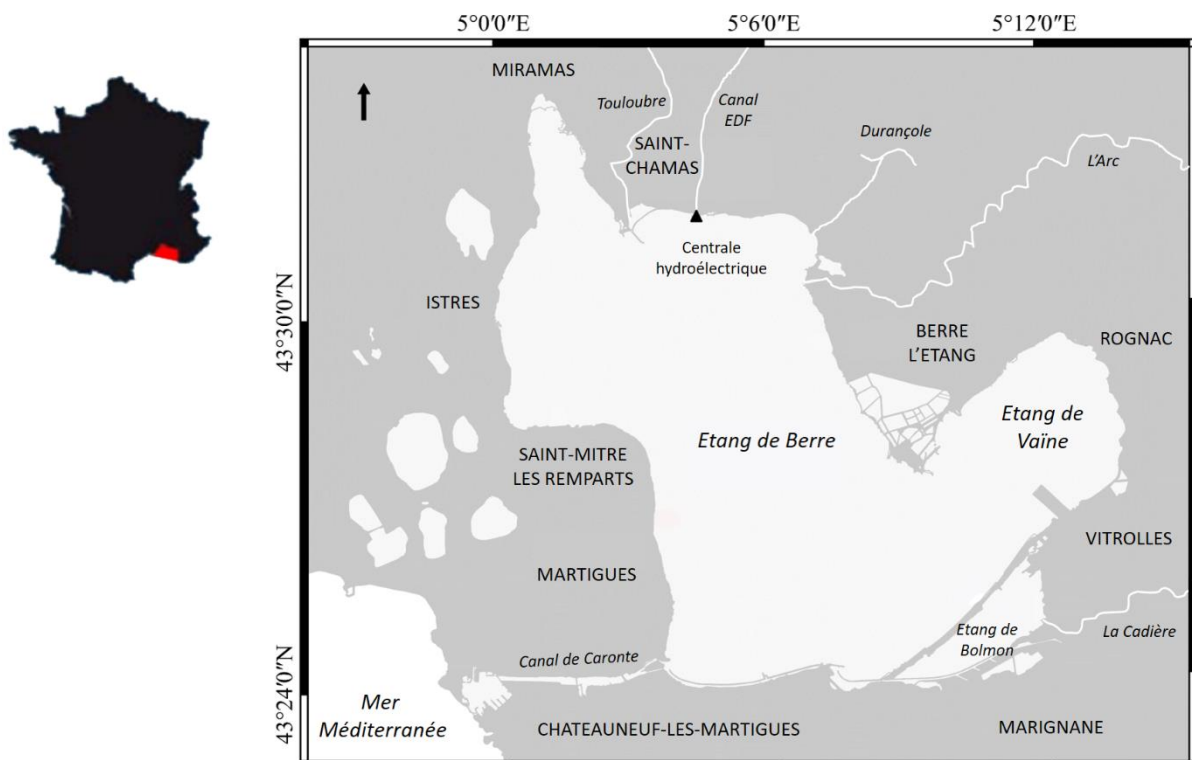


Figure 1-1. Carte de l'étang de Berre

1. 1. Historique

L'étang de Berre doit sa formation à une importante érosion au moment de Maastrichtien (entre – 72 et – 66 millions d'années, pendant le Crétacé supérieur) (Leenhardt & Roux, 1967). À cette époque, il est relié à la mer Méditerranée par l'étang de Caronte qui se transformera en chenal durant le Crétacé supérieur par l'érosion du cours de l'Arc (Germain, 1917 ; Leenhardt & Roux, 1967). Le chenal de Caronte s'est ensuite progressivement envasé. Il semblerait que ce secteur marécageux ait été creusé une première fois par les Romains en 104 après Jésus-Christ (Roux *et al.*, 1993). Plus récente, la transformation du chenal de Caronte a réellement eu lieu entre 1855 et 1925 en lien avec l'industrialisation croissante. L'étang de Berre était alors considéré comme une plateforme d'échanges maritime et les échanges avec la mer s'intensifient (Marchessaux, 2019). Afin de laisser passer des navires plus imposants, la connexion avec la mer est canalisée par le creusement du canal de Caronte à – 3 m de profondeur, à – 6 m et enfin – 9 m ; ce qui a entraîné l'augmentation de la salinité dans l'étang de Berre jusqu'à atteindre des valeurs stables entre 33 et 36 (Le Corre & Garcia, 1989 ; Roux *et al.*, 1993 ; Paquier, 2014). Un second lien avec la mer a été inauguré en 1926 après plusieurs années de travaux : le tunnel du Rove reliant le Rhône à Marseille via le canal de Caronte et l'étang de Berre (G. Bernard, 2007). Ce tunnel s'est effondré quelques années plus tard en 1963 et n'a jamais été reconstruit. Depuis, les apports d'eaux salées se font seulement via le canal de Caronte (Paquier, 2014).

Depuis 1925, l'industrialisation et l'extension urbaine des villes du bassin versant de l'étang de Berre ont fortement pollué cette lagune par les rejets de l'industrie (aéronautique, métallurgie, pétrochimie), de l'agriculture (1/3 du territoire autour de l'étang de Berre) et urbains (Rigaud *et al.*, 2011 ; Gipreb, 2012). A cette époque, la salinité variait entre 30 et 33 et les biocénoses étaient de type marine (Le Corre & Garcia, 1989). L'effondrement du tunnel du Rove en 1963 et la mise en service en 1966 de l'usine hydroélectrique EDF à Saint-Chamas (au nord de l'étang de Berre) ont bouleversé cet écosystème (Roux *et al.*, 1985 ; Grisel, 2013). Cette centrale hydroélectrique rejetait 3,3 milliards de m³ d'eau douce par an (3,7 fois le volume de l'étang) et 520 000 tonnes de limons par an dans l'étang de Berre (moyenne des rejets entre 1966 et 2005) (G. Bernard, 2007 ; Warner, 2012 ; Marchessaux, 2019). Par le lessivage des sols alentours, urbains et agricoles, la centrale hydroélectrique rejette une eau

douce chargée en nutriment et en polluant (Marchessaux, 2019). Au plus fort du fonctionnement de la centrale, la salinité était de 1 à 3 au nord de l'étang, avec le développement d'une faune dulçaquicole et le reste de l'étang avait une salinité autour de 10 - 15 (Le Corre & Garcia, 1989). Cet apport massif d'eau douce dans l'eau saumâtre de l'étang a eu pour conséquence une stratification importante de la colonne d'eau et une eutrophisation provoquant des anoxies dans les zones profondes (Roux *et al.*, 1985 ; Warner, 2012). Ces absences d'oxygène ainsi que l'augmentation de la turbidité et les fluctuations de la salinité ont entraîné une chute de la biodiversité (Warner, 2012 ; Grisel, 2013 ; Rimbault *et al.*, 2013).

La dégradation de la qualité de l'eau de l'étang de Berre a entraîné la protestation de nombreux acteurs : d'abord les pêcheurs professionnels, les défenseurs de l'environnement et les riverains suivis par les élus municipaux locaux (Marchessaux, 2019). À la suite de ces mobilisations collectives, en 1992 le plan Barnier^[1] entraîne un début de diminution des rejets (de 15 %) de la centrale hydroélectrique d'EDF. Cette réduction a été accrue par décision du Premier ministre en 1995^[1], les rejets annuels autorisés sont de 2,1 milliards de m³ d'eau douce et 200 000 tonnes de limons. En 2000, le Groupement d'Intérêt Public pour la Réhabilitation de l'Étang de Berre (GIPREB) est créé afin de mettre en place des études scientifiques portant sur l'évolution de l'écosystème de l'étang de Berre et de suivre sa réhabilitation. Les diminutions de rejets précédentes (1992 puis 1995) n'ayant pas été jugées suffisantes pour la restauration écologique de l'étang de Berre, une plainte est déposée en 2003 auprès de la Cour de Justice Européenne pour non-respect de la convention de Barcelone (Truilhé-Marengo, 2013). À la suite de cette menace de condamnation, la France doit prendre des mesures concrètes pour lutter contre cette pollution à l'eau douce. Ainsi, depuis 2006, la centrale hydroélectrique d'EDF peut rejeter 1,2 milliard de m³ d'eau douce maximum par an, avec un lissage hebdomadaire et en respectant des seuils de salinité (95 % du temps au-dessus de 15, et 75 % du temps au-dessus de 20)^[2]. Les rejets de limons ont été réduits à 60 000 tonnes par an. De nos jours, les rejets d'eau douce restent principalement dus à la centrale hydroélectrique d'EDF (entre 21 et 38 m³.s⁻¹) par rapport aux rejets naturels des tributaires (l'Arc, la Touloubre, la Cadière, la Durançole – à 6,3 m³.s⁻¹ cumulés) (Warner, 2012).

^[1] Rapport n°312 (1996-1997)

^[2] Décret n° 2006-1557 du 8 décembre 2006

Le bassin versant représente environ 11 % des apports d'eau douce dans l'étang de Berre (Delpy *et al.*, 2011).

L'ensemble de ces pollutions a entraîné une forte dégradation de la qualité du milieu (Grisel, 2013). L'étang de Berre est actuellement un milieu globalement eutrophe. En 2018, il est d'ailleurs classé dans un état « médiocre » en termes d'eutrophisation par la dernière campagne DCE (Directive Cadre Européenne sur l'Eau) en raison d'une couverture en macrophytes de référence (*Zostère* principalement) insuffisantes (Bouchoucha *et al.*, 2019). L'eutrophisation est principalement due aux apports excessifs d'azote et de phosphore ; et également à une stratification haline importante liée aux apports d'eaux douces (des tributaires et de la centrale hydroélectrique d'EDF). Depuis plusieurs années, ces apports diminuent, mais restent dans des niveaux trop importants pour un rétablissement de la bonne qualité écologique du milieu (Gipreb, 2020). Les principales sources d'azote et de phosphore sont issues des rejets de la centrale EDF (plus de 90 % de l'azote et plus de 60 % du phosphore en 2017 - ces nutriments sont originaires du lessivage des sols agricoles le long de la chaîne hydroélectrique Durance Verdon, et du bassin versant de la Durance) ainsi que des tributaires naturels (l'Arc, la Touloubre et la Cadière) (Gipreb, 2017). La macrofaune benthique dans l'étang est caractéristique des milieux riches en matière organique, avec une richesse spécifique très faible. Ces organismes sont surtout présents sur la bordure côtière. Cependant, l'augmentation de la transparence de l'eau, la diminution de la concentration en chlorophylle α et la diminution des épisodes anoxiques (absence d'oxygène) suggéraient une amélioration de l'écosystème depuis quelques années (Gipreb, 2017).

1. 2. Situation actuelle

L'étang de Berre est soumis à différents forçages, environnementaux et anthropiques comme la température, les rejets d'eau douce, l'oxygène dissous, les vents et les précipitations (Marchessaux, 2019).

La température dans l'étang de Berre suit un cycle saisonnier classique avec une moyenne de $6,33 \pm 0,44^\circ\text{C}$ en hiver et $26,2 \pm 1,5^\circ\text{C}$ en été (au cours des cinq dernières années) (Gipreb, 2020). Il n'y a pas de stratification thermique entre le fond et la surface (Marchessaux, 2019).

Au contraire, pour la salinité, la stratification est assez importante. Les apports d'eau douce, principalement par la centrale hydroélectrique d'EDF, provoquent une stratification haline qui entraîne la formation de plusieurs couches d'eaux : douces en surface, saumâtres et salées au fond (Warner, 2012). Dans la couche de surface (50 cm), la salinité oscille entre 17,9 et 27,8 en hiver et entre 24,0 et 30,6 en été (au cours des cinq dernières années) (Gipreb, 2020). Cette couche de surface subit des changements fréquents et rapides en fonction des rejets en eau douce et du vent. En absence de vent (3 % du temps), cette couche de surface d'eau douce peut atteindre 1,5 m (Warner, 2012). En hiver, les rejets de la centrale hydroélectrique d'EDF sont plus importants qu'en été, ce qui contribue à la diminution de la salinité dans l'étang de Berre (Marchessaux, 2019). Il faut noter que les plus faibles salinités sont observables deux mois après des débits forts de rejets d'eau douce (Nérini & Manté, 2021). Sous cette couche de surface, et pour la majeure partie de la colonne d'eau, l'eau est saumâtre. La salinité de cette couche varie entre 15 et 30. La couche de fond (5 – 9 m), au contraire, a une salinité plus importante et stable (supérieure à 30 voire 35), due à l'entrée d'eau marine via le canal de Caronte (Gipreb, 2020).

La concentration en oxygène montre également des variations avec des valeurs plus importantes en hiver, en moyenne $10,42 \pm 2,23 \text{ mg.L}^{-1}$, et des valeurs plus faibles en été, en moyenne $6,76 \pm 2,41 \text{ mg.L}^{-1}$ (au cours des cinq dernières années) (Gipreb, 2020). La présence d'une stratification haline importante dans l'étang, avec une couche d'eau douce en surface et une couche d'eau salée au fond, agit comme une barrière limitant la diffusion de l'oxygène dissous, ce qui provoque des mortalités importantes au fond (Warner, 2012). Les phénomènes d'hypoxie et d'anoxie sont fréquents dans les couches profondes de l'étang (supérieure à 5 m), notamment en été (Marchessaux, 2019). Ces périodes de concentrations faibles, voire nulles, en oxygène au fond sont souvent liées à des événements de fortes productions primaires en surface (Nérini & Manté, 2021).

La concentration en chlorophylle a , utilisée comme proxy de la quantité en phytoplancton, a subi une forte diminution ces 20 dernières années. Entre 1994 et 1998, la concentration était généralement supérieure à $20 \mu\text{g.L}^{-1}$, avec des pics printaniers autour de $100 - 200 \mu\text{g.L}^{-1}$ (Raimbault *et al.*, 2013). Depuis les nouvelles normes de rejets de l'usine hydroélectrique d'EDF en 2006^[2], les concentrations moyennes en chlorophylle a sont autour de $10 \mu\text{g.L}^{-1}$, avec des maximums ne dépassant pas $25 \mu\text{g.L}^{-1}$ (Raimbault *et al.*, 2013). Durant les cinq

dernières années, cette concentration se situe entre $6,1 \pm 7,9 \mu\text{g.L}^{-1}$ (Gipreb, 2020). Les pics de concentration en chlorophylle, jusqu'à $106 \mu\text{g.L}^{-1}$, correspondent à des blooms phytoplanctoniques (principalement à la fin de l'été et à l'automne). Malgré la réduction des concentrations, la production primaire dans l'étang de Berre reste élevée notamment lors de ces pics. Cela témoigne d'apports et d'accumulations de nutriments encore trop importants (Warner, 2012).

En plus de la quantité en phytoplancton, la composition des communautés phytoplanctoniques a bien évolué. Avant 2012, le peuplement était dominé par des diatomées (notamment les genres *Chaetoceros*, *Pseudo-nitzschia*, *Thalassionema*). Des dinoflagellés (du genre *Gymnodinium*) et des nanoflagellés sont également observés (Raimbault *et al.*, 2013). En 2012 - 2013, un shift dans les communautés phytoplanctoniques est noté : l'abondance en phytoplancton baisse drastiquement et la dominance par les diatomées laisse place à une dominance par les dinoflagellés (Nérini & Manté, 2021).

Les variations saisonnières des paramètres abiotiques sont importantes, mais il existe également des variations ponctuelles rapides dues aux brassages des eaux, par les courants et le vent (Le Corre & Garcia, 1989). L'étang de Berre est sous l'influence de principalement deux régimes de vents : celui de secteur Nord-Ouest (le Mistral, pouvant atteindre une vitesse maximale de 30 m.s^{-1}) et de secteur Est-Sud-Est (Nérini, 2000 ; Paquier, 2014). Le Mistral est dominant avec des vitesses plus élevées en hiver et en automne (Marchessaux, 2019). Cette lagune est presque toujours soumise à un stress éolien, avec une vitesse de vent supérieure à 2 m.s^{-1} (Alekseenko *et al.*, 2013). Du fait de sa faible profondeur, l'hydrodynamisme de l'étang de Berre est fortement influencé par la topographie du fond et le vent. Ces phénomènes affectent l'ensemble de la colonne d'eau et favorisent la remise en suspension de la couche superficielle du sédiment, notamment du limon amené par l'usine hydroélectrique d'EDF (Marchessaux, 2019).

Bien que de faible amplitude (5 – 25 cm), le phénomène de marée semi-diurne en Méditerranée provoque quotidiennement des entrées d'eaux marines dans l'étang de Berre et entraîne des variations de température et de salinité (Nérini, 2000).

1. 3. Les palourdes dans l'étang de Berre

Au début de l'industrialisation, les pêcheurs de l'étang de Berre exploitaient aussi bien le stock de poissons que celui de mollusques comme les palourdes. La contamination chimique due à l'industrialisation et l'extension urbaine a conduit en 1957 à l'interdiction de la pêche professionnelle dans l'étang de Berre ^[3]. À cette période, les espèces de palourdes présentes étaient la palourde jaune, *Politapes aureus* (Gmelin, 1791) et des petits individus de palourdes européennes, *Ruditapes decussatus* (Linnaeus, 1758) (Mars, 1949 ; Febvre, 1968). Suite à la construction de la centrale hydroélectrique en 1966 et la forte diminution de la salinité, de nombreuses espèces ont disparu comme les palourdes (Le Corre & Garcia, 1989). Avec les nouvelles normes de rejets pour les usines (aéroportuaire et pétrolière) du pourtour de l'étang, la qualité chimique de l'eau s'améliore et en 1994, la pêche professionnelle pour les poissons est de nouveau autorisée ^[4].

Depuis 2006 et avec les nouvelles normes de rejet de la centrale hydroélectrique d'EDF, une amélioration des richesses spécifiques est observée dans l'étang de Berre, notamment sur la bordure côtière (Gipreb, 2015). Jusqu'en 2012, les palourdes européennes sont présentes dans l'étang de Berre, mais seulement dans le canal de Caronte et dans la partie Sud-Est de l'étang de Berre, soumis aux entrées d'eaux marines via le chenal (Stora, 1982; Morales, 1995; Gipreb *comm. verb.*). En 2013, *Ruditapes* spp. est retrouvée entre 0 et 1 m de profondeur dans la bordure côtière de l'étang. C'est cette même année que la pêche à pied de loisir a commencé à se développer autour de l'étang de Berre (Gipreb *comm. verb.*). En 2015, une évaluation des stocks préliminaires a montré que la totalité des palourdes observées était des palourdes japonaises, *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve, 1850) (Audry, 2015). La pêche à pied de loisir a été réglementée en 2015 : les pêcheurs ont été limités à 2 kg de palourdes par jour et par personne, sur des individus mesurant plus de 30 mm ^[5,6]. Les pêcheurs professionnels ont alors souhaité étendre leur activité et pouvoir eux aussi pêcher ces bivalves fouisseurs. Les études du Gipreb ont montré que les palourdes

^[3] Loi n°57-897 du 7 août 1957

^[4] Loi n° 94-114 du 10 février 1994

^[5] Arrêté n°353 du 11 juin 2015

^[6] Arrêté du 29 janvier 2013 modifiant l'arrêté du 26 octobre 2012

japonaises étaient présentes dans l'étang avec des densités moyennes de 78 ind.m² (individus.m²) (Audry, 2015). Un classement sanitaire a été effectué par l'IFREMER (Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la MER) à partir d'analyses bactériologiques - *Escherichia coli* - et chimiques - sur les métaux lourds : mercure, plomb et cadmium ; ainsi que sur les contaminants organiques : les Polychlorobiphényles (PCBs), les dioxines et les Hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAPs). Ces analyses réalisées sur l'année 2017 (Mirallès & Brach-Papa, 2017) classent l'étang de Berre en zone B ^[7], ce qui signifie que les palourdes sont commercialisables après passage dans un bassin de purification. La pêche de loisir reste autorisée, mais la cuisson des palourdes est fortement recommandée (Dérian, 2015). À la suite de ce classement, la pêche à pied professionnelle à la palourde a été autorisée le 1er février 2018, les pêcheurs étaient limités à 40 kg par jour et par personne sur des palourdes mesurant plus de 30 mm ^[6]. De février à mai 2018, le nombre de pêcheurs ayant la licence était de 60 ^[8]. À partir de mai 2018, ils étaient 95 pêcheurs professionnels ^[9].

Dans le cadre de cette nouvelle activité, le Gipreb a la charge du pilotage d'un comité de pilotage regroupant le Comité Régional des pêches maritimes et des élevages marins de Provence-Alpes-Côte d'Azur (CRPMEM-PACA), la Prud'homie des patrons pêcheurs de Martigues, la Direction Interrégionale de la mer Méditerranée (DIRM-Med), la Direction Départementale des territoires et de la mer des Bouches-du-Rhône (DDTM 13). Ce comité de pilotage a pour but d'échanger les informations et, en cas de besoin, de proposer des changements sur les réglementations afin d'avoir une pêche durable dans l'étang de Berre. Les modifications de réglementation restent la compétence du Préfet de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur.

1. 4. Cas de l'été 2018 ^[10]

En 2018, l'étang de Berre a subi une crise écologique à partir du mois de juillet, engendrée par un « effet cocktail » décrit ci-dessous. Cet effet cocktail est lié un contexte météorologique

^[7] Arrête préfectoral n°13-2018-01-24-013 du 24 janvier 2018

^[8] Arrêté n° R93-2018-01-31-001 du 31 janvier 2018 et Délibération n°40/2017 du 14 décembre 2017

^[9] Arrêté n°R93-2018-05-07-001 du 7 mai 2018 et Délibération n°07/2018 du 26 avril 2018

^[10] D'après Mayot *et al.* (2020)

particulier qui a mis en exergue la forte instabilité de l'écosystème de l'étang de Berre et ses dysfonctionnements actuels : stratification et eutrophisation.

Les apports d'eaux douces et de nutriments en 2018 viennent de plusieurs sources. Tout d'abord, 2018 a été une année pluvieuse. De janvier à juin, les précipitations étaient supérieures à la normale (+ 35 mm par rapport à la climatologie entre 1981 et 2010). Des épisodes importants de pluie ont été également enregistrés pendant l'été et l'automne. Ensuite, l'apport d'eau douce de janvier à juin a été de 864 millions de m³ (soit quasiment le volume de l'étang) avec 85,5 % de ces apports provenant de la centrale hydroélectrique d'EDF. La quantité d'apports en eau douce apportée par la centrale hydroélectrique ne différait pas des années précédentes. Les seules particularités sont un turbinage massif en février (330 millions de m³) et des apports de limons assez importants entre janvier et juillet. De même, les apports d'eau douce par les tributaires (l'Arc, la Touloubre et la Cadière) ont été dans des quantités habituelles, quoique légèrement supérieurs à la moyenne au printemps et en août.

Les températures de l'eau ont été très élevées, jusqu'à 30°C (en surface, début août). Selon Météofrance, c'est le 2ème été le plus chaud en France depuis le début du 20^{ème} siècle. De plus, cette période a été caractérisée par une quasi-absence de vent qui n'a pas permis le mélange des masses d'eaux (eau saumâtre en surface et eau marine en profondeur). Les importants apports d'eau douce au printemps ont entraîné une forte stratification haline : 15 points de salinité de différence entre la surface contenant de l'eau douce (19) et le fond de l'eau salée (35), qui s'est maintenu jusqu'en juin. Cette stratification haline a limité les échanges d'oxygène entre l'atmosphère et la couche d'eau salée en profondeur.

Les apports de nutriment au printemps, via les apports d'eau douce, associés à des températures élevées durant l'été ont entraîné un important bloom phytoplanctonique entre fin juillet et mi-août. De plus, sous l'impulsion de la diminution de l'oxygène au fond et de l'augmentation de la température de l'eau, le phosphore du sédiment a été relargué en masse ce qui a stimulé cette production primaire (Nérini & Manté, 2021). Les valeurs de chlorophylle *a* mesurées début août dans l'étang sont très importantes : la moyenne sur l'ensemble des stations est autour de 20 µg.L⁻¹. L'amorce de ce bloom, renforcée par des apports exceptionnels d'eau douce par la centrale hydroélectrique d'EDF en août, a conduit à des concentrations en chlorophylle *a* qui ont atteint des valeurs records en septembre avec

une moyenne de $45,54 \mu\text{g.L}^{-1}$ ($\sigma = 24,81$). Des concentrations aussi importantes n'avaient pas été enregistrées depuis 1998 dans l'étang de Berre.

La concentration importante en matière organique d'origine phytoplanctonique dans la colonne d'eau ajoutée à une densité importante en palourdes japonaises entre 0 et 5 m de profondeur a entraîné une consommation élevée en oxygène. L'anoxie est habituelle dans l'étang de Berre entre 6 et 9 m (Gipreb, 2017). Cependant, la dégradation des organismes morts (phytoplancton comme macrofaune), combinée à la respiration normale de la biomasse présente dans l'étang et à l'absence de brassage par le vent, a provoqué, par effet d'emballlement, la propagation de l'anoxie dans l'étang. Elle a pu atteindre 1 m de profondeur, par endroit. Les sondes à oxygène présentes en continu dans l'étang de Berre ont permis de montrer que les anoxies ont été très longues par rapport aux années précédentes : jusqu'à 25 jours continus sans oxygène à 9 m, jusqu'à 10 jours à 5 m et jusqu'à 5 jours à 3,5 m. L'anoxie associée au recyclage de la matière a également entraîné le relargage d'éléments dissous (nitrate, phosphate et ammonium) entretenant le bloom phytoplanctonique.

Les conditions anoxiques ont été enregistrées dans 90 % de la surface de l'étang de Berre et sur des profondeurs très faibles, jusqu'à 1,5 m. La turbidité de l'eau a été importante dès le début du mois d'août avec des couleurs de l'eau allant du vert, au noir en passant par le marron et le rouge. Une mortalité importante de l'ensemble des espèces vivantes dans l'étang a pu être observée (Figure 1-2). Entre août et septembre 2018, des poissons morts ont été retrouvés sur les plages. Une perte de 60 % de la surface des herbiers de Zostère est observée entre les cartographies de 2017 et de 2019. Une diminution de 73 % du stock pêchable^[11] de palourdes japonaises a également été mesurée suite à cette crise anoxique (M. Mahé, Delanghe *et al.*, 2020). Cette mortalité massive a entraîné la fermeture de la pêche à la palourde japonaise (professionnelle et de loisir) le 30 août 2018^[12].

^[11] Le stock pêchable est considéré comme le stock compris entre 0 et 2 mètres de profondeur (accessible par une pêche à pied) et seulement sur des palourdes mesurant plus de 30 mm (selon l'arrêté du 29 janvier 2013 modifiant l'arrêté du 26 octobre 2012)

^[12] Arrêté n° R93-2018-08-31-0004 du 31 août 2018

L'étang de Berre n'avait pas subi de crise de cette ampleur depuis les années 2000. Durant l'année 2006, des températures élevées et une absence de vent avaient entraîné une anoxie, mais cette crise était restée géographiquement limitée. Lors de cette crise, la mortalité de la macrofaune benthique n'avait pas été aussi importante puisque celle-ci était quasi inexistante à l'époque.



Figure 1-2. (A) Couleur de l'eau pendant la crise écologique - Châteauneuf-les-Martigues, le 26 septembre 2018 (B) Poissons morts sur la promenade Serge Andréoni - Berre l'Étang, le 28 septembre 2018 (C) Palourdes mortes sur la plage Bouquet – le 5 octobre 2018 (D) Palourdes mortes sous l'eau dans la zone du Jai – le 28 août 2018.

CHAPITRE 2. Synthèse bibliographique sur la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum*

2. 1. Distribution géographique / Milieu de vie

La palourde japonaise est un mollusque bivalve dont la classification phylogénétique est assez complexe. Cette espèce possède un grand nombre de synonymes dû à sa large répartition géographique (Goulletquer, 1997). D'après Gofas (2014), le nom scientifique actuel de la palourde japonaise est *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve, 1850). Les synonymies se trouvent dans le Tableau 2-1. Cette espèce est originaire de la province indo-pacifique : des îles Kouriles en Russie (65°N) à Java en Indonésie (10°S) jusqu'au Pakistan (65°E) (Laruelle, 1999). Cette palourde a été introduite en France en 1972 à partir des populations nord-américaines par la SATMAR (Société Atlantique du Mariculture) pour la conchyliculture, suite à la diminution de la palourde européenne *Ruditapes decussatus* (Linnaeus, 1758) (Flassch & Leborgne, 1992 ; Calvez, 2002). La palourde japonaise s'est ensuite développée naturellement en Europe. Actuellement, cette espèce est observée sur les côtes entre les latitudes 25°N et 45°N grâce à sa grande plasticité environnementale (Caill-Milly *et al.*, 2003). Le développement de *R. philippinarum* semble se faire au détriment de l'espèce locale *R. decussatus*, grâce à son taux de croissance plus rapide, sa meilleure défense immunitaire face aux bactéries et sa plus grande capacité de reproduction que l'espèce indigène (Auby, 1993 ; Velez *et al.*, 2017)

R. philippinarum est une espèce sédentaire vivant enfouie dans le substrat en agrégat (Beninger & Boldina, 2014). Elle est retrouvée dans des baies abritées à salinité variable comme les lagunes ou les estuaires (Le Treut, 1986). La granulométrie de son habitat est variée : vases, sables, graviers, mais aussi dans des zones associant des cailloux, de la vase et des débris de coquille (Caill-Milly, 2012 ; Dang, 2009 ; Le Treut, 1986). La palourde possède des capacités d'enfouissement élevées : elle vit entre 2 et 5 cm, mais peut aller jusqu'à 10 - 12 cm lorsque la température diminue fortement (Le Treut, 1986). La répartition verticale des individus dans le sédiment se fait en fonction de la taille : les juvéniles se trouvent en surface et les plus gros individus en profondeur (Caill-Milly *et al.*, 2003). Cette espèce est

capable de se déplacer latéralement, de manière limitée, jusqu'à 6 m par mois (Tamura, 1970 in Caill-Milly, 2012).

Tableau 2-1. Synonymie les plus courantes de *Ruditapes philippinarum*, d'après Gofas (2014).

Nom d'origine	<i>Venus</i>	<i>philippinarum</i> (Adams & Reeve, 1850)
	<i>Paphia</i>	<i>bifurcata</i> (Quayle, 1938)
Synonymie	<i>Tapes</i>	<i>philippinarum</i> (Adams & Reeve, 1850)
		<i>biradiata</i> (Deshayes, 1854)
		<i>denticulate</i> (G. B. Sowerby II, 1852)
		<i>denticulate</i> (G. B. Sowerby II, 1852)
		<i>ducalis</i> (Römer, 1870)
		<i>indica</i> (G. B. Sowerby II, 1852)
		<i>japonica</i> (Deshayes, 1854)
		<i>philippinarum okupi</i> (Bryan, 1919)
		<i>semidecussata</i> (Reeve, 1864)
		<i>violascens</i> (Deshayes, 1854)
	<i>Venerupis</i>	<i>philippinarum</i> (Adams & Reeve, 1850)
	<i>Venus</i>	<i>analisis</i> (Philippi, 1851)
		<i>tessellata</i> (Adams & Reeve, 1850)

2. 2. Morphologie

Ruditapes philippinarum possède une coquille à deux valves de tailles équivalentes, ornementées par de nombreuses stries concentriques et quelques stries rayonnantes (Caill-Milly, 2012). Sa morphologie dépend de nombreux facteurs comme la latitude, la profondeur, les mouvements de l'eau (courant, turbulence, vague), le type de sédiment, la salinité, la prédation, les conditions trophiques et la compétition spatiale (Caill-Milly *et al.*, 2012, 2014).

L'intérieur des coquilles chez la palourde japonaise est souvent teinté de pourpre (Le Treut, 1986).

Par leur ressemblance morphologique, *Ruditapes philippinarum* et *Ruditapes decussatus* sont souvent confondus. Leur principale différence se situe sur leur siphon : ces espèces en possèdent deux (inhalant et exhalant). La palourde européenne, *R. decussatus*, a ses siphons complètement séparés alors que la palourde japonaise a ses siphons soudés sur les $\frac{3}{4}$ de leur longueur (Le Treut, 1986). Les autres critères utilisés pour distinguer ces deux espèces sont répertoriés dans la Figure 2-1. Néanmoins, la palourde japonaise et la palourde européenne restent difficiles à différencier avec des critères morphologiques ou morphométriques. Ceci est dû à la plasticité morphologique de leur coquille, la présence des deux espèces dans le même milieu et surtout de l'existence d'un hybride génétique dont la morphologie serait plus proche de *R. decussatus* (Hurtado *et al.*, 2011).

2. 3. Le régime alimentaire

Les palourdes sont des animaux filtreurs, ayant un régime dépositivore et suspensivore (Flye Sainte Marie, 2007). Elles se nourrissent principalement de phytoplancton et de matière organique particulaire, mais également de bactéries, de microphytobenthos et de matière organique du sédiment (Dang, 2009). Les palourdes peuvent également se nourrir de matières détritiques, comme les débris de macroalgues (Yin *et al.*, 2019). Ce régime alimentaire évolue avec la taille des individus (Caill-Milly, 2012). Les palourdes se nourrissent à la surface du sédiment grâce à leurs deux siphons. Le siphon inhalant crée un courant d'eau qui passe par les branchies de l'animal retenant à la fois les particules alimentaires et l'oxygène dissous. L'eau et les déchets sont ensuite expulsés par le siphon exhalant (Caill-Milly *et al.*, 2003). La température optimale pour la nutrition de la palourde se situe entre 18 et 23°C (Kang *et al.*, 2016).

La palourde japonaise est une espèce bioaccumulatrice. Avec sa nutrition par filtration, cet animal est un possible indicateur pour la qualité de l'eau et du sédiment (Moschino *et al.*, 2012). En effet, les polluants peuvent causer des modifications physiologiques et un état de stress pouvant avoir des conséquences négatives sur la croissance des palourdes (Dérian,

2015). À Venise, par exemple, *R. philippinarum* est utilisé comme indicateur de l'interface eau — sédiment.

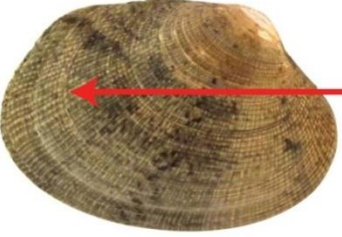






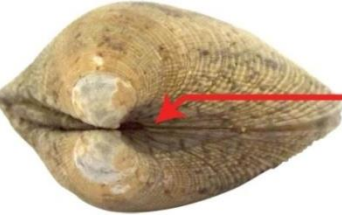
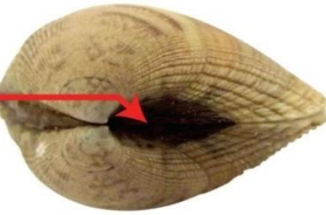





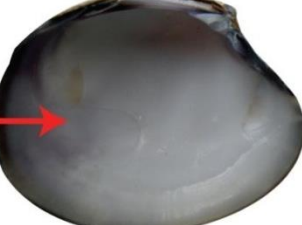
Palourde européenne : <i>Ruditapes decussatus</i>	critères	Palourde japonaise : <i>Ruditapes philippinarum</i>
<p>autant prononcées et larges que les stries longitudinales : aspect granuleux</p> 	<p>stries radiales</p> 	<p>bien plus prononcées et larges que les stries longitudinales : aspect strié</p> 
<p>variable, souvent allongée, anguleuse et peu épaisse</p> 	<p>silhouette</p>	<p>variable, souvent arrondie, plus globuleuse</p> 
<p>parallèles</p> 	<p>bords ventral et dorsal</p>	<p>obliques</p> 
<p>peu marquée</p> 	<p>lunule</p>	<p>bien visible, gris très foncé</p> 
<p>séparés sur toute leur longueur, de couleur jaune</p> 	<p>siphons</p>	<p>séparés sur 1/4 de leur longueur, de couleur jaune avec extrémités grises</p> 
<p>2 trous bien séparés (car siphons séparés)</p> 	<p>trous</p>	<p>2 trous rapprochés voire jointifs en 8 ou trou de serrure (car siphons jointifs)</p> 
<p>plus étroit, anguleux et profond, souvent jaune</p> 	<p>sinus paléal</p>	<p>plus large et arrondi mais moins profond, souvent violet</p> 

Figure 2-1. Les critères de différenciation entre la palourde japonaise et la palourde européenne - in Dérian (2015)

2. 4. Le cycle de vie

Ruditapes philippinarum est une espèce gonochorique à fécondation externe (Laruelle, 1999 ; Calvez, 2002). Son cycle de reproduction est très variable géographiquement, mais également à l'échelle interannuelle pour une même population, principalement en raison des variations de la température de l'eau (Genez *et al.* 2015 ; Moura *et al.* 2018). La reproduction est également sous l'influence de la photopériode, la disponibilité en nourriture et la salinité (Calvez, 2002). D'après Holland et Chew (1974), la palourde japonaise est mature sexuellement à partir de 20 mm, ce qui correspond à leur première ou deuxième année de vie, mais la taille est un indicateur plus précis que l'âge. La gamétogénèse commence à partir d'une température de 8 - 12°C et l'expulsion des gamètes peut être observée à partir de 14°C (Genez *et al.*, 2015). Selon les conditions environnementales, plusieurs reproductions sont possibles dans une même saison, surtout chez les individus mesurant plus de 35 mm (Trinkler, 2009). Généralement, les palourdes effectuent leur ponte principale fin août – début septembre et une ou des pontes secondaires au printemps (Dérian, 2015). Néanmoins, ces pontes secondaires sont considérées comme de moindre importance, car elles s'effectuent souvent de manière asynchrone entre les individus or le synchronisme entre les individus favorise une production larvaire plus importante (Calvez, 2002). Park & Choi (2004) estime qu'entre 0,94 et 11,79 millions d'œuf par palourdes sont libérés à chaque période de reproduction, mais il existe une relation exponentielle entre la taille de l'adulte et le nombre d'œufs produits (Ivell, 1981 *in* Dang, 2009). Une fois fertilisés, les œufs deviennent des larves véligères possédant un velum leur permettant de manger et de se déplacer. Dès qu'elles ont atteint une taille suffisante, elles deviennent des larves pédivéligères pouvant ramper avec leur pied et nager avec leur velum (Jones *et al.*, 1993). Ces phases larvaires permettent une dissémination importante des palourdes au grès des courants, mais les larves sont très sensibles à la prédation, notamment au cannibalisme des adultes, à une faible salinité (< 12) et à une trop forte température (> 25°C) (Dérian, 2015 ; Le Treut, 1986). Au final, seul 2 % des larves survivent et arrivent à se fixer sur un substrat favorable, contenant une part importante de sable (Bidegain *et al.*, 2013 ; Ghezzi *et al.*, 2018). Après cette période larvaire pélagique, le cycle de vie de la palourde est entièrement benthique. Au moment de la métamorphose, les jeunes palourdes mesurent entre 0,2 et 0,3 mm et forment le naissain (Le Treut, 1986).

La croissance de *R. philippinarum* dépend de deux processus : la croissance de la coquille (par l'accumulation de matière organique et minérale) et la croissance des chairs (par un apport de matière organique) (Le Treut, 1986). La croissance est plus importante chez les jeunes palourdes et ralentit avec l'âge des individus (Lévêque, 1971). Elle est influencée par la température, la disponibilité en nourriture et la salinité (Choi & Waki, 2016) et est variable en fonction de la saison et de la localisation géographique (Caill-Milly *et al.*, 2003). La croissance est fortement ralentie lorsque les températures diminuent et au moment de la reproduction (Walne, 1976 ; Garcia, 1993). En fonction des conditions environnementales, les palourdes japonaises peuvent atteindre au maximum 70 - 80 mm de longueur (Flye Sainte Marie, 2007).

La densité semble également être un facteur pouvant affecter la croissance des palourdes. Une densité importante augmente fortement la compétition (pour les ressources alimentaires et l'oxygène) entre les individus ce qui peut impacter négativement la croissance (Goulletquer, 1989 ; Dérian, 2015). D'après Dérian (2015), la densité a un impact sur la croissance à partir de 100 ind.m⁻².

2. 5. La mortalité naturelle

Une mortalité élevée des palourdes peut être expliquée par de fortes variations de la température, une réduction des ressources alimentaires, et une turbidité trop importante (de Montaudouin, Arzul *et al.*, 2016). De plus, la mortalité est densité-dépendante (Bodoy *et al.*, 1980).

Les prédateurs des palourdes sont nombreux ; et la prédation peut intervenir lorsque la palourde est enfouie dans le sédiment, ou lorsqu'elle est en déplacement verticale dans le sédiment (Le Treut, 1986). Les prédateurs des palourdes sont très variés : ce sont des gastéropodes carnivores, des crabes, des étoiles de mer, des poissons osseux, des raies et des oiseaux (Le Treut, 1986 ; Caill-Milly, 2012 ; Dethier *et al.*, 2019). Une liste non exhaustive est disponible dans le Tableau 2-2.

De nombreuses maladies peuvent affecter les palourdes japonaises à cause des parasites trématodes, des bactéries ou des protozoaires (Dang, 2009). Les pathogènes influent sur la croissance, la mortalité, la condition et la reproduction des palourdes (Dang, 2009). La

présence de maladie au sein d'une population est corrélée positivement avec la densité (Park *et al.*, 2010). La principale maladie semble être la Maladie de l'Anneau Brun (BRD, Brown Ring Disease) provoquée par les bactéries *Vibrio tapetis*. Elle est en partie responsable de l'effondrement de l'aquaculture en Bretagne durant la fin du XX^{ème} siècle (de Montaudouin, Arzul *et al.*, 2016). D'autres bactéries du genre *Vibrio* peuvent affecter les palourdes japonaises, notamment *V. parahaemolyticus*, *V. vulnificus* et *V. cholerae*, observées dans des individus venant d'Italie (Passalacqua *et al.*, 2016). Une autre maladie assez fréquente est la perkinsose, causée par des parasites du genre *Perkinsus*. Plusieurs espèces peuvent affecter les palourdes, la plus courante en Europe étant *P. olseni* (de Montaudouin, Arzul *et al.*, 2016). D'autres parasites protozoaires, en plus de ceux du genre *Perkinsus*, peuvent causer des maladies, comme ceux du genre *Bonamia* spp, *Marteilia* spp, *Haplosporidium* (de Montaudouin, Lucia *et al.*, 2016). Un arthropode parasitaire, *Nymphonella tapetis*, est également responsable de mortalité de masse dans les populations de palourdes dans la baie de Tokyo en 2007 (Toba *et al.*, 2020). Les palourdes peuvent également être infectées par des Herpes-like virus, mis en évidence pour la première fois en 2011 dans des larves (Dérian, 2015). Des trématodes peuvent parasiter les palourdes japonaises, comme *Bacciger* sp., *Himasthla* sp., *Gymnophallus* sp., *Curtuteria* sp., mais les occurrences sont assez faibles (Dérian, 2015). Enfin, une nouvelle maladie est apparue dans le bassin d'Arcachon (France) : la Maladie du Muscle Brun (BMD, Brown Muscle Disease) identifié en 2005 (Dang, 2009).

La prolifération d'algues toxiques, des genres *Dinophysis*, *Alexandrium*, et *Pseudo-nitzschia* est une autre source de stress qui peut nuire à la fitness des palourdes japonaises (Baudrimont *et al.*, 2013 ; de Montaudouin, Lucia *et al.*, 2016)

Tableau 2-2. Liste non exhaustive des prédateurs de palourdes japonaises [1] Gouletquer (1989) [2] Silina (2011) [3] Ichimi *et al.* (2019)[4] Caill-Milly (2012) [5] Poulain *et al.* (2011) [6] Dethier *et al.* (2019) [6] Manfrin *et al.* (2015) [7] Le Treut (1986) [8] Toba *et al.* (2016) [8] Dérian (2015) [9] Serdar *et al.* (2007) [10] Takeyama *et al.* (2020) [11] Tezuka *et al.* (2021) [12] Caill-Milly *et al.* (2020) - Les noms vernaculaires français sont selon le site : <https://doris.ffessm.fr/>

Catégorie	Espèce	Nom vernaculaire	Réf.
Les gastéropodes	<i>Euspira catena</i> (da Costa, 1778)	La natice porte-chaîne	[1]
	<i>Euspira gilva</i> (Philippi, 1851)		[10]
	<i>Cryptonatica janthostoma</i> (Deshayes, 1839)		[2]

Catégorie	Espèce	Nom vernaculaire	Réf.
	<i>Neverita didyma</i> (Röding, 1798)		[3]
	<i>Ocenebra erinaceus</i> (Linnaeus, 1758)	Le cormaillet	[4]
	<i>Natica</i> spp.		[4]
	<i>Neverita lewisii</i> (Gould, 1847)		[8]
Les crabes	<i>Carcinus maenas</i> (Linnaeus, 1758)	Le crabe vert	[5]
	<i>Carcinus aestuarii</i> (Nardo, 1847)	Le crabe vert de Méditerranée	[9]
	<i>Hemigrapsus nudus</i> (Dana, 1851)	Le crabe nu	[6]
	<i>Hemigrapsus oregonensis</i> (Dana, 1851)	Le crabe d'Oregon	[6]
	<i>Callinectes sapidus</i> (Rathbun, 1896)	Le crabe bleu américain	[6]
	<i>Metacarcinus magister</i> (Dana, 1852)	Le dormeur du Pacifique	[8]
	<i>Metacarcinus gracilis</i> (Dana, 1852)	Le crabe gracile	[8]
	<i>Cancer productus</i> (Randall, 1840)	Le crabe du Pacifique	[8]
	<i>Thranita crenata</i> (Rüppell, 1830)		[8]
Les étoiles de mer	<i>Asteria forbesi</i> (Desor, 1848)		[12]
Les poissons	<i>Sparus aurata</i> (Linnaeus, 1758)	La dorade (daurade) royale	[5]
	<i>Balistes capriscus</i> (Gmelin, 1789)	Le baliste commun	[5]
	<i>Pleuronectes platessa</i> (Linnaeus, 1758)	La plie	[7]
	<i>Platichthys flesus</i> (Linnaeus, 1758)	Le flet	[8]
	<i>Acanthopagrus schlegelii</i> (Bleeker, 1854)	Le pagre à tête noir	[11]
Les raies	<i>Aetobatus flagellum</i> (Bloch & Schneider, 1801)		[8]
	<i>Aetobatus narutobiei</i> (White, Furumitsu & Yamaguchi, 2013)		[3]
Les oiseaux	<i>Haematopus ostralegus</i> (Linnaeus, 1758)	L'huîtrier pie	[4]
	<i>Larus</i> spp.	Le goéland	[7]
		La mouette	[7]
	<i>Melanitta perspicillata</i> (Linnaeus, 1758)	La macreuse à front blanc	[8]
	<i>Melanitta fusca</i> (Linnaeus, 1758)	La macreuse brune	[8]
	<i>Corvus caurinus</i> (Baird, 1858)	Corneille d'Alaska	[8]

2. 6. Les facteurs environnementaux

L'environnement joue un rôle important pouvant moduler le cycle de vie de *Ruditapes philippinarum* (Miyawaki & Sekiguchi, 1999). La température est un des éléments clés pour la biologie des palourdes : elle détermine les périodes de croissance et de reproduction ainsi que le niveau d'alimentation (Le Treut, 1986 ; Gouletquer *et al.*, 1989). Les palourdes peuvent supporter des températures entre 4 et 30°C (Gouletquer, 1989 ; Caill-Milly *et al.*, 2003). Leur préférence se situe entre 18 et 25°C (Le Treut, 1986 ; Kang *et al.*, 2016) mais varie selon le site considéré (Dérian, 2015). Lorsque la température devient trop froide, les palourdes sont capables de s'enfouir plus profondément dans le sédiment pour supporter ce stress (Le Treut, 1986).

La palourde japonaise est une espèce euryhaline pouvant supporter une salinité entre 7 et 50, avec un optimum entre 12 et 32 (Le Treut, 1986 ; Carregosa *et al.*, 2014). Leur localisation dans des étangs implique une grande tolérance pour la salinité.

La turbidité peut affecter le cycle de vie des palourdes. Lorsqu'elle est trop importante, elle a un impact négatif sur la croissance, la reproduction et la survie des palourdes (Gouletquer, 1989). L'espèce *R. philippinarum* est capable de réguler son ingestion en réduisant son taux de rétention. Lorsque la turbidité est forte, elle se nourrit moins (Daou & Gouletquer, 1988). De plus, les palourdes dépensent beaucoup d'énergie au nettoyage de leurs branchies et au tri des particules ingérables, ce qui augmente l'effet négatif de la turbidité sur cette espèce (Daou & Gouletquer, 1988). Néanmoins, la turbidité peut également stimuler la croissance des palourdes japonaises. Dans le lagon de Venise, des chercheurs ont montré par la modélisation que *R. philippinarum* était plus abondant dans les zones de pêche à la drague grâce à la remise en suspension des sédiments : c'est le « Tapes paradox » de Pranovi *et al.* (2003). L'impact de la turbidité sur le cycle de vie de cette espèce semble donc dépendre de son intensité.

Selon Quéro & Vayne (1998 *in* Caill-Milly *et al.* (2003), l'oxygène dissous ne doit pas descendre en dessous de 80 %. Chez les mollusques, la consommation d'oxygène augmente avec la température. L'optimum de température pour la respiration chez les palourdes se situe vers 25°C et la température commence à être limitante pour la respiration vers 30°C (Bodoy *et al.*, 1986). La respiration des palourdes se fait via leur siphon et cette respiration peut

dépendre de la densité, notamment lorsque la température de l'eau est supérieure à 20°C (Goulletquer, 1989).

2. 7. *Ruditapes philippinarum* : une spécificité de l'étang de Berre en France ?

La famille des Verenidae regroupe plus de 750 espèces vivantes actuellement (Roskov *et al.*, 2019) dont 5 d'entre elles sont exploitées en France : la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850), la palourde européenne *Ruditapes decussatus* (Linnaeus, 1758), la palourde jaune *Polititapes aureus* (Gmelin, 1791), la palourde rose *Polititapes rhomboides* (Pennant, 1777) et la palourde bleue *Venerupis corrugata* (Gmelin, 1791) (Caill-Milly *et al.*, 2003).

En France, les études sur les palourdes se portent essentiellement sur la façade Atlantique et Manche-Mer du Nord. Dans le bassin d'Arcachon, les campagnes d'évaluations du stock successives montrent une dominance à plus de 94 % des palourdes japonaises (en effectif), suivi des palourdes européennes et jaunes (Bertignac *et al.*, 2001 ; Caill-Milly *et al.*, 2003, 2006 ; Sanchez *et al.*, 2014, 2018). Autour de l'île d'Oléron, c'est également la palourde japonaise qui domine et représente plus de 93 % des effectifs – les 7 % restant étant des palourdes européennes (Bordeyne, 2009). En Bretagne, dans le Golfe du Morbihan, la palourde japonaise était la seule présente dans la campagne d'évaluation du stock en 2008 (D'Hardivillé *et al.*, 2008). Alors qu'en 2011, dans la petite mer de Gâvre, la palourde européenne représentait 68 % de la biomasse et la palourde japonaise 32 % (Latrouite *et al.*, 2011). Plus au Nord, dans l'Ouest Cotentin, la palourde japonaise est présente à plus de 75 % dans les effectifs, suivi par la palourde européenne puis par la palourde bleue (Basuyaux & Joncourt, 2016).

Très peu d'étude existe sur la palourde sur la façade méditerranéenne. Quelques études portent sur l'étang de Thau où la palourde européenne semble majoritaire, avec la présence de quelques palourdes japonaises et de palourdes jaunes (Arnaud & Rimbault, 1963 ; Anonyme, 1999 ; Besançon *et al.*, 2013 ; Hugo, 2020).

La palourde japonaise semble être l'espèce de palourde dominante en France, comme c'est le cas en Europe où la palourde japonaise représente 91 % du stock (Donaghy *et al.*, 2009). Néanmoins, les études sur la palourde dans l'étang de Thau semblent montrer une dominance de la palourde européenne. Comme très peu d'études portent sur la palourde en Méditerranée, la question se pose sur la répartition de ces espèces sur les autres sites de la façade méditerranéenne française.

2. 7. 1. Les palourdes sur la façade Méditerranéenne^[13]

Une étude a été menée en 2018 sur plusieurs lagunes méditerranéennes : Leucate, Ayrolles, Gruissan, Mateille, Ayguades, Creusot, Ingril, Vie-Passe et Ponant (Figure 2-2). L'étang de Berre a également été échantillonné en 4 stations : Bouquet, Massane, Figuerolles et Jaï. Un site du Golfe de Fos a été choisi, c'est le site de l'anse de Carteau. Enfin, un site en méditerranée italienne a été sélectionné pour faire des comparaisons : la lagune de Pialassa Baiona, près de la ville de Ravenna, au sud de Venise. L'objectif de cette étude était d'évaluer la distribution de *R. decussatus* et *R. philippinarum* le long du littoral méditerranéen français en utilisant l'analyse morphologique et morphométrique. La diversité morphologique a été étudiée à différentes échelles spatiales et dans différents environnements.

Même si *R. philippinarum* et *R. decussatus* sont morphologiquement très proches, en partie à cause de leur plasticité phénotypique (Hurtado *et al.*, 2011), il est possible de distinguer ces deux espèces grâce à des analyses morphologiques et morphométriques (C. Costa *et al.*, 2008 ; Nerlović *et al.*, 2016). La séparation des siphons est le principal critère pour déterminer l'espèce : si les siphons sont entièrement séparés, il s'agit de *R. decussatus*, sinon, il s'agit de *R. philippinarum* (Hurtado *et al.*, 2011). Dans les lagunes méditerranéennes occidentales françaises (à l'ouest du canal du Rhône) de cette étude, c'est-à-dire les lagunes d'Ayguades, d'Ayrolles, du Creusot, de Gruissan, d'Ingril, de Leucate, de Mateille, de Ponant et de Vie-Passe, seul *R. decussatus* a été observé. Dans les autres sites de cette étude, situés dans la partie orientale du Rhône, à Berre, Carteau et Pialassa Baiona, seule l'espèce invasive *R. philippinarum* a été trouvée. L'identification de *R. philippinarum* dans ces trois sites a été confirmée par les résultats génétiques de l'ADN mitochondrial (16S et COI).

^[13] D'après (M. Mahé *et al.*, submitted in JMS)

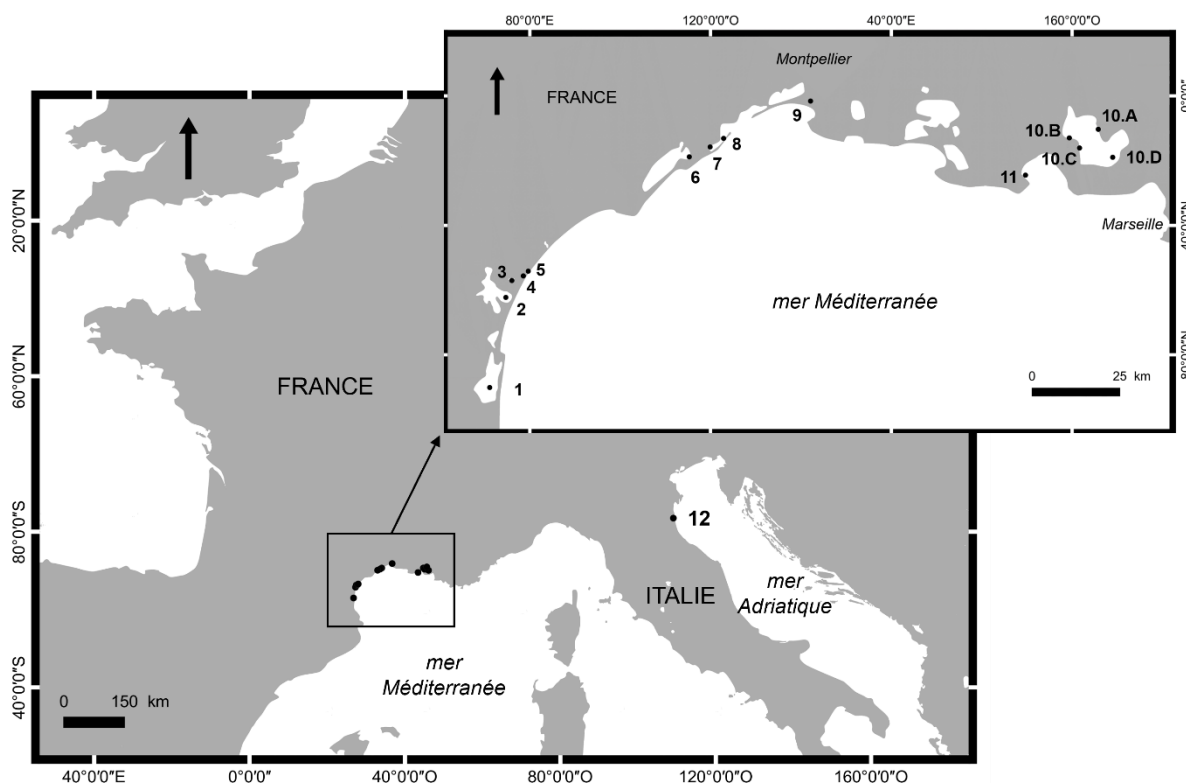
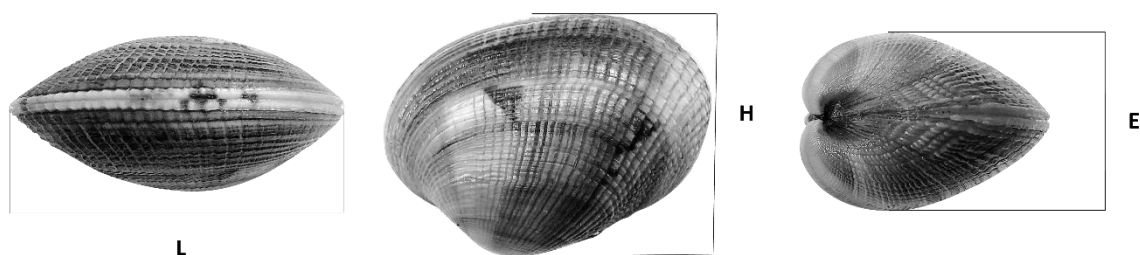


Figure 2-2. Localisation des sites d'études, d'ouest en est : 1) Leucate 2) Ayrolle 3) Gruissan 4) Mateille 5) Ayguades 6) Creusot 7) Ingril 8) Vie-Passe 9) Ponant 10) Berre avec 4 sites : A – Bouquet, B – Massane, C – Figuerolles, et D – Jaï 11) Carteau 12) Pialassa Baiona

Des groupes morphologiques ont été identifiés en fonction de leurs indices de formes, calculés à partir de la longueur (L), la hauteur (H) et l'épaisseur (E) des palourdes (Figure 2-3 ; Caill-Milly *et al.*, 2012, 2014) :

- L'indice d'élongation (H/L) représente le caractère élancé / étroit des valves en vue latérale. Plus le rapport est faible, plus les valves sont minces.
- L'indice de compacité (E/L) représente la compacité des valves en vue ventrale. Plus le rapport est grand, plus les valves auront une forme incurvée (en forme de dôme).
- L'indice de convexité (E/H) correspond à la courbe des valves en vue frontale. Plus le rapport est grand, plus les valves sont arrondies / convexes.

A Variables morphométriques classiques



B Indices de forme

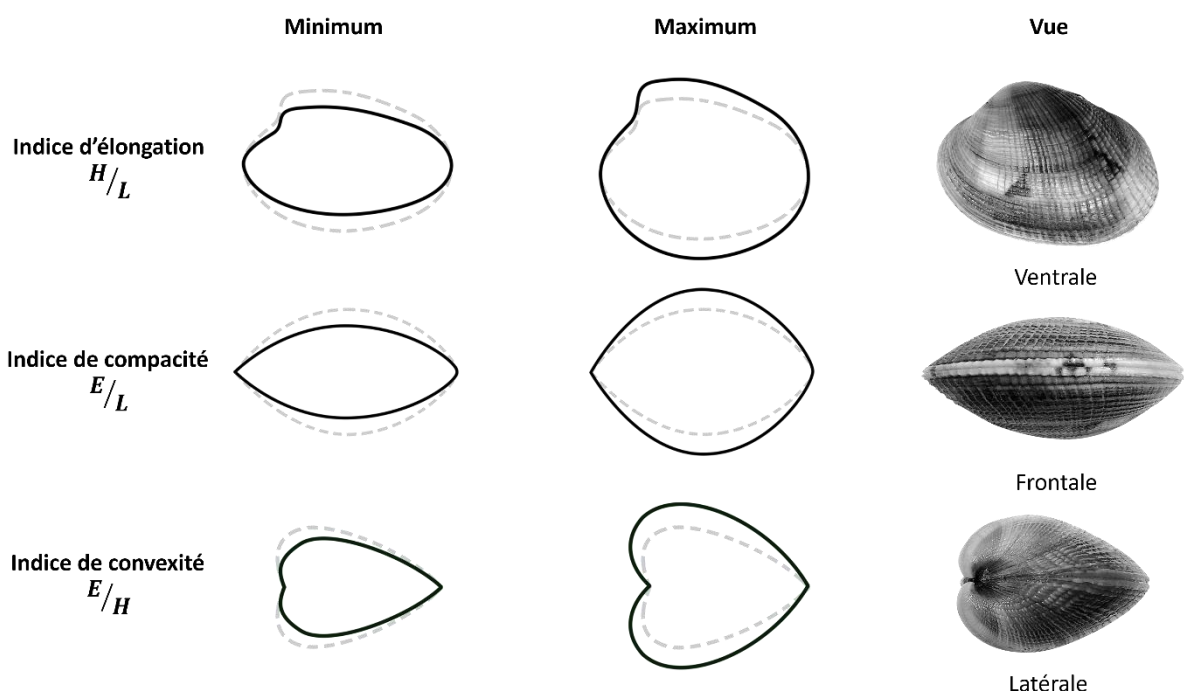


Figure 2-3.A. Variables morphométriques classiques : Schéma de la longueur (L), de la hauteur (H) et de l'épaisseur (E) des coquilles. B. Indices de forme : Schéma des indices d'élongation, de compacité et de convexité.

Les palourdes européennes ont des indices de forme avec des valeurs plus petites que les palourdes japonaises. Cela signifie que pour une même gamme de longueurs, *R. philippinarum* a une coquille plus globulaire et plus épaisse que *R. decussatus*. Selon Watanabe & Katayama (2010), la morphologie de la coquille peut refléter la teneur en humidité de la chair (une chair aqueuse étant considérée comme moins appétissante). La forme globulaire de *R. philippinarum* signifierait une teneur en eau plus élevée que *R. decussatus*. Cela pourrait

expliquer pourquoi les palourdes européennes ont une valeur marchande plus élevée que les palourdes japonaises.

Des différences sont observées pour *R. philippinarum* à l'échelle macroscopique (c'est-à-dire sur la forme des palourdes) mais pas à l'échelle microscopique (à l'échelle génétique). Ainsi, la forme des individus varie selon leur localisation géographique, mais ces différences ne se retrouvent pas au niveau génétique (sur les gènes mitochondriaux 16S et COI). Les valeurs des indices de forme sont plus élevées pour les palourdes japonaises de Méditerranée (étang de Berre, anse de Carteau et Pialassa Baiona) que pour celles de l'Atlantique (Banc du Guer, Golfe du Morbihan, Bellevue et le bassin d'Arcachon) (Caill-Milly *et al.*, 2014). Les indices de forme ont montré que les *R. philippinarum* de Méditerranée avaient un morphotype allongé en vue latérale, en forme de dôme en vue ventrale et arrondie en vue frontale. Les palourdes japonaises venant d'Atlantique ont une forme allongée en vue latérale et aplatie en vue ventrale et frontale. En d'autres termes, *R. philippinarum* de Méditerranée a une forme plus incurvée (en forme de dôme) que les palourdes japonaises venant de l'Atlantique. Ces différences pourraient s'expliquer par le facteur le plus évident : l'influence des marées, mais d'autres facteurs environnementaux peuvent être impliqués comme la profondeur de l'eau, le mouvement de l'eau, la taille des grains, la salinité, les conditions de prédation et trophiques (Caill-Milly *et al.*, 2014). Watanabe & Katayama (2010) ont montré que la morphologie des coquilles varie en fonction des conditions environnementales et du taux de croissance. L'indice d'élongation (H/L) semble lié aux indices de condition nutritionnelle chez *R. philippinarum* : une meilleure condition nutritionnelle entraîne une croissance plus rapide, ce qui donne des coquilles plus fines et plus plates. Les résultats de notre étude suggèrent que les palourdes japonaises des sites de méditerranée française (l'étang de Berre et l'anse Carteau) ont un état nutritionnel et un taux de croissance plus faibles que ceux de l'Atlantique.

De plus, les indices de forme des palourdes japonaises ont été étudiés sur une petite échelle géographique, sur plusieurs sites au sein de l'étang de Berre. Ces indices ont montré que deux groupes pouvaient être considérés en fonction de leur localisation dans l'étang : les palourdes japonaises du Nord (Bouquet, Massane et Figuerolles) et celle du Sud (Jai). Les palourdes du Nord de l'étang de Berre ont une coquille plus épaisse et leur caractère convexe, vu de face, est moins important que celui des palourdes du Sud. Cela pourrait expliquer en partie pourquoi les pêcheurs prennent de préférence les palourdes du Sud de l'étang : la

coquille semble plus arrondie d'un point de vue extérieur que les palourdes du nord de l'étang de Berre. Cette distinction de forme entre *R. philippinarum* du Nord et du Sud de la même lagune souligne que des différences morphométriques apparaissent même à si petite échelle. Cela suggère que les paramètres environnementaux à l'intérieur de la lagune sont suffisamment différents d'un endroit à l'autre pour influencer la morphologie du coquillage. Dans l'étang de Berre, les différences morphologiques pourraient être liées à l'équilibre eau douce / eau salée. Le nord de l'étang est davantage sous l'influence des apports d'eau douce, avec la présence de plusieurs rivières naturelles et d'une voie artificielle par une centrale hydroélectrique (Deslous-Paoli, 1996). Le Sud est plus proche de l'entrée d'eau de mer de la Méditerranée par le canal de Caronte. Les différences de forme des coquilles de palourdes entre le Nord et le sud de l'étang de Berre pourraient également s'expliquer par de nombreux autres facteurs tels que les conditions nutritionnelles, la taille des grains, la salinité ou les courants d'eau (Caill-Milly *et al.*, 2014).

La morphologie des palourdes est le résultat d'une composant génétique (adaptation locale) et environnemental (plasticité phénotypique selon les conditions du milieu) (Dérian, 2015). Les facteurs environnementaux et la physiologie des palourdes peuvent influencer la morphologie des coquilles (Figure 2-4).

Ces résultats pourraient aider à mettre en place un outil permettant de détecter l'origine des palourdes à partir de la forme de leur coquille. Ce type de données peut être utilisé pour faciliter la traçabilité et prévenir la fraude sur le marché de la pêche. Cela est particulièrement important pour une ressource très exploitée comme *R. philippinarum*.

2. 7. 2. Le paradoxe de sa pêcherie

Cette espèce constitue un vrai paradoxe entre son caractère invasif et son intérêt socio-économique. C'est une espèce invasive dont le développement semble se faire au détriment de l'espèce locale *R. decussatus*. Son taux de croissance plus rapide, sa meilleure défense immunitaire face aux bactéries et sa plus grande capacité de reproduction lui donnent un avantage par rapport à l'espèce indigène (Auby, 1993 ; Velez *et al.*, 2017). Que ce soit pour la pêche professionnelle ou la pêche de loisir, la palourde japonaise est une espèce socio-économiquement importante (Dang, 2009 ; Dérian, 2015). C'est donc une pratique qui est

règlementée et suivie dans de nombreux sites français (Bertignac *et al.*, 2001 ; Caill-Milly *et al.*, 2003, 2006 ; D'Hardivillé *et al.*, 2008 ; Bordeyne, 2009 ; Latrouite *et al.*, 2011 ; Sanchez *et al.*, 2014, 2018 ; Basuyaux & Joncourt, 2016).

La palourde japonaise est donc l'unique espèce de palourdes présente dans l'étang de Berre (M. Mahé *et al.*, submitted in JMS). Sa présence est due au caractère invasif de cette espèce et au fait que l'étang de Berre était une niche écologique quasi vierge avec une biodiversité et une diversité très faibles (Derolez *et al.*, 2013 ; Radakovitch *et al.*, 2013). Sa pêche est règlementée depuis 2018 et les mesures de gestion mises en place ont un double objectif : assurer la pérennité de la ressource pour que les stocks ne s'épuisent pas après quelques années de prélèvements et mettre en valeur le travail fait sur le territoire. En effet, au vu de son historique (pollution importante), le retour des bivalves fouisseurs comme la palourde japonaise permet de faire changer l'image de l'étang auprès des populations locales et sa disparition brutale pourrait être interprétée par les habitants de la région comme un retour de la pollution et non comme une surpêche. De plus, la pratique et le maintien de la pêche de loisir revêtent un rôle sociétal important et permettent une réappropriation des rives avec l'accès à ce nouvel usage.

Les objectifs de la gestion de la pêche sont établis afin de permettre « d'assurer la durabilité des ressources marines et des entreprises qui les exploitent, en assurant des apports suffisants pour les consommateurs » (CNPMM, 2016). Selon Caill-Milly *et al.* (2020), la gestion de la pêche « vise à réunir les conditions pour une exploitation durable des ressources, à savoir assurer le renouvellement des stocks et optimiser (voire maximiser) leur exploitation ». La gestion de la pêche doit intégrer à la fois l'aspect biologique, mais aussi économique et social afin de maintenir les populations des espèces exploitées tout en ayant une activité de pêche rentable (Bald *et al.*, 2009 ; Dérian, 2015). Afin d'avoir les mesures de gestions les plus efficaces possibles, il est nécessaire de mieux appréhender l'espèce et son environnement.

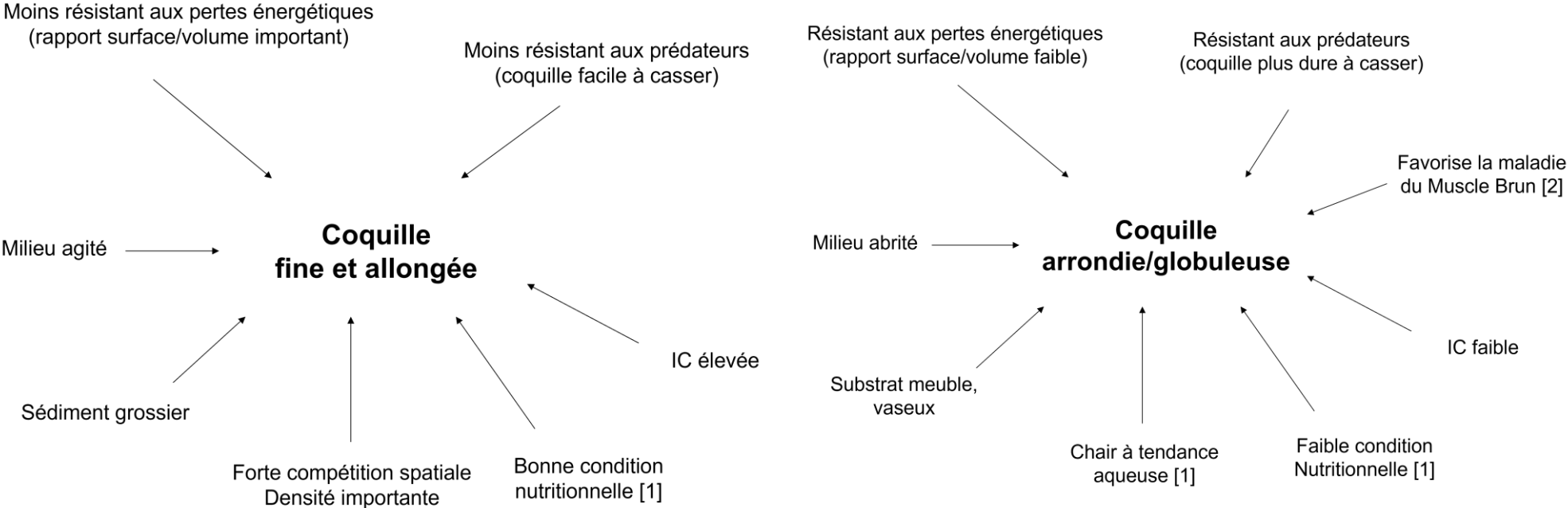


Figure 2-4. Paramètres influençant la morphologie des palourdes d'après [1] Watanabe & Katayama (2010) [2] Caill-Milly (2012) ; et le reste selon Dérian (2015)

LES DONNÉES À L'ÉCHELLE INDIVIDUELLE



CHAPITRE 3. La reproduction

3. 1. Introduction

L'introduction récente de *R. philippinarum* et son exploitation récente sur l'étang de Berre peuvent facilement expliquer le manque de connaissances sur la dynamique des populations de cette espèce. La compréhension de la dynamique d'une espèce passe par la connaissance de sa biologie et notamment de son cycle de reproduction. Dans les sites méditerranéens, la littérature montre que la gamétogénèse chez les palourdes japonaises commence vers janvier - février ; les gamètes étant expulsés vers la fin du printemps (Meneghetti *et al.*, 2004). Néanmoins, leur cycle de reproduction est très variable géographiquement, mais également à l'échelle interannuelle pour une même population, principalement en raison des variations de la température de l'eau (Genez *et al.* 2015 ; Moura *et al.* 2018). La reproduction est également sous l'influence de la photopériode, de la disponibilité en nourriture et de la salinité (Calvez, 2002). De plus, selon les conditions environnementales, plusieurs reproductions sont possibles au cours d'une même année, surtout chez les individus mesurant plus de 35 mm (Trinkler, 2009).

Un autre aspect lié à la reproduction est la taille de la maturité sexuelle. D'après Holland & Chew (1974), la palourde japonaise est mature sexuellement à partir de 20 mm, ce qui correspond à leur première ou deuxième année de vie, mais la taille est un indicateur plus précis que l'âge. Dans le cas de l'étang de Berre, la taille minimum de capture est de 30 mm^[14]. D'après MEDAC (2019), il faut que cette taille d'exploitation soit supérieure à hauteur de 22 - 38 % par rapport à la taille de maturité sexuelle de l'espèce afin de garantir la durabilité de l'exploitation de cette ressource. Ainsi, il est primordial de connaître la taille de maturité sexuelle des palourdes japonaises dans l'étang de Berre afin de vérifier le bien-fondé d'une taille minimum de capture à 30 mm.

^[14] Arrêté du 29 janvier 2013 modifiant l'arrêté du 26 octobre 2012

L'objectif de ce chapitre est de mieux appréhender le cycle de reproduction de la palourde japonaise (une ou plusieurs périodes de reproduction, à quelle saison, etc.) ainsi que de déterminer la taille à la maturité sexuelle.

3. 2. Matériels et méthodes

Pour estimer la période de reproduction dans l'étang de Berre, quatre sites ont été choisis : Bouquet, Massane, Figuerolles et Jaï (Figure 3-1). D'après la courantologie, Massane est le premier site touché par l'eau douce provenant des rejets de la centrale hydroélectrique d'EDF. Ensuite, le courant amène cette eau vers le Sud en direction du canal de Caronte, et passe par le site de Figuerolles. De l'autre côté de l'étang de Berre, Bouquet est un site moins influencé par cet apport d'eau douce. Au Sud, le site du Jaï reçoit plus d'apport d'eau de mer via le canal de Caronte, et plus de chlorophylle a de l'étang de Bolmon via trois bourdigues entre ces deux étangs.

Ces 4 sites ont été échantillonnés à deux profondeurs : au bord (entre 0 et 1 m) et en profondeur (entre 2 et 3,5 m).

3. 2. 1. Cycle de reproduction

Tous les mois, entre mai 2018 et octobre 2020, entre 24 et 36 palourdes ont été échantillonnées par site. Ces individus mesuraient entre 30 et 40 mm pour limiter la variabilité de la reproduction liée à la longueur des palourdes (Laruelle, 1999). À chaque prélèvement, la température de l'eau (°C) était relevée sur chaque site.

Après l'échantillonnage, les palourdes étaient placées dans des sachets plastiques étiquetés et stockés à -21°C jusqu'aux analyses. La longueur de la coquille de chaque spécimen a été mesurée à l'aide d'un pied à coulisse numérique (ABSOLUTE AOS DIGIMATIC 500-161-30, Mitutoyo - précision de 0,01 mm).

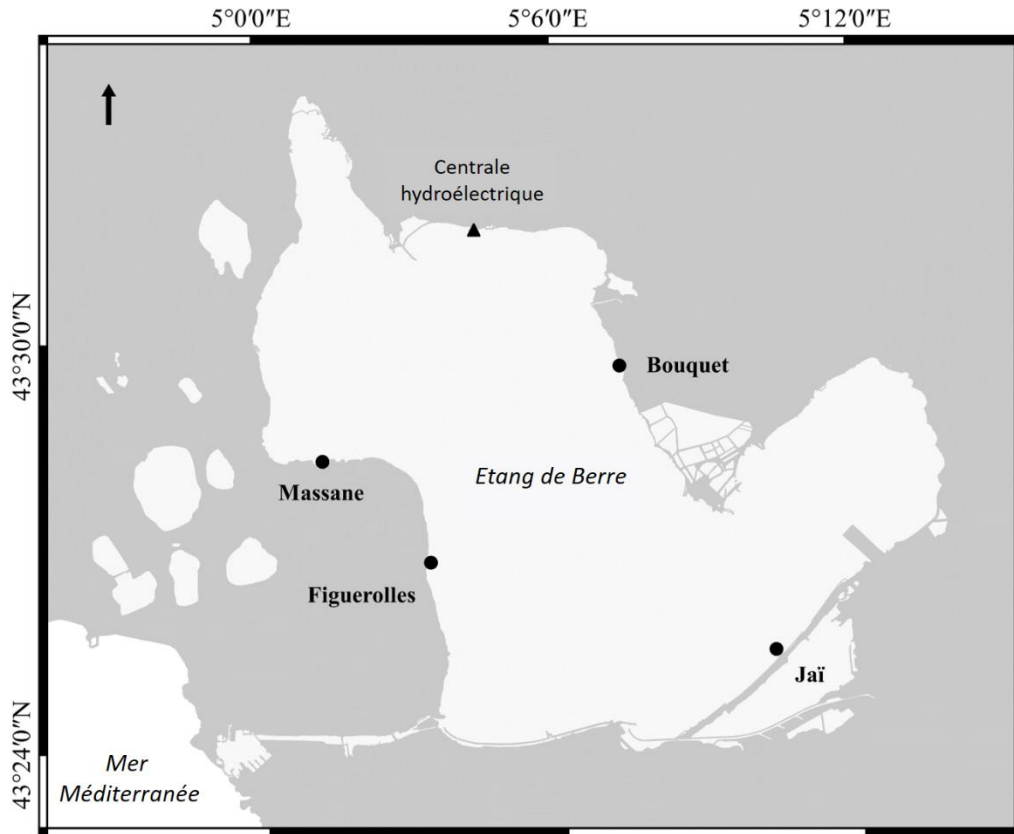


Figure 3-1. Localisation des sites d'études pour la reproduction

3. 2. 1. 1. Indice de développement gonadique (IdG)

Au laboratoire, les palourdes ont été disséquées et le stade de développement des gonades (IdG) a été évalué en utilisant le protocole de Lucas (1965) modifié par Dang, de Montaudouin, Gam *et al.* (2010). Au stade A, la gonade est translucide, petite et le sexe ne peut être identifié (Figure 3-2). Au stade B, la gonade est encore translucide, mais présente un stade de maturation précoce (elle commence à être opaque). Lorsque la gonade est totalement mature, blanchâtre et gonflée, c'est le stade C ; le sexe est identifiable avec la présence des gamètes (spermatozoïdes ou ovocytes). Ensuite, le stade D correspond à la ponte, lorsque la gonade est brune, ridée, flasque et dépourvue de gamètes. L'IdG a été évalué entre novembre 2018 et octobre 2020.

Les palourdes n'ont pas de caractère sexuel secondaire externe pour déterminer le sexe des individus (Peignon *et al.*, 1995). Lorsque cela était possible (c'est-à-dire uniquement pendant le stade C), le sex-ratio (femelle : mâle) a été évalué dans chaque site.

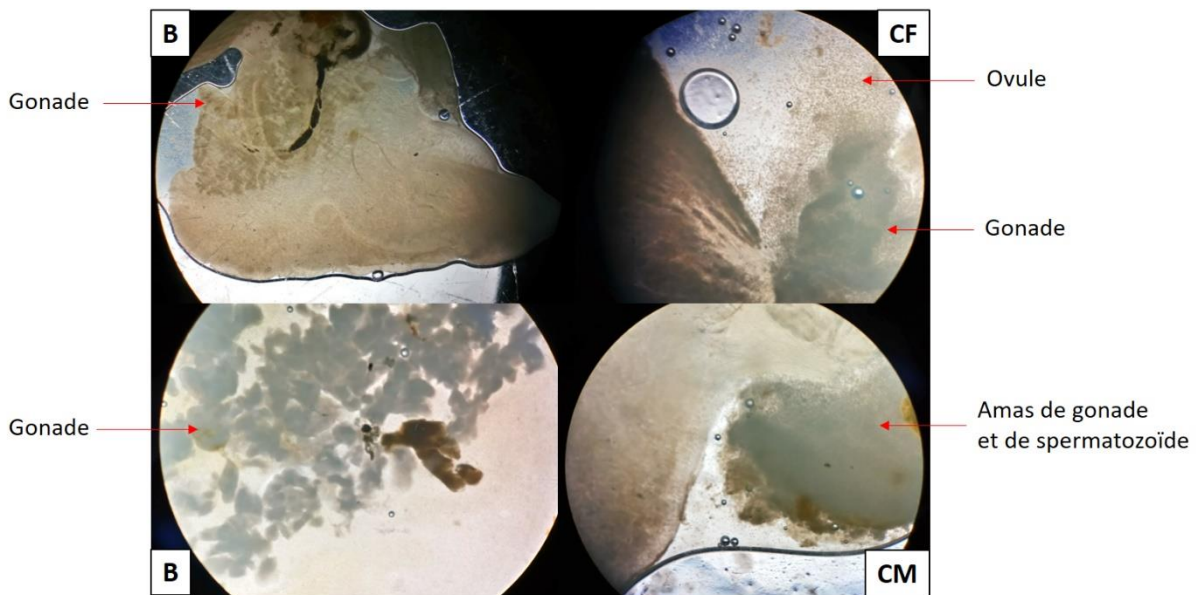


Figure 3-2. Stade de développement des gonades (IdG) : [B] la gonade est encore translucide mais présente un stade de maturation précoce (elle commence à être opaque) [C] la gonade est totalement mature, blanchâtre et gonflée, le sexe est identifiable avec la présence de spermatozoïdes [CM] ou ovocytes [CF].

3. 2. 1. 2. Indice de condition (IC)

Pour avoir une idée de la période de reproduction, l'Indice de Condition (IC) est la méthode la plus consensuelle (Lucas & Beninger, 1985 ; Calvez, 2002 ; Dang, de Montaudouin, Gam *et al.*, 2010 ; de Montaudouin, Lucia *et al.*, 2016). Le début de développement des gonades est marqué par un IC croissant. La chute des valeurs de l'IC correspond à une expulsion des gamètes, c'est-à-dire la reproduction (Paulet *et al.*, 1988 *in* Kamara *et al.*, 2005). La formule de Walne (1976) a été utilisée :

$$\text{Indice de condition (IC en \%)} = \frac{\text{poids sec de la chair (g)}}{\text{poids sec des valves (g)}} \times 100$$

Avec les mêmes individus que ceux utilisés pour l'IdG, la chair et les valves de chaque palourde ont été séchées dans une étuve à 60 - 65°C pendant 48 h (Kamara *et al.*, 2005), puis pesées avec une balance de précision de 0,01 g. L'IC a été évalué entre mai 2018 et octobre 2020.

3. 2. 2. Longueur à la maturité sexuelle

En mai 2020, 122 palourdes d'une taille comprise entre 11,95 et 34,92 mm ont été échantillonnés sur le site de Massane Bord. Cette période a été choisie parce qu'en 2019, elle correspondait au pic de maturité des palourdes selon l'IdG et juste avant la période de reproduction selon l'IC (Figure 3-7). Le site de Massane a été choisi pour déterminer la longueur à la maturité sexuelle puisque c'est sur ce site que la gamme de tailles des palourdes est la plus importante.

La maturité des gonades de chaque spécimen a été déterminée avec l'IdG. Pour estimer la longueur à la première maturité sexuelle, deux méthodes ont été utilisées. (1) Au niveau individuel, c'est la plus petite palourde observée qui atteint le stade B. (2) Au niveau de la population, la taille à la première maturité sexuelle (SL_{50}) est la longueur de coquille à laquelle 50 % de la population est sexuellement mature (Moura *et al.*, 2018). Un graphique avec la fréquence cumulative des palourdes ayant des gonades matures (stade B ou C) en fonction de la longueur de leur coquille (regroupées en classes de taille de 2 mm) a été utilisé. La taille de la maturité sexuelle a été estimée à l'aide d'une méthode de régression locale par rapport aux données avec un intervalle de confiance de 95 % (M. Mahé *et al.*, submitted in OCMA).

3. 2. 3. Analyse statistique

L'analyse des données a été faite sur Python 3.7 (Spyder 3.3.6). Pour l'ensemble des tests statistiques, le taux d'erreur de type I α a été fixé à 0,05.

La normalité des données a été testée (test de Shapiro). Lorsque les données suivaient une loi normale, le test de comparaison des moyennes de Welch a été utilisé (puisque les échantillons n'avaient pas le même nombre de données). Quand les données ne suivaient pas une loi normale, le test non paramétrique de Mann-Whitney-Wilcoxon a été utilisé.

3. 3. Résultats

3. 3. 1. Longueur à la maturité sexuelle

À l'échelle individuelle, la taille minimale de reproduction déterminée à partir de l'IdG dans l'étang de Berre était d'environ 19,87 mm (la plus petite palourde observée avec le stade B) - 20,65 mm (stade C).

Au niveau de la population, la taille de la première maturité sexuelle (SL_{50} - IdG au stade B ou C) est estimée à 22,7 mm (Figure 3-3). La majorité de la population (75 %) a atteint la maturité sexuelle à 26,2 mm, et la pleine maturité est atteinte à une taille de 34 mm.

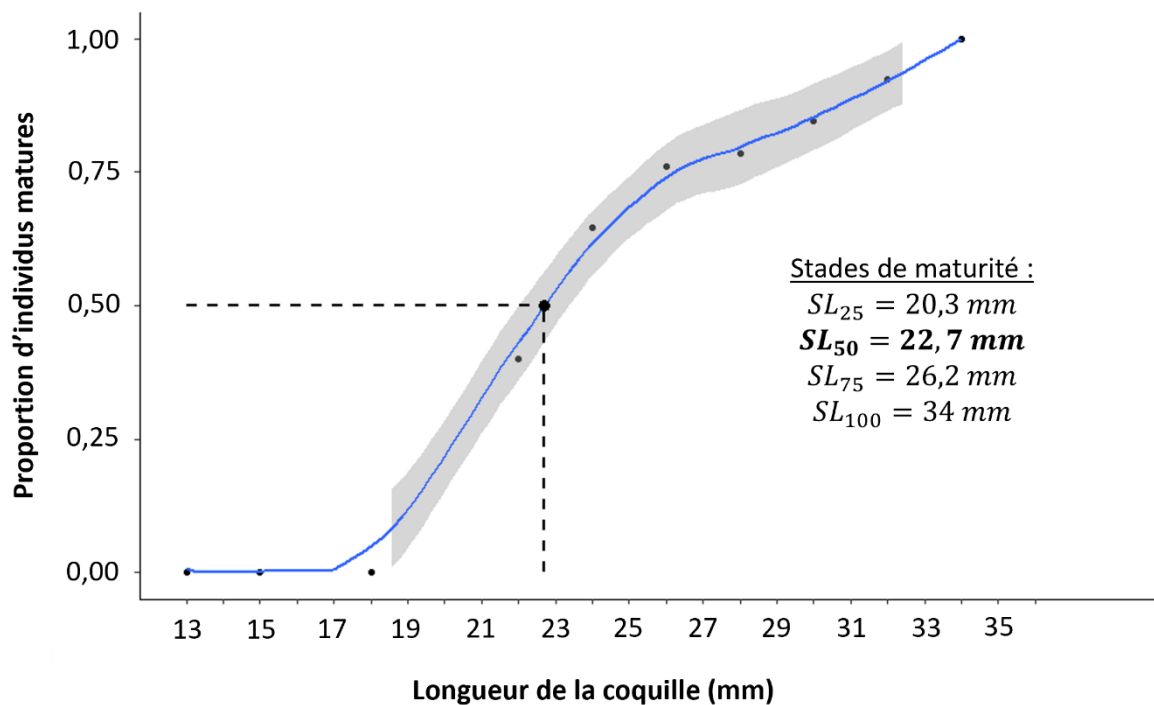


Figure 3-3. Proportion d'individus matures en fonction de la longueur de leur coquille - Figure par Louise Camus (M. Mahé et al., submitted in OCMA)

3. 3. 2. Cycle de reproduction

La crise écologique de 2018 a décimé le peuplement de palourdes et notamment au-delà de 2 m de profondeur (Mayot *et al.*, 2020 ; M. Mahé, Delanghe *et al.*, 2020). L'absence d'oxygène pendant une période plus ou moins longue a entraîné la mort des palourdes sur plusieurs zones de l'étang de Berre. En conséquence, il n'a pas toujours été possible de trouver

un nombre suffisant de palourdes sur les sites Jaï Profond, Figuerolles Profond et Bouquet Profond. Les données sur ces sites ne seront pas traitées. De plus, la crise écologique a commencé pendant l'été 2018, les résultats de l'IC entre mai et octobre 2018 n'ont donc pas été pris en compte. Il est difficile de savoir si les variations de valeur de l'IC sont dues à une potentielle reproduction ou aux effets liés à la crise.

3.3.2.1. *Jaï Bord*

L'IC des palourdes du site de Jaï Bord varie entre 2,23 et 19,38, il est en moyenne de 7,83 ($\sigma = 2,51$) sur la période entre novembre 2018 et octobre 2020. Le sex-ratio des palourdes sur le site du Jaï est de 1,16 femelle pour 1 mâle.

En novembre 2018, le stade A est majoritaire et est rapidement remplacé par une prépondérance de stade B jusqu'en mars 2019 (Figure 3-4). Durant cette période, l'IC passe de 7,63 ($\sigma = 1,87$) à 12,11 ($\sigma = 2,61$). En mars 2019, les premiers stades C apparaissent dans environ 20 % des palourdes (Figure 3-4). Leur proportion est majoritaire à partir du mois d'avril jusqu'au mois de septembre 2019 ; l'IC varie de 11,46 ($\sigma = 1,72$) à 6,18 ($\sigma = 1,20$). Entre octobre 2019 et avril 2020, il n'y a pas de données – par absence de palourdes dans la bonne gamme de tailles (entre 30 et 40 mm) sur le site (Figure 3-4). En mai 2020, une prépondérance de stade C est observée avec un IC de 7,81 ($\sigma = 1,25$). En août et septembre 2020, les stades C sont toujours majoritaires et en octobre 2020, il est présent dans environ 40 % des palourdes. L'IC au mois d'octobre 2020 est de 4,45 ($\sigma = 0,84$; Figure 3-4).

3.3.2.2. *Figuerolles Bord*

Les palourdes du site de Figuerolles Bord ont un IC qui oscille entre 1,61 et 10,30. En moyenne, l'IC est de 5,69 ($\sigma = 1,18$). Le sex-ratio est de 0,97 : 1.

Sur le site de Figuerolles, le stade C apparaît en avril 2019 et est majoritaire jusqu'en août (Figure 3-5). En septembre et octobre 2019, il reste environ 10 % de palourde au stade C contre environ 70 % de stade B. Durant cette période, l'IC baisse de 7,21 ($\sigma = 1,23$) en avril 2019 à 5,41 ($\sigma = 1,00$) en août puis 4,57 ($\sigma = 1,01$) en octobre 2019 (Figure 3-5). Entre les mois de janvier à mai 2020, l'IC augmente progressivement jusqu'à atteindre 7,59 ($\sigma = 1,21$) puis à chuter à 3,61 ($\sigma = 0,54$) en octobre 2020. Les stades C sont majoritaires entre les mois de mai et septembre 2020 (Figure 3-5).

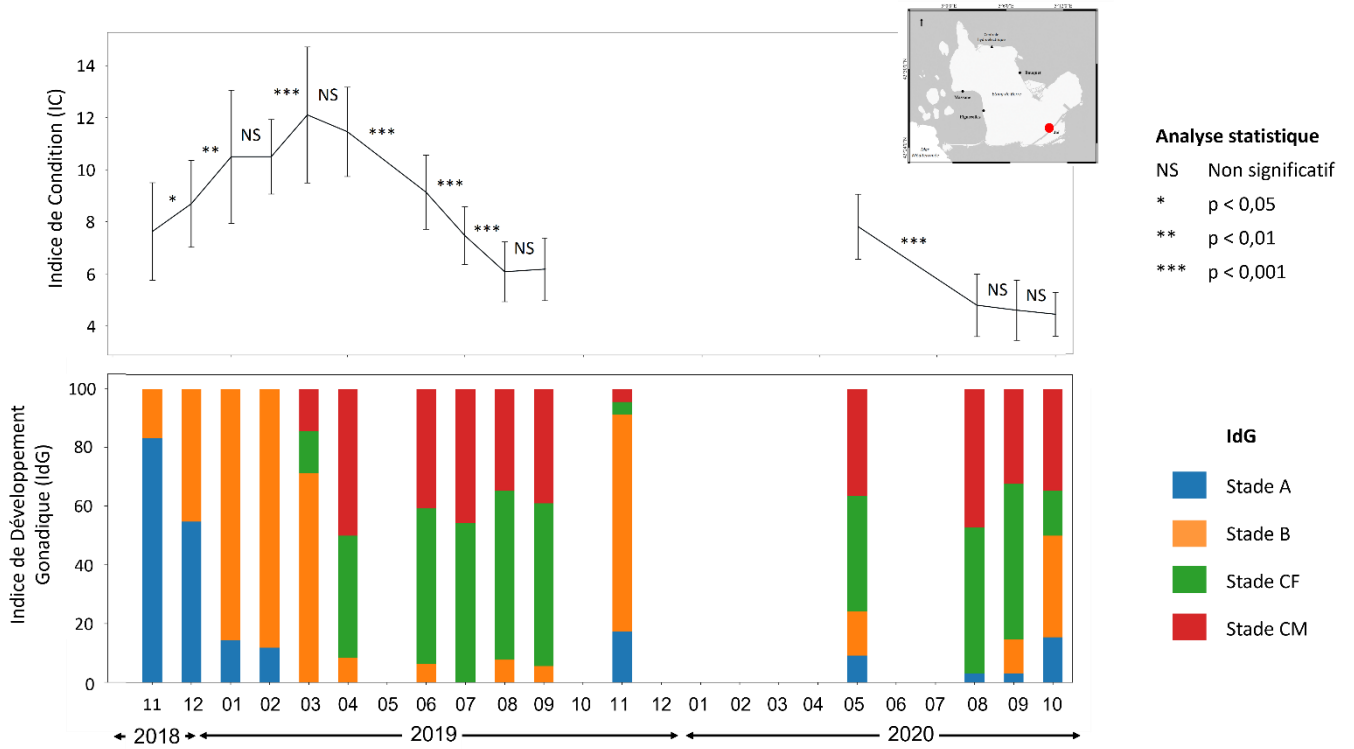


Figure 3-4. Indice de Condition (IC) et Indice de développement gonadique (IdG) sur le site du Jaï Bord.

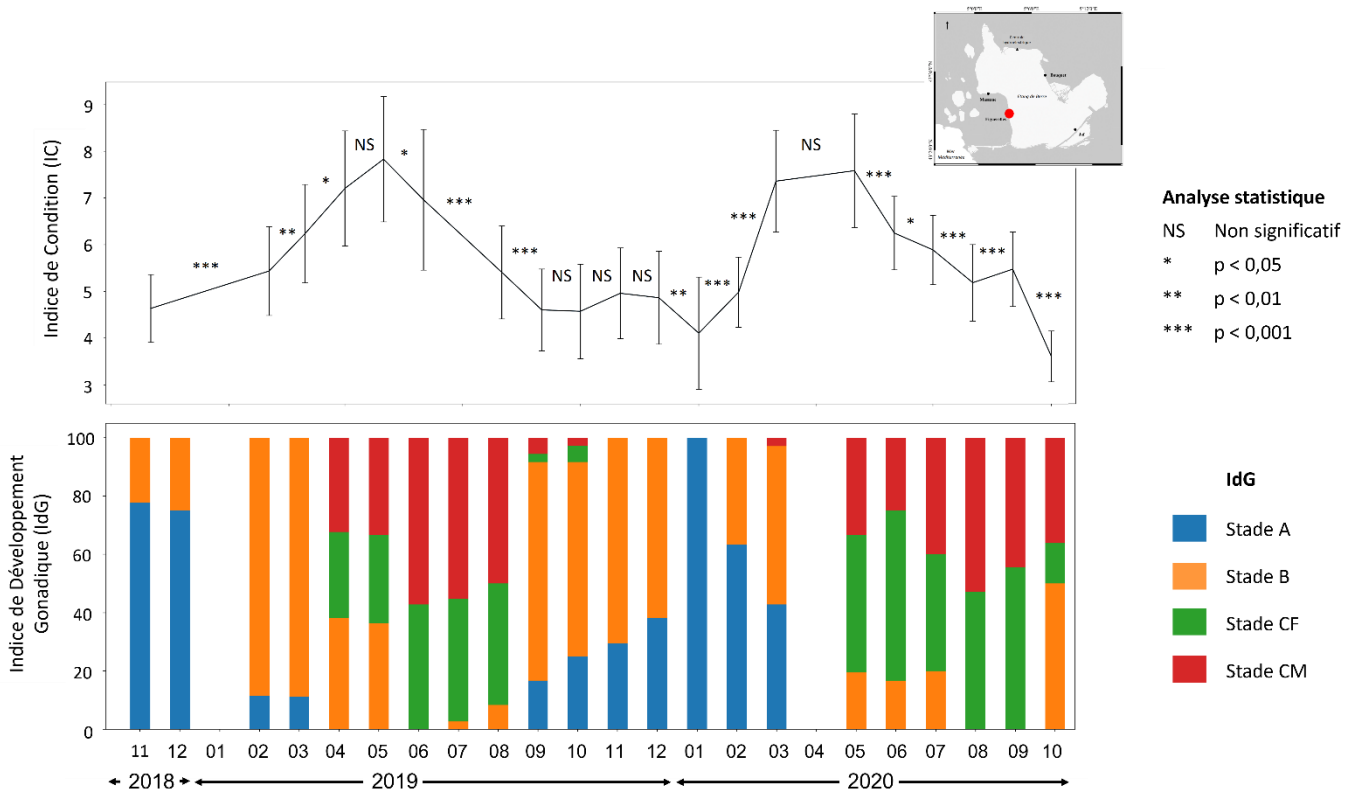


Figure 3-5. Indice de Condition (IC) et Indice de développement gonadique (IdG) sur le site du Figuerolles Bord.

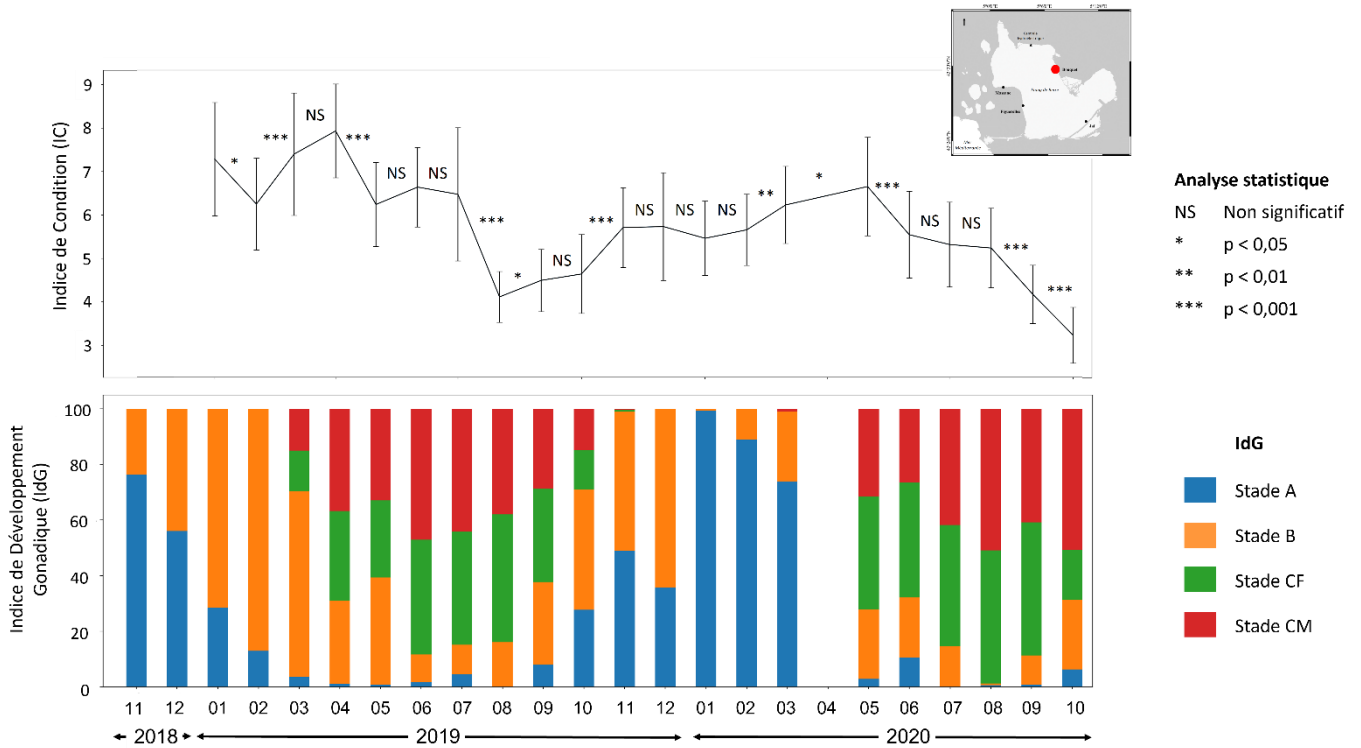


Figure 3-6. Indice de Condition (IC) et Indice de développement gonadique (IdG) sur le site du Bouquet Bord.

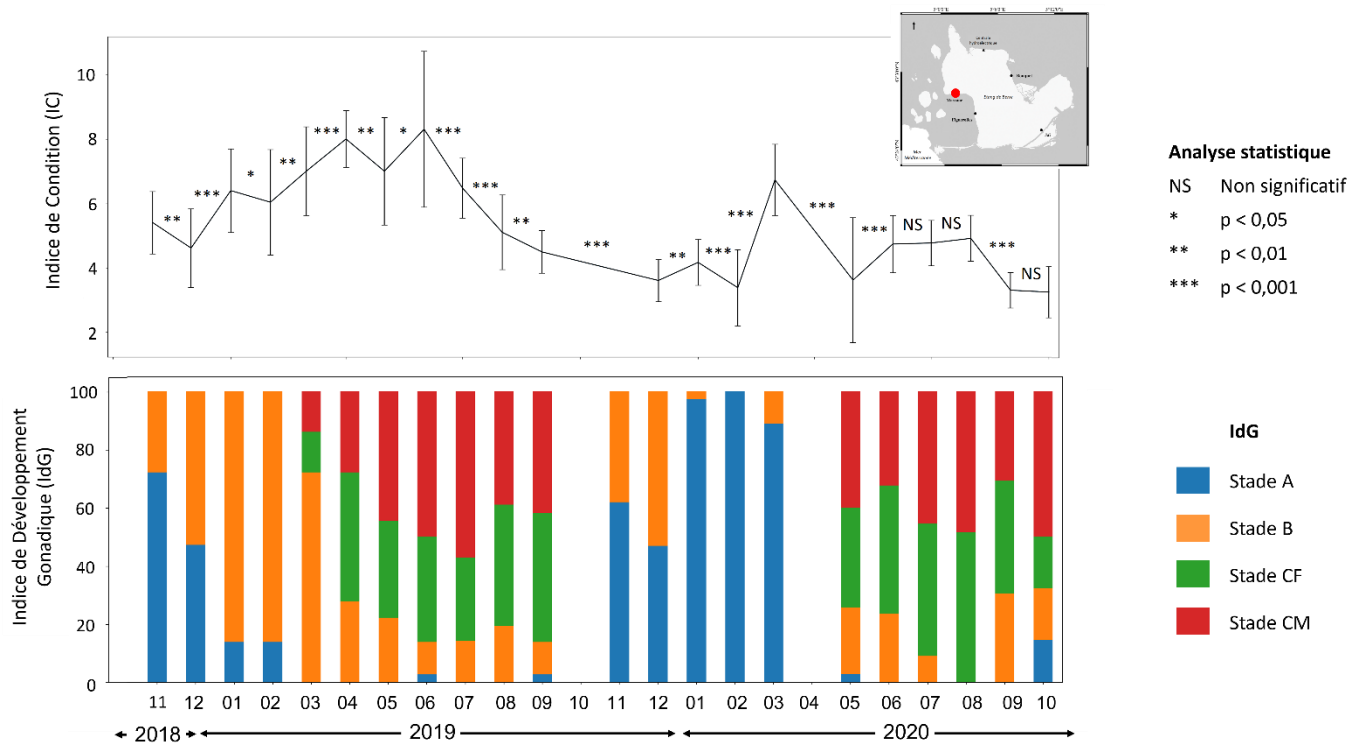


Figure 3-7. Indice de Condition (IC) et Indice de développement gonadique (IdG) sur le site du Massane Bord

3. 3. 2. 3. *Bouquet Bord*

L'IC des palourdes du site de Bouquet Bord varie entre 1,64 et 11,29, il est en moyenne de 5,69 ($\sigma = 1,17$). Le sex-ratio sur le site de Bouquet est de 0,93 : 1.

L'apparition du stade C dans l'IdG commence en mars 2019, en même temps qu'un IC assez élevé de 7,39 ($\sigma = 1,41$; Figure 3-6). Entre avril et octobre 2019, l'IC passe de 7,93 ($\sigma = 1,08$) à 4,64 ($\sigma = 0,91$) – les stades C sont majoritairement observés entre avril et septembre 2019 puis laissent la place à une prépondérance de stade B et A (Figure 3-6). Au début de l'année 2020, le stade A est présent à plus de 80 % jusqu'en mars ; puis entre mai et novembre 2020, ce sont les stades C qui sont majoritaires. À ce moment-là, l'IC passe de 6,65 ($\sigma = 1,13$) en mai à 3,23 ($\sigma = 0,64$) en octobre 2020 (Figure 3-6).

3. 3. 2. 4. *Massane Bord*

Les palourdes du site de Massane Bord ont un IC qui oscille entre 0,25 et 14,90. En moyenne, l'IC est de 5,28 ($\sigma = 1,52$). Le sex-ratio est de 0,93 : 1.

En novembre 2018, les palourdes ont une majorité de stades A pour l'IdG (Figure 3-7). Cette proportion diminue petit à petit pour laisser la place à des stades B qui sont prépondérants jusqu'en mars 2019. Dans le même temps, l'IC passe de 5,41 ($\sigma = 0,97$) à 7,01 ($\sigma = 1,38$). Les stades C apparaissent en mars 2019 et sont majoritaires entre avril et septembre 2019. L'IC varie alors de 8,01 ($\sigma = 0,88$) en avril à 4,50 ($\sigma = 0,66$) en septembre (Figure 3-7). De décembre 2019 à mars 2020, le stade A est entre 50 et 100 % dans la population de palourdes. À partir de mai 2020, les stades C sont majoritaires avec un IC de 3,36 ($\sigma = 1,94$). L'IdG reste à plus de 60 % en stade C jusqu'en octobre 2020 où l'IC est de 3,25 ($\sigma = 0,79$; Figure 3-7).

3. 3. 2. 5. *Comparaison inter-site*

Sur l'ensemble des palourdes du bord, le sex-ratio est de 0,98 : 1.

Pour chaque date, l'IC a été comparé entre les sites (deux par deux). Les tests statistiques montrent que pour 81 % des dates testées, le site de Jaï a toujours un IC supérieur aux autres sites. L'IC moyen du site du Jaï est de 7,83 ($\sigma = 2,51$) sur la période entre novembre 2018 et

octobre 2020. Pour les palourdes du site de Figuerolles, leur IC est supérieur aux autres sites dans 37,50 % des dates, leur IC moyen est de 5,69 ($\sigma = 1,18$). L'IC moyen des palourdes du site de Bouquet est de 5,69 ($\sigma = 1,17$), il est supérieur aux autres sites dans 30 % des dates. Quant au site de Massane, ces palourdes ont un IC supérieur aux autres sites dans 18 % des dates, leur IC moyen est de 5,28 ($\sigma = 1,52$).

3. 3. 2. 6. *Massane Profond*

L'IC des palourdes du site de Massane Profond varie entre 0,78 et 18,98, il est en moyenne de 5,60 ($\sigma = 1,46$). Le sex-ratio sur ce site est de 0,77 : 1.

À la suite de la crise écologique de 2018 (Mayot *et al.*, 2020), il a été difficile de trouver assez de palourdes japonaises pour les expériences de reproduction et dans les gammes de longueurs choisies (entre 30 et 40 mm). Le site de Massane Profond est le seul où l'échantillonnage a été assez régulier. Pour autant, les absences entre les mois ne permettent pas d'estimer correctement la période de reproduction sur ce site (Figure 3-8).

Néanmoins, les données issues de Massane Profond ont été comparées à celles obtenues sur le site de Massane Bord. L'objectif était de savoir si la reproduction était identique sur un même site à deux profondeurs différentes. Dans 30 % des cas, les moyennes des IC ne sont statistiquement pas différentes entre les palourdes du bord et celles présentes en profondeur. Le site de Massane Bord a un IC moyen inférieur à celui de Massane Profond dans 30 % des dates échantillonnées ; et dans 40 % des cas, ce sont les palourdes du site de Massane Profond qui ont un IC moyen inférieur à celles de Massane Bord.

3. 3. 3. *La température dans l'étang de Berre*

Dans l'étang de Berre, la température de l'eau varie entre 5°C en janvier 2019 et 27,25°C en août 2020 (Figure 3-9). Elle est en moyenne de 16,64 ($\sigma = 6,39$) pendant la période entre mai 2018 et octobre 2020.

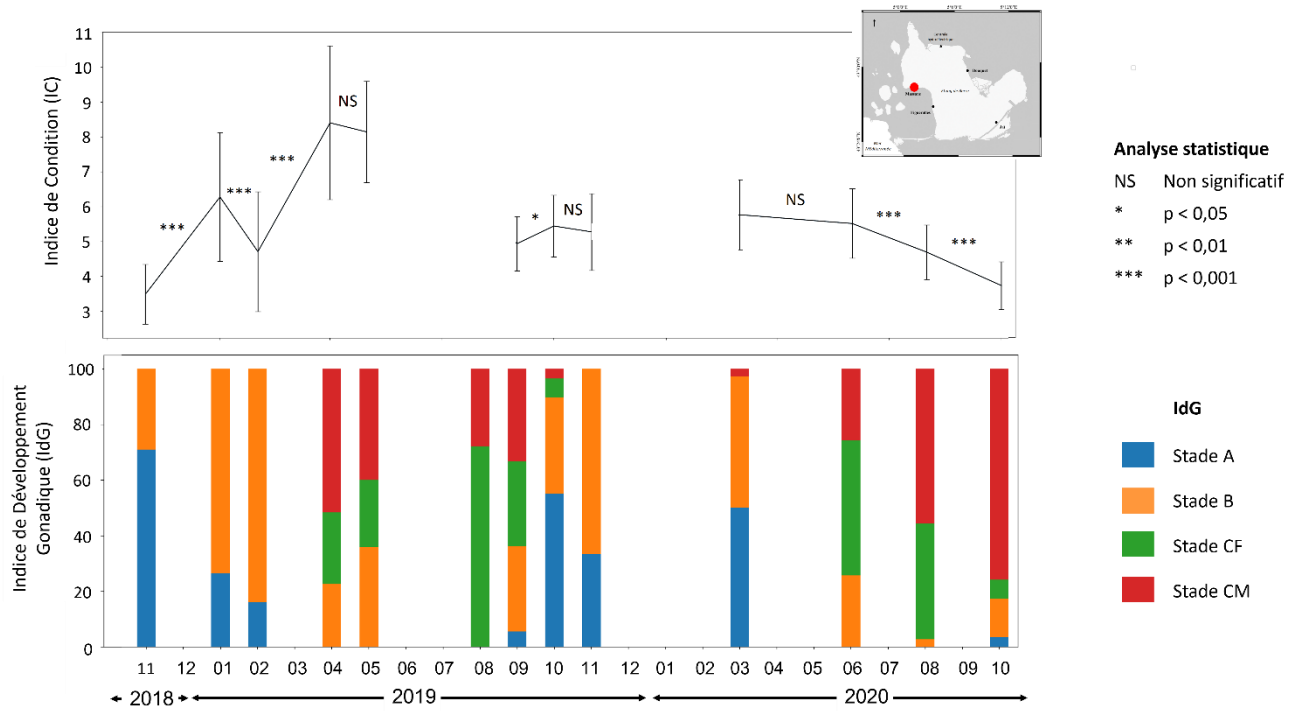


Figure 3-8. Indice de Condition (IC) et Indice de développement gonadique (IdG) sur le site du Massane Profond entre novembre 2018 et octobre 2020.

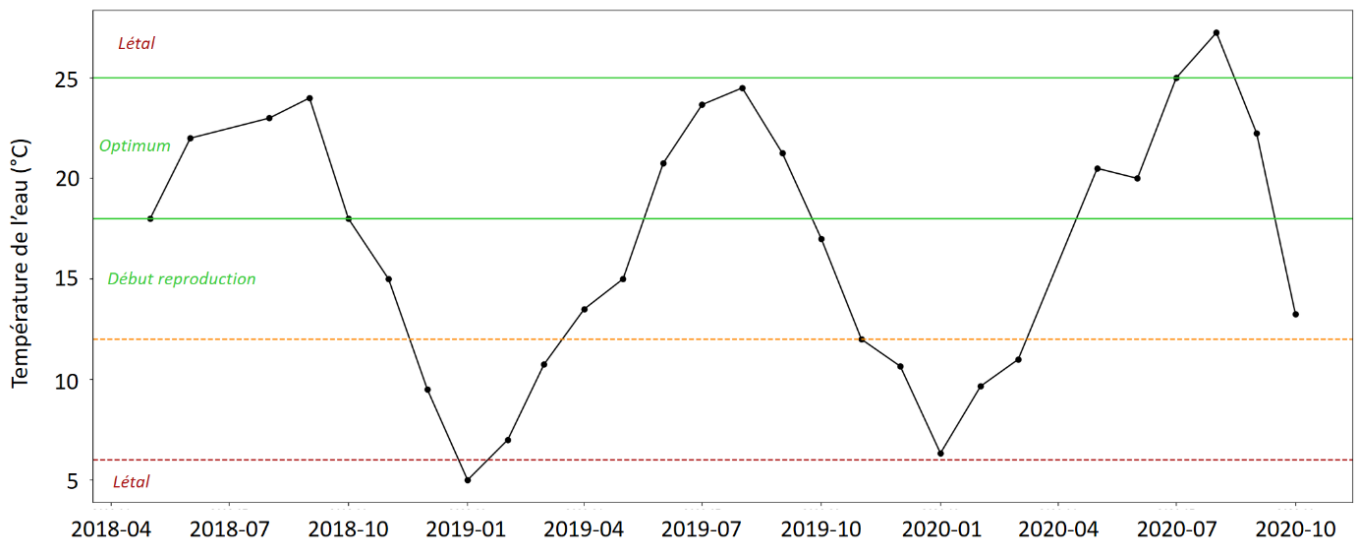


Figure 3-9. Evolution temporelle moyenne de la température de l'eau entre mai 2018 et octobre 2020. Les traits horizontaux représentent les seuils pour la biologie de la palourde (selon Le Treut, 1986)

3. 4. Discussions

3. 4. 1. Longueur à la maturité sexuelle

Selon Holland & Chew (1974), la maturité sexuelle peut commencer à partir d'une longueur de 5 - 10 mm (c'est-à-dire les juvéniles), mais l'expulsion des gamètes ne commence qu'à partir d'une taille de 20 mm. Dans l'étang de Berre, la taille à la première maturité sexuelle semble être d'environ 20 - 23 mm (Figure 3-3). D'après la courbe de croissance, cette longueur correspondrait à un âge inférieur à 1 an – entre 210,83 et 265,26 jours soit entre 7 et 9 mois (CHAPITRE 4).

Selon J. Flye Sainte Marie (*com. pers.*), cette valeur de 20 - 23 mm est probablement surestimée. En effet, en rade de Brest, il a trouvé des traces de maturité sexuelle à partir de 10 mm, même si la reproduction de ces individus est probablement moins efficace que celle des individus ayant atteint 20 mm. En effet, une palourde dont la longueur de la coquille dépasse 20 mm expulserait 500 000 œufs par reproduction (Kuwahara *et al.*, 2016), mais il existe une relation exponentielle entre la longueur d'une palourde sexuellement mature et le nombre d'œufs produits par la reproduction (Ivell, 1981 *in* Dang, 2009 ; Ichimi *et al.*, 2019). Néanmoins, notre résultat se trouve dans les gammes de taille de maturité sexuelle observées dans d'autres sites européens : SL_{50} entre 20 et 29 mm (Tableau 3-1).

Dans le cas de l'étang de Berre, la taille minimum de capture est de 30 mm ^[14]. D'après MEDAC (2019), il faut que cette taille d'exploitation soit supérieure à hauteur de 22 - 38 % par rapport à la taille de maturité sexuelle de l'espèce afin de garantir la durabilité de l'exploitation de cette ressource. La taille minimum de capture de 30 mm est entre 30 - 50 % plus élevée que la taille de maturité sexuelle estimée entre 20 et 23 mm (Figure 3-3). Ce pourcentage, associé à une bonne reproduction, semble contribuer positivement à une gestion durable de cette espèce. Néanmoins, il faut noter que la maturité de l'ensemble de la population est atteinte seulement à une taille de 34 mm, ce qui est supérieur à la taille minimum de capture (Figure 3-3). Ainsi, il est possible que certaines palourdes soient pêchées sans s'être reproduites, ce qui peut, à terme, poser un problème en cas de limitation des capacités de reproduction ou de recrutement.

Tableau 3-1. Comparaison entre les périodes de reproductions de *R.philippinarum* de différents sites européens modifié d'après Moura et al. (2018). **Localisation globale** : MAR = Mer de Marmara ; ATL = Océan Atlantique ; MED = Mer Méditerranée ; MAN = Manche. **Méthodes** : BC = Composition Biochimique des Gonades ; GH = Coupe Histologique des Gonades ; GSI = Indice Gonado-somatique ; IC = Indice de Condition ; IdG = Indice de Développement Gonadique ; OS = Fréquence en taille des Oocytes ; SA = Analyses sérologiques. * = valeur minimum et maximum de l'IC. SL = Gamme de longueur des palourdes utilisées pour l'étude de la reproduction. SL₅₀ = taille à la maturité sexuelle. **Références** : [1] Cette thèse [2] Dang, de Montaudouin, Gam et al. (2010) [3] Beninger & Lucas (1984) [4] Laruelle et al. (1994) [5] Calvez (2002) [6] Gouletquer (1989) [7] Drummond et al. (2006) [8] Xie & Burnell (1994) in Moura et al (2018) [9] Meneghetti et al. (2004) [10] Çolakoğlu & Palaz (2014) [11] Genez et al. (2015) [12] Moura et al. (2018) [13] Maia & Gaspar (2014) in Moura et al. (2018) [14] Anonyme (2001) in Moura et al. (2018) [15] Rodriguez-Moscoso et al. (1992) [16] Ojea et al. (2004) in Moura et al. (2018) [17] Tumnoi (2012)

Localisation				Période de reproduction (gris clair) et pic (gris foncé)													Méthode	IC*	SL (mm)	SL50 (mm)	Réf			
Pays	Région	Site	Global	Période	T (°C)	Jan	Fev	Mar	Avr	Mai	Juin	Juil	Au	Sep	Oct	Nov						Dec		
France	Etang de Berre	Jai	MED	Mai 2018 - Oct 2020	5 - 28														IC, IdG	0,64 - 19,38	30 - 40	22,7	[1]	
		Figuerolles	MED	Mai 2018 - Oct 2020	7 - 27															IC, IdG	0,49 - 10,30	30 - 40	22,7	[1]
		Massane	MED	Mai 2018 - Oct 2020	5 - 27															IC, IdG	0,11 - 14,90	30 - 40	22,7	[1]
		Bouquet	MED	Mai 2018 - Oct 2020	5 - 27															IC, IdG	0,68 - 11,29	30 - 40	22,7	[1]
	Bassin d'Arcachon	Andernos	ATL	Dec 05 - Oct 07	4 - 28															IC, IdG	3,9 - 6,6	30 - 40		[2]
		Lanton	ATL	Dec 05 - Oct 07	3 - 28															IC, IdG	3,3 - 5,3	30 - 40		[2]
		Ile Oiseaux	ATL	Dec 05 - Fev 07	4 - 28															IC, IdG	3,6 - 4,9	30 - 40		[2]
		Gujan	ATL	Dec 06 - Fev 07	4 - 28															IC, IdG	3,3 - 6,4	30 - 40		[2]
	Bretagne	Ile Tudy	ATL	Avr 79 - Avr 80	4 - 24															IC, BC	3,9 - 7,6	39 - 56		[3]
		Baie de Brest	ATL	Mar 92 - Fev 93																IC, IdG, GH, OS	4,5 - 13	37,5 ± 2,5		[4]
		Golfe du Morbihan	ATL	Mar 92 - Fev 93																IC, IdG, GH, OS	4,5 - 14	37,5 ± 2,5		[4]
		Golfe du Morbihan	ATL	Jan 98 - Dec 98	6 - 24															IC	5,5 - 11	35 - 40		[5]
	Marennes Oleron	Lilleau	ATL	Mar 85 - Mai 86																IC		27 - 40		[6]
		Nole	ATL	Mar 85 - Mai 86																IC		26 - 37		[6]
	Irlande	Drumcliff Bay (NW)	ATL	Fev 03 - Mai 04	7 - 18															IC, GH	5 - 9	32,6 - 51,9		[7]
		Cork Harbour (S)	ATL	Sep 90 - Sept 91	6 - 20															GH, OS				[8]
Italie	Venice Lagoon	ADR	Juil 00 - Juil 01	5 - 27															GH, OS				[9]	
Turquie	Bandirma Bay	MAR	Sept 12 - Aug 13	9 - 24															IC, IdG, GSI	0,6 - 1,9	20 - 50		[10]	
	Çardak Lagoon	MAR	Jan 11 - Dec 11	8 - 24															GH		20 - 59		[11]	
Portugal	Tagus Estuary	ATL	Sep 13 - Dec 15	10 - 23															GH, OS			29,4	[12]	
	Ria de Aveiro	ATL	Jan 13 - Dec 13																GH		> 30	20	[13]	
Espagne	Andalucia	ATL																					[14]	
	Galicia	ATL	Dec 88 - Fev 90	11 - 22															GH, SA				[15]	
	Galicia	ATL	Mai 03 - Mai 04																BC, IC, GH				[16]	
Angleterre	Bird Pile	MAN	Dec 2008 - Juin 2010	5 - 20															GH, OS		10,3 - 50,1	17,9 (♂) - 20,2 (♀)	[17]	
	Poole Harbour	MAN	Mar 2009 - Juil 2010																GH, OS		21,8 - 58,8		[17]	

3. 4. 2. Cycle de reproduction

En laboratoire, ainsi qu'*in situ*, il a été démontré que la gamétogénèse commence généralement à une température de 12°C, voire de 8°C (Holland & Chew, 1974 ; Delgado & Pérez-Camacho, 2007 ; Genez *et al.*, 2015). Dans l'étang de Berre, la maturation des gamètes (apparition des stades C) commence au mois de mars 2019 pour les sites de Bouquet, Jaï et Massane soit lorsque la température atteint 10,75°C (moyenne de la température sur les 3 sites pour mars 2019 ; Figure 3-4, Figure 3-6, Figure 3-7 et Figure 3-9) et en avril 2019 pour le site de Figuerolles quand la température est de 13,50°C (Figure 3-5). En 2020, la maturation commence en mars pour les sites de Bouquet et de Figuerolles à une température de 11°C.

En ce qui concerne la période d'expulsion des gamètes (lorsque l'IC chute brutalement), il existe un consensus sur le fait qu'elle doit être déclenchée à une température minimale de 14°C (Holland & Chew, 1974 ; Beninger & Lucas, 1984 ; Rodriguez-Moscoso *et al.*, 1992 ; Dang, de Montaudouin, Gam *et al.*, 2010 ; Genez *et al.*, 2015). Dans l'étang de Berre, cet événement commence entre le mois de mars et d'avril 2019 pour les sites du Jaï et de Massane, la température passe alors de 10,75°C à 13,50°C (Figure 3-4, Figure 3-7 et Figure 3-9). Pour le site de Bouquet, cela se produit entre avril et mai 2019, la température est alors de 13,50 à 15°C (Figure 3-6). L'expulsion des gamètes commence entre mai et juin 2019 pour le site de Figuerolles, lorsque la température passe de 15 à 20,75°C (Figure 3-5).

Dans l'étang de Berre, les températures liées au cycle de reproduction semblent conformes avec la littérature, avec un déclenchement de la gamétogénèse qui commence entre 11 et 13°C et une expulsion des gamètes à partir de 13 - 14°C.

3. 4. 3. Variation du cycle de reproduction

Une différence spatiale dans les valeurs de l'IC du Bord est observée. Les palourdes du site du Jaï ont un IC moyen plus important que celui des autres sites : 7,83 ($\sigma = 2,51$) avec une plus grande gamme de valeurs, de 2,23 à 19,38 (Figure 3-4, Figure 3-5, Figure 3-6 et Figure 3-7). Les valeurs diffèrent non seulement à une même date entre les différents sites mais elles varient aussi de manière interannuelle. Ainsi, en 2019, le pic d'IC est en mars pour le Jaï (Figure 3-4), avril pour Bouquet (Figure 3-6), en mai pour Figuerolles (Figure 3-5) et en juin pour Massane (Figure 3-7). Pour l'année 2020, le pic d'IC est en mars pour Massane et mai

pour les sites de Bouquet, Figuerolles et Jaï. La différence interannuelle est également sur les valeurs absolues : en 2019 les valeurs d'IC sont bien plus importantes qu'en 2020. Il faut cependant noter l'absence de donnée en avril 2020 à cause de la situation sanitaire due au COVID-19 qui peut biaiser ces interprétations. Dans la littérature, cette variation géographique du cycle de reproduction de *R. philippinarum*, et interannuelle pour une même population est bien documentée (Beninger & Lucas, 1984 ; Le Treut, 1986 ; Dang, de Montaudouin, Gam *et al.*, 2010 ; Genez *et al.*, 2015 ; Moura *et al.*, 2018). Il est à noter qu'aucune différence de pattern n'a été notée entre les valeurs d'IC d'un même site à plusieurs profondeurs (entre Massane Bord et Massane Profond).

Il est bien connu que la période de reproduction des palourdes dépend de l'environnement : le paramètre clé est la température de l'eau (Le Treut, 1986 ; Dang, de Montaudouin, Gam *et al.*, 2010 ; Moura *et al.*, 2018), mais de nombreux autres facteurs sont pris en compte tels que la photopériode (Laruelle, 1999 ; Calvez, 2002 ; Caill-Milly, 2012), la disponibilité de la nourriture (Laruelle, 1999 ; Calvez, 2002 ; Delgado & Pérez-Camacho, 2007 ; Caill-Milly, 2012), la salinité (Calvez, 2002 ; Meneghetti *et al.*, 2004 ; Dang, de Montaudouin, Gam *et al.*, 2010), le régime hydrodynamique, le type de sédiments, l'oxygène (Caill-Milly, 2012). Des facteurs de moindre importance peuvent également être cités, tels que la concentration de matières organiques ou de matières en suspension (Laruelle, 1999). Tous ces facteurs environnementaux, d'importance variable, expliquent les différences spatiales de période de reproduction à grande échelle (océan Atlantique et mer Méditerranée ; Tableau 3-1) ainsi qu'à petite échelle (dans l'étang de Berre, entre les 4 sites -Tableau 3-1). Ces facteurs environnementaux expliquent également les variations de périodes de reproduction interannuelle pour un même site.

3. 4. 4. Fitness dans l'étang de Berre

En plus d'être une approximation de la période de reproduction, l'IC est utilisé comme un indicateur de la fitness de la population de bivalves et de leurs conditions nutritionnelles (Beninger & Lucas, 1984 ; Watanabe & Katayama, 2010). Plus les valeurs d'IC sont faibles, plus la fitness des palourdes est faible (de Montaudouin, Lucia *et al.*, 2016). La fitness est l'aptitude à la reproduction d'un individu avec un génotype donné. La fitness est le produit de la viabilité et de la fertilité. Elle est synonyme de valeur sélective (Forêt, 2012).

Dans l'étang de Berre, les valeurs d'IC varient entre 0,25 et 19,38. La gamme de variation est plus importante sur le site du Jaï (2,23 - 19,38) et plus faible sur le site de Figuerolles (1,61 - 10,30). Mais cette gamme de valeur reste plus grande que celle observée dans d'autres sites européens (Tableau 3-1) comme le bassin d'Arcachon (Dang, de Montaudouin, Gam *et al.*, 2010), en Bretagne (Beninger & Lucas, 1984 ; Laruelle *et al.*, 1994 ; Calvez, 2002), l'Irlande (Drummond *et al.*, 2006) ou encore en Turquie (Çolakoğlu & Palaz, 2014). L'IC dans l'étang de Berre serait la conséquence d'une fitness faible en hiver, par rapport aux autres sites, mais beaucoup plus importante en été.

La température ne semble pas être le facteur expliquant cette différence de fitness entre les sites (Figure 3-9 et Tableau 3-1), d'autres paramètres environnementaux doivent jouer sur la fitness comme la concentration en chlorophylle *a*, la présence de maladie dans les palourdes et même les contaminants (de Montaudouin, Lucia *et al.*, 2016). Bien que l'état écologique des eaux s'améliore, l'étang de Berre est un milieu encore très eutrophisé, ce qui se traduit par de fortes concentrations en nutriment entraînant d'important bloom phytoplanctonique (Gipreb, 2019b). Entre octobre 2018 et septembre 2020, la chlorophylle *a* était en moyenne de $4,94 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ ($\sigma = 2,88$) avec un minimum de $0,31 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ et un maximum de $14,46 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ (CHAPITRE 4). Alors que dans le bassin d'Arcachon, cette valeur est autour de $3,1 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ ($\sigma = 2,3$) (Caill-Milly *et al.*, 2014). Les fortes concentrations en chlorophylle *a* dans l'étang de Berre, notamment en période estivale (Gipreb, 2020), pourraient expliquer en partie les importantes variations dans les valeurs d'IC. De plus, d'après Mirleau *et al.* (2020), la prévalence des maladies est assez faible dans l'étang de Berre, ce qui entraîne une fitness plus importante pour les palourdes – et donc un IC plus grand – par rapport à d'autres sites, comme le bassin d'Arcachon (Dang, 2009). L'ensemble de ces facteurs peuvent expliquer les différences de valeur d'IC entre l'étang de Berre et le bassin d'Arcachon, et sûrement avec les autres sites européens (Tableau 3-1).

CHAPITRE 4. La croissance

4. 1. Introduction

La détermination de l'âge des individus est fondamentale pour connaître le taux de croissance et la longévité d'une espèce (Marschal *et al.*, 2004). Elles permettent de mieux comprendre la dynamique de population d'une espèce (K. Mahé *et al.*, 2010). Dans la littérature, de nombreuses études ont permis de déterminer les paramètres de croissances de *R. philippinarum*, d'un côté pour mieux appréhender son caractère invasif (Moura *et al.*, 2017) et de l'autre pour mieux évaluer les stocks de cette espèce exploitée et économiquement importante (Dang, de Montaudouin, Gam *et al.*, 2010 ; K. Mahé *et al.*, 2010). Dans l'étang de Berre, l'acquisition de connaissances sur la croissance des palourdes est également importante pour ces deux raisons. Leur implantation a été très rapide ; passant de quelques individus en 2013 à des hotspots de plus de 1 200 ind.m⁻² en 2017 (Gipreb, *comm. verb.*, M. Mahé, 2017). Cette explosion est due au caractère invasif de cette espèce et au fait que l'étang de Berre était une niche écologique quasi vierge avec une biodiversité et une diversité très faibles (Derolez *et al.*, 2013 ; Radakovitch *et al.*, 2013). A la vue de ces densités importantes, en 2018, la pêche de la palourde japonaise a été ouverte aux professionnels ^[15], leur permettant une nouvelle activité.

La compréhension de la dynamique de cette espèce dans l'étang de Berre passe par la détermination de ces paramètres de croissance. La croissance coquillière chez les palourdes japonaises est continue tout au long de leur vie (Trinkler, 2009), mais ce processus n'est pas linéaire : la croissance est plus rapide pendant les 2 ou 3 premières années de vie, et ensuite le taux de croissance diminue (Laruelle *et al.*, 1994 ; Silina, 2011). La croissance des palourdes est principalement dépendante de la température de l'eau et de la disponibilité en nourriture (Bodoy *et al.*, 1980 ; Gouilletquer, 1989 ; Dang, 2009 ; Abe *et al.*, 2015). Généralement, les périodes où la croissance est rapide sont liées à de fortes concentrations en chlorophylle *a* et à des températures importantes jusqu'à une température seuil où la croissance est limitée (> 23 mg.L⁻¹ et > 25°C) voir stoppée (30°C) (Le Treut, 1986 ; Vincenzi *et al.*, 2006 ; Kang *et al.*,

^[15] Arrêté n° R93-2018-01-31-001 du 31 janvier 2018

2016). Les croissances plus lentes sont associées à des températures basses, une forte turbidité dans l'eau et un important apport détritique (Bacher & Gouletquer, 1989 *in* Dang, de Montaudouin, Gam *et al.*, 2010). En hiver, les faibles températures induisent un ralentissement de la croissance coquillière qui se traduit par la formation d'une strie hivernale (Laruelle, 1999).

La méthode fréquemment utilisée chez les bivalves consiste à représenter le changement en longueur ou en poids des individus par rapport à leur âge (Gosling, 2003). Habituellement, l'identification et le comptage des marques de croissances annuelles sur l'extérieur de la coquille sont utilisés pour évaluer l'âge des bivalves en utilisant les stries hivernales (Garcia, 1993). Cependant, dans la région marseillaise, la succession d'hivers doux et rigoureux entraîne des marques d'arrêt de croissance hivernale plus ou moins nettes. Ces marques imprécises rendent l'identification de l'âge compliquée sur *Ruditapes decussatus* et peuvent être confondues avec d'autres processus, comme la gamétogenèse (Garcia, 1993). La présence du Mistral, vent froid et violent, peut provoquer des chutes de températures brutales, même l'été (Plante-Cuny & Bodoy, 1987) compliquant encore la lecture des stries sur la coquille.

Dans cette présente étude, la méthode développée par Marschal *et al.* (2004) a été utilisée pour estimer la croissance des palourdes dans l'étang de Berre. Cette procédure consiste à mettre en contact des animaux vivants avec un fluorochrome – la calcéine - afin de marquer le début du suivi de la croissance de ces individus et de les recapturer après une période de croissance *in situ* ; permettant ainsi de déterminer leur âge et leur croissance pendant ce laps de temps. La calcéine est incorporée par les palourdes dans les structures de carbonate de calcium lors de la croissance. Elle a l'avantage d'être un marqueur fiable entraînant une faible toxicité (K. Mahé *et al.*, 2010, 2021), sans effet sur la croissance (Thébault *et al.*, 2006). Ce marquage a pour objectif de déterminer le taux de croissance des palourdes japonaises dans l'étang de Berre afin de mieux appréhender la dynamique de cette population.

4. 2. Matériels et méthodes

4. 2. 1. Le dispositif expérimental

4. 2. 1. 1. L'installation

Sur le site de Massane (Figure 3-1), 4 cages ont été installées. Chaque cage contient 340 palourdes.m⁻² (pour représenter la densité moyenne des palourdes de l'étang de Berre ; M. Mahé, 2017) dans une taille comprise entre 7,3 et 47,27 mm.

Les palourdes ont été placées dans une cage en acier inoxydable qui mesure 50 cm de longueur, 50 cm de largeur et 20 cm de hauteur. Chaque cage a été enfoncée dans 15 cm de sédiments, donc il y avait 5 cm au-dessus de la surface du sédiment, et elle a été recouverte d'un grillage avec une maille de 0,64 cm. Le grillage a été utilisé pour éviter la mortalité par prédation et la perte de palourdes par l'hydrodynamisme. Ces installations ont été considérées comme ayant un faible impact sur les conditions environnementales locales pour la croissance des palourdes (Dang, de Montaudouin, Gam *et al.*, 2010). Les palourdes déjà présentes aux emplacements des cages ont été retirées avant l'expérience. Les grillages étaient nettoyés chaque mois pour limiter le fouling.

Les palourdes ont été mesurées : Longueur (L), Hauteur (H) et Épaisseur (E) (Figure 2-3) d'un pied à coulisse numérique (ABSOLUTE AOS DIGIMATIC 500-161-30, Mitutoyo - précision de 0,01 mm) et numérotées. Elles ont été incubées dans un seau avec un fluorochrome : une solution de calcéine de 0,50 g.L⁻¹ pendant 1 h (C₃₀H₂₆N₂O₁₃ - Sigma C-0875) puis mises dans les cages et laissées pendant 3 mois minimum pour obtenir une croissance saisonnière.

4. 2. 1. 2. Manipulation à chaque saison

Tous les 3 mois, une cage était vidée et au moins 35 palourdes étaient placées dans un sac plastique, étiqueté et stocké à - 21°C jusqu'aux analyses.

Un nouveau pool de palourdes était récolté, mesuré (L, H et E) et numéroté. Les palourdes étaient incubées dans un seau avec une solution de calcéine de 0,50 g.L⁻¹ pendant 1 h. Ce pool de palourdes était ensuite placé à la place des palourdes « sacrifiées ».

Pour les trois autres cages, l'ensemble des palourdes était retiré des cages et comptabilisé pour connaître la mortalité entre deux périodes. Si la mortalité était trop importante ou le nombre de palourdes récupérées trop faible, un nouveau pool de palourdes était récolté, mesuré (L, H et E) et numéroté pour atteindre la même densité qu'au début de l'expérience. Toutes les palourdes étaient incubées dans un seau avec une solution de calcéine de $0,50 \text{ g.L}^{-1}$ pendant 1 h et, ensuite, remises dans la cage correspondante.

La cage « sacrifiée » était choisie de manière à avoir un turn-over : après 3 mois, des palourdes avec 3 mois de croissance étaient prélevées (cage 1) ; après 6 mois, des palourdes de 6 mois de croissance (cage 2), etc. (Figure 4-1).

Les cages ont été installées le 17 octobre 2018 et retirées le 23 septembre 2020. La durée maximale de croissance en cage pour une palourde a été de 18 mois avec 6 marquages de calcéine (une marque de calcéine à chaque saison).

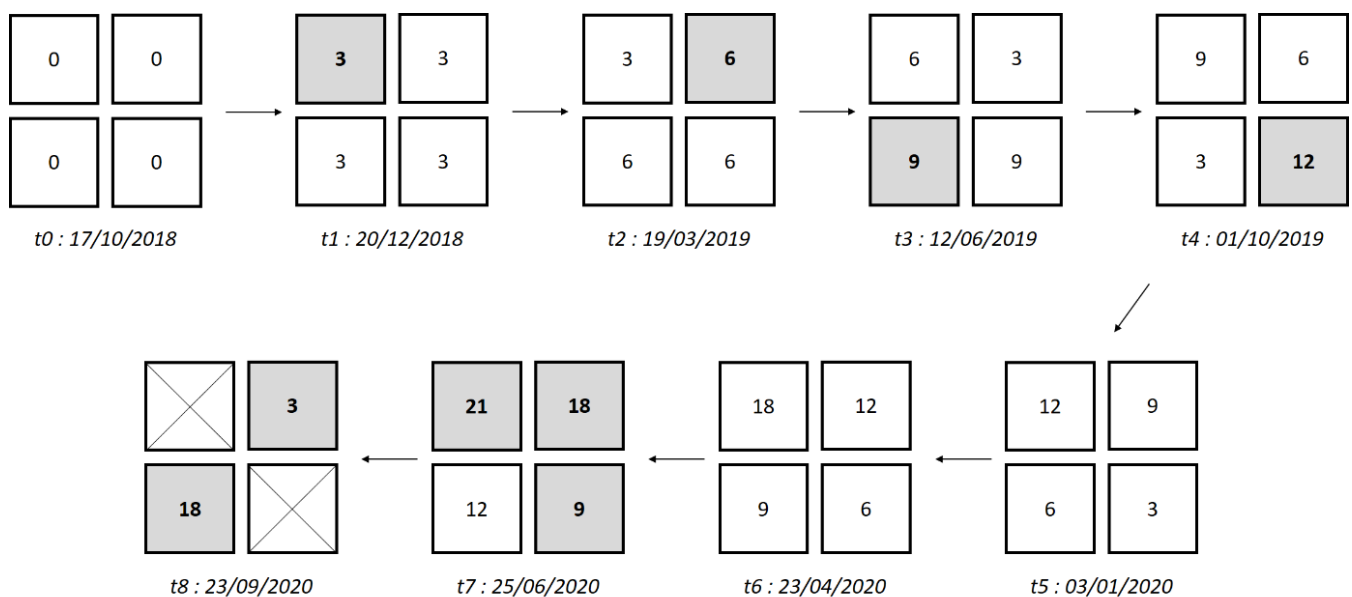


Figure 4-1. Schéma du turn over du sacrifice des palourdes. Dans les cages, le nombre représente le temps en mois écoulé depuis la première marque de calcéine. Chaque flèche représente un pas de temps d'environ 3 mois. La cage grise correspond à la cage « sacrifiée ».

4. 2. 1. 3. Manipulation en laboratoire

Tous les 3 mois, les 35 palourdes de la cage « sacrifiée » ont été mesurées (L, H et E). Elles ont été soigneusement ouvertes et les tissus mous étaient retirés à l'aide d'un scalpel. Un

morceau de coquille de la valve droite était coupé le long de la section sagittale à l'aide d'un outil multifonction Dremel © avec une lame diamantée.

Les morceaux de coquilles ont été traités à la station marine d'Endoume (Service Commun de Morphologie - IMBE – avec l'aide précieuse de Christian Marschal et de Sandrine Chenesseau) avec la méthode de Marschal *et al.* (2004) modifiée. Chaque échantillon a été mis dans différents bains pour déshydrater la coquille progressivement : deux bains de 95° d'alcool pendant 2 h puis, un bain d'acétone pendant 2 h. Ensuite, chaque échantillon a été enrobé dans de l'araldite (13940 ARALDITE/EMBED KIT - Electron Microscopy Sciences) et séché à 60°C pendant 24 h.

Des sections transversales de 1 mm d'épaisseur ont été réalisées à l'aide d'une scie à diamant. Les coupes ont été collées sur une lame de microscope à l'aide de l'araldite et séchées à 60°C pendant 24 h, et polies pour obtenir un échantillon de 50 à 100 µm d'épaisseur. Les photographies ont été acquises à l'aide d'une caméra numérique montée sur un microscope à épifluorescence (filtre à excitation 340 - 380 nm). Elles ont ensuite été analysées avec le logiciel ImageJ (1.52a) pour mesurer la croissance entre chaque marque de calcéine (Figure 4-2).

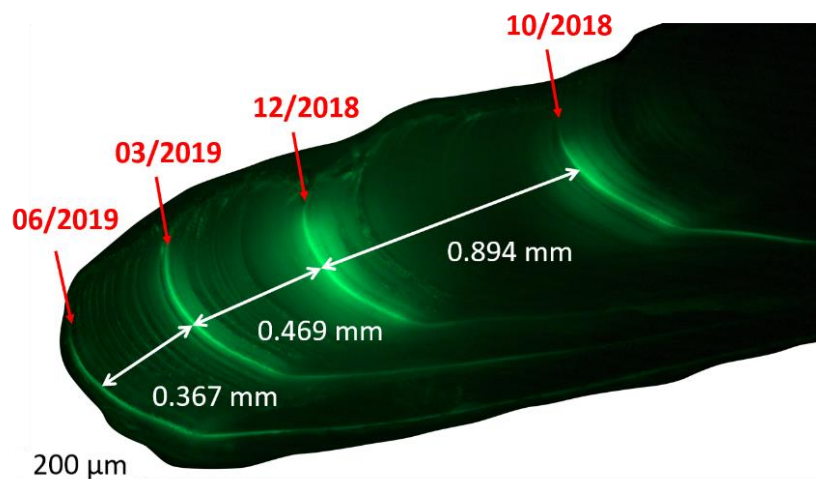


Figure 4-2. Photographie sous microscope à épifluorescence d'une coquille de palourde ayant passé 4 saisons dans une cage. Les mesures (flèche blanche) représentent la croissance en hauteur entre deux marques de calcéine.

4. 2. 2. Les paramètres environnementaux

À côté du dispositif des cages, plusieurs types de sondes ont été installées :

- Entre le 20 décembre 2018 et le 8 février 2020, une sonde HOBO UA-002-08 a été placée dans la colonne d'eau, à environ 10 cm au-dessus de la surface du sédiment. Ce capteur enregistrerait la température de l'eau toutes les 30 minutes (gamme de -20 à 70°C ; précision $0,53^{\circ}\text{C}$; résolution $0,14^{\circ}\text{C}$ à 25°C) ;
- Entre le 20 décembre 2018 et le 8 février 2020, une sonde HOBO UA-002-08 a été enfoncée dans le sédiment, sous environ 5 cm de sédiment. Ce capteur enregistrerait la température du sédiment toutes les 30 minutes (gamme de -20 à 70°C ; précision $0,53^{\circ}\text{C}$; résolution $0,14^{\circ}\text{C}$ à 25°C) ;
- Entre le 21 mars 2019 et la fin de l'expérience, le 23 septembre 2020, une sonde HOBO U26-001 ^[16] a été installée au même endroit que la sonde de température HOBO. Elle mesurait toutes les 15 minutes, l'oxygène dissous (gamme de 0 à 20 mg.L^{-1} ; précision de $0,2\text{ mg.L}^{-1}$ jusqu'à 8 mg.L^{-1} et de $0,5\text{ mg.L}^{-1}$ entre 8 et 20 mg.L^{-1} ; résolution $0,02\text{ mg.L}^{-1}$) et la température de l'eau (gamme de -5 à 40°C ; précision $0,2^{\circ}\text{C}$; résolution $0,02^{\circ}\text{C}$).

De plus, les données de l'Observatoire du Milieu portées par le Gipreb ont été utilisées. Il a pour vocation de suivre les données environnementales dans l'étang de Berre, notamment les paramètres hydrologiques. La température, la salinité et l'oxygène dissous sont suivis avec une sonde multiparamètres (Hydrolab DS5) sur l'ensemble de la colonne d'eau. La chlorophylle *a* et les Matières En Suspension (MES) sont analysées sur des échantillons de surface et du fond pour chaque station (grâce à une bouteille Niskin). Ces paramètres sont relevés mensuellement depuis 1994 sur 10 stations. Pour les besoins de cette expérience, les données de la station la plus proche du dispositif expérimental (H03) ont été utilisées. Les valeurs de salinité, de chlorophylle *a* et de MES ont été moyennées sur l'ensemble de la colonne d'eau. Il faut noter une absence de résultats pour les mois d'avril et de mai 2020 due au contexte sanitaire de la COVID-19 ^[17].

^[16] Cette sonde a été placée seulement en mars 2019, le temps d'obtenir les crédits nécessaires à son achat.

^[17] En France, un confinement de deux mois entre mi-mars et début mai 2020 a rendu impossible des sorties sur le terrain (Décret n°2020-260 du 16 mars 2020 ; Décret n°2020-384 du 1er avril 2020 et Décret n°2020-545 du 11 mai 2020). En mai, lorsque l'activité a repris, des expériences plus urgentes n'ont pas laissé le temps de faire la sortie de l'Observatoire du Milieu du mois de mai.

4. 2. 3. Analyses des données

L'analyse des données a été faite sur Python 3.7. (Spyder 3.3.6.). Pour l'ensemble des tests statistiques, le taux d'erreur de type I α a été fixé à 0,05.

4. 2. 3. 1. Relation hauteur - longueur

Les marques de calcéine permettent de connaître la croissance en hauteur entre deux périodes. La relation hauteur - longueur des palourdes est utilisée pour déterminer la croissance en longueur :

$$\text{Longueur} = 1,3661 * \text{Hauteur} + 0,2293$$

Cette relation a été déterminée à partir de 1 347 palourdes japonaises de l'étang de Berre en 2017 ($R^2 = 0,9547$; M. Mahé, 2017). Cette relation n'est valable que dans la gamme de valeurs observées lors de cette étude.

4. 2. 3. 2. Modèle de croissance

La fonction croissance de von Bertalanffy (VBGF) est un modèle empirique permettant de prédire la longueur en fonction de l'âge des animaux. Elle est souvent utilisée pour les animaux (Kooijman, 2010) et très couramment pour les bivalves (Fan *et al.*, 2007 ; Dang, de Montaudouin, Gam *et al.*, 2010 ; Moura *et al.*, 2017). La fonction classique est :

$$VBGF : L(t) = L_{\infty} [1 - \exp[- K (t - t_i)]] + L_i$$

où L_{∞} est la longueur asymptotique de la coquille (mm), K est le coefficient de croissance (an^{-1}) et t_i est l'âge théorique à la longueur L_i (an).

Le VBGF ne tient pas compte de la saisonnalité de la croissance. Cette formule a alors été modifiée par Pauly & Gaschütz (1979) :

$$VBGFs : L(t) = L_{\infty} [1 - \exp[K (t - t_i) + C * \sin \left[\frac{2\pi}{T} (t - t_s) \right]]] + L_i$$

où C représente l'amplitude de l'oscillation de croissance saisonnière, t_s l'âge au début de l'oscillation de croissance saisonnière (an) et T la période, ici de 365 jours. En général, le

« point d'hiver » est utilisé et représente la période de l'année où la croissance est la plus lente (Enin, 1995). Il est défini comme : $WP = t_s + 0,5$.

Enfin, le taux de croissance a été calculé et utilisé pour comparer la croissance à chaque saison (de l'automne 2018 à l'été 2020 - 8 saisons) et pour chaque longueur de taille (10 mm par 10 mm) :

$$K = \left(-\log \left[\frac{L_\infty - L_f}{L_\infty - L_i} \right] \right) / (T_f - T_i)$$

4. 3. Résultats

La plus petite palourde mise dans le dispositif des cages mesurait 7,3 mm et la plus grande 47,27 mm. Malgré un effort d'échantillonnage accru sur ces tailles d'individus, la plus petite palourde retrouvée mesurait 18,52 mm et la plus grande 42,91 mm. L'absence de petites palourdes peut être due à l'hydrodynamique, mais la présence d'une grille avec une maille de 0,64 cm au-dessus des cages devrait ralentir ce processus. Une autre explication pourrait être que les juvéniles sortent activement des cages. Selon de Montaudouin (1997), il semblerait que *R. philippinarum* ne produise que des fils de fixation et non du byssus, ce qui diminuerait leur capacité de dispersion. Néanmoins, ces auteurs montrent également que les juvéniles de 1,1 mm sont capables de parcourir jusqu'à 42 cm en 4 heures en rampant avec leur pied par aspiration. Cette capacité peut peut-être expliquer le fait que les petites palourdes ont été difficiles à retrouver.

4. 3. 1. Choix du modèle de croissance

La première étape a été de déterminer quel modèle s'ajuste au mieux aux données *in situ*. Seules les palourdes ayant un minimum de 4 marques de calcéine ont été prises en compte pour le choix du meilleur modèle (soit 86 palourdes). Afin de comparer les modèles VGBF et VGBFs, le Critère d'Information d'Akaike (AIC) et le Critère d'Information Bayésien (BIC) ont été utilisés.

Pour 85 palourdes (sur 86), c'est le VGBF qui s'ajuste au mieux aux données (VGBF : AIC moyen = 4,37, BIC moyen = 3,41 ; VGBFs : AIC moyen = 10,26, BIC moyen = 7,86). Les

paramètres du VGBF ont donc été calculés par palourde puis optimisés sur l'ensemble des données (avec la méthode de Nelder-Mead). Pour les palourdes japonaises de l'étang de Berre, $L_{\infty} = 35,70 \text{ mm}$ et $K = 3,90 \cdot 10^{-3} \text{ jours}^{-1}$ soit $1,42 \text{ année}^{-1}$ (avec $R^2 = 0,81$ – Figure 4-3).

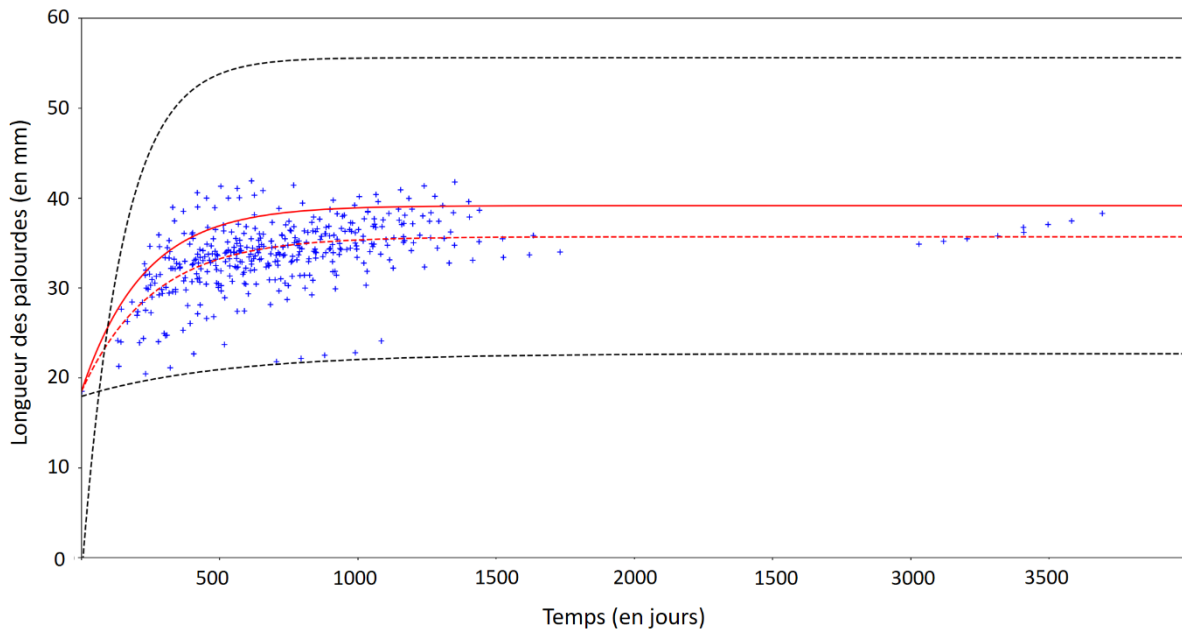


Figure 4-3. Courbe de croissance avec le modèle VGBF des palourdes japonaises dans l'étang de Berre. Chaque croix bleue correspond à une longueur de palourdes par marque de calcéine. La courbe rouge à trait plein représente la courbe VGBF obtenue en utilisant le taux moyen de croissance et la taille maximale moyenne sur l'ensemble des individus mesurés avec au moins 4 marques de calcéine. Les courbes noir pointillées correspondent aux courbes de croissances minimum et maximum. La courbe rouge pointillée représente la courbe VGBF optimisée sur l'ensemble des palourdes ayant au moins 4 marques de calcéine.

4. 3. 2. Comparaison entre les saisons – Longueur

Les longueurs moyennes entre les saisons varient entre 30,27 mm ($\sigma = 4,03$) au printemps 2020 et 34,49 mm ($\sigma = 3,03$) pendant l'hiver 2018 (Figure 4-4 ; Tableau 4-2). La normalité des données a été testée (test de Shapiro : p-value > 0,18 sauf pour les longueurs du printemps et de l'été 2019). Les variances entre ces données ne sont pas statistiquement différentes (p-value > 0,18).

Il n'y a pas de différence statistique pour la longueur des palourdes entre les différentes saisons successives (test de Student : p-value > 0,23 ; test de Mann-Whitney-Wilcoxon : p-

value > 0,19) sauf entre le printemps et l'été 2019 (test de Mann-Whitney-Wilcoxon : $U = 3084$, $p\text{-value} = 2,33 \cdot 10^{-3}$).

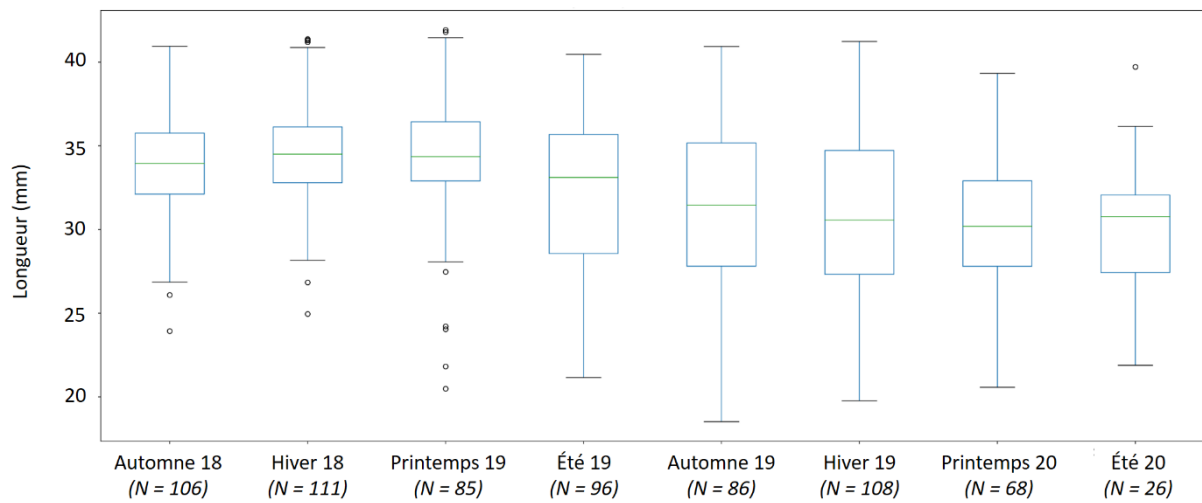


Figure 4-4. Evolution temporelle de la longueur (en mm) en fonction des saisons

4. 3. 3. Comparaison entre les saisons - K

Le taux de croissance K varie selon les saisons (Figure 4-5 ; Tableau 4-2). Ses valeurs sont comprises entre $5,71 \cdot 10^{-4} \text{ jours}^{-1}$ (hiver 2019) et $5,83 \cdot 10^{-3} \text{ jours}^{-1}$ (automne 2018).

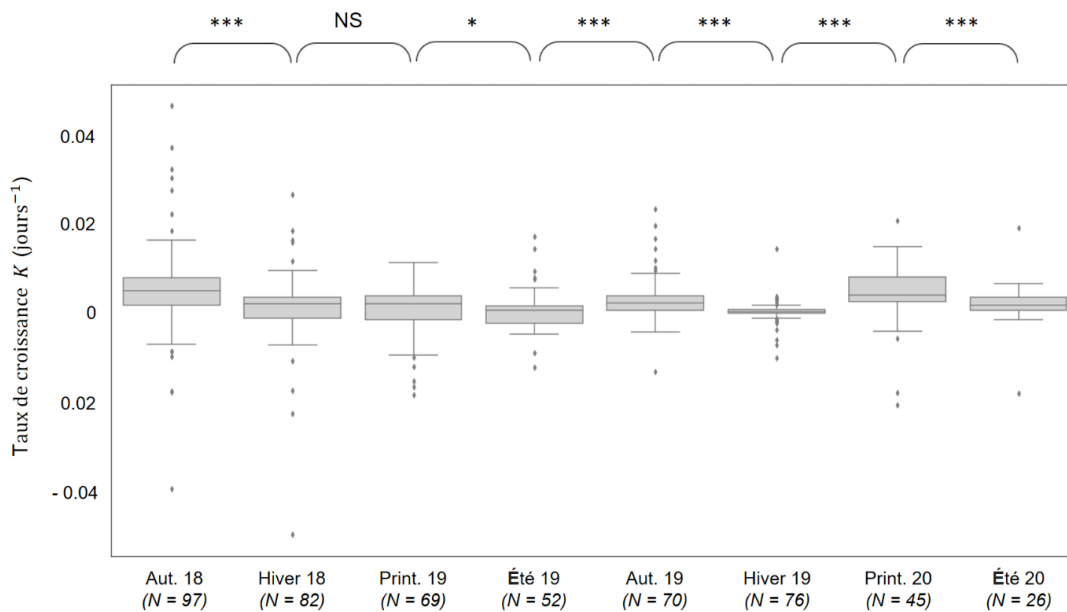


Figure 4-5. Évolution temporelle du taux de croissance K en fonction des saisons. Les p -value proviennent des tests de Mann-Whitney-Wilcoxon : NS = non significatif, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$ et *** = $p < 0,001$.

La normalité des données a été testée à l'aide du test de Shapiro (p -value $< 1.55.10^{-4}$). Il existe une différence statistique pour le taux de croissance K entre les saisons successives (Mann-Whitney-Wilcoxon : p -value $< 0,03$; Tableau 4-1 ; Figure 4-5) sauf entre l'hiver 2018 et le printemps 2019. En outre, il apparaît que pour une même saison, les taux de croissance sont toujours statistiquement différents d'une année à l'autre ($P < 9.18.10^{-3}$; Tableau 4-1).

Les taux de croissance négatif peuvent être liés à la précision de la mesure sur le logiciel ImageJ. De plus, il ne faut pas exclure la possibilité d'erreur d'identification sur les numéros de palourdes entre 2 saisons. Parfois les numéros étaient peu visibles (effacés par l'eau durant la période d'incubation) et l'identification n'était pas aisée. Des erreurs ont pu se produire lorsque le numéro des palourdes était réécrit sur les coquilles. Ces deux paramètres peuvent entraîner une variation dans les données, ce qui explique la présence de K négatif.

Tableau 4-1. Statistique et p -value des tests statistiques de Mann-Whitney-Wilcoxon (bilatéral et unilatéral) sur les taux de croissance entre les saisons consécutives et entre les différentes années. En gras, les statistiques et les p -values lorsque les p -values sont significatives ($\alpha < 0,05$).

Période 1	Période 2	Bilateral		Unilatéral 'less'	
		Statistique	P-value	Statistique	P-value
Automne 2018	Hiver 2018	2627	4,67E-05	5327	1,000
Hiver 2018	Printemps 2019	2821	0,489	-	-
Printemps 2019	Été 2019	1433	0,030	2155	0,971
Été 2019	Automne 2019	1194	6,01E-04	1194	6,01E-04
Automne 2019	Hiver 2019	1464	1,41E-06	3856	1,000
Hiver 2019	Printemps 2020	436	4,26E-12	436	4,26E-12
Printemps 2020	Été 2020	312	5,72E-04	858	0,999
Automne 2018	Automne 2019	2462	1,25E-03	4328	0,999
Hiver 2018	Hiver 2019	2014	6,32E-05	4218	1,000
Printemps 2019	Printemps 2020	901	8,04E-05	901	8,04E-05
Été 2019	Été 2020	453	9,18E-03	453	9,18E-03

4. 3. 4. Paramètres environnementaux

4. 3. 4. 1. *Les données en continu de température*

Autour de ce dispositif expérimental, trois types de sondes de températures ont été installées : deux mesuraient la température de l'eau et une la température du sédiment. Dans un premier temps, une comparaison entre l'enregistrement de la température de l'eau et du sédiment par le même type de sonde (HOBO UA-002-08) entre le 20 décembre 2018 et le 8 février 2020 a été menée. Une régression linéaire $y = a x + b$ a été tracée avec en abscisse la température de l'eau et en ordonnée la température du sédiment où $a = 0,98$ et $b = 0,43$. Il apparaît que ces deux types de données sont très similaires : $MSE = 0,08$ et $r^2 = 1$ (sur 19 888 données).

Dans un second temps, le même travail a été effectué entre les températures de l'eau prises par les deux sondes HOBO UA-002-08 (toutes les 30 minutes) et HOBO U26-001 (toutes les 15 minutes). Les données de la sonde HOBO U26-001 ont été moyennées par demi-heure. Une régression linéaire a été tracée entre le 21 mars 2019 et le 8 février 2020 avec les données de température de la sonde HOBO UA-002-08 en abscisse et de la sonde HOBO U26-001 en ordonnée. Les paramètres de cette régression sont : $a = 1,00$ et $b = - 0,15$ avec un $MSE = 0,02$ et $r^2 = 1$ (sur 13 721 données). Ainsi, il est considéré que les mesures de températures sont similaires entre les différentes sondes et les différents emplacements (dans le sédiment ou au-dessus).

À la suite de ces premiers résultats, à partir du 8 février 2020, il a été choisi de ne conserver dans l'eau que la sonde HOBO U26-001 mesurant la température de l'eau toutes les 15 minutes. Les données de température de l'eau sont présentées par moyenne horaire ; entre le 20 décembre 2018 et le 21 mars 2019 via la sonde HOBO UA-002-08 ; et ensuite entre le 21 mars 2019 et le 23 septembre 2020 avec la sonde HOBO U26-001 (Figure 4-6).

Dans l'étang de Berre, durant la période de suivi, la température varie entre $4,21^{\circ}\text{C}$ le 26 janvier 2019 à $30,86^{\circ}\text{C}$ le 7 juillet 2019. La température est en moyenne de $17,17^{\circ}\text{C}$ ($\sigma = 6,37$; Tableau 4-2).

4. 3. 4. 2. Les données en continu d'oxygène dissous

Pendant la période de l'expérience de croissance, l'oxygène dissous a varié entre 0 mg.L^{-1} sur différentes périodes estivales à $23,89 \text{ mg.L}^{-1}$ le 23 mars 2020. L'oxygène dissous moyen était de $8,06 \text{ mg.L}^{-1}$ ($\sigma = 2,80$; Tableau 4-2). Les données d'oxygène dissous enregistrées toutes les 15 min ont été moyennées par heure (Figure 4-6). Sur la période, des événements ponctuels d'hypoxies (lorsque l'oxygène dissous est inférieur à 2 mg.L^{-1}) sont à noter. Deux événements d'anoxie (oxygène dissous à 0 mg.L^{-1}) en août et septembre 2020 sont également observés. Cette absence d'oxygène peut expliquer, du moins en partie, les mortalités exceptionnelles mesurées dans les cages entre juin 2020 et septembre 2020 (CHAPITRE 5).

4. 3. 4. 3. Les données ponctuelles

Entre le 17 octobre 2018 et le 23 septembre 2020, la salinité au niveau du dispositif expérimental a varié entre 14,40 et 31,09 avec une moyenne de 24,01 ($\sigma = 4,80$; Figure 4-7 et Tableau 4-2). Pendant la période, au minimum la concentration en chlorophylle *a* était de $0,31 \mu\text{g.L}^{-1}$ et au maximum de $14,46 \mu\text{g.L}^{-1}$ (Figure 4-7 et Tableau 4-2). En moyenne, elle était de $4,94 \mu\text{g.L}^{-1}$ ($\sigma = 2,88$). Quant à la MES, elle variait entre 1,05 et $9,35 \text{ mg.L}^{-1}$ avec une moyenne de $3,88 \text{ mg.L}^{-1}$ ($\sigma = 2,23$; Tableau 4-2).

4. 4. Discussions

Dans l'étang de Berre, les paramètres de la courbe de croissance VBGF sont $L_{\infty} = 35,70 \text{ mm}$ et $K = 3,90 \cdot 10^{-3} \text{ jours}^{-1}$ soit $1,42 \text{ année}^{-1}$ (Figure 4-3) avec une performance de croissance Φ' de 3,26. D'après ces paramètres, il faut 210,83 jours pour qu'elles atteignent la longueur de 20 mm, qui correspond à la maturité sexuelle (CHAPITRE 3) soit presque 7 mois. Pour atteindre 30 mm, la taille minimale de capture pour la pêche^[18], les palourdes ont besoin de 470,89 jours soit 1 an et demi.

^[18] Arrêté du 29 janvier 2013 modifiant l'arrêté du 26 octobre 2012

Tableau 4-2. Ensemble des données récoltées lors des expériences sur la croissance des palourdes : le taux de croissance (K en jours^{-1}) et la longueur moyenne (L en mm) ; ainsi que les données environnementales comme la température de l'eau ($^{\circ}\text{C}$), l'oxygène dissous (mg. L^{-1}), la salinité (PSU), la chlorophylle a ($\mu\text{g. L}^{-1}$) et la matière organique en suspension (MES en mg. L^{-1}).

Période	Nombre de jours	K		Longueur		Température	
		Moyenne	σ	Moyenne	σ	Moyenne	σ
Automne 2018	64	5,83E-03	1,09E-02	33,97	3,34		
Hiver 2018	89	1,56E-03	8,58E-03	34,49	3,03	7,84	2,25
Printemps 2019	85	1,08E-03	5,81E-03	34,29	3,89	15,71	2,82
Été 2019	111	1,01E-03	4,80E-03	32,06	4,96	25,05	1,81
Automne 2019	94	3,24E-03	5,42E-03	31,38	4,88	11,07	3,62
Hiver 2019	111	5,71E-04	2,66E-03	30,88	4,68	13,98	2,42
Printemps 2020	63	4,92E-03	7,16E-03	30,27	4,03	20,57	1,51
Été 2020	80	2,35E-03	5,63E-03	30,28	3,91	24,17	1,62

Période	Oxygène dissous		Salinité		Chlorophylle a		MES	
	Moyenne	σ	Moyenne	σ	Moyenne	σ	Moyenne	σ
Automne 2018			22,45	2,44	5,41	3,06	6,38	3,48
Hiver 2018			15,12	4,05	2,42	2,63	3,68	1,73
Printemps 2019	9,17	1,73	20,68	2,32	4,97	1,50	3,01	0,78
Été 2019	6,30	2,30	28,38	2,11	4,50	1,81	5,53	5,69
Automne 2019	10,08	2,53	28,04	1,57	3,80	4,71	2,83	2,24
Hiver 2019	8,17	2,65	27,82	6,36	3,58	3,01	4,25	0,74
Printemps 2020	7,95	1,88	22,20	6,15	3,99	1,63	3,00	1,27
Été 2020	6,28	2,75	23,57	4,21	7,29	4,70	2,49	1,04



Figure 4-6. En haut : évolution de la température de l'eau (°C) par heure entre le 20 décembre 2018 et le 23 septembre 2019. Les traits verticaux représentent les seuils pour la biologie de la palourde (selon Le Treut, 1986). En bas : évolution de l'oxygène dissous par heure entre le 21 mars 2019 et le 23 septembre 2019.

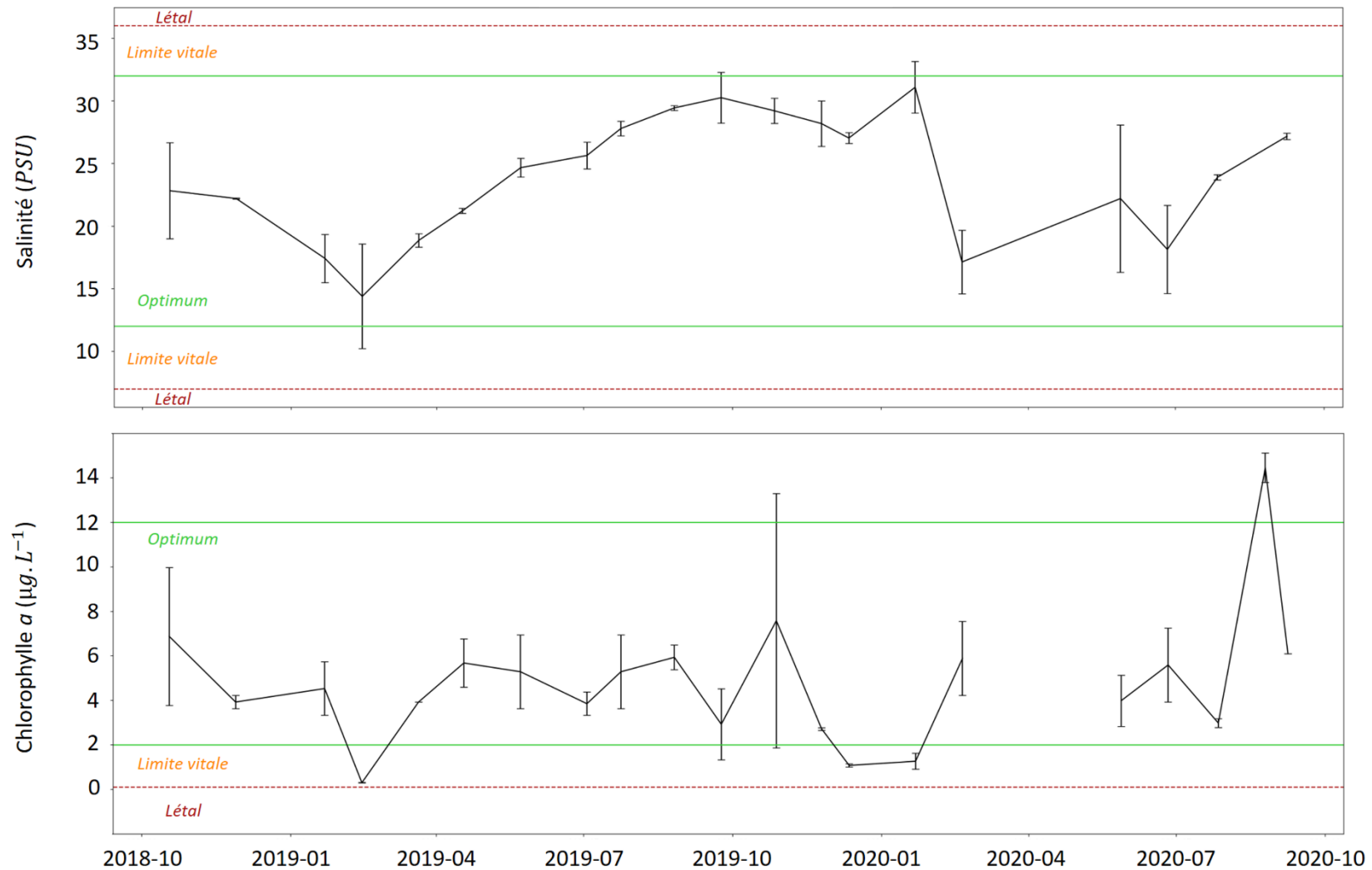


Figure 4-7. En haut : évolution de la salinité (PSU) par jour entre le 17 octobre 2018 et le 23 septembre 2019. Les traits verticaux représentent les seuils pour la biologie de la palourde (selon Le Treut, 1986 ; Dérian, 2015). En bas : évolution de la concentration en chlorophylle a ($\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$) par jour entre le 17 octobre 2018 et le 23 septembre 2019. Les traits verticaux représentent les seuils pour la biologie de la palourde (selon Vincenzi et al., 2006)

Le temps pour atteindre 30 mm est assez court par rapport à d'autres sites européens. Dans le bassin d'Arcachon (France), il faut entre 650,32 jours pour atteindre 30 mm (moyenne de tous les sites - déduit à partir de Dang, de Montaudouin, Gam *et al.*, 2010). Au Portugal, dans l'estuaire du Tage, 661,74 jours sont nécessaires aux palourdes pour faire cette taille (Moura *et al.*, 2017) ; et en Turquie, dans la baie de Bandirma il faut 650,13 jours de croissance (Çolakoğlu & Palaz, 2014). Cette vitesse de croissance plus importante dans l'étang de Berre est une bonne nouvelle en termes de gestion, et notamment dans un contexte de recolonisation suite à la crise écologique de 2018 (Mayot *et al.*, 2020).

D'après Dang, de Montaudouin, Gam *et al.* (2010), les différences dans les paramètres de croissance (K et L_{∞}) entre les populations de palourdes sont dues aux caractéristiques locales des sites, notamment la stabilité des paramètres hydrologiques (salinité et température), ainsi que la qualité et la quantité de nourriture disponible. La coquille des palourdes est une structure de protection, contre les prédateurs et contre les dommages physiques sur ses tissus internes, sa production est couteuse en énergie (Tokeshi *et al.*, 2006). C'est pourquoi sa croissance, bien que continue, peut ne pas être linéaire : elle évolue en fonction des conditions environnementales et de son activité métabolique (Trinkler, 2009).

En climat tempéré, comme l'étang de Berre, la baisse de température hivernale entraîne un ralentissement voire un arrêt de la croissance, marqué sur la coquille par des stries hivernales (Dérian, 2015). C'est pendant l'hiver 2019 que le plus faible taux de croissance est observé, où les températures sont dans les limites vitales basses et quelques périodes d'hypoxies sont notées (Figure 4-6).

Néanmoins, ce ne sont pas seulement les températures froides en hiver qui peuvent être la cause d'un ralentissement de la croissance. D'autres conditions environnementales, comme de fortes dessalures, des températures très importantes, des ressources trophiques plus limitées peuvent en être la cause (Richardson, 1987 ; Dérian, 2015). C'est le cas pendant l'été 2019 où le taux de croissance est le 2ème plus faible : les températures sont dans les limites vitales hautes (supérieure à 25°C ; Figure 4-6) avec quelques périodes d'hypoxies (Figure 4-6).

Un autre facteur pouvant ralentir la croissance des palourdes est d'origine métabolique. La reproduction, notamment la ponte, demande aux individus beaucoup d'énergie, ce qui peut se traduire par un ralentissement de la croissance (Garcia, 1993). Dans l'étang de Berre,

en 2019, les palourdes se sont reproduites entre mars - avril et septembre - octobre (CHAPITRE 3) ce qui a entraîné une chute du taux de croissance (Tableau 4-2) malgré des conditions environnementales optimales (Figure 4-6 et Figure 4-7). D'autant que la croissance est mesurée principalement sur des individus matures sexuellement (supérieur à 20 mm ; CHAPITRE 3).

Les maladies, par leur demande importante en énergie pour lutter contre les pathogènes, peuvent également entraîner des stries de ralentissement de croissance (Dérian, 2015). Dans l'étang de Berre, la prévalence des maladies semble très faible (CHAPITRE 5), et ainsi les diminutions de croissance ne semblent pas liées à ce phénomène.

Pour finir, les saisons avec les meilleurs taux de croissance sont pendant l'automne 2018 et le printemps 2020 où les conditions environnementales et métaboliques semblent réunies pour que les palourdes mettent le maximum d'énergie dans leur croissance coquillière.

Il est important de noter que cette étude a été menée sur un nombre limité d'individus de longueur inférieure à 20 mm (immatures sexuellement ; CHAPITRE 3), ce qui apporte très certainement un biais dans les résultats. En effet, même si la croissance des palourdes est un phénomène continu tout au long de la vie des individus (Trinkler, 2009), les petites palourdes ont tendance à grandir plus vite que les grands individus (Laruelle *et al.*, 1994 ; Silina, 2011). De plus, lorsqu'elles atteignent 40 mm, la croissance coquillière se fait plus en épaisseur qu'en longueur (Laruelle, 1999).

Cependant, cette méthode a permis de suivre la croissance saisonnière sur plusieurs saisons. Certaines palourdes ont même pu être suivies pendant 18 mois (avec 6 marques) ce qui est assez original. Les données acquises pendant cette expérience sur la croissance des palourdes japonaises dans l'étang de Berre, et notamment leur vitesse de croissance est très importante pour mieux comprendre la dynamique de cette population (Marschal *et al.*, 2004 ; K. Mahé *et al.*, 2010).

LES DONNÉES À L'ÉCHELLE DE LA POPULATION



CHAPITRE 5. La mortalité naturelle

L'étude de la dynamique d'une population repose sur la connaissance des processus de son cycle de vie, comme la mortalité naturelle qui regroupe la prédation, les pathologies, et bien sûr la sénescence (Caill-Milly, 2012). Une mortalité élevée peut être expliquée par de fortes variations de la température, une réduction des ressources alimentaires, et une turbidité trop importante (de Montaudouin, Arzul *et al.*, 2016).

5. 1. Le taux de mortalité dans l'étang de Berre

À partir du même dispositif expérimental que pour les expériences de croissance (CHAPITRE 4), le taux de mortalité des palourdes japonaises dans l'étang de Berre a été déterminé. À l'installation des cages, le nombre de palourdes est connu (340 palourdes.m⁻²). Tous les trois mois, tous les individus retrouvés ont été notés : les vivants comme les morts. La mortalité est le résultat d'une diminution de l'abondance d'une population pendant un temps t , généralement exprimée par :

$$N_t = N_0 \exp^{-Z t}$$

(Dang, de Montaudouin, Gam *et al.*, 2010). Avec N_0 le nombre d'individus dans la population à $t = 0$ (c'est-à-dire l'abondance initiale) et t le temps au bout duquel la population a un nombre d'individus égal à N_t (l'abondance au temps t). Dans les expériences de croissance (CHAPITRE 4), les palourdes passaient 3 mois minimum dans le dispositif expérimental. Il était très difficile de retrouver l'ensemble des individus placé au début de l'expérience ($t = 0$) au bout de 3 mois. Ainsi, la formule ci-dessous a été modifiée avec N_0 représente le nombre total d'individus retrouvé dans les cages au bout du temps t et N_t le nombre d'individus vivants retrouvés à t . Z représente la constante de mortalité (en *année*⁻¹).

Le taux de mortalité Z moyen des palourdes japonaises dans l'étang de Berre sur la totalité de la période suivie (17 octobre 2018 et retirées le 23 septembre 2020 - CHAPITRE 4) est de 2,05 *année*⁻¹ ($\sigma = 1,81$). Ce chiffre est variable en fonction de la longueur des individus (Figure 5-1). Ainsi, les palourdes immatures sexuellement (entre 0 et 19,99 mm) ont un

$Z = 0,64 \text{ année}^{-1}$ ($\sigma = 1,17$; $N_t = 18$). Les adultes non exploités (mesurant entre 20 et 29,99 mm) ont un taux de mortalité de $2,14 \text{ année}^{-1}$ ($\sigma = 1,36$; $N_t = 337$) et les adultes exploités (c'est-à-dire avec une longueur supérieure à 30 mm), un $Z = 2,85 \text{ année}^{-1}$ ($\sigma = 2,13$; $N_t = 1\,291$).

Ces résultats ne sont pas cohérents avec les résultats de Dang (2009) dans le bassin d'Arcachon qui trouve une mortalité naturelle décroissante en fonction de la longueur des palourdes. Les juvéniles y présentent le taux de mortalité le plus élevé par rapport aux adultes de taille supérieure à 40 mm. Cigarría & Fernández (2000) ont montré que la mortalité était très élevée durant les 100 premiers jours des individus et qu'ensuite, elle était sensiblement plus faible. Ceci s'explique par la compétition intraspécifique. En effet, la forte mortalité des larves est principalement due au cannibalisme par les adultes (Le Treut, 1986 ; Dérian, 2015), mais également par une prédation importante, les prédateurs préférant se nourrir sur des proies de petite taille (Robert & Parra, 1991 ; Watanabe & Higano, 2016). De plus, les juvéniles sont plus sensibles aux stress physiques et aux perturbations liés aux conditions environnementales que les adultes (Nakaoka, 1996 *in* Cigarría & Fernández, 2000).

Dans l'étang de Berre, l'inverse est observé. Cependant, le résultat pour les individus immatures sexuellement est à prendre avec précaution, car seulement 18 palourdes de cette classe de taille ont été retrouvées dans les cages pendant la durée de l'expérience. Le taux de mortalité de $0,64 \text{ année}^{-1}$ est très certainement sous-estimé.

Ce taux de mortalité varie également selon la saison, il est plus faible pendant l'automne 2018, $0,30 \text{ année}^{-1}$, et augmente progressivement tout au long de l'expérience jusqu'à atteindre $5,80 \text{ année}^{-1}$ au printemps 2019 et $3,84 \text{ année}^{-1}$ pendant l'été 2020 (Figure 5-1). L'explosion de la mortalité au cours des deux dernières saisons pose question. Or, il n'a pas été signalé ou observé de mortalités massives pendant la même période sur les palourdes sauvages à proximité des cages ni dans le reste de l'étang de Berre. C'est d'autant plus incompréhensible que les conditions environnementales, de température, chlorophylle a , salinité et MES durant cette expérience ne permettent pas vraiment d'expliquer une telle explosion de la mortalité (CHAPITRE 4). La chute brutale de salinité pendant l'hiver 2019 pourrait expliquer l'augmentation de la mortalité entre l'hiver 2019 et le printemps 2019

(Figure 4-7 ; CHAPITRE 4). Cette baisse brutale est sûrement due aux rejets d'eau douce par la centrale hydroélectrique d'EDF. En effet, en 2020, la quantité de rejet est beaucoup plus importante que les années précédentes : entre janvier et juin 2020, la centrale hydroélectrique d'EDF a turbiné 920 millions de m³ contre seulement 574 millions de m³ sur l'ensemble de l'année 2019 (Gipreb, 2020). La concentration en oxygène pourrait aussi être à l'origine de cette augmentation de la mortalité : les périodes d'hypoxies et d'anoxies sont beaucoup plus marquées à l'été 2020 que dans les autres saisons de cette période (Figure 4-6 ; CHAPITRE 4). Ce phénomène est sûrement dû à une stratification plus importante en 2020 qu'en 2019 (Gipreb, 2019b ; Gipreb, 2020). De plus, même si la calcéine a une faible toxicité (K. Mahé *et al.*, 2010), la sortie tous les trois mois des palourdes hors de l'eau (pendant quelques heures) pour les marquages peut être également source de stress et, à terme, de mortalité. Le protocole expérimental a été strictement identique pendant l'ensemble de la durée des expériences et il n'y a pas eu de modifications des durées hors de l'eau ni des opérateurs. L'ensemble de ces facteurs (environnementaux et expérimentaux) peuvent expliquer l'augmentation de la mortalité tout au long de cette expérience.

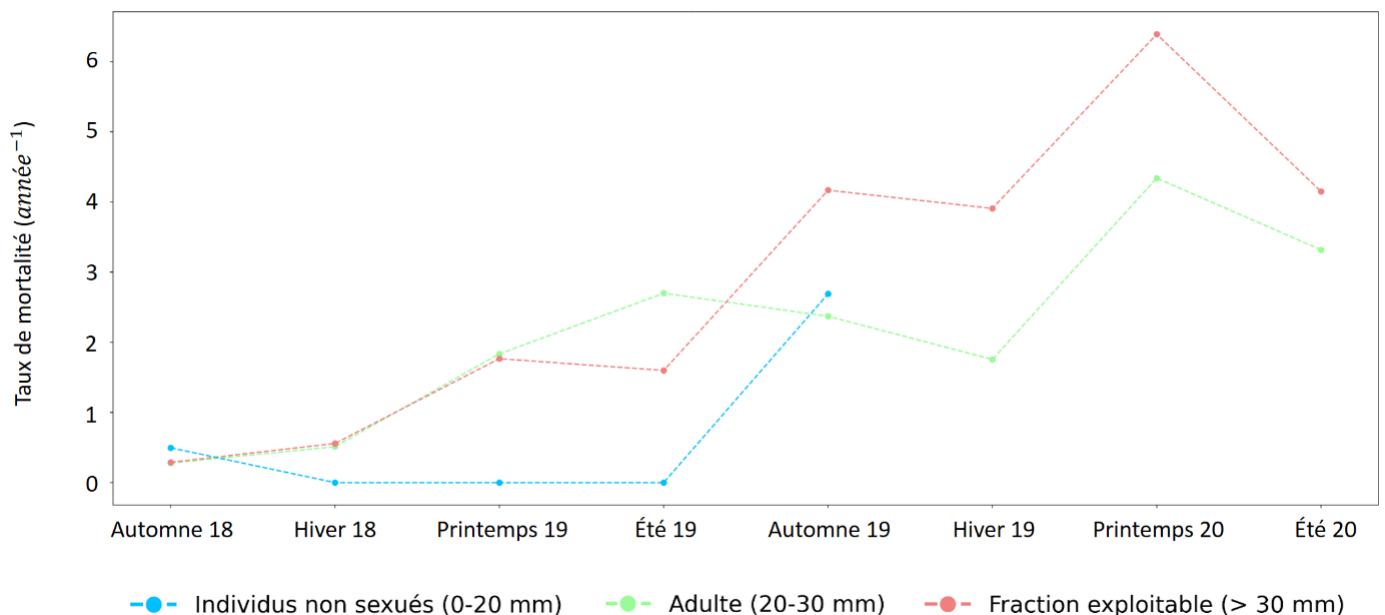


Figure 5-1. Evolution du taux de mortalité des palourdes dans l'étang de Berre en fonction de leur classe de taille et de la saison.

5. 2. La prédation

Les prédateurs des palourdes sont nombreux ; et la prédation peut intervenir lorsque la palourde est enfouie dans le sédiment, ou lorsqu'elle est en déplacement vertical dans le sédiment (Le Treut, 1986). Les prédateurs des palourdes sont très variés : ce sont des gastéropodes carnivores, des crabes, des étoiles de mer, des poissons osseux, des raies et des oiseaux (Le Treut, 1986 ; Caill-Milly, 2012 ; Dethier *et al.*, 2019).

Dans l'étang de Berre, la prédation des palourdes japonaises par les oiseaux est considérée comme inexistante. En effet, les oiseaux se nourrissent des palourdes qui affleurent à la surface du sédiment, à marée basse (Dérian, 2015). Dans l'étang de Berre, le phénomène de marée existe, mais il est de très faible amplitude (5 – 25 cm ; Nérini, 2000) et ne permet pas la prédation par les oiseaux ou très difficilement.

Chaque année depuis 1994, un suivi de la macrofaune benthique est effectué dans l'étang^[19] et la richesse spécifique est assez faible : des moules (*Arcuatula senhousia*, *Mytilaster marioni* et *Mytilus galloprovincialis*), des polychètes (*Alitta succinea*, *Capitella capitata*, *Varicorbula gibba*, *Aphelochaeta marioni*, *Ficopomatus enigmaticus*), des crustacés (*Melita palmata*, *Echinogammarus stocki*). Parmi ces espèces, aucune n'est répertoriée comme prédateur des palourdes japonaises (Tableau 2-2).

En 2010, l'inventaire biologique de l'étang de Berre (Le Diréach *et al.*, 2010) a montré la présence importante du crabe vert, *Carcinus maenas* (6^{ème} en termes d'abondance – presque 4 000 individus). Cette espèce est connue pour assurer une prédation sur les palourdes (Poulain *et al.*, 2011). Dans les marais d'Artouan (Marennes-Oléron), ce prédateur entraîne jusqu'à 10 % de mortalité sur la population de palourdes (Gouletquer, 1989). Cependant, cette espèce n'est que rarement observée dans l'étang de Berre, en plongée ou dans les prélèvements de macrofaune benthique, et n'a pas été vue lors des différents suivis réalisés dans le cadre de cette thèse. Il faut noter également les observations, minimes, des carrelots

^[19] Sur 13 stations : suivi mensuel pour 3 stations profondes et suivi biennuel pour les 10 stations côtières (Gipreb, 2020)

Platichthys flesus et des dorades royales *Sparus aurata*, deux espèces de poissons prédateurs des palourdes (Poulain *et al.*, 2011 ; Dérian, 2015).

Plus récemment, une étude sur les pêcheries dans l'étang de Berre (Gipreb, 2019a) a permis de confirmer la présence des dorades royales (représentant 8,3 % des captures entre 2008 et 2018). Les dorades royales sont un prédateur des palourdes japonaises capables d'ingérer des individus entre 9 et 28 mm (Robert & Parra, 1991). Les dorades vont effectuer plusieurs migrations dans l'étang de Berre : les jeunes dorades viennent dans l'étang entre le printemps et l'automne pour grandir et se nourrir, puis retournent en mer pour se reproduire (Gipreb, 2019a). De plus, les pêcheurs de l'étang de Berre ont signalé dans leur filet la présence du crabe bleu, *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896), également connu comme prédateur des palourdes japonaises (Dethier *et al.*, 2019), mais la présence est pour l'instant très ponctuelle (Gipreb, 2019a).

5. 3. Les pathologies

Les maladies sont omniprésentes chez les bivalves et leur émergence représente un facteur limitant pour le développement des populations et des activités économiques associées, comme la pêche (Dang, 2009 ; de Montaudouin, Lucia *et al.*, 2016). Les pathogènes peuvent diminuer l'abondance des populations en interagissant sur leur cycle de vie sur la croissance, la respiration, la reproduction et sur la survie (Dang, 2009 ; Toba *et al.*, 2020). Même si les pathogènes ne sont pas forcément létaux, les palourdes atteintes sont alors plus sensibles à la prédation ou à d'autres maladies (Dérian, 2015). La présence de pathogènes au sein d'une population est corrélée positivement avec l'âge des palourdes et la densité (Park *et al.*, 2010 ; Binias, 2013). De nombreuses maladies peuvent affecter les palourdes japonaises dues à des parasites trématodes, des bactéries, des virus ou des protozoaires (Dang, 2009).

5. 3. 1. La Maladie de l'Anneau Brun

La principale maladie affectant les palourdes japonaises semble être la Maladie de l'Anneau Brun (en anglais BRD : « Brown Ring Disease »), provoquée par les bactéries *Vibrio tapetis*, identifiées par Paillard & Maes (1990 *in* Laruelle, 1999). Elle est en partie responsable

du collapse de l'aquaculture en Bretagne durant la fin du 20ème siècle (de Montaudouin, Arzul *et al.*, 2016).

V. tapetis s'attaque à la synthèse de la coquille (Mirleau *et al.*, 2020). Le premier signe visible de la maladie de l'Anneau Brun est un dépôt de conchioline brun sur la face interne des valves (CDS 2 - Figure 5-2) (Paillard & Maes, 1994). Néanmoins, il est difficile de quantifier le stade de cette maladie à l'œil nu, car ce dépôt de conchioline synonyme de l'infection peut se dérouler simultanément avec un processus de réparation de la coquille (Paillard & Maes, 1994).

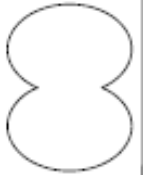
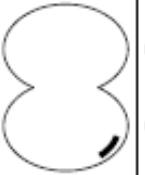

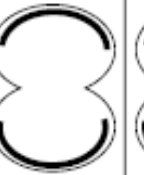



CDS	1	2	3	4	5	6	7
Symptômes							
	microscopique			visible à l'oeil nu			

Figure 5-2. Echelle de Classification Des Symptômes (CDS) de la Maladie de l'Anneau Brun établie par Paillard et Maes (1994) – in Flye Sainte Marie, 2007)

Mirleau *et al.* (2020) a mené des expériences sur les maladies des palourdes dans l'étang de Berre entre août 2019 et juin 2020. Les résultats montrent une intensité de la maladie de l'Anneau Brun de 0 (sur l'échelle CDS ; Figure 5-2). Aucune palourde sur les 316 échantillonnées au cours de l'année sur plusieurs sites (Jaï, Massane, Bouquet et Figuerolles) ne présentait de symptômes visuels de cette maladie. Pour confirmer ce résultat, elle a effectué une recherche d'ADN dans le fluide extrapalléal et central qui n'a montré aucune trace de *V. tapetis* dans l'ensemble des palourdes testées.

D'autres bactéries du genre *Vibrio* peuvent affecter les palourdes japonaises, notamment *V. parahaemolyticus*, *V. vulnificus* et *V. cholerae* qui ont été observées dans des individus venant d'Italie (Passalacqua *et al.*, 2016) ou encore *V. tubiashii* et *europaeus* identifiés dans des éclosiers en Galice, Espagne (F. da Costa *et al.*, 2020). Ces espèces peuvent être la cause de maladie chez l'homme : *V. cholerae* est responsable du choléra, *V. vulnificus* peut-être à l'origine de septicémies et *V. parahaemolyticus* entraîne des gastro-entérites (Mirleau *et al.*,

2020). D'autres études sont nécessaires pour vérifier la présence ou l'absence de ces autres espèces de *Vibrio* dans les palourdes japonaises de l'étang de Berre.

5. 3. 2. La Maladie du Muscle Brun

Une autre maladie a été identifiée pour la première fois dans le bassin d'Arcachon, en 2005, c'est la maladie du Muscle Marron (en anglais BMD « Brown Muscle Disease ») dont l'origine est encore inconnue. Cette infection provoque une dégénérescence progressive du muscle adducteur postérieur entraînant la remontée des palourdes à la surface du sédiment et conduisant à terme à la mort (Baudrimont *et al.*, 2013 ; de Montaudouin, Lucia *et al.*, 2016). *A priori*, cette maladie ne touche que le muscle adducteur postérieur et aucun autre organe ne semble affecté (Binias, 2013). L'agent responsable de cette maladie est encore inconnu, même si une origine virale semble être l'hypothèse privilégiée (Mirleau *et al.*, 2020).

Un indice visuel est utilisé pour quantifier l'évolution de l'infection en utilisant le pourcentage de muscle atteint par la maladie (MPI « Muscle Print Index » - Dang, 2009) :

- (0) le muscle n'est pas infecté et ne présente aucune altération (Figure 5-3.A) ;
- (1) entre 0 et 25 % du muscle est atteint ;
- (2) entre 25 et 50 % du muscle (Figure 5-3.B) ;
- (3) entre 50 et 75 % du muscle ;
- (4) entre 75 et 100 % du muscle (Figure 5-3.C).

L'intensité de la maladie correspond à la moyenne du MPI. Si les deux valves ont un indice différent, c'est la valve la plus infectée qui est retenue pour le calcul de la MPI (Mirleau *et al.*, 2020).

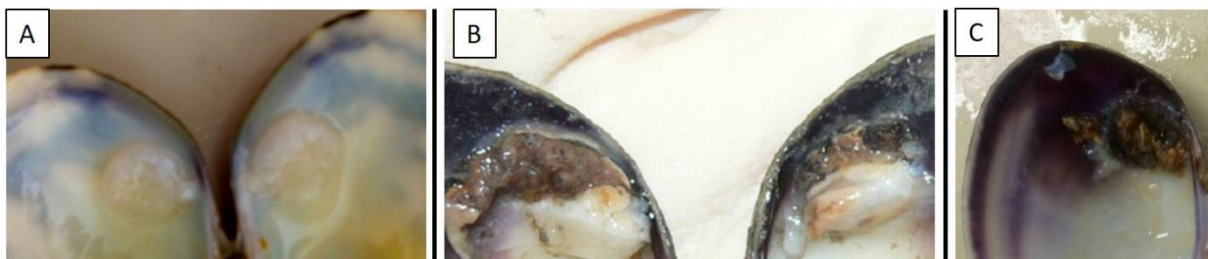


Figure 5-3. Muscles adducteurs postérieurs de palourdes à différents stades de la maladie du Muscle Marron d'après Dang et al, 2008. (A) MPI 0 = Stade sain (le muscle strié est caractérisé par une étoile noire et le lisse par un triangle noir) (B) MPI 2 = Infection entre 25 et 50 % (photo issus de Binias (2013)) (C) MPI 4 = Infection entre 75 et 100 %

D'après Mirleau *et al.* (2020), la prévalence de la maladie du Muscle Marron est de 2 % sur l'ensemble des sites de l'étang de Berre (Jaï, Massane, Bouquet et Figuerolles), et sur l'ensemble de l'année (août 2019 à avril 2020). La prévalence la plus élevée se situe en août 2019 et avril 2020 (5 % sur les sites de Bouquet et Figuerolles), et elle est nulle en octobre 2019. Le site le plus infecté est le site de Bouquet avec une infection à l'année de 4 %.

La prévalence de cette maladie est assez faible dans l'étang de Berre. Par comparaison, dans le bassin d'Arcachon, la prévalence est entre 5 et 30 % selon les sites (Baudrimont *et al.*, 2013). Cette maladie ne semble pas provoquer d'effet négatif sur l'homme (Mirleau *et al.*, 2020).

5.3.3. La perkinsose

La perkinsose, induite par le parasite protozoaire du genre *Perkinsus*, est une des principales maladies infectieuses affectant les palourdes (Bodoy *et al.*, 1986). Ces parasites ont été détectés en Europe pour la première fois dans les *R. philippinarum* en 1988 (Pretto *et al.*, 2014), et sont maintenant retrouvés en Espagne, en Italie et en France (Dang *et al.*, 2013). Plusieurs espèces peuvent affecter les palourdes comme *P. atlanticus* (Park & Choi, 2001), *P. marinus* (Mirleau *et al.*, 2020), *P. chesapeaki* (de Montaudouin, Arzul *et al.*, 2016) et *P. honshuensis* (Dang, de Montaudouin, Caill-Milly *et al.*, 2010), mais le plus fréquent en Europe est *Perkinsus olseni* (Donaghy *et al.*, 2009). Avec des niveaux d'infections moyens à élevés, la perkinsose affecte la respiration par la formation de kystes sur les branchies puis, à terme, sur l'ensemble du corps mou des palourdes provoquant des retards de croissance ou des modifications sur la reproduction (Park & Choi, 2001 ; Donaghy *et al.*, 2009 ; Dang *et al.*, 2013). Cette maladie entraîne souvent des mortalités de masses, notamment lorsqu'elle est provoquée par *P. olseni* et *P. marinus* (Park & Choi, 2001 ; Mirleau *et al.*, 2020). Néanmoins, en Corée, Choi & Waki (2016) ont montré qu'une forte concentration en nourriture pouvait compenser les pertes d'énergie causée par la présence de *P. olseni*.

Ce parasite semble dépendant de deux facteurs environnementaux : la salinité et la température. La salinité joue un rôle majeur, dans la distribution spatiale et temporelle de *Perkinsus sp* ; une salinité élevée semble corrélée positivement avec le taux d'infection par la perkinsose (Park & Choi, 2001). Pour *P. olseni*, les importantes infections et prévalences

correspondent à de fortes salinités, son optimum étant entre 25 et 35 (Dang, de Montaudouin, Caill-Milly *et al.*, 2010). Néanmoins, une salinité stable tout au long de l'année ne semble pas permettre de développement de cette maladie (Park & Choi, 2001). Les températures élevées (20 - 25°C) augmentent l'intensité et la prévalence des infections. Cependant, des études ont montré que *Perkinsus* sp. pouvaient résister à des températures jusqu'à 3°C (Park & Choi, 2001 ; Ruano *et al.*, 2015). La granulométrie semble aussi jouer un rôle dans l'infection : les palourdes vivant dans la vase ont tendance à être plus infectées que les palourdes ayant comme substrat du sable (Choi *et al.*, 2002 *in* Dang, de Montaudouin, Caill-Milly *et al.*, 2010).

En juin 2020, Mirleau *et al.* (2020) a trouvé une prévalence nulle pour les palourdes issues des sites de Bouquet et de Figuerolles, une prévalence de 7 % pour celle de Massane et de 13 % pour les palourdes du Jaï. À l'échelle de l'étang de Berre, la prévalence est estimée à 5 %. Par analyse moléculaire de l'ADN, elle a montré que l'espèce de *Perkinsus* responsable de la perkinsose dans l'étang de Berre n'était pas *P. olseni* ; pourtant l'espèce la plus fréquente en Europe (Donaghy *et al.*, 2009). D'autres recherches à l'échelle moléculaire sont nécessaires pour déterminer la ou les espèces entraînant la perkinsose dans les palourdes japonaises dans l'étang de Berre.

En comparaison, la prévalence est beaucoup plus importante. Elle était entre 77 et 100 % dans le bassin d'Arcachon avec une infection supérieure à 10^5 hypnospores par gramme de branchies (Île aux oiseaux entre 2005 et 2007 ; Dang *et al.*, 2013). La classe de taille la plus affectée étant la classe 35 - 36 mm (Dang, de Montaudouin, Caill-Milly *et al.*, 2010).

5. 4. Conclusion

Le taux de mortalité Z moyen des palourdes japonaises dans l'étang de Berre est de $2,05 \text{ année}^{-1}$ ($\sigma = 1,81$), qui comprend la sénescence et la mortalité liée aux maladies. Il ne tient pas compte de la mortalité liée à la prédation (puisque le dispositif expérimental des cages comprenait un grillage sur le dessus ; CHAPITRE 4). En effet, cette mortalité est considérée comme très faible puisque les prédateurs des palourdes sont très peu nombreux en comparaison avec d'autres sites (Tableau 2-2). Ce sont essentiellement le crabe vert (*Carcinus maenas*), les dorades royales (*Sparus aurata*) et depuis quelques années, l'espèce

invasive le crabe bleu (*Callinectes sapidus*) (Le Diréach *et al.*, 2010 ; Poulain *et al.*, 2011 ; Dérian, 2015 ; Dethier *et al.*, 2019 ; Gipreb, 2019a).

À ce jour, les maladies présentes dans les palourdes japonaises de l'étang de Berre le sont à des prévalences très faibles (Mirleau *et al.*, 2020). La Maladie du Muscle Brun a une prévalence (visuellement) de l'ordre de 2 % et la perkinsose de 5 %. L'absence de Maladie de l'Anneau Brun, provoquée par les bactéries *Vibrio tapetis*, est également à noter (Mirleau *et al.*, 2020). Ces maladies ne semblent pas avoir d'impact sur la santé humaine. Cependant, si leur prévalence augmentait drastiquement, elle pourrait provoquer des dégâts sur les populations de palourdes, comme ce fut le cas en Bretagne à la fin du 20^{ème} siècle où le pathogène *Vibrio* a entraîné le collapse de *R. philippinarum* (de Montaudouin, Arzul *et al.*, 2016). La prévalence et l'intensité de ces maladies dans les palourdes japonaises de l'étang de Berre sont donc à surveiller attentivement.

Une mortalité supplémentaire peut être dû au vent. En effet, sur l'étang de Berre et particulièrement sur les sites du Jaï ou de Bouquet, de fortes houles peuvent régulièrement déloger les palourdes en les envoyant sur le rivage. Ce type de mortalité est cependant très difficile à évaluer.

CHAPITRE 6. L'état du peuplement des palourdes dans l'étang de Berre après une crise écologique

6. 1. Contexte

Pendant l'été et l'automne 2018, l'étang de Berre a subi une importante crise anoxique qui a provoqué des mortalités massives d'organismes, notamment des palourdes (Mayot *et al.*, 2020). Cette crise est due à un « effet cocktail » de plusieurs facteurs :

(1) Des apports d'eaux douces et de nutriments importants en 2018 *via* les rejets de la centrale hydroélectrique d'EDF (Figure 1-1) et la pluviométrie entraînant une stratification verticale (avec en surface une couche d'eau douce et en profondeur une couche d'eau salée) et le développement du phytoplancton.

(2) Un été très chaud, orageux et surtout sans vent ne permettant pas le mélange des deux masses d'eau (douce et salée).

(3) La présence de ces deux couches d'eau a limité les échanges d'oxygène entre l'atmosphère et la couche d'eau salée en profondeur.

(4) La forte mortalité de la macrofaune, notamment des palourdes japonaises, a entraîné une demande très importante en oxygène pour dégrader cette matière organique, ce qui a aggravé les mortalités en période estivale et accéléré la propagation de l'anoxie aux zones côtières.

Ces conditions contextuelles particulières se sont ajoutées au fonctionnement habituel de l'étang avec une stratification verticale marquée (différence de salinité entre les eaux de surface et de fond), une eutrophisation importante (avec une forte production primaire et donc une forte dégradation de la matière organique au fond) et l'absence de vent limitant les possibilités de mélange. Ces phénomènes ont accentué la consommation d'oxygène au fond et l'ampleur de la crise. Les premières investigations fin août ont montré un impact fort sur le peuplement, avec une disparition quasi totale des palourdes en profondeur (au-delà de

2,5 m). Ces constatations ont conduit à la fermeture de la pêche à pied professionnelle et de loisir dans l'étang de Berre le 31 août 2018 ^[20].

L'objectif de cette présente étude est de dresser un inventaire plus précis de l'état du peuplement de palourdes après la crise et ainsi d'obtenir un état zéro permettant de suivre la recolonisation.

6. 2. Matériels et méthodes

Le protocole utilisé dans l'étang de Berre s'inspire de celui mis en place dans le bassin d'Arcachon depuis 2001 (Bertignac *et al.*, 2001).

6. 2. 1. Zone d'échantillonnage

L'étang de Berre a une superficie de 155 km² et a une profondeur maximum de 9,5 m. Lors de prospections préliminaires, les palourdes japonaises ont été observées en grande majorité entre 0 et 5 m de profondeur (Gipreb, *com. interne*). Après la crise anoxique, il est considéré qu'elles ont quasiment disparu au-delà de 5 m. Pour cette étude, seule la zone entre 0 et 5 m de profondeur sera donc échantillonnée, qui correspond à une superficie de 38,78 km². Cette zone a d'abord été divisée en fonction de la profondeur : les strates entre 0 et 2 m qui correspondaient aux zones accessibles aux pêcheurs à pied lorsque la pêche était ouverte ; et les strates entre 2 et 5 m qui étaient des zones de réserve pour permettre de renouveler et de préserver le peuplement de palourdes. Ensuite, les strates sont divisées en prenant en compte la granulométrie (Figure 6-1).

6. 2. 2. Type d'échantillonnage

Dans chaque strate, il a été nécessaire de définir des lieux d'échantillonnages, appelés stations. Selon Bertignac *et al.* (2001), le nombre de stations par strate doit être proportionnel

^[20] Arrêté n° R93-2018-08-31-0004 du 31 août 2018

à la superficie de la strate. De plus, pour avoir une précision suffisante il faut au minimum 10 stations par kilomètre carré, avec 2 réplicats à chaque station (soit 20 réplicats.km⁻²).

Dans le cadre de cette étude, le taux d'échantillonnage a été différent selon les caractéristiques de la strate (profondeur et surface). Ce choix s'appuie sur la volonté d'adapter le plus finement possible la stratégie d'échantillonnage à la disposition en patch des palourdes (Beninger & Boldina, 2014), et notamment à leur répartition en fonction de la profondeur dans l'étang.

Les strates profondes, entre 2 et 5 m, ont une superficie de 32,80 km² (sur les 38,78 km² de l'ensemble de la zone d'échantillonnage). Afin de diminuer le nombre de stations, il a été décidé que les strates profondes auraient un taux d'échantillonnage de 7 stations.km⁻². Avec trois réplicats par station, cela correspond à un échantillonnage de 21 réplicats.km⁻².

Pour les strates du bord (entre 0 et 2 m), deux stratégies ont été adoptées en fonction de leur taille : (1) pour les strates dont la superficie est supérieure à 1 km², le taux d'échantillonnage a été de 10 stations par kilomètre carré avec trois réplicats par station (soit 30 réplicats.km⁻²). Cette stratégie a été appliquée pour deux strates : l'Anse de Saint-Chamas bord (CB) et la Pointe de Berre bord (PB ; Figure 6-1) (2) pour les strates avec une superficie inférieure à 1 km², le taux d'échantillonnage a été de 20 stations par kilomètre carré avec trois réplicats par station (soit 60 réplicats.km⁻²).

Le nombre de prélèvements et la stratégie adoptée en fonction des caractéristiques des strates sont résumés dans le Tableau 6-1. Pour chacune des strates, les stations ont été tirées aléatoirement avec une distance minimale de 200 mètres entre chaque station à l'aide du logiciel QGIS 2.18.21 (Figure 6-1). Chaque station est identifiée par un nom et des coordonnées géographiques dans le système RGF-93 / Lambert93.

6. 2. 3. Méthode de prélèvement et traitement des échantillons

Pour des raisons techniques, il était compliqué de mettre en place un prélèvement à la benne dans l'étang de Berre. La benne Orange Peel que possède le Gipreb n'était pas assez lourde pour pénétrer dans tous les types de sédiments (très variables) et il était difficile d'avoir une benne assez puissante aux vues des profondeurs dans l'étang.

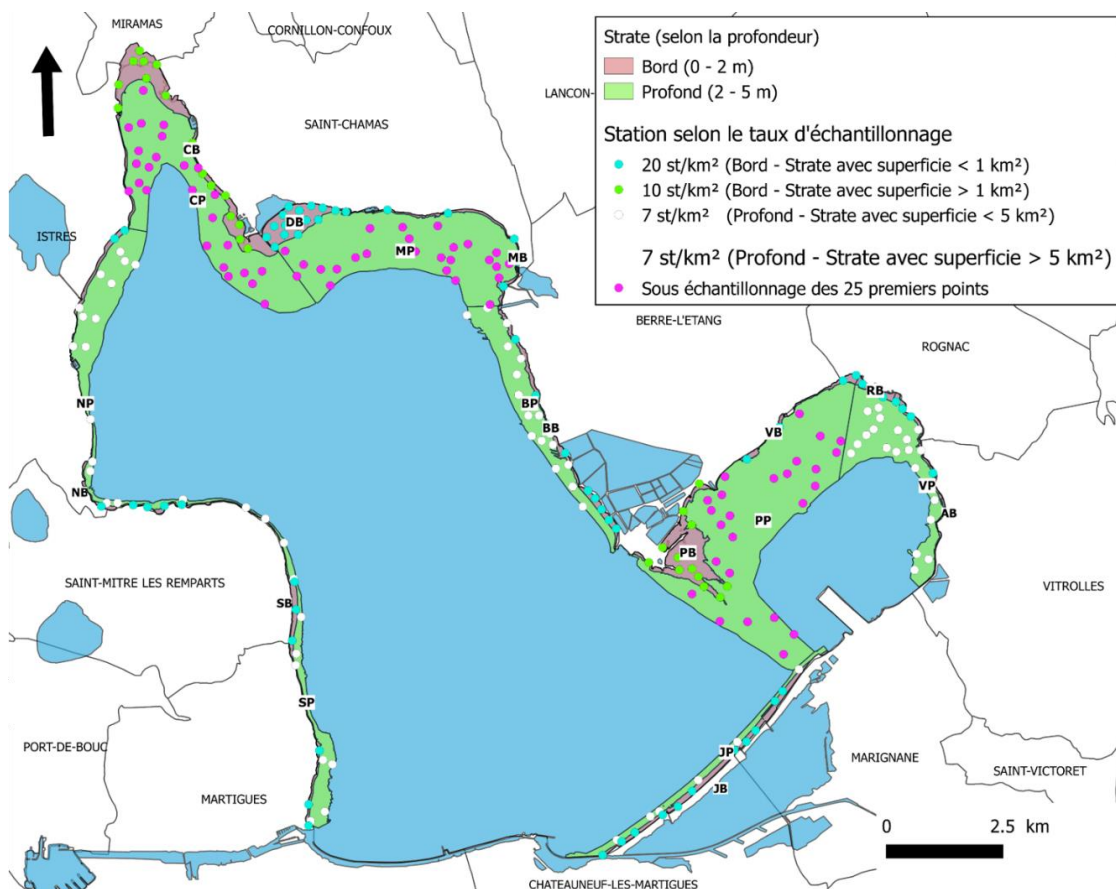


Figure 6-1. Carte présentant les strates et les stations pour la campagne 2019. Les limites de strates ont été définies à partir des couches bathymétriques de Litto3D (IGN-SHOM).

Il a été choisi de faire les échantillonnages en plongée sous-marine à l'aide de quadrat de 0,25 m² (longueur 0,5 m * largeur 0,5 m * hauteur 0,1 m). Les prélèvements ont été réalisés entre le 27 mars et le 27 juillet 2019. Au départ, cette période d'échantillonnage devait être plus restreinte, mais à cause de conditions climatiques défavorables (notamment la présence de mistral très régulièrement), il a été impossible de réduire le délai entre le début et la fin de cette campagne. Au total, 21 journées de terrain ont été nécessaires pour couvrir les 238 stations avec deux ou trois plongeurs mobilisés par jour.

Les quadrats étaient placés aléatoirement dans un rayon de 25 m autour des coordonnées géographiques de la station. L'ensemble du sédiment contenu dans le quadrat était transféré dans des bourriches (sorte de filet avec une maille de 6 mm). Ensuite, les prélèvements étaient ramenés à bord du bateau et triés à l'aide d'un tamis ayant une maille carrée de 1 mm. Les

palourdes présentes étaient comptabilisées et mesurées (longueur) à l'aide d'un pied à coulisse électronique ABSOLUTE AOS DIGIMATIC 500-161-30 de Mitutoyo précis à 0,02 mm. Les autres bivalves présents étaient également comptabilisés.

Au cours de la campagne, des prélèvements de sédiment ont été effectués (un flacon par station) afin d'affiner les connaissances sur la granulométrie de l'étang de Berre et les éventuelles implications dans la répartition des palourdes. La présence de macrophytes était également relevée.

Tableau 6-1. Identification des strates, leur superficie et le nombre de stations en fonction du taux d'échantillonnage choisi.

	Nom	ID	Profondeur (m)	Surface (km ²)	Nombre de station	Taux d'échantillonnage (station.km ⁻²)
Bord - Superficie < 1 km ²	Rognac Bord	RB	0-2	0,125	3	20
	Aéroport Bord	AB	0-2	0,197	4	20
	Vaïne nord-est Bord	VB	0-2	0,199	4	20
	Merveille est Bord	MB	0-2	0,233	5	20
	Sud-ouest Bord	SB	0-2	0,283	6	20
	Nord-ouest Bord	NB	0-2	0,363	7	20
	Bouquet Bord	BB	0-2	0,456	9	20
	Jaï Bord	JB	0-2	0,569	11	20
	Déli monage Bord	DB	0-2	0,795	16	20
Bord - Superficie > 1 km ²	Pointe Berre Bord	PB	0-2	1,2	12	10
	Anse Saint-Chamas Bord	CB	0-2	1,563	16	10
Profond - Superficie < 5 km ²	Jaï Profond	JP	2-5	0,875	6	7
	Sud-ouest Profond	SP	2-5	1,108	8	7
	Bouquet Profond	BP	2-5	2,373	17	7
	Nord-ouest Profond	NP	2-5	2,779	19	7
	Vaïne sud Profond	VP	2-5	2,914	20	7
Profond - Superficie > 5 km ²	Anse Saint-Chamas Profond	CP	2-5	5,832	41*	7
	Merveille Profond	MP	2-5	6,903	48*	7
	Pointe Berre Profond	PP	2-5	10,011	70*	7

* sur ces strates, à la vue des premières données, 25 stations ont été échantillonnées (Partie 6. 3. 2)

6. 2. 4. Analyses des données

L'analyse des résultats a été effectuée sur Spyder (Python 3.7). Les résultats sont présentés sous forme de moyenne avec l'écart-type (σ) correspondant.

Afin de diminuer le temps sur le terrain, seule la longueur des palourdes a été mesurée *in situ*. Cette donnée permet de connaître les cohortes présentes dans l'étang de Berre, ainsi que leur abondance. Pour estimer leur biomasse, il est nécessaire d'attribuer un poids à chaque individu. La relation longueur / poids des palourdes dans l'étang de Berre a été établie en 2017 sur plus de 1 300 individus (M. Mahé, 2017). C'est une relation de type exponentielle : $P = aL^b$ où P représente le poids frais (en g) et L la longueur des palourdes (en millimètre). Les coefficients a et b sont spécifiques à la palourde japonaise dans l'étang de Berre : $P = 0,0002 * L^{3,0579}$ (Figure 6-2).

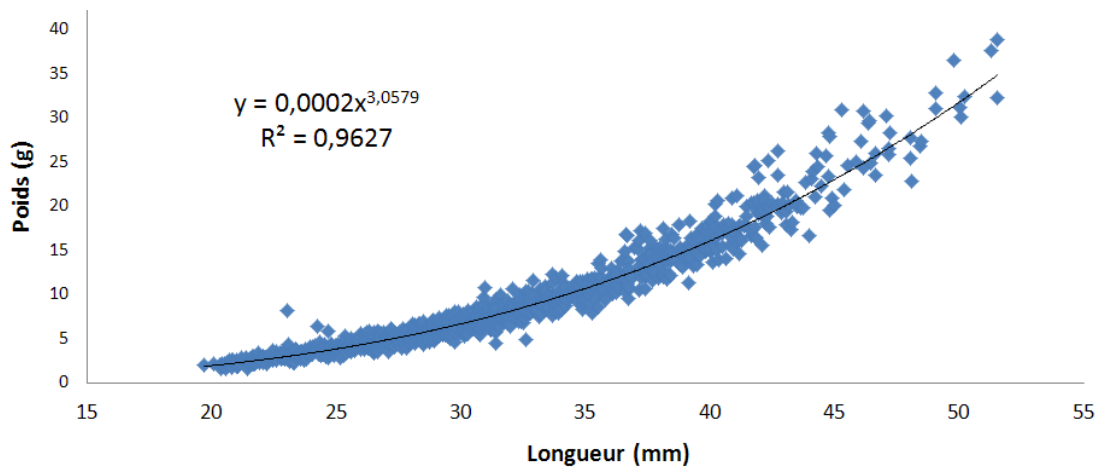


Figure 6-2. La relation longueur – poids des palourdes de l'étang de Berre ($n = 1\ 347$) issue de Mahé (2017)

À partir des données d'effectif et de biomasse par réplicats et par station, des indices d'effectifs et de biomasses totaux, à l'échelle de chaque strate ont été estimées en suivant le protocole développé par (Berthou *et al.*, 1997). Ce protocole est disponible en Annexe 6-1, et s'applique sur les parties 6. 3. 7 à 6. 3. 4 de ce chapitre.

6. 3. Résultats

6. 3. 1. Remarques générales

Pour avoir une idée de l'état du peuplement dans l'étang de Berre, plusieurs catégories vont être observées, d'abord le peuplement global qui correspond à l'ensemble des palourdes présentes lors de l'échantillonnage ; ensuite un sous-échantillonnage du peuplement global en fonction de la taille des palourdes :

(1) les individus immatures sexuellement sont l'ensemble des palourdes n'ayant pas atteint la maturité sexuelle. Dans l'étang de Berre, la taille minimum de maturité sexuelle a été déterminée à 20 mm (CHAPITRE 3). Ce sous échantillonnage d'individus comprend également les juvéniles, c'est-à-dire les individus inférieurs à 17 mm et qui sont une bonne indication du niveau de recrutement de l'année précédente (Caill-Milly *et al.*, 2003). Ils permettent d'estimer l'efficacité de la reproduction dans l'étang de Berre

(2) le stock est un sous-échantillonnage des palourdes japonaises de taille supérieure à la maille. D'après IFREMER (2018), le stock représente « la partie exploitable de la population d'une espèce dans une zone donnée. Le stock ne comprend ni les œufs, ni les larves, ni les juvéniles n'ayant pas atteint une taille suffisante pour être capturés ». Dans l'étang de Berre, la maille en vigueur au moment de l'ouverture de la pêche était de 30 mm ^[21]. Ce sous-échantillonnage permet de suivre le stock disponible pour la pêche de loisir et professionnelle

(3) les individus entre 20 et 30 mm, les individus matures sexuellement (soit 20 mm, CHAPITRE 3) et qui ont des tailles inférieures à la maille.

6. 3. 2. Les strates profondes (entre 2 et 5 m) supérieures à 5 km²

Dans le protocole de départ, il était prévu que les strates profondes (entre 2 et 5 m de profondeur) auraient un taux d'échantillonnage de 7 stations par kilomètre carré avec trois réplicats par station. La campagne d'évaluation de l'état du peuplement a commencé par les trois strates profondes dont les superficies étaient supérieures à 5 km² : Pointe Berre profonde

^[21] Arrêté du 29 janvier 2013 modifiant l'arrêté du 26 octobre 2012

(PP : 70 stations), Merveille profonde (MP : 48 stations) et Anse Saint-Chamas profonde (CP : 41 stations ; Figure 6-1 et Tableau 6-1).

Cependant, devant l'effort important d'échantillonnage que cela représentait et au vu de la connaissance *a priori*, il a été émis l'hypothèse que ces strates profondes auraient des densités en palourdes japonaises très faibles, voire nulles. Afin de vérifier cette hypothèse, l'échantillonnage s'est fait par étape. La stratégie a été de retirer aléatoirement 25 stations par strate (parmi les stations préalablement déterminées). La normalité des données a été testée (Shapiro-Wilk : H_0 = les données sont distribuées normalement ; p -value < $1e-07$). Des tests non paramétriques de Mann-Whitney-Wilcoxon ont été utilisés pour mettre en évidence les différences éventuelles entre la variabilité locale d'une station par rapport à la variabilité spatiale de la strate auxquelles appartient la station (H_0 = la distribution spatiale et locale sont identiques). Pour les strates de Pointe Berre profonde (PP) et Merveille profonde (MP), la p -value est supérieur à 0,094. Pour la strate de l'Anse Saint Chamas profonde (CP), elle est supérieure à 0,252.

Ces tests ont donc montré qu'il n'y avait pas de différence entre la variabilité spatiale et locale. C'est-à-dire que la densité de chaque station individuellement était identique à la densité de la strate (la densité de la strate étant la moyenne des 25 stations). Il faut noter également le très faible nombre de palourdes observées (seulement 15 palourdes vivantes sur 75 stations soit 225 réplicats ; Tableau 6-2).

En conséquence, l'hypothèse de faible densité dans ces strates est validée. Pour ces trois strates (PP, MP et CP), l'échantillonnage s'est donc limité à 25 stations par strates.

6. 3. 3. Histogramme de fréquence de taille

L'histogramme de fréquence de taille pour *Ruditapes philippinarum* dans l'étang de Berre a été établi sur la base de l'ensemble des données ($N = 4\ 059$ individus ; Figure 6-3). Au printemps 2019, deux cohortes ont pu être observées sur cette figure : une prépondérante avec des individus mesurant entre 28 et 34 mm et une seconde de moindre importance avec des palourdes mesurant entre 6 et 12 mm. L'individu le plus petit retrouvé était de 3,36 mm et le plus grand de 47,56 mm. Les résultats par strates sont présentés en Annexe 6-2.

Il faut noter que très peu d'individus de tailles inférieures à 5 mm ont été comptabilisés, soit par manque de juvéniles pendant la période d'échantillonnage, soit par rapport à la méthode d'échantillonnage (la maille de la bourriche était de 6 mm).

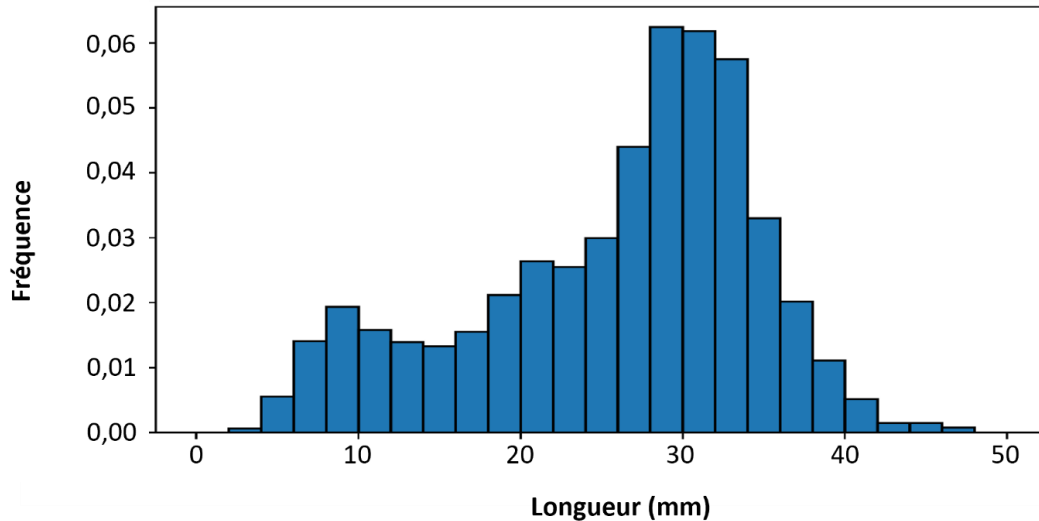


Figure 6-3. Histogramme de fréquence de taille de la palourde japonaise dans l'étang de Berre au printemps 2019 (N = 4 059)

6. 3. 4. Densité et biomasse moyennes

En 2019, les densités variaient entre 0 et 300 ind.m⁻² (individus.m⁻²) avec une moyenne de 33,59 ind.m⁻² ($\sigma = 73,14$) pour l'ensemble de la zone prospectée, soit 38,78 km² (Annexe 6-3). Dans trois strates, Rognac Bord (RB), Vaine Bord (VB) et Merveille Bord (MB), aucune palourde n'a été observée. Les deux strates où la densité moyenne est la plus importante sont : Sud-ouest Profond (SP) et Sud-ouest Bord (SB) ; deux strates proches géographiquement (Figure 6-1). Les biomasses moyennes les plus conséquentes ont été trouvées sur ces mêmes strates. La biomasse moyenne sur l'ensemble de la zone prospectée était de 199,54 g.m⁻² ($\sigma = 441,68$; Annexe 6-3).

6. 3. 5. Densité et biomasse totale

L'abondance totale sur les 38,78 km² échantillonnée en 2019 était de 552,07 millions ($\sigma = 75,02$) de palourdes japonaises correspondant à une biomasse de 2 903,62 tonnes ($\sigma = 432,68$). Le détail des résultats par strate est présenté sur les figures 5 et 6 et en Tableau 6-2).

Il y a une forte disparité spatiale dans la répartition des palourdes japonaises dans l'étang de Berre (Figure 6-6 et Figure 6-7). Des patches de densité importante sont observés au milieu de zone de densité faible voire nulle. 80 % des palourdes trouvées au cours de cette étude l'ont été sur seulement 10 stations (soit 4,23 % des 236 stations).

L'essentiel de l'abondance et de la biomasse totale, soit 332,66 millions d'individus et 1 909,57 tonnes (respectivement 60 et 66 %) sont localisés dans la strate Sud-ouest Profond (SP ; Tableau 6-2). Cela confirme la disparité spatiale dans la répartition des palourdes, puisque les autres strates présentent des abondances totales inférieures à 45 millions de palourdes (Figure 6-4). La particularité de la strate Sud-ouest Profond (SP) sera discutée dans la partie 6. 3. 11.

6. 3. 6. Évaluation du stock

Pour avoir une idée du stock présent, un sous échantillonnage de l'effectif et la biomasse par strate a été effectué sur les palourdes japonaises de taille supérieure à 30 mm ^[21].

Au printemps 2019, le stock sur la zone prospectée était de 193,29 millions de palourdes ($\sigma = 29,67$), ce qui correspond à 35 % du peuplement global. Quant à la biomasse exploitable, elle est estimée à 1 837,32 tonnes ($\sigma = 270,70$) soit 63 % de la biomasse totale. Les effectifs et les biomasses totaux du stock par strate sont présentés dans l'Annexe 6-4.

6. 3. 7. Évaluation du peuplement d'individus immatures sexuellement

Dans l'étang de Berre au printemps 2019, l'effectif d'individus immatures sexuellement sur la zone prospectée était de 141,57 millions de palourdes ($\sigma = 13,74$), correspondant à 26 % du peuplement total. En biomasse totale, elle est évaluée à 91,48 tonnes ($\sigma = 7,94$) soit 3 % de la biomasse totale. Les effectifs et les biomasses totaux des palourdes immatures sexuellement par strate sont présentés dans l'Annexe 6-4.

Il faut noter la particularité des strates Anse Saint-Chamas Profond (CP) et Merveille Profond (MP) qui contiennent seulement des palourdes immatures sexuellement (Figure 6-4).

Tableau 6-2. Effectif (millions d'individus) et biomasse (tonnes) par strate (σ = écart-type)

	Nom	ID	Profondeur (m)	Effectif (millions d'individus)		Biomasse (tonnes)	
				Totale	σ	Totale	σ
Bord Superficie < 1 km ²	Rognac Bord	RB	0-2	0	0	0	0
	Aéroport Bord	AB	0-2	1,90	1,47	14,10	11,35
	Vaine nord-est Bord	VB	0-2	0	0	0	0
	Merveille est Bord	MB	0-2	0	0	0	0
	Sud-ouest Bord	SB	0-2	38,65	33,32	278,35	238,75
	Nord-ouest Bord	NB	0-2	12,72	7,67	47,22	29,37
	Bouquet Bord	BB	0-2	36,58	18,59	233,10	108,48
	Jaï Bord	JB	0-2	7,87	2,81	110,02	38,86
Bord Superficie > 1 km ²	Délimonage Bord	DB	0-2	5,70	2,45	8,45	2,94
	Pointe Berre Bord	PB	0-2	4,80	2,95	27,45	20,50
Profond Superficie < 5 km ²	Anse Saint-Chamas Bord	CB	0-2	36,20	22,26	99,96	70,48
	Jaï Profond	JP	2-5	1,75	0,66	21,97	13,63
	Sud-ouest Profond	SP	2-5	332,66	305,56	1 909,56	1 854,71
	Bouquet Profond	BP	2-5	21,41	5,47	31,35	7,43
Profond Superficie > 5 km ²	Nord-ouest Profond	NP	2-5	42,13	20,36	88,22	56,22
	Vaine sud Profond	VP	2-5	3,69	3,28	25,54	25,30
	Anse Saint-Chamas Profond	CP	2-5	0,93	0,52	0,20	0,11
	Merveille Profond	MP	2-5	2,95	1,27	1,34	0,63
	Pointe Berre Profond	PP	2-5	2,14	1,26	6,79	5,00
				Totale	σ	Totale	σ
				552,07	75,02	2 903,62	432,68

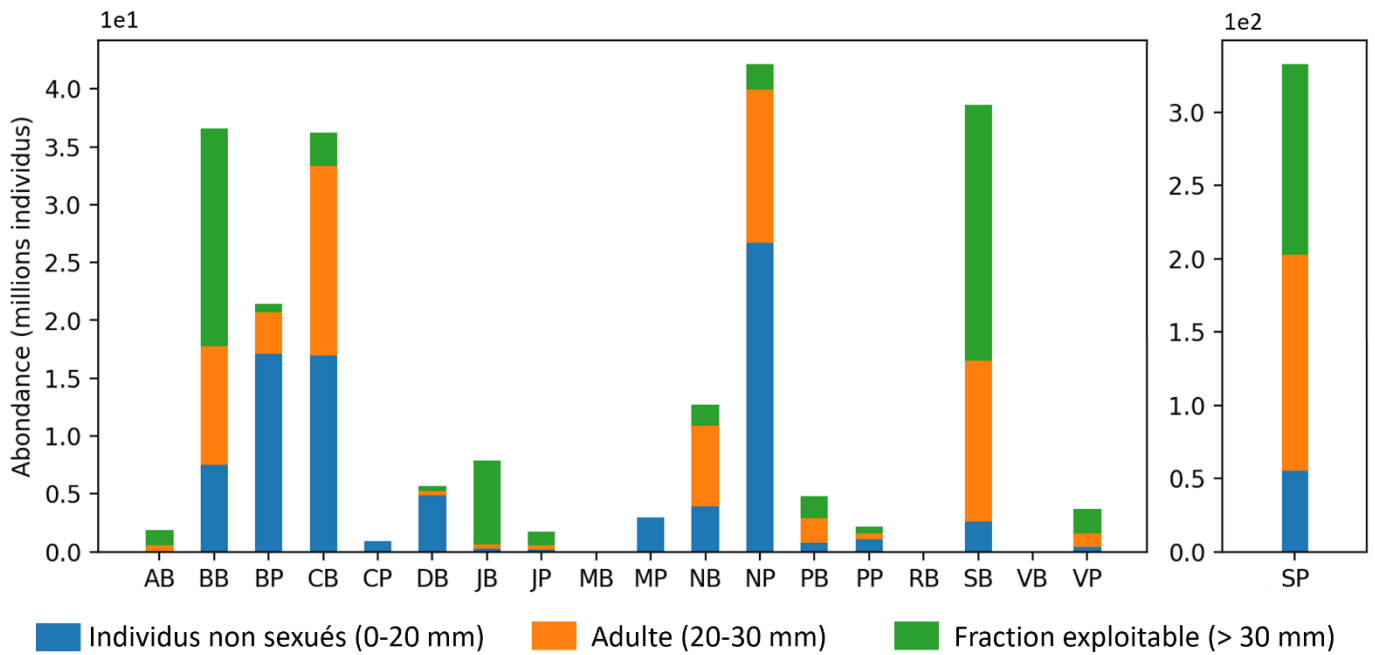


Figure 6-4. Abondance totale en palourdes japonaises par strate durant la campagne du printemps 2019 dans l'étang de Berre. Attention, la strate Sud-Ouest Profond (SP) a une échelle différente des autres strates dû à sa grande différence d'abondance par rapport aux autres strates (voir les explications de la partie 6. 3. 11).

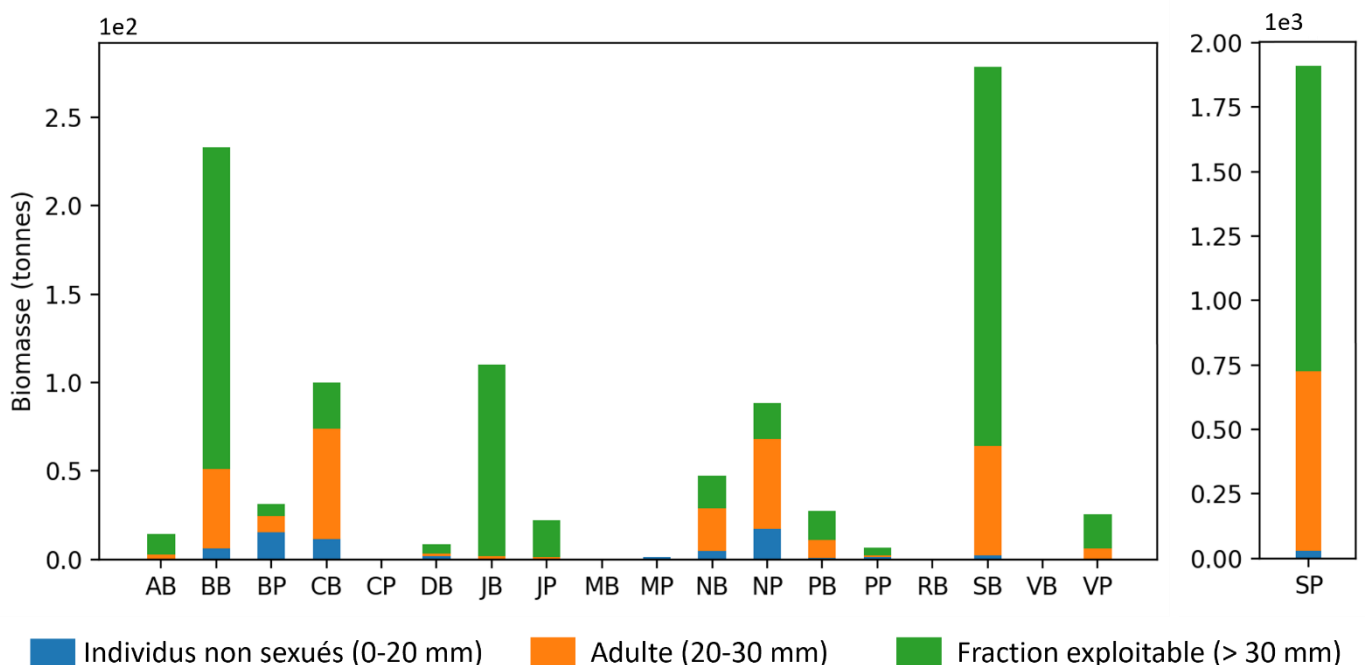


Figure 6-5. Biomasse totale en palourdes japonaises par strate durant la campagne du printemps 2019 dans l'étang de Berre. Attention, la strate Sud-Ouest Profond (SP) a une échelle différente des autres strates dû à sa grande différence d'abondance par rapport aux autres strates (voir les explications de la partie 6. 3. 11).

6. 3. 8. Distribution spatiale (selon les densités moyennes)

Au printemps 2019, la plus forte densité moyenne en palourdes japonaises dans l'étang de Berre se trouvait à l'Ouest dans la zone de Caderaou (au niveau de Saint-Mitre les Remparts) où elle dépassait 250 ind.m⁻² (Figure 6-6 et Figure 6-7). Il y a quelques hotspots secondaires : dans la zone Varage / Massane (Saint-Mitre les Remparts) ; au Nord au niveau de la plage de la Romaniquette (Istres) et du rejet de la Touloubre dans l'étang (Saint-Chamas) ; et à l'Est au niveau des salins de Berre l'Étang. Ailleurs, les densités sont très faibles : dans 58 % des stations, aucune palourde n'a été observée (0 ind.m⁻²). Dans 30 % des stations la densité était comprise entre 0 et 15 ind.m⁻² et dans seulement 12 % des stations, l'abondance moyenne était supérieure à 15 ind.m⁻².

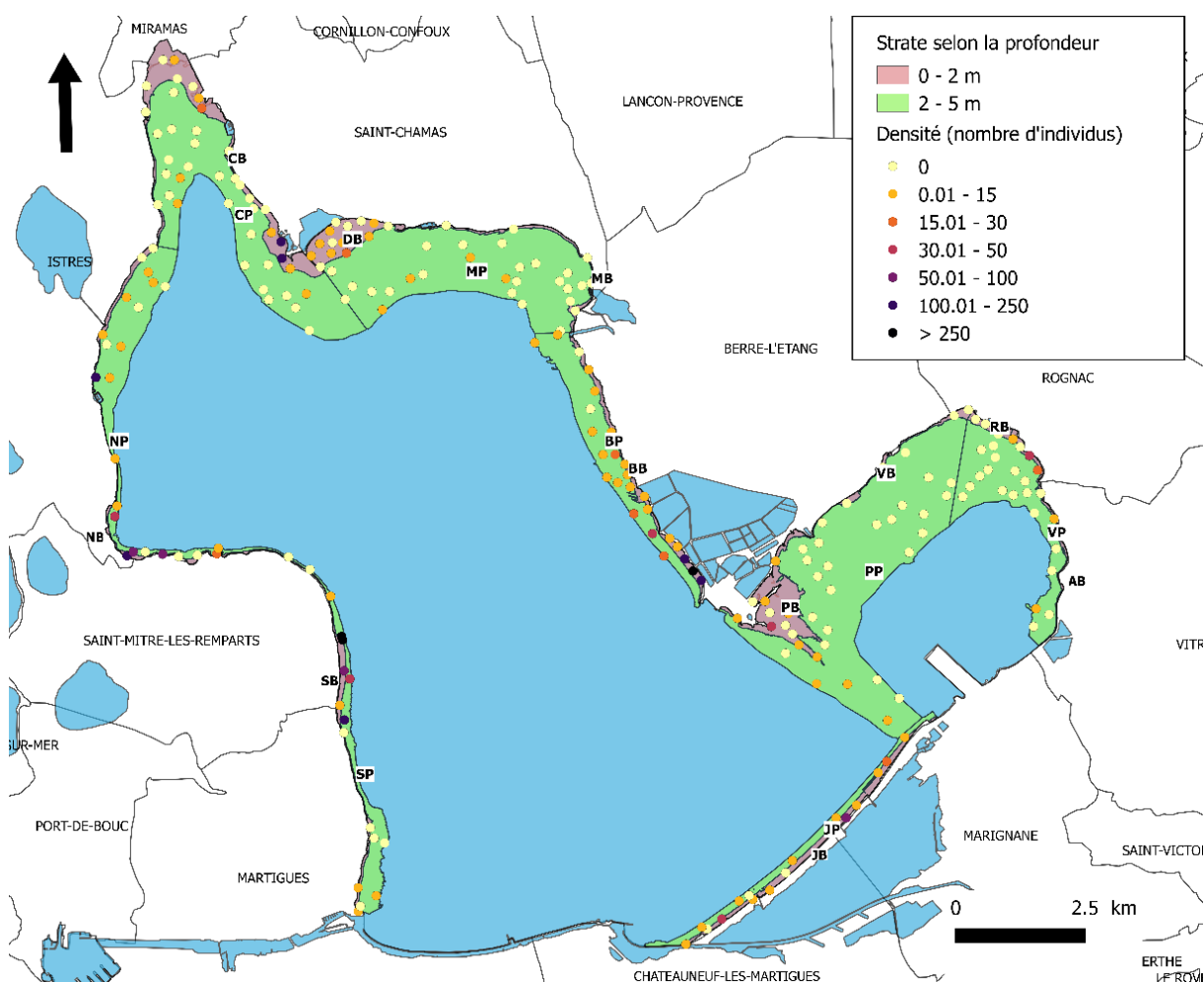


Figure 6-6. Carte des densités moyennes de palourdes japonaises (en nombre d'individus) par station

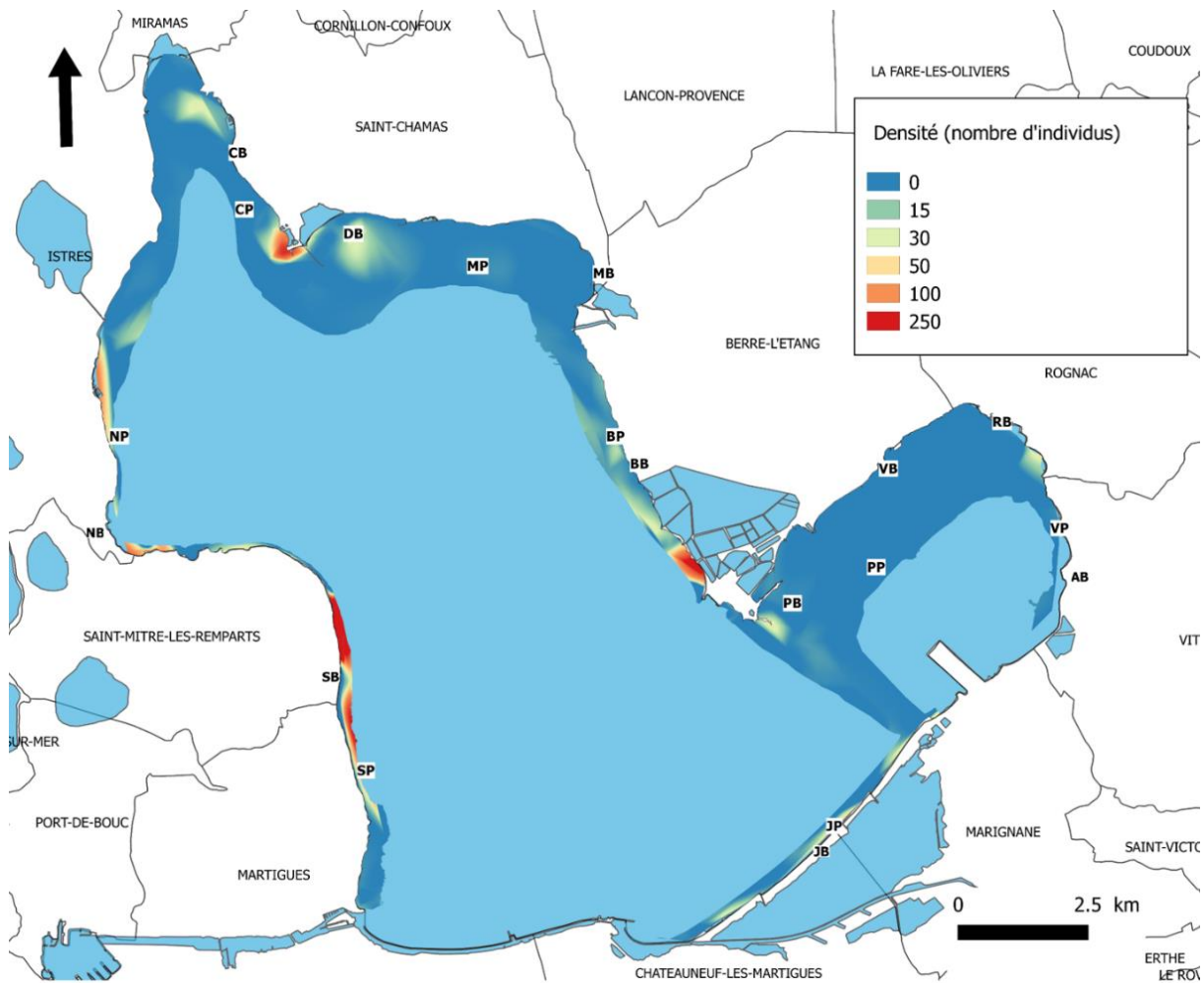


Figure 6-7. Carte des densités moyennes de palourdes japonaises (en nombre d'individus) interpolées – méthode : TIN (Interpolation triangulaire) cubique- grid = 20000 x 20000

Ces zones de fortes densités sont cependant à nuancer en fonction de la taille des palourdes. Les densités moyennes les plus importantes pour les individus immatures sexuellement sont localisées à l'Ouest dans la zone de Caderaou (Saint-Mitre les Remparts) où elles dépassent 250 ind.m⁻². Un second hotspot, de moindre importance (entre 100 et 250 ind.m⁻²) est localisé à l'Est au niveau des salins de Berre l'Étang. Dans 69,5 % des stations, il n'y avait aucune palourde immature sexuellement.

En ce qui concerne la localisation des palourdes de taille supérieure à 30 mm, les plus fortes densités (supérieure à 250 ind.m⁻²) sont observées à l'Ouest dans la zone de Caderaou (Saint-Mitre-les-Remparts) et à l'Est au niveau des salins de Berre l'Étang. Dans le reste de

l'étang, les densités sont très faibles. Dans 79 % des stations, aucune palourde de taille supérieure à 30 mm n'a été comptabilisée.

La répartition spatiale dans l'étang de Berre confirme les observations de Beninger & Boldina (2014) avec la présence de patch de fortes densités, mais sur des surfaces très limitées. Globalement, les densités dans l'étang de Berre sont assez faibles, avec 57 % des stations ayant des densités moyennes nulles.

6. 3. 9. Distribution spatiale en lien avec la profondeur

L'abondance totale sur les 38,78 km² échantillonnés en 2019 était de 552,07 millions de palourdes ($\sigma = 75,02$) de palourdes japonaises, dont 26 % au bord et 74 % en profondeur (Tableau 6-2). Dans les individus retrouvés au bord (entre 0 et 2 m), 26 % étaient des individus immatures sexuellement, 35 % mesuraient entre 20 et 30 mm et le stock représentait 39 % du peuplement global (Figure 6-4 ; Annexe 6-4). Pour les strates en profondeur (entre 2 et 5 m), il y avait 26 % d'individus immatures sexuellement, 41 % de palourdes mesurant entre 20 et 30 mm et 41 % de palourdes considérées comme du stock.

Au printemps 2019, la biomasse totale des palourdes japonaises était de 2 903,62 tonnes ($\sigma = 432,68$) dont 28 % étaient localisés au bord et 72 % en profondeur (Tableau 6-2). La biomasse du stock représentait 71 % de la biomasse du bord et 60 % de la biomasse en profondeur (Figure 6-5 ; Annexe 6-4). Les individus immatures sexuellement comptaient pour seulement 3 % de la biomasse des strates du bord et 3 % des strates en profondeur.

Dans l'étang de Berre, plus de 70 % de l'abondance et de la biomasse totale sont retrouvés dans les strates profondes (entre 2 et 5 m). En ce qui concerne la répartition des palourdes en fonction de leur taille, les individus immatures sexuellement sont observés dans les mêmes proportions au bord et en profondeur. Pour le stock, il est surtout présent au bord.

6. 3. 10. Distribution spatiale en lien avec l'environnement

Il est connu que les palourdes japonaises ont une distribution spatiale agrégée à une échelle fine (< 130 m ; Beninger & Boldina, 2014) mais le but de cette partie a été de comprendre la répartition globale des palourdes à grande échelle dans l'étang de Berre en

fonction des paramètres environnementaux. Les deux premières sections (6. 3. 10. 1 et 6. 3. 10. 2 sur les données hydrologiques et sédimentaires sont issues de l'article de M. Mahé *et al.* (2020). Les résultats de la section 6. 3. 10. 4 sont issus du rapport d'Astruch & Schohn (2019).

6. 3. 10. 1. *Les paramètres hydrologiques*

L'Observatoire du Milieu porté par le Gipreb a pour vocation de suivre les données environnementales dans l'étang de Berre, notamment les paramètres hydrologiques (température, salinité et oxygène dissous, chlorophylle *a* et matière en suspension). Ces paramètres sont relevés mensuellement depuis 1994 sur 7 stations ^[22]. La température, la salinité et l'oxygène dissous sont suivis avec une sonde multiparamètre (Hydrolab DS5) sur l'ensemble de la colonne d'eau. La chlorophylle *a* et la matière en suspension sont analysées sur des échantillons de la surface et du fond de chaque station (grâce à une bouteille Niskin).

Durant cette campagne d'évaluation de l'état du peuplement, 75 % des palourdes mesuraient moins de 32,19 mm. Selon la courbe de croissance des palourdes japonaises dans l'étang de Berre, il faudrait plus d'un an et 8 mois pour atteindre cette longueur (CHAPITRE 4). Les conditions hydrologiques dans l'étang de Berre ont donc été étudiées depuis mai 2016. D'après les données de température, de salinité, d'oxygène, de chlorophylle *a* et de matière en suspension dans l'étang de Berre, les conditions hydrologiques semblent être dans ces gammes de valeurs (CHAPITRE 2).

Dans l'étang de Berre, aucun lien n'a été trouvé entre les conditions abiotiques et la distribution géographique des palourdes. Ceci est surprenant, car selon Caill-Milly (2012), dans la baie d'Arcachon, il existe un lien étroit entre la concentration de chlorophylle *a* (c'est-à-dire la disponibilité alimentaire) et l'état du peuplement de palourdes. La température semble également jouer un rôle dans la répartition des palourdes dans le golfe d'Arcachon. Ces deux paramètres ne semblent pas suffisants pour expliquer la répartition des palourdes dans l'étang de Berre.

^[22] L'Observatoire du Milieu comporte 10 stations, échantillonnées mensuellement. Pour cette étude, 7 d'entre-elles ont été analysées. Pour plus d'informations, voir M. Mahé *et al.* (2020)

6. 3. 10. 2. *La granulométrie de l'étang de Berre*

Durant cette campagne d'évaluation de l'état du peuplement de palourdes, un échantillon de sédiment a été prélevé à chaque station (238 échantillons) et l'aspect visuel de la granulométrie a été estimé (argile, limon, sable et présence de morceaux de coquillages). Les analyses ont été effectuées sur un sous-échantillon de 50 stations. Ces stations ont été choisies au hasard proportionnellement au nombre de stations par strate et à l'aspect visuel de la granulométrie observé lors du travail de terrain. Ces 50 échantillons ont été traités en utilisant deux protocoles différents (1) la procédure de perte au feu a été utilisée pour estimer la teneur en matière organique (% MO) et la proportion de carbonates (% CaCO₃) (2) l'analyse granulométrique par diffraction laser donne la distribution de la taille des sédiments de chaque échantillon. La texture des sédiments a été analysée en utilisant l'échelle proposée par Blott & Pye (2012).

Dans l'étang de Berre, la proportion de matière organique (% MO) s'avère assez faible, entre 0,89 et 16,34 %. La proportion de CaCO₃ (% CaCO₃) varie entre 31,07 et 74,21 % ($\sigma = 10\%$). La dispersion de ces valeurs montre une grande variation en fonction de l'emplacement dans la lagune, sans montrer de tendance particulière avec l'abondance des palourdes. De plus, aucun lien n'a été trouvé entre la texture des sédiments et la densité des palourdes (Figure 6-8). Ce résultat est inattendu par rapport aux études précédentes qui ont montré une préférence des palourdes japonaises pour les environnements sableux plutôt que limoneux (Le Treut, 1986 ; Vincenzi *et al.*, 2011). Ces articles semblent mettre en évidence qu'avec des sédiments sableux, les palourdes ont un taux de croissance plus élevé, une longueur maximale de coquille plus importante et une colonisation des juvéniles plus réussie. Au contraire, dans l'étang de Berre, les densités de palourde japonaise ne semblent pas liées à la proportion d'argile ni de sable.

6. 3. 10. 3. *Les abras et les coques*

Lors de la campagne, les autres bivalves étaient également comptabilisés. En plus des palourdes japonaises, trois autres espèces de bivalves ont été retrouvées : des coques *Cerastoderma glaucum* (Bruguière, 1789), des abras *Abra segmentum* (Récluz, 1843) et des moules (Figure 6-9). Les données sur les moules seront traitées dans le paragraphe suivant

(6. 3. 10. 4). Le nombre de coques et d'abras a été comptabilisé et des indices d'effectifs à l'échelle de chaque strate et de l'étang ont été estimés selon le même protocole que pour les palourdes japonaises (Berthou *et al.* 1997 ; Annexe 6-1).

Au printemps 2019, la densité moyenne des palourdes japonaises était de $33,59 \text{ ind.m}^{-2}$ ($\sigma = 73,14$) ; celles des coques étaient de $31,22 \text{ ind.m}^{-2}$ ($\sigma = 33,90$) ; et celles des abras de $2,94 \text{ ind.m}^{-2}$ ($\sigma = 3,01$; Annexe 6-5). L'effectif total sur la zone prospectée était de 552,07 millions ($\sigma = 75,02$) de palourdes, de 1 005,91 millions ($\sigma = 79,94$) de coques et de 103,59 millions ($\sigma = 6,47$) d'abras.

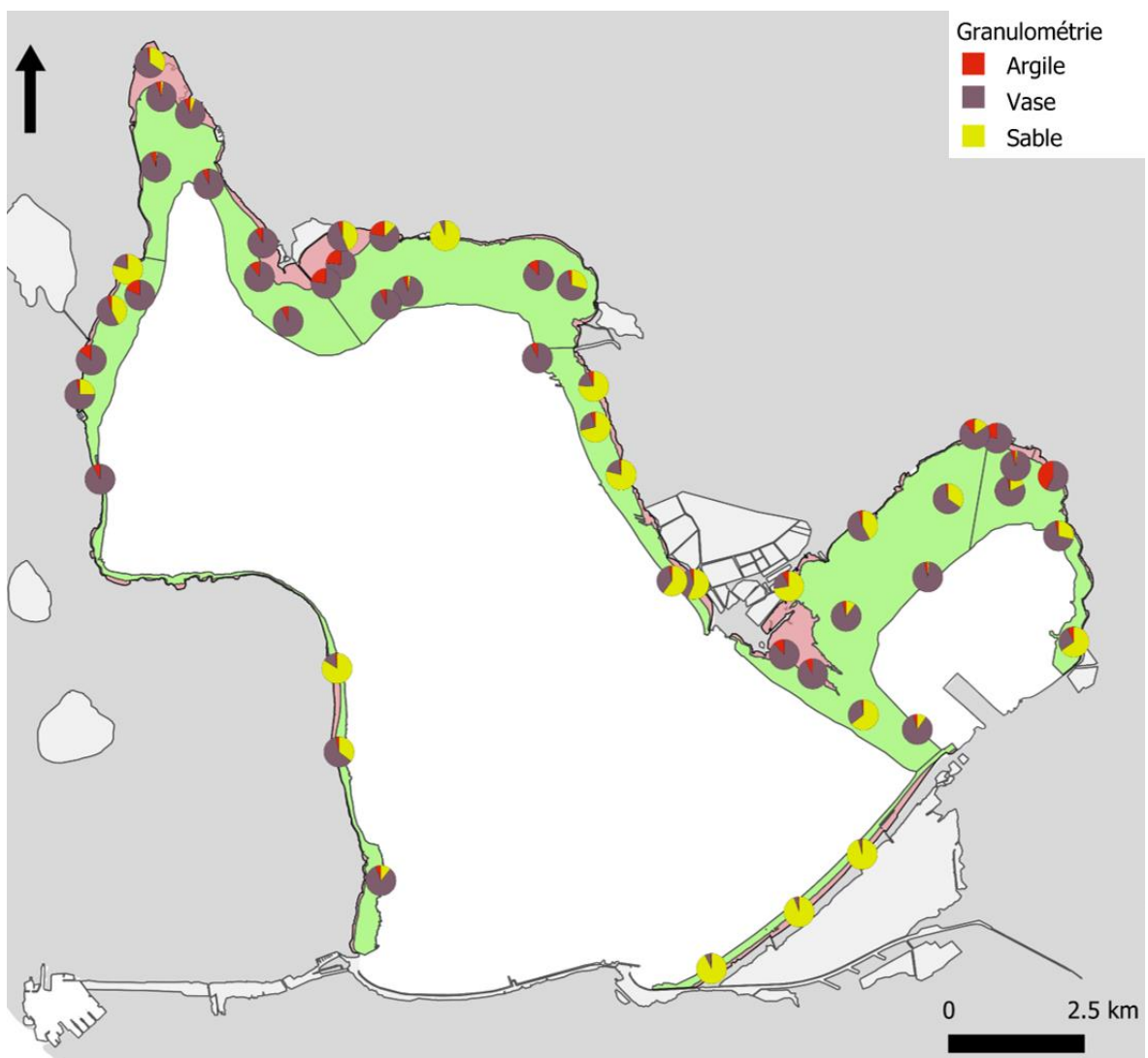


Figure 6-8. Répartition spatiale des textures (grossières) du sédiment dans l'étang de Berre selon Blott & Pye (2012)

Selon les strates, ce sont soit les palourdes, soit les coques qui dominent les peuplements (Figure 6-10 ; Annexe 6-5). Dans l'étang de Vaïne et globalement sur la côte Est de l'étang jusqu'à l'anse de Saint-Chamas, ce sont les coques qui sont prépondérantes. Sur la côte Ouest, les palourdes sont dominantes. Dans les strates du Jaï, au bord les palourdes sont majoritaires, et en profondeur ce sont les coques. Les abras sont minoritaires dans l'étang de Berre par rapport aux coques et aux palourdes.

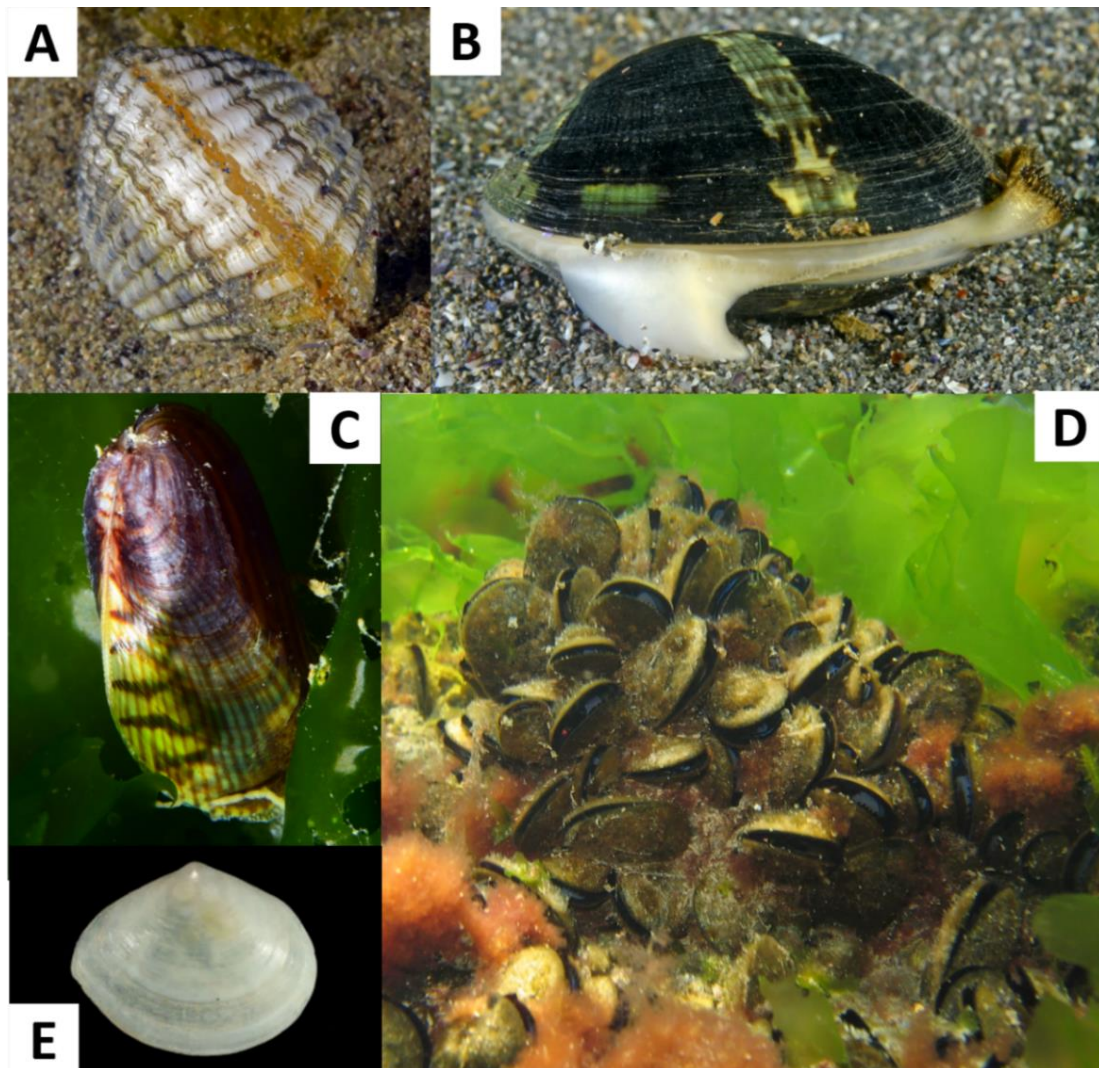


Figure 6-9. Photographie des différentes espèces de bivalves observées lors de la campagne 2019 (A) *Cerastoderma glaucum* @ Steven Weinberg (B) *Ruditapes philippinarum* @ Steven Weinberg (C) *Arcuatula senhousia* @ Sabine Boulad (D) *Mytilus galloprovincialis* @ Gipreb (E) *Abra segmentum* @ Natural History Museum Rotterdam from WoRMS image

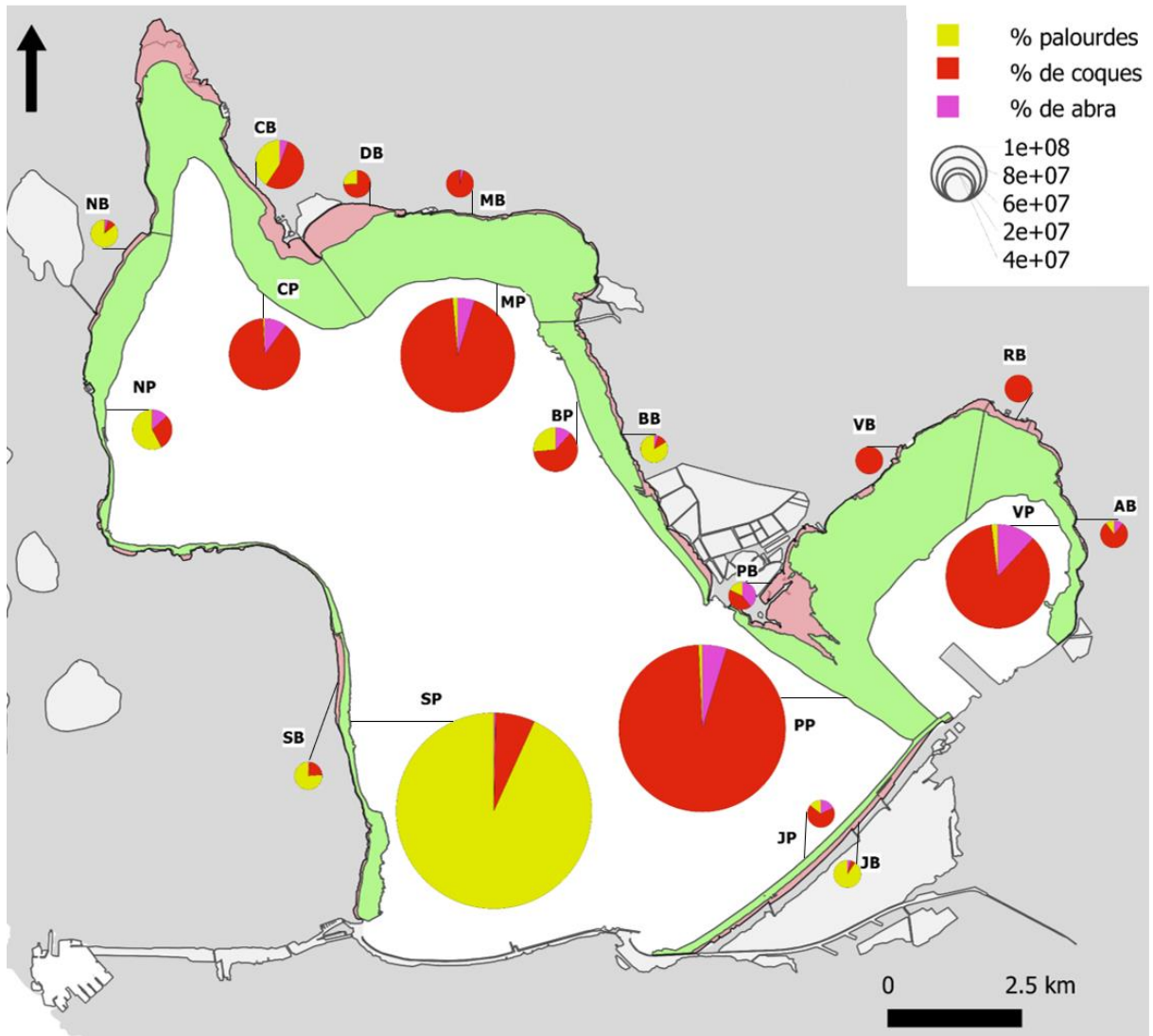


Figure 6-10. Répartition spatiale des bivalves (palourdes, coques et abras) en fonction des strates

6. 3. 10. 4. Les moules

À la vue du nombre de moulières observées lors de cette campagne d'évaluation de l'état du peuplement de palourdes, le nombre de moules n'a pas été comptabilisé. Seule la présence/absence a été notée et ces données n'ont pas été traitées pour ce rapport. Le recouvrement par les moules a été analysé par le GIS posidonie, lors de la campagne macrophyte qui se déroule chaque année dans l'étang de Berre sur 31 transects côtiers en juin (Astruch & Schohn, 2019).

Dans l'étang de Berre, il y a deux espèces de moules (Figure 6-9) : l'espèce native *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) et l'espèce invasive *Arcuatula senhousia* (anc. *Musculista*

senhousia) (Benson in Cantor, 1842) observée pour la première fois en 2006. Le recouvrement le plus important en *M. galloprovincialis* est observé au niveau du canal de Caronte (Martigues) et dans l'étang de Vaïne. Pour l'espèce invasive, le recouvrement est beaucoup moins important que pour l'espèce native, néanmoins *A. senhousia* est dominant dans l'anse de Saint-Chamas. Le long des plages du Jaï, le recouvrement des moules est faible, voire nul pour les deux espèces. En 2019, le naissain de *M. galloprovincialis* est la classe de taille dominante.

6. 3. 10. 5. *Les macrophytes*

Pour chaque station, le niveau de recouvrement des espèces ou des groupes de macrophytes était relevé selon une grille semi-quantitative de recouvrement noté de 0 à 5 : (0) 0 % de recouvrement (1) entre 0 et 4 % (2) entre 5 et 19 % (3) entre 20 et 49 % (4) entre 50 et 89 % (5) supérieur à 90 %.

Sur les 238 stations observées, 48,4 % ne présentaient pas de couverture végétale. Les ulves constituent le groupe de macrophytes le plus présent (observées sur 103 stations soit 48,3 % des stations) avec une abondance totale de 200 (sur un maximum possible de 1 190). Les autres groupes sont peu abondants. Même si l'on retrouve les gracilaires sur 42 stations, c'est souvent avec des taux de recouvrement très faibles (moins de 50 %). Les zostères, *Zostera noltei* (Hornemann, 1832), ne sont observées que sur 12 stations dans des proportions de recouvrement très faible. Les autres algues vertes ou brunes ne sont présentes que ponctuellement.

D'un point de vue de la répartition spatiale, certaines disparités sont à noter. L'étang de Vaïne présente une couverture algale plus importante que le grand étang, certainement en lien avec un fonctionnement hydrodynamique différent mais aussi la présence de longues étendues peu profondes, plus favorables au développement des macrophytes. Les ulves et les gracilaires y sont majoritaires. Ce peuplement se prolonge sur la pointe de Berre (Figure 6-11). La côte Est (Bouquet-Arc) présente des peuplements très faibles et les points profonds (entre 2 et 5 m) sont quasiment sans couvert végétal. Dans l'anse des merveilles (strate MP), les fonds sont souvent vierges même si l'on note la présence ponctuelle d'ulves. Le bassin de délimonage de la centrale hydroélectrique d'EDF présente des peuplements de zostères. L'anse de Saint-Chamas est également une zone avec un couvert végétal très restreint. Tous

les points profonds étaient vierges lors des observations. La partie Ouest, au large de la ville d'Istres, est dominée par les Calimthaniae et autres algues rouges. La zone Sud-ouest (au large de la ville de Martigues) est également peu couverte, quelques spots d'entéromorphes sont retrouvés ponctuellement. La zone du Jaï, entre les villes de Châteauneuf-les-Martigues et Marignane, est également vierge du fait de son exposition au courant et houle de vent.

Il faut noter que ces constatations font suite à la crise anoxique de 2018 (Mayot *et al.*, 2020). Cependant d'après Nérini & Manté (2021), les niveaux d'abondances en ulves et gracilaires n'ont pas été impactés. Au contraire, les zostères ont fortement régressé après cet épisode de malaïgue.

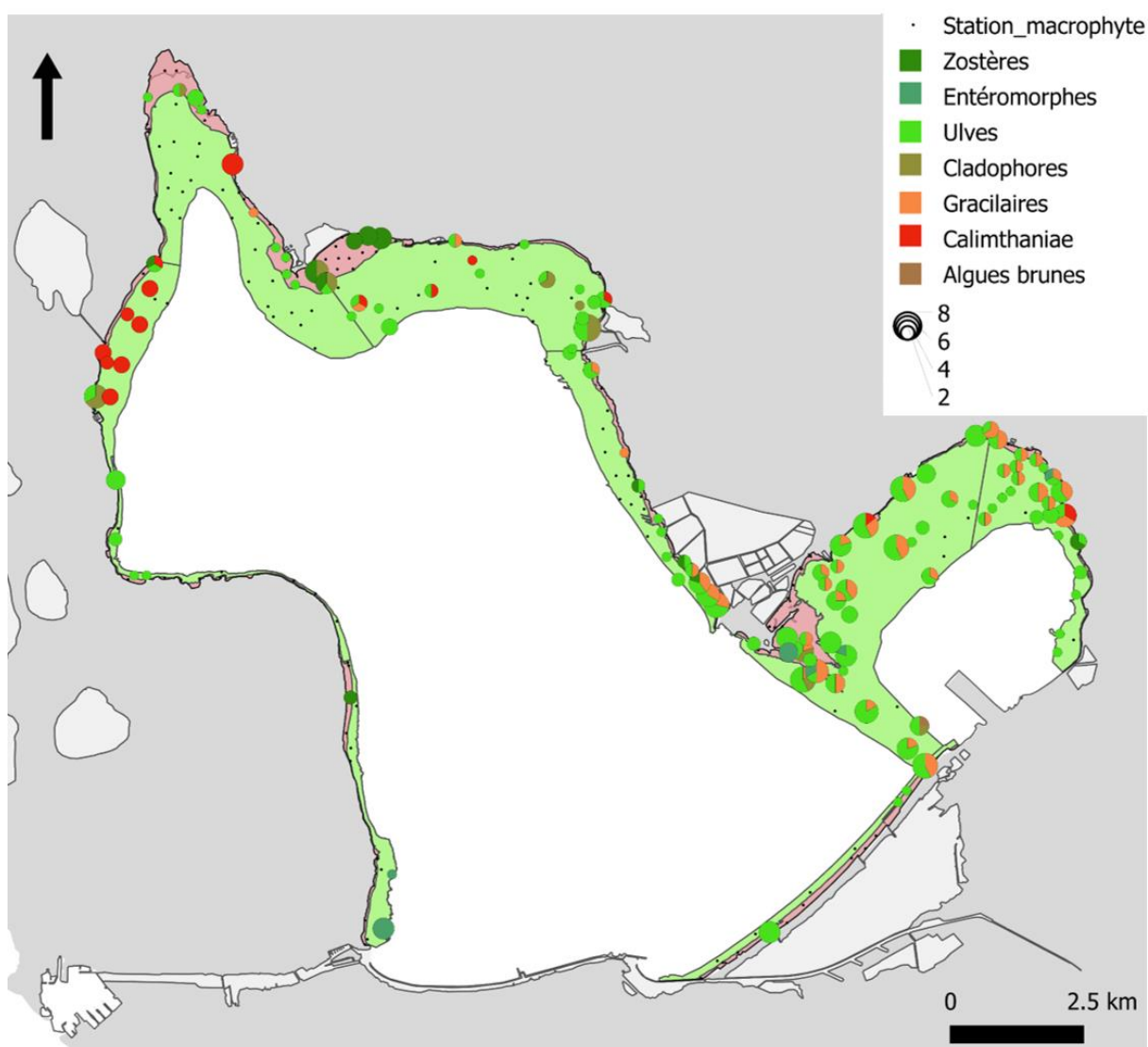


Figure 6-11. Répartition spatiale des groupes de macrophytes en fonction des strates.

6.3.10.6. Conclusion

Les paramètres hydrologiques et sédimentaires ne semblent pas permettre d'expliquer la répartition des palourdes japonaises dans l'étang de Berre (M. Mahé, Delanghe *et al.*, 2020). La compétition interspécifique avec d'autres espèces de bivalves pourrait expliquer cette distribution. Dans l'étang de Berre, de l'anse de Saint-Chamas à l'étang de Vaïne, les peuplements de bivalves sont donc dominés par les coques et les moules. Alors que sur la côte Ouest, les palourdes sont majoritaires. Dans les strates du Jaï, au bord les palourdes sont majoritaires, et en profondeur ce sont les coques.

Les palourdes comme les coques vivent enfouies sous quelques cm de sédiment, et laissent leurs siphons effleurer à la surface (Le Treut, 1986 ; Bellamy *et al.*, 2009). Ces deux espèces sont donc en compétition pour l'espace dans le sédiment. Les moules, elles, se fixent sur la surface du substrat grâce à leur byssus (Cheikh, 2017). Les palourdes ne sont pas directement en compétition avec elles, mais la présence des moules en surface peut gêner la sortie des siphons pour la reproduction ou la nutrition.

De plus, ces trois espèces sont des bivalves filtreurs. La palourde est considérée comme un dépositivore et suspensivore, la coque est un suspensivore actif, et les moules comme des filtreurs microphages (Flye Sainte Marie, 2007 ; Bellamy *et al.*, 2009 ; Cheikh, 2017). Globalement, leur régime alimentaire est très similaire. Ces trois bivalves sont donc en compétition à la fois pour l'espace et pour la nourriture.

Les peuplements de macrophytes de l'étang de Berre observés au cours de cette campagne sont assez pauvres et surtout présents dans l'étang de Vaïne et dans les zones peu profondes (moins de 2 m). Même si des différences spatiales sont observées, elle ne montre pas de lien avec la répartition des peuplements de palourdes et il ne semble pas y avoir de lien entre ces deux compartiments.

D'autres facteurs comme le régime hydrodynamique ou encore la présence de maladie dans les palourdes japonaises pourraient expliquer leur répartition dans l'étang de Berre. Mais il est important de tenir compte du fait que cette étude fait suite à une crise écologique majeure (Mayot *et al.*, 2020). La répartition des bivalves (palourdes, coques, moules et abras) en 2019 est donc la conséquence de cette crise de 2018. Comme aucun schéma de distribution

n'est clairement obtenu en fonction de la structure sédimentaire ou des paramètres hydrologiques, les zones de survie (ou de refuge) devraient probablement être liées à une force hydrodynamique très locale qui aurait pu préserver ces zones de conditions anoxiques.

6. 3. 11. Cas de la strate Sud-Ouest Profond (SP)

Dans la partie 6. 3. 5, il est abordé la particularité de la strate Sud-ouest Profond (SP). Cette strate contient 332,66 millions d'individus correspondant à une biomasse de 1 909,56 tonnes. Cela représente 60 % de l'abondance totale et 66 % de la biomasse totale de l'ensemble de la zone échantillonnée dans l'étang de Berre (Tableau 6-2). De plus, cette strate a les écarts types les plus importants pour les résultats moyens d'abondance et de biomasse, respectivement $300,33 \text{ ind.m}^{-2}$ ($\sigma = 275,86$) et $1\,724 \text{ g.m}^{-2}$ ($\sigma = 1\,674,48$; Annexe 6-3).

Le détail des résultats de cette strate permet d'expliquer la particularité de la strate Sud-ouest Profond (Tableau 6-3). Une des stations de cette strate a des densités très élevées par rapport aux autres stations, c'est la station SP2 avec des densités supérieures à $2\,000 \text{ ind.m}^{-2}$. En 2019, cette station représentait ainsi à elle seule 93 % de l'abondance totale de la strate SP et 98 % de sa biomasse totale. Pourtant, à l'échelle de la strate, la station SP2 représente seulement 0,18 % de la superficie de la strate SP.

Le phénomène observé sur la station SP2 met en évidence la répartition en patch des palourdes japonaises dans le sédiment (Beninger & Boldina, 2014). De plus, cette station est la moins profonde de la strate (2,2 m) ce qui peut également expliquer ces fortes densités par rapport aux autres stations profondes de cette strate (Tableau 6-3).

Tableau 6-3. Détails des résultats d'effectifs et de biomasse de la strate SP échantillonnées le 22 mai 2019.

Site	Profondeur (m)	Réplicat	Nombre de palourdes par quadrat (0.25 m ²)	Effectif (nombre de palourdes.m ⁻²)	Biomasse (g.m ⁻²)
SP0	2,8	1	0	0	0
SP0	2,8	2	0	0	0
SP0	2,8	3	0	0	0
SP1	3,6	1	0	0	0
SP1	3,6	2	1	4	0,97
SP1	3,6	3	0	0	0
SP10	3,8	1	14	56	47,82
SP10	3,8	2	13	52	51,71
SP10	3,8	3	8	32	30,20
SP2	2,2	1	509	2 036	13 271,24
SP2	2,2	2	555	2 220	13 795,31
SP2	2,2	3	618	2 472	13 516,88
SP3	2,6	1	22	88	9,99
SP3	2,6	2	9	36	19,91
SP3	2,6	3	53	212	632,06
SP7	2,6	1	0	0	0
SP7	2,6	2	0	0	0
SP7	2,6	3	0	0	0
SP8	3,9	1	0	0	0
SP8	3,9	2	0	0	0
SP8	3,9	3	0	0	0
SP9	2,5	1	0	0	0
SP9	2,5	2	0	0	0
SP9	2,5	3	0	0	0

6. 4. Conclusion

Pendant la campagne d'évaluation de l'état du peuplement de palourdes japonaises de 2019, la densité moyenne était de 33,59 ind.m⁻² ($\sigma = 73,14$) pour la zone échantillonnée entre 0 et 5 m soit 38,78 km² (Annexe 6-3). L'abondance totale était de 552,07 millions d'individus ($\sigma = 75,02$) représentant une biomasse de 2 903,62 tonnes ($\sigma = 432,68$; Tableau 6-2).

En comparaison, l'abondance totale en palourde japonaise en 2014 dans le golfe du Morbihan était de 61 millions d'individus pour une biomasse de 692 tonnes. La même année,

dans le bassin d'Arcachon, l'abondance totale en palourdes (japonaise, européenne et jaune) était de 2 264 millions d'individus représentant 7 138 tonnes sur les 51,86 km² échantillonnés (Sanchez *et al.*, 2014). Ces dernières années, ces deux sites comptent pour 80 % de la production française en palourde (de Montaudouin, Arzul *et al.*, 2016).

L'histogramme de fréquence de taille pour *Ruditapes philippinarum* dans l'étang de Berre montre clairement la présence de deux cohortes : une prédominante entre 28 et 34 mm et l'autre entre 6 et 12 mm (Figure 6-3). Cette seconde cohorte laisse supposer un évènement de reproduction lors de l'année précédente appuyé par la présence d'une abondance totale en individus immatures sexuellement de 141,57 millions ($\sigma = 13,74$) correspondant à 26 % du peuplement total (Annexe 6-4). D'après les résultats sur la courbe de croissance des palourdes dans l'étang de Berre (CHAPITRE 4), il faut entre 12 à 14 mois pour que ces individus passent de 6-12 mm à 30 mm. Dans la lagune de Venise, la croissance des palourdes japonaises est plus rapide, elles mettent 8 à 10 mois pour passer de 5 - 10 mm à 25 - 40 mm, grâce à la forte concentration en nourriture (Bartoli *et al.*, 2016).

En 2019, l'abondance totale du stock – c'est-à-dire des palourdes supérieures à 30 mm (maille en vigueur lorsque la pêche était autorisée dans l'étang^[21]) - était de 193,29 millions ($\sigma = 29,67$). Ce stock représentait 39 % du peuplement des strates du bord (entre 0 et 2 m) et 34 % des strates profondes (entre 2 et 5 m) en abondance. Les palourdes japonaises peuvent se reproduire à partir de 20 mm, et plus un individu est gros, plus sa reproduction est importante et efficace (Holland & Chew, 1974 ; Ivell, 1981 *in* Dang, 2009). Ces palourdes permettront de recoloniser le milieu dans les années à venir.

D'après les relevés du Gipreb en 2017 (avant l'ouverture de la pêche à pied aux professionnels), le stock exploitable par les pêcheurs (entre 0 et 2 m) était estimé à 2 200 tonnes (Gipreb, *com. interne*) alors qu'au printemps 2019, il était de 582,67 tonnes ($\sigma = 78,30$; Annexe 6-4). Cette diminution de plus de 74 % de la biomasse exploitable en deux ans peut en grande partie s'expliquer par la crise anoxique qu'a subie l'étang de Berre durant l'été et l'automne 2018 (Mayot *et al.*, 2020 ; M. Mahé, Delanghe *et al.*, 2020). Cette crise a causé la fermeture de la pêche à pied dans l'étang de Berre^[20], due à des mortalités très importantes et à une volonté de préservation du stock ayant survécu à cette crise.

Le peuplement de palourdes entre 0 et 5 m de profondeur au printemps 2019 est globalement très faible : dans la majorité des stations (plus de 57 %), une densité nulle a été observée (Figure 6-6). La distribution spatiale des palourdes japonaises dans l'étang de Berre est très contrastée et met en évidence la répartition en patch des palourdes (Beninger & Boldina, 2014). Il y a quelques zones de très fortes densités comme la zone de Caderaou, Varage/Massane, Romaniquette ou encore l'embouchure de la Touloubre (Figure 6-6). 80 % des palourdes trouvées au cours de cette étude l'ont été sur seulement 10 stations (soit 4,23 % des 236 stations).

La répartition observée des palourdes japonaises ne semble pas être en lien avec les paramètres environnementaux (hydrologiques, sédimentaires, macrophytes...). Cette répartition peut être soit le résultat de compétition interspécifique (coques et moules notamment) ou le résultat de zones refuges à la suite de la crise écologique en lien avec des conditions hydrodynamiques particulières.

Afin de suivre l'évolution du peuplement de palourdes dans l'étang de Berre, il semble important de refaire une étude de ce type assez régulièrement. Ce protocole étant assez lourd à mettre en place, quelques strates d'intérêt vont être sélectionnées pour être suivies tous les 6 mois et ainsi suivre la recolonisation des palourdes japonaises (CHAPITRE 7).

CHAPITRE 7. L'évolution du peuplement de palourdes dans l'étang de Berre

7. 1. Contexte

Au printemps 2019, le Gipreb a mené une campagne d'évaluation du peuplement de palourdes de grande envergure : 238 stations ont été suivies entre 0 et 5 m de profondeur correspondant à 38,78 km² (CHAPITRE 6). Au-delà de 5 m de profondeur, le peuplement de palourdes japonaises était considéré comme décimé, à la suite de la crise écologique de 2018. Le but était de dresser un inventaire de l'état des populations sur la bordure côtière après la crise, et également d'avoir un état zéro permettant de suivre la recolonisation. La densité moyenne en palourdes japonaises était alors de 33,59 ind.m⁻² ($\sigma = 73,14$ - CHAPITRE 6). L'abondance totale était de 552,07 millions d'individus ($\sigma = 75,02$) représentant une biomasse de 2 903,62 tonnes ($\sigma = 432,68$) sur la bordure côtière entre 0 et 5 m de profondeur.

À la suite de cette première évaluation du peuplement, il semblait important de refaire des campagnes de ce type régulièrement. Le premier protocole étant assez lourd à mettre en place, quelques strates d'intérêt ont été sélectionnées pour être suivies tous les 6 mois.

L'objectif de ce chapitre est de suivre la recolonisation des palourdes japonaises dans l'étang de Berre à partir de quelques strates d'intérêt et représentative du peuplement global.

7. 2. Matériels et méthodes

Le protocole utilisé lors de cette étude est le même que pour la campagne de l'évaluation de l'état du peuplement de palourdes du printemps 2019 (CHAPITRE 6. 2).

7. 2. 1. Choix des strates d'intérêt

Lors de la campagne précédente, 19 strates ont été échantillonnées pour un total de 21 jours de terrain (CHAPITRE 6). Pour la présente étude, plusieurs strates ont été sélectionnées

pour des critères de proximité des agglomérations urbaines et de la pression de la pêche (loisir et professionnelle) lorsque celle-ci était ouverte.

La strate Jaï Bord (JB) a été échantillonnée afin de suivre l'évolution du peuplement de palourdes et notamment l'effet de la pêche à pied. C'est sur cette strate que la pression de pêche était la plus forte, autant par les pêcheurs de loisir que les professionnels (Gipreb, *com. interne*). Située entre les villes de Marignane et de Châteauneuf-Les-Martigues, cette zone est une des plus facilement accessibles par la population et très fréquentée par les vacanciers et les pêcheurs. Cette plage a un dénivelé très faible, ce qui laisse une zone de pêche très large (environ 0,6 km²).

Par extension, la strate de Jaï Profond (JP) a également été choisie. Lors de l'ouverture de la pêche, les zones profondes (entre 2 et 5 m) étaient considérées comme des zones réserves. En effet, dans l'étang de Berre, la pêche à la palourde était seulement de la pêche à pied ^[23]. Les zones au-delà de 2 m étaient considérées comme inaccessibles pour les pêcheurs.

La strate Sud-Ouest Profond (SP) a été sélectionnée puisque lors de l'échantillonnage du printemps 2019 (CHAPITRE 6), elle représentait 60 % de l'abondance totale et 66 % de la biomasse totale de l'ensemble de la zone échantillonnée dans l'étang de Berre. Ces résultats étaient particulièrement dus à une station qui avait des densités supérieures à 2 000 ind.m⁻². Cette station représentait ainsi à elle seule 93 % de l'abondance totale de la strate SP et 98 % de sa biomasse totale.

Par proximité avec la strate SP, la strate Sud-Ouest Bord (SB) a aussi été échantillonnée. Lors de l'ouverture de la pêche, cette zone n'avait pas une pression de pêche importante en raison de sa faible accessibilité au littoral malgré sa proximité avec les villes de Saint-Mitre Les Remparts et Martigues (Gipreb, *com. interne*).

Lors de la campagne du printemps 2019, ces quatre strates représentaient 69 % de l'abondance totale, soit 380,92 millions d'individus (sur 552,07 millions) et 80 % de la biomasse, soit 2 319,91 tonnes (sur 2 903,62 tonnes ; CHAPITRE 6). Suivre ces quatre strates permet d'observer l'évolution du peuplement de palourdes en termes d'abondance et de

^[23] Arrêté n°R93-2018-01-30-001 du 30 janvier 2018

biomasse sur la quasi-totalité de l'étang avec un effort d'échantillonnage réduit : 2 jours de terrain au lieu des 21 jours de terrain pour échantillonner l'ensemble de l'étang entre 0 et 5 mètres, ce qui permet de pérenniser un suivi représentatif du peuplement de palourdes dans le cadre de l'accompagnement des pêcheurs et des services de l'État lors des COPIL pour une pêche durable.

Le taux d'échantillonnage et l'emplacement des stations de ces strates pour cette étude ont été les mêmes que lors de la campagne d'évaluation de l'état du peuplement de palourdes menée au printemps 2019 (Tableau 7-1, Figure 7-1).

7. 2. 2. Période de prélèvement

Ces quatre strates (JB, JP, SB et SP) ont été suivies régulièrement afin d'avoir une idée de l'évolution du peuplement de palourdes japonaises dans l'étang de Berre. Le premier échantillonnage est celui de la campagne du printemps 2019 (CHAPITRE 6), il date de mai 2019 (date précise des prélèvements dans le Tableau 7-2). Le deuxième échantillonnage a été fait en décembre 2019, 6 mois après le premier prélèvement.

Les pêcheurs professionnels ont souhaité, à la vue de l'augmentation de l'abondance entre mai 2019 et décembre 2019, la réouverture de la pêche à pied. Les nouvelles modalités de pêche stipulent une réouverture entre le 15 mars et le 31 mai, ainsi qu'entre le 15 octobre et le 31 décembre ^[24]. Ainsi, un échantillonnage début mars était prévu pour avoir une idée du peuplement de palourdes avant la réouverture de la pêche ; mais le contexte (épidémie de covid-19 et confinement) n'a pas permis de le réaliser. Un troisième échantillonnage a été réalisé après la première période de pêche, en juin 2020. Début septembre 2020, un quatrième échantillonnage a été effectué pour estimer l'évolution du peuplement après la période estivale, où la pêche professionnelle et de loisir étaient interdites, et avant la deuxième période de pêche, qui a débuté le 15 octobre 2020.

^[24] Arrêté n° R93-2020-04-06-001 du 6 avril 2020

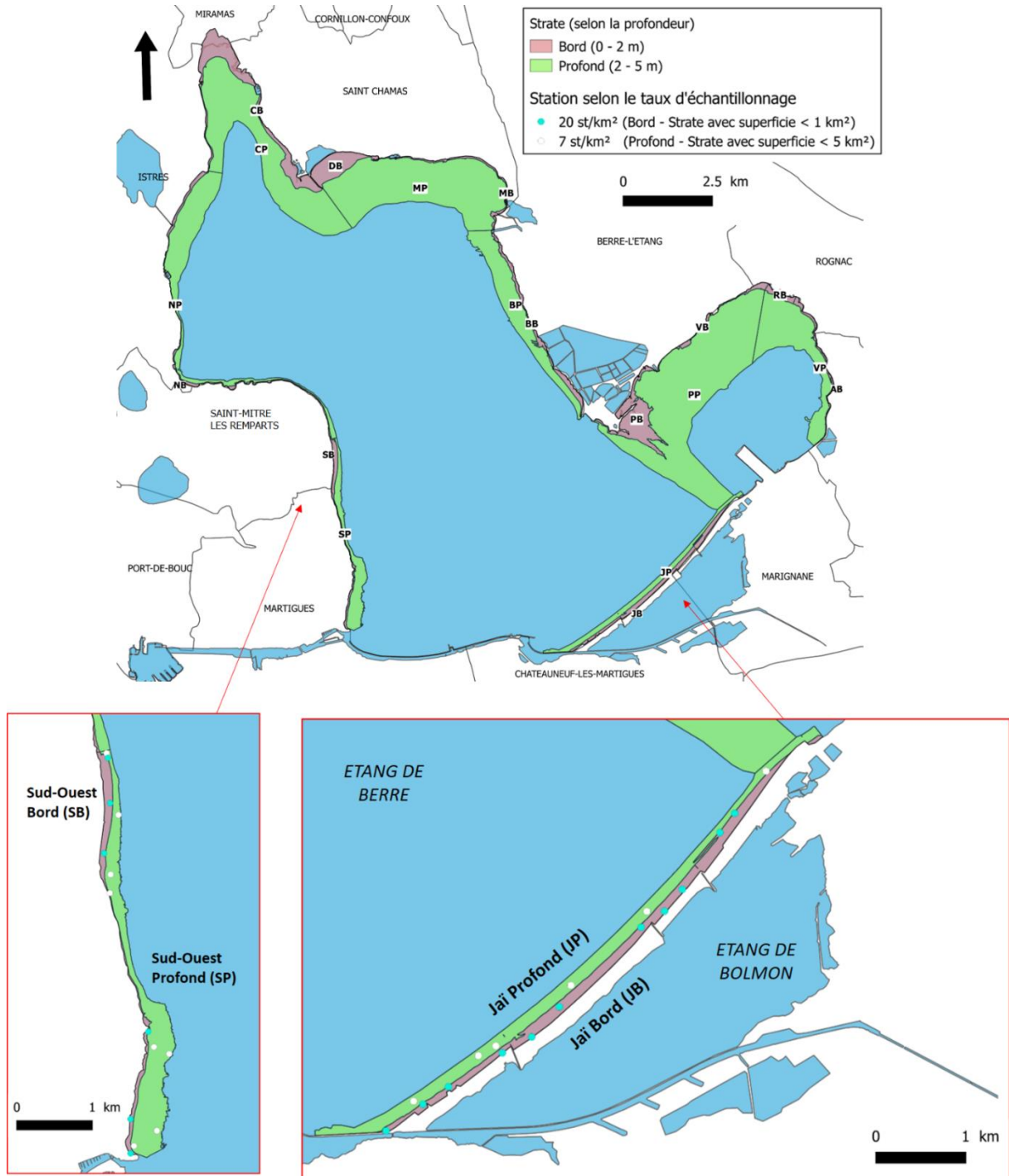


Figure 7-1. Carte présentant les strates pour la campagne 2019, et les strates d'intérêt suivis tous les 6 mois

Tableau 7-1. Identification des strates, leur superficie et le nombre de stations en fonction du taux d'échantillonnage choisi.

	Nom	ID	Profondeur (m)	Surface (km ²)	Nombre de station	Taux d'échantillonnage (station/km ²)
Bord – Superficie < 1 km ²	Sud-ouest Bord	SB	0-2	0,283	6	20
	Jaï Bord	JB	0-2	0,569	11	20
Profond - Superficie < 5 km ²	Jaï Profond	JP	2-5	0,875	6	7
	Sud-ouest Profond	SP	2-5	1,108	8	7

Tableau 7-2. Date précise des journées de prélèvement en fonction des périodes d'échantillonnage et des strates.

Strate	Mai 2019	Décembre 2019	Juin 2020*	Septembre 2020
Jaï Bord (JB)	24/05/2019	03/12/2019	23/06/2020	14/09/2020
Jaï Profond (JP)	24/05/2019	03/12/2019	23/06/2020	14/09/2020
Sud-ouest Bord (SB)	22/05/2019	06/12/2019	02/06/2020	15/09/2020
Sud-ouest Profond (SP)	22/05/2019	06/12/2019	02/06/2020	15/09/2020

* Juin 2020 : décalage de date entre JB/JP et SB/SP dû à une période de vent importante

7. 3. Résultats

7. 3. 1. Remarques générales

Pour avoir une idée de l'état du peuplement dans l'étang de Berre, les mêmes catégories que le chapitre précédant ont été utilisées : d'abord le peuplement global, et ensuite un sous-échantillonnage du peuplement global en fonction de la taille des palourdes : les individus immatures sexuellement, les individus mesurant entre 20 et 30 mm et le stock (CHAPITRE 6).

7. 3. 2. Histogramme des fréquences de taille

L'évolution de l'histogramme des fréquences de taille semble montrer deux tendances en fonction des strates, d'un côté les strates Jaï Bord (JB - Figure 7-2) et Profond (JP - Figure 7-3)

qui montrent une évolution des cohortes et de l'autre, les strates Sud-Ouest Bord (SB – Figure 7-4) et Profond (SP - Figure 7-5) où la structure en taille semble stationnaire.

Un test de comparaison des répartitions a été utilisé (Kolmogorov-Smirnov) afin de confirmer ces observations sur les histogrammes de taille. Dans un premier temps, un test bilatéral a été appliqué (H_0 : les répartitions entre les deux échantillons viennent de la même fonction). Dans un deuxième temps, le même test en unilatéral a été utilisé afin d'affiner ce résultat (H_0 : la fonction de répartition de la période 1 est inférieure à celle de la période 2). Pour les strates JB et JP, les mêmes résultats sont observés avec les tests de Kolmogorov-Smirnov. Les palourdes sont plus petites en décembre 2019 par rapport au mois de mai de la même année (JB : $D = 0,87$, $p\text{-value} = 7.10^{-87}$; JP : $D = 0,80$, $p\text{-value} = 6.10^{-7}$). Ensuite, une augmentation de taille de classe majoritaire est observée entre décembre 2019 et juin 2020 (JB : $D = 1.10^{-3}$, $p\text{-value} = 1$; JP : $D = 0,01$, $p\text{-value} = 0,92$), puis entre juin 2020 et septembre 2020 (JB : $D = 0,05$, $p\text{-value} = 0,02$; JP : $D = 0$, $p\text{-value} = 1$).

Pour les strates Jaï Bord (JB) et Profond (JP), en mai 2019, la cohorte principale se situait entre 36 et 40 mm pour JB (Figure 7-2) et 38 et 42 mm pour JP (Figure 7-3). En décembre 2019, les individus majoritaires étaient plutôt de petites tailles, entre 10 et 20 mm de longueur. Pour la strate JB, la cohorte principale mesurait entre 20 et 24 mm en juin 2020, puis entre 22 et 26 mm en septembre 2020. La cohorte principale de la strate JP suit le même schéma, avec une majorité de palourdes mesurant entre 22 et 26 mm en juin 2020 et entre 24 et 30 mm en septembre 2020. Les tests de Kolmogorov-Smirnov, comme les histogrammes montrent bien l'évolution en taille de la population en fonction des saisons.

En ce qui concerne les strates Sud-Ouest Bord (SB - Figure 7-4), les tests de Kolmogorov-Smirnov ne montrent aucune différence significative dans la répartition en classe de taille entre les périodes de prélèvements ($p\text{-value} > 0,05$). Ces résultats confirment l'état stationnaire de la structure en taille observé sur l'histogramme (Figure 7-4).

Pour la strate Sud-Ouest Profond (SP - Figure 7-5), l'histogramme de taille semble montrer une structure en taille stationnaire. Pourtant les tests de Kolmogorov-Smirnov montrent une évolution en fonction des saisons de prélèvements. La distribution en classe de taille des palourdes en mai 2019 est inférieure ou égale à la distribution des palourdes de décembre 2019 ($D = 0,01$, $p\text{-value} = 0,88$). Entre décembre 2019 et juin 2020, les palourdes semblent

avoir grandi en longueur entre les deux dates de prélèvement ($D = 0,21$, $p\text{-value} = 1.10^{-6}$). Finalement, la distribution des palourdes en juin 2020 semblent être inférieure ou égale à la distribution des palourdes en septembre 2020 ($D = 0$, $p\text{-value} = 1$).

En mai 2019, deux cohortes semblent présentes dans la strate SP : une principale mesurant autour de 28 - 30 mm, et une secondaire de petite taille, entre 4 et 8 mm. En décembre 2019, cette cohorte secondaire n'est plus observée et une seule classe de taille majoritaire entre 30 et 32 mm semble présente. En juin et septembre 2020, aucune cohorte se détache sur l'histogramme de tailles – ceci est sûrement dû à la différence d'abondance entre 2019 et 2020.

7.3.3. Densité et biomasse moyennes

Au printemps 2019, lors de la campagne d'évaluation de l'état du peuplement, la densité moyenne était de $33,59 \text{ ind.m}^{-2}$ ($\sigma = 73,14$) pour l'ensemble de la zone prospectée, soit $38,78 \text{ km}^2$ (CHAPITRE 6). Les deux strates avec les densités moyennes les plus importantes étaient les strates Sud-ouest Profond (SP) et Sud-Ouest Bord (SB), avec respectivement $300,33 \text{ ind.m}^{-2}$ ($\sigma = 275,86$) et $136,67 \text{ ind.m}^{-2}$ ($\sigma = 117,85$; Tableau 7-3). Entre mai 2019 et décembre 2019, une forte diminution de la densité moyenne est observée pour ces deux strates, et cette tendance se poursuit progressivement au fil des prélèvements. En septembre 2020, la densité moyenne à SB était de $26,00 \text{ ind.m}^{-2}$ ($\sigma = 8,74$) et à SP de $19,83 \text{ ind.m}^{-2}$ ($\sigma = 17,09$).

Pour la strate Jaï Bord (JB), une augmentation progressive de la densité moyenne est constatée entre le premier et le dernier prélèvement. Elle passe de $13,82 \text{ ind.m}^{-2}$ ($\sigma = 4,93$) entre mai 2019 à $226,55 \text{ ind.m}^{-2}$ ($\sigma = 77,61$) en septembre 2020 (Tableau 7-3). Une forte augmentation est notée pour la strate Jaï Profond (JP) entre mai et décembre 2019, puis une diminution progressive est observée de décembre 2019 à septembre 2020. Finalement, la densité moyenne passe de $2,00 \text{ ind.m}^{-2}$ ($\sigma = 0,75$) en mai 2019 à $196,44 \text{ ind.m}^{-2}$ ($\sigma = 78,40$) en septembre 2020 (Tableau 7-3).

La biomasse moyenne lors de la campagne du printemps 2019 était de $199,54 \text{ g.m}^{-2}$ ($\sigma = 441,68$; CHAPITRE 6). De même que pour la densité, les strates SP et SB affichaient les densités moyennes les plus élevées : $1\,724,00 \text{ g.m}^{-2}$ ($\sigma = 1\,674,48$) et $984,38 \text{ g.m}^{-2}$ ($\sigma = 844,32$;

Tableau 7-4). Pour ces strates, le même schéma que pour la densité est observé, soit une diminution progressive de la biomasse moyenne jusqu'à atteindre 150,60 g.m⁻² ($\sigma = 143,71$) à SP et 170,14 g.m⁻² ($\sigma = 66,40$) à SB. Les strates JB et JP montrent une structure inverse, avec une augmentation progressive de la biomasse moyenne dans ces deux strates. À JB, elle passe de 193,20 g.m⁻² ($\sigma = 68,24$) en mai 2019 à 864,32 g.m⁻² ($\sigma = 270,70$) en septembre 2020 et à JP, elle passe de 25,11 g.m⁻² ($\sigma = 15,57$) à 958,20 g.m⁻² ($\sigma = 426,69$; Tableau 7-4).

Tableau 7-3. Densité moyenne (nombre de palourdes/m²) par strate (moyenne \pm écart-type). Les flèches noires représentent l'évolution du peuplement entre chaque pas de temps (\nearrow : augmentation et \searrow : diminution). Les flèches rouges décrivent l'évolution entre le premier suivi (mai 2019) et le dernier (septembre 2020).

Strate	Mai 2019	Décembre 2019	Juin 2020	Septembre 2020	Synthèse
Jaï Bord (JB)	13,82 \pm 4,93	116,36 \pm 30,72	164,97 \pm 56,39	226,55 \pm 77,61	$\nearrow \nearrow \nearrow$ - \nearrow
Jaï Profond (JP)	2,00 \pm 0,75	235,11 \pm 63,21	206,86 \pm 70,54	196,44 \pm 78,40	$\nearrow \searrow \searrow$ - \nearrow
Sud-ouest Bord (SB)	136,67 \pm 117,85	66,00 \pm 58,00	62,22 \pm 32,14	26,00 \pm 8,74	$\searrow \searrow \searrow$ - \searrow
Sud-ouest Profond (SP)	300,33 \pm 275,86	178,50 \pm 173,29	29,83 \pm 18,56	19,83 \pm 17,09	$\searrow \searrow \searrow$ - \searrow

Tableau 7-4. Biomasse moyenne (g/m²) par strate (moyenne \pm écart-type). Les flèches noires représentent l'évolution du peuplement entre chaque pas de temps (\nearrow : augmentation et \searrow : diminution). Les flèches rouges décrivent l'évolution entre le premier suivi (mai 2019) et le dernier (septembre 2020).

Strate	Mai 2019	Décembre 2019	Juin 2020	Septembre 2020	Synthèse
Jaï Bord (JB)	193,20 \pm 68,24	243,80 \pm 100,61	603,77 \pm 190,13	864,32 \pm 270,70	$\nearrow \nearrow \nearrow$ - \nearrow
Jaï Profond (JP)	25,11 \pm 15,57	283,37 \pm 81,11	691,27 \pm 237,48	958,20 \pm 426,69	$\nearrow \nearrow \nearrow$ - \nearrow
Sud-ouest Bord (SB)	984,38 \pm 844,32	465,87 \pm 419,42	428,45 \pm 241,93	170,14 \pm 66,40	$\searrow \searrow \searrow$ - \searrow
Sud-ouest Profond (SP)	1 724,00 \pm 1 674,48	1 265,09 \pm 1 243,92	161,09 \pm 125,03	150,60 \pm 143,71	$\searrow \searrow \searrow$ - \searrow

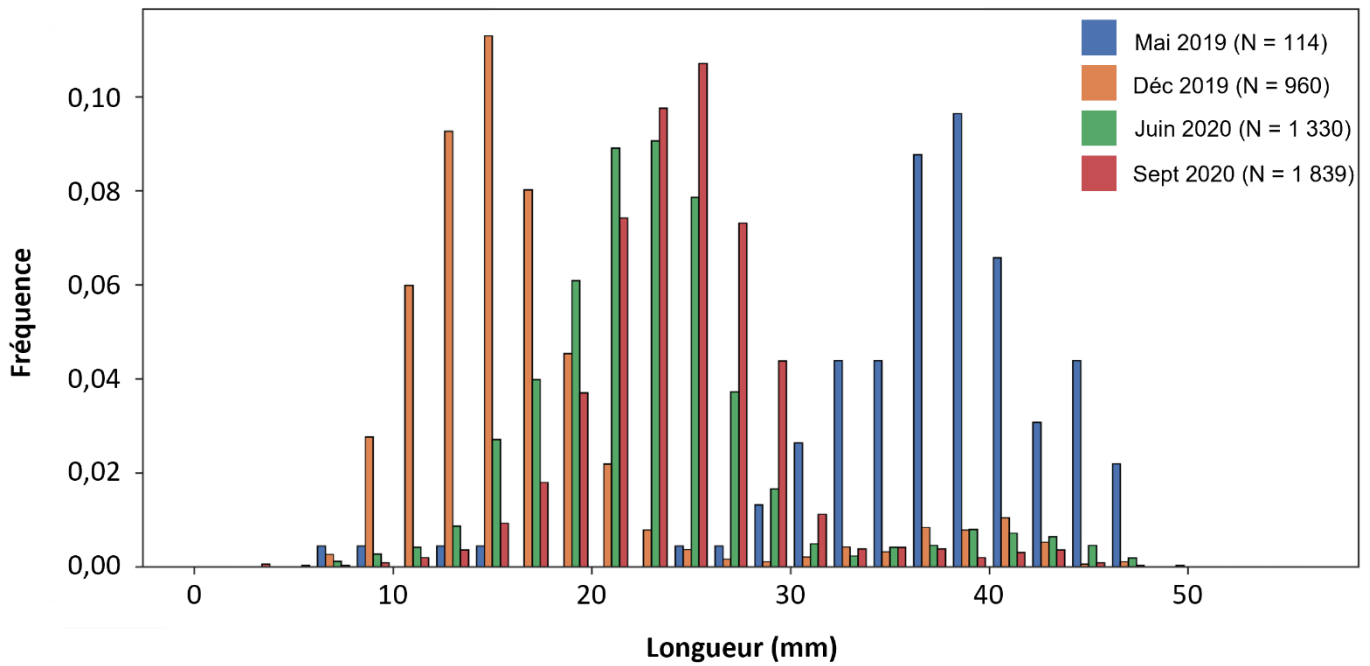


Figure 7-2. Histogramme de taille de la palourde japonaise dans l'étang de Berre pour la strate Jai Bord (JB) à quatre périodes différentes : mai 2019, décembre 2019, juin 2020 et septembre 2020.

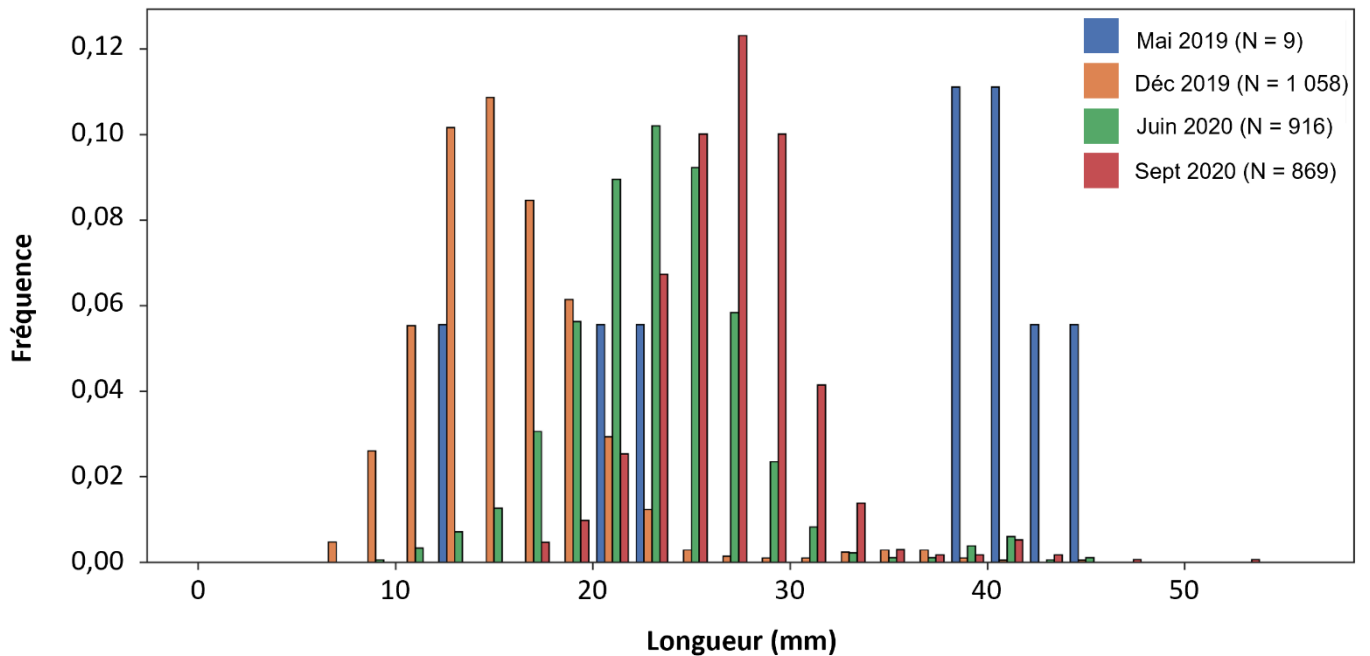


Figure 7-3. Histogramme de taille de la palourde japonaise dans l'étang de Berre pour la strate Jai Profond (JP) à quatre périodes différentes : mai 2019, décembre 2019, juin 2020 et septembre 2020.

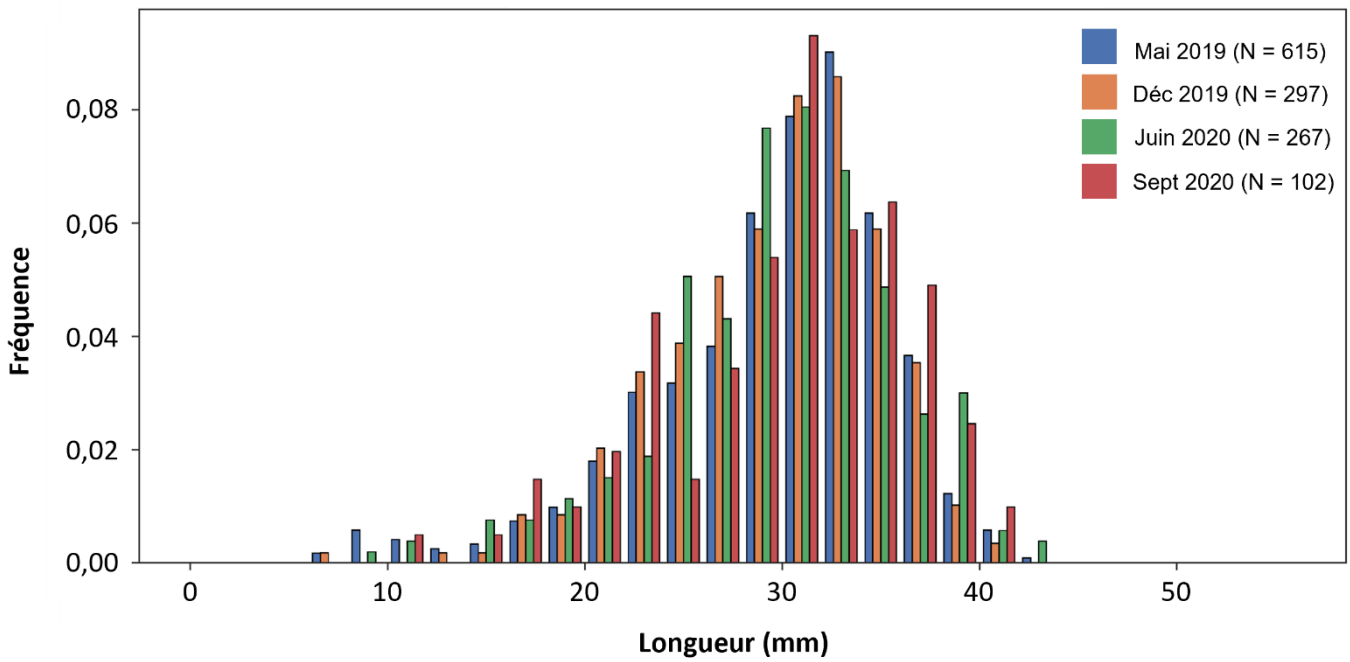


Figure 7-4. Histogramme de taille de la palourde japonaise dans l'étang de Berre pour la strate Sud-Ouest Bord (SB) à quatre périodes différentes : mai 2019, décembre 2019, juin 2020 et septembre 2020.

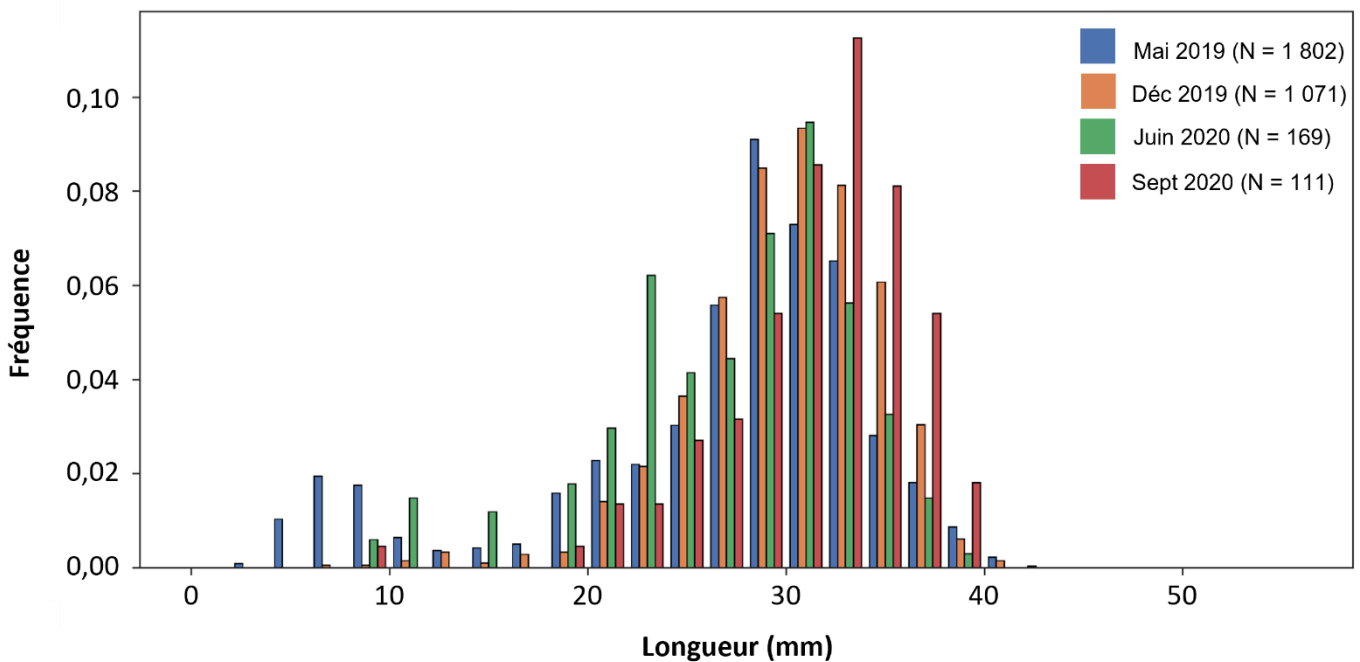


Figure 7-5. Histogramme de taille de la palourde japonaise dans l'étang de Berre pour la strate Sud-Ouest Profond (SP) à quatre périodes différentes : mai 2019, décembre 2019, juin 2020 et septembre 2020.

7. 3. 4. Abondance et biomasse totale

Le détail des résultats sur l'abondance et la biomasse totale par strate et par période d'échantillonnage sont dans le Tableau 7-5.

Lors de la campagne d'évaluation de l'état du peuplement du printemps 2019 (CHAPITRE 6), l'essentiel de l'abondance et de la biomasse totale, soit 332,66 millions d'individus ($\sigma = 305,56$) et 1 909,56 tonnes ($\sigma = 1854,71$ - respectivement 60 et 66 %) étaient localisés dans la strate Sud-Ouest Profond (SP). Ces chiffres ont fortement diminué au fur et à mesure des prélèvements jusqu'à atteindre 20,49 millions d'individus ($\sigma = 18,48$) et 166,81 tonnes ($\sigma = 159,18$) en septembre 2020.

Pour la strate Sud-Ouest Bord (SB), une diminution est également notée. L'abondance passe de 38,65 millions d'individus ($\sigma = 33,32$) en mai 2019 à 6,41 millions d'individus ($\sigma = 2,39$) en septembre 2020. La biomasse, alors de 278,35 tonnes ($\sigma = 238,75$) en mai 2019, atteint les 48,11 tonnes ($\sigma = 18,78$) en septembre 2020.

Le phénomène inverse se produit dans les strates du Jaï. Dans la strate Jaï Bord (JB), une augmentation progressive de l'abondance totale est observée : elle passe de 7,87 millions d'individus ($\sigma = 2,81$) en mai 2019 à 126,94 millions d'individus ($\sigma = 44,14$) en septembre 2020. La biomasse augmente également, passant de 110,02 tonnes ($\sigma = 38,86$) en mai 2019 à 492,21 tonnes ($\sigma = 154,16$) en septembre 2020.

Pour la strate Jaï Profond (JP), c'est également une augmentation progressive de l'abondance et de la biomasse totale qui est constatée. En mai 2019, l'abondance totale était de 1,75 millions d'individus ($\sigma = 0,66$) ; et en septembre 2020, elle atteignait 168,98 millions d'individus ($\sigma = 68,31$). Quant à la biomasse totale, en mai 2019 elle était de 21,97 tonnes ($\sigma = 13,63$) et de 838,48 tonnes ($\sigma = 373,37$) en septembre 2020.

Globalement, sur l'ensemble de ces quatre strates, lors de la campagne du printemps 2019, elles représentaient 69 % de l'abondance totale, soit 380,92 millions d'individus (sur 552,07 millions) et 80 % de la biomasse, soit 2 319,91 tonnes (sur 2 903,62 tonnes ; CHAPITRE 6). En septembre 2020, l'abondance de ces quatre strates atteignait 323 millions d'individus, soit une diminution de 15 % par rapport aux résultats de mai 2019. Pour la

biomasse, une diminution est également observée en septembre 2020 : elle était de 1 546 tonnes en septembre 2020, soit 33 % de diminution.

Tableau 7-5. Effectif (millions d'individus) et biomasse (tonnes) totaux par strate (σ = écart-type). Les flèches noires représentent l'évolution du peuplement entre chaque pas de temps (\nearrow : augmentation et \searrow : diminution). Les flèches rouges décrivent l'évolution entre le premier suivi (mai 2019) et le dernier (septembre 2020).

Strate	Date	Effectif (millions d'individus)		Biomasse (tonnes)	
		Totale	σ	Totale	σ
Jaï Bord (JB)	Mai 2019	7,87	2,81	110,02	38,86
	Décembre 2019	66,27	17,50	138,84	57,30
	Juin 2020	100,64	33,60	387,88	124,41
	Septembre 2020	126,94	44,14	492,21	154,16
	Synthèse	$\nearrow \nearrow \nearrow - \nearrow$		$\nearrow \nearrow \nearrow - \nearrow$	
Jaï Profond (JP)	Mai 2019	1,75	0,66	21,97	13,63
	Décembre 2019	205,73	55,31	247,96	70,98
	Juin 2020	153,23	52,22	480,84	172,48
	Septembre 2020	168,98	68,31	838,48	373,37
	Synthèse	$\nearrow \searrow \searrow - \nearrow$		$\nearrow \nearrow \nearrow - \nearrow$	
Sud-ouest Bord (SB)	Mai 2019	38,65	33,32	278,35	238,75
	Décembre 2019	18,60	16,10	131,70	116,26
	Juin 2020	16,78	8,98	121,15	68,41
	Septembre 2020	6,41	2,39	48,11	18,78
	Synthèse	$\searrow \searrow \searrow - \searrow$		$\searrow \searrow \searrow - \searrow$	
Sud-ouest Profond (SP)	Mai 2019	332,66	305,56	1909,56	1854,71
	Décembre 2019	197,90	191,91	1401,36	1377,80
	Juin 2020	31,20	19,99	178,43	138,49
	Septembre 2020	20,49	18,48	166,81	159,18
	Synthèse	$\searrow \searrow \searrow - \searrow$		$\searrow \searrow \searrow - \searrow$	

7. 3. 5. Évolution du peuplement en fonction de la classe de taille

L'abondance totale de chaque strate est disponible dans la Figure 7-6 en fonction de chaque classe de taille. Le détail des résultats est disponible en Annexe 7-1.

Dans la strate Jaï Bord (JB), entre mai 2019 et septembre 2020, une augmentation de 1 613 % de l'abondance totale est observée. Elle s'accompagne d'une évolution des classes de

taille au sein de cette strate : en mai 2019, les palourdes constituant le stock étaient majoritaires (92 % de l'abondance totale), alors qu'en décembre 2019, les individus immatures sexuellement représentaient 84 % de l'abondance totale de cette strate (Figure 7-6). En juin 2020 puis en septembre 2020, ce sont les individus de la classe de taille 20 - 30 mm qui deviennent prépondérants avec respectivement 63 % puis 79 % de l'abondance totale. Cette évolution est également visible sur l'histogramme de taille (Figure 7-2).

Les mêmes tendances sont constatées dans la strate Jaï Profond (JP) : une abondance totale de 1,75 million d'individus en mai 2019 dont du stock à 67 %, puis en décembre 2019 une explosion des individus immatures sexuellement (182,01 millions d'individus représentant 88 % de l'abondance totale). En juin et en septembre 2020, une recrudescence des individus de la classe de taille 20 - 30 mm est observée. Ils représentaient 74 % puis 83 % de l'abondance totale de la strate JP. L'évolution en classe de taille de la strate JP est donc la même que pour la strate JB. Cette succession de cohortes est également visible sur l'histogramme de taille de cette strate (Figure 7-3).

Un évènement de reproduction entre mai 2019 et décembre 2019 pourrait expliquer cette dominance d'individus immatures sexuellement en décembre 2019 dans les strates JB et JP. Ces palourdes ont ensuite grandi pour atteindre une taille entre 20 et 30 mm en juin 2020 et en septembre 2020.

Pour les strates Sud-Ouest Bord et Profond, c'est un autre pattern qui est observable. Dans ces deux strates, une diminution de l'abondance totale est notée. Dans la strate Sud-Ouest Bord (SB), en mai 2019 ce sont les palourdes constituant le stock qui sont majoritaires à 57 % (Figure 7-6). Ce stock est également prépondérant lors des autres échantillonnages en décembre 2019 (55 % de l'abondance totale), en juin 2020 (53 %) et en septembre 2020 (60 %). Néanmoins, comme l'abondance totale de cette strate a fortement diminué entre mai 2019 et septembre 2020 (Tableau 7-5), c'est également le cas pour la fraction exploitable qui passe de 22,12 millions d'individus en mai 2019 à 3,83 millions d'individus en septembre 2020.

Quant à la strate Sud-Ouest Profond (SP), la classe de tailles majoritaires oscille entre les individus de tailles 20 - 30 mm et ceux du stock. En mai 2019, c'est la fraction 20 - 30 mm qui

est prépondérante, correspondant à 44 % de l'abondance totale, alors que le stock représentait 39 % de l'abondance totale (Figure 7-6). En décembre 2019, le stock comptait pour 55 % de l'abondance totale et la fraction 20 - 30 mm pour 43 %. En juin 2020, c'est à nouveau la fraction 20 - 30 mm qui domine et représente 50 % de l'abondance totale. Et en septembre 2020, les palourdes constituant le stock étaient majoritaires, avec 14,40 millions d'individus, soit 70 % de l'abondance totale de la strate SP.

Pour la strate Sud-Ouest Bord (SB), une diminution de 83 % de l'abondance totale et de la biomasse totale est observée entre mai 2019 et septembre 2020. Pour la strate Sud-Ouest Profond (SP), cette réduction est encore plus importante : - 94 % de l'abondance totale et - 91 % de la biomasse totale en septembre 2020 par rapport à mai 2019. L'hypothèse principale, pour expliquer ces fortes diminutions en 16 mois, est un épisode de pêche illégale dans cette zone. Une pratique de pêche illégale importante pourrait également expliquer la faible présence en juvéniles dans cette zone. Avec cette hypothèse, les individus reproducteurs, soit les palourdes de tailles supérieures à 20 mm (Holland & Chew, 1974), ont été prélevés massivement ce qui a fortement limité leur reproduction en 2019 et en 2020. Cette hypothèse est soutenue par la transformation du fond (le substrat a été fortement remanié entre décembre 2019 et juin 2020) et l'absence de coquilles de palourdes mortes qui auraient été retrouvées en cas d'un autre facteur de mortalité (comme une nouvelle crise anoxique ou une maladie).

Pour la biomasse de chaque strate en fonction des classes de taille, les patterns observés sont les mêmes que pour l'abondance. Le détail des résultats est disponible en Annexe 7-1 et les histogrammes sont présentés en Figure 7-7.

7. 3. 6. Estimation du peuplement à l'échelle de l'étang

Les campagnes d'évaluation de l'état du peuplement intermédiaire (décembre 2019, juin 2020 et septembre 2020) présentées dans ce rapport ont permis d'avoir une idée de l'évolution du peuplement dans les strates Jaï Bord (JB), Jaï Profond (JP), Sud-Ouest Bord (SB) et Sud-Ouest Profond (SP). En septembre 2020, ces quatre strates avaient une abondance totale de 322,83 millions d'individus et une biomasse totale de 1 545,61 tonnes.

Ainsi, il est possible d'estimer l'évolution du stock en abondance et en biomasse, sur l'ensemble de l'étang à partir de ces quatre strates. L'hypothèse prise est que le stock à l'échelle de l'étang a suivi les mêmes évolutions que les strates JB, JP, SB et SP. Bien sûr, les chiffres présentés ci-dessous sont une estimation mais ils permettent d'avoir une idée de l'état du peuplement de palourdes de l'étang à partir de ces quatre strates.

À l'échelle de l'étang entre 0 et 5 m de profondeur (soit 38,78 km²), l'estimation de l'abondance totale de décembre 2019 était de 902,36 millions d'individus et de 472,65 millions d'individus pour juin 2020 (Figure 7-8). Pour septembre 2020, l'abondance est estimée à 451,66 millions d'individus, avec un stock exploitable de 60,27 millions d'individus et un peuplement en individus immatures sexuellement de 57,85 millions d'individus. La biomasse est estimée à 2 681,40 tonnes en décembre 2019, puis à 1 600,30 tonnes en juin 2020 et à 1 991,51 tonnes en septembre 2020 (Figure 7-8).

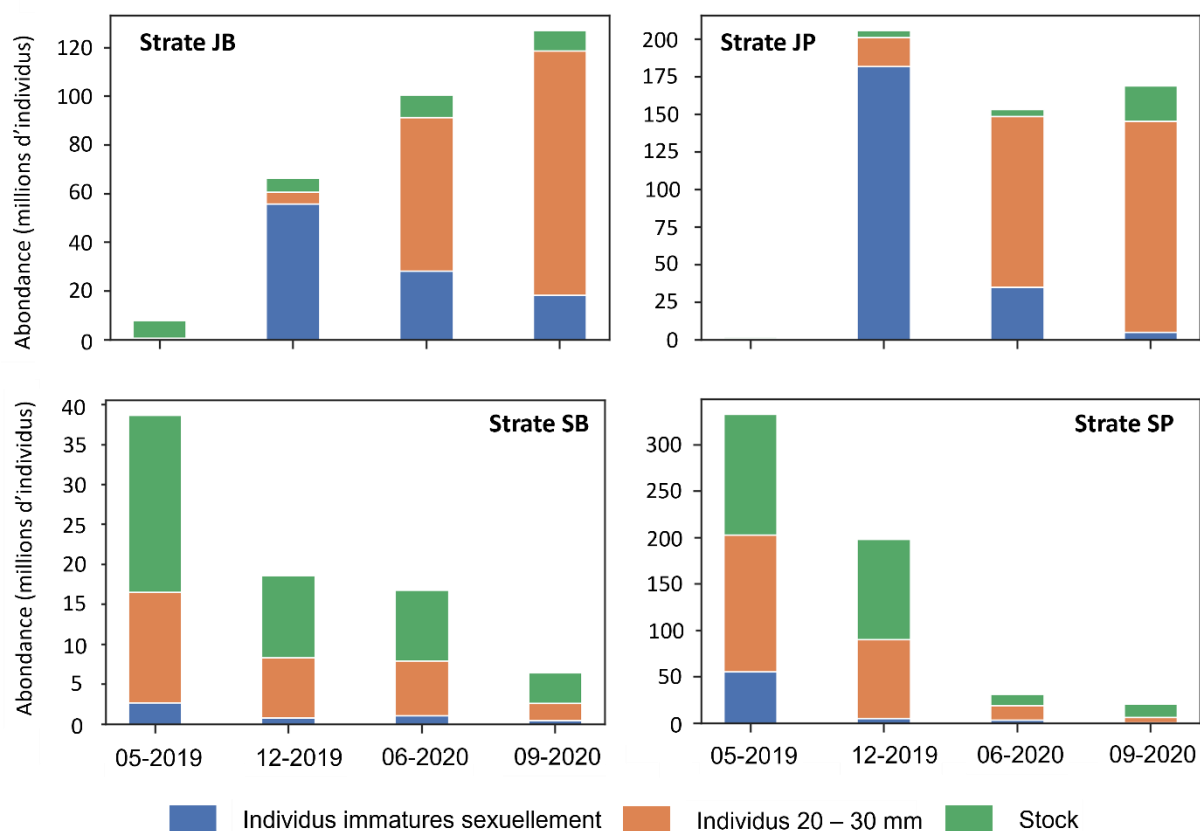


Figure 7-6. Abondance totale en palourdes japonaises par strate, par période d'échantillonnage et en fonction de la classe de taille des individus : les individus immatures sexuellement (0 – 20 mm), entre 20 et 30 mm et les palourdes constituant le stock (de taille supérieure à 30 mm). Attention, l'échelle des ordonnées est différente selon les histogrammes.

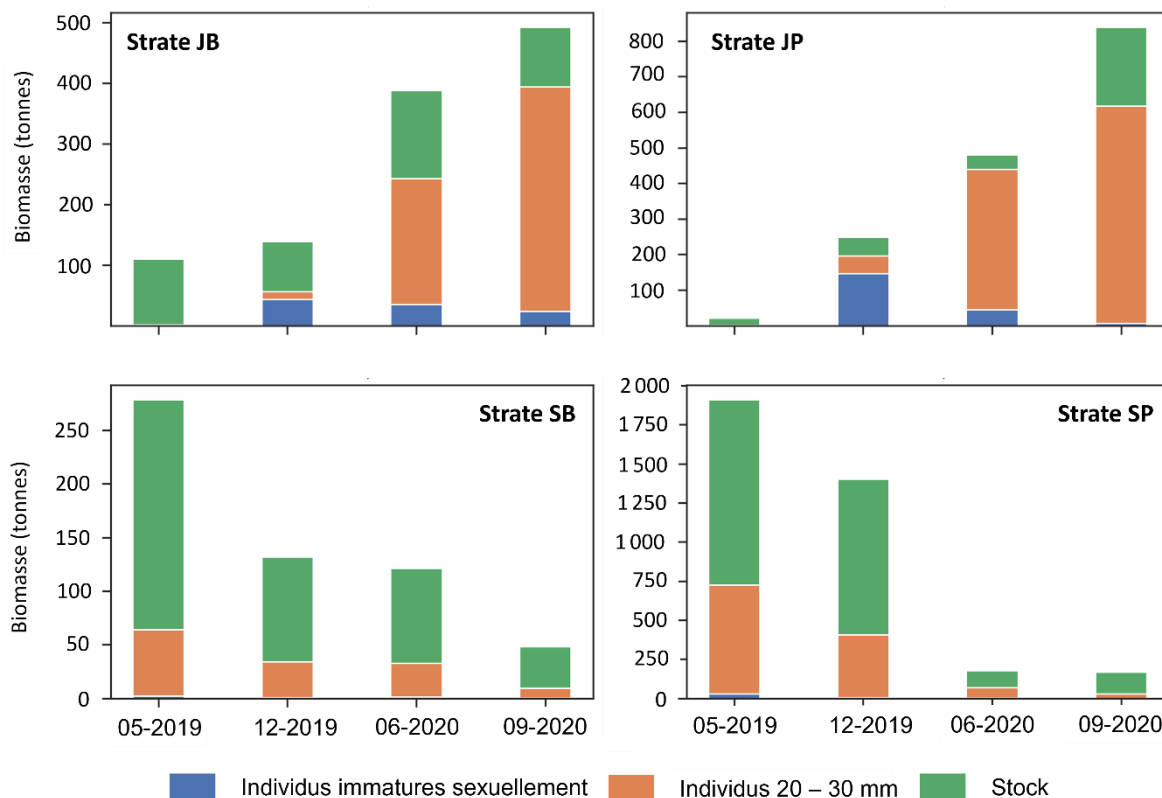


Figure 7-7. Biomasse totale en palourdes japonaises par strate, par période d'échantillonnage et en fonction de la classe de taille des individus : les individus immatures sexuellement (0 – 20 mm), entre 20 et 30 mm et les palourdes constituant le stock (de taille supérieure à 30 mm). Attention, l'échelle des ordonnées est différente selon les histogrammes.

Globalement, l'abondance totale a diminué de 14 % entre mai 2019 et septembre 2020, avec une diminution de 59 % de la fraction en individus immatures sexuellement et de 69 % du stock. La biomasse totale a été réduite de 31 % entre mai 2019 et septembre 2020.

7. 3. 7. Cas de la strate Bouquet Bord (BB)

Les résultats des campagnes d'évaluation de l'état du peuplement intermédiaire de décembre 2019 et juin 2020 ont été présentés lors du comité du pilotage du 11 septembre 2020 ^[25]. Au regard de la diminution du peuplement assez importante sur les strates Sud-

^[25] Depuis la première ouverture de la pêche, le 1^{er} février 2018 (Arrêté n°R93-2018-01-30-001 du 30 janvier 2018), un comité de pilotage a été créé pour suivre l'évolution du stock de palourdes japonaises dans l'étang de Berre et permettre d'ajuster les réglementations en vigueur. Ce comité est composé du Comité Régional des pêches maritimes et des élevages marins de Provence-Alpes-Côte d'Azur (CRPMEM-PACA), la Prud'homie des patrons pêcheurs de Martigues, la Direction Interrégionale de la Mer Méditerranée (DIRM-Med), la Direction Départementale des territoires et de la mer des Bouches-du-Rhône (DDTM 13) et du Gipreb Syndicat Mixte.

Ouest Bord et Profond (SB et SP ; Tableau 7-5), il a été décidé d'ajouter une autre strate aux campagnes, afin d'affiner les estimations du peuplement global en termes d'abondance et de biomasse.

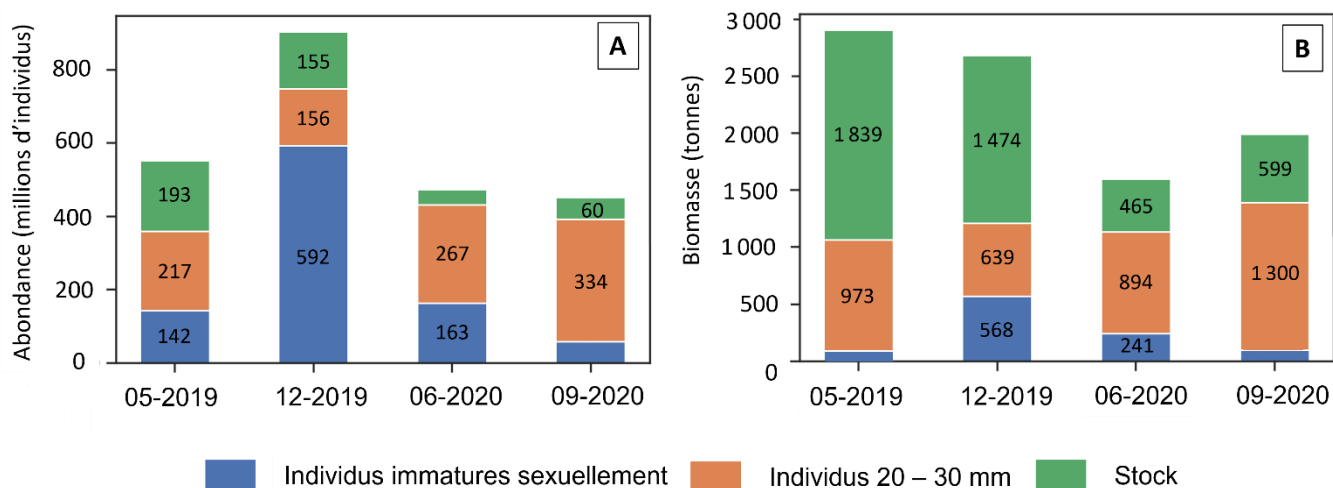


Figure 7-8. Estimation de l'abondance (A) et de la biomasse (B) à l'échelle de l'étang de Berre (entre 0 et 5 m) en fonction des périodes de prélèvements et des différentes classes de taille, à partir des strates JB, JP, SB et SP.

La strate Bouquet Bord (BB) est apparue comme la plus pertinente à échantillonner. Lors de la campagne du printemps 2019, cette strate avait une abondance totale de 36,58 millions d'individus ($\sigma = 18,59$; sur 552,07 millions, soit 6,63 % de l'abondance totale à l'échelle de l'étang ; CHAPITRE 6). C'était la 4^{ème} strate avec l'abondance la plus importante au printemps 2019, et la 3^{ème} strate en termes de biomasse. Sa biomasse représentait 8 % de la biomasse globale à l'échelle de l'étang (c'est-à-dire 233,10 tonnes - $\sigma = 108,48$ - pour la strate Bouquet Bord). De plus, lors de l'ouverture de la pêche, cette zone n'avait pas une pression de pêche importante due à sa faible accessibilité au littoral (Gipreb, *com. interne*).

Les strates Jaï Bord (JB), Jaï Profond (JP), Sud-Ouest Bord (SB), Sud-Ouest Profond (SP) et Bouquet Bord (BB) représentaient, lors de la campagne du printemps 2019, 76 % de l'abondance totale, soit 418 millions d'individus (sur 552 millions) et 88 % de la biomasse, soit 2 553 tonnes (sur 2 904 tonnes ; CHAPITRE 6).

La strate Bouquet Bord (BB) a été échantillonnée le 17 septembre 2020. L'abondance totale était alors de 56,13 millions d'individus ($\sigma = 19,87$), soit une augmentation de 53 % par rapport au printemps 2019. Pour la biomasse totale, elle est passée de 233,10 tonnes ($\sigma = 108,48$) en mai 2019 à 269,88 tonnes ($\sigma = 92,28$) en septembre 2020, soit une augmentation de 16 % en 16 mois.

L'état du peuplement à l'échelle de l'étang a donc été réévalué avec l'ajout de la strate Bouquet Bord (BB) pour la période de septembre 2020. L'abondance totale à l'échelle de l'étang est estimée à 496,50 millions d'individus et la biomasse à 2 159,67 tonnes, soit une diminution de l'abondance de 10 % et de la biomasse de 26 % par rapport à l'échantillonnage de mai 2019.

7. 4. Conclusion

L'estimation du peuplement global de palourdes japonaises dans l'étang de Berre pour la période de septembre 2020 a été faite de deux façons :

(1) avec les strates Jaï Bord (JB), Jaï Profond (JP), Sud-Ouest Bord (SB), Sud-Ouest Profond (SP) représentant 69 % de l'abondance totale, soit 381 millions d'individus (sur 552 millions) et 80 % de la biomasse, soit 2 3220 tonnes (sur 2 904 tonnes) lors de la campagne du printemps 2019 (CHAPITRE 6 et partie 7. 3. 6)

(2) avec les quatre strates précédentes, et sur demande du COPIL de pêche du 11 septembre 2020, l'ajout de la strate Bouquet Bord (BB). Ces cinq strates représentaient 76 % de l'abondance totale, soit 418 millions d'individus (sur 552 millions) et 88 % de la biomasse, soit 2 553 tonnes (sur 2 904 tonnes) lors de la campagne du printemps 2019 (CHAPITRE 6 et partie 7. 3. 7).

Ces deux estimations différentes permettent d'avoir une gamme de valeur. Ainsi, en septembre 2020, l'abondance totale est estimée entre 451,66 et 496,50 millions d'individus et une biomasse totale entre 1 991,51 et 2 159,67 tonnes pour l'ensemble de l'étang entre 0 et 5 m (soit 38,78 km²). Par rapport à l'étude du peuplement de palourdes du printemps 2019 (CHAPITRE 6), l'abondance a diminué de 10 à 17 % et la biomasse de 26 à 32 % pour l'ensemble du peuplement de palourdes japonaises dans l'étang de Berre. Cette réduction de l'abondance

et de la biomasse reflète la baisse observée sur les strates Sud-Ouest Bord (SB) et Profond (SP ; Figure 7-6 et Figure 7-7). Même si l'abondance et la biomasse ont augmenté dans les strates du Jaï Bord (JB) et Profond (JP) et de Bouquet Bord (BB), cela ne permet pas de compenser la perte importante sur les strates SB et SP.

L'étude des strates Jaï Bord (JB), Jaï Profond (JP), Sud-Ouest Bord (SB) et Sud-Ouest Profond (SP) retracent deux scénarios différents en fonction des zones.

Dans la zone du Jaï, les histogrammes de tailles (Jaï Bord en Figure 7-2 et Jaï Profond en Figure 7-3), les données d'abondance (Figure 7-6) et de biomasse (Figure 7-7) montrent clairement la succession de cohortes en fonction du temps, et une dynamique de recrutement. En mai 2019, les individus constituant le stock étaient majoritaires, puis en décembre 2019, ce sont les palourdes immatures sexuellement qui sont prépondérantes. Ces données, ainsi que l'augmentation de l'abondance entre ces deux périodes (Tableau 7-5) laissent supposer qu'un événement de reproduction efficace s'est produit entre mai 2019 et décembre 2019. Cela est aussi confirmé par les résultats sur le suivi de la reproduction de cette présente thèse (CHAPITRE 3). Puis, pour les deux autres périodes, en juin 2020 et septembre 2020, ce sont les individus de la classe de taille 20 - 30 mm qui sont majoritaires. Ces résultats sont cohérents avec les données sur la vitesse de croissance (CHAPITRE 4) ainsi que celle sur l'état du peuplement au printemps 2019 (CHAPITRE 6). En effet, les individus entre 20 et 30 mm retrouvés en juin et septembre 2020 correspondent aux palourdes de 6 - 12 mm observés au printemps 2019 et ayant grandi pendant un an dans l'étang de Berre.

Pour la zone Sud-Ouest, la cohorte principale est toujours entre 30 et 34 mm quelle que soit la période d'échantillonnage (Figure 7-4 et Figure 7-5). Les individus immatures sexuellement sont très peu représentés dans ces strates, et au fil des périodes d'échantillonnages, une diminution de l'abondance totale et de la biomasse totale est observée (Figure 7-6 et Figure 7-7) : ceci est dû à une importante diminution du stock, et à une diminution progressive de la classe de taille 20 - 30 mm. L'hypothèse principale pour expliquer cette diminution de plus de 83 % pour l'abondance de la strate SB et de 94 % pour la strate SP entre mai 2019 et septembre 2020 est un épisode de pêche illégale dans cette zone. Les pertes importantes mesurées sur ces strates affectent fortement l'estimation du peuplement global dans l'étang.

Le suivi des strates d'intérêt va continuer de manière régulière par le Gipreb afin de suivre l'évolution des peuplements de palourdes de l'étang de Berre. Les résultats de ces suivis seront présentés en comité de pilotage de la pêche des palourdes de l'étang de Berre et permettront de mieux adapter la réglementation afin de gérer le stock de manière durable.

LA GESTION DE LA PÊCHE



CHAPITRE 8. La pêche à pied de loisir

8. 1. Introduction

La pêche à pied existe depuis la préhistoire et a traversé les époques (Privat *et al.*, 2013). Elle permettait un complément d'alimentation et/ou de revenu pour les communautés littorales. En France, la pêche à pied est devenue une activité de loisir, souvent pratiquée en famille avec l'apparition des congés payés. L'augmentation du tourisme au bord de la mer a augmenté le nombre de pratiquants. La pêche à pied récréative ou de loisir est réglementée en France depuis 1990 et est définie comme « la récolte d'une ressource naturelle vivante sur les estrans sans recours à tout engin flottant ou d'aide à la respiration et sans que la personne cesse d'avoir un appui au sol » (Privat *et al.*, 2013).

La pêche à pied, qu'elle soit professionnelle ou de loisir, peut avoir des impacts sur l'espèce cible mais également sur l'environnement. Sa pratique entraîne une réduction de l'abondance de l'espèce cible, jusqu'à 90 % et une diminution de la taille moyenne de la population de 10 à 20 % (Privat *et al.*, 2013). Une conséquence supplémentaire est l'affaiblissement de la reproduction. En effet, une relation exponentielle existe entre le nombre d'œufs produits et la taille de l'animal (Ivell, 1981 *in* Dang, 2009) : prélever les plus grosses palourdes signifie retirer les plus gros reproducteurs. La réduction de la densité et de la taille moyenne de la population a donc des effets potentiels sur la reproduction de la palourde japonaise. Une modification de la répartition spatiale des individus peut également apparaître à la suite de la pêche à pied lorsque les palourdes sont relâchées hors du lieu de capture (Auproux, 2016).

Les méthodes de pêches peuvent également avoir des conséquences sur le milieu. Dans l'étang de Berre, les outils autorisés sont la drague à bras, le couteau ou la fourchette de moins de 20 cm de long, la grapette et la pêche à la main ^[26]. Ces méthodes peuvent perturber localement le milieu et avoir des conséquences néfastes sur l'environnement (dont dégradation du substrat, dégradation des herbiers, etc.) (Griffiths *et al.*, 2006). La perturbation de l'habitat peut entraîner une diminution de 30 % de la biodiversité locale (estimation dans les estrans rocheux par Piques & Bonnin, 2009). Le piétinement du sédiment est l'altération la

^[26] Arrêté n°353 du 11 juin 2015

plus fréquente et ses impacts sont multiples : exclusion (temporaire ou permanente) de certaines espèces mobiles et réduction importante des espèces benthiques (animales ou végétales) (Privat *et al.*, 2013). Un paradoxe a été mis en évidence par Pranovi *et al.* (2003). Ces chercheurs ont remarqué que dans la lagune de Venise, la remise en suspension des sédiments par la drague avait un effet positif sur la population de palourdes japonaise : c'est le « Tapes paradox ». Cette remise en suspension de la matière organique permettrait aux palourdes de mieux se nourrir.

Dans l'étang de Berre, la pêche à pied de loisir est règlementée depuis 2015. Les pêcheurs à pied de loisir sont limités à 2 kg de palourdes par jour et par personne, sur des individus mesurant plus de 30 mm ^[27]. Pourtant ces règles sont souvent mal connues des pêcheurs loisirs français : 80 % des personnes interrogées par Privat *et al.* (2013) étaient incapables de donner la taille minimale de capture des espèces ramassées. Ce non-respect des règles, souvent involontaire, est dû à l'absence de connaissance des réglementations du site (les règles sont différentes entre les régions voire selon les zones de pêches) et au changement régulier des réglementations d'un même site.

En méditerranée, l'activité de pêche à pied est rare et, à notre connaissance, n'a jamais fait l'objet d'étude. Le phénomène de marée à très faible amplitude (5 - 25 cm ; Nérini, 2000) rend cette pratique totalement différente par rapport à l'activité « classique » qui s'opère sur les côtes atlantiques (1,5 à 2 m en moyenne dans le bassin d'Arcachon ; Dang, de Montaudouin, Gam *et al.*, 2010). Le développement des palourdes japonaises dans l'étang de Berre a permis l'essor de cette activité sur ce secteur. Cette étude est donc une première approche de cette activité en méditerranée, sur le site de l'étang de Berre. L'objectif de ce chapitre est d'estimer la pression exercée par les pêcheurs de loisir sur le peuplement de palourdes japonaises, tant par le nombre de pêcheurs que par la quantité de prélèvement de chacun ^[28].

^[27] Arrêté du 29 janvier 2013 modifiant l'arrêté du 26 octobre 2012

^[28] L'estimation de la pression de la pêche à pied de loisir n'a pu se faire que pendant l'été 2018. Ce travail a fait l'objet d'un rapport de stage par Marine Afonso (2018) sous la co-direction de Mathilde Mahé. Les données présentées dans ce chapitre sont donc, pour certaines issues de ce rapport, qui n'a pas pu être mis à jour, au regard des circonstances de la thèse (crise écologique en 2018 et situation sanitaire due à la COVID-19)

8. 2. Matériels et méthodes

8. 2. 1. Le réseau littorea

Dans le cadre du suivi de la pêche à pied de loisir sur le pourtour de l'étang de Berre, le Gipreb s'est associé avec le réseau Littorea ^[29]. Ce réseau, créé en 2013, a pour objectif de comprendre les interactions entre les pêcheurs de loisir et le littoral, de sensibiliser aux bonnes pratiques de pêches et d'en apprendre plus sur cette activité. En France, ce réseau estime à 2 millions le nombre de pêcheurs à pied récréatif (Réseau littorea, 2018).

En 2018, l'étang de Berre est le premier site méditerranéen à intégrer le réseau. La méthodologie mise en place sur les littoraux atlantiques et de la Manche a dû être adaptée à un milieu lagunaire avec un faible coefficient de marée où la pêche peut se pratiquer du lever au coucher du soleil, immergé dans l'eau. Le protocole du Réseau Littorea a donc été quasi entièrement remanié par le Gipreb et avec l'aide de Franck Delisle et de Sarah Olivier (animateur-riche du Réseau Littorea) pour s'adapter à l'étang de Berre. Les données récoltées sont ensuite intégrées dans la Base de Données nationale ESTAMP ^[30].

8. 2. 2. Les zones d'études

L'étang de Berre a été découpé en plusieurs secteurs : Nord, Est, Ouest, Vaïne et Jaï ; puis en 17 sites (Figure 8-1). La superficie ne permettant pas un suivi régulier de l'ensemble de ces 17 sites, 14 sites ont été suivis occasionnellement (1 fois par an, pendant le comptage national du réseau Littorea).

Les 3 autres sites sont considérés comme des sites de références, avec un comptage régulier, des enquêtes auprès des pêcheurs et de relevés de panier. Un site de référence doit être choisi en fonction de sa proximité aux agglomérations et des zones touristiques, de l'accessibilité du site, du type de pêche pratiquée, de la qualité du gisement, de la notoriété

^[29] Pour plus d'informations sur le réseau Littorea et la pêche à pied en général, consultez le site <http://www.pecheapied-loisir.fr/>

^[30] La Base de Données ESTAMP (BD-ESTAMP) a été créée par l'Agence Française pour la Biodiversité afin de suivre les habitats benthiques et les usages de la zone intertidale. Cet outil permet de centraliser les données acquises sur le littoral français. Ce sont des données libres d'accès.

du site et de l'ouverture ou non du site à l'activité de pêche (Privat *et al.*, 2013). Les 3 sites du secteur du Jaï ont donc été choisis comme site de référence. Les sites de Jaï Nord et de Jaï Sud sont à proximité, respectivement, des agglomérations de Marignane et de Châteauneuf-les-Martigues. Ils sont facilement accessibles à la population, ouverts aux activités touristes et très fréquentés. Le site de Jaï centre, entre les sites de Jaï Nord et de Jaï Sud, se trouve sur une zone Natura 2000 et est seulement accessible à pied. La fréquentation est donc beaucoup moins importante que pour les deux autres sites.

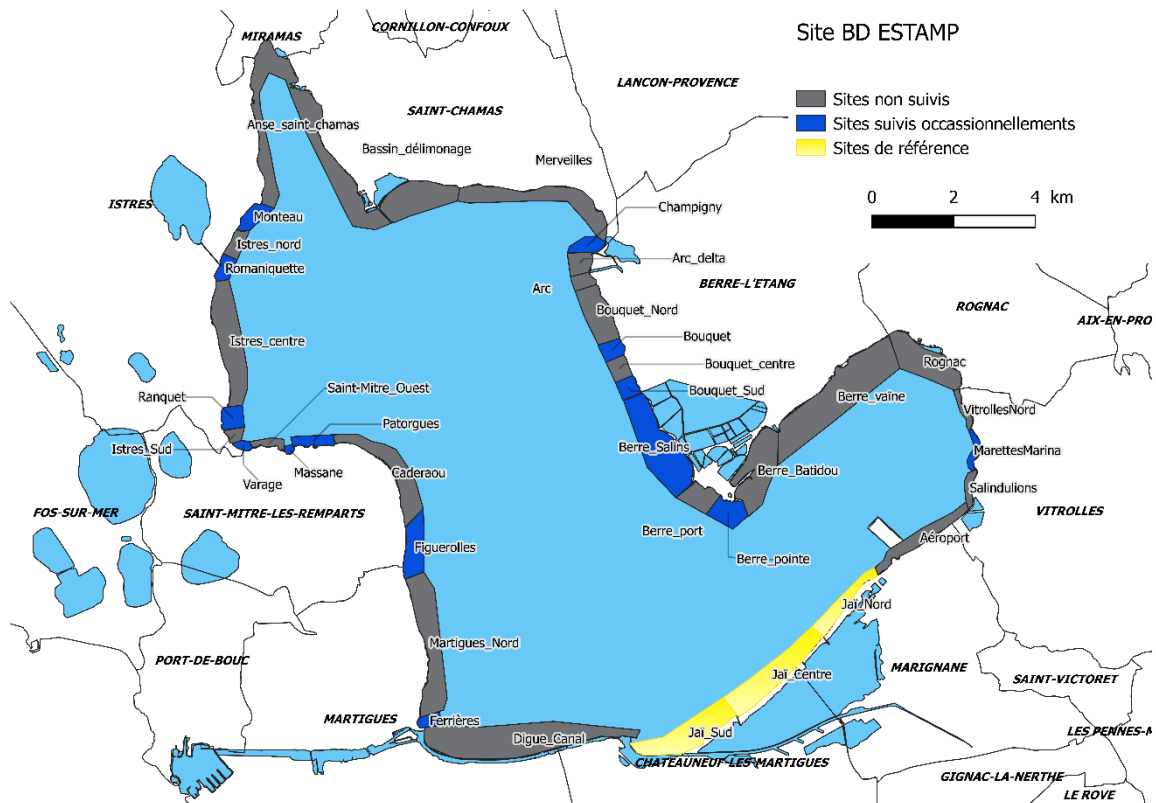


Figure 8-1. Localisation des sites de suivi occasionnel et des sites de références sur le pourtour de l'étang de Berre.

8. 2. 3. Les enquêtes auprès des pêcheurs

Afin de mieux comprendre et appréhender l'activité de pêche à pied de loisir sur l'étang de Berre, un questionnaire a été construit, à l'aide du réseau Littorea, afin de mener des enquêtes auprès des pêcheurs (Privat *et al.*, 2017 ; Afonso, 2018). L'objectif est d'évaluer les connaissances des pêcheurs sur la réglementation en vigueur et d'en apprendre davantage

sur leur pratique de pêche. À terme, cela permettra de mieux évaluer le stock prélevé par ces pêcheurs et l'effet de leur pratique sur l'état du peuplement des palourdes japonaises dans l'étang de Berre. Ces enquêtes jouent également un rôle de sensibilisation aux bonnes pratiques auprès du public.

Entre le 23 mai 2018 et le 20 août 2018, 36 enquêtes ont été réalisées sur des pêcheurs ou groupes de pêcheurs en cours d'activité (Afonso, 2018). L'idéal était de les interroger au milieu de leur action de pêche afin de pouvoir peser et vérifier leur récolte ; et avant leur départ afin de ne pas les gêner (Privat *et al.*, 2017). Ces enquêtes ont permis d'avoir des renseignements sur le temps de récolte (la durée entre le début de l'action de pêche et l'arrivée des enquêteurs – en minutes) et le temps de pêche (la durée entre le début et la fin de l'action de pêche – en minutes). À la fin du questionnaire et sous réserve d'accord du pêcheur, la récolte était pesée à l'aide d'un peson à main (RYDE précis à 0,05 kg) et la taille des palourdes était vérifiée à l'aide d'une réglette. Le nombre de pêcheurs ayant participé à la récolte était également noté.

8. 2. 4. Comptage des pêcheurs

Au regard de la zone du secteur du Jaï (environ 6 km de longueur), et des moyens humains au Gipreb, il a été décidé à la mise en place du protocole de choisir le site de Jaï Nord comme site pilote de référence. Ce site devait être le seul suivi pendant l'été 2018 afin de tester la méthodologie de comptage avant de la diffuser aux autres sites de référence (Jaï Centre et Jaï Sud). Ce site, très fréquenté par les pêcheurs à pied de loisir, accessible facilement et d'une longueur raisonnable (2 km) permettait un suivi régulier.

Malheureusement, la crise écologique de 2018 (Mayot *et al.*, 2020) n'a permis de suivre ce site régulièrement que pendant le mois de juillet 2018. Vers la moitié du mois d'août, la couleur des eaux (Figure 1-2) a éloigné les pêcheurs de loisir de l'étang. En septembre 2018, la pêche a été interdite en raison du collapse du stock dû à cette crise écologique ^[31].

La pêche à pied de loisir a été réouverte en 2020 – du 15 mars au 31 mai et du 15 octobre au 31 décembre ; les week-ends (samedi et dimanche) ainsi que les jours fériés avec un quota

^[31] Arrêté n° R93-2018-08-31-0004 du 31 août 2018

de 2 kg par personne^[32]. Malheureusement, le contexte sanitaire (crise de la COVID-19 et confinement en France^[33]) n'a pas permis de faire des comptages pendant cette période.

Ainsi, les données ont été récoltées sur un laps de temps très court, mais elles permettent d'avoir une première estimation de la pression de pêche de loisir sur l'étang de Berre.

8. 2. 4. 1. *Les comptages à la journée*

Des comptages en continu, entre 7h et 20h ont été réalisés sur le site de Jaï Nord. L'heure de début de comptage était notée puis le site était traversé sur l'ensemble de sa longueur, l'ensemble des pêcheurs à pied de loisir était alors comptabilisé. Ces comptages ont été effectués environ toutes les heures. Il faut noter que lors de ces comptages, il n'y a pas eu de distinction faite entre les pêcheurs déjà comptés et ceux ne l'ayant pas été : un même pêcheur a pu être donc compté plusieurs fois sur une même journée. De même, des pêcheurs ont pu être oubliés le temps de faire le comptage sur l'ensemble de la zone (environ 30-45 min étaient nécessaires pour aller d'un bout à l'autre du site).

L'objectif était de déterminer le nombre de pêcheurs moyens fréquentant le site par jour et d'identifier les pics de fréquentations journaliers. Au total, cinq journées de comptage en continu ont été réalisées entre 6h30 et 20h30 pendant la semaine lors de l'été 2018 : lundi 9 juillet, mercredi 18 juillet mardi 24 juillet et vendredi 17 août ; ainsi qu'une journée pendant le week-end, le dimanche 29 juillet (Afonso, 2018). Ces comptages ont tous eu lieu lors de journées ensoleillées, sans précipitation ni vent.

8. 2. 4. 2. *Les comptages ponctuels*

Le comptage ponctuel effectué sur les 17 sites du pourtour de l'étang de Berre consistait à compter le nombre de pêcheurs présents sur un site à une heure aléatoire et une journée aléatoire, quelles que soient les conditions météorologiques (vent, précipitation, soleil).

^[32] Arrêté n° R93-2020-04-06-001 du 6 avril 2020

^[33] Confinement du 16 mars au 11 mai 2020 - Décret n°2020-260 du 16 mars 2020, Décret n°2020-384 du 1er avril 2020 et Décret n°2020-545 du 11 mai 2020. Puis confinement du 29 octobre au 15 décembre 2020 – Décret n°2020-1310 du 29 octobre 2020 et <https://www.vie-publique.fr/en-bref/277391-covid-19-couvre-feu-18-heures-partir-du-16-janvier> (consulté le 21 janvier 2021).

D'après Privat *et al.* (2018), la fréquentation d'un site dépend de la marée (horaire et coefficient), de la disponibilité des pêcheurs (week-end et vacances) et des conditions météorologiques. La marée étant assez faible dans l'étang de Berre (Nérini, 2000) seuls les deux derniers points ont été pris en compte. Les comptages ponctuels ont été effectués en semaine comme en week-end ; en période de vacances scolaires et en périodes scolaires ; en période de pêche autorisée et interdite ; entre le 5 mai 2018 et le 6 août 2020.

8. 2. 4. 3. *Traitement des données de comptages*

Les données de comptages ont été analysées sur Python 3.7. (Spyder 3.3.6.).

À partir de ces journées de comptage en continu, des courbes de fréquentations ont été tracées avec, en moyenne, un comptage par heure. Ces courbes ont ensuite été interpolées avec un pas de temps d'une minute, de manière linéaire – la meilleure interpolation selon Afonso (2018). Deux courbes ont été ainsi obtenues : une courbe pour la fréquentation sur une période de semaine en vacances scolaires (à partir de la moyenne des courbes du lundi 9 juillet, mercredi 18 juillet mardi 24 juillet et vendredi 17 août 2018) et une courbe de fréquentation en période de week-end en vacances scolaires (à partir du dimanche 29 juillet 2018). L'aire sous la courbe est calculée en utilisant la méthode des trapèzes (en utilisant le package *numpy.trapz*). Le nombre de pêcheurs moyens par jour (*NPM*) est estimée en divisant l'aire sous la courbe par leur temps de pêche. En effet, l'aire sous la courbe représente la somme de pêcheurs présents à chaque pas de temps (en minutes), or un même pêcheur est présent à plusieurs pas de temps, en fonction de la durée de sa session de pêche.

$$NPM = \frac{\int_{6h30}^{20h30} \text{Nombre de pêcheur total sur une journée}}{\text{Durée d'une session de pêche}}$$

À l'aide de ces courbes de fréquentations moyennes, il est possible d'estimer le nombre de pêcheurs à la journée (*NPJ*) en utilisant les comptages ponctuels avec la formule :

$$NPJ = \frac{FP(h) * NPM}{FC(h)}$$

avec *FP(h)* la fréquentation des pêcheurs observée lors du comptage ponctuel à l'heure *h* et *FC(h)* le nombre moyen de pêcheurs à l'heure *h* issu des courbes de fréquentation moyenne.

Enfin, la quantité de palourdes récoltée par jour par les pêcheurs de loisir est calculée :

$$\text{Récolte par jour (en kg)} = \text{NPJ} * \text{quantité moyenne récolté}$$

8. 3. Résultats

8. 3. 1. Les enquêtes

D'après Afonso (2018), la durée moyenne d'une session de pêche à pied de loisir dans l'étang de Berre est de 106 minutes ($\sigma = 59$).

Sur les 36 enquêtes, 23 personnes ont permis l'observation et la pesée de leur récolte. La quantité moyenne prélevée par session de pêche est de 2,1 kg ($\sigma = 3$; Afonso, 2018), soit en moyenne 5 % au-dessus du quota autorisé de 2 kg^[34]. Dans l'étang de Berre, la taille minimum de capture (la maille) est de 30 mm^[27]. Sur les 23 paniers analysés, en moyenne, 88,42 % de la récolte respectait la maille et 11,58 % étaient sous la maille.

8. 3. 2. Estimation de la fréquentation

Les comptages en continu effectués en semaine (lundi 9 juillet, mercredi 18 juillet mardi 24 juillet et vendredi 17 août 2018) sur le site de Jaï Nord ont été interpolés par minute sur l'ensemble de la journée entre 6h30 et 20h30 (Figure 8-2). Une moyenne des 4 journées de comptage a été déterminée (Figure 8-3). La même chose a été réalisée avec le comptage en continu pendant le week-end, le dimanche 29 juillet 2018 (Figure 8-4).

Ces deux interpolations (semaine et week-end) ont permis d'estimer, à partir des comptages ponctuels, la fréquentation moyenne des pêcheurs à pied. Par manque de données, il est fait l'hypothèse que la fréquentation des autres sites autour de l'étang de Berre (Figure 8-1) suit la même distribution journalière que celle du site de Jaï Nord. Bien sûr, dans le futur, ces chiffres seront à affiner avec d'autres journées de comptages en continues sur ces sites pour améliorer les estimations.

^[34] Arrêté n° R93-2018-01-31-001 du 31 janvier 2018

8. 3. 2. 1. *Vacances scolaires estivales – pêche autorisée*

En période de vacances scolaires estivales (autour du 1er juillet au 31 août en France) et lorsque la pêche est autorisée, comme ce fut le cas en 2018^[34], la fréquentation des pêcheurs à pied de loisir est estimée à 540,74 pêcheurs par jour en semaine et à 446,48 pêcheurs par jour le week-end (Tableau 8-1).

La fréquentation au secteur du Jaï est la plus importante avec 435,68 pêcheurs par jour en semaine (soit 80,57 % de la fréquentation globale) et 417,02 pêcheurs par jour le week-end (soit 93,40 % de la fréquentation globale).

Pendant la période de vacances scolaires de l'année 2018, entre le 9 juillet et le 31 août il y a eu 14 jours de week-end (+ 4 en comptant les week-ends entourant les vacances scolaires) et 1 jour férié, soit 19 jours considérés comme des jours « week-end » ; et 39 jours de jours de semaines. Selon les estimations, sur l'ensemble de l'été 2018, la fréquentation des pêcheurs était entre 10 924,58 et 62 987,06 avec une moyenne de 29 571,98 pêcheurs de loisirs, soit une biomasse exploitée estimée à 62 101,158 kg (62 tonnes).

8. 3. 2. 2. *Période scolaire (mai et juin) – pêche autorisée*

En période scolaire et lorsque la pêche était autorisée, le nombre de pêcheurs est estimé entre 54,52 et 58,37 par jour en semaine et entre 11,11 et 15,15 par jour en week-end (Tableau 8-1). Ces chiffres représentent seulement la fréquentation au Jaï, aucun comptage n'a été effectué sur les autres sites (Figure 8-1). De plus, il faut noter que ces chiffres comprennent peu de données (16 ; Tableau 8-1) et seulement pour les mois de mai et de juin puisqu'aucun comptage n'a été effectué sur les autres mois de l'année.

Il est considéré que les pêcheurs de loisirs récoltent des palourdes seulement lorsque l'eau est chaude et le temps est beau. Autour de l'étang de Berre, cela correspond à une période entre mai et octobre, en dehors de ces mois, la pêche de loisir est considérée comme très faible voire inexistante (Gipreb, *com. pers.*). Pendant l'année 2018, la pêche a été fermée le 1^{er} septembre^[31] pour cause de crise écologique (Mayot *et al.*, 2020). La pêche lors de la période scolaire est donc estimée seulement sur les mois de mai et juin 2018, ce qui correspond à environ à 2 536 pêcheurs et à une biomasse exploitée par la pêche de loisir de 5 325 kg soit 5 tonnes.

Pendant l'année 2020, la pêche était autorisée pour les loisirs, le week-end et les jours fériés entre le 15 mars et le 31 mai et entre le 15 octobre et le 31 décembre. Pour ces deux périodes, pendant l'année 2020, la crise sanitaire mondiale de la COVID-19 était présente. La France a été confinée entre le 16 mars et le 11 mai et entre le 28 octobre et le 15 décembre 2020^[33]. Les pêcheurs de loisirs n'ont pu donc récolter des palourdes seulement entre le 12 et le 31 mai (6 jours de week-end et 1 jour férié) et entre le 1^{er} et le 27 octobre (8 jours de week-end). La fréquentation des pêcheurs de loisir pendant cette période est estimée à 197 pêcheurs au total, pour une biomasse exploitée de 413,60 kg (0,4 tonne) de palourdes.

8.3.2.3. Pêche interdite

Entre le 1^{er} septembre 2018 et le 14 mars 2020, la pêche était interdite^[31,32] suite à la crise écologique de 2018 (Mayot *et al.*, 2020). De plus, lors de la réouverture en 2020, la pêche était seulement autorisée du 15 mars au 31 mai et du 15 octobre au 31 décembre ; les week-ends (samedi et dimanche) ainsi que les jours fériés. Pendant la période de pêche interdite, 22 comptages ont été effectués sur le secteur du Jaï (Tableau 8-1). L'objectif était d'estimer le braconnage sur l'étang de Berre, c'est un chiffre approximatif minimum qui permet d'avoir une première approche. Le nombre de braconniers sur le site du Jaï est estimé, en semaine, entre 0 et 24,41 par jour, avec une moyenne de 8,70 braconniers par jour ; et le week-end, il est estimé en moyenne à 7,45 braconniers par jour en week-end.

À la demande du COPIL, une estimation de la pression du braconnage sur les palourdes a été effectuée. Il s'agit, bien évidemment, d'un chiffre très approximatif, puisque le braconnage est par nature caché. D'après ces discussions, lorsque la pêche est autorisée, le nombre de braconniers est faible, dû à la présence des professionnels. En prenant l'exemple de l'année 2020 (où la pêche était autorisée sur certaines périodes^[32] : 75 jours de pêche pour les professionnels et 53 pour les pêcheurs de loisirs), la pêche était interdite pendant 237 jours. Lors des enquêtes, les pêcheurs de loisirs récoltaient 2,1 kg ($\sigma = 3$; Afonso, 2018), cette fourchette haute de 5,1 kg est considérée comme le chiffre de base des prises journalières. Pour l'estimation du nombre de braconniers, c'est également la limite haute qui est envisagée : soit 24,41 braconniers par jour pour une biomasse exportée de 124,47 kg. Sur une année, avec l'exemple de l'année 2020, l'estimation de la pression du braconnage est alors de 29 500,19 kg (soit 29 tonnes).

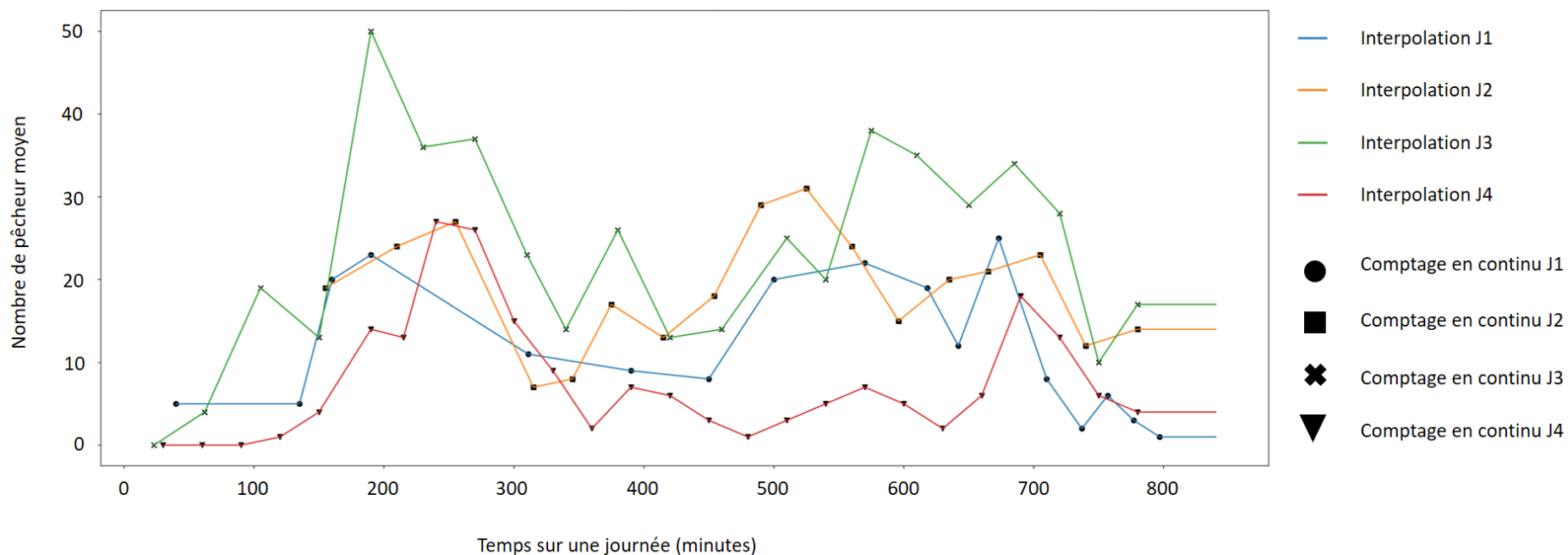


Figure 8-2. Interpolation linéaire minute par minute des quatre journées de comptage en continu sur le site Jai Nord de l'été 2018. Les lignes représentent les interpolations linéaires et les points les données issues des comptages. L'interpolation va de 6h30 (0 min) à 20h30 (800 min). J1 correspond au lundi 9 juillet, J2 au mercredi 18 juillet, J3 au mardi 24 juillet et J4 au vendredi 17 août 2018.

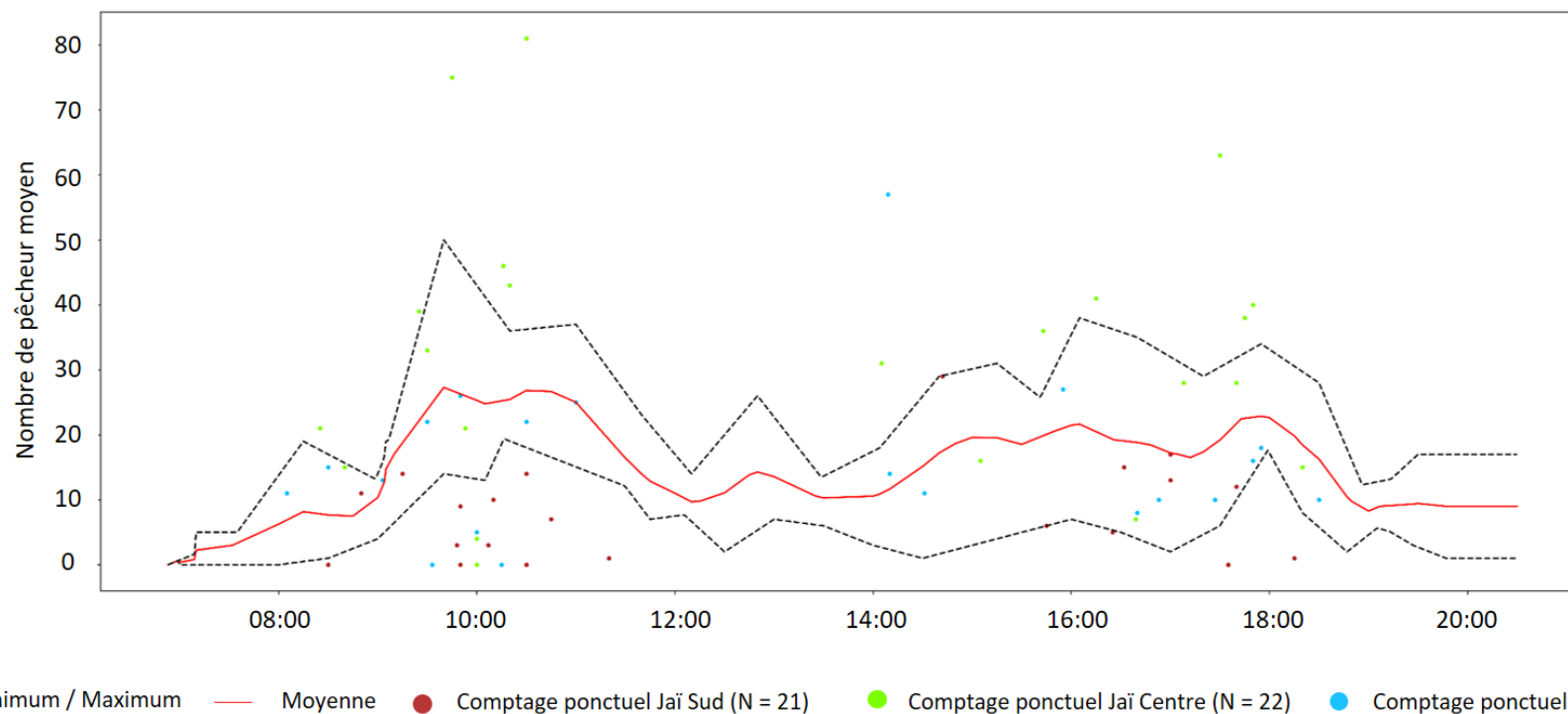


Figure 8-3. Moyenne et encadrement (minimum / maximum) des quatre interpolations linéaires minute par minute de comptage en continu sur le site Jai Nord de l'été 2018. Les points représentent la fréquentation des pêcheurs pendant la semaine en période de vacances scolaires estivales et de pêche autorisée (issus des comptages ponctuels) sur les trois sites du Jaï : Nord, Centre et Sud.

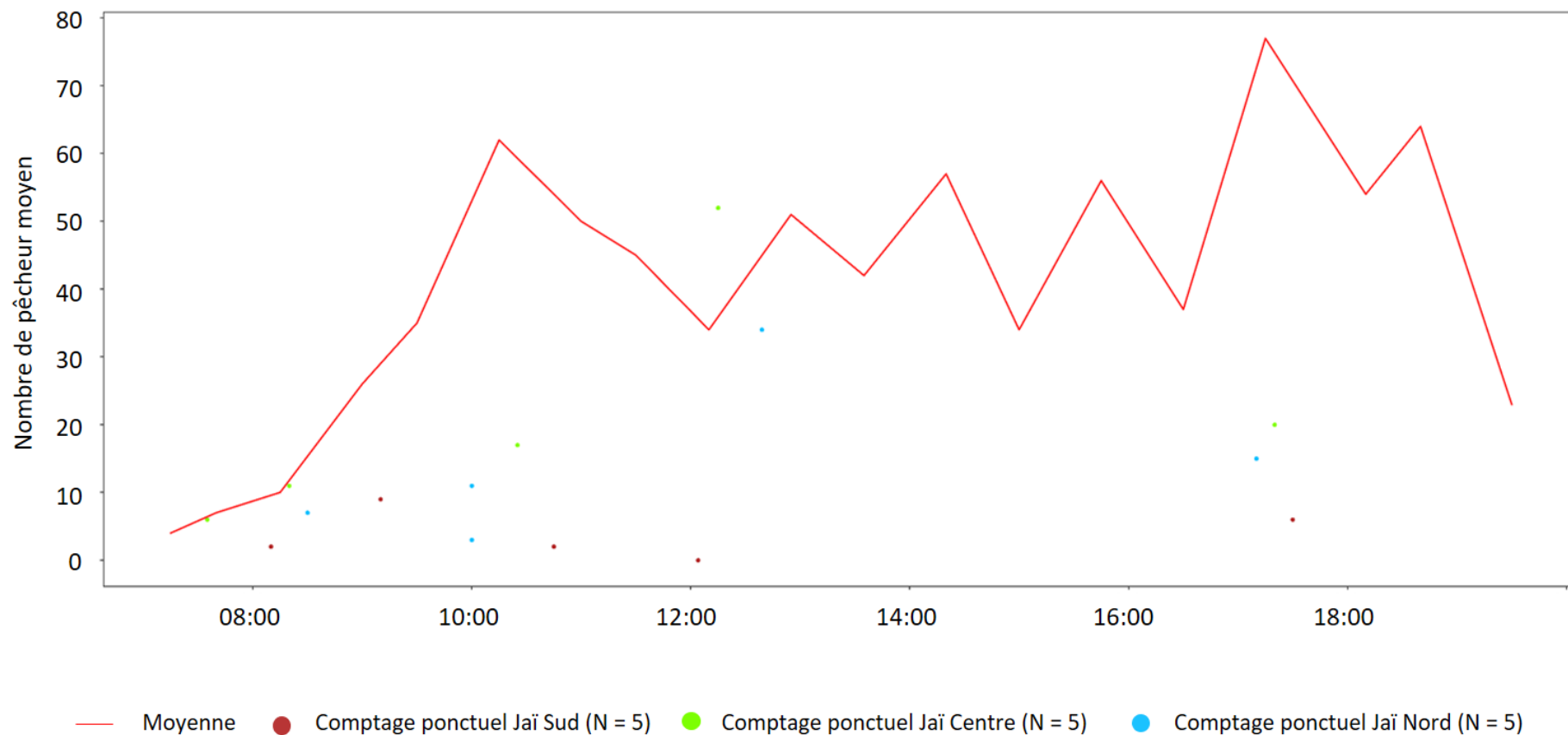


Figure 8-4. Interpolation minute par minute issus de la journée de comptage en continu du Week-end (dimanche 29 juillet 2018). Les points représentent la fréquentation des pêcheurs pendant le week-end en période de vacances scolaires estivales et de pêche autorisée (issus des comptages ponctuels) sur les trois sites du Jaï : Nord, Centre et Sud.

Tableau 8-1. Estimations de la fréquentation des pêcheurs (moyenn, écart-type σ , limite 1 et 2) par période à partir des interpolations linéaires par minutes, avec le nombre d'observation par site.

	Site	SEMAINE				WEEK-END			
		Nombre	Moyenne	σ	Limite 1	Limite 2	Nombre	Moyenne	σ
VACANCES SCOLAIRES	Berre_Salins	0					1	0	0
	Berre_pointe	3	0	0	0	0	1	0	0
	Bouquet	3	0	0	0	0	1	0	0
	Bouquet_Sud	0					1	29,47	0
	Champigny	3	0	0	0	0	1	0	0
	Ferrieres	3	1,52	2,15	0	4,82	1	0	0
	Figuerolles	4	7,07	7,48	0	20,72	1	0	0
	Jai_Centre	26	196,01	100,69	0	417,81	5	233,29	134,83
	Jai_Nord	30	191,87	165,38	0	545,79	2	145,11	82,62
	Jai_Sud	24	47,79	49,35	0	186,25	5	38,61	34,68
	MaretttesMarina	1	0	0	0	0	1	0	0
	Massane	30	28,68	34,43	0	131,99	1	0	0
	Monteau	3	0	0	0	0	1	0	0
	Patorgues	1	26,86	0	35,25	24,77	1	0	0
	Ranquet	2	5,33	5,33	0	10,56	1	0	0
	Romaniquette	1	0	0	0	0	1	0	0
	Varage	3	35,61	12,09	27,35	54,83	1	0	0

	SEMAINE					WEEK-END			
	Site	Nombre	Moyenne	σ	Limite 1	Limite 2	Nombre	Moyenne	σ
MAI - pêche AUTORISÉ	Berre_Salins	0					0		
	Berre_pointe	0					0		
	Bouquet	0					0		
	Bouquet_Sud	0					0		
	Champigny	0					0		
	Ferrieres	0					0		
	Figuerolles	0					0		
	Jai_Centre	1	46,69	0	121,57	49,63	3	0	0
	Jai_Nord	1	11,67	0	30,39	12,41	3	15,15	21,43
	Jai_Sud	1	0	0	0	0	1	0	0
	MarettesMarina	0					0		
	Massane	0					0		
	Monteau	0					0		
	Patorgues	0					0		
	Ranquet	0					0		
	Romaniquette	0					0		
Varage	0					0			

	SEMAINE					WEEK-END			
	Site	Nombre	Moyenne	σ	Limite 1	Limite 2	Nombre	Moyenne	σ
JUIN - pêche AUTORISÉ	Berre_Salins	0					0		
	Berre_pointe	0					0		
	Bouquet	0					0		
	Bouquet_Sud	0					0		
	Champigny	0					0		
	Ferrieres	0					0		
	Figuerolles	0					0		
	Jai_Centre	1	0	0	0	0	0		
	Jai_Nord	1	47,79	0	30,85	56,04	1	11,11	0
	Jai_Sud	3	6,72	4,82	0	11,78	0		
	MarettesMarina	0					0		
	Massane	0					0		
	Monteau	0					0		
	Patorgues	0					0		
	Ranquet	0					0		
	Romaniquette	0					0		
Varage	0					0			

	Site	SEMAINE				WEEK-END			
		Nombre	Moyenne	σ	Limite 1	Limite 2	Nombre	Moyenne	σ
PECHE INTERDITE	Berre_Salins	0					0		
	Berre_pointe	0					0		
	Bouquet	0					0		
	Bouquet_Sud	0					0		
	Champigny	0					0		
	Ferrieres	0					0		
	Figuerolles	0					0		
	Jai_Centre	6	5,54	4,83	0	12,57	1	0	0
	Jai_Nord	5	2,09	2,63	0	6,68	2	0	0
	Jai_Sud	4	1,07	1,85	0	5,16	4	7,45	12,90
	MarettesMarina	0					0		
	Massane	0					0		
	Monteau	0					0		
	Patorgues	0					0		
	Ranquet	0					0		
	Romaniquette	0					0		
	Varage	0					0		

8. 4. Discussion

Dans l'étang de Berre, la pêche à la palourde japonaise se pratique avec la méthode dite « à pied ». Cette activité peut se pratiquer du lever au coucher du soleil mais elle impose une immersion dans l'eau (site méditerranéen avec très faible coefficient de marée). Ces conditions de pratique excluent donc les périodes d'eau froide (de novembre à avril) et les zones trop profondes supérieures à 2 m. Ce travail est le premier essayant de caractériser et d'estimer la pression de pêche de loisir sur le peuplement de palourdes sur l'étang de Berre.

En 2018, la fréquentation des pêcheurs était entre 54,52 et 540,74 la semaine en fonction de la période (vacances scolaires estivales ou période scolaire) et entre 11,11 et 446,48 le week end. Cette différence de fréquence entre la semaine et le week-end, en période scolaire ou de vacances estivales est assez incompréhensible. La logique voudrait que la fréquentation soit plus importante le week-end. Ces différences sont sûrement dues à la météo et à la faiblesse de l'échantillonnage. D'après les enquêtes, le panier moyen était de 2,1 kg (Afonso, 2018) soit 5 % de plus que le quota autorisé ^[34]. Cela représente une biomasse exportée par la pêche à pied de loisir par jour entre 114,49 et 1 135,55 kg la semaine et entre 23,33 et 937,61 kg le week-end selon que les périodes hors vacances estivales ou de vacances estivales. Ces chiffres témoignent d'une fréquentation importante, mais en 2018, la densité en palourdes japonaises, notamment sur le Jaï était impressionnante (hotspot à 1 264 ind.m⁻² - M. Mahé, 2017). Ces fortes densités, associées à des sites facilement accessibles, permettaient une récolte facile et rapide : 106 minutes en moyenne (Afonso, 2018). Il faut bien noter que cette étude est perfectible, d'autant que l'échantillonnage mériterait d'être renforcé. Néanmoins, c'est pour le moment la seule sur l'étang de Berre. Elle permet donc de dresser un premier tableau de la pêche à pied de loisir de l'étang.

À notre connaissance, cette étude est la seule sur la pêche à pied de loisir à la palourde japonaise dans un site méditerranéen. Du fait du phénomène de marée très différent entre la Méditerranée et l'Atlantique, il est très difficile de comparer nos résultats avec d'autres sites. En Méditerranée, la pêche peut se pratiquer quasiment tous les jours du levé au coucher du soleil, alors qu'en Atlantique elle est très dépendante des horaires de marée (Privat *et al.*, 2017). De plus, dans l'étang de Berre, la pêche est ultra-spécifique et ne concerne que la palourde japonaise (Afonso, 2018). En Atlantique, par exemple sur le site de Penvénan (Côtes

d'Armor), seulement 25 % des récoltes contiennent de la palourde (toutes espèces confondues) (Delisle, 2021).

Pendant l'été 2018, la fréquentation dans l'étang de Berre était estimée à 29 571,98 pêcheurs de loisir, soit une biomasse de 62 101,16 kg – 62 tonnes de palourdes. Sur la même période, les pêcheurs professionnels étaient 95 ^[35] et avaient un quota de 40 kg par jour ouvré et par pêcheur ^[34]. Sur l'été 2018, la biomasse exploitée par la pêche professionnelle est de 148 tonnes. Sur l'ensemble de la biomasse exploitée lors des vacances scolaires de l'été 2018, la pêche à pied de loisir représente 30 % de l'exploitation et la pêche professionnelle 70 %. Ce pourcentage 70 / 30 entre la pêche professionnelle et de loisir n'est très certainement valable que pour les périodes estivales – juillet et août – lorsque les températures (de l'air et de l'eau) sont chaudes et le temps clément. En effet, comparé aux pêcheurs de loisirs, les pêcheurs professionnels pêchent sur toute l'année, quelle que soit la météo – excepté en période de vent fort (Prud'homme de Martigues, *com. pers.*).

Enfin, il est nécessaire de prendre en compte un autre type de pêche, le braconnage. Sur les 75 km de côte de l'étang de Berre c'est une pratique, malheureusement, courante. Cependant, il est très difficile d'estimer les quantités prélevées par les braconniers puisque les palourdes peuvent être ramassées 24h/24, 7j/7 aussi bien à la main, qu'en plongée sous-marine ou à la drague. En plus de ne pas respecter les périodes de pêches ou les engins, les braconniers ne respectent pas les quotas. Ainsi, il est fait l'hypothèse de prendre comme estimation de leur pêche, la marge haute des quantités prélevées issues des questionnaires, soit 2,1 kg + σ = 3 kg (Afonso, 2018) soit 5,1 kg. La pression du braconnage est estimée à 124,47 kg par jour, lorsque la pêche est interdite, soit 29 tonnes par an avec la réglementation en vigueur ^[32].

^[35] Arrêté n°R93-2018-05-07-001 du 7 mai 2018 et Délibération n°07/2018 du 26 avril 2018

CHAPITRE 9. La cogestion

9. 1. La pêche à pied professionnelle

Les bivalves fouisseurs sont une ressource marine importante qui a suscité un intérêt important pour les pêcheurs professionnels. Le texte fondateur de cette activité date de 2001^[36]. La pêche à pied professionnelle est définie dans ce décret comme « celle dont l'action, en vue de la vente des animaux marins pêchés, s'exerce sur le domaine public maritime ainsi que dans la partie des fleuves, rivières, étangs ou canaux où les eaux sont salées telle que délimitée par la réglementation en vigueur. L'action de pêche proprement dite s'exerce : 1° Sans que le pêcheur cesse d'avoir un appui au sol ; 2° Sans équipement respiratoire permettant de rester immergé ».

En France, la pêche à pied professionnelle s'exerce sur l'ensemble du littoral (CNPMEM, 2016). Cette activité existe légalement depuis le décret n°2001-426 du 11 mai 2001^[36]. La pêche à pied professionnelle est soumise à la détention d'un permis de pêche, délivré par le préfet de département (après consultation de la DDTM/DML) pour une durée de 12 mois^[37]. Pour obtenir ce permis, les pêcheurs ont l'obligation d'être formés à la « pêche maritime à pied à titre professionnel » et ils ont l'obligation de mettre en place un suivi de leur activité^[37, 38]. En 2016, les pêcheurs étaient 1 300 à pratiquer cette activité en France (CNPMEM, 2016).

Pour pouvoir ouvrir une zone à la pêche professionnelle de mollusques bivalves vivants, un classement sanitaire est obligatoire. Cet encadrement est soumis à la réglementation européenne^[39]. Les règles relatives à l'exercice de l'activité (quotas de pêche, période...) sont définies par les autorités compétentes^[40]. Les zones de pêches peuvent être fermées par le préfet de région « en vue d'empêcher la dégradation des ressources halieutiques lorsque

^[36] Décret n° 2010-1653 du 28 décembre 2010 modifiant le décret n° 2001-426 du 11 mai 2001

^[37] Arrêté du 24 janvier 2011

^[38] Arrêté du 22 octobre 2012

^[39] Règlement (CE) n°854/2004 du Parlement européen et du Conseil du 29 avril 2004

^[40] Décret n° 2014-1608 du 26 décembre 2014

celles-ci apparaissent menacées et afin d'assurer la sécurité, la salubrité, la santé publique et le bon ordre des activités de pêche » (Loarer, 2013).

9. 2. Gestion de la pêche

La gestion durable d'une espèce des zones côtières est mondialement reconnue comme étant une question primordiale (Pastres *et al.*, 2001). Les objectifs de la gestion de la pêche sont établis afin de permettre « d'assurer la durabilité des ressources marines et des entreprises qui les exploitent, en assurant des apports suffisants pour les consommateurs » (CNPMM, 2016). Selon Caill-Milly *et al.* (2020), la gestion de la pêche « vise à réunir les conditions pour une exploitation durable des ressources, à savoir assurer le renouvellement des stocks et optimiser (voire maximiser) leur exploitation. » La gestion de la pêche doit intégrer à la fois l'aspect biologique, mais aussi économique et social afin de maintenir les populations des espèces exploitées tout en ayant une activité de pêche rentable (Bald *et al.*, 2009 ; Dérian, 2015). Les mesures de gestions permettent répondre à trois objectifs principaux : la gestion du stock, le déclin du volume de pêche et l'utilisation efficace des zones de pêches (Uchida & Wilen, 2004).

Les réglementations concernent la régulation de l'accès à la ressource et les mesures de conservations en réduisant l'effort de pêche ou limitant les captures (Caill-Milly *et al.*, 2020). En France, les principales réglementations de la pêche professionnelle concernent la taille minimale de capture, le nombre de licences de pêche, les périodes de pêches et la création de zones réserves (Caill-Milly, 2012). D'autres règles peuvent s'ajouter comme le type de pêche admis, l'établissement de *numerus clausus* (c'est-à-dire le nombre de navires autorisés à pêcher dans une zone déterminée), la mise en place de quotas de pêche, etc. (CNPMM, 2016). Il n'existe pas de règles pour la pêche de la palourde japonaise au niveau national. Chaque zone a des mesures de gestion adaptées au gisement.

Ces mesures de gestions peuvent être de plusieurs types et être décidées à différents niveaux (européen, national, régional ou encore local).

La taille minimale de capture (ou maille) est mise en place pour assurer la pérennité de l'espèce (sa reproduction et sa productivité). Il est indispensable que la maille soit supérieure

à la taille de la maturité sexuelle, afin de s'assurer que les individus se sont reproduits au moins une fois avant leur prélèvement (Dang, 2009). La maille doit être fixée en fonction des caractères biologiques de l'espèce (maturité sexuelle, croissance individuelle et mortalité naturelle ; Caill-Milly *et al.*, 2020). La législation française fixe la taille minimale de capture de cette espèce à 40 mm en Atlantique, Manche et Mer du Nord et à 30 mm en Méditerranée^[41]. Les palourdes n'ayant pas la taille réglementaire doivent obligatoirement être réimmergées sur place afin de limiter l'impact sur la population (Lesueur, 2002).

Les quantités de pêche autorisée (ou quota) dépendent du stock disponible. Cette limitation peut être définie en termes de nombre de licences délivrées et/ou de poids de prélèvements autorisés. En Bretagne, l'accès à la ressource est en deux niveaux (1) l'obtention d'une « licence spéciale pour la pêche à pied professionnelle » et (2) la délivrance de « timbres » autorisant la pêche d'une ou plusieurs espèces par secteur donné (Loarer, 2013). Pour l'étang de Berre, le CRPMEM-PACA délivre des licences de pêche, valable 1 an permettant aux professionnels de récolter des palourdes japonaises (*Ruditapes philippinarum*), des palourdes européennes (*R. decussatus*) et des coques (*Cerastoderma glaucum* et *C. edule*)^[42].

Les périodes de pêche peuvent être réglementées, souvent selon un calendrier annuel et des horaires définis par des arrêtés préfectoraux (Lesueur, 2002). Il faut noter ici que cette limitation de la période de pêche ne répond pas à un impératif lié à la biologie mais à une limitation « mécanique » de la quantité de prélèvements par un temps de pêche accordé. C'est le cas dans le golfe du Morbihan où la pêche professionnelle est interdite le week-end et les jours fériés pour limiter la pression sur la ressource (Lesueur, 2002). C'est le choix qui a été fait dans l'étang de Berre^[43]. Cela peut aussi permettre de séparer les activités sur un même site entre pêcheurs professionnels et de loisirs, et de limiter certains conflits d'usage. De plus, durant l'année, un site peut être interdit pour des raisons sanitaires, lorsque la qualité des eaux est compromise (contamination bactérienne) ou en cas de présence de toxines phytoplanctoniques (CRPMEM de Bretagne, 2015).

^[41] Arrêté du 29 janvier 2013

^[42] Seules les espèces *R. philippinarum* et *C. glaucum* sont, à ce jour, présentes dans l'étang de Berre (Gipreb, 2017, 2018, 2019b ; Gipreb, 2020)

^[43] Arrêté n° R93-2018-01-31-001 du 31 janvier 2018

La création de zone de non-pêche ou zone réserve peut avoir plusieurs motifs. Dans le bassin d'Arcachon, les zones interdites à la pêche ont été déterminées à partir de modèle de diffusion larvaire (Caill-Milly *et al.*, 2021), mais d'après Dang (2009) leur efficacité est limitée puisque leur emplacement change chaque année et que leur taille est très faible. Dans le golfe du Morbihan, des zones réserves ont été mises en place pour protéger les zostères. Dans les zones d'aquaculture, la pêche professionnelle est interdite (Lesueur, 2002). Dans l'étang de Berre, les zones interdites sont liées à des raisons sanitaires (absence de classement sanitaire sur l'anse de Saint-Chamas et dans l'étang de Vaïne – Figure 9-1), ainsi qu'à la présence de l'aéroport de Marignane et du Grand Port Maritime de Marseille (Figure 9-1).

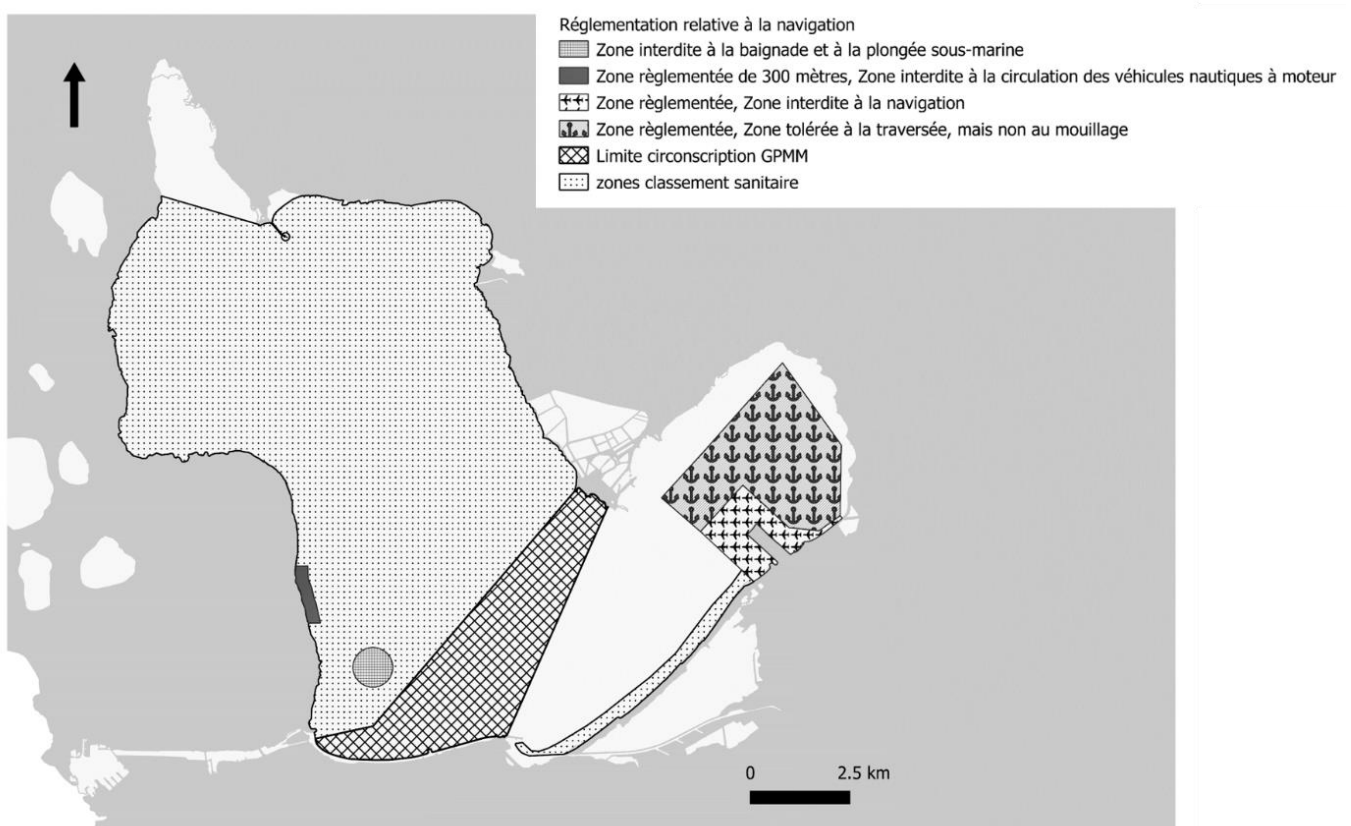


Figure 9-1. Carte des zones réglementées dans l'étang de Berre

Dans le Golfe du Morbihan, les types de pêches autorisés sont multiples (Lesueur, 2002). Les pêcheurs professionnels et de loisir peuvent récolter des palourdes à la main, lors de la pêche à pied ou en apnée. Seuls les pêcheurs professionnels peuvent ramasser des palourdes à la drague. Dans l'étang de Berre, la pêche à pied ne peut se pratiquer que sans engins (à la main), à l'aide d'un couteau ou d'une fourchette de moins de 40 cm de long. Ces dispositions sont

prises dans le but de préserver les quelques herbiers de zostères encore présents dans l'étang de Berre^[43].

9. 3. Le principe de cogestion

Au niveau international, la pêche est gérée par les autorités compétentes (souvent l'administration) en association avec les pêcheurs et les scientifiques : c'est un « co-management » défini comme un partenariat dynamique, prenant en compte les capacités et les intérêts de chaque groupe où les discussions servent à améliorer les processus de gestion de la ressource (Nielsen & Vedsmand, 1999 ; Gutiérrez *et al.*, 2011). Ce type de mesure de gestion a été mis en place à la suite d'un constat : « Les zones de pêches, étant dans la plupart des cas, accessibles sans restriction à un grand nombre d'exploitants, dont l'objet principal est de maximiser leur revenu individuel net, l'absence de coopération induit une tendance à la surpêche » (Uchida & Wilen, 2004). Sans concertation et avec une répartition inégale de la ressource, les pêcheurs préfèrent « une stratégie à court terme de maximisation de l'avantage temporaire plutôt qu'une stratégie à long terme de maximisation de la composante de la rente qui lui revient » (Uchida & Wilen, 2004). Gutiérrez *et al.* (2011) a identifié la présence de 130 cogestions dans 44 pays différents et estime que cette méthode est prometteuse pour réussir à avoir une pêche durable dans le monde. Différents exemples de cogestion au niveau international ont montré que « l'efficacité, l'équité et la durabilité de la gestion de la ressource nécessitent une institution résiliente (capable de s'adapter aux changements) associée à une institution de co-management » (Hanna, 1995 *in* Nielsen & Vedsmand, 1999).

Par exemple, au Danemark, la cogestion a permis d'impliquer les pêcheurs au processus de gestion de la pêche. La participation des différents groupes à la prise de décision permet d'accroître la légitimité des lois et leur application (Nielsen & Vedsmand, 1999). Dans le bassin d'Arcachon, les mesures de gestion sont mises en place par un « Groupe de travail Palourde » regroupant ses producteurs, des acheteurs, des scientifiques, des organisations de professionnelles et des administrations (CLPMEM, CRPMEM et IFREMER). Ce sont les pêcheurs qui sont à l'origine de ce partenariat (Caill-Milly *et al.*, 2021). Dans le golfe du Morbihan, les rassemblements entre les politiques, les professionnels et les usagers ont permis de diminuer

les rivalités entre les pêcheurs (professionnels ou non), de limiter les infractions et les effets de la pêche sur l'environnement (Lesueur, 2002).

9. 4. Et dans l'étang de Berre ?

9. 4. 1. Avant l'ouverture de la pêche professionnelle

Avant l'ouverture de la pêche professionnelle, un comité de pilotage de la pêche (COFIL) a été créé regroupant le Comité Régional des Pêches Maritimes et des Élevages Marins de Provence-Alpes-Côte d'Azur (CRPMEM-PACA), la Prud'homie des patrons pêcheurs de Martigues, la Direction Interrégionale de la mer Méditerranée (DIRM-Med), la Direction Départementale des Territoires et de la Mer des Bouches-du-Rhône (DDTM-13) et le Gipreb. Ces institutions ont travaillé ensemble depuis de nombreuses années afin de préparer l'ouverture de la pêche professionnelle à la palourde dans l'étang de Berre. Le premier COFIL de pêche où il a été question des réglementations de la pêche a eu lieu en mai 2017 (Gipreb, *com. pers.*). À notre connaissance, c'est la première fois que la cogestion est mise en place avant l'ouverture à l'exploitation et, même, avant le collapse du stock. Généralement, la cogestion se met en place lorsque les stocks sont faibles, ce fut le cas par exemple dans le bassin d'Arcachon (Caill-Milly *et al.*, 2021).

Le Gipreb a mené plusieurs études préliminaires pour évaluer le stock (Audry, 2015) et mettre en place des indicateurs de son état (M. Mahé, 2017). Un classement sanitaire a été effectué par l'IFREMER (Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la MER) à partir d'analyses bactériologiques (*Escherichia coli*) et chimiques (sur les métaux lourds : mercure, plomb et cadmium ; ainsi que sur les contaminants organiques : PCBs, dioxines et les HAPs). Ces analyses réalisées sur l'année 2017 (Mirallès & Brach-Papa, 2017) classent l'étang de Berre en zone B ^[44]. C'est à la suite de ces différentes études que l'arrêté d'ouverture a été rédigé par les services de l'État (DIRM-Med et DDTM-13) et discuté en COFIL à partir de mai 2017. Chaque article de l'arrêté a été débattu puis validé par l'ensemble des protagonistes.

^[44] Arrêté préfectoral n°13-2018-01-24-013 du 24 janvier 2018

Les pêcheurs sont sensibles et impliqués dans la restauration de l'étang de Berre ; la Prud'homie des patrons pêcheurs de Martigues est un des membres du Gipreb. Ainsi, le choix d'interdire l'usage d'engin lourd pour la pêche comme le tellinier ou la drague afin de préserver les herbiers de zostères a fait l'objet d'un consensus local. La définition des quotas s'est basée sur les données préliminaires de stock disponible (Audry, 2015 ; M. Mahé, 2017) et les connaissances bibliographiques sur la biologie de la palourde (M. Mahé, 2017). Dans ces discussions, le rôle du Gipreb a été de conseiller des limites des prises annuelles acceptable pour permettre une pêche durable. Les scientifiques ne sont pas intervenus sur les modalités de gestion (nombre de jours de pêche, nombre de licence, quotas, etc.). Ces arbitrages restant le rôle des services de l'État et des représentants de la pêche.

En plus des mesures de gestion pour la conservation, afin de réduire l'effort de pêche ou limiter les captures (la taille minimum de capture, les quotas, etc.) (Caill-Milly *et al.*, 2020), les réglementations permettent aussi de gérer l'accès à la ressource, et en fonction, notamment, du contexte sanitaire. En France, les zones d'exploitations de coquillage ouvertes aux professionnelles font l'objet de surveillance de toxine. Le suivi « REseau d'observation et de surveillance du PHYtoplancton et de l'hydrologie dans les eaux littorales » - REPHY Surveillance - permet d'observer les espèces de phytoplanctons productrices de toxines susceptibles de s'accumuler dans les produits marins de consommation humaine (Belin & Neaud-Masson, 2017). Ce suivi est hebdomadaire dans l'étang de Berre pendant les périodes d'ouverture (Neaud-Masson & Gautier, 2021). Si ces espèces sont détectées lors de ce suivi REPHY Surveillance, un deuxième suivi est enclenché, le suivi « REseau de surveillance des PHYcoTOXines dans les organismes marins » - REPHYTOX. Le REPHYTOX mesure, dans les coquillages, les toxines dangereuses pour les consommateurs (Neaud-Masson & Lemoine, 2020). En cas de dépassement des seuils d'alerte, les zones de pêche sont fermées par arrêté préfectoral, comme ce fut le cas en octobre 2020 pour la zone du Jaï et en octobre et novembre 2020 pour la zone de Massane (Neaud-Masson & Gautier, 2021).

9. 4. 2. Collapse d'un stock et exploitation : intérêt économique vs scientifique ?

La pêche professionnelle a été ouverte le 1^{er} février 2018 ^[43]. Pendant l'été 2018, une crise écologique a eu lieu dans l'étang de Berre, ce qui a entraîné de fortes mortalités du benthos.

De plus, la turbidité de l'eau a été importante dès le début du mois d'août (avec des couleurs de l'eau allant du vert, au noir en passant par le marron et le rouge – Figure 1-2) (Mayot *et al.*, 2020). À l'initiative des professionnels, la pêche a été fermée à partir du 31 août ^[45]. Leur constat était sans appel : la crise avait anéanti le stock et ce n'était plus possible de pratiquer dans de bonnes conditions. Le rôle des scientifiques (Gipreb) a alors été de continuer à mener les études sur la palourde japonaise afin d'apporter des réponses claires en COPIL : « Quand est-ce que la réouverture sera possible ? »

Des études sur l'état du peuplement des palourdes à grande échelle sur l'étang de Berre (CHAPITRE 6) puis sur certaines zones d'intérêt (CHAPITRE 7) ont permis d'observer une recolonisation progressive sur la zone côtière, notamment en ce qui concerne les juvéniles. Les expériences sur la reproduction ont confirmé ces observations, avec une période de reproduction entre mars/avril et octobre (CHAPITRE 3), permettant d'avoir une quantité importante de juvénile pendant l'hiver. La croissance des palourdes dans l'étang a également été évaluée et permet d'estimer qu'il faut 471 jours pour qu'un individu atteigne 30 mm – la taille minimum de capture en Méditerranée ^[46].

Fin 2019, la demande des pêcheurs était de réouvrir la pêche, même si ce n'était pas dans les mêmes conditions qu'en 2018 vu l'état du stock (CHAPITRE 6). Du point de vue purement scientifique, il semblait très difficile, avec les résultats obtenus, d'ouvrir à nouveau la pêche. Il semblait que cela était trop tôt par rapport à la crise de 2018 et le début de recolonisation. Néanmoins, la contrainte économique était évidente pour les pêcheurs n'ayant aucune autre source de revenus, comme les monoactivités (ceux qui étaient à 100 % sur la pêche à pied de la palourde japonaise). La pêche a donc été réouverte mais avec des réglementations plus radicales : un nombre de licences réduit, un quota plus faible et une autorisation de pêche de seulement 75 jours dans l'année en deux périodes ^[47].

^[45] Arrêté n° R93-2018-08-31-0004 du 31 août 2018

^[46] Arrêté du 29 janvier 2013 modifiant l'arrêté du 26 octobre 2012

^[47] Arrêté n° R93-2020-04-06-001 du 6 avril 2020

9. 4. 3. Un paradoxe : Gérer de manière durable une ressource invasive ?

La palourde japonaise est une espèce à caractère invasif, elle est classée 23^{ème} dans la liste des 27 espèces aquatiques invasives les plus importantes introduites volontairement dans les eaux douces et les eaux marines côtières européennes (Savini *et al.*, 2010). C'est également l'un des mollusques bivalves les plus exploités commercialement au monde (Dang, de Montaudouin, Gam *et al.*, 2010).

D'une certaine manière, le fait que la palourde soit une espèce à caractère invasif a facilité la posture des scientifiques. Si sa présence montre une augmentation de la biodiversité dans l'étang de Berre, son développement excessif limite les niches écologiques pour le développement d'autres espèces indigènes. Bien souvent, la palourde constitue la seule espèce présente sur la bordure côtière, là où l'on pourrait attendre une diversité plus importante dans une lagune méditerranéenne (Gipreb, 2017, 2018, 2019b ; Gipreb, 2020). Ainsi, il est ainsi plus facile aux scientifiques du Gipreb de prendre de la distance et de signifier aux pêcheurs « peu importe si vous prenez tout, mais si vous voulez une ressource durable alors essayer de respecter nos conseils. ». C'est ce paradoxe et cette prise de position détachée qui a permis de tisser un lien de confiance entre pêcheurs et scientifiques.

9. 4. 4. Interaction entre les différents acteurs

Lors de cette cogestion, chaque acteur a un rôle important à jouer. Les pêcheurs, *via* leur représentant, ont bien évidemment un intérêt économique. Mais au-delà de cet aspect, ils ont une connaissance du terrain et sont tous les jours (ou presque) sur/sous l'eau. Par exemple, en 2018, ce sont eux qui ont prévenu le Gipreb que la reproduction commençait : les palourdes avaient « une espèce de tortillon » à la surface du sédiment et elles étaient plus fragiles dans les bacs d'épurations (elles mourraient assez rapidement et en grande quantité). Néanmoins, il faut également prendre du recul face à leurs informations, souvent influencées par la nécessité économique. Les scientifiques sont là pour donner des connaissances sur l'espèce en question et évaluer l'état du peuplement de manière régulière et objective. Cependant, ils ne doivent pas s'impliquer dans le choix des modalités des gestions, ils peuvent

donner des pistes et établir des scénarios mais la décision finale revient à l'État après discussion avec les représentants des pêcheurs puisque ce sont eux qui subissent ces règles.

L'entente entre les scientifiques et les pêcheurs est importante et même primordiale pour travailler dans un climat de confiance et le respect des réglementations pour les pêcheurs. Cette confiance mutuelle permet dans un sens l'acceptation des conseils prodigués par les scientifiques et de l'autre le retour d'information par les pêcheurs. Depuis la création du COPIL, les pêcheurs sont régulièrement invités par les scientifiques lors des campagnes de terrain (comme celle du suivi du peuplement). Ces échanges permettent aux pêcheurs de mieux appréhender les méthodes de travail des scientifiques et *in fine* de ne pas remettre en question leur résultat.

Pendant la durée de la thèse, plusieurs COPIL ont eu lieu, en fonction des demandes et des besoins des acteurs. Lors de ces réunions, les résultats de la thèse étaient présentés au fur et à mesure. Petit à petit, un climat de confiance s'est installé et les professionnels de la pêche n'ont pas mis en doute les résultats, notamment lorsque les résultats du déclin du stock étaient présentés (CHAPITRE 6 et CHAPITRE 7).

Concrètement, pour les représentants des pêcheurs et l'État, ce n'est pas intéressant que l'on mette du « machin vert fluo » dans les coquilles des palourdes (CHAPITRE 4). En revanche, savoir qu'une palourde a besoin de X temps pour atteindre la taille minimum de capture l'est. Cette thèse a également permis de mettre en évidence que la taille minimum pour la reproduction était de 20-23 mm ce qui est satisfaisant au regard d'une maille à 30 mm (CHAPITRE 3). Ces résultats ont aidé à affiner les mesures de gestions. Les pêcheurs se sont montrés intéressés de confronter leur vision et leur expérience à des données scientifiques, par exemple, la confirmation des périodes de reproduction par rapport à leurs observations et d'en apprendre plus sur leur milieu.

9. 5. Conclusion

Une bonne interaction entre les différents acteurs, et la définition claire du rôle de chacun est primordiale pour une collaboration efficace. L'État (DIRM-Med et DDTM-13) fait le lien entre les scientifiques (Gipreb) qui mettent en avant les contraintes écologiques (la

préservation du stock) et les représentants des pêcheurs (CRPMEM-PACA et Prudh'homie) dont l'intérêt économique est en jeu. L'important est d'arriver à un consensus entre ces différents acteurs. La cogestion *via* l'implication de tous les protagonistes permet que les réglementations soient mieux acceptées et respectées (Nielsen & Vedsmand, 1999 ; Uchida & Wilen, 2004 ; Gutiérrez *et al.*, 2011).

Dans l'étang de Berre, la gestion du stock de palourdes japonaises montre que ce type de collaboration est primordiale. L'utilisation d'un modèle de gestion permet une meilleure vision des effets des modalités (choisis par les pêcheurs et les services de L'État) sur le stock – et une gestion à moyen-long terme de la ressource. Les pêcheurs ont participé à l'élaboration des scénarios du modèle de gestion (CHAPITRE 10). Cet outil, nouveau pour eux, a pour objectif de mieux appréhender les effets des réglementations sur la ressource et de se projeter. Le but est de faciliter la prise de décision. Les pêcheurs ont d'ailleurs été vigilants à ce que le modèle prend en compte le braconnage pour s'approcher au mieux de la réalité.

Cette démarche partagée de gestion de la ressource, pourrait éventuellement être valorisée par un label « pêche durable » type MSC. C'est le cas, par exemple, pour les palourdes japonaises et les coques du site de Poole Harbour (Angleterre) ^[48]. Un tel label permettrait de mettre en lumière les efforts des pêcheurs locaux. Une autre option de gestion des stocks serait de mieux vendre les produits pour moins puiser sur la ressource. Par exemple, un label rouge ou autre label qualité permettrait de mieux identifier les palourdes de Berre et permettrait d'augmenter la marge des pêcheurs sans forcément puiser plus sur le stock. Cette valorisation permettrait, peut-être, de diminuer le braconnage qui est un fléau pour la ressource. Néanmoins, cette procédure de labellisation nécessite une amélioration et une meilleure confiance dans l'image véhiculée par l'étang de Berre. Avoir un label n'est actuellement pas une priorité pour les pêcheurs (Gipreb, 2021a). Ils souhaitent avant tout stopper les braconniers qui pillent les stocks.

^[48] <https://fisheries.msc.org/en/fisheries/the-poole-harbour-clam-cockle-fishery/@@view> (consulté le 07.04.2021)

CHAPITRE 10. Le modèle

10. 1. Introduction

La pêche à pied existe depuis la préhistoire et a traversé les époques (Privat *et al.*, 2013). Elle permettait un complément d'alimentation et/ou de revenu pour les communautés littorales. En France, la pêche à pied est devenue une activité de loisir, souvent pratiquée en famille avec l'apparition des congés payés. L'augmentation du tourisme au bord de la mer a augmenté le nombre de pratiquants. La pêche à pied récréative ou de loisir est réglementée en France depuis 1990 et est définie comme « la récolte d'une ressource naturelle vivante sur les estrans sans recours à tout engin flottant ou d'aide à la respiration et sans que la personne cesse d'avoir un appui au sol » (Privat *et al.*, 2013).

Au contraire d'autres sites français, comme le bassin d'Arcachon (depuis les années 1990 - Bertignac *et al.*, 2001) ou le golfe du Morbihan (depuis les années 1980 - Berthou *et al.*, 1997), la pêche à la palourde japonaise dans l'étang de Berre est très récente. Elle date de 2015 pour la pêche récréative et de 2018 pour la pêche professionnelle ^[49] (CHAPITRE 1). En dépit de son poids économique mineur à l'échelle nationale, cette pratique à petite échelle a un rôle social très important. Dès le début de cette activité, un comité de pilotage de la pêche (COFIL) a été créé regroupant le Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins de Provence-Alpes-Côte d'Azur (CRPMEM-PACA), la Prud'homie des patrons pêcheurs de Martigues, la Direction Interrégionale de la Mer Méditerranée (DIRM-Med), la Direction Départementale des Territoires et de la Mer des Bouches-du-Rhône (DDTM-13) et le Gipreb. Ce système de co-management est essentiel pour accroître la légitimité des décisions et leur application par l'ensemble des parties concernées (Nielsen & Vedsmand, 1999). Ce COFIL a pour but de suivre l'évolution de l'état du peuplement des palourdes et d'adapter les mesures de gestion en fonction des résultats.

La gestion durable d'une espèce des zones côtières est mondialement reconnue comme étant une question primordiale (Pastres *et al.*, 2001). Cette gestion doit intégrer à la fois l'aspect biologique, mais aussi économique et social afin de maintenir les populations des

^[49] Arrêté n° R93-2018-01-31-001 du 31 janvier 2018

espèces exploitées tout en ayant une activité de pêche rentable (Bald *et al.*, 2009 ; Dérian, 2015). Pour les professionnels, les objectifs de la gestion de la pêche sont établis afin de permettre « d'assurer la durabilité des ressources marines et des entreprises qui les exploitent, en assurant des apports suffisants pour les consommateurs » (CNPMM, 2016). Il est rapidement apparu qu'un modèle de gestion de la pêche permettrait de développer les meilleures stratégies possibles pour l'exploitation de cette ressource tout en aidant à avoir une pêche durable et rentable. Les modèles sont un outil de gestion permettant de tester des décisions de gestion à la fois sur le court terme mais également à long terme (Guiet *et al.*, 2016). Ils permettent, notamment, d'avoir une projection de l'état du stock sur plusieurs années (Dang, 2009). À notre connaissance, aucun modèle de gestion de la pêche à la palourde japonaise n'existe en méditerranée française et dans un milieu aussi changeant qu'une lagune comme l'étang de Berre. En 2018, à la suite de la crise écologique, les peuplements de palourdes ont été fortement réduits : perte de 73 % de la biomasse exploitable (Mayot *et al.*, 2020 ; M. Mahé, Delanghe *et al.*, 2020) (CHAPITRE 6). Cette diminution a entraîné la fermeture de la pêche en septembre 2018 ^[50]. En 2020, elle a été à nouveau ouverte sur la base de nouveaux résultats témoignant d'une augmentation du stock (CHAPITRE 7) et sur la demande des pêcheurs professionnels. Les quotas et le nombre de licences ont été réduits ^[51]. Un modèle de gestion permettrait d'optimiser au mieux les mesures de gestion de la pêche afin de permettre le retour d'un stock durable tout en permettant l'exploitation par les pêcheurs professionnels.

Les paramètres biologiques de la palourde japonaise ont été extraits des études sur cette espèce dans l'étang de Berre (la présente thèse) ou de la littérature (Flye Sainte Marie, 2007 ; Dang, 2009 ; Flye Sainte Marie *et al.*, 2019). Les conditions environnementales ont été modélisées à partir de données *in situ* enregistrées dans l'étang de Berre. Ce modèle a été construit pour être adapté autant que possible à la population naturelle de palourdes japonaises de l'étang de Berre. Pour cela, un modèle individuel a été couplé avec un modèle de population. Le modèle individuel est basé sur la théorie « Dynamics Energy Budget (DEB) » de Kooijman (2010) et permet de décrire le flux d'énergie à travers un animal en prenant en compte l'effet de l'environnement - température et nourriture (Cardoso *et al.*, 2006). Ce

^[50] Arrêté n° R93-2018-08-31-0004 du 31 août 2018

^[51] Arrêté n° R93-2020-04-06-001 du 6 avril 2020

modèle a l'avantage de s'adapter à chaque espèce en changeant un petit nombre de paramètres (Bacher & Gangnery, 2006). Il simule la croissance et la reproduction d'un individu moyen sous l'influence de la concentration en nourriture et de la température. Dans la littérature, ce type de modèle est utilisé pour voir l'impact sur une espèce de l'environnement - température, oxygène, nourriture (Campos *et al.*, 2009 ; Pecquerie *et al.*, 2009 ; Alunno-Bruscia *et al.*, 2011 ; Handå *et al.*, 2011 ; I. Bernard *et al.*, 2011 ; Kim *et al.*, 2019 ; Tonk & Rozemeijer, 2019), des prédateurs (Beveren *et al.*, 2017), des maladies (Flye Sainte Marie, 2007), et du changement climatique (Freitas, 2011 ; Mangano *et al.*, 2019). Il sert également à évaluer la capacité maximum (« carrying capacity ») de l'environnement pour l'exploitation des ressources via la conchyliculture (Pete *et al.*, 2020). Ici, les données issues du DEB sont ensuite utilisées pour alimenter le modèle de population, structuré en fonction de la taille des palourdes. Les modalités de pêche seront appliquées sur la classe de taille ayant la maille.

Ce modèle de gestion de la pêche a été utilisé pour comparer les résultats de simulation de différents scénarios sur l'état des peuplements de palourdes dans l'étang de Berre sur plusieurs années. Ces scénarios de gestion ont été définis lors de COPIL et sont comparés pour optimiser les mesures de gestion. L'objectif est d'avoir une gestion durable, assurant la viabilité économique pour les pêcheurs et permettre l'exploitation durable de la population de palourdes japonaises de l'étang de Berre.

10. 2. Le modèle individuel DEB

Ce modèle individuel est basé sur le concept de « Dynamics Energy Budget (DEB) » de Kooijman (2010) qui considère un individu comme un système d'entrées-sorties de flux d'énergie (Van Haren & Kooijman, 1993). L'absorption de ressource consiste à prélever de la nourriture dans l'environnement, dont une partie est assimilée et constitue des réserves énergétiques pour l'organisme, le reste n'étant pas disponible pour l'organisme est relargué, sous forme de fèces par exemple. Les réserves énergétiques sont alors utilisées pour la maintenance somatique, la croissance, la maturité ou la reproduction. La conception du modèle est décrite dans la Figure 10-1. Les paramètres du modèle sont listés dans le Tableau 10-1 et les équations sont décrites ci-dessous. Les notations et symboles suivent ceux de Kooijman (2010).

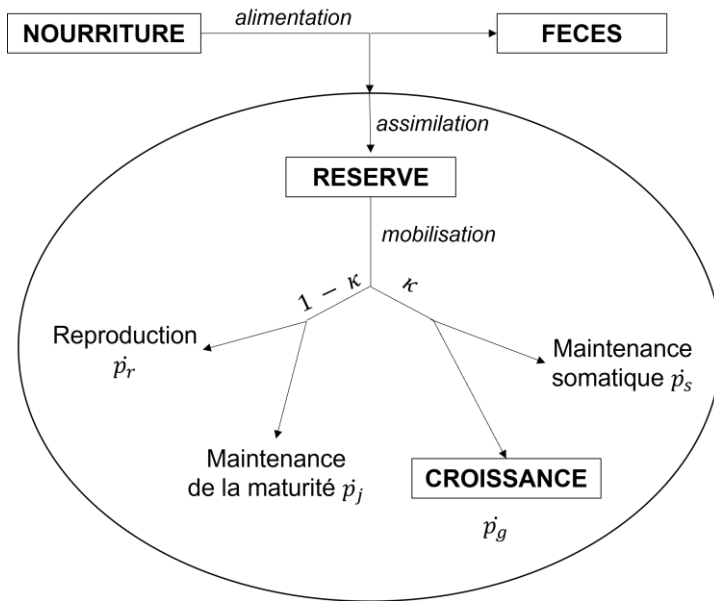


Figure 10-1. Schéma du modèle DEB, d'après Kooijman (2010).

Tableau 10-1. Paramètres du modèle DEB pour la palourde japonaise, *Ruditapes philippinarum*, dans l'étang de Berre à une température de 20°C. Notation d'après Kooijman (2010). Références [1] Addmy-pet collection (Flye Sainte Marie et al., 2019) [2] Kooijman (2010)

Symbole	Valeur	Unité	Description	Référence
$[E_G]$	50	$J \cdot cm^{-3}$	Coût de la croissance spécifique au volume	[1]
E_H^b	$4.76e^{-07} * \{\dot{p}_{Am}\}$	J	Maturité à la naissance	[1]
E_H^j	$0.0001333 * \{\dot{p}_{Am}\}$	J	Maturité à la métamorphose	[1]
E_H^p	$0.1274 * \{\dot{p}_{Am}\}$	J	Maturité à la puberté	[1]
Em	2200	J	Réserve maximum	[1]
g	$\frac{[E_G]}{\kappa * Em}$	-	Taux d'investissement énergétique	[2]
\dot{k}_j	0.0091	d^{-1}	Taux unitaire de maintenance de maturité	[1]
$\{\dot{p}_{Am}\}$	240	$J \cdot cm^{-2} \cdot d^{-1}$	Taux d'assimilation maximal spécifique par unité de surface	[1]
$[\dot{p}_M]$	10.65	$J \cdot cm^{-3} \cdot d^{-1}$	Taux de maintenance somatique spécifique par unité de volume	[1]
$\{\dot{p}_T\}$	0	$J \cdot cm^{-2} \cdot d^{-1}$	Taux de maintenance somatique spécifique par unité de surface	[1]
X_K	0.5		Demi-coefficient de saturation	[1]
δ_M	0.29	-	Coefficient de forme	[1]
κ	0.89	-	Fraction de la réserve mobilisée allouée au soma	[1]
κ_R	0.95	-	Efficacité de la reproduction	[2]

10. 2. 1. La structure du modèle

Dans le modèle DEB standard (Kooijman, 2010), un individu est, conceptuellement, composé de trois compartiments correspondant aux trois variables d'état. L'individu évolue selon ces variables d'états du modèle : (1) le **volume structurel** $V(\text{cm}^3)$ (2) ses **réserves d'énergie** E (J) (3) son **énergie allouée à la reproduction** E_R (J).

La surface structurelle, qui est définie par $V^{2/3}$, contrôle l'ingestion et l'assimilation, tandis que le volume structurel influe sur la maintenance. Les palourdes sont des animaux isomorphes, c'est-à-dire qu'elles conservent leur forme au cours de leur croissance (Kooijman, 2010). Ainsi, leur longueur structurelle L est relié au volume par le coefficient de forme δ_M :

$$L = \delta_M V^{2/3}$$

Ce modèle est un cas particulier de DEB, c'est un modèle type « abj » qui considère une accélération de la croissance entre la naissance et la métamorphose (dans le cas des palourdes, sans changement de forme) en utilisant un paramètre supplémentaire, la maturité à la métamorphose E_H^j (Marques *et al.*, 2018).

10. 2. 1. 1. L'assimilation

Dans le modèle DEB, l'assimilation est le processus consistant à extraire de la nourriture de l'environnement pour la transformer en réserve énergétique (dans l'organisme). Les déchets étant rejetés (fèces et minéraux). Pour un organisme isomorphe, comme la palourde japonaise, le flux d'assimilation \dot{p}_A ($J \cdot d^{-1}$) est le produit du taux d'assimilation maximal spécifique par unité de surface $\{\dot{p}_{Am}\}$, de la surface ($V^{2/3}$) et de la réponse fonctionnelle normalisée f :

$$\dot{p}_A = \{\dot{p}_{Am}\} * f * V^{2/3}$$

La réponse fonctionnelle f sera représentée par une fonction de Holling type II, avec :

$$f(X) = \frac{X}{X_K + X}$$

où X ($\mu g \text{ chla} \cdot L^{-1}$) représente la concentration en nourriture (une seule source est considérée dans ce modèle, le phytoplancton, représenté par la concentration en

chlorophylle a) et X_K le demi-coefficient de saturation ($\mu g\ chl a.L^{-1}$). L'estimation de la concentration en nourriture est développée dans la partie 10. 2. 2. 2.

10. 2. 1. 2. *La dynamique de la réserve E*

Une fois la nourriture assimilée dans l'organisme, la variation de l'énergie E de la réserve au cours du temps t peut s'écrire :

$$\frac{d}{dt}E = \dot{p}_A - \dot{p}_C$$

\dot{p}_C représente le taux de mobilisation de la réserve en fonction de la quantité d'énergie de la réserve E et du volume structurel V . Il correspond à la somme du coût de la maintenance somatique \dot{p}_S , de la croissance \dot{p}_G , du coût de la maintenance de la maturité \dot{p}_J et de la maturation/reproduction \dot{p}_R .

$$\dot{p}_C = \dot{p}_S + \dot{p}_G + \dot{p}_J + \dot{p}_R$$

La répartition entre ces différents compartiments est soumise à la règle « kappa » qui implique qu'il n'y a pas de compétition entre l'allocation d'énergie pour la maturation/reproduction \dot{p}_R et la croissance \dot{p}_G (Figure 10-1). Une proportion fixe κ du flux catabolique est allouée à la croissance (\dot{p}_G) et la maintenance somatique (\dot{p}_S), la proportion complémentaire étant dédiée à la reproduction (\dot{p}_R) et la maintenance de reproduction (\dot{p}_J). Dans chaque partie de l'allocation de l'énergie, les coûts de maintenance sont toujours payés en premier car vitaux : la maintenance somatique \dot{p}_S d'un côté et la maintenance de la maturité \dot{p}_J de l'autre.

10. 2. 1. 3. *La maintenance somatique*

Ce sont les réserves qui sont dissipées en minéraux pour alimenter le turnover de la structure (par exemple la réparation des protéines, les maintiens d'intégrité des membranes cellulaires, etc.). Ce coût de maintenance est composé d'un terme proportionnel au volume structurel V et d'un terme proportionnel à la surface structurelle $V^{2/3}$ (perte d'énergie thermique).

$$\dot{p}_S = [\dot{p}_M] * V + \{\dot{p}_T\} * V^{2/3}$$

où $[\dot{p}_M]$ représente le taux de maintenance somatique spécifique par unité de volume et $\{\dot{p}_T\}$ est le taux de maintenance somatique spécifique par unité de surface.

10. 2. 1. 4. *La croissance*

La partie de l'énergie catabolisée à partir de la réserve qui n'est pas utilisée pour la maintenance est allouée à la croissance selon la règle « kappa ».

$$\dot{p}_G = \kappa * \dot{p}_C - \dot{p}_S$$

L'évolution du volume structurel V est dépendante de \dot{p}_G et des coûts de la croissance spécifique au volume $[E_G]$. Cela correspond à combien coûte une unité de biomasse en termes de croissance :

$$\frac{d}{dt}V = \frac{\dot{p}_G}{[E_G]}$$

10. 2. 1. 5. *Maturation et reproduction*

Le taux de maintenance de la maturité \dot{p}_J correspond à l'utilisation des réserves pour alimenter la maintenance de la régulation des systèmes et de défense (système immunitaire). \dot{p}_J est proportionnel au niveau de maturité E_H de l'individu.

$$\dot{p}_J = \dot{k}_j * E_H$$

où \dot{k}_j représente le taux unitaire de maintenance de maturité.

Dans la théorie DEB, le niveau de maturité E_H est mesuré en termes d'énergie utilisée pour augmenter le niveau de complexité d'un organisme (Figure 10-2). Généralement, il y a trois stades de vie : (1) l'embryon qui ne se nourrit pas seul (2) le juvénile qui se nourrit seul, mais ne se reproduit pas (3) et l'adulte qui se nourrit seul et se reproduit. Les transitions peuvent s'effectuer soit en fonction de l'âge ou de la taille de l'organisme, c'est pourquoi la théorie DEB utilise la maturité (Figure 10-2).

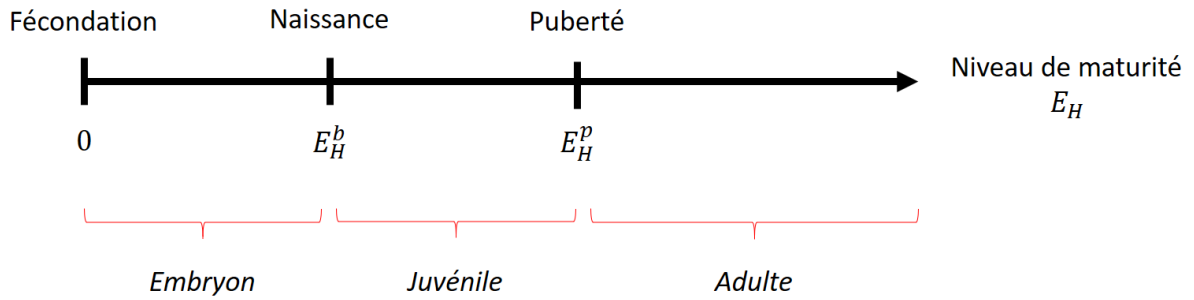


Figure 10-2. Evolution du niveau de maturité d'un individu en fonction des stades de développement, selon Kooijman (2010).

Si le niveau de maturité E_H est inférieur à la maturité à la puberté E_H^p , alors la dynamique du niveau de maturité $dE_H/dt = \dot{p}_R$ et la dynamique de la reproduction $dE_R/dt = 0$. Lorsque l'individu passe du stade juvénile au stade adulte, c'est-à-dire que $E_H = E_H^p$, alors $dE_H/dt = 0$ et $dE_R/dt = \dot{p}_R * \kappa_R$ avec κ_R représentant l'efficacité de la reproduction. En d'autres termes, quand l'organisme devient adulte, \dot{p}_R est utilisé pour la reproduction et non plus pour la maturation. La formule pour le calcul de \dot{p}_R est :

$$\dot{p}_R = (1 - \kappa) * \dot{p}_C - \dot{p}_J$$

L'énergie stockée dans le E_R est transformée en réserve des œufs, ce qui donne la réserve initiale d'énergie pour le nouvel embryon.

10. 2. 2. L'environnement

Dans le cas des palourdes japonaises, les facteurs environnementaux prépondérants sont la température de l'eau et la concentration en nourriture (Le Treut, 1986 ; Gouletquer *et al.*, 1989 ; Flye Sainte Marie, 2007 ; Dang, 2009). Dans notre modèle, ces deux facteurs sont pris en compte et modifient l'ensemble des taux qui sont reconnaissables par les « $\dot{}$ » dans la symbologie de Kooijman (2010) - exemple [\dot{p}_M] (Tableau 10-1).

10. 2. 2. 1. La température de l'eau

La température de l'eau est le facteur clé de la biologie de la palourde qui influence la croissance, la reproduction ainsi que l'alimentation (Le Treut, 1986 ; Gouletquer *et al.*, 1989).

La température saisonnière T (°C) a été simulée au temps t en utilisant la formulation sinusoïdale de Melià *et al.* (2004) :

$$T(t) = f * \sin\left(\frac{2\pi}{365}(t + h)\right) + g$$

où $f = 12,49^\circ\text{C}$ (variation maximale de la température), $h = 81,5$ jours (phase) et $g = 16,81^\circ\text{C}$ (température moyenne annuelle). Ces coefficients ont été déterminés par des données horaires *in situ* dans l'étang de Berre pendant les périodes de janvier 2019 à mai 2020 ^[52] (Figure 10-3).

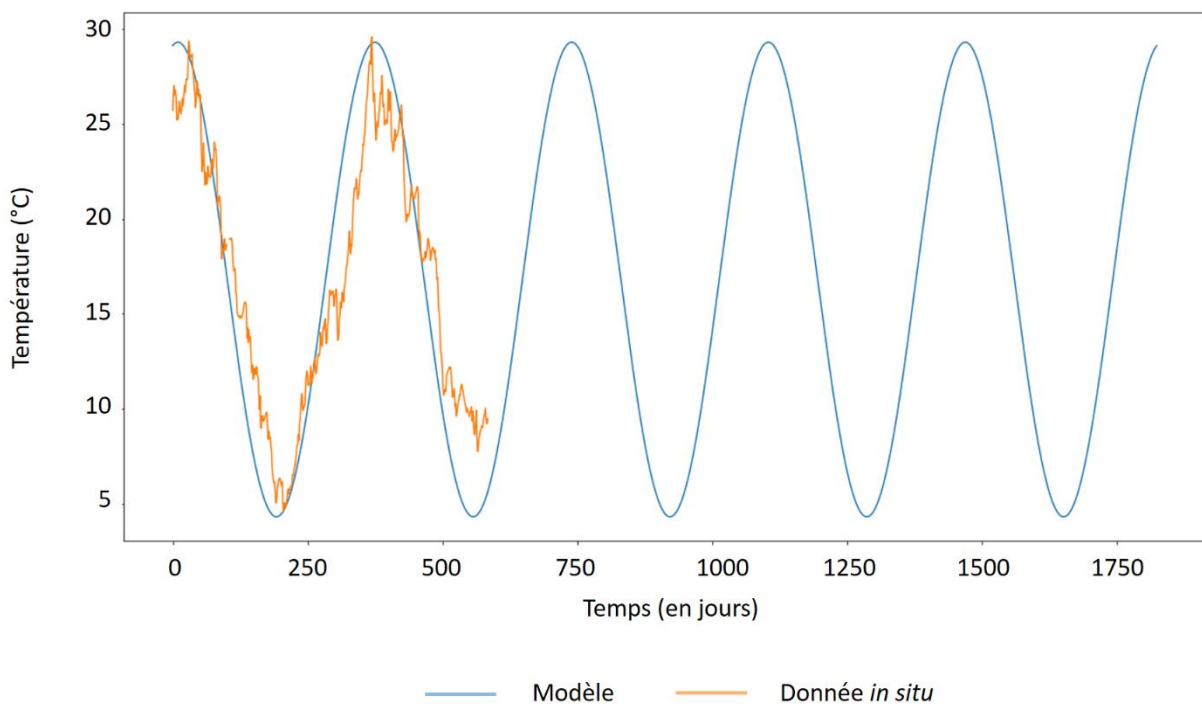


Figure 10-3. Calibration de la fonction de température $T(t)$ (courbe bleue) en fonction des données *in situ* dans l'étang de Berre (courbe orange).

Les taux métaboliques dépendent de la température du corps qui dans le cas d'animaux benthiques, dépendent de la température de l'eau (Kooijman, 2010). La théorie DEB assume que ces taux métaboliques suivent les mêmes règles (Kooijman, 2010). Chaque taux

^[52] Ces données en continu sont issues de la sonde de température installée près du dispositif expérimental permettant de suivre la croissance des palourdes, dans le site de Massane (CHAPITRE 4)

métabolique \dot{k} est recalculé en fonction de la température T en utilisant la formule de la température d'Arrhenius (en Kelvin) :

$$\dot{k}(T) = \dot{k}_1 \exp\left(\frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T}\right) \left[1 + \exp\left(\frac{T_{AL}}{T} - \frac{T_{AL}}{T_L}\right) + \exp\left(\frac{T_{AH}}{T_H} - \frac{T_{AH}}{T}\right) \right]$$

La signification des paramètres est dans le Tableau 10-2.

Tableau 10-2. Paramètres pour la correction de la température d'Arrhenius. Notation d'après Kooijman (2010). Références : [1] Cette thèse [2] Flye Sainte Marie (2007) [3] van der Veer et al. (2006)

Symbole	Valeur	Unité	Description	Référence
T_A	6071	K	Température d'Arrhenius (espèce-dépendant)	[2]
T_1	292	K	Température de référence (arbitraire)	[1]
T_H	306	K	Limite supérieure de tolérance	[1]
T_L	278	K	Limite inférieure de tolérance	[1]
T_{AH}	30424	K	Température d'Arrhenius pour le taux de diminution à T_H	[3]
T_{AL}	299859	K	Température d'Arrhenius pour le taux de diminution à T_L	[3]
\dot{k}_1	-	-	Valeur du taux métabolique à la température T_1	-

En dehors de la gamme de tolérance des organismes (définie par les températures T_H et T_L), les taux métaboliques sont réduits: habituellement $T_{AH} \gg T_{AL} \gg T_A$ (Kooijman, 2010). D'après van der Veer *et al.* (2006), les températures T_H et T_L représentent les températures où 69 % des enzymes sont actives.

L'augmentation de la température de l'eau entraîne une augmentation des taux métaboliques. En conséquence, il y a moins d'énergie pour grandir ce qui provoque une diminution de la taille ultime L_∞ . Dans notre modèle, deux paramètres sont notés comme dépendant de la température de l'eau : $\{\dot{p}_{Am}\}$ et $[\dot{p}_M]$ qui influent respectivement sur le taux d'assimilation \dot{p}_A et sur le taux de maintenance somatique \dot{p}_S (Bacher & Gangnery, 2006).

10. 2. 2. 2. La nourriture

Les palourdes japonaises sont des filtreurs (Flye Sainte Marie, 2007). Habituellement, la concentration de chlorophylle est utilisée comme proxy de la nourriture.

Les données sur la concentration en chlorophylle a de janvier 2012 à décembre 2019 ^[53] ont été moyennées par mois (moyenne de l'ensemble des stations à la surface et au fond). Ces données ont ensuite été interpolées pour avoir des données journalières (courbe orange - Figure 10-4). Le but est, comme pour la température de l'eau, d'avoir des données de chlorophylle a en continu puisque le modèle tourne sur un temps en continu. La fonction qui permet de déterminer la concentration en nourriture X en fonction du temps t et qui est ajustée aux données journalières *in situ* est donnée par :

$$X(t) = b * \exp \left(a * \cos \left[\frac{2\pi}{365} (t + \varphi) \right] \right) + c$$

Avec $a = 1,2$; $b = 2,6 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$; $c = 3 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ et $\varphi = 110$ jours (phase).

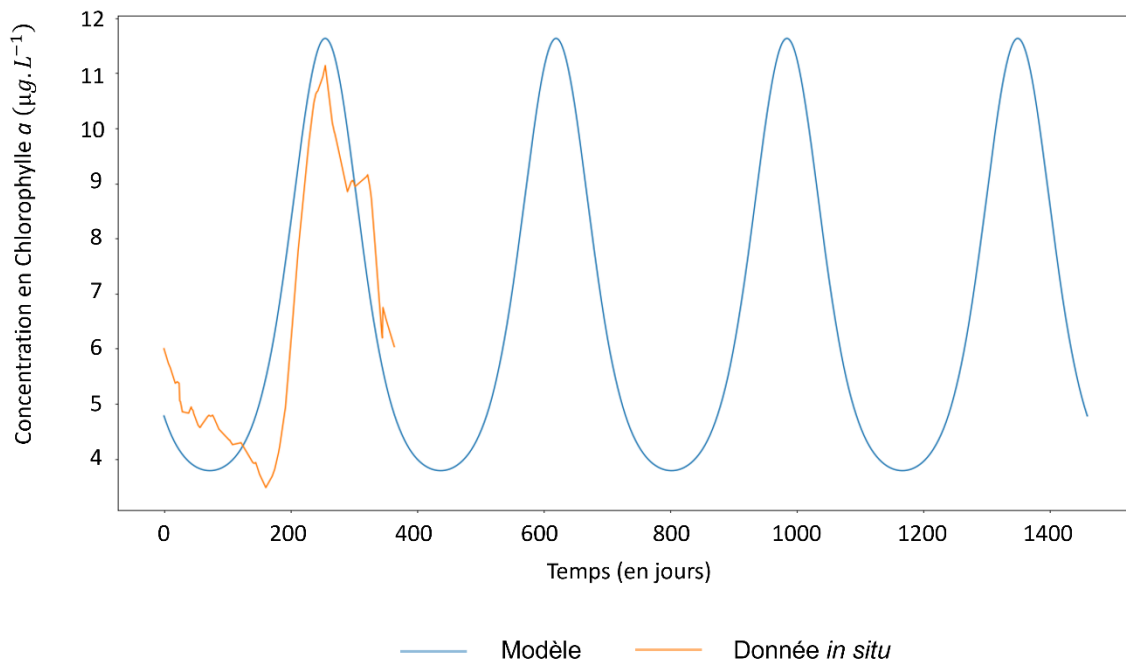


Figure 10-4. Calibration de la fonction de la chlorophylle a $X(t)$ (courbe bleue) en fonction des données *in situ* dans l'étang de Berre (courbe orange).

^[53] L'Observatoire du Milieu porté par le Gipreb a pour vocation de suivre les données environnementales dans l'étang de Berre, notamment les paramètres hydrologiques (température, salinité et oxygène dissous, chlorophylle a et matière en suspension). Ces paramètres sont relevés mensuellement depuis 1994 sur 10 stations. Les données de chlorophylle a utilisées pour calibrer le modèle sont issues de ces suivis temporels.

10. 2. 3. Les sorties du modèle individuel

Les sorties du modèle individuel DEB représentent l'état biologique moyen d'une palourde. Les données du modèle peuvent ainsi être comparées aux données observées *in situ*.

D'après le modèle, il faut 198,03 jours pour qu'elles atteignent la longueur de 20 mm, qui correspond à la maturité sexuelle ; et 360,05 jours pour mesurer 30 mm, taille minimale de capture pour la pêche ^[54]. Nos mesures *in situ* montrent que les palourdes ont besoin de 210,83 jours pour atteindre 20 mm et de 470,89 jours pour 30 mm (CHAPITRE 4). Le modèle estime assez bien le temps nécessaire aux palourdes pour arriver à la maturité sexuelle, en revanche il y a une grosse différence pour la taille minimale de capture pour la pêche. Une hypothèse qui pourrait expliquer cette variation est due au fait que les expériences de croissance se sont déroulées sur le site de Massane (Figure 1-1 ; CHAPITRE 4). Ce site est le premier à recevoir les flux d'eau douce venant de la centrale hydroélectrique d'EDF, ce qui implique des variations de salinités plus importantes par rapport aux restes de l'étang. Or, le modèle DEB n'est pas spatialisé, il correspond à l'ensemble de l'étang de Berre. De plus, le modèle ne prend pas en compte les autres paramètres environnementaux susceptibles d'influencer leur vitesse de croissance tels que la salinité et l'oxygène (Le Treut, 1986 ; Choi & Waki, 2016). Enfin, lors des expériences de croissances, la taille maximale des palourdes retrouvées vivantes dans les cages était de 42,91 mm (CHAPITRE 4). L'absence de données de croissance pour les palourdes supérieures à 43 mm implique un biais dans le modèle de von Bertalanffy (VBGF) issu des cages, et explique cette différence de plateau entre la courbe de croissance issue du modèle et celle issue de l'expérience de croissance (Figure 10-5).

Il est possible de faire correspondre la courbe de croissance issue du modèle DEB (courbe noire - Figure 10-5) à celle issue des expériences *in situ* (courbe grise - Figure 10-5). Pour cela, il suffit de diminuer la valeur de deux paramètres venant de la bibliographie (Flye Sainte Marie *et al.*, 2019) : le taux d'assimilation maximale spécifique par unité de surface $\{\dot{p}_{Am}\}$ et les coûts de la croissance spécifique au volume $[E_G]$. Ces paramètres passent alors de $\{\dot{p}_{Am}\} = 240$ à $162,5 J.cm^{-2}.d^{-1}$ et $[E_G] = 50$ à $20 J.cm^{-3}$. Néanmoins, pour la suite de

^[54] Arrêté du 29 janvier 2013 modifiant l'arrêté du 26 octobre 2012

l'exploitation du modèle, les valeurs issues de Flye Sainte Marie *et al.* (2019) seront conservées afin d'avoir une vision plus réaliste de la croissance des palourdes dans l'étang de Berre.

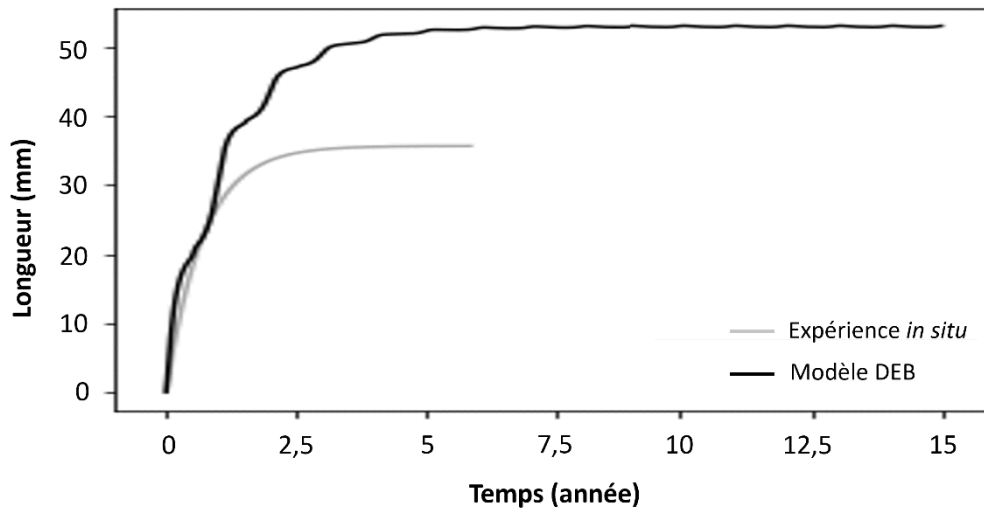


Figure 10-5. Courbe de croissance des palourdes japonaises dans l'étang de Berre issus des données *in situ* (gris) et du modèle (noir). Voir le texte ci-dessus pour une description des hypothèses expliquant la différence entre le modèle DEB et les données acquises *in situ*.

Le taux de reproduction r est le nombre d'œufs moyen par jour produit par une palourde ayant atteint la maturité sexuelle. Ce r dépend de la longueur des palourdes puisqu'il existe une relation exponentielle entre la taille de l'adulte et le nombre d'œufs produits (Ivell, 1981 *in* Dang, 2009). D'après le modèle DEB, pour les palourdes mesurant entre 20 et 30 mm, il est estimé à $r_{a1} = 809,31$ œufs par jour ; et pour les individus mesurant plus de 30 mm, il est estimé à $r_{a2} = 819,36$ œufs par jour. Ces deux nombres (r_{a1} et r_{a2}) correspondent aux nombres d'œufs viables produits par jour et qui deviendront tous des larves vivantes – il n'y a pas de mortalité appliquée à la reproduction dans notre modèle. Dans l'étang de Berre, la reproduction est continue entre mars et octobre soit 8 mois (CHAPITRE 3). Par déduction, sur une période de 8 mois, le nombre d'œufs viables produits par palourdes d'après le modèle est entre 197 472 et 199 924. Ces résultats sont cohérents avec la littérature. En effet, d'après Park & Choi (2004), le nombre total d'œufs produits par reproduction est entre 0,94 et 11,8 millions avec une moyenne autour de 4,15 millions par palourdes. Avec un taux de survie des œufs en larves d'environ 2 % (Bidegain *et al.*, 2013 ; Ghezzi *et al.*, 2018), le nombre d'œufs viables est compris entre 18 800 et 236 000 d'après la littérature.

10. 3. Le modèle de population

10. 3. 1. La structure du modèle

Le modèle de population considère 3 classes de tailles de palourdes : (1) **J** les palourdes immatures sexuellement c'est-à-dire les juvéniles, entre 0 et 19,99 mm (CHAPITRE 3) (2) **A1** les adultes non exploités entre 20 et 29,99 mm (3) et **A2** les adultes exploités par la pêche, c'est-à-dire les palourdes mesurant plus de 30 mm^[55] (Figure 10-6).

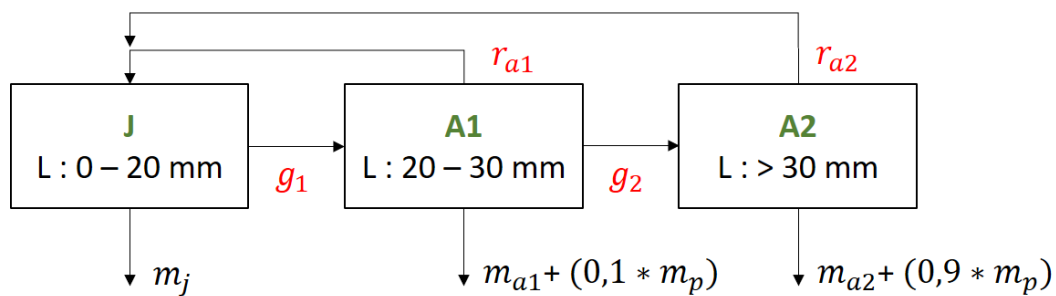


Figure 10-6. Schéma du modèle de population, avec en rouge : les paramètres issus du modèle individuel DEB ; et en noir : les paramètres issus de la présente thèse (CHAPITRE 5 et CHAPITRE 8). g correspond au taux de croissance de chaque classe de taille ; r le taux de reproduction ; m le facteur de mortalité naturelle ; et m_p le facteur de mortalité lié à la pêche.

Le transfert entre les différentes classes de tailles g correspond au taux de croissance de chaque classe de tailles. Ce taux de croissance a été calculé à partir de l'évolution en taille selon le modèle individuel DEB (PARTIE 10. 2) en utilisant les données *in situ* de l'étang de Berre en fonction de l'environnement (température et chlorophylle a). Malgré les différences statistiques observées, les taux de croissances entre les saisons étaient très proches (Tableau 4-1 ; Figure 4-5). Ainsi, pour le modèle et dans un but de simplification des paramètres, le taux de croissance sera considéré comme constant tout au long de l'année. Pour le passage entre les juvéniles et les adultes non exploités, le taux de croissance g_1 est égal à $5,05 \cdot 10^{-3} \text{ jours}^{-1}$ et pour le passage entre les deux classes adultes g_2 est égal à $6,17 \cdot 10^{-3} \text{ jours}^{-1}$.

^[55] Arrêté du 29 janvier 2013 modifiant l'arrêté du 26 octobre 2012

Le taux de reproduction r est le nombre d'œufs moyens produits par jour par une palourde de la classe de taille 20-30 mm ou supérieure à 30 mm, issus des simulations du modèle individuel DEB. Pour les adultes non exploités, il est estimé à $r_{a1} = 809,31$ œufs par jour et celui des adultes exploités à $r_{a2} = 819,36$ œufs par jour.

Le facteur de mortalité naturelle m est issu des données sur le taux de mortalité *in situ* (Z - CHAPITRE 5) et comprend la mortalité liée à la sénescence, les maladies et la prédation (Caill-Milly, 2012) Le taux de mortalité des juvéniles est évalué à $m_j = 6,38/365 \text{ jour}^{-1}$, celui des adultes non exploités à $m_{a1} = 2,139/365 \text{ jour}^{-1}$ et celui des adultes exploités à $m_{a2} = 2,854/365 \text{ jour}^{-1}$.

Pour les adultes, l'effet de la pêche est sous la forme d'un facteur de mortalité supplémentaire m_p . Ce facteur est défini selon les différents scénarios de gestion utilisés pour le modèle (PARTIE 10. 4. 2). Une certaine tolérance est acceptée lors des contrôles sur la taille minimum de capture (DDTM, *com. pers.*), la maille est de 30 mm \pm 10 %. Ainsi, la pression de pêche peut s'appliquer sur les palourdes mesurant moins de 30 mm. Dans le modèle, cela se traduit par une fraction de 10 % de m_p alloué aux **A1**, et le reste, soit 90 % de m_p , affecté aux **A2**.

En matière de gestion de pêche, l'état du peuplement des palourdes se décrit plus en biomasse qu'en termes d'effectif. Pour estimer leur biomasse, il est nécessaire d'attribuer un poids à chaque individu. La relation longueur / poids des palourdes dans l'étang de Berre a été établie en 2017 sur plus de 1 300 individus (M. Mahé, 2017). C'est une relation de type exponentielle : $P = aL^b$ où P représente le poids frais (en g) et L la longueur des palourdes (en millimètre, mm). Les coefficients a et b sont spécifiques à la palourde japonaise dans l'étang de Berre : $P = 0,0002 * L^{3,0579}$ (Figure 10-7). Ainsi, les sorties du modèle seront en biomasse (kg). La biomasse moyenne des juvéniles est estimée à $W_j = 9,52. 10^{-4} \text{ kg}$, celle des adultes entre 20 et 30 mm à $W_{a1} = 4,24. 10^{-3} \text{ kg}$ et celle des adultes exploités à $W_{a2} = 2,82. 10^{-2} \text{ kg}$.

Dans ce modèle, les trois catégories de classes de taille : **J**, **A1** et **A2** évolue conjointement :

$$\frac{d}{dt}J = R - (g_1 + m_j) * J$$

$$\frac{d}{dt} \mathbf{A1} = g_1 * \frac{W_{a1}}{W_j} * J - (g_2 + m_{a1}) * A1 - 0.10 * m_p$$

$$\frac{d}{dt} \mathbf{A2} = g_2 * \frac{W_{a2}}{W_{a1}} * A1 - m_{a2} * A2 - 0.90 * m_p$$

où

$$R = R_{a1} * A1 * e^{-A1/k_{a1}} + R_{a2} * A2 * e^{-A2/k_{a2}}$$

modifié d'après Ricker (1954), avec k_{a1} = biomasse (kg) des adultes **A1** à t_0 et k_{a2} = biomasse (kg) des adultes **A2** à t_0 multiplié par un facteur 100.

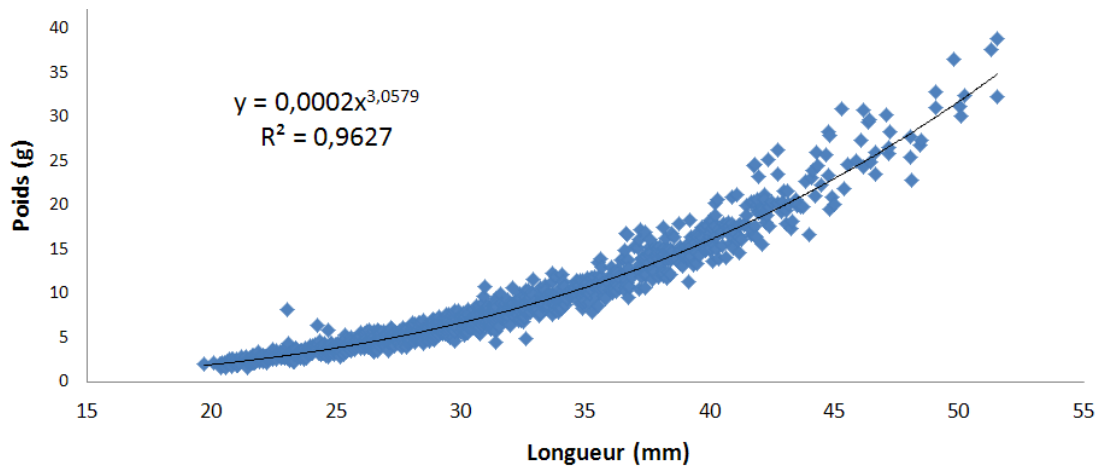


Figure 10-7. La relation longueur – poids des palourdes de l'étang de Berre ($n = 1\,347$) issue de Mahé (2017)

10.3.2. Initialisation des simulations

Les simulations débutent au printemps 2019, en accord avec la première étude de l'état du peuplement à l'échelle de l'étang, entre 0 et 5 m de profondeur (CHAPITRE 6). Le modèle se base sur la biomasse en palourdes en fonction de la zone cible sélectionnée : (1) l'ensemble de l'étang entre 0 et 5 m (2) la bordure côtière de l'étang entre 0 et 2 m (3) la zone de Jaï Bord (JB) (4) la zone de Sud-Ouest Bord (SB), etc. L'état zéro de **J**, **A1** et **A2** dépendent donc de la zone d'intérêt.

Dans un premier temps, le modèle tourne sur 100 ans pour se stabiliser. Ensuite, les données sur la biomasse de **J**, **A1** et **A2** sont moyennées sur la dernière année de simulation et considérées comme un état zéro avant l'ouverture de la pêche. Les valeurs pour la pression de pêche dépendent des scénarios définis dans la partie suivante.

10. 4. Utilisation du modèle de gestion

10. 4. 1. Comparaison du modèle avec les données *in situ*

Pour s'assurer que le modèle était proche de la réalité, un scénario en 3 phases a été créé. En effet, la pêche à la palourde japonaise dans l'étang de Berre n'a pas été linéaire. De février à septembre 2018, les pêcheurs étaient 95 et pouvaient pêcher 40 kg de palourdes par jour ouvré^[49]. À la suite de la crise écologique de 2018 (Mayot *et al.*, 2020), la pêche a été fermée de septembre 2018^[50] à mars 2020. Enfin, depuis mars 2020, les pêcheurs professionnels, au nombre de 78, peuvent pêcher 25 kg de palourdes, 3 jours par semaine (lundi, mercredi et vendredi) du 15 mars au 31 mai et du 15 octobre au 31 décembre^[51]. Pour suivre ces changements, un scénario en 3 phases a été construit (1) pendant 1 an, la pêche est autorisée selon les modalités de 2018 (2) pendant 2 ans, la pêche est interdite, pour reconstruire l'arrêt de la pêche entre septembre 2018 et mars 2020 (3) puis pendant 10 ans, la pêche est autorisée selon les modalités de 2020.

Les sorties de cette modélisation ont été comparées aux données d'évaluation de l'état du peuplement de palourdes *in situ*. Ces campagnes *in situ* ont été menées régulièrement : mai 2019, décembre 2019, juin 2020, septembre 2020, février 2021 et juin 2021 (M. Mahé, Mayot *et al.*, 2020 ; Mayot *et al.*, 2021).

Il apparaît que pour chaque classe de taille, le modèle représente bien les données observées *in situ* en 2019 pour les juvéniles et les adultes A2 (Figure 10-8). Le modèle semble surestimer les valeurs de biomasse en 2019 pour les adultes A1. Pour l'année 2020, et pour chaque classe de taille, la biomasse est surestimée par le modèle par rapport aux données *in situ*. En ce qui concerne l'année 2021, pour toutes les classes de taille, le modèle sous-estime grandement la quantité présente dans l'étang de Berre.

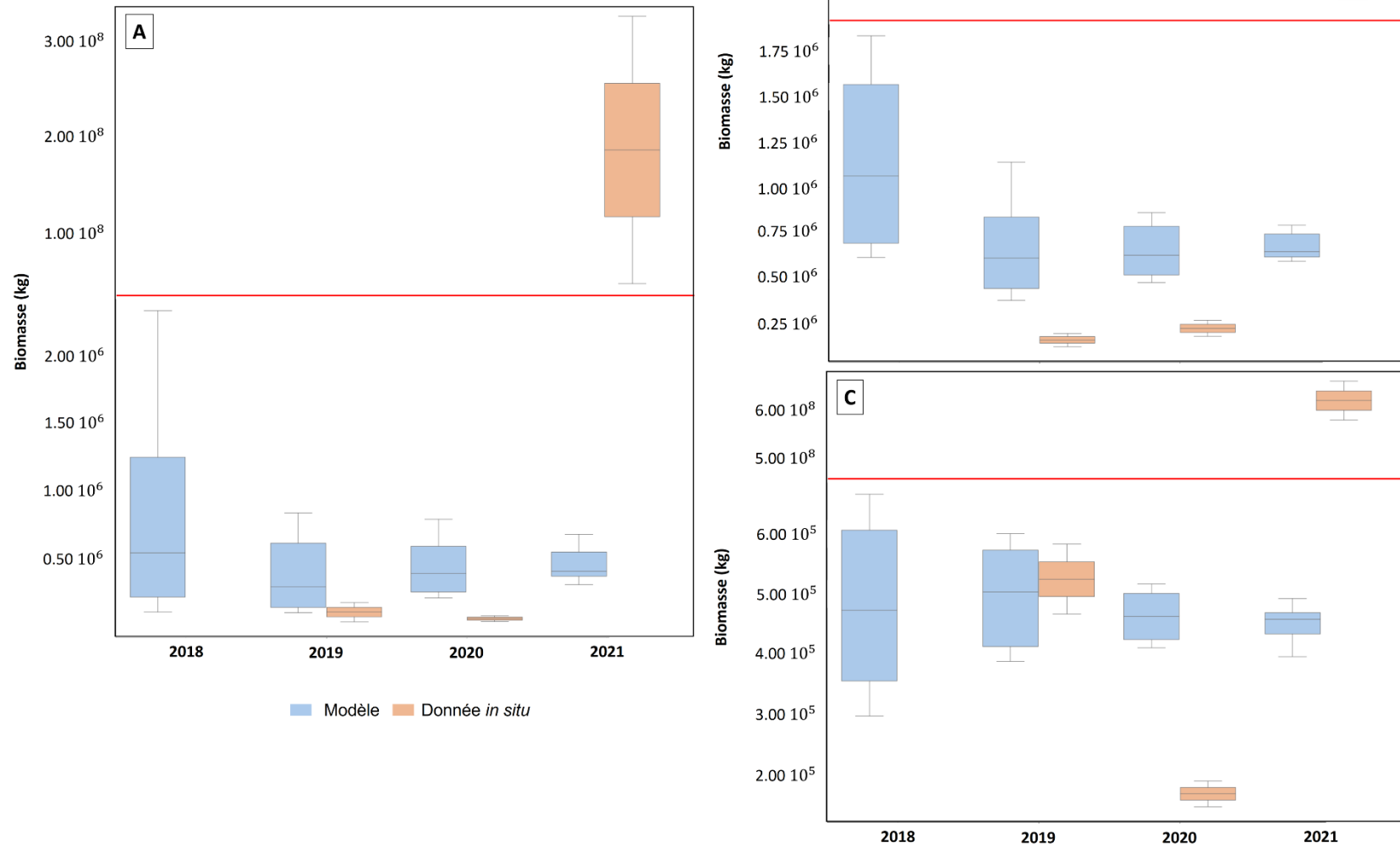


Figure 10-8. Comparaison entre les sorties du modèle et les données in situ en termes de biomasse totale (kg) en fonction des années et des classes de tailles : (A) Juvénile - J (B) Adulte entre 20 et 30 mm - A1 (C) Adulte supérieur à 30 mm - A2. Attention, au changement de la puissance de 10 de la biomasse marqué par le trait horizontal rouge.

10. 4. 2. Les scénarios de simulation issus du COPIL pêche

Le modèle a été utilisé pour illustrer des scénarios de pêche professionnelle sous différentes mesures de gestions discutées lors des COPIL.

La mortalité en raison de la pêche a été déclinée selon le type : professionnelle ou de loisir, puisque des mesures de gestion différentes s'appliquent à ces deux pratiques (Tableau 10-3). Les différents scénarios appliqués étaient (S1) pas d'action de pêche (S2) présence d'une pêche de loisir selon la réglementation en vigueur ^[56] : un quota de 2 kg par personne pour une pratique les week-ends (samedi et dimanche) ainsi que les jours fériés. La pêche est sur deux périodes, entre le 15 mars et le 31 mai et entre le 15 octobre et le 31 décembre. Afin d'alléger le modèle, les périodes de pêche seront considérées entre le 1^{er} mars et le 31 mai, puis entre le 1^{er} octobre et le 31 décembre (S3) le scénario S2 avec l'ajout de la pêche professionnelle selon les mesures de managements actuelles, à savoir : les pêcheurs professionnels (au nombre de 78) peuvent pêcher 3 jours par semaine (lundi, mercredi et vendredi) avec un quota de 25 kg par personne. La pêche est sur deux périodes, entre le 15 mars et le 31 mai et entre le 15 octobre et le 31 décembre. Afin d'alléger le modèle, les périodes de pêche seront considérées entre le 1^{er} mars et le 31 mai, puis entre le 1^{er} octobre et le 31 décembre.

Le souhait des pêcheurs était de garder ces périodes de pêche (entre mars et mai ; et entre octobre et décembre). D'après leurs représentants, les ventes sont plus intéressantes entre octobre et décembre dû aux fêtes de fin d'année, puis sont quasi nulles en janvier et février. Pendant la période estivale, cela évite un conflit d'usage avec les pêcheurs de loisir. Les autres scénarios testés par le modèle vont donc être sur les mêmes périodes en termes de date (S4) un quota de 50 kg par jour et par pêcheur professionnel (S5) un quota de 50 kg par jour et par pêcheur et un nombre de licences réduites à 20 correspondants aux monométiers. Les monométiers sont ceux qui pêchent exclusivement de la palourde japonaise (W. Tillet, Premier prud'homme, *com. pers.*) (S6) une pêche autorisée tous les jours de la semaine (5 jours par semaine au lieu de 3 dans les scénarios précédents) pour les 20 monométiers avec un quota de 25 kg et par pêcheur.

^[56] Mesure en vigueur au moment de la rédaction de cette thèse - Arrêté n° R93-2020-04-06-001 du 6 avril 2020

Tableau 10-3. Les scénarios décidés en COPIL et testés avec le modèle de gestion

Scénarios	Pêche de loisir				Pêche professionnelle			
	Nombre	Quota	Mois	Jour	Nombre	Quota	Mois	Jour
S1	0	0	-	-	0	0	-	-
S2	15	2	3, 4, 5, 10, 11, 12	Samedi et dimanche	0	0	-	-
S3	15	2	3, 4, 5, 10, 11, 12	Samedi et dimanche	78	25	3, 4, 5, 10, 11, 12	Lundi, mercredi et vendredi
S4	15	2	3, 4, 5, 10, 11, 12	Samedi et dimanche	78	50	3, 4, 5, 10, 11, 12	Lundi, mercredi et vendredi
S5	15	2	3, 4, 5, 10, 11, 12	Samedi et dimanche	20	50	3, 4, 5, 10, 11, 12	Lundi, mercredi et vendredi
S6	15	2	3, 4, 5, 10, 11, 12	Samedi et dimanche	20	25	3, 4, 5, 10, 11, 12	Lundi, mardi, mercredi, jeudi et vendredi

Les scénarios permettent de tester des modalités de pêche différentes pour les pêcheurs professionnels, mais le prélèvement par la pêche de loisir n'est pas concerné. Un facteur de mortalité dû à la pêche de loisir a été ajouté au modèle en utilisant les données du CHAPITRE 8. Comme aucun comptage n'a été effectué sur la période autorisée en 2020^[57], la fréquentation par les pêcheurs de loisir a été estimée, sur la base des données de comptage de mai 2018, le week-end. Pendant cette période, les pêcheurs de loisir étaient en moyenne 15,15 par jour. Ce chiffre est une première base de travail et nécessite d'être amélioré sur les futures versions du modèle. Ainsi, sur les périodes de pêches autorisées^[51], la fréquentation par la pêche de loisir est estimée à 15 pêcheurs par jour avec un prélèvement de 2 kg par pêcheur.

Enfin, sur demande des représentants des pêcheurs professionnels, une estimation du prélèvement de palourdes par braconnage a été effectuée. Ce chiffre est bien évidemment très approximatif. Généraliser un volume de capture ne permet pas de refléter l'ensemble de

^[57] Confinement du 16 mars au 11 mai 2020 - Décret n°2020-260 du 16 mars 2020, Décret n°2020-384 du 1er avril 2020 et Décret n°2020-545 du 11 mai 2020. Puis confinement du 29 octobre au 15 décembre 2020 – Décret n°2020-1310 du 29 octobre 2020 et <https://www.vie-publique.fr/en-bref/277391-covid-19-couvre-feu-18-heures-partir-du-16-janvier> (consulté le 21 janvier 2021).

ce phénomène qui est, par nature, dissimulé. Avec ce principe, se servir des données de contrôle par les affaires maritimes ne semblait pas pertinent (DDTM, *com. pers.*). Le choix a été fait d'utiliser les données de comptage lors des périodes interdites ^[50, 51]. L'estimation de la pression de braconnage est 19 % par rapport aux pratiques de pêche légale (CHAPITRE 8). Ce chiffre est certainement une estimation basse, mais il permet une première approche. Il a été également intégré au modèle sous la forme d'un facteur de mortalité.

Les résultats des scénarios (Tableau 10-3) semblent montrer que les scénarios S1 et S2 sont équivalents en termes d'évolution de J, A1 et A2 (Figure 10-9). Le scénario présentant le plus de variations négatives et positives est le scénario S4. Les scénarios S5 et S6 montrent des similitudes dans les changements des catégories de taille des palourdes. Pour le scénario S3, ces variations semblent se situer entre celles du scénario S4 et celles des scénarios S5 et S6.

En observant le bilan en biomasse totale (toute classe de taille confondue) par année (Figure 10-10), le scénario S4 se détache des autres. Il semble avoir la plus forte variation autour de la médiane par rapport aux autres scénarios.

10. 4. 3. Influence de la saison

Une des interrogations des membres du COPIL était de savoir si la saison de pêche pouvait influencer sur l'état du peuplement de palourdes. Afin de vérifier cette hypothèse, le scénario S3 a été utilisé (i.e. la réglementation en vigueur) où les licences de pêche professionnelle sont au nombre de 78 avec un quota de 25 kg par jour et par pêcheur (Tableau 10-3). Ce scénario a été décliné en S3.A la pêche est autorisée entre janvier et mars puis entre août et octobre ; S3.B l'ouverture de la pêche est entre février et avril puis entre septembre et novembre ; et enfin S3.C la période de pêche sont entre mars et mai puis entre octobre et décembre (c'est-à-dire la réglementation actuelle).

Il apparait que la saison ne semble pas influencer l'évolution en biomasse de chaque classe de taille (Figure 10-11). Dans ce cas, la pression de pêche semble plus importante que les éventuelles variations liées à la saisonnalité.

10. 4. 4. Influence de la politique de gestion de la pêche

Une dernière interrogation était de savoir si, pour une même pression de pêche à l'année, mais avec des périodes différentes, l'effet sur la population de palourdes était similaire. Pour cela, la pression de pêche du scénario S3 a servi de base. Le nombre de pêcheurs a été conservé lors de ces simulations, puisque les pêcheurs ne souhaitent pas changer ce paramètre.

Plusieurs scénarios ont été testés avec une pression de pêche similaire, à savoir 1 649,90 tonnes sur l'année (+ ou - 1,27 %) (Tableau 10-4): (bleu) le scénario S3 (orange) avec les mêmes mois de pêche que le scénario S3, mais avec une pêche 5 jours par semaine – le quota est alors de 15 kg par pêcheur et par jour de pêche (vert) une pêche autorisée les 12 mois de l'année, 5 jours par semaine, avec un quota de 7,5 kg (rouge) les 78 pêcheurs ont un quota de 12,5 kg, ils peuvent pêcher les 12 mois de l'année, 3 jours par semaine (violet) une pêche autorisée 6 mois dans l'année (en mars, avril, juillet, août, novembre et décembre) avec un quota de 25 kg, 3 jours par semaine (marron) une période identique au scénario précédant (le violet) mais avec une pêche autorisée du lundi au vendredi, avec un quota de 15 kg par jour de pêche.

Tableau 10-4. Les différents scénarios pour tester l'influence de la pression de pêche

Scénarios	Pêche professionnelle				Pression de pêche annuelle en kg (différence par rapport à S3)
	Nombre	Quota	Mois	Jour	
Bleu = S3	78	25	3, 4, 5, 10, 11, 12	Lundi, mercredi et vendredi	1649875,5
Orange	78	15	3, 4, 5, 10, 11, 12	Lundi, mardi, mercredi, jeudi et vendredi	1641521,7 (-0,51 %)
Vert	78	7.5	Tous les mois	Lundi, mardi, mercredi, jeudi et vendredi	1628990 (-1,27 %)
Rouge	78	12.5	Tous les mois	Lundi, mercredi et vendredi	1628991 (-1,27 %)
Violet	78	25	3, 4, 7, 8, 11, 12	Lundi, mercredi et vendredi	1628991 (-1,27 %)
Marron	78	15	3, 4, 7, 8, 11, 12	Lundi, mardi, mercredi, jeudi et vendredi	1628991 (-1,27 %)

D'après la Figure 10-12, il semble que la façon de pêcher influe sur la population de palourdes même en ayant la même pression de pêche annuelle. Ainsi, les scénarios bleu et orange semblent avoir la plus forte influence sur la dynamique de la population de palourdes que les autres scénarios. Dans ces deux scénarios, la pêche est concentrée en 2 périodes de 3 mois. Les autres scénarios semblent exercer une influence moins importante. Les scénarios violet et marron semblent avoir l'influence la moins importante sur la dynamique de la population de palourdes. Ces deux scénarios ont, comme les scénarios bleu et orange, une pêche autorisée seulement sur 6 mois de l'année mais sur 3 périodes de 2 mois chacune

Ces observations se confirment avec le boxplot (Figure 10-13). Les scénarios bleu et orange ont les répartitions les plus fluctuantes en termes de biomasse, alors que les scénarios violet et marron ont des fluctuations autour de la médiane assez faible. Globalement, c'est le scénario marron qui semble avoir les variations de biomasse les plus faibles et avec la médiane la plus importante sur les 10 années de simulations. C'est le scénario qui paraît le plus robuste dans le temps.

D'après ces résultats, il semblerait que la population de palourdes réagit moins lorsque la pêche est plus étalée dans le temps, plutôt que concentrée sur une courte période. À pression de pêche identique, dans le cadre d'une pêche durable, il apparaît plus raisonnable de pêcher sur de longues périodes plutôt que sur de courtes périodes. Néanmoins, une pêche en continu toute l'année (scénario vert et rouge) ne semble pas être le scénario le plus recommandé. D'après ces simulations, la meilleure stratégie semble être de pêcher 6 mois dans l'année, sur 3 périodes de 2 mois chacune et 5 jours par semaine (scénario marron).

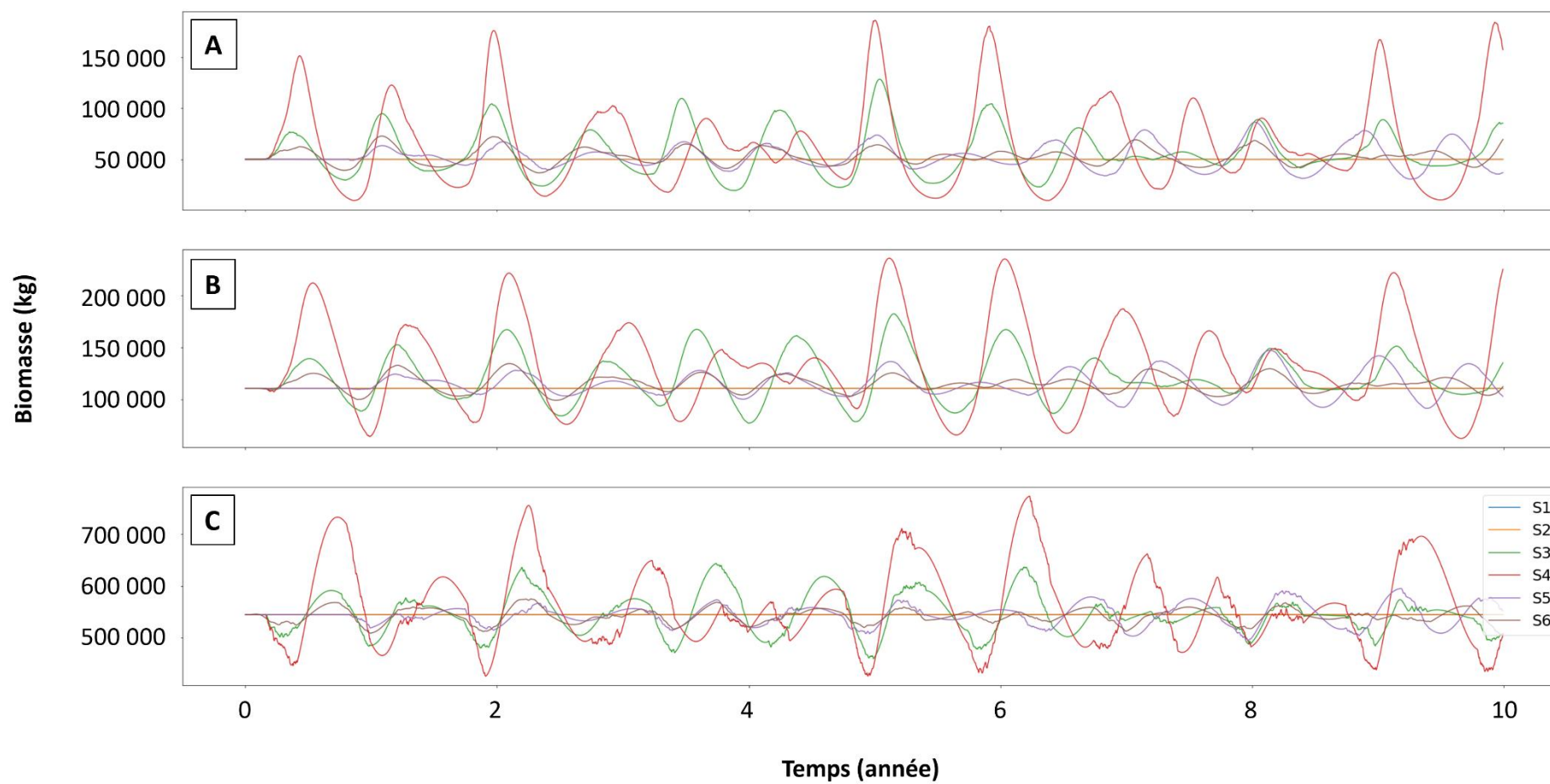


Figure 10-9. Graphique des évolutions de la biomasse (kg) en fonction des différents scénarios de gestion de la pêche professionnelle et des catégories de taille de palourdes (A) Juvénile - J (B) Adulte entre 20 et 30 mm - A1 (C) Adulte supérieur à 30 mm - A2

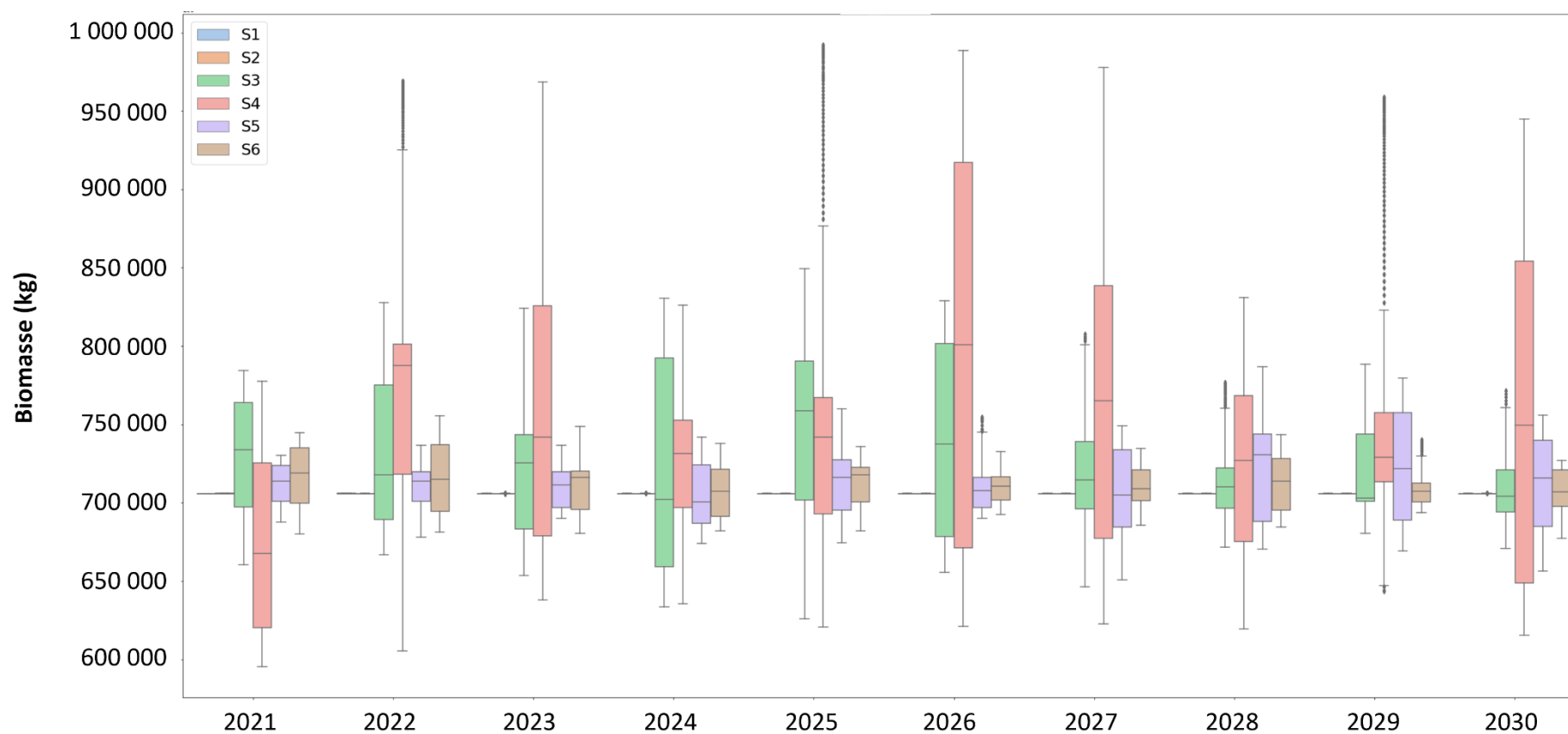


Figure 10-10. Boxplot des évolutions de la biomasse totale (kg) de J, A1 et A2 en fonction des différents scénarios de gestion de la pêche professionnelle.

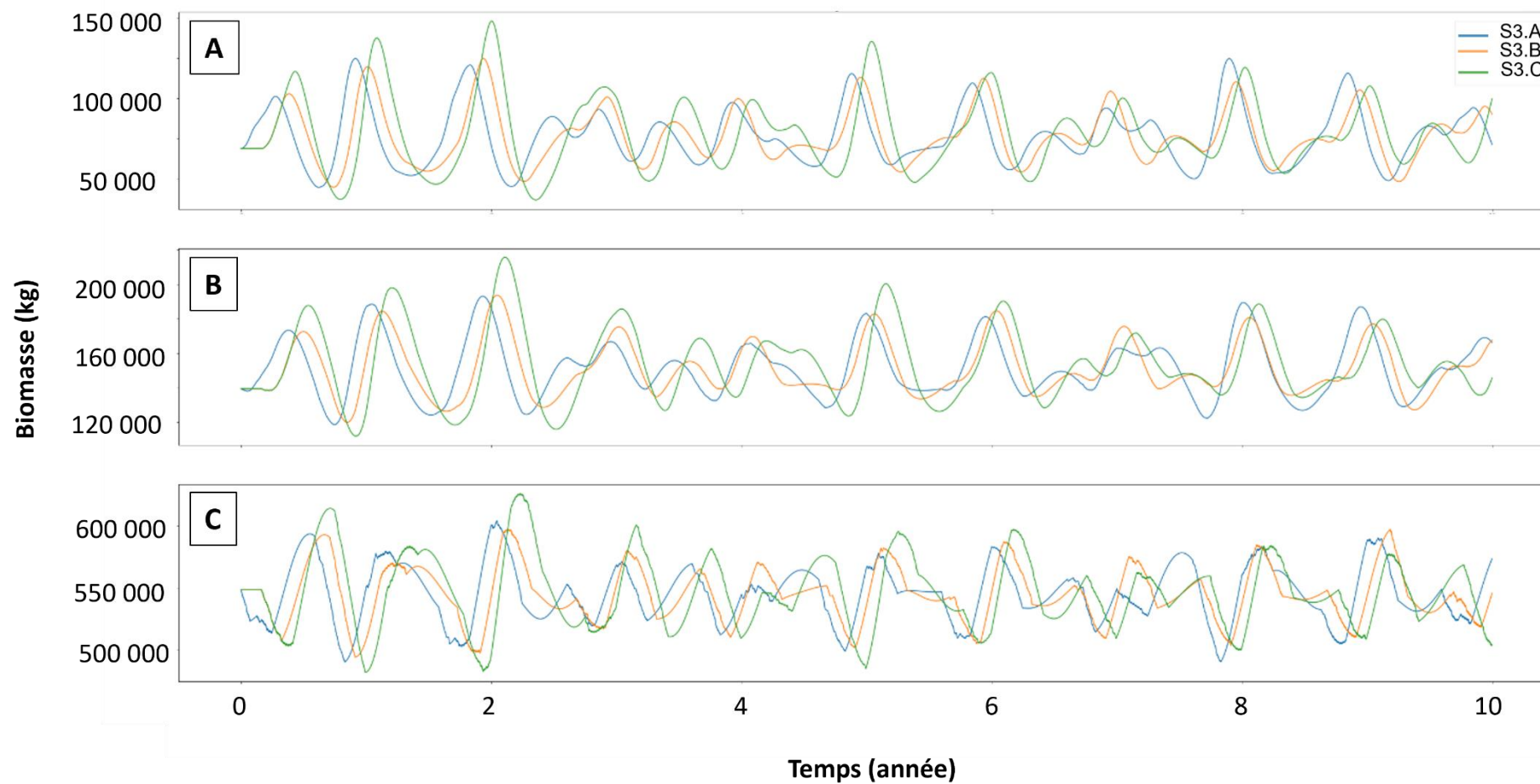


Figure 10-11. Graphique des évolutions de la biomasse (kg) de J, A1 et A2 pour le scénario S3 en fonction des saisons de pêche.

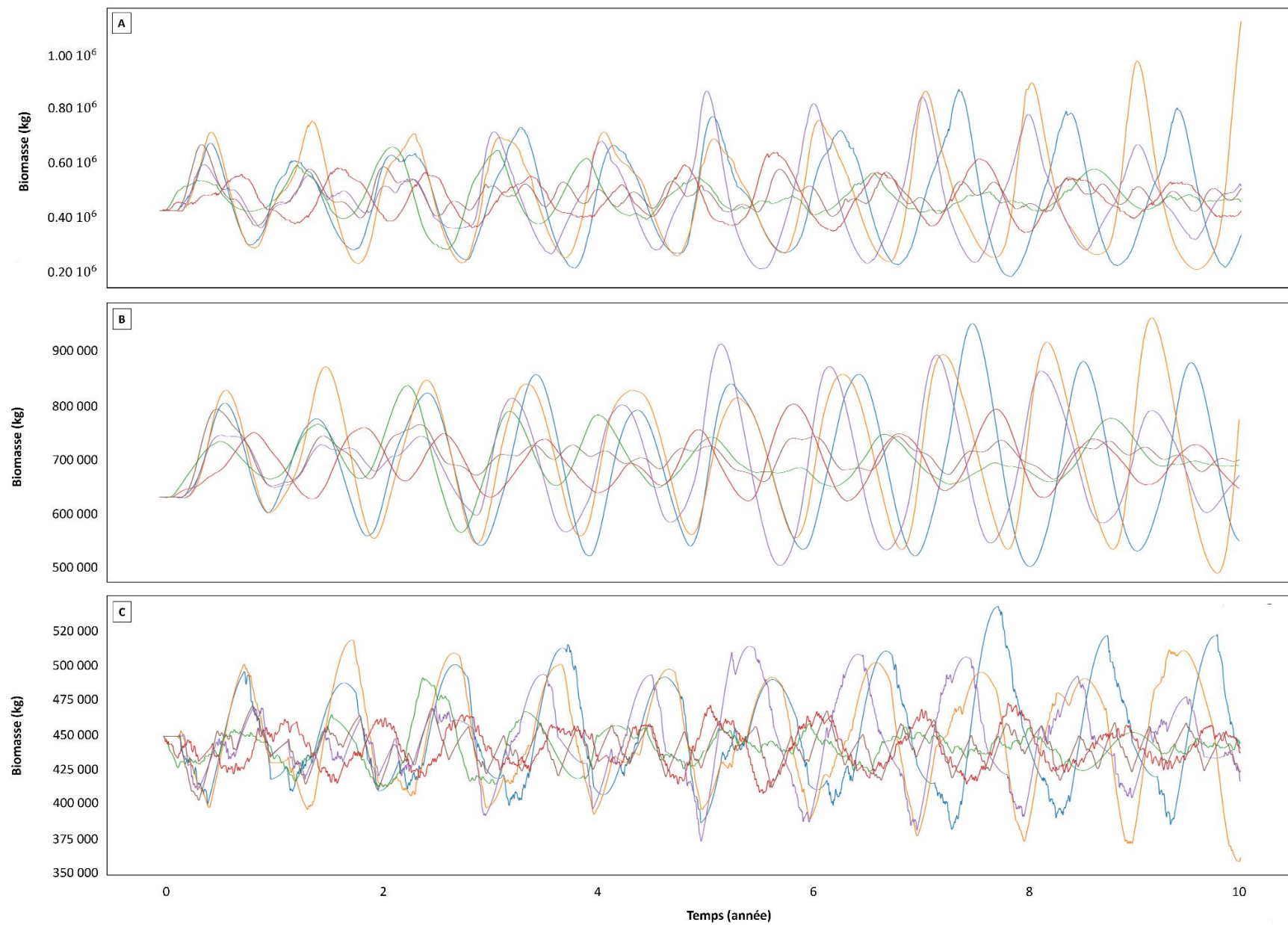


Figure 10-12. Graphique des évolutions de la biomasse (kg) de J, A1 et A2 pour divers scénarios ayant la même pression de pêche que le scénario S3.

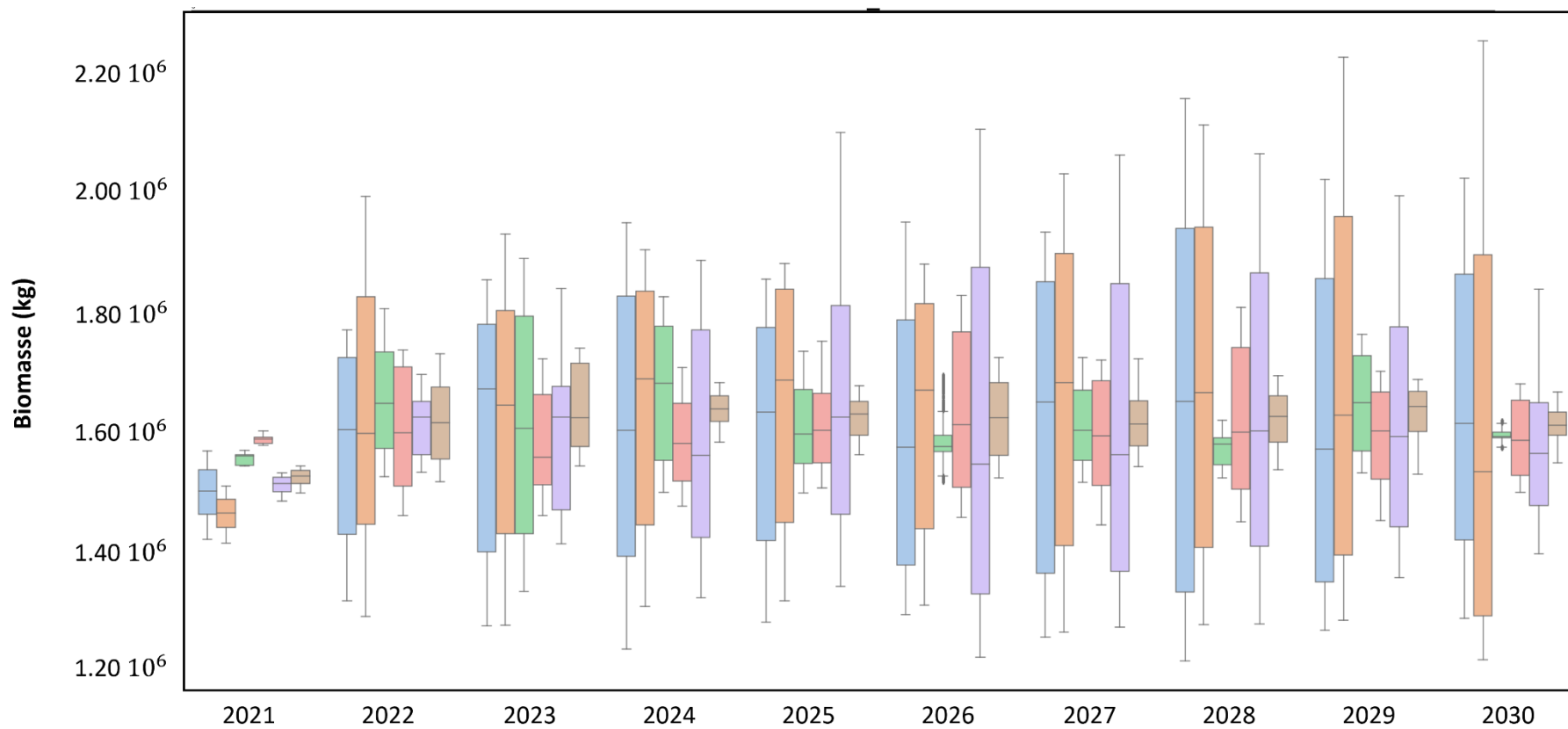


Figure 10-13. Boxplot des évolutions de la biomasse totale (kg) de J, A1 et A2 pour divers scénarios ayant la même pression de pêche que le scénario S3.

10. 5. Discussion

L'objectif de ce modèle de gestion était d'aider à la prise de décision lors du COPIL pour avoir une pêche la plus durable possible. Les résultats du modèle montrent que les scénarios avec des pêcheurs monométiers ont moins d'impact sur la population de palourdes de l'étang de Berre (S5 et S6 - Tableau 10-3, Figure 10-9 et Figure 10-9). Cependant, même si le scénario S4 montre le plus d'impact sur la population de palourdes, il ne semble pas avoir de tendance à la croissance ou au déclin. Ce phénomène peut être expliqué par trois hypothèses :

(1) l'état de la population de palourdes à t_0 dans le modèle correspond aux observations *in situ* du printemps 2019 (M. Mahé, Delanghe *et al.*, 2020) (CHAPITRE 6). À cette époque, la biomasse de palourdes était importante et représentait le deuxième stock français derrière le Bassin d'Arcachon et devant le Golfe du Morbihan (Sanchez *et al.*, 2014).

(2) la croissance rapide des palourdes dans l'étang de Berre par rapport aux autres sites : moins de 7 mois pour atteindre la maturité sexuelle et 1,5 an pour mesurer 30 mm - taille minimale de capture pour la pêche (CHAPITRE 4).

(3) pour l'instant, la mortalité naturelle des palourdes de l'étang de Berre due aux maladies ou à la prédation semble très faible, ce qui contribue au maintien de la population (Mirleau *et al.*, 2020) (CHAPITRE 5).

Ce modèle semble plutôt réaliste puisque les données observées *in situ* sont assez bien retranscrites par le modèle pour l'année 2019 et 2020 (Figure 10-8). Cependant, il faudrait plusieurs années de recul pour le confirmer. La prise en compte de la température et de la concentration en chlorophylle *a* dans l'étang de Berre par le modèle DEB individuel peut permettre de se rapprocher de la réalité du milieu - ces deux paramètres étant des éléments clés pour la biologie de *R. philippinarum* (Le Treut, 1986 ; Flye Sainte Marie, 2007 ; Dang, de Montaudouin, Gam *et al.*, 2010) (CHAPITRE 2). Néanmoins, ce modèle ne prend pas en compte d'autres paramètres comme l'oxygène, la turbidité ou les variations de salinité. Ces paramètres peuvent provoquer d'importantes variations de population, voire de collapse. Par exemple, les crises anoxiques, comme celle survenue en 2018 dans l'étang de Berre (Mayot *et al.*, 2020) a été à l'origine d'une mortalité massive de palourdes – plus de 73 % du stock a disparu (i.e. les palourdes supérieures à 30 mm) (M. Mahé, Delanghe *et al.*, 2020). Cependant, ces crises restent totalement imprévisibles et donc impossibles à intégrer dans un modèle.

Par ailleurs, un autre problème de ce modèle est le taux de braconnage. Il est très difficile, voire irréalisable, d'estimer les quantités prélevées par les braconniers puisque par nature, cette activité est illégale donc cachée. Les braconniers opèrent 24h/24 et 7j/7 à la main, en plongée ou par dragage. En plus de ne pas respecter les périodes de pêche ou les engins, les braconniers ne respectent pas les quotas.

La même remarque pourrait être faite pour la pêche récréative. Bien que des comptages aient été réalisés, il est difficile d'avoir une représentation fidèle de la réalité puisque la pêche sur l'étang de Berre est possible sur ces 75 km de côte. La mortalité liée à la pêche de loisir est donc très probablement sous-estimée.

Le fait que le modèle sous-estime la biomasse pour l'année 2021 (Figure 10-8) pourrait être expliqué par la crise sanitaire du COVID-19. En effet, en 2020, lors des différentes périodes de confinements ou de restriction, les pêcheurs n'ont pas pu aller pêcher (confinement strict entre mars et mai 2020 ^[57]) ou alors ils n'ont difficilement voire pas pu vendre le produit de leur pêche aux restaurateurs (confinement plus souple entre octobre et décembre 2020 ^[57] - W. Tillet, Premier prud'homme, *com. pers.*). Cette hypothèse pourrait être une des raisons de la sous-estimation des données *in situ* par le modèle de gestion. Les prochaines campagnes sur l'état du peuplement de palourdes dans l'étang de Berre pourront donner plus d'éclaircissement.

D'après les simulations faites pour tester l'influence de la saison ou des différents scénarios de pêche pour une même pression de pêche, il apparaît que des périodes de pêche longues sont à privilégier pour avoir un impact moindre sur la population de palourdes. Une pression de pêche forte (quota élevé) sur une courte période a des impacts plus forts sur la biomasse de palourdes que la même pression plus étalée dans le temps (Figure 10-12 et Figure 10-13). Néanmoins, une pêche sur 12 mois ne semble pas être recommandée, puisque la pression de pêche (même si le quota est assez faible) est continue tout au long de l'année. L'alternative qui apparaît la moins impactante pour la population de palourdes est une pêche sur 6 mois dans l'année, sur 3 périodes de 2 mois chacune et 5 jours par semaine. Il est important de noter que le modèle suppose une reproduction continue tout au long de l'année or, *in situ*, la période de reproduction est de mars – avril à septembre – octobre. Il faudrait temporaliser la reproduction dans le modèle afin d'affiner les observations issues sur les périodes de pêche recommandées.

CONCLUSION

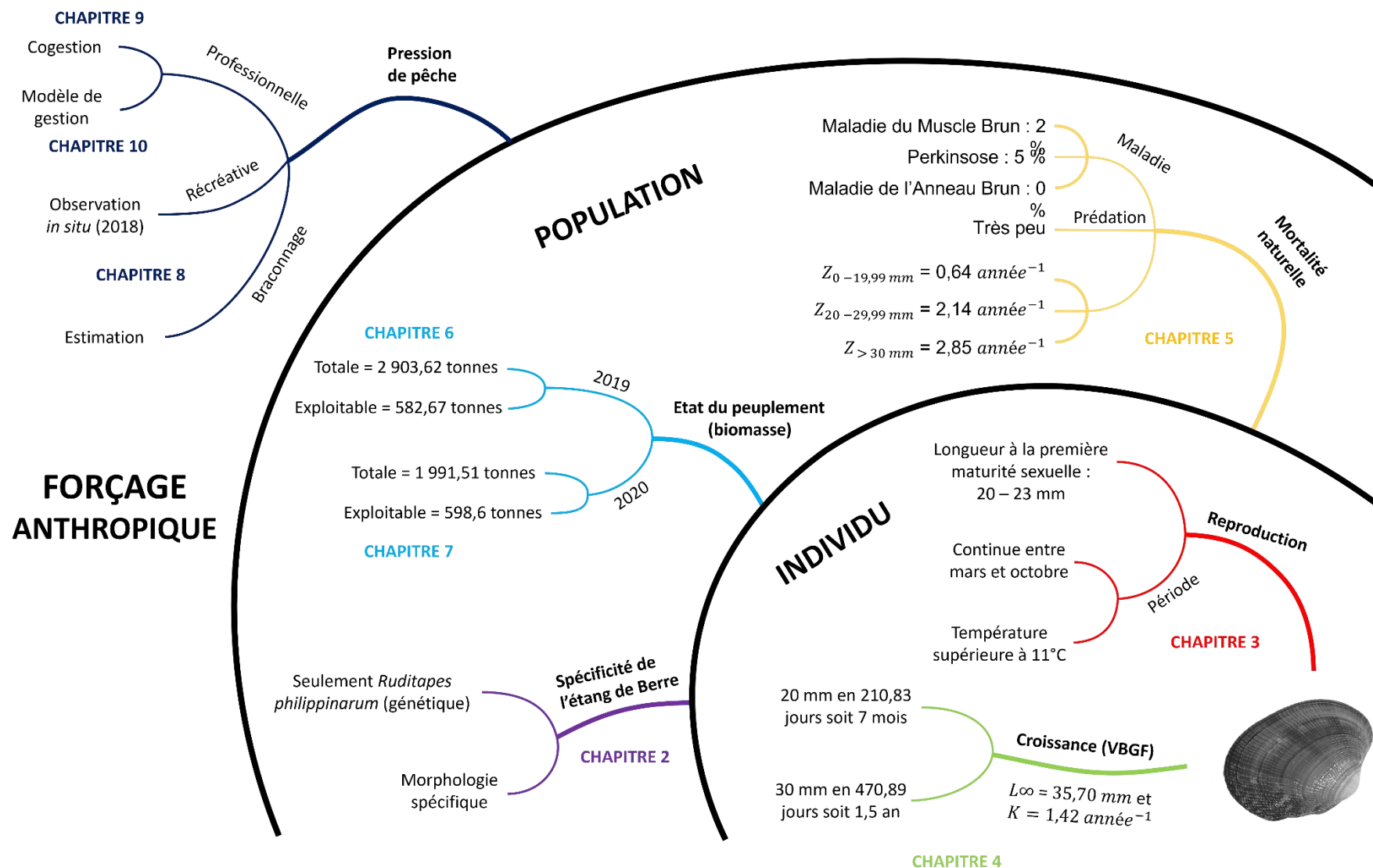


L'objectif de cette thèse était la gestion durable d'une ressource halieutique à travers la construction et l'utilisation d'un modèle numérique, avec l'exemple de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve, 1850) dans l'étang de Berre (près de Marseille – France). À l'échelle mondiale, cette préoccupation est une question primordiale, surtout sur les zones côtières (Pastres *et al.*, 2001). La gestion d'une ressource peut être améliorée avec l'utilisation d'un modèle avec une approche écosystémique (Dang, 2009) et dans un principe de cogestion avec l'ensemble des acteurs impliqués (Nielsen & Vedsmand, 1999 ; Uchida & Wilen, 2004).

Le système de cogestion développé depuis 2017 autour de la palourde japonaise dans l'étang de Berre et renforcé durant cette thèse est essentiel pour une gestion durable du stock. Les connaissances scientifiques acquises sur la dynamique de population de cette espèce, sa biologie et son écologie dans l'étang de Berre ont permis d'adapter les mesures de gestions (Carte mentale II). Le développement d'un modèle de gestion de la pêche, avec des données *in situ* est un outil dans l'aide à la prise de décision des réglementations.

Dans un premier temps, une analyse morphologique a montré une différence entre les palourdes japonaises venant de l'étang de Berre et de l'Atlantique, alors qu'il s'agit génétiquement de la même espèce (M. Mahé *et al.*, submitted in JMS). Cela confirme, qu'au-delà de l'aspect génétique, *R. philippinarum* a une certaine plasticité morphologique selon les conditions de l'environnement (Dérian, 2015). Afin de mieux adapter un modèle de gestion de la pêche dans l'étang de Berre, il était nécessaire d'améliorer les connaissances sur cette espèce dans ce milieu.

Tout d'abord, à l'échelle de l'individu, la reproduction et la croissance ont été étudiées. Dans l'étang de Berre, les palourdes semblent être matures sexuellement à partir de 20 – 23 mm, ce qui est en accord avec une taille minimum de capture de 30 mm (une taille d'exploitation entre 22 et 38 % supérieure à la taille de maturité sexuelle - MEDAC, 2019). Malgré des disparités spatiales et annuelles dans la période de reproduction, globalement les palourdes se reproduisent entre mars - avril et septembre - octobre lorsque les températures de l'eau sont supérieures à 11°C. Dans l'étang de Berre, les paramètres de la courbe de croissance VBGF sont $L_{\infty} = 35,70 \text{ mm}$ et $K = 3,90.10^{-3} \text{ jours}^{-1}$ soit 1,42 année⁻¹.



Carte mentale II. Récapitulatif des données majeures acquises lors de cette thèse avec les chapitres correspondants.

Ces données permettent d'estimer qu'une palourde met environ 7 mois pour atteindre la maturité sexuelle (20 mm) et 1 an et demi pour atteindre la taille minimum de capture (30 mm). Ces résultats montrent que la croissance des palourdes japonaises dans l'étang de Berre est plus rapide que d'autres sites. Pour que les palourdes atteignent 30 mm, il faut 1 an et 9 mois dans le bassin d'Arcachon en France (Dang, de Montaudouin, Gam *et al.*, 2010) ainsi que dans la baie de Bardima en Turquie (Çolakoğlu & Palaz, 2014) ; et il faut 1 an et 10 mois dans l'estuaire de Tage au Portugal (Moura *et al.*, 2017).

Ensuite, à l'échelle de la population, la mortalité naturelle a été estimée. Dans l'étang de Berre, la prédation est considérée comme négligeable puisque les seuls prédateurs présents sont le crabe vert (*Carcinus maenas*), les dorades royales (*Sparus aurata*) et depuis quelques années, l'espèce invasive le crabe bleu (*Callinectes sapidus*). La mortalité naturelle est donc liée à la sénescence et aux maladies, qui ont une prévalence assez faible. La Maladie du Muscle Brun a une prévalence (visuellement) de l'ordre de 2 % et la perkinsose de 5 %. L'absence de Maladie de l'Anneau Brun, provoquée par les bactéries *Vibrio tapetis*, est également à noter. Ainsi, la mortalité naturelle dans l'étang de Berre est estimée pour les palourdes immatures sexuellement (entre 0 et 19,99 mm) avec un taux de mortalité $Z = 0,64 \text{ année}^{-1}$ ($\sigma = 1,17$). Les adultes non exploités (mesurant entre 20 et 29,99 mm) ont un taux de mortalité de $2,14 \text{ année}^{-1}$ ($\sigma = 1,36$) et les adultes exploités (c'est-à-dire avec une longueur supérieure à 30 mm), un $Z = 2,85 \text{ année}^{-1}$ ($\sigma = 2,13$).

Toujours à l'échelle de la population, des campagnes d'évaluation de l'état du peuplement ont été menées. En 2019, une campagne sur l'ensemble de l'étang de Berre entre 0 et 5 m a montré que l'abondance était de 552,07 millions d'individus pour une biomasse de 2 903,62 tonnes. Dans ces 552,07 millions d'individus, il y avait 141,57 millions de palourdes sexuellement immatures (inférieure à 20 mm) et 193,29 millions de palourdes ayant la maille (supérieures à 30 mm^[58]). En comparaison, sur les sites principaux de production de palourde en France (80 % de la production - (de Montaudouin, Arzul *et al.*, 2016) : l'abondance totale en palourde japonaise en 2014 dans le golfe du Morbihan était de 61 millions d'individus pour une biomasse de 692 tonnes. La même année, dans le bassin d'Arcachon, l'abondance totale en palourdes (japonaise, européenne et jaune) était de 2 264 millions d'individus représentant

^[58] Arrêté du 29 janvier 2013 modifiant l'arrêté du 26 octobre 2012

7 138 tonnes sur les 51,86 km² échantillonnées (Sanchez *et al.*, 2014). Il faut cependant noter que ce sont des sites exploités par la pêche depuis des années : 1980 pour le bassin d'Arcachon (Bertignac *et al.*, 2001) et 1990 pour le Golfe du Morbihan (Berthou *et al.*, 1997).

De plus, la campagne d'évaluation de l'état du peuplement de 2019 dans l'étang de Berre a également mis en évidence une forte disparité dans la répartition des palourdes : deux zones, la zone du Jaï et celle au Sud-Ouest (la côte de Figuerolles) représentaient 69 % de l'abondance totale et 80 % de la biomasse totale. Ainsi, des campagnes d'évaluation de l'état du peuplement ont été conduites sur ces deux zones régulièrement. La dernière, en septembre 2020, a permis d'estimer que l'abondance totale était 451,66 millions d'individus pour une biomasse totale de 1 991,51 tonnes, soit une diminution respective de 10 et 26 %. Ceci est surtout dû à une forte diminution de la population de palourdes sur la zone de Figuerolles. L'hypothèse est que cette réduction est due à un épisode de pêche illégale dans cette zone.

Dans une dernière partie, la gestion de la pêche à l'échelle de l'étang de Berre est abordée. La pêche à pied de loisir a fait l'objet de comptages pendant l'été 2018, ainsi que d'enquêtes sur les pratiques de pêche. Cela a permis de créer un modèle informatique qui permet d'estimer la fréquentation à la journée de pêcheur de loisir (entre 6h30 et 20h30) à partir d'un comptage ponctuel (par exemple à 10h). Il apparaît que cette pratique est loin d'être négligeable mais elle est également très saisonnière, dépendante des conditions météorologiques. Les pêcheurs de loisir sont surtout présents le week-end entre mai et septembre et la semaine en période de vacances scolaires estivales. Ils peuvent pêcher 2 kg par jour et par personne^[59]. Pendant l'été 2018, la pression de pêche de loisir a été estimée à 62 tonnes de palourdes.

La pêche professionnelle est également réglementée depuis le 1er février 2018^[60]. Les quotas, le nombre de licences et les périodes de pêches ont beaucoup changé depuis, surtout à cause de la crise écologique de 2018 (Mayot *et al.*, 2020). Depuis 2020, les pêcheurs professionnels peuvent pêcher 3 jours par semaine (lundi, mercredi et vendredi) avec un quota de 25 kg par personne^[61]. La pêche est sur deux périodes, entre le 15 mars et le 31 mai et entre le 15

^[59] Arrêté n°353 du 11 juin 2015

^[60] Arrêté n° R93-2018-01-31-001 du 31 janvier 2018

^[61] Arrêté n° R93-2020-04-06-001 du 6 avril 2020

octobre et le 31 décembre. À l'échelle annuelle, la pression de pêche professionnelle est de 146 tonnes.

À la demande des pêcheurs professionnels, une estimation de la pression du braconnage a été effectuée. Il s'agit, bien évidemment, d'un chiffre très approximatif, puisque le braconnage est de part nature caché. Néanmoins, il était important pour les professionnels de la pêche, d'avoir une estimation, même minime, qui est de 29 tonnes par an.

Ces taux de mortalité liés aux pêcheries (loisir, professionnelle et illégale) ont été ajoutés au modèle de gestion, ainsi que l'ensemble des données sur la biologie et l'écologie de la palourde japonaise récoltées *in situ* durant cette thèse. Ce modèle a été construit pour être adapté autant que possible à la population naturelle de *R. philippinarum* de l'étang de Berre. Il comporte une partie individuelle basée sur la théorie « Dynamics Energy Budget (DEB) » de Kooijman (2010) qui alimente un modèle de population en trois catégories de taille (juvénile, adulte entre 20 et 30 mm et adulte ayant la maille). C'est sur ce modèle de population que la pression de pêche a été appliquée selon des scénarios définis lors des COPIL^[62]. L'objectif est de comparer les différents résultats des scénarios pour optimiser les mesures de gestion – autant sur l'aspect biologique, mais aussi économique et social pour maintenir les populations des espèces exploitées tout en ayant une activité de pêche rentable (Bald *et al.*, 2009 ; Dérian, 2015). Comme depuis le début, le principe de cogestion entre les différents acteurs est mis en place afin de prendre en compte les capacités et les intérêts de chaque groupe où les discussions servent à améliorer les processus de gestion de la ressource (Nielsen & Vedsmand, 1999 ; Gutiérrez *et al.*, 2011). Ces échanges lors des COPIL permettent d'accroître la légitimité des lois et leur application (Nielsen & Vedsmand, 1999), qui ne sont pas imposées mais concertées.

Cependant, ces modalités de gestions ne seront pas efficaces si le problème du braconnage dans l'étang est toujours aussi important. En effet, la pêche illégale est un fléau qui n'est pas vraiment quantifiable. Sur les 75 km de côte de l'étang de Berre c'est une pratique,

^[62] En 2017, avant l'ouverture de la pêche professionnelle, un comité de pilotage de la pêche (COPIL) a été créé regroupant le Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins de Provence-Alpes-Côte d'Azur (CRPMEM-PACA), la Prud'homie des patrons pêcheurs de Martigues, la Direction Interrégionale de la mer Méditerranée (DIRM-Med), la Direction Départementale des Territoires et de la Mer des Bouches-du-Rhône (DDTM-13) et le Gipreb.

malheureusement, courante. Néanmoins, il est très difficile d'estimer les quantités prélevées par les braconniers, puisque cette activité peut se pratiquer 24h/24, 7j/7. Au-delà des quantités, c'est également le moyen de capture (équipement subaquatique, drague, etc.) qui est un véritable danger pour l'écosystème fragile de cette lagune. Une des faiblesses du modèle de gestion de la pêche est l'estimation du braconnage. Il est très difficile d'avoir une fourchette – et encore moins un chiffre précis – des quantités prélevées de manière illégale. Ceci complique le calage du modèle par rapport aux données *in situ* de l'état du peuplement (qui prend en compte le braconnage) et, par extension, les interprétations du modèle.

Toutefois, cet exemple montre que la collaboration entre les services de l'état, les représentants des pêcheurs et les scientifiques, est nécessaire et fonctionne. Des outils innovants et complexes, tels que le modèle développé ici, permettent d'alimenter les discussions. L'analyse et la comparaison des scénarios entre eux, aident à la prise de décision et à affiner les modalités de gestions et dans une certaine mesure d'appréhender leurs effets sur le stock à long terme

Cependant, ces modèles doivent s'appuyer sur des données biologiques acquises *in situ* pour se rapprocher le plus possible de la réalité du milieu. Il faut régulièrement retourner sur le terrain afin de vérifier que l'environnement reste stable et que les paramètres biologiques et écologiques du modèle n'ont pas changé. De même, il est important de suivre l'état du peuplement de manière fréquente afin de recalibrer le modèle si nécessaire et d'intégrer au mieux, la pression de pêche liée au braconnage. Il semble nécessaire de suivre cette évolution à l'échelle de l'étang de Berre entre 0 et 5 m tous les 3 à 4 ans, comme cela se produit dans d'autres sites tels que le bassin d'Arcachon (Sanchez *et al.*, 2018). Ces campagnes de terrains permettraient, notamment, de connaître le stock global ainsi que l'histogramme de taille de la population. Entre ces grandes campagnes (21 jours de terrain en 2019), des études de l'état du peuplement plus restreintes, sur des zones d'intérêts (comme le Jaï ou le secteur Sud-Ouest) sont importantes pour étudier la santé apparente de la population de palourdes. Ces études permettent, entre autres, de déceler d'éventuels changements (baisse ou augmentations) comme ce fut le cas sur la zone Sud-Ouest entre mai 2019 et juin 2020 où la très forte diminution du stock est certainement due à un évènement de braconnage.

De plus, d'après Lucas & Beninger (1985) pour étudier la santé apparente d'un stock, il suffit d'observer les variations temporelles de la longueur ou du poids. Une forte diminution de ces deux indices pourrait signifier une trop forte pression de la pêche sur les gros individus, potentiellement les plus gros reproducteurs (Ivell, 1981 *in* Dang, 2009). D'autres indicateurs, comme les indices morphologiques (élongation, compaction, convexité) seront à ré-évaluer lors de ces campagnes d'étude du peuplement à l'échelle de l'étang de Berre tous les 3 à 4 ans, dans le but d'estimer si la pêche a une influence sur la morphologie de *R. philippinarum*. C'est le cas par exemple dans le bassin d'Arcachon où les palourdes ont depuis quelques années une forme dite « globuleuse » - une croissance en épaisseur plutôt qu'en longueur (Caill-Milly *et al.*, 2012). Ce changement de forme est sûrement dû à deux facteurs : la présence de la maladie du Muscle Marron (depuis 2005) et la densité (une faible densité augmente la proportion de palourdes « globuleuses ») (Dang, 2009 ; Caill-Milly *et al.*, 2012). À terme, cette croissance en épaisseur plutôt qu'en longueur peut poser des problèmes pour les pêcheries puisque les palourdes mettent plus longtemps à atteindre la taille minimum de capture.

Enfin, la reproduction (via l'Indice de Condition – IC – ou l'Indice de Développement Gonadique – IdG) est à surveiller. En effet, si l'efficacité de la reproduction diminue, cela pourrait poser un problème sur l'état du peuplement de palourdes. En février 2021, l'étude de l'état du peuplement sur les zones du Jaï et de Sud-Ouest (Mayot *et al.*, 2021) a montré une diminution de 84 % de l'abondance en juvéniles par rapport à la même période l'année précédente. Cette forte disparition est à mettre en lien avec un IC en 2020 plus faible par rapport à 2019. Ainsi, la reproduction de 2020 a été peu efficace, ce qui se traduit par une abondance en juvénile faible (Mayot *et al.*, 2021). À la suite de ces résultats, le Gipreb a décidé de suivre chaque année, l'IC des palourdes pendant la période de reproduction – entre avril et septembre. Le but est de pouvoir prévenir des changements d'efficacité de reproduction et d'alerter, en cas de fortes baisses, les membres du COPIL.

L'ensemble de ces résultats et observations doit continuer à être partagés et discutés pendant les COPIL. Le modèle devra être mis à jour en fonction des résultats *in situ*. Les scénarios testés devront dépendre de ces modifications éventuelles. Les modalités de gestions

pourront être adaptées, en fonction des discussions lors du COPIL, afin d'avoir la pêche la plus durable et responsable possible.

Cependant, l'état d'une ressource est fortement dépendant de son écosystème. Par exemple, l'étang de Berre est un milieu assez instable dépendant des conditions météorologiques (notamment l'ensoleillement, le vent et la pluviométrie) mais également de paramètres anthropiques (les rejets d'eau douce de la centrale hydroélectrique d'EDF). Sans une stabilisation et une amélioration de cette lagune, il n'est pas exclu qu'une crise écologique, comme pendant l'année 2018 (Mayot *et al.*, 2020), se reproduise et décime à nouveau le peuplement de palourdes et l'ensemble de la biodiversité de l'étang. Dans ce cas, la perte globale du stock aurait de nouveau, des impacts socio-économiques forts sur la pêche professionnelle, mais également en termes d'image pour les pêcheurs de loisir et l'ensemble des usagers de l'étang de Berre. De plus, le travail engagé dans cette thèse serait entièrement à revoir. À ce titre, mais également afin que la lagune retrouve un fonctionnement équilibré, l'amélioration des paramètres environnementaux est indispensable.

La méthodologie mise en place dans le cadre de cette thèse sont transposables à d'autres couples espèces & milieu, à savoir :

- L'acquisition de connaissance *in situ* sur la biologie, l'écologie et la dynamique de population d'une espèce dans son environnement
- Le développement d'un modèle de gestion à l'aide de ces données *in situ*, regroupant un modèle individuel couplé à un modèle de population
- L'analyse des scénarios de pêche issus de ce modèle
- La mise en place d'une cogestion avec les différents acteurs impliqués
- Le suivi de l'état du peuplement (biomasse et histogramme de taille) ainsi que de certaines données biologiques cibles (comme la forme et l'efficacité de la reproduction)

L'originalité de cette thèse est d'avoir mené l'ensemble de ces travaux en parallèle. Chaque étude se nourrissant des autres et vice-versa.

REFERENCES



Bibliographie

- Abe, H., Hasegawa, N., Yoon, S., & Kishi, M.J.** (2015). Evaluation of Manila clam *Ruditapes philippinarum* growth and microphytobenthos resuspension in a subarctic lagoon in Japan. *Hydrobiologia* 758, 87–98.
- Afonso, M.** (2018). *Evaluation de la pression de pêche à pied récréative sur la palourde japonaise de l'étang de Berre* (Rapport de stage) (p. 28). Gipreb.
- Alekseenko, E., Roux, B., Sukhinov, A., Kotarba, R., & Fougere, D.** (2013). Coastal hydrodynamics in a windy lagoon. *Computers & Fluids* 77, 24–35.
- Alunno-Bruscia, M., Bourlès, Y., Maurer, D., Robert, S., Mazurié, J., Gangnery, A., Gouilletquer, P., & Pouvreau, S.** (2011). A single bio-energetics growth and reproduction model for the oyster *Crassostrea gigas* in six Atlantic ecosystems. *Journal of Sea Research* 66, 340–348.
- Andersen, P.** (1982). An introduction to and a translation of warming's 1911 - article 'On Rents of Fishing Grounds'. *Økonomisk Institut, Århus Universitet*.
- Anonyme.** (1999). *Gestion d'une ressource naturelle exploitée - Cas de la palourde (Ruditapes decussatus) dans la lagune de Thau* (Programme Palourde) (p. 103). Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins du Languedoc Roussillon.
- Anonyme.** (2001). *Especies de intere's pesquero en el litoral de Andaluc'ia. Vol. II – Invertebrados* (p. 444). Seville: Junta de Andaluc'ia: Consejer'ia de Agricultura y Pesca.
- Anonyme.** (2016). *La politique commune de la pêche en chiffres. Données statistiques de base. Edition 2016* (p. 56). Commission européenne. Disponible sur : <https://op.europa.eu/fr/publication-detail/-/publication/055dcb9b-f0c3-11e5-8529-01aa75ed71a1/language-fr/format-PDF/source-search>
- Arnaud, P., & Raimbault, R.** (1963). Note préliminaire sur la palourde (*Tapes decussatus* L.) de l'étang de Thau. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 27, 196–202.

- Astruch, P., & Schohn, T.** (2019). *Système de surveillance des principales espèces de macrophytes dans les étangs de Berre et de Vaine et évaluation de l'abondance de la moule de Méditerranée Mytilus galloprovincialis: Suivi 2019* (p. 46). GIS Posidonie publ., Marseille: Contrat GIS Posidonie / Gipreb.
- Auby, I.** (1993). *Evolution de la richesse biologique du Bassin d'Arcachon* (p. 462). Bassin d'Arcachon: IFREMER. Disponible sur : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00040/15144/>
- Audry, E.** (2015). *Évaluation du stock des bivalves fouisseurs sur la bordure côtière de l'étang de Berre* (Rapport de stage) (p. 41). Université Blaise Pascal (Clermont-Ferrand).
- Auproux, G.** (2016). *Interactions de la pratique de pêche à pied de loisir avec la dynamique des populations de palourdes dans le bassin de Marennes-Oléron* (Rapport de stage) (p. 40). Master 2 Patrimoine Naturel et Biodiversité - Université de Rennes 1.
- Bacher, Cédric, & Gangnery, A.** (2006). Use of dynamic energy budget and individual based models to simulate the dynamics of cultivated oyster populations. *Journal of Sea Research* 56, 140–155.
- Bacher, Cédric, & Gouletquer, P.** (1989). Comparaison des relations trophiques de *Ruditapes philippinarum* en milieux estuarien et océanique à partir d'un modèle de croissance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* - 46, 1160–1170.
- Bald, J., Sinquin, A., Borja, A., Caill-Milly, N., Duclercq, B., Dang, C., & de Montaudouin, X.** (2009). A system dynamics model for the management of the Manila clam, *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) in the Bay of Arcachon (France). *Ecological Modelling* 220, 2828–2837.
- Bartoli, M., Castaldelli, G., Nizzoli, D., Fano, E.A., & Viaroli, P.** (2016). Manila clam introduction in the Sacca di Goro Lagoon (Northern Italy): ecological implications. *Bulletin of Japan Fisheries Research and Education Agency* 43–52.
- Basuyaux, O., & Joncourt, Y.** (2016). *Élaboration et test d'un dispositif d'évaluation et de suivi de stock des espèces de palourdes sur la côte ouest du Cotentin. Livrable 2, 3 & 4 : Définition & mise en œuvre d'un protocole adapté à l'ouest cotentin* (Programme européen « expérimentation pour une gestion durable et concertée de la pêche à pied de loisir – site du Golfe normand-breton »

No. 2015- AAMP- 03) (p. 32). Life+ Europe. Disponible sur : http://www.pecheapied-loisir.fr/wp-content/uploads/C3-2015-AAMP-GNB-Protocole-Suivi-palourdes_Ouest-Cotentin_SMEL-1.pdf

Baudrimont, M., Gonzalez, P., Hegaret, H., Khayati, A., Lassus, P., Legeay, A., de Montaudouin, X., Raymond, N., Soudant, P., & Tran, D. (2013). *REPAMEP - Réponse des palourdes aux stress environnementaux combinant métaux, efflorescences toxiques et pathogènes - Programme LITEAU., Manila clam response to environmental stress combining metals, toxic blooms and pathogens* (p. 19). Disponible sur : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00156/26745/24826.pdf>

Belin, C., & Neaud-Masson, N. (2017). *Cahier de Procédures REPHY - Document de prescription. Version 1* (No. ODE/VIGIES/17-01) (p. 61). IFREMER. Disponible sur : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00393/50389/>

Bellamy, E., Lefebvre, A., Mahé, K., & De Rafélis, M. (2009). *Croissance de la coque (Cerastoderma edule) en baie de Somme* (p. 54). IFREMER. Disponible sur : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00007/11815/8542.pdf>

Beninger, P.G., & Boldina, I. (2014). Fine-scale spatial distribution of the temperate infaunal bivalve *Tapes (= Ruditapes) philippinarum* (Adams and Reeve) on fished and unfished intertidal mudflats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 457, 128–134.

Beninger, P.G., & Lucas, A. (1984). Seasonal variations in condition, reproductive activity, and gross biochemical composition of two species of adult clam reared in a common habitat: *Tapes decussatus* L. (Jeffreys) and *Tapes philippinarum* (Adams & Reeve). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 79, 19–37.

Bernard, G. (2007). *Changements à long terme des peuplements de magnoliophytes d'un étang sous forte influence anthropique : l'étang de Berre (Méditerranée, France)*. (Thèse). Université de Marseille (Aix-Marseille II) - Centre Océanologie de Marseille, Marseille.

- Bernard, I., de Kermoisan, G., & Pouvreau, S.** (2011). Effect of phytoplankton and temperature on the reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: Investigation through DEB theory. *Journal of Sea Research* 66, 349–360.
- Berthou, P., Huet, J., Noël, P., Jezequel, M., & Fifas, S.** (1997). *Etude de la pêche de palourdes du golfe du Morbihan* (p. 35). IFREMER.
- Bertignac, M., Auby, I., Foucard, J., Martin, S., de Montaudouin, X., & Sauriau, P.-G.** (2001). *Évaluation du stock de palourdes du bassin d'Arcachon* (No. DRVIRHIRST/2001/05) (p. 35). IFREMER. Disponible sur : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00105/21658/>
- Besançon, M., Cassard, M., Chanut, M., & Colbalchini, F.** (2013). *L'exploitation des invertébrés de l'étang de Thau : étude bibliographique et enquêtes concernant les zones et les quantités pêchées. Réflexion sur un réensemencement en palourde (Ruditapes decussatus)* (Projet d'élèves ingénieurs) (p. 85). Cépralmar. Disponible sur : https://www.supagro.fr/memoires-pei/extranet/2013_PEI_6.pdf
- Beveren, E.V., Fromentin, J.-M., Bonhommeau, S., Nieblas, A.-E., Metral, L., Brisset, B., Jusup, M., Bauer, R.K., Brosset, P., & Saraux, C.** (2017). Predator–prey interactions in the face of management regulations: changes in Mediterranean small pelagic species are not due to increased tuna predation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 74 (9): 1422-1430.
- Bidegain, G., Bárcena, J.F., García, A., & Juanes, J.A.** (2013). LARVAHS : Predicting clam larval dispersal and recruitment using habitat suitability-based particle tracking model. *Ecological Modelling* 268, 78–92.
- Binias, C.** (2013). *Epizootiologie et contribution à la caractérisation de l'agent infectieux de la maladie du muscle marron, une pathologie émergente de la palourde japonaise, Venerupis philippinarum* (Thèse). Université Sciences et Technologies - Bordeaux I. Disponible sur : <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00949926/document>

- Blott, S.J., & Pye, K.** (2012). Particle size scales and classification of sediment types based on particle size distributions: Review and recommended procedures. *Sedimentology* 59, 2071–2096.
- Bodoy, A., Maitre-Allain, T., & Riva, A.** (1980). Croissance comparée de la palourde européenne (*Ruditapes decussatus*) et de la palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum*) dans un écosystème artificiel méditerranéen. *Vie marine* 2, 39–51.
- Bodoy, A., Riva, A., & Maitre-Allain, T.** (1986). Comparaison de la respiration chez *Ruditapes decussatus* (L.) et *R. philippinarum* (Adams & Reeve) en fonction de la température. *Vie et Milieu - Life & environment* 36, 83–89.
- Bordeyne, F.** (2009). *Estimation des stocks de palourdes sur les côtes oléronnaises du bassin de Marennes-Oléron* (Rapport de stage) (p. 63). IFREMER. Disponible sur : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00412/52320/53089.pdf>
- Bouchoucha, M., Derolez, V., Munaron, D., Gonzalez, J.-L., Cimiterra, N., & Tomasino, C.** (2019). *Directive Cadre sur l'Eau. Bassin Rhône Méditerranée Corse - Année 2018* (p. 83). IFREMER. Disponible sur : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00620/73224/>
- Caill-Milly, N.** (2012). *Relations entre l'état d'une ressource et son exploitation via la compréhension et la formalisation des interactions de socio-écosystèmes. Application à la palourde japonaise (Venerupis philippinarum) du bassin d'Arcachon.* (Thèse). Université de Pau et des Pays de l'Adour. Disponible sur : <http://www.rechercheisidore.com/search/resource/?uri=10670/1.spmly6a>
- Caill-Milly, N., Bru, N., Barranger, M., Gallon, L., & D'Amico, F.** (2014). Morphological Trends of Four Manila Clam Populations (*Venerupis philippinarum*) on the French Atlantic Coast: Identified Spatial Patterns and Their Relationship to Environmental Variability. *Journal of Shellfish Research* 33, 355–372.
- Caill-Milly, N., Bru, N., Mahé, K., Borie, C., & D'Amico, F.** (2012). Shell Shape Analysis and Spatial Allometry Patterns of Manila Clam (*Ruditapes philippinarum*) in a Mesotidal Coastal Lagoon. *Journal of Marine Biology* 2012, 11.

- Caill-Milly, N., de Casamajor, M.-N., Lissardy, M., Sanchez, F., & Morandeau, G. (2003).** *Évaluation du stock de palourdes du bassin d'Arcachon* (p. 64). IFREMER. Disponible sur : <https://wwz.ifremer.fr/lha/content/download/25121/354134/file/rapport-palourdes-2003.pdf>
- Caill-Milly, N., Duclercq, M.-N., & Morandeau, G. (2006).** *Campagne d'évaluation du stock de palourdes du bassin d'Arcachon* (p. 52). IFREMER. Disponible sur : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00000/2218/>
- Caill-Milly, N., Sanchez, F., Bru, N., & de Montaudouin, X. (2020).** *Détermination des impacts éventuels sur le gisement d'une modification de la taille minimale [de capture] de la palourde japonaise sur le bassin d'Arcachon* (DG/2020.431 - Saisine n° 20-15409 du 2 mars 2020) (p. 50). IFREMER sous la demande de la DPMA - Direction des Pêches Maritimes & de l'Aquaculture, Sous-direction de l'Aquaculture et de l'Economie des Pêches, Bureau de l'Aquaculture, La Défense. Disponible sur : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00631/74284/>
- Caill-Milly, N., Sanchez, F., Lissardy, M., de Montaudouin, X., Bru, N., Kermorvant, C., & Ganthy, F. (2021).** Drawing lessons from a pluridisciplinary approach associating stakeholders for a better management of a bivalve population (French Atlantic coast)? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 251, 107194.
- Calvez, I. (2002).** *Approche de la variabilité spatiale d'une population de palourdes Ruditapes philippinarum (Adams et Reeve), aux stades larvaires et post-larvaires* (Thèse). Université de Bretagne Occidentale. Disponible sur : <https://bretagne-environnement.fr/approche-variabilite-une-population-palourdes-ruditapes-philippinarum-adams-reeve-stades-larvaires-post-larvaires>
- Campos, J., Van der Veer, H.W., Freitas, V., & Kooijman, S.A.L.M. (2009).** Contribution of different generations of the brown shrimp *Crangon crangon* (L.) in the Dutch Wadden Sea to commercial fisheries: A dynamic energy budget approach. *Journal of Sea Research* 62, 106–113.

- Cardoso, J.F.M.F., van der Veer, H.W., & Kooijman, S.A.L.M.** (2006). Body-size scaling relationships in bivalve species: A comparison of field data with predictions by the Dynamic Energy Budget (DEB) theory. *Journal of Sea Research* 56, 125–139.
- Carregosa, V., Figueira, E., Gil, A.M., Pereira, S., Pinto, J., Soares, A.M.V.M., & Freitas, R.** (2014). Tolerance of *Venerupis philippinarum* to salinity: Osmotic and metabolic aspects. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 171, 36–43.
- Cheikh, Y.B.** (2017). *Mécanismes de défense hématocytaires chez Mytilus edulis : interactions avec Vibrio Splendidus sp. et modulation du phénotype MXR par les contaminants environnementaux* (Thèse). Normandie Université. Disponible sur : <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01703593>
- Choi, K.-S., Park, K.I., Lee, K.-W., & Matsuoka, K.** (2002). Infection intensity, prevalence, and histopathology of *Perkinsus sp.* in the Manila clam, *Ruditapes philippinarum*, in Isahaya Bay, Japan. *Journal of Shellfish Research* 21, 119–125.
- Choi, K.-S., & Waki, T.** (2016). *Perkinsus olseni* (Lester and Davis 1981) infection in the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) in Korea; species identification, impacts and spatio-temporal distribution. *Bulletin of Japan Fisheries Research and Education Agency* 42, 23–27.
- Cigarría, J., & Fernández, J.M.** (2000). Management of Manila clam beds I. Influence of seed size, type of substratum and protection on initial mortality. *Aquaculture* 182, 173–182.
- CNPMEM.** (2016). La pêche à pied professionnelle. [Site internet] Disponible sur : <http://www.comite-peches.fr/la-peche-francaise/la-peche-a-pied-professionnelle/> [2017.03.31]
- Çolakoğlu, S., & Palaz, M.** (2014). Some population parameters of *Ruditapes philippinarum* (Bivalvia, Veneridae) on the southern coast of the Marmara Sea, Turkey. *Helgoland Marine Research* 68, 539.
- Costa, C., Aguzzi, J., Menesatti, P., Antonucci, F., Rimatori, V., & Mattoccia, M.** (2008). Shape analysis of different populations of clams in relation to their geographical structure. *Journal of Zoology* 276, 71–80.

- CRPMEM de Bretagne.** (2015). *Diagnostic socio-économique des activités de pêche professionnelle* (p. 52). Site Natura 2000 Côte de Granit Rose – Sept Îles (ZSC FR 300009 et ZPS FR 5310011). Disponible sur : https://www.cotes-darmor.gouv.fr/content/download/25675/182568/file/201604_diagnostic_peche_cote_de_granit_rose-sept_iles_crpmem.pdf
- da Costa, F., Cerviño-Otero, A., Iglesias, Ó., Cruz, A., & Guévelou, E.** (2020). Hatchery culture of European clam species (family Veneridae). *Aquaculture International* 28, 1675–1708.
- Dang, C.** (2009). *Dynamique des populations de palourdes japonaises (Ruditapes philippinarum) dans le bassin d’Arcachon : conséquences sur la gestion des populations exploitées.* (Thèse). Bordeaux 1. Disponible sur : <http://www.theses.fr/2009BOR13793>
- Dang, C., de Montaudouin, X., Binias, C., Salvo, F., Caill-Milly, N., Bald, J., & Soudant, P.** (2013). Correlation between perkinsosis and growth in clams *Ruditapes spp.* *Diseases Of Aquatic Organisms* 106, 255–265.
- Dang, C., de Montaudouin, X., Caill-Milly, N., & Trumbic, Z.** (2010). Spatio-temporal patterns of perkinsosis in the Manila clam *Ruditapes philippinarum* from Arcachon Bay (SW France). *Diseases of Aquatic Organisms* 91, 151–159.
- Dang, C., de Montaudouin, X., Gam, M., Paroissin, C., Bru, N., & Caill-Milly, N.** (2010). The Manila clam population in Arcachon Bay (SW France): Can it be kept sustainable? *Journal of Sea Research* 63, 108–118.
- Daou, R., & Gouletquer, P.** (1988). Effets de la turbidité sur les palourdes adultes *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve) : croissance, mortalité, effort de reproduction, composition biochimique. *Océanis* 14, 375–389.
- de Montaudouin, X.** (1997). Potential of bivalves’ secondary settlement differs with species: a comparison between cockle (*Cerastoderma edule*) and clam (*Ruditapes philippinarum*) juvenile resuspension. *Marine Biology* 128, 639–648.
- de Montaudouin, X., Arzul, I., Caill-Milly, N., Khayati, A., Labrousse, J.-M., Lafitte, C., Paillard, C., Soudant, P., & Gouletquer, P.** (2016). Asari clam (*Ruditapes philippinarum*) in France: history

- of an exotic species 1972 – 2015. *Bulletin of Japan Fisheries Research and Education Agency* 35–42.
- de Montaudouin, X., Lucia, M., Binias, C., Lassudrie, M., Baudrimont, M., Legeay, A., Raymond, N., Jude-Lemeilleur, F., Lambert, C., Le Goïc, N., Garabetian, F., Gonzalez, P., Hégaret, H., Lassus, P., Mehdioub, W., Bourasseau, L., Daffe, G., Paul-Pont, I., Plus, M., Do, V.T., Meisterhans, G., Mesmer-Dudons, N., Caill-Milly, N., Sanchez, F., & Soudant, P.** (2016). Why is Asari (=Manila) clam *Ruditapes philippinarum* fitness poor in Arcachon Bay: A meta-analysis to answer? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 179, 226–235.
- Delgado, M., & Pérez-Camacho, A.** (2007). Comparative study of gonadal development of *Ruditapes philippinarum* (Adams and Reeve) and *Ruditapes decussatus* (L.) (Mollusca: Bivalvia): Influence of temperature. *Scientia Marina* 71, 471–484.
- Delisle, F.** (2021). *Rapport de diagnostic de la pêche à pied de loisir dans l’Ouest des Côtes d’Armor. Observatoire de la pêche à pied de loisir Manche – Mer du Nord. Années 2018 à 2021* (p. 133). VivArmor Nature. Disponible sur : <https://www.vivarmor.fr/wp-content/uploads/2021/09/OBSPAPL-VIVARMOR-Rapport-de-Diagnostic-2018-2021-Ouest-22-Vprovisoire.pdf>
- Delpy, F., Thibault-Botha, D., & Carlotti, F.** (2011). Modification of the Berre Lagoon Pelagic Ecosystem Since the 1980s. Dans H.-J. Ceccaldi, I. Dekeyser, M. Girault, & G. Stora (Eds.), *Global Change: Mankind-Marine Environment Interactions* (pp. 363–366). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Dérian, F.** (2015). *Palourdes européennes et japonaises : une synthèse bibliographique.* (p. 76). Fédération Nationale des Pêcheurs Plaisanciers et Sportifs de France (FNPPSF). Programme Life+ Europe.
- Derolez, V., Giraud, A., Andral, B., Sargian, P., Malet, N., Laugier, T., Munaron, D., & Oheix, J.** (2013). Les indicateurs écologiques de la DCE. Le point sur l’étang de Berre et les lagunes méditerranéennes. Dans *Les actes de rencontres : Lagun’r - Rencontres scientifiques autour de l’étang de Berre 14-15 mars 2011* (pp. 56–69). Gipreb.

- Deslous-Paoli, J.-M.** (1996). *Mise en Valeur des Lagunes Méditerranéennes* (ATELIER : Lagunes Méditerranéennes) (p. 29). Programme national d'Océanographie Côtière. Disponible sur : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00341/45245/44681.pdf>
- Dethier, M.N., Dobkowski, K., Noreen, A., Yun, M., & Moosmiller, A.** (2019). Vulnerability of juvenile clams to predation by shore crabs. *Aquaculture* 506, 350–354.
- D'Hardivillé, C., Peronnet, I., & Bouché, M.** (2008). *Campagne d'évaluation du stock de palourdes du Golfe du Morbihan* (p. 48). IFREMER. Disponible sur : <https://archimer.ifremer.fr/doc/2008/rapport-6107.pdf>
- Donaghy, L., Lambert, C., Choi, K.-S., & Soudant, P.** (2009). Hemocytes of the carpet shell clam (*Ruditapes decussatus*) and the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*): Current knowledge and future prospects. *Aquaculture* 297, 10–24.
- Drummond, L., Mulcahy, M., & Culloty, S.** (2006). The reproductive biology of the Manila clam, *Ruditapes philippinarum*, from the North-West of Ireland. *Aquaculture* 254, 326–340.
- Enin, U.I.** (1995). First estimates of growth, mortality and recruitment parameters of *Macrobrachium macrobrachion* Herklots, 1851 in the Cross River estuary, Nigeria. *Dana* 11, 29–38.
- Fan, D., Zhang, A., Yang, Z., & Sun, X.** (2007). Observations on shell growth and morphology of the bivalve *Ruditapes philippinarum*. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* 25, 322–329.
- Febvre, J.** (1968). *Etude biomique des substrats meubles dans l'étang de Berre* (Thèse). Station Marine d'Endoume - Division du Benthos, Marseille.
- Flassch, J.-P., & Leborgne, Y.** (1992). Introduction in Europe, from 1972 to 1980, of the Japanese Manila clam (*Tapes philippinarum*) and the effects on aquaculture production and natural settlement. *ICES Marine Science Symposia* 92–96.
- Flye Sainte Marie, J.** (2007). *Approche écophysiological de la Maladie de l'Anneau Brun chez la palourde japonaise, Ruditapes philippinarum : expérimentations et modélisation.* (Thèse) Université de Bretagne Occidentale, Brest. Disponible sur : <http://www.theses.fr/s155561>

- Flye Sainte Marie, J., Kooijman, B., & Mahé, M.** (2019). AmP *Ruditapes philippinarum*. Disponible sur : https://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add_my_pet/entries_web/Ruditapes_philippinarum/Ruditapes_philippinarum_res.html [2019.06.15]
- Forêt, R.** (2012). *Dico de bio* (3e édition). De Boeck.
- Freitas, V.** (2011). *Climate-induced changes in estuarine predator-prey systems: a DEB approach* (Thèse). Vrije Universiteit Amsterdam. Disponible sur : <https://research.vu.nl/en/publications/climate-induced-changes-in-estuarine-predator-prey-systems-a-deb->
- Garcia, F.** (1993). Interprétation des stries valvaires pour l'évaluation de la croissance de *Ruditapes decussatus* L. *Oceanologica Acta* 16, 199–203.
- Genez, P., Önal, U., & Gezen, M.R.** (2015). Comparison of Gametogenic Cycles of the Endemic European Carpet Shell Clam (*Ruditapes decussatus*) and the Introduced Manila Clam (*Ruditapes philippinarum*) from a Temperate Coastal Mediterranean Lagoon in the Dardanelles, Turkey. *Journal of Shellfish Research* 34, 337–345.
- Germain, L.** (1917). L'étang de Berre. *Annales de Géographie* 26, 329–343.
- Ghezzi, M., Pellizzato, M., De Pascalis, F., Silvestri, S., & Umgiesser, G.** (2018). Natural resources and climate change: A study of the potential impact on Manila clam in the Venice lagoon. *Science of The Total Environment* 645, 419–430.
- Gipreb.** (2012). *Restaurer l'étang de Berre – Dossier définitif du contrat d'étang (tome 1)*.
- Gipreb.** (2015). *Observatoire du milieu - Bilan annuel des opérations 2015* (p. 34). Disponible sur : <https://etangdeberre.org/content/uploads/2018/10/Observatoire-du-milieu-bilan-2015.pdf>
- Gipreb.** (2017). *Observatoire du milieu - Bilan annuel des opérations 2017* (p. 68). Disponible sur : https://etangdeberre.org/content/uploads/2018/08/rapport_suivieco_gipreb_2017-OK.compressed.pdf
- Gipreb.** (2018). *Observatoire du milieu - Bilan annuel des opérations 2018* (p. 77). Disponible sur : https://etangdeberre.org/content/uploads/2019/04/rapport_suivieco_gipreb_2018_Vfinal_VF_v2-1.pdf

- Gipreb.** (2019a). *Les pêcheries professionnelles et de loisirs de l'étang de berre* (p. 60). Disponible sur : https://etangdeberre.org/content/uploads/2019/06/rapport_pecheries_berre_2019.pdf
- Gipreb.** (2019b). *Observatoire du milieu - Bilan annuel des opérations 2019* (p. 77). Disponible sur : https://etangdeberre.org/content/uploads/2020/11/rapport_suivieco_gipreb_2019_OK.pdf
- Gipreb.** (2020). *Observatoire du milieu - Bilan annuel des opérations 2020.* (p. 74). Disponible sur : https://etangdeberre.org/content/uploads/2021/05/Rapport_obs_2020.pdf
- Gipreb.** (2021a). *Résultats de l'enquête pêcheurs* (Rapport interne) (p. 9).
- Gipreb.** (2021b). *Suivi du milieu - étang de Bolmon 2017 - 2021. ANIM-3 : Améliorer les connaissances naturalistes et scientifiques* (p. 34).
- Gofas, S.** (2014). *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850). MolluscaBase [Site internet]. Disponible sur : <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=231750> [2016.12.27].
- Gosling, E.** (2003). *Bivalve Molluscs: Biology, Ecology and Culture*. Great Britain: Wiley–Blackwell.
- Gouletquer, P.** (1989). *Étude des facteurs environnementaux intervenant sur la production de la palourde japonaise d'élevage Ruditapes philippinarum.* (Thèse). Université de Bretagne Occidentale. Disponible sur : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00098/20926/>
- Gouletquer, P.** (1997). *A bibliography of the Manila Clam - Tapes philippinarum* (No. RIDRV-97.02/RA/LA TREMBLADE) (p. 122). IFREMER. Disponible sur : <https://archimer.ifremer.fr/doc/1997/rapport-3221.pdf>
- Gouletquer, P., Heral, M., Deslous-Paoli, J.M., Prou, J., Garnier, J., Razet, D., & Boromthanarat, W.** (1989). Ecophysiology and energy budget of the Japanese mussel *Ruditapes philippinarum*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 132, 85–108.
- Griffiths, J., Dethier, M.N., Newsom, A., Byers, J.E., Meyer, J.J., Oyarzun, F., & Lenihan, H.** (2006). Invertebrate community responses to recreational clam digging. *Marine Biology* 149, 1489–1497.

- Grisel, R.** (2013). L'urgence d'une restauration écologique. Dans *Les actes de rencontres : Lagun'r - Rencontres scientifiques autour de l'étang de Berre 14-15 mars 2011* (pp. 8–13). Gipreb.
- Guiet, J., Poggiale, J.-C., & Maury, O.** (2016). Modelling the community size-spectrum: recent developments and new directions. *Ecological Modelling* 337, 4–14.
- Gutiérrez, N.L., Hilborn, R., & Defeo, O.** (2011). Leadership, social capital and incentives promote successful fisheries. *Nature* 470, 386–389.
- Handå, A., Alver, M., Edvardsen, C.V., Halstensen, S., Olsen, A.J., Øie, G., Reitan, K.I., Olsen, Y., & Reinertsen, H.** (2011). Growth of farmed blue mussels (*Mytilus edulis* L.) in a Norwegian coastal area; comparison of food proxies by DEB modeling. *Journal of Sea Research* 66, 297–307.
- Hanna, S.S.** (1995). User participation and fishery management performance within the pacific fishery management council. *Ocean & Coastal Management* 28, 23–44.
- Holland, D.A., & Chew, K.K.** (1974). Reproductive cycle of the Manila clam (*Venerupis japonica*) from Hood Canal, Washington. *Proceedings of the National Shellfisheries Association* 64, 53–58.
- Hugo, F.** (2020). *Élaboration des protocoles et des questionnaires d'enquête pour le suivi des coquillages d'élevage et de pêche dans le cadre du ROL* (p. 24). CEPALMAR.
- Hurtado, N.S., Pérez-García, C., Morán, P., & Pasantes, J.J.** (2011). Genetic and cytological evidence of hybridization between native *Ruditapes decussatus* and introduced *Ruditapes philippinarum* (Mollusca, Bivalvia, Veneridae) in NW Spain. *Aquaculture* 311, 123–128.
- Ichimi, K., Honda, M., Okada, Y., Tsuzuki, K., & Yamaguchi, H.** (2019). Importance of shingle beaches as habitat for Manila clam *Ruditapes philippinarum*. *Fisheries Science* 85, 417–427.
- IFREMER.** (2018). *Pour une pêche durable - Définition d'un stock*. [Site internet] Disponible sur : <https://wwz.ifremer.fr/peche/Le-role-de-l-Ifremer/Expertise/Diagnostics/Notions-de-base/Definition-d-un-stock> [2020.12.15]
- Ivell, R.** (1981). A quantitative study of a Cerastoderma - Nephthys community in the Limfjord, Denmark, with special reference to production of *Cerastoderma edule* 47, 147–170.

- Jones, G.G., Sanford, C.L., & Jones, B.L.** (1993). *Manila Clams: Hatchery and Nursery Methods*. (p. 70). Innovative Aquaculture Products Ltd. Disponible sur : <https://innovativeaqua.com/wp-content/uploads/2020/12/Manila-Clams.pdf>
- Kamara, A., Rharbi, N., Berraho, A., & Ramdani, M.** (2005). Étude comparative du cycle sexuel de la palourde *Ruditapes decussatus* issue de trois milieux paraliques des côtes marocaines. *Mar. Life* 15, 43–50.
- Kang, H.Y., Lee, Y.-J., Choi, K.-S., Park, H.J., Yun, S.-G., & Kang, C.-K.** (2016). Combined Effects of Temperature and Seston Concentration on the Physiological Energetics of the Manila Clam *Ruditapes philippinarum*. *PLOS ONE* 11, e0152427.
- Kim, Y., Son, J., Lee, Y.-S., Lee, M., Hong, J., & Cho, K.** (2019). Integration of an individual-oriented model into a system dynamics model: An application to a multi-species system. *Environmental Modelling & Software* 112, 23–35.
- Kooijman, S.A.L.M.** (2010). *Dynamic Energy Budget Theory for Metabolic Organisation* (3rd ed.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Kuwahara, H., Nambu, R., Higano, J., Watanabe, S., Hasegawa, N., Fujioka, Y., Ishihi, Y., Hanyu, K., Miyawaki, D., Tanaka, Y., Saito, M., Kudo, T., & Okamoto, H.** (2016). An a-priori evaluation model for restoration of fisheries population of the Manila clam and a countermeasure example in Ise Bay. *Bulletin of Japan Fisheries Research and Education Agency* 67–73.
- Laruelle, F.** (1999). *Phénologie et déterminisme de la reproduction chez Ruditapes decussatus (L.) et Ruditapes philippinarum (Adams et Reeve) en Bretagne* (Thèse). Université de Bretagne Occidentale.
- Laruelle, F., Guillou, J., & Paulet, Y.M.** (1994). Reproductive pattern of the clams, *Ruditapes decussatus* and on intertidal flats in brittany. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 351–366.

- Latrouite, A., Biseau, A., & Tallidec, C.** (2011). *Compte rendu de la prospection du gisement de coques et palourdes de la petite mer de Gâvres* (p. 31). IFREMER. Disponible sur : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00052/16344/>
- Le Corre, G., & Garcia, F.** (1989). *Les ressources halieutiques de l'étang de Berre* (p. 91). IFREMER. Disponible sur : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/1569/>
- Le Diréach, L., Brosse, L., Bonhomme, P., Girard, P., Bodilis, P., & Francour, P.** (2010). *Inventaire ichtyologique de l'étang de Berre (Rapport de seconde phase)*. (p. 153). GIS Posidonie publ., Marseille: Contrat GIS Posidonie / Gipreb. Disponible sur : https://etangdeberre.org/content/uploads/2019/01/IchtyoBerre_rapport_final4.pdf
- Le Treut, Y.** (1986). *La palourde. Anatomie - Biologie - Elevage - Pêche - Consommation - Inspection sanitaire* (Thèse). Ecole nationale vétérinaire de Nantes, Nantes.
- Leenhardt, O., & Roux, R.M.** (1967). Morphologie du substratum de l'étang de Berre. *Bulletin de La Société Géologique de France* 9, 88–92.
- Lesueur, M.** (2002). *Contribution à l'évaluation des interactions entre usages halieutiques : le cas du gisement classé de Sarzeau (golfe du Morbihan)* (Rapport de stage) (p. 59). IFREMER & Pôle d'enseignement supérieur et de recherche agronomique de Rennes.
- Lévêque, C.** (1971). Équation de von Bertalanffy et croissance des mollusques benthiques du lac Tchad. *Cahiers ORSTOM. Série Hydrobiologie* 5, 263–283.
- Loarer, M.** (2013). *La pêche à pied professionnelle - Mémento* (Rapport de stage) (p. 63). École de l'administration des affaires maritimes.
- Lucas, A.** (1965). *Recherche sur la sexualité des mollusques bivalves* (Thèse). Université de Rennes.
- Lucas, A., & Beninger, P.G.** (1985). The use of physiological condition indices in marine bivalve aquaculture. *Aquaculture* 44, 187–200.
- Mahé, K., Bellamy, E., Lartaud, F., & Rafélis, M. de.** (2010). Calcein and manganese experiments for marking the shell of the common cockle (*Cerastoderma edule*): tidal rhythm validation of increments formation. *Aquatic Living Resources* 23, 239–245.

- Mahé, K., Elise, B., Amico, F., & Caill-Milly, N.** (2021). *In situ* fast marking study of manila clams (*Ruditapes philippinarum*). *International Journal of Fisheries and Aquatic Studies* 9, 47–51.
- Mahé, M.** (2017). *Les palourdes japonaises dans l'étang de Berre : amélioration des connaissances et mise en place d'indicateurs de gestion de la pêche* (Rapport de stage) (p. 82). Gipreb.
- Mahé, M., Aurelle, D., Poggiale, J.-C., & Mayot, N.** (submitted in JMS). Assessment of the clam distribution in northern Mediterranean sites using morphological and genetical data. *Journal of Molluscan Studies*.
- Mahé, M., Camus, L., Marschal, C., Grisel, R., Poggiale, J.-C., & Mayot, N.** (submitted in OCMA). How long does it take to recover the population of *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) after the major ecological crisis of 2018 of the Berre lagoon (south of France)? *Ocean & Coastal Management*.
- Mahé, M., Delanghe, D., Grisel, R., Poggiale, J.-C., & Mayot, N.** (2020). Distribution of Manila clam, *Ruditapes philippinarum*, into Berre lagoon according to the environmental condition. *Vie et Milieu - Life & Environment* 70, 269–277.
- Mahé, M., Mayot, N., & Grisel, R.** (2020). *Evaluation de l'état du peuplement de palourdes dans l'étang de Berre - Version 2.0 (campagne 2019 avec l'environnement)* (Rapport interne) (p. 42). Gipreb.
- Maia, F., & Gaspar, M.B.** (2014). *Case study – clam harvesting in the Ria de Aveiro. Biology and management of bivalve harvesting in Ria de Aveiro* (p. 23). GEPETO.
- Manfrin, C., Turolla, E., Chung, J., & Giulianini, P.** (2015). First occurrence of *Callinectes sapidus* (Rathbun, 1896) within the Sacca di Goro (Italy) and surroundings. *Check List* 11(3), 1–4.
- Mangano, M.C., Giacoletti, A., & Sarà, G.** (2019). Dynamic Energy Budget provides mechanistic derived quantities to implement the ecosystem based management approach. *Journal of Sea Research* 143, 272–279.
- Marchessaux, G.** (2019). *Etude de l'anthroposystème emblématique de l'étang de Berre : approches écosystémique et sociologique de l'impact du cténaire invasif Mnemiopsis leidyi* (Thèse). Aix-Marseille Université. Disponible sur : <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02143401>

- Marques, G.M., Augustine, S., Lika, K., Pecquerie, L., Domingos, T., & Kooijman, S.A.L.M.** (2018). The AmP project: Comparing species on the basis of dynamic energy budget parameters. *PLOS Computational Biology* 14, e1006100.
- Mars, P.** (1949). Contributions à l'étude biologique des étangs méditerranéens - Faune malacologique de l'étang de Berre. *Bulletin Du Muséum d'histoire Naturelle de Marseille* 9, 65–116.
- Marschal, C., Garrabou, J., Harmelin, J.-G., & Pichon, M.** (2004). A new method for measuring growth and age in the precious red coral *Corallium rubrum* (L.). *Coral Reefs* 23, 423–432.
- Mayot, N., Faure, V., Mahé, M., & Grisel, R.** (2020). An ecosystemic approach of an ecological crisis in Berre lagoon. *Vie et Milieu - Life & Environment* 70, 77–82.
- Mayot, N., Mahé, M., Lemagnen, L., & Grisel, R.** (2021). *Evaluation de l'état du peuplement de palourdes dans l'étang de Berre. Campagne intermédiaire 2019-2021 - version 1.0 (juin 2021)* (Rapport interne) (p. 42). Gipreb.
- MEDAC.** (2019). *MEDAC opinion on the discard management plan for Venus clam Chamelea gallinea* (No. Art. 15 EU Reg. 1380/2013-Ref: 71/201986 pp.) (p. 86). Disponible sur : http://en.med-ac.eu/files/documentazione_pareri_lettere/2020/05/117_medac_opinion_venus_clam_may_2020.pdf
- Melià, P., De Leo, G., & Gatto, M.** (2004). Density and temperature-dependence of vital rates in the Manila clam *Tapes philippinarum*: A stochastic demographic model. *Marine Ecology Progress Series* 272, 153–164.
- Meneghetti, F., Moschino, V., & Da Ros, L.** (2004). Gametogenic cycle and variations in oocyte size of *Tapes philippinarum* from the Lagoon of Venice. *Aquaculture* 240, 473–488.
- Mirallès, F., & Brach-Papa, C.** (2017). *Etudes sanitaires du cordon du Jai et de l'Etang de Berre* (p. 39). IFREMER. Disponible sur : https://www.spppi-paca.org/_depot_sppi/_depot_arko/basesdoc/6/31549/5lux15_etudes-sanitaires-du-cordon-du-jai-et-de-l-etang-de-berre-2017-.pdf
- Mirleau, F., Mirleau, P., & Mahé, M.** (2020). *Recherche des maladies de la palourde japonaise Rudipates philippinarum à l'étang de Berre* (p. 48). Gipreb - IMBE. Disponible sur :

https://etangdeberre.org/content/uploads/2021/03/Rapport_maladies_palourdes_FM_PM_MM_2020.pdf

- Miyawaki, D., & Sekiguchi, H.** (1999). Interannual Variation of Bivalve Populations on Temperate Tidal Flats. *Fisheries Science* 65, 817–829.
- Morales, R.** (1995). *Cartographie des peuplements benthiques de substrats durs sur le pourtour de l'étang de Berre* (p. 22).
- Moschino, V., Delaney, E., & Da Ros, L.** (2012). Assessing the significance of *Ruditapes philippinarum* as a sentinel for sediment pollution: Bioaccumulation and biomarker responses. *Environmental Pollution* 171, 52–60.
- Moura, P., Garaulet, L., Vasconcelos, P., Chainho, P., Costa, J., & Gaspar, M.** (2017). Age and growth of a highly successful invasive species: the Manila clam *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) in the Tagus Estuary (Portugal). *Aquatic Invasions* 12, 133–146.
- Moura, P., Vasconcelos, P., Pereira, F., Chainho, P., Costa, J.L., & Gaspar, M.B.** (2018). Reproductive cycle of the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*): an intensively harvested invasive species in the Tagus Estuary (Portugal). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 98, 1645–1657.
- Nakaoka, M.** (1996). Size-dependent survivorship of the bivalve *Yoldia notabilis* (Yokohama, 1920): the effect of crab predation. *Journal of Shellfish Research* 15, 355–362.
- Neaud-Masson, N., & Gautier, E.** (2021). *Lieux et périodes à risque 2021 pour les toxines lipophiles - Complément aux prescriptions REPHYTOX - Version n°2 (finale), de mai 2021* (No. ODE/VIGIES/21-03) (p. 10). IFREMER. Disponible sur : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00668/78020/>
- Neaud-Masson, N., & Lemoine, M.** (2020). *Procédure nationale de la surveillance sanitaire des phycotoxines réglementées dans les zones de production de coquillages - Prescriptions du REseau de surveillance des PHYcoTOXines dans les organismes marins (REPHYTOX) - Version 5*

- de novembre 2020 (No. ODE/VIGIES/20-11) (p. 44). IFREMER. Disponible sur : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00454/56600/>
- Nérini, D.** (2000). *Analyse statistique de processus physiques et chimiques en océanologie côtière à l'aide d'une méthode de régression et de classification par arbre décisionnel. Application à l'étude d'un milieu fortement perturbé : l'Etang de Berre* (Thèse). Aix-Marseille 2. Disponible sur : <https://www.theses.fr/2000AIX22100>
- Nérini, D., & Manté, C.** (2021). *Analyse des données historiques du suivi de l'écosystème de l'Etang de Berre - Période 1994-2019* (p. 56). Gipreb.
- Nerlović, V., Korlević, M., & Mravinac, B.** (2016). Morphological and Molecular Differences Between the Invasive Bivalve *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) and the Native Species *Ruditapes decussatus* (Linnaeus, 1758) from the Northeastern Adriatic Sea. *Journal of Shellfish Research* 35, 31–39.
- Nielsen, J.R., & Vedsmand, T.** (1999). User participation and institutional change in fisheries management: a viable alternative to the failures of 'top-down' driven control? *Ocean & Coastal Management* 42, 19–37.
- Ojea, J., Martínez, D., Novoa, S., & Cerviño-Otero, A.** (2004). Ciclo gametogénico de una población de almeja japonesa *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) en la ría de Camariñas (noroeste de España) y relación con la composición bioquímica mayoritaria. *Boletín Del Instituto Español de Oceanografía* 337–342.
- Paillard, C., & Maes, P.** (1990). Etiologie de la maladie de l'anneau brun chez *Tapes philippinarum*: pathogénicité d'un *Vibrio sp.* *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences de Paris, Série III* 310, 15–20.
- Paillard, C., & Maes, P.** (1994). Brown ring disease in the Manila clam *Ruditapes philippinarum*: Establishment of a classification system. *Diseases of Aquatic Organisms* 19, 137–146.

- Paquier, A.-É.** (2014). *Interactions de la dynamique hydro-sédimentaire avec les herbiers de phanérogames, Étang de Berre* (Thèse). Aix-Marseille. Disponible sur : <http://www.theses.fr/2014AIXM3064>
- Park, K.-I., & Choi, K.-S.** (2001). Spatial distribution of the protozoan parasite *Perkinsus sp.* found in the Manila clams, *Ruditapes philippinarum*, in Korea. *Aquaculture* 203, 9–22.
- Park, K.-I., & Choi, K.-S.** (2004). Application of enzyme-linked immunosorbent assay for studying of reproduction in the Manila clam *Ruditapes philippinarum* (Mollusca: Bivalvia). I. Quantifying eggs.
- Park, K.-I., Yang, H.-S., Kang, D.-H., & Choi, K.-S.** (2010). Density dependent growth and mortality of Manila clam *Ruditapes philippinarum* reared in cages in Gomso-Bay, Korea. *The Korean Journal of Malacology* 26, 91–95.
- Passalacqua, P.L., Zavatta, E., Bigname, G., Serraino, A., & Serratore, P.** (2016). Occurrence of *Vibrio Parahaemolyticus*, *Vibrio Cholerae* and *Vibrio Vulnificus* in the Clam *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) from Emilia Romagna and Sardinia, Italy. *Italian Journal of Food Safety* 5, 5709.
- Pastres, R., Solidoro, C., Cossarini, G., Melaku Canu, D., & Dejak, C.** (2001). Managing the rearing of *Tapes philippinarum* in the lagoon of Venice: a decision support system. *Ecological Modelling* 138, 231–245.
- Paulet, Y.M., Lucas, A., & Gérard, A.** (1988). Reproduction and larval development in two *Pecten maximus* (L.) population from Brittany. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 119, 145–156.
- Pauly, D., & Gaschütz, G.** (1979). *A simple method for fitting oscillating length growth data, with a program for pocket calculators* (I.C.E.S. CM 1979/6:24) (p. 26). Demersal Fish Cttee.
- Pecquerie, L., Petitgas, P., & Kooijman, S.A.L.M.** (2009). Modeling fish growth and reproduction in the context of the Dynamic Energy Budget theory to predict environmental impact on anchovy spawning duration. *Journal of Sea Research* 62, 93–105.

- Peignon, J.-M., Gérard, A., Naciri, Y., Ledu, C., & Phélipot, P.** (1995). Analyse du déterminisme de la coloration et de l'ornementation chez la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum*. *Aquatic Living Resources* 8, 181–189.
- Pete, R., Guyondet, T., Bec, B., Derolez, V., Cesmat, L., Lagarde, F., Pouvreau, S., Fiandrino, A., & Richard, M.** (2020). A box-model of carrying capacity of the Thau lagoon in the context of ecological status regulations and sustainable shellfish cultures. *Ecological Modelling* 426, 109049.
- Piques, B., & Bonnin, J.-B.** (2009). *La pêche à pied récréative sur Marennes – Oléron. Programme « REVE » 2006-2009. RAPPORT final de diagnostic* (p. 196). IODDE. Disponible sur : <http://www.iodde.org/cpie/presentation/206899/Rapports-a-telecharger>
- Plante-Cuny, M.-R., & Bodoy, A.** (1987). Biomasse et production primaire du phytoplancton et du microphytobenthos de deux biotopes sableux (Golfe de Fos, France). *Oceanologica Acta* 10, 223–237.
- Poulain, C., Lorrain, A., Flye-Sainte-Marie, J., Amice, E., Morize, E., & Paulet, Y.M.** (2011). An environmentally induced tidal periodicity of microgrowth increment formation in subtidal populations of the clam *Ruditapes philippinarum*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 397, 58–64.
- Pranovi, F., Libralato, S., Raicevich, S., Granzotto, A., Pastres, R., & Giovanardi, O.** (2003). Mechanical clam dredging in Venice lagoon: ecosystem effects evaluated with a trophic mass-balance model. *Marine Biology* 143, 393–403.
- Pretto, T., Zambon, M., Civettini, M., Caburlotto, G., Boffo, L., Rossetti, E., & Arcangeli, G.** (2014). Massive mortality in Manila clams (*Ruditapes philippinarum*) farmed in the Lagoon of Venice, caused by *Perkinsus olseni*. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists* 34, 43–53.
- Privat, A., Bonnin, J.-B., Olivier, S., Piques, B., Delisle, F., Sturbois, A., Bernard, M., Poisson, P., Ponsero, A., Amice, G., Gamp, E., Mannaerts, G., Bauvais, S., Birolleau, A., Coz, R., Giannasi, P., Mermet, S., Veron, L., Pasco, R., Jeune, N., Costales, L., Soulier, L., Popovsky, J., Fossecave,**

- P., Sénéchale, F., Brockbank, A., & Baudinière, E.** (2017). *Cahier méthodologique étude et caractérisation de la pêche à pied récréative* (p. 297). Disponible sur : <http://www.pecheapied-loisir.fr/wp-content/uploads/B2-2017-Cahiermethodologiquepecheapied.pdf>
- Privat, A., Delisle, F., Bonnin, J.-B., Piques, B., Bernard, M., & Ponsero, A.** (2013). *Étude et diagnostic de l'activité de pêche à pied récréative : cahier méthodologique et recueil d'expériences* (p. 147). CPIE Marennes Oléron et VivArmor Nature. Disponible sur : https://www.reservebaiedesaintbrieuc.com/fileadmin/RESERVE_DE_LA_BAIE/PROTEGER/peche_a_pied/Cahiermethodologiquepecheapied.pdf
- Quéro, J.C., & Vayne, J.J.** (1998). *Les fruits de la mer et plantes marines des pêches françaises* (Delachaux et Nestlé).
- Radakovitch, O., Rigaud, S., Garnier, J.M., Strady, E., Angeletti, B., Moreaux, Dejong, L., Thiéry, A., Gueydon-Morin, C., Malleret, L., Di Giorgio, C., & De Méo, M.** (2013). Une approche écotoxicologique et génotoxicologique des sédiments de l'étang de Berre. Dans *Les actes de rencontres : Lagun'r - Rencontres scientifiques autour de l'étang de Berre 14-15 mars 2011* (pp. 104–120). Gipreb.
- Raimbault, P., Beker, B., Garcia, N., Fournier, M., & Gouze, E.** (2013). L'étang de Berre, cycle de la matière, production primaire et communautés phytoplanctoniques. Dans *Les actes de rencontres : Lagun'r - Rencontres scientifiques autour de l'étang de Berre 14-15 mars 2011* (pp. 143–157). Gipreb.
- Réseau littorea.** (2018). La pêche à pied de loisir. [Site internet]. Disponible sur : <http://www.pecheapied-loisir.fr/> [2018.05.22].
- Richardson, C.A.** (1987). Tidal Bands in the Shell of the Clam *Tapes philippinarum* (Adams and Reeve, 1850). *Proceedings of the Royal Society Series B-Biological Sciences* 230, 367–387.
- Ricker, W.E.** (1954). Stock and Recruitment. *J. Fish. Res. BD.* 11, 559–623.
- Rigaud, S., Radakovitch, O., Nerini, D., Picon, P., & Garnier, J.M.** (2011). Reconstructing historical trends of Berre lagoon contamination from surface sediment datasets: Influences of industrial

- regulations and anthropogenic silt inputs. *Journal of Environmental Management* 92, 2201–2210.
- Robert, R., & Parra, R.** (1991). Etude expérimentale de la prédation de la palourde japonaise, *Ruditapes philippinarum*, par la dorade royale, *Sparus aurata*, et le baliste, *Balistes capriscus*. *Aquatic Living Resources* 4, 181–189.
- Rodriguez-Moscoso, E., Pazo, J.P., Garcia, A., & Fernandez Cortes, F.** (1992). Reproductive cycle of Manila clam, *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) in Ria of Vigo (NW Spain). *Scientia Marina* 56, 61–67.
- Roskov Y., Ower G., Orrell T., Nicolson D., Bailly N., Kirk P.M., Bourgoin T., DeWalt R.E., Decock W., Nieuwerkerken E. van, Zarucchi J., Penev L., eds.** (2019). Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2019 Annual Checklist. Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. ISSN 2405-884X. Disponible sur : www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2019.
- Roux, R.M., Nodot, C., Rodier, M., Stora, M.G., Bellan, D., & Liorzou, B.** (1985). *Étang de Berre : Bilan des Connaissances écologiques* (p. 125). Marseille: IFREMER.
- Roux, R.M., Sentenac, F., Weydert, P., & Degiovanni, C.** (1993). Impacts des actions anthropiques sur l'évolution à long terme des fonds de l'étang de Berre (Sud-Est de la France). *Vie et Milieu - Life & Environment* 43, 205–216.
- Ruano, F., Batista, F.M., & Arcangeli, G.** (2015). Perkinsosis in the clams *Ruditapes decussatus* and *R. philippinarum* in the Northeastern Atlantic and Mediterranean Sea: A review. *Journal of Invertebrate Pathology* 131, 58–67.
- Sanchez, F., Caill-Milly, N., & Lissardy, M.** (2018). *Campagne d'évaluation du stock de palourdes du bassin d'Arcachon* (p. 61). IFREMER. Disponible sur : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00477/58897/61456.pdf>
- Sanchez, F., Caill-Milly, N., Lissardy, M., & Bru, N.** (2014). *Campagne d'évaluation du stock de palourdes du bassin d'Arcachon* (p. 53). IFREMER. Disponible sur : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00233/34383/32765.pdf>

- Savini, D., Occhipinti–Ambrogi, A., Marchini, A., Tricarico, E., Gherardi, F., Olenin, S., & Gollasch, S.** (2010). The top 27 animal alien species introduced into Europe for aquaculture and related activities. *Journal of Applied Ichthyology* 26, 1–7.
- Serdar, S., Lök, A., Köse, A., Yildiz, H., Acarli, S., & Gouletquer, P.** (2007). Growth and survival rates of carpet shell clam (*Tapes decussatus* Linnaeus, 1758) using various culture methods in Sufa (Homa) Lagoon, Izmir, Turkey. *Aquacultural Engineering* 37, 89–99.
- Silina, A.V.** (2011). A comparative study of samples of the bivalve *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve, 1850) from populations and shell assemblages. *Russian Journal of Marine Biology* 37, 193–200.
- Stora, G.** (1982). *Recherches de bionomie descriptive et expérimentale (in vivi et in vitro) dans quelques biotopes littoraux soumis à des variations naturelles ou artificielles des conditions du milieu (notamment dans l'étang de Berre et le Golfe de Fos)* (Thèse). Université Aix-Marseille II Faculté des Sciences, Marseille.
- Takeyama, K., Sassa, S., & Kohno, H.** (2020). Development and verification of a new maintenance and management method considering the geoenvironmental dynamics for a habitat of the Manila clam *Ruditapes philippinarum*. *Global Ecology and Conservation* 24, e01367.
- Tamura, T.** (1970). *Marine aquaculture ; translated from Japanese (2nd edition 1966) by M.I. Watanake*. Washington D.C.: Nat. Science Foundation.
- Tezuka, N., Takada, Y., Shigeta, T., & Uchida, M.** (2021). Identification of Potential Predators for Asari Clam *Ruditapes philippinarum* Using Time-lapse Camera Observations. *Japan Agricultural Research Quarterly: JARQ* 55, 85–96.
- Thébault, J., Chauvaud, L., Clavier, J., Fichez, R., & Morize, E.** (2006). Evidence of a 2-day periodicity of striae formation in the tropical scallop *Comptopallium radula* using calcein marking. *Marine Biology* 149, 257–267.
- Toba, M., Kobayashi, Y., Kakino, J., Yamakawa, H., Ishii, R., & Okamoto, R.** (2016). Stocks and fisheries of asari in Japan. *Bulletin of Japan Fisheries Research and Education Agency* 9–21.

- Toba, M., Kobayashi, Y., & Shibata, T.** (2020). Characteristic changes in the population dynamics of asari (Manila) clam *Ruditapes philippinarum* in a period of stock decrease on the Banzu intertidal flat, Tokyo Bay. *Journal of Sea Research* 157, 101845.
- Tokeshi, M., Ota, N., & Kawai, T.** (2006). A comparative study of morphometry in shell-bearing molluscs. *Journal of Zoology* 251, 31–38.
- Tonk, L., & Rozemeijer, M.J.C.** (2019). *Ecology of the brown crab (Cancer pagurus) and production potential for passive fisheries in Dutch offshore wind farms* (Report number C064/19A) (p. 49). Wageningen: Wageningen Marine Research (University & Research centre).
- Trinkler, N.** (2009). *La guérison coquillière : un mécanisme de défense de la palourde japonaise Ruditapes philippinarum face au Vibrio tapetis dans le cadre de la maladie de l'anneau brun.* (Thèse). Université de Bretagne occidentale - Brest. Disponible sur : <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00543317>
- Truilhé-Marengo, E.** (2013). Le contentieux devant la CJCE et ses suites : Quel rôle pour le droit européen de l'environnement ? In *Les actes de rencontres : Lagun'r - Rencontres scientifiques autour de l'étang de Berre 14-15 mars 2011* (pp. 39–55). Gipreb.
- Tumnoi, W.** (2012). *The Autecology of Tapes philippinarum (Adams and Reeve, 1850) in Southampton Water, UK* (Thèse). University of Southampton - Faculty of natural and environmental sciences - School of Ocean and Earth Sciences, UK. Disponible sur : <https://eprints.soton.ac.uk/351817/>
- Uchida, H., & Wilen, J.E.** (2004). *Japanese coastal fisheries management and institutional designs: A descriptive analysis* (p. 11). Tokyo, Japan: The Twelfth Biennial Conference of International Institution of Fishery Economics and Trade. Disponible sur : https://www.researchgate.net/publication/229050703_Japanese_coastal_fisheries_management_and_institutional_designs_A_descriptive_analysis
- van der Veer, H.W., Cardoso, J.F.M.F., & van der Meer, J.** (2006). The estimation of DEB parameters for various Northeast Atlantic bivalve species. *Journal of Sea Research* 56, 107–124.

- Van Haren, R.J.F., & Kooijman, S.A.L.M.** (1993). Application of a dynamic energy budget model to *Mytilus edulis* (L.). *Netherlands Journal of Sea Research* 31, 119–133.
- Velez, C., Figueira, E., Soares, A.M.V.M., & Freitas, R.** (2017). Effects of seawater temperature increase on economically relevant native and introduced clam species. *Marine Environmental Research* 123, 62–70.
- Vincenzi, S., Caramori, G., Rossi, R., & De Leo, G.A.** (2006). Estimating clam yield potential in the Sacca di Goro lagoon (Italy) by using a two-part conditional model. *Aquaculture* 261, 1281–1291.
- Vincenzi, S., Zucchetta, M., Franzoi, P., Pellizzato, M., Pranovi, F., De Leo, G.A., & Torricelli, P.** (2011). Application of a Random Forest algorithm to predict spatial distribution of the potential yield of *Ruditapes philippinarum* in the Venice lagoon, Italy. *Ecological Modelling* 222, 1471–1478.
- Walne, P.R.** (1976). Experiments on the culture in the sea of the butterfish *Venerupis decussata* L. *Aquaculture* 8, 371–381.
- Warner, R.F.** (2012). Environmental impacts of hydroelectric power and other anthropogenic developments on the hydromorphology and ecology of the Durance channel and the Etang de Berre, southeast France. *Journal of Environmental Management* 104, 35–50.
- Watanabe, S., & Higano, J.** (2016). Outline of the third international symposium on Manila (Asari) clam. *Bulletin of Japan Fisheries Research and Education Agency*. 7–8.
- Watanabe, S., & Katayama, S.** (2010). Relationships Among Shell Shape, Shell Growth Rate, and Nutritional Condition in the Manila Clam (*Ruditapes philippinarum*) in Japan. *Journal of Shellfish Research* 29, 353–359.
- Xie, Q., & Burnell, G.M.** (1994). A comparative study of the gametogenic cycles of the clams *Tapes philippinarum* and *Tapes decussatus* on the south coast of Ireland. *Journal of Shellfish Research* 13, 467–472.
- Yin, X., Wang, J., Yang, M., & Xie, X.** (2019). Evaluation of macroalgal detritus as food source for juvenile Manila clam, *Ruditapes philippinarum*: Effects on growth, amino acid content and fatty acid composition. *Aquaculture Research* 50, 3579–3588.

Textes réglementaires

_____ 1957 _____

Par le président de la République. **Loi n°57-897 du 7 août 1957 portant interdiction de la pêche dans l'étang de Berre**. JORF du 8 août 1957 page 7813 [en ligne] Disponible sur https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do;jsessionid=1E38E3F6971C37D8101469A8F26A62FD.tplgfr42s_1?cidTexte=JORFTEXT000000878199&idArticle=&categorieLien=id (consulté le 24 janvier 2017).

_____ 1994 _____

Par le Président de la République. **Loi n° 94-114 du 10 février 1994 portant diverses dispositions concernant l'agriculture – article 34 (Titre V : Dispositions visant à rétablir le droit de pêche dans l'étang de Berre)**. NOR: AGRX9300158L. JORF du 11 février 1994 page 2326 [en ligne] Disponible sur <https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000000878199&dateTexte=19940210> (consulté le 24 janvier 2017).

_____ 1997 _____

Par Mr Pierre Hérisson, Sénateur, au nom de la commission des Affaires économiques. Rapport n°312 (1996-1997) : **Création Etablissement public d'aménagement de l'étang de Berre**. Rapport législatif 312 du 16 avril 1997 [en ligne] Disponible sur : <http://www.senat.fr/rap/I96-312/I96-312.html> (consulté le 12 juin 2020).

_____ 2004 _____

Le Parlement européen et le Conseil de l'Union Européenne. **Règlement (CE) n°854/2004 du Parlement européen et du Conseil du 29 avril 2004 fixant les règles spécifiques d'organisation des contrôles officiels concernant les produits d'origine animale destinés à la consommation humaine**. Journal officiel de l'Union européenne 139 du 30.04.2004, p. 206-320 [en ligne] Disponible sur : <http://eur-lex.europa.eu/legal-content/FR/TXT/?uri=celex:32004R0854> (consulté le 19 avril 2017).

_____ 2006 _____

Par le Premier ministre. **Décret n° 2006-1557 du 8 décembre 2006 approuvant l'avenant n° 1 au cahier des charges spécial des chutes de Salon et de Saint-Chamas, sur la Durance (départements**

des Bouches-du-Rhône, de Vaucluse et du Gard). NOR: INDI0608969D. JORF n°285 du 9 décembre 2006 page 18682 texte n° 25 [en ligne] Disponible sur : <https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000000463729&categorieLien=id> (consulté le 12 juin 2020).

_____ 2010 _____

Par le Premier ministre ; le ministre de l'Agriculture, de l'alimentation, de la pêche, de la ruralité et de l'aménagement du territoire ; et la ministre de l'Écologie, du développement durable, des transports et du logement. **Décret n° 20101653 du 28 décembre 2010 modifiant le décret n° 2001426 du 11 mai 2001 réglementant l'exercice de la pêche maritime à pied à titre professionnel.** NOR: AGRM1017340D. JORF n°0301 du 29 décembre 2010, texte n° 84, page 22991 [en ligne] Disponible sur : <https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000023311821&categorieLien=id> (consulté le 10 avril 2017).

_____ 2011 _____

Par le ministre de l'Agriculture, de l'alimentation, de la pêche, de la ruralité et de l'aménagement du territoire. **Arrêté du 24 janvier 2011 déterminant les conditions de délivrance du permis de pêche à pied professionnelle.** NOR: AGRM1031350A. JORF n°0028 du 3 février 2011. Texte n°45 [en ligne] Disponible sur : <https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000023504258> (consulté le 11 avril 2017).

_____ 2012 _____

Par le ministère de l'écologie, du développement durable et de l'énergie. **Arrêté du 22 octobre 2012 relatif à l'obligation de déclarations statistiques en matière de produits de la pêche maritime à pied professionnelle.** NOR : TRAM1221615A. JORF n°0253 du 30 octobre 2012 texte n° 37 page 16820 [en ligne] Disponible sur : <https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000026555222&categorieLien=id> (consulté le 11 avril 2017).

_____ 2013 _____

Par le ministère de l'écologie, du développement durable et de l'énergie. **Arrêté du 29 janvier 2013 modifiant l'arrêté du 26 octobre 2012 déterminant la taille minimale ou le poids minimal de capture des poissons et autres organismes marins (pour une espèce donnée ou pour une zone géographique donnée) effectuée dans le cadre de la pêche maritime de loisir.** NOR : TRAM1240353A. JORF n°0045 du 22 février 2013 page 3024 texte n° 28 [en ligne] Disponible sur : <https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000027093867&categorieLien=id> (consulté le 24 janvier 2017).

_____ 2014 _____

Par le Président de la République ; le Premier ministre ; la ministre de l'Écologie, du développement durable et de l'énergie ; et la ministre des outremer. **Décret n° 2014-1608 du 26 décembre 2014 relatif à la codification de la partie réglementaire du livre IX du code rural et de la pêche maritime.** NOR: DEVM1411755D. JORF n°0299 du 27 décembre 2014, texte n° 7, page 22407 [en ligne] Disponible sur : <https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000029972968&categorieLien=id> (consulté le 10 avril 2017).

_____ 2015 _____

Par le préfet de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur, Préfet des Bouches du Rhône, Officier de la Légion d'Honneur, Chevalier de l'Ordre National du mérite. **Arrêté n°353 du 11 juin 2015 portant encadrement des activités de pêche maritime de loisir des coquillages sur le littoral ainsi que sur les lagunes et étangs compris dans la limite de salure des eaux du département des Bouches-du-Rhône.** [en ligne] Disponible sur : <https://www.bouches-du-rhone.gouv.fr/content/download/14501/82841/file/RAA-039BIS-JUIN.pdf> (consulté le 14 août 2018).

_____ 2017 _____

Par le Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins de PACA. **Délibération n°40/2017 du 14 décembre 2017 fixant la liste des titulaires de la licence de pêche à pied professionnelle de coquillages dans l'étang de Berre pour la période allant de l'ouverture de la pêche en janvier 2018 au 30 avril 2018.**

_____ 2018 _____

Par le Préfet de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur, Préfet de la zone de défense et de sécurité sud, Préfet des Bouches-du-Rhône. **ARRÊTE PRÉFECTORAL n°13-2018-01-24-013 Portant classement de salubrité et de surveillance sanitaire des zones de production de coquillages vivants des Bouches-du-Rhône.** [en ligne] Disponible sur : <https://www.bouches-du-rhone.gouv.fr/content/download/25951/155975/file/recueil-13-2018-023-recueil-des-actes-administratifs%20du%2030%20janvier%202018.pdf> (consulté le 10 mai 2018)

Par le préfet de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur Préfet de la zone de défense et de sécurité Sud, Préfet des Bouches du Rhône. **Arrêté n° R93-2018-01-30-001 du 30 janvier 2018 portant encadrement des activités de pêche maritime professionnelle et de loisir des bivalves fouisseurs sur le littoral de l'étang de Berre et hors des limites administratives du Grand Port Maritime de Marseille** [en ligne] Disponible sur : http://www.prefectures-regions.gouv.fr/provence-alpes-cote-dazur/content/download/41474/277786/file/Recueil-r93-2018-013_2%20f%C3%A9vrier%202018.pdf (consulté le 10 mai 2018)

Par le préfet de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur Préfet de la zone de défense et de sécurité Sud, Préfet des Bouches du Rhône. **Arrêté n° R93-2018-01-31-001 du 31 janvier 2018 rendant obligatoire une délibération du Comité régional des pêches maritimes et des élevages marins de Provence-Alpes-Côte d'Azur fixant la liste des titulaires de la licence de pêche à pied professionnelle de coquillages dans l'étang de Berre jusqu' au 30 avril 2018** [en ligne] Disponible sur : http://www.prefectures-regions.gouv.fr/provence-alpes-cote-dazur/content/download/41474/277786/file/Recueil-r93-2018-013_2%20f%C3%A9vrier%202018.pdf (consulté le 10 mai 2018)

Par le Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins de PACA. **Délibération n°07/2018 du 26 avril 2018 fixant la liste des titulaires de la licence de pêche à pied professionnelle de coquillages dans l'étang de Berre pour la période du 1er mai 2018 au 30 avril 2019.**

Par le préfet de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur Préfet de la zone de défense et de sécurité Sud, Préfet des Bouches du Rhône. **Arrêté n°R93-2018-05-07-001 du 7 mai 2018 rendant obligatoire une délibération du Comité régional des pêches maritimes et des élevages marins de Provence-Alpes-Côte d'Azur fixant la liste des titulaires de la licence de pêche à pied professionnelle de coquillages dans l'étang de Berre du 1er mai 2018 jusqu'au 30 avril 2019** [en ligne] Disponible sur : http://www.prefectures-regions.gouv.fr/provence-alpes-cote-dazur/content/download/45686/304227/file/recueil-r93-2018-041_11%20mai%202018.pdf (consulté le 14 mai 2018)

Par le préfet de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur Préfet de la zone de défense et de sécurité Sud, Préfet des Bouches du Rhône. **Arrêté n° R93-2018-08-31-0004 du 31 août 2018 portant l'interdiction de la pêche maritime professionnelle et de loisir des bivalves fouisseurs sur le littoral de l'étang de Berre et hors des limites administratives du Grand Port Maritime de Marseille** [en ligne] Disponible sur : http://www.prefectures-regions.gouv.fr/provence-alpes-cote-dazur/content/download/49886/330198/file/Recueil-r93-2018-103_11%20septembre%202018.pdf (consulté le 17 septembre 2018)

_____ 2020 _____

Par le Premier ministre. **Décret n°2020-260 du 16 mars 2020 portant réglementation des déplacements dans le cadre de la lutte contre la propagation du virus covid-19** [en ligne] Disponible sur : <https://www.legifrance.gouv.fr/jorf/id/JORFTEXT000041728476> (consulté le 21 janvier 2021).

Par le Premier ministre. **Décret n 2020-384 du 1er avril 2020 complétant le décret n° 2020-293 du 23 mars 2020 prescrivant les mesures générales nécessaires pour faire face à l'épidémie de covid-19 dans le cadre de l'état d'urgence sanitaire** [en ligne] Disponible sur : <https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/LEGIARTI000041777922/2020-04-03/> (consulté le 21 janvier 2021).

Par le préfet de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur Préfet de la zone de défense et de sécurité Sud, Préfet des Bouches du Rhône. **Arrêté n° R93-2020-04-06-001 du 6 avril 2020 portant encadrement des activités de pêche maritime professionnelle et de loisir des bivalves fouisseurs sur le littoral de l'étang de Berre et hors des limites administratives du Grand Port Maritime de Marseille**

[en ligne] Disponible sur : https://www.prefectures-regions.gouv.fr/provence-alpes-cote-dazur/content/download/68290/445813/file/Recueil-r93-2020-041_6%20avril%202020.pdf (consulté le 7 avril 2020).

Par le Premier ministre. **Décret n°2020-545 du 11 mai 2020 prescrivant les mesures générales nécessaires pour faire face à l'épidémie de covid-19 dans le cadre de l'état d'urgence sanitaire** [en ligne] Disponible sur : <https://www.legifrance.gouv.fr/loda/id/JORFTEXT000041858681/> (consulté le 21 janvier 2021).

Par le Comité Régional des Pêches Maritimes et des Elevages Marins de PACA. **Délibération n°03/2020 du 20 juillet 2020 fixant la liste des titulaires de la licence de pêche à pied professionnelle de coquillages dans l'étang de Berre pour la période du 20 juillet 2020 au 30 avril 2021.**

Par le préfet de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur, Préfet de la zone de défense et de sécurité Sud, Préfet des Bouches du Rhône. **Arrêté n°R93-2020-07-24-001 du 24 juillet 2020 rendant obligatoire une délibération du Comité régional des pêches maritimes et des élevages marins de Provence-Alpes-Côte d'Azur fixant la liste des titulaires de la licence de pêche à pied professionnelle de coquillages dans l'étang de Berre du 20 juillet 2020 jusqu'au 30 avril 2021** [en ligne] Disponible sur : https://www.prefectures-regions.gouv.fr/provence-alpes-cote-dazur/content/download/71272/462943/file/recueil-r93-2020-101_29%20juillet%202020pdf.pdf (consulté le 24 septembre 2020).

Par le Premier ministre. **Décret n°2020-1310 du 29 octobre 2020 prescrivant les mesures générales nécessaires pour faire face à l'épidémie de covid-19 dans le cadre de l'état d'urgence sanitaire** [en ligne] Disponible sur : <https://www.legifrance.gouv.fr/jorf/id/JORFTEXT000042475143?r=bsrywBXJar> (consulté le 21 janvier 2021).

_____ 2021 _____

Par le Préfet de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur, Préfet de la zone de défense et de sécurité sud, Préfet des Bouches-du-Rhône. **ARRÊTE PRÉFECTORAL n°13-2020-11-17-001 portant levée de l'interdiction temporaire de la pêche, du ramassage, du transport, de la purification, de l'expédition, du stockage, de la distribution, de la commercialisation et de la mise à la consommation humaine des coquillages pour le groupe 2 (bivalves fouisseurs-palourdes, coques, tellines...) en provenance des zones 13.08 « Etang de Berre » et 13.08.01 « Cordon du Jaï » (Bouches-du-Rhône)** [en ligne] Disponible sur : <https://www.bouches-du-rhone.gouv.fr/content/download/39203/222381/file/recueil-13-2020-286-recueil-des-actes-administratifs%20du%2018%20novembre%202020.pdf> (consulté le 9 novembre 2021)

COMMUNICATIONS SCIENTIFIQUES



Posters scientifiques

EUROLAG9 – VENICE 2020 “*FUTURE VISION AND KNOWLEDGE NEEDS FOR COASTAL TRANSITIONAL ENVIRONMENTS*” : 20 au 24 janvier 2020 (Venise, Italie)

Mathilde Mahé, Christian Marschal, Jean-Christophe Poggiale, Nicolas Mayot. *Growth rate of Manila clam into Berre lagoon using calcein labelling*

GECOMARS 2020 “International workshop on ecosystem based management” : du 4 au 5 février 2020 (Marseille, France)

Mathilde Mahé, Jean-Christophe Poggiale, Nicolas Mayot. *Distribution of manila clam, *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve, 1850) into Berre lagoon according to environmental condition – preliminary results*

Growth rate of Manila clam into Berre lagoon using calcein labelling

Mathilde Mahé^{1,2}
Christian Marschal³
Jean Christophe Poggiale²
Nicolas Mayot¹

Contact : mathilde.mahé@gipreb.fr

1. GIPREB Syndicat Mixte – Cours Mirabeau – 13130 Berre l'étang
2. Institut Méditerranéen d'Océanologie (MIO) – Aix-Marseille Université
3. Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie Marine et Continentale (IMBE)



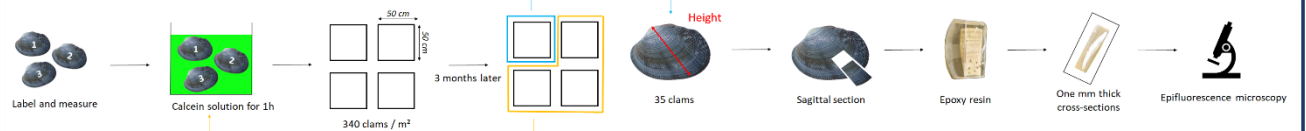
Introduction

The Manila clam, *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve, 1850), is a bivalve mollusc native from the Indo-Pacific province. The Berre lagoon is located in the South of France, near Marseilles (Fig.1). Its surface area is 155 km² and its maximal depth is 9.5 m. In recent years, Manila clams settled into Berre lagoon [1]. In February 2018, clam's professional fishery has been opened. During the summer and autumn 2018, an ecological crisis occurred, and clam stock has been decimated. Consequently, the fishery was closed in September 2018.

To understand better of *R. philippinarum* into Berre lagoon and to have a good stock management, it's important to know how quickly this species grow up. **The goal of this study is to estimate the growth rate of Manila clam into Berre lagoon using calcein labelling.**



Materials et methods



Cages were 20 cm height and sunk into 15 cm of sediment. They were covered by a grid (64 mm mesh) to limit the predation mortality and the clam loss by the hydrodynamics. This installation deemed to have a low impact on the local environmental condition for the clam growth [2].

A picture was taken under the epifluorescence microscopy (Fig.2) and a measure was made for each clam between calcein labels (ImageJ 1.52a). This measure was shell height growth. To have shell length growth, a relation made on 1 350 manila clams from Berre lagoon in 2017 was used: $Length = 1.3661 * height + 0.2293$ ($R^2 = 0.9547$).

The Speed of Growth (SG - $\mu\text{m}/\text{day}$) was calculated: $SG = [(L_f - L_i) * 1000] / T$ with L_f the final shell length (mm), L_i the initial shell length (mm) and T the time of this experience (day) [3].

Next to the cage, water temperature (WT) and dissolved oxygen (DO) were continuously recorded (WT since the beginning and DO since March 23th 2019). Chlorophyll *a* and salinity were monthly recorded.

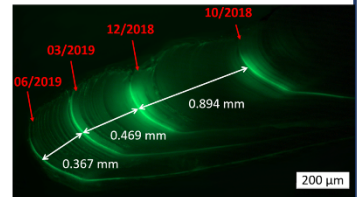


Fig.2. One year of calcein label on clam. In red: calcein labelling date, and in white: height growth.

Result and discussion

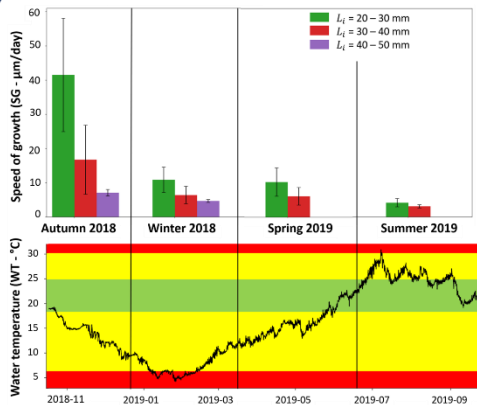


Fig.3.a) Speed of growth ($\mu\text{m}/\text{day}$) per season depending on L_i . Number of clams: 42 for autumn, 42 for winter, 26 for spring and 22 for summer b) WT was continuously recorded during time experience. The color represents the effect of WT on clam biology (green: optimum condition, red: too hot or too cool for biological process and yellow: intermediate) [5, 6, 7]

During this experience, the smallest clam caged was 7.3 mm and the biggest clam was 47.27 mm. After the period into the cage, the smallest clam length found was 24.19 mm and the biggest was 40.44 mm. Small clams are difficult to retrieve, but no predation clues was observed.

The mean SG of *R. philippinarum* into Berre lagoon is 11.19 $\mu\text{m}/\text{day}$ (Standard Deviation - SD 11.76). SG depends on the season and on L_i (Fig.3a). SG depends on environmental conditions too: WT, food availability or salinity [4]. During the year of this experience, chlorophyll *a* was always overhead 23 $\mu\text{g}/\text{L}$. The salinity was between 12 and 37 for more than 97% of the experience time. DO was principally higher than 5 mg/L. Short periods of hypoxia and anoxia were recorded during summer 2019 between midnight and 9am. The hypothesis of this event is due to the macrophytes respiration, especially *Ulva spp*, which has been observed in quantity around the cage during summer. According to the data, chlorophyll *a*, salinity and DO don't limit clam growth during the experience time.

In autumn 2018, WT was between 10 and 21°C (Fig.3b). In winter, WT was always below 12°C, clam growth was slower and even stop when WT was lower than 10°C [8]. In spring, WT was close to optimal for clam. Two hypotheses can be made. First, SG is higher on young clams and decrease when they grow up [3]. Clams with a L_i between 20 and 30 mm in autumn were raised, their SG is slower in spring. Second, during reproduction period, clam growth is slower because energy is allocated to gametogenesis (start at 8-12°C) then at spawning (start at 14°C) [9, 10]. Into Berre lagoon, gametogenesis begins around March and the spawning occurs between April and September (data to be published). Spawning continuous events explain that in Summer 2019, the growth is slow. Besides, the WT is overheard 25°C during July and August. With a WT higher than 25°C, growth is stopped, and beyond 35°C, biological activities are stopped [7].

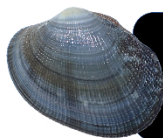
The growth data obtained have allowed to make the Von Bertalanffy curve using Appeldoorn's method (FISAT II software, version 1.2.2) In Berre lagoon, K was 0.48 years⁻¹ (SE 1.35) and L_{∞} was 41.29 mm (SE 0.09).

Conclusion

Calcein labelling is a good way to record the clam growth. The season marking allows to understand better the biological mechanism of growth. Into Berre lagoon, SG is higher in Autumn because WT is optimal and energy is not allocated to reproduction. SG depending on L_i too: more the clam is small more the growth rate is important.

This experience is continuing in order to have 2 years of growth with again season marks and obtain smaller clams (< 20 mm) to improve the result. Many experiences on clam biology are in progress on Berre lagoon. The purpose is to create a management model to have sustainable exploitation of clams using DEB model.

	SG - Speed of growth ($\mu\text{m}/\text{day}$)	O ₂	Salinity	Chlorophyll a	WT - Water temperature	Reproduction
Autumn 2018	21.60 (SD 15.90)				Optimal	
Winter 2018	7.29 (SD 3.42)				Too cool	Begin gametogenesis
Spring 2019	7.25 (SD 3.65)		No limiting factor		Optimal	Gametogenesis
Summer 2019	3.42 (SD 0.91)				Too hot	Spawning



Distribution of manila clam, *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve, 1850) into Berre lagoon according to environmental condition – preliminary results

Mathilde Mahé^{1,2}
Jean Christophe Poggiale²
Nicolas Mayot¹

Contact :
mahe.gipreb@gmail.com

The Manila clam *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve, 1850) is a bivalve mollusk native from the Indo-Pacific province. Nowadays, this is one of the most commercially exploited bivalve mollusk in the world [1]. The Berre lagoon is located in the South of France, near Marseilles (Fig.1). It is covering an area of 155 km² and has a maximal depth is 9.5 m. In recent years, Berre lagoon's biodiversity improved and the Manila clams settled [2]. In February 2018, clam's professional fishery has been opened.



Fig. 1. Situation of Berre lagoon

During the summer and autumn of 2018, an ecological crisis happened in the lagoon. It was caused by freshwater inputs during spring (natural as well as hydroelectric plant's input), high water temperature during the summer (30°C) and absence of wind [3]. The water column was stratified and O₂ could not reach the bottom layer. Consequently, clams missed O₂ to breathe and died: clam stock has been decimated and the fishery closed in September 2018.

The present studies focused on **the clam's distribution into Berre lagoon depending on environmental conditions**. The second aim of this study was to provide an overview of the clam density and abundance after the ecological crisis.

Sampling campaign

To evaluate the clam distribution and density into Berre lagoon, an experiment field was performed between the 27th of March and the 27th of July 2019. The lagoon was divided into 19 layers according to depth, grain size and hydrologic condition [4]. Only the lagoon part between 0 and 5 meters was sampled. The area under 5 meters depth wasn't studied: no clam was expected this deep because of the 2018 ecological crisis [3].

The number of stations per layer was depending on the station size and the sampling rate chosen. Stations were randomly distributed inside the layer, with a distance minimal of 200 meters between them (using the random.seed() function include in QGIS 2.18.21). To go to the station, a GPS was used. A total of 238 stations were sampled. At each station, 3 replicates were sampled. Sampling was done by scuba diving using a 0.25 m² quadrat (0,50*0,50 cm). At each replicate, everything inside the quadrat was taken. On the boat, bivalves were counted and *R. philippinarum* were measured (shell length). At each station, macrophytes distribution was evaluated.

Sediment data

During the sampling campaign, a sediment sample was taken at each station (238 samples). The analysis was made on 50 samples, stations were randomly chosen depending on the station number per layer and the grain size observed during the fieldwork (clay, silt, sand, and presence of shell piece). These 50 samples were treated using different protocols at Aix-Marseille Université, Centre de Recherche et d'Enseignement de Géosciences de l'Environnement (CEREGE, France).

- 1) The ignition loss procedure [5] to have the proportion of organic matter (MO%) and the CaCO₃ (CaCO₃%) in each sample
- 2) Laser diffraction grain size analysis [6], [7] using a Beckman Coulter LS 13 320 laser granulometer (range of 0.04 – 2,000 microns in 132 fractions). Then, the main fraction was identified (M1 and M2)
- 3) Each sample was treated with hydrogen peroxide (H₂O₂) to remove organic material [8] before the Laser diffraction grain size analysis and, then the main fraction was identified (M1_H2O2 and M2_H2O2)

	Mean	SD	Min	Max
MO (%)	6.29	3.71	0.89	16.33
CaCO ₃ (%)	52.49	10.92	31.07	74.27
M1 (µm)	73.62	80.15	4.88	269.22
M2 (µm)	78.92	225.45	0.43	1314.44
M1_H2O2 (µm)	38.50	76.94	4.44	295.52
M2_H2O2 (µm)	19.26	68.60	0.00	471.13

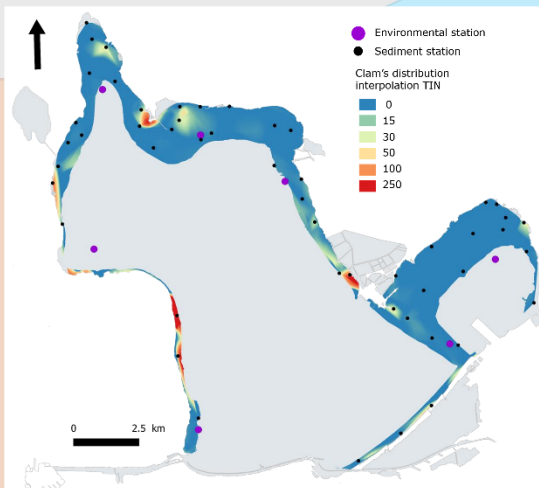


Fig. 2. Localization of station (environmental and sediment) into Berre lagoon and the result of clam's distribution (interpolation from 238 stations - Triangulated Irregular Network with 2,000 columns and cells).

Biological & Sediment data

At the moment, preliminary results don't show any relationship between grain size and clams' repartition, but the analysis is still in progress. In Fig.3, one example is shown. Ideal proportion of different grains size doesn't match with clams' density into Berre lagoon.

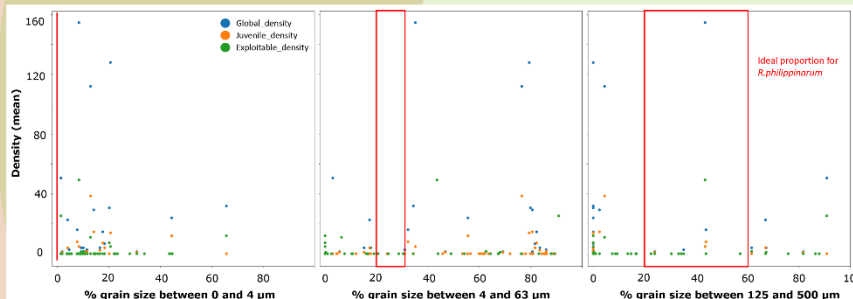


Fig. 3. Clams' density depending on the proportion of different grains size: 0-4 µm (very fine clay to very fine silt), 4-63 µm (fine silt to very coarse silt) and 125-500 µm (fine sand) according to the Blott and Pye classification [9]. The red box corresponds to ideal proportion for *R. philippinarum* ([10]).

Conclusion

This analysis was made to try to understand the global repartition of clams into km scale depending on environmental and sediment data. This part is still in progress, but the preliminary result doesn't show any correlation between clams distribution and environmental or sediment parameters.

This work is part of a global project on *R. philippinarum* into Berre lagoon (GEPEPA). Many experiments on clams biology are in progress (growth, reproduction, mortality, fishery). The purpose is to create a management model in order to find a sustainable way of exploitation for clams using DEB theory.

Environmental data

For the water environmental parameters, a probe was used in 7 stations into Berre lagoon every month since 1994 (Fig.2).

During this study, 75% of shell clam measured less than 32.19 mm. According to the van Bertalanffy curve, *R. philippinarum* needs 3 years and 2 months to arrive at 32.19 mm (data to be published). So, environmental parameters such as **temperature, salinity, chlorophyll a, dissolved oxygen and suspended matter** will be studied starting from May 2016.

	Mean	SD	Min	Max
Temperature (°C)	16.77	7.16	2.59	30.07
Salinity	23.50	4.73	0	38.08
DO (mg/L)	8.03	2.42	0	16.42
SM (mg/L)	5.24	8.29	0	81.50
Chla (µg/L)	6.40	8.76	0.24	106.77

Data for each environmental parameter at each station don't follow normal distribution (p-value < 0.05). Kruskal-Wallis test shows no differences between station for the water temperature, salinity and chlorophyll a (p-value > 0.09).

Conover's test was used to make multiple comparisons of mean rank sums between each station for dissolved oxygen and suspended matter (KW p-value < 0.05) but this result seems to be not related to the clams repartition.

Biological data

During this sampling campaign, the mean clam density was 33.59 clams.m⁻² ± 73.14 between 0 and 5 meters depth. Total abundance was estimated around 55.21 million ± 7.50 [4]. Clams repartition is very variable into Berre lagoon (Fig.2). In more than 57 % of the stations, clams density was null.

Abundance and repartition were also observed for the juveniles (shell length less than 17 mm) and for the exploitable clams (shell length bigger than 30 mm). These results have shown different patterns compared to the global pattern shown in Fig.2.



1. GIPREB Syndicat Mixte – Cours Mirabeau – 13130 Berre l'étang - 2. Institut Méditerranéen d'Océanologie (MIO) – Aix-Marseille Université
This study was financed by the European funding: "European Maritime and Fisheries Fund" (EMFF : FEAMP in French) in the project GEPEPA. Many thanks are due to Doriane Delanghe, Sophia Moureau, Chloé Guilleme and Raphaël Grisel for their help.

Publications scientifiques

Publications sans peer-review

Mathilde Mahé, Nicolas Mayot et Raphaël Grisel (2019). *Evaluation du stock de palourdes dans l'étang de Berre - Version 1.0* (p. 34). Gipreb. En ligne : https://etangdeberre.org/content/uploads/2020/10/1.-Etude-des-stocks_synth%C3%A8se_v.1.pdf

Mathilde Mahé, Nicolas Mayot et Raphaël Grisel (2020). *Evaluation de l'état du peuplement de palourdes dans l'étang de Berre - version 1.0 (campagne intermédiaire 2019-2020)* (p. 38). Gipreb. En ligne : https://etangdeberre.org/content/uploads/2020/12/Evaluation_etat_peuplement_palourde_intermediaire_jusqu_a_sept_2020_v1.pdf

Mathilde Mahé, Nicolas Mayot et Raphaël Grisel (2020). *Evaluation de l'état du peuplement de palourdes dans l'étang de Berre - Version 2.0 (campagne 2019 avec l'environnement)* (p. 42). (Rapport interne) Gipreb.

Fatma Mirleau, Pascal Mirleau et **Mathilde Mahé** (2020). *Recherche des maladies de la palourde japonaise Rudipates philippinarum à l'étang de Berre* (p. 48). Gipreb - IMBE. En ligne : https://etangdeberre.org/content/uploads/2021/03/Rapport_maladies_palourdes_FM_PM_MM_2020.pdf

Publications avec peer-review

Mathilde Mahé, Doriane Delanghe, Raphaël Grisel, Jean-Christophe Poggiale et Nicolas Mayot (2020). Distribution of manila clam, *Ruditapes philippinarum*, into Berre lagoon according to the environmental condition. *Vie et Milieu - Life and Environment* 70, 269–277.

Nicolas Mayot, Vincent Faure, **Mathilde Mahé** et Raphaël Grisel (2020). An ecosystemic approach of an ecological crisis in Berre lagoon. *Vie et Milieu - Life and Environment* 70, 77-82.

Mathilde Mahé, Didier Aurelle, Jean-Christophe Poggiale et Nicolas Mayot (submitted in JMS - April 2021). Clam population on the French Mediterranean coastline: species distribution and morphometric difference. *Journal of Molluscan Studies*

Mathilde Mahé, Louise Camus, Christian Marschal, Raphaël Grisel, Jean-Christophe Poggiale et Nicolas Mayot (submitted in OCMA - August 2021). How long does it take to recover the population of *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) after the major ecological crisis of 2018 of the Berre lagoon (south of France)? *Ocean & Coastal Management*

Mathilde Mahé et Jean-Christophe Poggiale (in preparation for Ecol. Model.) Fishery management model of the Manila clam, *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve, 1850), in the Berre lagoon (France) *Ecological Modelling*

DISTRIBUTION OF MANILA CLAM, *RUDITAPES PHILIPPINARUM*, INTO BERRE LAGOON ACCORDING TO THE ENVIRONMENTAL CONDITION

M. MAHÉ^{1,2*}, D. DELANGHE³, R. GRISEL¹, J. C. POGGIALE², N. MAYOT¹

¹GIPREB Syndicat Mixte, Cours Mirabeau, 13130 Berre l'Étang, France

²Aix Marseille Université, CNRS/INSU, Université de Toulon, IRD, Mediterranean Institute of Oceanography (MIO) UM 110, 13288 Marseille, France

³Aix-Marseille Université, CNRS, IRD, INRAE, Collège de France, CEREGE, Aix-en-Provence, France

* Corresponding author: mathilde.mahé@gipreb.fr

RUDITAPES PHILIPPINARUM
BERRE LAGOON
FISHERY
STOCK
TEXTURE
HYDROLOGICAL DATA

ABSTRACT. – The Manila clam *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) is one of the most commercially exploited bivalve in the world (Dang *et al.* 2010). Since 2013, it has expanded into Berre lagoon. In 2017, the density was between 41 and 1,264 clams.m⁻², higher than that of other French sites (Mahé 2017, Sanchez *et al.* 2014). In February 2018, the professional clam fishery opened in the Berre lagoon. Starting in July 2018, an ecological crisis occurred and the clam stock was decimated (Mayot *et al.* 2020). Consequently, the fishery was closed. Following this event, the impact assessment was initiated with a clam stock study in spring 2019. During this campaign, 238 stations were sampled where the number and the size of *R. philippinarum* were assessed. To explain the clam distribution into Berre lagoon in relation to environmental conditions, hydrological condition and grain size were analyzed. These parameters are well known to control clam expansion (Le Treut 1986) and are believed to lead the clam distribution. Preliminary results show a total abundance of 552.07 million clams. No clear correlation was found between the hydrological condition, sedimentary data and the clams' distribution at a large scale into Berre lagoon.

INTRODUCTION

The Manila clam (or Japanese carpet shell) *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) is a bivalve mollusk native from the Indo-Pacific province. Nowadays, this is one of the most commercially exploited bivalves mollusks in the world (Dang *et al.* 2010). Manila clam is also 23rd on “the list of the most important 27 aquatic alien species voluntarily introduced in European freshwater and marine coastal waters” (Savini *et al.* 2010). The introduction of species into a new environment is one of the main challenges of global change in marine ecosystems (Cordero *et al.* 2017). In general, these species exhibit invasive behavior that can affect the ecology of ecosystems.

It seems to be the *R. philippinarum* behavior in the Berre lagoon. This area is located South of France, near Marseille urban city (Fig. 1). It covers 155 km² and its maximal depth is found to be at 9.5 m. In the fifties, at the beginning of the industrialization of the Berre coastal zone, two clams species were present in the lagoon: *Pollitapes aureus* (Gmelin, 1791) and *Ruditapes decussatus* (Linnaeus, 1758) (Febvre 1968, Mars 1949). As a result of chemical pollution, which has increased sharply due to increasing industrialization and urbanization, fishing has been forbidden in 1957. In 1966, the hydroelectric power plant installation in the North of the lagoon brought huge freshwater and nutrient inputs into the lagoon (Mayot *et al.* 2020, Roux *et al.* 1985). This perturbation caused the

extinction of many species, like clams (Le Corre & Garcia 1989). Since the 1990s, new laws have regulated the freshwater input volumes. These reductions have led to a significant improvement in the biodiversity of the Berre lagoon ecosystem (Mayot *et al.* 2020). In recent years, the shore benthic macrofauna biodiversity increased and was mainly constituted of Manila clams (Audry 2015; Mayot *et al.* 2020). New studies showed increasing densities in 2017, with an amount varying between 41 and 1,264 clams/m⁻² (Mahé 2017). Note that this result exceeds the densities reported from other French sites but that these sites are exploited by fishing (Sanchez *et al.* 2014). As a result, the clam fishery was opened in February 2018.

In 2018, the occurrence of a massive input of freshwater during spring time (natural and by the hydroelectric power plant via EDF channel), the following high water temperature in summer time (30 °C) and the lack of wind has caused a major ecological crisis into the lagoon which began at the end of July 2018 (Mayot *et al.* 2020). The water column was stratified and O₂ could not reach the bottom layer. Consequently, clams missed O₂ and died. This resulted in a depletion of the clam stock, which ended the fishing activity in September 2018.

With this awareness, it appeared crucial to provide a recovery estimation of the *R. philippinarum* density and abundance after the ecological crisis. This study provides a clear overview of the crisis impact on the shore benthic macrofauna, especially *R. philippinarum*. Environmental

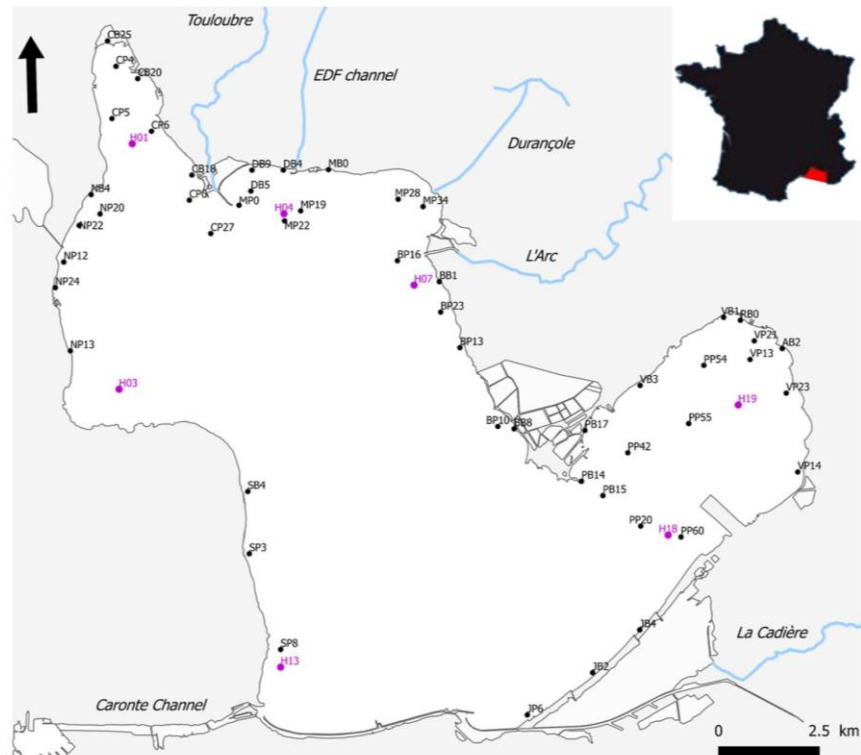


Fig. 1. – Situation of Berre lagoon in the south of France (red) with the localization of sediment station (black) and hydrological station (purple).

and economic officials expect such an ecological inventory from *R. philippinarum* for future decisions. Indeed, the objective of this study is to provide an overview of the distribution of clams in the Berre lagoon according to environmental conditions.

MATERIALS AND METHODS

Sampling campaign: To evaluate the clam distribution and density into Berre lagoon, a field investigation has been performed between the 27th of March and the 27th of July 2019. The lagoon has been divided into 19 layers according to the depth, the grain size *a priori* and the hydrologic conditions (following Berthou *et al.* 1997). Only the first 5 meters of depth were sampled. Indeed, no clams were expected below this depth due to the ecological crisis of 2018 (Mayot *et al.* 2020).

According to Bertignac *et al.* (2001), the sampling rate needs to be at least 10 stations per km² with 2 replicates to have an adequate precision (*i.e.*, 20 stations per km²). This strategy was created for the Arcachon Bay, where the tide plays an important role in clam biology and repartition. Into the Berre lagoon, it is not the case. In this campaign, the sampling rate was different depending on the layer specificity (depth and area) to better adjust the number of stations to the depth clam repartition. For the depth layer (between 2 and 5 meters), the sampling rate was 7 stations per km² with 3 replicates (*i.e.*, 21 stations per km²). For the shore layer (between 0 and 2 meters), two strategies

were chosen (1) for the big shore layer, with an area superior to 1 km², the sampling rate was 10 stations per km² with 3 replicates (*i.e.*, 30 stations per km²) (2) for the shore layer with an area inferior to 1 km², the sampling rate was 20 stations per km² with 3 replicates (*i.e.*, 60 stations per km²). Using three replicates per station allows the data to be considered as normally distributed for statistical analysis.

Stations were randomly distributed inside each layer, with a distance minimal of 200 meters between them. GPS was used for reaching each station. A total of 238 stations were sampled. At each station, 3 replicates were sampled for repeatability estimations.

Biological data: Sampling was done by scuba diving using a 0.25 m² quadrat (0.50 m × 0.50 m). For each replicate, everything inside the quadrat was sampled. On the boat, bivalves were counted and *R. philippinarum* shell length was measured to the nearest 0.01 mm using a caliper. At each station, macrophytes distribution was visually evaluated.

Total abundance has been estimated using the protocol of Berthou *et al.* (1997) for the whole stock, for juvenile and for exploitable clams. According to Caill-Milly *et al.* (2003), clams with a shell of less than 17 mm can be considered as recruitment from the previous year. Into Berre lagoon, the minimum legal size for *R. philippinarum* is the same that for Mediterranean capture: the exploitable stock is all clams with a shell length larger than 30 mm (The Decree of 29 January 2013).

To have an idea of the clam biomass, a relation between shell length and weight, made on 1,347 *R. philippinarum* from Berre lagoon in 2017, was used:

$$\text{Weight} = 0.0002 \times \text{Length}^{3.0579} \quad (R^2 = 0.9627, \text{Mahé 2017})$$

Each observed clam was measured, and weight was calculated using this formula. Then, total biomass has been estimated using the same protocol as for total abundance (Berthou *et al.* 1997).

Hydrological data: For the hydrological parameters (temperature, salinity and dissolved oxygen), a probe (Hydrolab DS5) was used in 7 stations in Berre lagoon every month since 1994 (Fig. 1). Chlorophyll *a* and suspended matter were analyzed on sample taken at the surface and bottom on each station using a Niskin bottle.

Sediment data: During the campaign, sediment was sampled at each station (238 samples) and the visual aspect of the granulometry was estimated (clay, silt, sand, and presence of shell pieces). Analyses were done on a sub-sampling of 50 stations (Fig. 1). These stations were randomly selected in proportion to the number of stations per layer and on the visual aspect of granulometry observed during the fieldwork. These 50 samples were treated using two different protocols: (a) the Loss On Ignition procedure (LOI) was used to estimate the organic content (%MO) and the proportion of carbonates (%CaCO₃) (b) the laser diffraction grain size analysis gives sediment size distribution of each sample. We chose to illustrate the texture using the scale proposed by Blott & Pye (2012).

Loss On Ignition (LOI)

The LOI procedure is a modification of the procedure described by Dean (1974). Each sample was subsampled and weighed to obtain a minimum of 10 g of sediment. The %MO was obtained after heating the sample to 550 °C for a minimum of 6 h. Then, the sediment sample was heated at 925 °C for 12 h to approximate the %CO₂. Regular tests on replicates and carbonates standard made in CEREGE Sedim Laboratory show that there is a mean error of 10 % on carbonates estimations (D. Delanghe, pers comm). To calculate the %CaCO₃ into the sediment, the %CO₂ (with a 10 % error) was multiplied by the molecular conversion factor (2.27).

Laser diffraction grain size analysis

All of the 50 samples granulometry was performed using the laser diffraction grain size Beckman Coulter LS 13,320 laser granulometer (range of 0.04-2,000 microns in 132 fractions). The analytical parameters, procedures and accuracies are detailed in Lepage *et al.* (2019) and Psomiadis *et al.* (2014). All samples were mixed with a dispersing agent (0.3 % sodium hexametaphosphate) to disperse the clay particles. Each sample was subsampled to obtain an obscuration window of the laser between 8 and 16 % and the light polarization between 50 and 70 %. The calculation model (software version 5.01) uses Fraunhofer and Mie theory. Each sample was analyzed 5 times (90 seconds each) and the result was an average of the 4 last

passages because some small bubbles can perturb the integration phase after the rinsing phase.

Berre sediment displays different size distributions with multimodal occurrences from the clays to sand. In some samples, sands were present in weak quantities and clays were numerous. In this case, for statistical reasons (number of particle occurrences) it is difficult to stay within the obscuration intervals and catch the larger particles (sand) signal. Therefore, the sample was separated by sieving at 63 µm and analyzed in two times (one sample clay and silts, one sample sands) following Lepage *et al.* (2019). In this paper accuracies and reproducibility of the Coulter are detailed for standards, natural samples, known mixtures.

RESULTS

Results analysis was performed using Spyder (Python 3.7) and QGIS 2.18.21.

Biological data

During this sampling campaign, the mean *R. philippinarum* density was 33.59 clams.m⁻² (Standard Deviation, SD 73.14) between 0 and 5 meters in depth. This density was very variable depending on the location. Few hotspots can be seen with mean density superior of 250 clams.m⁻²: in the west, in the north and in the east (Fig. 2). Otherwise, clam density was low (around 15-30 clams.m⁻²) or null. In more than 57 % of the stations, clam density was null.

The total abundance of whole stock was estimated at around 552.07 million (SD 75.02) equivalent to a total biomass of 2,903.62 tons (SD 432.68).

The abundance of juveniles has been evaluated to 106.78 million (SD 10.52) corresponding to 19 % of total *R. philippinarum* abundance. Total juvenile biomass has been estimated to 38.13 tons (SD 2.97). Only one hotspot was observed, in the west (the same as for the whole stock) where the mean density is superior to 250 juvenile clams.m⁻². Except for this spot, the juvenile density is quite poor: in 73 % of the stations, the mean density of juvenile was null.

Exploitable clam was found in the same zone as for the whole stock: in the west and in the east (mean density superior to 250 clams.m⁻²). In the rest of Berre lagoon, mean density was very poor: in 79 % of the stations, zero exploitable clams were observed. The total abundance of exploitable *R. philippinarum* was estimated at around 193.05 million (SD 29.63), which corresponds to 35 % of global stock. Total exploitable biomass was evaluated to 1 837.69 tons (SD 270.42) between 0 and 5 meters. Accessible stock for fisherman was between 0 and 2 meters (fishing clams only by walking into the Berre lagoon), this stock was estimated to 582.26 tons (SD 78.21).

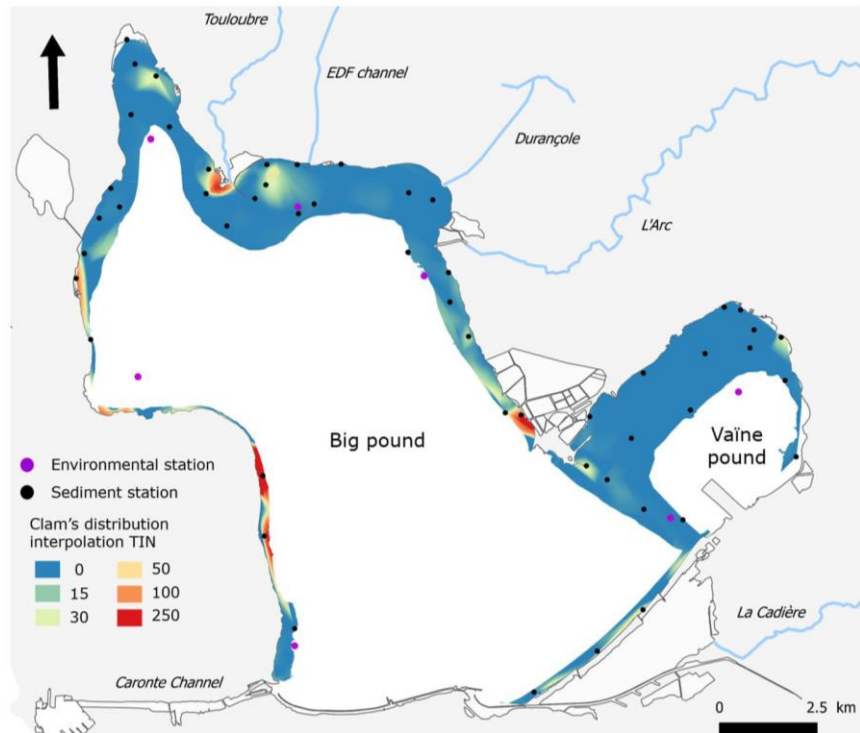


Fig. 2. – Result of clam’s distribution by the interpolation from 238 stations (Triangulated Irregular Network with 2,000 columns and cells).

Hydrological data

In this study, 75 % of shell clam measured less than 32.19 mm. According to the von Bertalanffy curve, *R. philippinarum* needs around 3 years to reach 32.19 mm in Berre lagoon (data to be published). This means that these clams became established three years ago, in 2016. To link the hydrological condition to the clam distribution: temperature, salinity, chlorophyll *a*, dissolved oxygen and suspended matter will be studied starting from May 2016 and the average on each parameter on depth was calculated (Table I).

To compare the distribution of hydrological data, stations were studied separately (Fig. 2). Data for each variable at each station do not follow a normal distribution (Shapiro test, p-value < 0.05). Kruskal-Wallis test shows

no differences between station for the water temperature, salinity and chlorophyll *a* (p-value > 0.09).

Conover’s test was used to make multiple comparisons of mean rank sums between each station for dissolved oxygen and suspended matter (p-value < 0.05) but no clear relation with the clam spatial distribution was found.

Sediment data

It should be noted that sediment data from SB4 station was taken off. The SB4 station had a very large number of clams (bigger mean density of 736 clams.m⁻², SD 398.14). The feeling was that the clams were packed like sardines. So far, it has been extremely difficult to sample the sediment compared to the predominance of clams. This point is therefore considered out of the general dynamics of the lagoon and has been removed from our results.

Table I. – Mean, standard deviation (SD), minimum (min) and maximum (max) of each sediment and hydrological parameters since May 2016.

	Mean	SD	Min	Max
MO (%)	6.29	3.71	0.89	16.33
CaCO ₃ (%)	52.49	10.92	31.07	74.27
Temperature (°C)	16.77	7.16	2.59	30.07
Salinity	23.50	4.73	0	38.08
Dissolved oxygen (mg.L ⁻¹)	8.03	2.42	0	16.42
Suspended matter (mg.L ⁻¹)	5.24	8.29	0	81.50
Chlorophyll <i>a</i> (µg.L ⁻¹)	6.40	8.76	0.24	106.77

Loss on ignition (LOI)

Into Berre lagoon, the proportion of organic matter (% MO) is found to be quite low according to the vicinity activities, between 0.89 and 16.34 %. The proportion of the CaCO₃ (%CaCO₃) varies between 31.07 % and 74.21 % (± 10 %) (Table I). The dispersion of these values shows a large variation depending on the location in the lagoon, but without showing any particular pattern with the clams abundance.

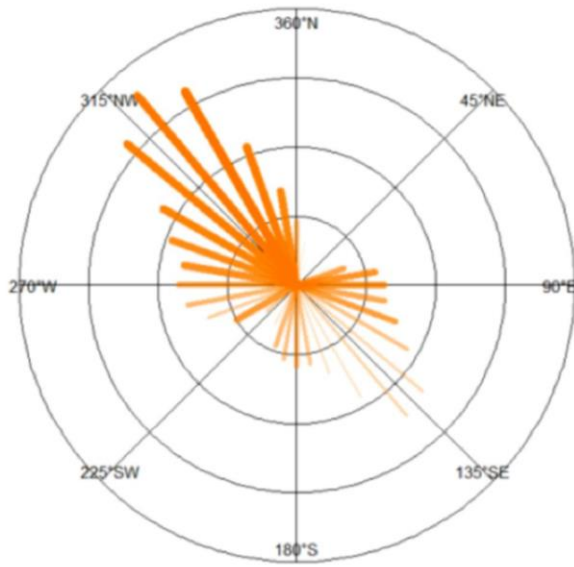


Fig. 3. – Wind direction rose from 2005 to 2019 by frequency (step of 2 %). The wind of 320° is the most frequent in 7.2 % of cases. Color and thickness represent the intensity of the wind. Except for winds from NW sectors, the wind intensity has little correlation with its most frequent direction. Winds from E-NE blow stronger but less frequently than SE winds. The SW wind of fairly strong intensity is infrequent (2 %) and corresponds to summer thermal breezes (from D. Nérini, data to be published).

Laser diffraction grain size analysis

The particle size varies greatly all around the lagoon, from very fine clay to very coarse sand. Well-sorted sands are found along the northwest exposed coastal areas while very fine clays and silts sediments are lying at low depths along the South East orientations coastal zones. The distribution is related to the main wind of the region, the Mistral, from the North-West sector (Fig. 3, Nérini 2000). Another identified pattern is linked with the industrialized and freshwater input zones directly connected to the lagoon or in its vicinity where size fractions display large heterogeneities with multi-modal distributions.

It seems that grain size distributions are influenced by wind directions but with no clear relation with the *R. philippinarum* density (Fig. 4). There is no particular pattern shown in Fig. 4 between the proportion of each texture and the increasing clam density at the stations. However, poor sorting distributions are highlighting anthropogenic areas.

To refine this observation, 4 groups of stations were defined depending on their clam density. The first group merges stations with a poor clams density (0.53 clams.m⁻², SD 0.65): SP8, JP6, JB2, PP60, PP20 (see station coding in Fig. 1 and station density in Fig. 2). The second group includes stations with 5.87 clams.m⁻² (SD 4.43): PB15, BB1, BP16, MP19, CB18. The third group associates AB2, DB5, CB20, which have a mean *R. philippinarum* density of 28.44 (SD 3.33). And then, the last group regroups together stations with the big-

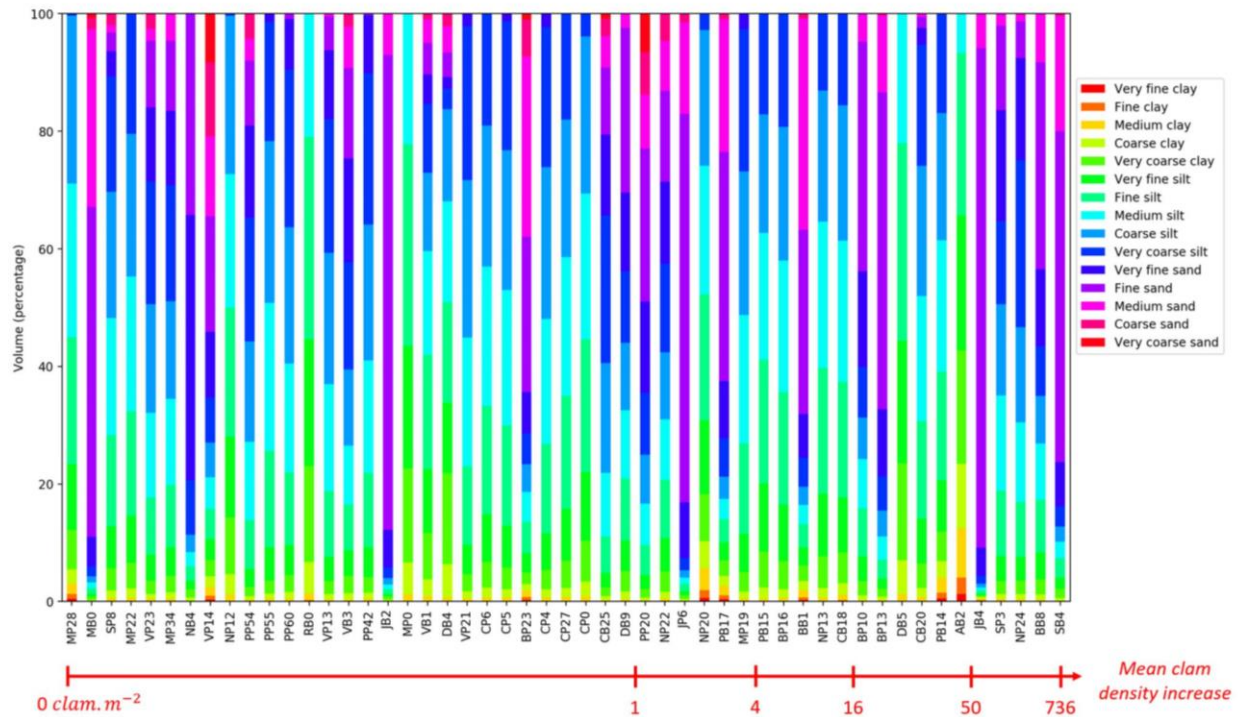


Fig. 4. – Stacked bar plot of sediment texture (scale of Blott & Pye 2012) depending on clam density (without H₂O₂ treatment).

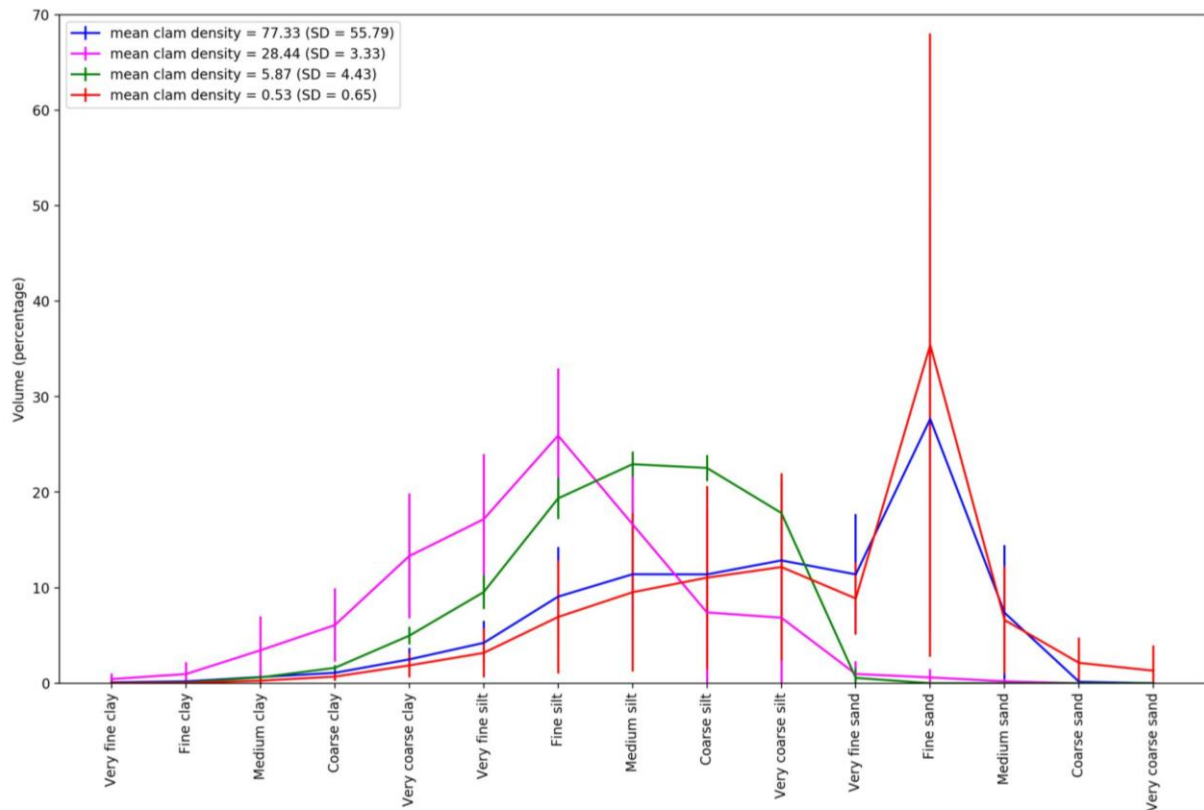


Fig. 5. – Texture of 4 groups of stations, according to the clam density. Number of stations by groups: blue = 6, red = 5, pink = 3 and green = 5.

ger clam density: 77.33 clams.m⁻² (SD 55.79): NP24, SP3, PB14, BB8, BP10, BP13. Fig. 5 shows the texture of each group. Groups with a poor clams density, *i.e.*, group 1, and bigger clams density, *i.e.*, group 4, seem to display almost the same texture pattern. This observation is confirmed by statistical test (Mann-Whitney-Wilcoxon, p-value > 0.15).

No statistical difference between the depth of the group 1 and 4 using the Mann-Whitney-Wilcoxon method with a p-value > 0.39. Also, depth and textures from group 1 and group 4 do not show any particular correlation following this method.

Besides, sediment texture between the big pound and Vaïne pound was analyzed: no pattern between these two parts of the lagoon has been found.

Concerning the lack of consistency between the texture and abundance of clams, we supposed that the behavior of the particles in natural systems could influence the size distributions especially when organic matter and carbonates are present in the system (Slomberg *et al.* 2016). Another series of granulometry was carried out with removal of organic matter (with hydrogen peroxide, following Mikutta *et al.* 2005), but no pattern could be found.

DISCUSSION

An ecological inventory of a commercially exploited species such as *R. philippinarum* is important in a sustainable stock management principle for human exploitation (Caill-Milly 2012). Preliminary results show a total abundance of 552.07 million clams (SD 75.02) between 0 and 5 meters into Berre lagoon in 2019. Regarding the comparable results of Sanchez *et al.* (2014), since they have estimated their abundances using the same protocol during the year 2014 (Berthou *et al.* 1997). The Berre lagoon clam's stock is found to represent the second French stock, behind the Arcachon Bay (2,264 million), and in front of the Gulf of Morbihan (61 million).

The first objective of this study was to provide a snapshot of the density and abundance of clams after the ecological crisis of 2018 (Mayot *et al.* 2020). Historically, only data of accessible stock for fishermen has been estimated. The accessible stock was on clam with a shell length superior to 30 mm into the coastal zone (between 0 and 2 meters, regarding the Decree of 29 January 2013). According to the GIPREB data, in 2017 (before the opening fishing of *R. philippinarum* into Berre lagoon), the accessible stock was estimated to 2,200 tons. In this study, a sampling campaign was made in 2019, accessible stock

was evaluated to 582.26 tons (SD 78.21). This reduction of more than 73 % of the accessible stock is found to be related to the anoxic crisis that occurred in the summer 2018 (Mayot *et al.* 2020).

This study establishes a “zero state” of the *R. philippinarum* stock after this ecological crisis. In the perspective of the reopening of the fishery, it would be interesting to follow a few layers of this campaign every six months to estimate the recolonization of the stock. This survey would allow monitoring the dynamics of the *R. philippinarum* population in a context of recolonization.

The second objective of this study was to understand the distribution of clams in the Berre lagoon as a function of the environmental conditions. Like all species, *R. philippinarum* requires optimal hydrological conditions to live. Water temperature needs to stand between 12 and 18 °C for the reproduction period and between 18 and 25 °C for optimal living conditions (Kang *et al.* 2016, Le Treut 1986). Salinity is another important environmental factor that controls the distribution of marine species, in particular through sudden changes in salinity that can have sub-lethal effects on the organisms (Nie *et al.* 2017). Salinity into Berre lagoon ranges between 12 and 32 – which allows optimal living conditions for *R. philippinarum* (Le Treut 1986). Oxygen is in normoxic condition, so clam can breathe normally. The suspended matter must remain as low as possible otherwise, the clam will stop filtering and be affected for reproduction or growth (Jones *et al.* 1993). According to Vincenzi *et al.* (2006), chlorophyll *a* can be used as a proxy of clam food and its optimal concentration for *R. philippinarum* biology is between 2 and 12 µg.L⁻¹. As shown in Table I, each hydrological parameter followed into Berre lagoon seems to be in the optimal range for clam biology all stations combined. This study does not show a link between abiotic conditions and clam distribution. This was quite surprising because according to Caill-Milly (2012), in the Arcachon bay, there is a strong link between the concentration of chlorophyll *a* (*i.e.*, food availability) and the stock state. Temperature also seems to play a role in the distribution of the stock into Arcachon Bay. These two parameters do not seem to be sufficient to explain the distribution of clams in the Berre pond.

With the preliminary results found in this study on a 50 sub-samples of the 238 stations, no clear relation is found between sediment data (texture from Blott & Pye 2012) and clams density. This result is unexpected compared to previous studies that showed a preference for *R. philippinarum* in sandy rather than silty environments (Le Treut 1986, Vincenzi *et al.* 2011). These studies seemed to highlight that with sand sediment, clams have a greater growth rate, higher maximum shell length and more successful juvenile settlement. On the contrary, into Berre lagoon, *R. philippinarum* densities do not seem related to the proportion of clay neither of sands (Fig. 4). For example, in AB2 station, a relatively high mean clam density (32

clams.m⁻²) was observed with a high proportion of clay and silt (42.70 % of clay and 57.30 % of silt). Besides, the textures of stations with high clam densities show the same pattern as stations with low clam densities (Fig. 5). There is no statistical difference between these groups in texture and in depth. Our study may indicate that other environmental conditions have a predominant influence on clam growth, as shown by Sakamoto et Hirai (1984 in Artigaud *et al.* 2014), where no influence of sediment was observed with a salinity of 30 and a water temperature above 20 °C. In this lagoon, sediment composition and/or physicochemical conditions may have a greater influence on clam growth than grain size distribution. Overall, in the Berre lagoon, this study suggests that sediment texture does not appear to be a key factor in the distribution of *R. philippinarum*.

It should be stressed out that with the laser diffraction grain size analysis, the specter of grain size between 0.04 and 2,000 microns in analyses in made in one time. Often, coarse sediment (coarse sand and very coarse sand) are underestimated with this method (Lepage *et al.* 2019). According to Le Treut (1986), *R. philippinarum* can live in a habitat with very coarse sediment with rocks and shell pieces. Again, into Berre lagoon, it seems that with coarse sediment, no clam was found (Figs 4, 5) but this hypothesis needs to be confirmed by a mechanical sieving study. The question of the grain sizes and clam abundance possible relation remains therefore almost entire or local-dependent with winds directions and currents directions into the lagoons for nutrient-availability.

It's well known that *R. philippinarum* has an aggregated spatial distribution with a fine-scale (< 130 m, Beninger & Boldina 2014) but this analysis was made to try to understand the global repartition of clams at a large scale into Berre lagoon depending on hydrological and sediment data. Preliminary results submitted in this study do not show any correlation between environmental data and *R. philippinarum* distribution. The analysis is still in progress and another environmental factor can explain clam distribution into Berre lagoon.

The hydrodynamic regime can play a key role on the *R. philippinarum* biology, in the regulation of growth by the resuspension of food and on the reproduction by the transport of eggs and larvae (Abe *et al.* 2015, Kuwahara *et al.* 2016, Melià *et al.* 2004). However, the power of water current needs to be not too high because it can avoid the larvae settlement and cause their death (Le Treut 1986). The wind drives the resuspension of suspended matter than can feeds *R. philippinarum* according to the wind power, depth and also water current (Gouletquer 1989). Abe *et al.* (2015) show a significant relationship between current speed and growth rate of clam: with a water current of 0.15 m.s⁻¹ the growth is higher than with a water current of 0.043 m.s⁻¹. They explain this difference by the role of current speed into the resuspension of suspended

matter (such as microphytobenthos) as food sources for *R. philippinarum*.

Due to its shallow depth, the hydrodynamics into Berre lagoon is only caused by the wind that affects the entire water columns and causes currents and wind waves (Alekseenko *et al.* 2013, Paquier 2014). The two principal winds that affect the Berre lagoon are strong northwest wind, called Mistral, and southeast winds (Paquier *et al.* 2014). This lagoon is almost always under wind stress, with a wind speed more than 2 m.s⁻¹ (Alekseenko *et al.* 2013). Strong wind, with a speed higher than 10 m.s⁻¹, is more common in winter and spring but still present in the other season (27.6 % from January to March, 26.6 % from April to June, 22.7 % from July to September and 23.1 % from October to December) (Paquier *et al.* 2014). Alekseenko *et al.* (2013) have shown the presence of a strong coastal jet into the Berre lagoon, which develops along the shore and under the wind in the big pound. This coastal jet creates a random bottom velocity near the shore. Depending on the wind, and the currents resulting from it, the clams are probably transported into the Berre lagoon in refuge areas, sheltered from hydrodynamics. These hypotheses must be confirmed by future studies.

In this study, only abiotic parameters were apprehended, but the distribution of clams may also depend on the biotic environment. A study is underway to look for traces of main clam diseases: the Brown Muscle Disease (BMD), the Brown Ring Disease (BRD), and the parasites *Perkinsus* (Dang 2009, De Montaudouin *et al.* 2016). The results of these experiments may be able to explain the distribution of clams. As far as predators are concerned, the best known predators of *R. philippinarum* are birds (such as gulls, seagulls and oystercatchers), fish (such as plaice, sea bream and triggerfish), crabs (especially green crabs) and starfish (Le Treut 1986). In the Berre lagoon, the amplitude of the tide is low (5-25 cm maximum, Nérini (2000)), so birds do not have access to clams. The main species fished in the Berre lagoon are European eels, mullet, sea breams and sea bass (GIPREB 2019), but so far, no evidence of predation has been found on *R. philippinarum* (GIPREB pers comm).

Finally, it is important to take into account that this study follows a major ecological crisis (Mayot *et al.* 2020). The distribution of clams in 2019 is therefore the consequence of this crisis of 2018. As no pattern of distribution is clearly obtained according to sediment structure or hydrological parameters, the survival (or refuge) zones should probably be linked to very local hydrodynamic force that could have preserved these zones from anoxic conditions. The future recolonization of Berre lagoon will be based on these high-density zones and the global hydrodynamic to disperses the larva. The continuous observation of the lagoon recolonization until stabilization would therefore be of high interest for the hypotheses tested in our study.

This work is part of a global project on *Ruditapes philippinarum* into Berre lagoon (GEPEPA). Many experiments on clam's biology are in progress (growth, reproduction, mortality, fishery). The purpose is to create a management model to find a sustainable way of exploitation for clams using DEB theory.

ACKNOWLEDGMENTS. – This study was financed by the European funding: “European Maritime and Fisheries Fund” (EMFF: FEAMP in French) in the project GEPEPA. Many thanks are due to P Raimbault, D Nérini, S Moureau and V Mahé for their help. We thank the reviewers for their constructive comments on the manuscript.

REFERENCES

- Abe H, Hasegawa N, Yoon S, Kishi MJ 2015. Evaluation of Manila clam *Ruditapes philippinarum* growth and microphytobenthos resuspension in a ubarctic lagoon in Japan. *Hydrobiologia* 758 1: 87-98.
- Alekseenko E, Roux B, Sukhinov A, Kotarba R, Fougere D, 2013. Coastal hydrodynamics in a windy lagoon. *Comput Fluids* 77: 24-35.
- Artigaud S, Lacroix C, Pichereau V, Flye-Sainte-Marie J 2014. Respiratory response to combined heat and hypoxia in the marine bivalves *Pecten maximus* and *Mytilus* spp. *Comp Biochem Physiol A: Mol Integr Physiol* 175: 13-40.
- Audry E 2015. Évaluation du stock des bivalves fousseurs sur la bordure côtière de l'étang de Berre. Mémoire de fin d'étude – Master 2. Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand.
- Beninger PG, Boldina I 2014. Fine-scale spatial distribution of the temperate infaunal bivalve *Tapes* (= *Ruditapes*) *philippinarum* (Adams & Reeve) on fished and unfished intertidal mudflats. *J Exp Mar Biol Ecol* 457: 128-34.
- Berthou P, Huet J, Noël P, Jezequel M, Fifas S 1997. Étude de la pêcherie de Palourdes du golfe du Morbihan. IFREMER.
- Bertignac M, Auby I, Foucard J, Martin S, De Montaudouin X, Sauriau PG 2001. Évaluation du stock de Palourdes du bassin d'Arcachon. DRVIRHIRST/2001/05. IFREMER.
- Blott SJ, Pye K 2012. Particle size scales and classification of sediment types based on particle size distributions: review and recommended procedures. *Sedimentology* 59(7): 2071-96.
- Caill-Milly N 2012. Relations entre l'état d'une ressource et son exploitation via la compréhension et la formalisation des interactions de socio-écosystèmes. Application à la Palourde japonaise (*Venerupis philippinarum*) du bassin d'Arcachon. Université de Pau et des Pays de l'Adour.
- Caill-Milly N, de Casamajor MN, Lissardy M, Sanchez F, Morandeau G 2003. Évaluation du stock de Palourdes du bassin d'Arcachon. IFREMER.
- Cordero D, Delgado M, Liu B, Ruesink J, Saavedra C 2017. Population genetics of the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) introduced in North America and Europe. *Sci Rep* 7: 39745.
- Dang C 2009. Dynamique des populations de Palourdes japonaises (*Ruditapes philippinarum*) dans le bassin d'Arcachon : conséquences sur la gestion des populations exploitées. Bordeaux 1.

- Dang C, De Montaudouin X, Gam M, Paroissin C, Bru N, Caill-Milly N 2010. The Manila clam population in Arcachon Bay (SW France): can it be kept sustainable? *J Sea Res* 63(2): 108-18.
- De Montaudouin X, Arzul I, Caill-Milly N, Khayati A, Labrousse JM, Lafitte C, Paillard C, Soudant P, Gouletquer P 2016. Asari clam (*Ruditapes philippinarum*) in France: history of an exotic species 1972-2015. 42: 35-42.
- Dean WE 1974. Determination of carbonate and organic matter in calcareous sediments and sedimentary rocks by loss on ignition; comparison with other methods. *J Sedim Res* 44(1): 242-48.
- Febvre J 1968. Étude biomique des substrats meubles dans l'étang de Berre. Station Marine d'Endoume, Division du Benthos Marseille.
- GIPREB 2019. Les pêcheries professionnelles et de loisirs de l'étang de Berre. Rapport d'études. <https://etangdeberre.org/>
- Gouletquer P 1989. Étude des facteurs environnementaux intervenant sur la production de la palourde japonaise d'élevage *Ruditapes philippinarum*. Université de Bretagne Occidentale.
- Jones GG, Sanford CL, Jone BL 1993. Manila Clams: Hatchery and Nursery Methods. Innovative Aquaculture Products Ltd.
- Kang HY, Lee YJ, Choi KS, Park HJ, Yun SG, Kang CK 2016. Combined effects of temperature and seston concentration on the physiological energetics of the Manila clam *Ruditapes philippinarum*. *PLoS ONE* 11(3): e0152427.
- Kuwahara H, Nambu R, Higano J, Watanabe S, Hasegawa N, Fujioka Y, Ishihi Y, Hanyu K, Miyawaki D, Tanaka Y, Saito M, Kudo T, Okamoto H 2016. An a-priori evaluation model for restoration of fisheries population of the Manila clam and a countermeasure example in Ise Bay. *Bull Jpn Fish Res Edu Agen* 42: 67-73.
- Le Corre G, Garcia F 1989. Les ressources halieutiques de l'étang de Berre. IFREMER.
- Le Treut Y 1986. La Palourde : Anatomie. Biologie. Élevage. Pêche. Consommation. Inspection sanitaire. École National Nantes Atlantique (Vétérinaire, Agroalimentaire et de l'Alimentation).
- Lepage H, Masson M, Delanghe D, Le Bescond C 2019. Grain size analyzers: results of an intercomparison study. *SN Appl Sci* 1(9): 1100.
- Mahé M 2017. Les Palourdes japonaises dans l'étang de Berre : amélioration des connaissances et mise en place d'indicateurs de gestion de la pêche. GIPREB.
- Mars P 1949. Contributions à l'étude biologique des étangs méditerranéens – Faune malacologique de l'étang de Berre. *Bull Mus Hist Nat Marseille* 9(2): 65-116.
- Mayot N, Grisel R, Faure V, Mahé M 2020. An ecosystemic approach of an ecological crisis in Berre lagoon. *Vie Milieu* 70(3-4): 77-82.
- Melià P, De Leo G, Gatto M 2004. Density and temperature-dependence of vital rates in the Manila clam *Tapes philippinarum*: a stochastic demographic model. *Mar Ecol Progr Ser* 272: 153-64.
- Mikutta R, Kleber M, Kaiser K, Jahn R 2005. Review: organic matter removal from soils using hydrogen peroxide, sodium hypochlorite, and disodium peroxodisulfate. *Soil Sci Soc Am J* 69(1): 120-35.
- Nérini D 2000. Analyse statistique de processus physiques et chimiques en océanologie côtière à l'aide d'une méthode de régression et de classification par arbre décisionnel : application à l'étude d'un milieu fortement perturbé : l'Étang de Berre. Thèse de doctorat, Aix-Marseille 2.
- Nie H, Chen P, Huo Z, Chen Y, Hou X, Yang F, Yan X 2017. Effects of temperature and salinity on oxygen consumption and ammonia excretion in different colour strains of the Manila clam, *Ruditapes philippinarum*. *Aquaculture Res* 48 (6): 2778-2786.
- Paquier AÉ 2014. Interactions de la dynamique hydro-sédimentaire avec les herbiers de phanérogames, Étang de Berre. Thesis, Aix-Marseille.
- Paquier AÉ, Meulé S, Anthony EJ, Bernard G 2014. Sedimentation and erosion patterns in a low shoot-density *Zostera noltii* meadow in the fetch-limited Berre lagoon, Mediterranean France. *J Coast Res* 70: 563-67.
- Psomiadis D, Ghilardi M, Demory F, Sabatier D, Bloemendal J, Yiu C 2014. Late Pleistocene to Mid Holocene landscape reconstruction in the western part of the Thessaloniki Plain (Greece): evidence for environmental changes, and their consequences for the settlement history. *Ann Géomorph / Zeitsch Geomorph* 58(2): 67-87.
- Roux RM, Nodot C, Rodier M, Stora MG, Bellan D, Liorzou B 1985. Étang de Berre : bilan des connaissances écologiques. IFREMER, Marseille.
- Sanchez F, Caill-Milly N, Lissardy M, Bru N 2014. Campagne d'évaluation du stock de Palourdes du bassin d'Arcachon. IFREMER.
- Savini D, Occhipinti-Ambrogi A, Marchini A, Tricarico E, Gherardi F, Olenin S, Gollasch S 2010. The top 27 animal alien species introduced into Europe for aquaculture and related activities. *J Appl Ichthyol* 26(s2): 1-7.
- Slomberg DL, Ollivier P, Radakovitch O, Baran N, Sani-Kast N, Miche H, Borschneck D, Grauby O, Bruchet A, Scheringer M, Labille J 2016. Characterisation of suspended particulate matter in the Rhone River: insights into analogue selection. *Environ Chem* 13(5): 804-15.
- Vincenzi S, Caramori G, Rossi R, De Leo GA 2006. Estimating clam yield potential in the Sacca di Goro lagoon (Italy) by using a two-part conditional model. *Aquaculture* 261(4): 1281-1291.
- Vincenzi S, Zucchetta M, Franzoi P, Pellizzato M, Pranovi F, De Leo GA, Torricelli P 2011. Application of a Random Forest algorithm to predict spatial distribution of the potential yield of *Ruditapes philippinarum* in the Venice lagoon, Italy. *Ecol Model* 222(8): 1471-1478.

Laws

Par le ministère de l'Écologie, du Développement Durable et de l'Énergie. Arrêté du 29 janvier 2013 modifiant l'arrêté du 26 octobre 2012 déterminant la taille minimale ou le poids minimal de capture des poissons et autres organismes marins (pour une espèce donnée ou pour une zone géographique donnée) effectuée dans le cadre de la pêche maritime de loisir. NOR : TRAM1240353A. JORF n°0045 du 22 février 2013 page 3024 texte n° 28 [en ligne] Disponible sur : <https://www.legifrance.gouv.fr/affichTexte.do?cidTexte=JORFTEXT000027093867&categorieLien=id> (consulté le 24 janvier 2017).

AN ECOSYSTEMIC APPROACH FOR AN ECOLOGICAL CRISIS IN BERRE LAGOON

N. MAYOT^{1*}, V. FAURE¹, M. MAHÉ^{1,2}, R. GRISEL¹

¹GIPREB Syndicat Mixte, Cours Mirabeau, 13130 Berre l'Étang, France

²Méditerranéan Institute of Oceanography (MIO), Aix-Marseille Université, France

* Corresponding author: nicolas.mayot@gipreb.fr

LAGOON ECOLOGY
ECOLOGICAL CRISIS
ZOSTERA MEADOW
ECOSYSTEM RESILIENCE

ABSTRACT. – Berre lagoon is a Mediterranean lagoon deeply impacted by industry and urban activities. Since 1966, a hydroelectric powerplant has discharged large quantities of freshwater and nutrients into the lagoon, inducing major ecosystemic changes. The lagoon ecosystem has declined to a eutrophic state with the loss of *Zostera* meadows and marine macrofauna. In 1994, an extensive monitoring network for Berre lagoon was set up. Different compartments of the ecosystem were measured: water quality, sediment quality, macrophytes (including Magnoliophyta), benthic macrofauna, fisheries, and ichthyofauna. Results show a pattern of change in the ecosystem linked to the different phases of eutrophication reduction. However, in 2018, a major ecological crisis occurred, inducing anoxia over more than 90 % of the lagoon surface area. Analysis of data from the monitoring network during and after this crisis, taking into account environmental and climatic factors, provides a basis for understanding the degradation of the different compartments of the ecosystem. The origin of this crisis is a 'cocktail effect' of high spring nutrient inputs, high water temperature, strong water stratification, lack of wind, lack of *Zostera* meadows and high benthic biomass. This crisis highlights the extreme fragility of the Berre lagoon ecosystem and shows the importance of an ecosystemic approach for the monitoring network.

INTRODUCTION

Coastal lagoons and estuaries have, since the early or middle 20th century, become among the coastal ecosystems the most impacted by disturbances worldwide (Valiela *et al.* 1997, Cardoso *et al.* 2004). Berre lagoon is one of the largest Mediterranean deep lagoons (155 km², maximum depth 9.5 m; mean depth: 6 m). It communicates with the Mediterranean Sea through the Caronte Channel and receives freshwater from several natural rivers (Deslous-Paoli 1996). At the beginning of the 20th century, Berre lagoon was a biodiversity hot spot, with an abundance of marine species and large *Zostera* meadows from the surface to 6 m depth (Rioual 1972, Gourret 1907, Roux *et al.* 1985, 1993). During the industrial revolution, Berre lagoon was impacted by severe chemical pollution resulting from industry, agriculture and urbanization (Arfi 1989, GIPREB 2012). Despite this industrial impact, the ecology of the lagoon remained in good condition with high biodiversity and extensive *Zostera* meadows (Bernard 2007).

Since 1966, the installation of a hydroelectric power plant induced high freshwater and nutrients inputs into the lagoon (Roux *et al.* 1985). Initially, this disturbance caused major changes in the Berre ecosystem: the heavy inputs of freshwater (up to seven times the volume of the lagoon per year) induced a decline of the surface water salinity from 24-36 to 1-22) and a water column stratification with low salinity water down to 5 m and more salty

water at depth (under calm conditions) (Kim 1985). The associated nutrient inputs caused the decline of the ecosystem to a eutrophic state with high chlorophyll *a* concentration, anoxic episodes at depth, benthic macrofauna biodiversity loss (Stora and Arnoux 1983, Stora 1995, Zaghmouri *et al.* 2013) and a dramatic loss of the *Zostera* meadows from 6,000 ha in 1960 to 1.5 ha in 1998 (Bernard *et al.* 2007) France. A first limitation of freshwater inputs was initiated in 1994 (2.5 Gm³ per year), and a second in 2005 after European litigation (Truilhé-Marengo 2013). Since this litigation, the freshwater inputs have been limited to 1.2 Gm³ per year, and in addition the salinity must be controlled to avoid high variations (75 % of the time above 20, 95 % of the time above 15). In parallel, since the 1990s, a major effort has been deployed throughout the watershed to reduce nutrient inputs resulting from urban and industrial activities (Gouze *et al.* 2008a, b).

Overall, these input reductions have led to a major change in the ecosystem as a whole. The Berre lagoon-monitoring network, which has been in existence since 1994, has shown improvement in most of the ecosystem components. After a phase of instability, the lagoon eutrophication level has declined: the chlorophyll *a* has decreased, the macrophyte community has become more diversified, the *Zostera marina* Linnaeus meadows have become more extensive (17.93 ha in 2017), the shore benthic macrofauna biodiversity has increased (GIPREB 2019). In particular, a large manila clam *Ruditapes philip-*

pinarum (A. Adams & Reeve, 1850) population is present along the shore (up to 4-5 m), with very high density at some points (Mahé *et al.* 2020).

But the restoration trajectory of a lagoon is complex (Bettinetti *et al.* 1996, Derolez *et al.* 2019, Leruste *et al.* 2019a). Anoxic crisis episodes could occur and impact the ecosystem in various ways and could be recurrent as in some other French Mediterranean lagoons such as Thau lagoon (Souchu *et al.* 1998, Harzallah & Chapelle 2002) located in southern France, suffers episodically in summer from anoxic crises known as ‘malaïgues’. Such crises mostly occur under warm conditions and low winds. In this paper we investigated effects of local weather conditions (air temperature, wind speed and precipitation over southern France. The origin of these crises could be diverse such as climatic conditions, pollution, high nutrient inputs, and may be difficult to explain (Harzallah & Chapelle 2002).

During the summer-autumn 2018, a major ecological crisis occurred in Berre lagoon and affected the whole ecosystem. This crisis impacted all the ecosystem compartments at different levels. On the basis of the monitoring network results and the environmental data, might it be possible to understand the mechanisms of this crisis?

MATERIALS AND METHODS

Water quality: physical and chemical parameters: Ten stations were sampled monthly in Berre lagoon since 1994. At each point, a TSO (temperature, salinity, % of O₂ saturation) profile is established using a multi-parameter probe (hydrolab DS5). Depth and surface water were sampled using a Niskin bottle and then analyzed to measure nutrient concentrations (NO₃, NO₂, NH₄, total nitrogen, PO₄, total phosphorus) and chlorophyll *a* (Gouze *et al.* 2008b).

Biological parameters: Phytoplankton analysis is based on monthly samples at two stations. Macro- and nano-phytoplankton are identified and counted under the microscope.

The benthic macrophytes are monitored across 31 stations close to the shore every year. At each station, a survey is carried out by SCUBA diving transects perpendicular to the shore over a distance of 100 m. The abundance of each macrophyte group is noted using a semi-quantitative method from 0 (species absent to 500 for 100 % cover at the station; Astruch & Schohn 2019). For each macrophyte or group of macrophytes, an abundance index is calculated based upon the presence frequencies and the abundance along the transect (Astruch & Schohn 2019). The macrophyte survey was performed in June 2018, before the crisis, and was compared to the survey performed in June 2019 after the crisis.

A more specific survey was carried out on the *Zostera noltei* Hornemann meadows. In order to calculate their covered surface, aerial or satellite photography was used in 1998, 2009, 2014, 2017 and 2019. The photographs used were taken in June

at the period of maximum growth of the *Zostera* meadows with a 30-cm resolution. A photo-interpretation was performed and the meadow was mapped using a GIS (QGIS v3.4). Verification by diving was undertaken to validate the interpretation and to estimate visually the meadow vitality (intermattes, coverage, epiphytes).

Shore benthic macrofauna has been monitored across 10 stations twice a year (summer and winter) since 2005. The stations are at around 4-5 meter depth. At each station, three replicates of sediments were sampled with an orange-peel bucket and were sieved at 1 mm. The surface area sampled at each replicate is 208 cm². At the laboratory, the living organisms were identified and counted. The species richness and abundance per species (number of individuals per m²) were calculated.

To estimate the surface impacted by the crisis, different transects were undertaken around the lagoon to determine the minimum depth where living macro-organism were observed. *In situ* observations were performed in September, after the first period of anoxia.

Meteorological data: Meteorological data (pluviometry, wind, air temperature) are based on data collected by Infoclimat (infoclimat.fr) every 3 hours at the Marseille-Marignane weather-station located to the south of Berre lagoon.

RESULTS

Water quality: physical and chemical parameters

The water temperature was particularly high during summer 2018. Temperatures over 30 °C were recorded in August. The average temperature in August was 28.1 °C for all the stations and all depths. A high water column stratification was observed with very wide differences in salinity between the surface and the bottom layer. The difference of salinity between these layers was more than 10 PSU during the whole summer (June to August). In June, the surface salinity was around 20 and increased

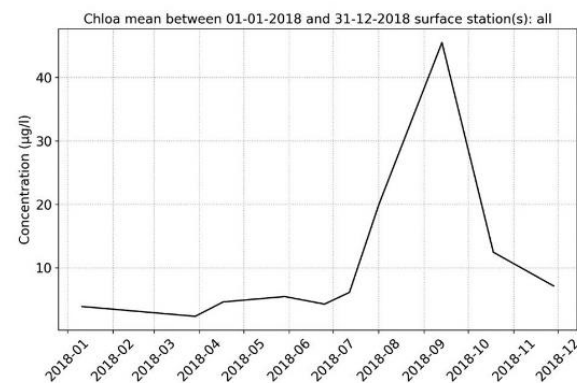


Fig. 1. – Mean concentration of Chlorophyll *a* (µg/l) at the surface in 10 stations in Berre lagoon in 2018.

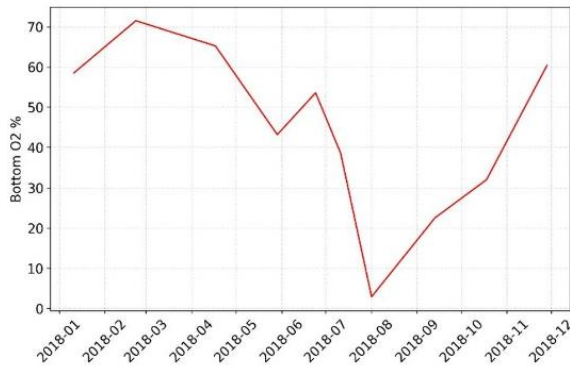


Fig. 2. – Mean percentage of bottom (last meter) dissolved oxygen (% of O₂ saturation) in 10 stations in Berre lagoon in 2018.

slowly to 25 in August. The bottom salinity (below 8 m) was quite constant, around 35, close to the marine salinity.

The results of the monitoring during the year show a high state of water eutrophication during summer 2018 with a very high concentration of chlorophyll *a* (Fig. 1). The spatial average surface concentration in September reached 45.54 µg·h⁻¹ (standard deviation = 24.81 µg·h⁻¹). Such a high value has not been recorded by the GIPREB monitoring network since 1998. Similar observations were made for suspended matter, total nitrogen and PO₄ concentrations with high concentrations during the late summer (September-October). Continuous recording of dissolved oxygen (S. Rigaud, unpubl data) show up to 25 consecutive days of anoxia (0% of O₂ saturation) at 9 m depth, 10 days at 5 m depth and 5 days at 3.5 m. From September to December, hypoxic and anoxic conditions were recorded in the bottom layer (last meter; Fig. 2).

Biological parameters

Phytoplankton community analysis showed in August an efflorescence of nanoflagellates (< 10 µm). In September, a bloom of dinoflagellate *Gymnodinium impudicum* (S. Fraga & I. Bravo) Gert Hansen & Moestrup (more than 2.5 million cells per liter) was observed. According to G. Gregori (MIO, pers comm), during the same period,

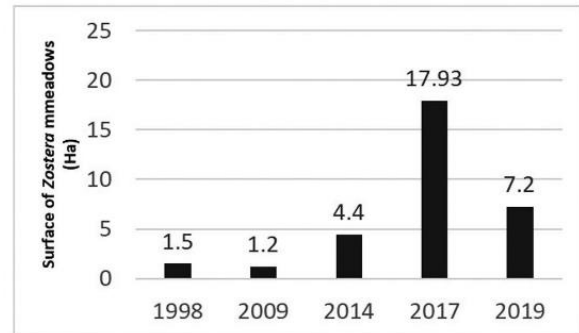


Fig. 3. – *Zostera* meadows surface (ha) in Berre lagoon between 1998 and 2019.

high concentrations of picoplankton were observed in the samples analyzed by cytometry.

The macrophyte populations after the crisis (in June 2019) compared to before (in June 2018) showed lower abundance of *Enteromorpha* species and regression of some marine species such as *Codium fragile* (Suringar) Hariot or *Bryopsis hypnoides* J. V. Lamouroux. *Ulva* sp. stayed abundant and showed no variation. *Cladophora* sp. showed a decrease after this episode. But the most important variation occurred in *Zostera noltei* with an abundance index reduced by 5. In terms of surface area, the estimated surface area of the *Zostera* meadows declined from 17.93 ha in June 2017 to 7.2 ha in June 2019 (Fig. 3).

The shore benthic macrofauna showed a strong decline in September 2018. The mean species richness dropped from 11.4 to 0.9 (Fig. 4). At the 10 stations monitored, only 2 still had living organisms. These 2 stations were located near the seawater entrance (Caronte Channel). The abundance of benthic organisms also decreased from 4,100 ind·m⁻² to 162 ind·m⁻².

The *in situ* observations carried out by diving at different depths and locations around the shore enabled us to estimate that anoxic condition impacted more than 90 % of the lagoon’s surface area (Fig. 5). Depending on the zone, anoxia impacted shallow areas down to 1 m depth. For a few zones such as south of Vaïne lagoon or Saint-Chamas Bay (at the north), anoxia impacted the whole

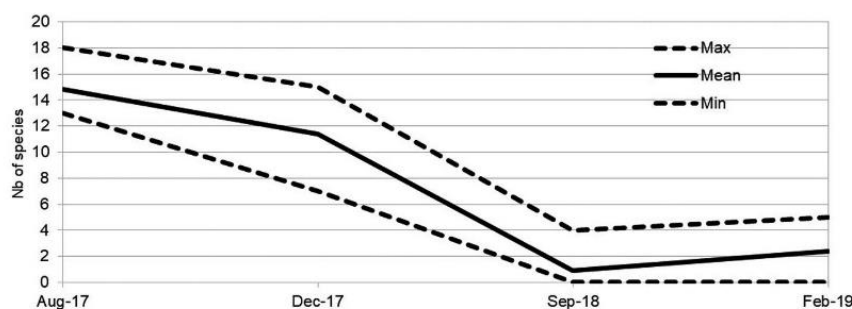


Fig. 4. – Maximum, mean and minimum shore (4-5 m depth) benthic macrofauna species richness (number of species) in 10 stations in Berre Lagoon.

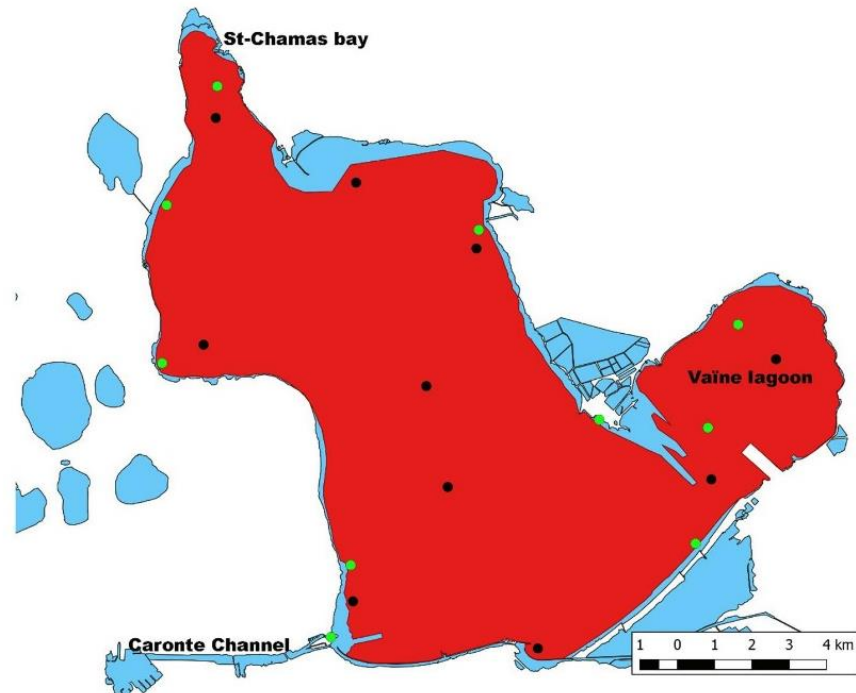


Fig. 5. – Estimated surface impacted by anoxia during the 2018 crisis in Berre lagoon (in red). The surface impacted is estimated at 14,400 ha representing 93 % of the total surface area.

of the water column (phenomenon called *malaïgue* in Provence).

Meteorological and environmental data

During summer 2018, the air temperature was quite high with an average of 25.87 °C (based on mean daily temperature, June to September). The temperature anomaly was +2.2 °C (compared to the 1981-2010 period). According to MétéoFrance, summer 2018 was the second warmest summer in France since the beginning of the 20th century. The sunshine duration was 1,061.3 hours during the three summer months (July, August and September). During summer 2018, the wind velocity was quite low and an episode of 19 days without wind (above 23.4 km·h⁻¹) was recorded. Twenty-two high wind episodes (*i.e.*, > 23.4 km·h⁻¹) occurred during the summer period from June to September. The pluviometry during the first six months of 2018 was higher than normal (331 mm, + 35 % of the 1981-2010 climatology). Some rain episode also occurred during the summer (July: +121 % and August +103 %). High pluviometry was also recorded in autumn (October-November and December) (446.6 mm, +265 %).

The freshwater inputs during the six first months of 2018 represented 864 billion m³, with 85.5 % coming from the hydroelectrical powerplant (the rest was accounted for by the three main rivers, direct watershed and pluviometry). These freshwater inputs also represent

input into the lagoon of 36 tons of total phosphorus and 952 tons of total nitrogen (Gouze *et al.* 2014).

DISCUSSION

The Berre lagoon-monitoring network made it possible to record the impact of the 2018 crisis on several ecological compartments. The results show a high level of eutrophication of the water with high concentrations of nutrients and chlorophyll *a*. Anoxic conditions were observed in most of the lagoon (more than 90 %) and at very low depths (1.5 m). In some cases, anoxia impacted the whole of the water column and white water was observed, caused by the presence of green sulfur bacteria (*Chlorobiaceae*, Souchu *et al.* 1998).

As a consequence of these anoxic conditions, massive benthic mortalities were observed through macrofauna monitoring. In September 2018, only 2 of the 10 shore stations (4-5 m depth) presented living organisms. A stock survey of the manila clam (*Ruditapes philippinarum*) estimated a loss of more than 75 % of the population abundance during this crisis (Mahé *et al.* 2020). During the spring of 2019, a survey of the macrophytes showed a community change: less of *Enteromorpha* and a strong decline of abundance of Magnoliophyta such as *Zostera noltei*. The effects of this crisis were more severe with regard to the surface area of the *Zostera noltei* meadow. The 2019 survey showed a surface area loss estimated at 60 % of the 2017 surface. This *Zostera* meadow degra-

dition could have been caused by the low transparency of the lagoon water (high concentrations of chlorophyll *a* and suspended matter) that reduced photosynthesis (Santos *et al.* 2010). In addition, the *Zostera noltei* meadows and in particular the rhizomes could have been stressed by the anoxic conditions and burned by the released sulfidohydrogen (H₂S) (Pulido & Borum 2010). The meadows located where white waters occurred completely disappeared, confirming this link between H₂S and the decline of the meadows.

On the basis of the environmental parameters, how could the occurrence of such a crisis be explained?

At the beginning of the summer, the surface salinity was relatively low (22) due to the high freshwater inputs during the winter and spring. The water column was stratified, and the delta of salinity between the surface and the bottom was high (> 10 points of salinity for the deeper stations). The freshwater input was due to the direct and indirect (through the natural rivers) watershed and from the hydroelectric powerplant. As a consequence, the lagoon surface salinity stayed relatively low (20-22) in June 2018 compared to previous years. These freshwater inputs also represent an input of nutrients (nitrogen and phosphorus) into the lagoon ecosystem. These nutrient inputs increased the growth of phytoplankton during the summer. However, such high inputs have already been recorded without causing an ecological crisis later. Similar observations could be made for the air and water temperature. If the temperature recorded during that summer was particularly high, similar temperatures have already been recorded without causing any crisis. For example, in 2019, high air temperatures were also recorded.

The climatic parameter that could have been quite exceptional during summer 2018 is the low wind activity resulting in reduced water column mixing. The freshwater input installed a pattern of stratification. The lack of wind, coupled with high temperatures, high phytoplanktonic production and benthic consumption generated oxygen depletion at depth. In the bottom water layer, dissolved oxygen is consumed by benthic organism respiration and organic matter degradation. Part of the organic matter results from the sedimentation of dead phytoplankton cells. Such stratification linked with in depth anoxia is unfortunately recurrent phenomenon in Berre lagoon (GIPREB 2017). But in 2018, during this crisis, the absence of strong wind prevented the mixing of water, and the anoxic layer increased and impacted an increasingly extensive surface area. However, winds of 6.5 m.s⁻¹ (*i.e.*, 23.4 km.h⁻¹) are enough to mix the water column (Nerini *et al.* 2001) and such wind speeds were recorded during the summer (22 times). Moreover, the high primary production at the surface represented an important source of organic matter at the bottom and increased the biological oxygen demand. With high water temperatures, the dissolved oxygen concentration was lower. This oxygen consumption was higher at the shore, where there

was a very high biomass of manila clams. As the anoxic layer increased, benthic mortality occurred and these dead organisms became a new source of organic matter, which also needed oxygen for its degradation. During the anoxic conditions, the sediment constituted a source of phosphorus (PO₄) for the water column and thus a new source of nutrient to sustain the eutrophic conditions (Rigaud *et al.* 2013, 2017). The system was thus locked in a self-reinforcing feedback loop.

Another factor, which may explain the severity of this crisis, compared to other lagoons with higher ecological status, is the absence, or at least the low abundance, of seagrass meadows, natural oxygen producers for the ecosystem. In fact, even if the *Zostera noltei* meadow cover was the most extensive observed over the last decades, it only represented 0.9 % of the 0-3 m depth surface area. This low abundance is insufficient to produce enough oxygen and to mitigate the anoxic crisis.

Thus, taken separately no single explanation parameter could explain the crisis. The 2018 crisis cause was a cocktail-effect of different environmental parameters that acted in synergy, with these dramatic results: high spring inputs, strong water stratification, high water temperature, lack of strong wind, absence of *Zostera* meadows, and relatively high shore faunal benthic biomass.

After the beginning of the crisis in late July, new freshwater inputs from the hydroelectric powerplant (in mid-August and September) represented a new source of nutrients and have led to the extension of the duration of the crisis. The bloom of dinoflagellates observed in autumn could be linked to these enrichments (Leruste *et al.* 2019b). Due to these freshwater inputs, even after a wind episode that mixed the water column, stratification was quickly restored. The high organic matter stock, due to the dead organisms, represents a sink of dissolved oxygen. For this reason, high concentrations of chlorophyll *a* in October and hypoxic or anoxic conditions up to November were still observed.

The occurrence of this ecological crisis in Berre lagoon illustrates the fact that the restoration policy (freshwater inputs reduction) is perhaps insufficient to avoid such a major crisis. This crisis illustrates that the Berre lagoon ecosystem remains unstable. Adverse climatic conditions, such as during summer 2018, can make the ecosystem vulnerable to a major ecological crisis that will affect all its compartments. Such a severe crisis is a step backwards after the improvements observed over recent years and the restoration of some major compartments such as the *Zostera* meadows is uncertain. To limit the risk of a new crisis, or to limit its impact on the ecosystem, a solution could be to limit the stratification and the nutrient inputs.

ACKNOWLEDGMENTS. —The GIPREB monitoring network is funded by the French water Agency, the Bouches-du-Rhône local authority Council, the Regional Council of Provence-Alpes-Côte d'Azur. The authors are grateful to P Raimbault and

N Garcia for the water analysis, B Becker for the phytoplankton identification and S Rigaud for his help with oxygen data.

REFERENCES

- Arfi R 1989. Annual cycles and budget of nutrients in Berre Lagoon (Mediterranean Sea, France). *Int Rev Gesam Hydrobiol Hydrogr* 74: 29-49.
- Astruch P, Schohn T 2019. Système de surveillance des principales espèces de macrophytes dans les étangs de Berre et de Vaïne et évaluation de l'abondance de la moule de Méditerranée *Mytilus galloprovincialis* : suivi 2019. GIS Posidonie, Marseille, France: 46 p.
- Bernard G 2007. Changements à long terme des peuplements de magnoliophytes d'un étang sous forte influence anthropique : l'étang de Berre (Méditerranée, France). Thèse de Doctorat, Aix-Marseille Univ: 147 p.
- Bernard G, Boudouresque CF, Picon P 2007. Long term changes in *Zostera* meadows in the Berre lagoon (Provence, Mediterranean Sea). *Estuar Coast Shelf Sci* 73: 617-629.
- Bettinetti A, Pypaert P, Sweerts JP 1996. Application of an integrated management approach to the restoration project of the lagoon of Venice. *J Environ Manage* 46: 207-227.
- Cardoso PG, Pardal MA, Lillebø AI, Ferreira SM, Raffaelli D, Marques JC 2004. Dynamic changes in seagrass assemblages under eutrophication and implications for recovery. *J Exp Mar Biol Ecol* 302: 233-248.
- Derolez V, Bec B, Munaron D, Fiandrino A, Pete R, Simier M et al. 2019. Recovery trajectories following the reduction of urban nutrient inputs along the eutrophication gradient in French Mediterranean lagoons. *Ocean Coast Manage* 171: 1-10.
- Deslous-Paoli JM 1996. Mise en valeur des lagunes méditerranéennes. Programme national d'Océanographie Côtière: 29 p.
- GIPREB 2012. Restaurer l'étang de Berre – Dossier définitif du contrat d'étang (tome 1). Gipreb: 175 p.
- GIPREB 2017. Observatoire du milieu – Bilan annuel des opérations 2017. Gipreb: 66 p.
- GIPREB 2019. Observatoire du milieu – Bilan annuel 2018. Gipreb: 77 p.
- Gourret P 1907. Topographie zoologique des étangs de Caronte, de Labillon, de Berre et de Bolmon. Flore, faune, migrations, etc. *Ann Mus Hist Nat Marseille, Zool* 11: 1-166.
- Gouze E, Raimbault P, Garcia N, Bernard G, Picon P 2008a. Nutrient and suspended matter discharge by tributaries into the Berre Lagoon (France): the contribution of flood events to the matter budget. *C R Geosci* 340: 233-244.
- Gouze E, Raimbault P, Garcia N, Picon P 2008b. Nutrient dynamics and primary production in the eutrophic Berre Lagoon (Mediterranean, France). *Transitional Waters Bull* 2: 17-40.
- Gouze E, Martin L, Gosse P, Raimbault P, Bernardara P 2014. Qualité de l'eau de la Durance à St Chamas – Les apports en nutriments et en matières en suspension de la centrale hydroélectrique à l'étang de Berre. *La Houille Blanche*: 64-76.
- Harzallah A, Chapelle A 2002. Contribution of climate variability to occurrences of anoxic crises 'malaïgues' in the Thau lagoon (southern France). *Oceanol Acta* 25: 79-86.
- Kim KT 1985. La salinité et la densité des eaux des étangs de Berre et de Vaïne (Méditerranée nord-occidentale). Relations avec les affluents et le milieu marin voisin. *J Nat Sci* 5: 221-246.
- Leruste A, Guilhaumon F, Wit RD, Malet N, Collos Y, Bec B 2019a. Phytoplankton strategies to exploit nutrients in coastal lagoons with different eutrophication status during re-oligotrophication. *Aquat Microbiol Ecol* 83: 131-146.
- Leruste A, Pasqualini V, Garrido M, Malet N, De Wit R, Bec B 2019b. Physiological and behavioral responses of phytoplankton communities to nutrient availability in a disturbed Mediterranean coastal lagoon. *Estuar Coast Shelf Sci* 219: 176-188.
- Mahé M, Delanghe D, Mayot N, Poggiale JC 2020. Distribution of Manila clam, *Ruditapes philippinarum*, into Berre lagoon according to the environmental condition. *Vie Milieu* 70(3-4): 269-277.
- Nerini D, Mante C, Durbec JP, Garcia F 2001. Une méthode statistique de détermination de séquences caractéristiques dans une série temporelle de plusieurs variables. Application à la physico-chimie des eaux de l'étang de Berre. *C R Acad Sci, Ser IIA – Earth Planet Sci* 332: 457-464.
- Pulido C, Borum J 2010. Eelgrass (*Zostera marina*) tolerance to anoxia. *J Exp Mar Biol Ecol* 385: 8-13.
- Rioual R 1972. Contribution à l'étude de la flore et la faune des étangs de Berre et de Vaïne (Bouches-du-Rhône). Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille: 518 p.
- Rigaud S, Radakovitch O, Couture RM, Deflandre B, Cossa D, Garnier C, Garnier JM 2013. Mobility and fluxes of trace elements and nutrients at the sediment-water interface of a lagoon under contrasting water column oxygenation conditions. *Appl Geochem* 31: 35-51.
- Rigaud S, Deflandre B, Grenz C, Pozzato L, Cesbron F, Meulé S, Bonin P, Michotey V, Mirleau P, Mirleau F, Knoery J, Zuberer F, Guillemain D, Marguerite S, Mayot N, Faure V, Grisel R, Radakovitch O et al. 2017. Impact of the temporal variation of oxygen contents in the water column on the biogeochemistry of the benthic zone. *Geophys Res Abstracts* 19: 10268.
- Roux MR, Sentenac F, Weydert P, Degiovanni C 1993. Impacts des actions anthropiques sur l'évolution à long terme des fonds de l'étang de Berre (Sud-Est de la France). *Vie Milieu* 43(4): 205-216.
- Roux RM, Nodot C, Rodier M, Stora MG, Bellan D, Liorzou B 1985. Étang de Berre : Bilan des Connaissances écologiques. Marseille: IFREMER publ: 125 p.
- Santos CB, Brun FG, Bouma TJ, Vergara JJ, Pérez-Lloréns JL 2010. Acclimation of seagrass *Zostera noltii* to co-occurring hydrodynamic and light stresses. *Mar Ecol Progr Ser* 398: 127-135.
- Souchu P, Gasc A, Collos Y, Vaquer A, Tournier H, Bibent B, Deslous-Paoli JM 1998. Biogeochemical aspects of bottom anoxia in a Mediterranean lagoon (Thau, France). *Mar Ecol Progr Ser* 164: 135-146.
- Stora G 1995. Time and spatial dynamic of Mediterranean lagoon macrobenthos during an exceptionally prolonged interruption of freshwater inputs. *Hydrobiology* 300-301: 123-132.
- Stora G, Arnoux A 1983. Effects of large freshwater diversions on benthos of a Mediterranean lagoon. *Estuaries* 6: 115-125.
- Truilhé-Marengo E 2013. "Le contentieux devant la CJCE et ses suites : Quel rôle pour le droit européen de l'environnement ?," In *Lagun'r – Rencontres scientifiques autour de l'étang de Berre (GIPREB)*: 39-55.
- Valiela I, Collins G, Kremer J, Lajtha K, Geist M, Seely BL, Brawnley J, Sham CH 1997. Nitrogen loading from coastal watersheds to receiving estuaries: new method and application. *Ecol App* 7(2): 358-380.
- Zaghmouri I, Michotey V, Guasco S, Raimbault P, Garcia N, Bernard G, Bonin P 2013. Trends in salinity and inorganic nitrogen compounds in the Berre lagoon (1994-2011) bacterial activities and nitrogen budgets. *Mar Pollut Bull* 67: 55-65.

1 **Assessment of the clam distribution in northern Mediterranean sites using morphological and genetical**
2 **data.**

3 Mathilde Mahé ^{1,2*1}, Didier Aurelle ^{2,3}, Jean Christophe Poggiale ², Nicolas Mayot ¹

4 ¹*GIPREB Syndicat Mixte, Cours Mirabeau, 13130 Berre l'étang, France*

5 ²*Aix Marseille Univ, Université de Toulon, CNRS, IRD, MIO, 13288 Marseille, France*

6 ³*Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité (ISYEB), Muséum National d'Histoire Naturelle, CNRS,*
7 *Sorbonne Université, EPHE, Paris, France.*

8

9 Short running head: RESEARCH PAPER - CLAM POPULATION ON THE FRENCH MEDITERRANEAN
10 COASTLINE

11

* Correspondence: Mathilde Mahé ; e-mail: mathilde.mahe@gipreb.fr
<https://orcid.org/0000-0002-3540-4609>

12

ABSTRACT

13 *Ruditapes philippinarum* (Adams and Reeve, 1850) was introduced in France, in Arcachon bay, for aquaculture
14 during the seventies. Nowadays, in Europe, *R. philippinarum* is often found in place of native species, *Ruditapes*
15 *decussatus* (Linnaeus, 1758). The aim of this study is to evaluate the distribution of these two species along the
16 northern Mediterranean coastline using morphological and morphometric analysis. The sampling period was
17 between June and December 2018. Among the 11 French study sites, only two contained *R. philippinarum*,
18 whereas only the indigenous species was present at the other sites. Genetic analyses were used to confirm
19 species identity and to confirm this distribution. A site in Italy, the Pialassa Baiona, was also added to the
20 sample. This analysis of French clams and clams from this Italian site highlighted the difference in shell
21 morphology according to the species: *R. decussatus* and *R. philippinarum*. The intraspecific morphometric
22 analysis underlined different groups depending on spatial scales: large (between Mediterranean and Atlantic) and
23 small (inside the Berre lagoon). No relationship between morphometric and genetic variation was found. This
24 suggests that the differences in shell shape for clams are driven by the local environmental conditions.

25

INTRODUCTION

26 The Manila clam, *Ruditapes philippinarum* (Adams and Reeve, 1850), is a bivalve mollusc native from the Indo-
27 Pacific province. Nowadays, this is one of the most commercially exploited bivalve molluscs in the world (Dang
28 *et al.*, 2010). *R. philippinarum* is also 23rd on “the list of the most important 27 aquatic alien species voluntarily
29 introduced in European freshwater and marine coastal waters” (Savini *et al.*, 2010). The introduction of an
30 exploited species *R. philippinarum*, in an environment led to a change in the ecosystem function. It is then
31 complicated to manage such a species since it not only has an impact on the health of its new ecosystem but also
32 on the economy and social interest of the region (Cordero *et al.*, 2017).

33 The first introduction trace of *R. philippinarum* in Europe was in 1950 for aquaculture and stock restoration to
34 fishery (Savini *et al.*, 2010). In 1972, *R. philippinarum* was introduced in Arcachon bay (Southwest Atlantic
35 French coastline) for aquaculture (Flassch & Leborgne, 1992; Calvez, 2002). Then, *R. philippinarum* expanded
36 in Europe thanks to its greater tolerance of a wide range of environmental parameters (especially temperature

37 and salinity) and its better reproductive and growth capacity than *Ruditapes decussatus* (Linnaeus, 1758) the
38 indigenous species (Laruelle, 1999; Cordero *et al.*, 2017; Velez *et al.*, 2017).

39 Nowadays, *R. philippinarum* represents 91% of the European yields of the two species (Donaghy *et al.*, 2009). In
40 France, 80% of the clam production is performed at two Atlantic sites: Arcachon bay and Morbihan gulf
41 (Southern Brittany) (de Montaudouin *et al.*, 2016). With the important commercial values of clams, these
42 locations and the present species (mainly *R. philippinarum* and even less so, *R. decussatus*) are well-studied
43 (Flye Sainte Marie, 2007; Dang *et al.*, 2010; Caill-Milly *et al.*, 2014; de Montaudouin *et al.*, 2016). At the
44 present time, *R. philippinarum* is found almost everywhere along the Atlantic French coastline.

45 To the best of our knowledge, along the French Mediterranean coastline, there are only few studies about clams:
46 on the genetic diversity of *R. decussatus* from the Thau lagoon, in relation to survival as a function of dissolved
47 oxygen concentrations in the water (Borsa, Jousselin & Delay, 1992) and experiments on the growth of R&D
48 and PR conducted in an artificial Mediterranean ecosystem (Bodoy, Maitre-Allain & Riva, 1980). To help
49 sustainable management (for fisheries or conservation), it is important to know which species is present, the
50 population dynamics, as well as their effects on the environment (Caill-Milly *et al.*, 2021). Even if *R.*
51 *philippinarum* and *R. decussatus* are morphologically very close (Hurtado *et al.*, 2011), it is possible to
52 distinguish these two species with morphological and morphometric analysis (Costa *et al.*, 2008; Nerlović,
53 Korlević & Mravinac, 2016). The siphon separation is the main external criteria to determine the species: if the
54 siphon are entirely separated, it is *R. decussatus*, if not, it is *R. philippinarum* (Hurtado *et al.*, 2011). Other
55 external criteria allow to differentiate the two species but with less confidence since they are more subjective.
56 The radial striae are more pronounced in *R. philippinarum* than the longitudinal striae whereas they are marked
57 in the same way in *R. decussatus*. The lunula is well marked in *R. philippinarum* unlike in *R. decussatus*
58 (Hurtado *et al.*, 2011; Dérian, 2015). Such morphological differences among species can be due to genetic
59 differences, to environmental effects (i.e. phenotypic plasticity), or more generally to a combination of genetic
60 and environmental effects (Zieritz *et al.*, 2010).

61 The phenotypic plasticity of the *Ruditapes* shell is well known and can be influenced by several ecological
62 factors, such as latitude, depth, type of sediment, tidal cycle, hydrodynamic force (like currents or water
63 turbulence), nutritional condition and salinity (Costa *et al.*, 2008; Watanabe & Katayama, 2010; Caill-Milly *et*

64 *al.*, 2014). The discrimination of the two clams species can then be completed with genetic analysis, such as with
65 mitochondrial DNA (Chiesa *et al.*, 2014, 2017). Yet species identification should not rely on a single character
66 or molecular marker (Pante *et al.*, 2015). An integrative study combining genetic and morphological data is a
67 powerful approach to more clearly separate or identify species.

68 The goal of this study is to evaluate the distribution of *R. decussatus* and *R. philippinarum* along the northern
69 Mediterranean coastline using morphological, morphometric and genetic analysis. We added samples from
70 Adriatic Sea to compare the range of morphological diversity observed along French Mediterranean coasts to a
71 remote location. Differences in morphology can be an indicator of the presence of different species or
72 populations, or an effect of plasticity facing different environments: we then studied the morphological diversity
73 at different spatial scales and in different environments, which can be useful for management. We also used
74 genetic markers for an integrative study of differences among species (Pante *et al.*, 2015). The analysis of
75 previously published mitochondrial sequences allowed us to put the populations analysed here in the more
76 general context of the phylogeography of the species.

77 MATERIALS AND METHODS

78 *Sampling and study sites*

79 Specimens were collected between June and December 2018 in northern Mediterranean sites (Figure 1; Table
80 1). To limit the dependency between the clam size, only clams with a shell length between 30 and 40 mm were
81 used for each site (Caill-Milly *et al.* 2014; Fan *et al.* 2007). Indeed, in first years of life, the clams growth is very
82 fast, and after 40 mm in length, the shell tends to grow more in thickness than in length (Laruelle, Guillou &
83 Paulet, 1994). For each site, after the sampling, clams were placed into a labelled plastic bag and stored at –
84 21°C until analyses.

85 A total of 12 lagoons were chosen for this study. From west to east, the nine first study sites were French
86 Mediterranean lagoons with an average area of 14 km² and an average depth of 1 m. These lagoons were:
87 Leucate, Ayrolles, Gruissan, Mateille, Ayguades, Creusot, Ingril, Vie-Passe and Ponant (Figure 1).

88 Then, still in France, a bigger lagoon was chosen: the Berre lagoon (Étang de Berre in French) with a surface
89 area of 155 km² and an average depth of 6 m. For this study, four sites were chosen depending on their location
90 inside the Berre lagoon: Bouquet, Massane, Figuerolles and Jaï (Figure 1). The Berre lagoon receives seawater
91 only through the Caronte channel that links this lagoon with the Mediterranean Sea through the Gulf of Fos
92 (Roux *et al.*, 1985). Another study site was chosen inside the Gulf of Fos, the Carteau inlet (Figure 1). This is a
93 10 km² section with a maximal depth of 10 m.

94 The last study site was chosen in Italy, the Pialassa Baiona, a 10 km² lagoon (Figure 1), located along the north
95 of the Adriatic Sea coast of Italy, near Ravenna city (Ponti *et al.*, 2017). This lagoon has an average depth of 1m.
96 This lagoon was chosen because it presents similarities with the Berre lagoon. They are both eutrophic lagoons,
97 connected to the Mediterranean Sea by a single channel (the Caronte channel for the Berre lagoon; the Ravenna
98 harbor for the Pialassa Baiona) with a strong history of industrial pollution (Rigaud *et al.*, 2011; Ponti *et al.*,
99 2017; Mayot *et al.*, 2020).

100 The environmental parameters of the different lagoons (surface, depth, temperature and salinity) are available as
101 supplementary material (Table S1).

102 *Shell clams analysis*

103 In the laboratory, the clams were cleaned for morphological analysis. Every clam was opened, and the siphon
104 was observed. If the siphon was entirely separated, the individual was identified as *R. decussatus*, if not, it was
105 *R. philippinarum* (Hurtado *et al.*, 2011).

106 Then, a morphometric measurement was done: Length (L), Height (H) and Width (W) to the nearest 0.02 mm
107 using a caliper (ABSOLUTE AOS DIGIMATIC 500-161-30, Mitutoyo; Figure 2). Morphometric analysis was
108 performed with three shape descriptors, the sharpness indices, described by Caill-Milly *et al.* (2012, 2014). The
109 Elongation index (H/L) characterizes the slender shape of the valve (from a lateral view). The Compactness
110 index (W/L) outlines the curved character of the shell (from a ventral view). The Convexity index (W/H)
111 describes the convexity of the valve (from a frontal view).

112 Statistical tests were used to compare the sharpness indices between the different sites sampled. The statistical
113 analysis was performed using Python 3.7. (Spyder 3.3.6. with `scipy.stats` 1.2.1 and `scikit_posthocs` 0.6.1.
114 packages). The normality of the data was tested before all statistics comparison using the Shapiro test. When the
115 data were normally distributed, the one-way ANOVA test (based on Fisher method) was performed, and the
116 Tukey post-hoc test was applied when relevant. In the case of the non-normality of the data, the non-parametric
117 Kruskal-Wallis test was used and to go further in the statistical analysis, Conover post-hoc test was used. For all
118 statistical tests, the maximum type I error rates were set at $\alpha = 0.05$.

119 *Genetic analyses*

120 DNA extraction was performed only on individuals identified as *R. philippinarum* on the basis of their
121 morphology. Between 10 and 15 individuals were collected in each site. Samples of foot tissues were taken to
122 limit the impact of the presence of different mitochondrial lineages as a consequence of mitochondrial Doubly
123 Uniparental Inheritance (Passamonti, Boore & Scali, 2003). Tissues were stored with 90% ethanol at -21°C until
124 analysis. DNA was extracted with the NucleoSpin® DNA RapidLyse (Macherey-Nagel) according to the
125 manufacturer's instructions.

126 The genetic study was based on the sequencing of two mitochondrial markers: parts of the 16S rRNA and COI
127 genes. The PCR reaction comprised 11.9 μL of purified water, 5 μL of 5X GoTaq® Flexi Buffer, 2.5 μL of MgCl_2
128 (25mM), 0.5 μL of dNTP (10 mM), 1.25 μL of each primer at 10 μM , 0.1 μL of GoTaq® G2 Flexi DNA
129 Polymerase (Promega) and 2.5 μL of DNA in a final volume of 25 μL . The PCR primers and programs are detailed
130 in the supplementary material (Table S2). The sequencing of PCR products was done by Eurofins Genomics.

131 Then a phylogenetic analyzes was performed. Multiple sequences alignments were conducted using the
132 MUSCLE software (Edgar, 2004) implemented in UGENE v.1.32.0 (Okonechnikov *et al.*, 2012). Additional
133 sequences used for comparison were downloaded from GenBank.

134 Our 16S rRNA sequences were aligned and compared with *R. philippinarum* sequences from Europe – Italy,
135 Portugal and Spain (GenBank accession nos. [HQ634142](#), [AF484294](#) and [AF484296](#) and haplotype [KF736199](#) to
136 [KF736209](#)) (Chiesa *et al.*, 2014) and from China (GenBank accession no. [DQ356383](#)). A sequence from Manila

137 clam male mitochondrial lineage (Japan: GenBank accession no. AB065374.1) was added to confirm that our
 138 sequences belonged to the female lineage. Sequences from *R. decussatus* were added to check the morphological
 139 identification (GenBank accession no. MG772695). A sequence from *Polititapes aureus* (GenBank accession no.
 140 MG772699) was used as outgroup because it belongs to the same family (Veneridae) with *R. philippinarum*.

141 For the COI gene, the sequences were obtained by two different primers: by the ALT LIV primer or by the FILINT
 142 primer (Table S2). Our sequences were aligned and compared with other *R. philippinarum* sequences (Chiesa *et*
 143 *al.*, 2017) that come from the Mediterranean Sea (Italy) and Atlantic (Portugal, Spain, France, and United
 144 Kingdom) (GenBank accession nos. KU252867 to KU252878). Manila clam sequences of male and female
 145 lineages from Japan were added (one female GenBank accession no. AB065375 and two male GenBank accession
 146 nos. AB244396 and AB065374.1) to confirm to which lineage our sequences belonged. Other species from the
 147 same genus, *R. decussatus*, were also included for comparison (GenBank accession no. KP089983). *Polititapes*
 148 *aureus* (Gmelin, 1791) belonging to the same family (Veneridae) that *R. philippinarum*, was used as outgroup
 149 (GenBank accession no. KX018579).

150 For both markers independently, a Maximum Likelihood phylogenetic reconstruction was done with IQ-TREE
 151 v1.6.12. (Nguyen *et al.*, 2015) using the ModelFinder option (Kalyaanamoorthy *et al.*, 2017). For the 16S the
 152 retained model was HKY+F+I and for the COI it was K3Pu+F+G4. A Bayesian Inference (BI) was performed
 153 with MrBayes v3.2.7. (Huelsenbeck & Ronquist, 2001; Ronquist & Huelsenbeck, 2003) using the GTR model of
 154 evolution, with a GAMMA model of rate heterogeneity. This analysis was done with 10⁶ generations with a
 155 sampling frequency of 100 and a burning of 50%. To establish the convergence of the MCMC analysis, an average
 156 standard of split frequency below 0.01 was used as threshold. Trees with Maximum Likelihood and Bayesian
 157 Inference analysis were visualized with FigTree v1.4.2. (Rambaut, 2012).

158 For both genes, unique sequences from this study were recorded on GenBank: accession number are available on
 159 Table S3.

160 RESULTS

161 *Morphology analyzes*

162 Siphons were fully separated for all clams from Ayguades, Ayrolles, Creusot, Gruissan, Ingril, Leucate, Mateille,
163 Ponant, and Vie-Passe; these individuals were identified as *R. decussatus* (Table 2).

164 Inside the Berre lagoon sites (Bouquet, Massane, Figuerolles, and Jaï), siphons were always merged on the $\frac{3}{4}$ of
165 the siphon's length. All clams were therefore recognized as *R. philippinarum*. Similarly, in Carteau and Pialassa
166 Baiona, all clams were identified as *R. philippinarum* (Table 2).

167 *Morphometric analysis*

168 Inside Berre lagoon, for the four sites Bouquet, Massane, Figuerolles and Jaï, the Elongation index (H/L) was
169 between 0.71 and 0.74; Compactness index (W/L) was between 0.53 and 0.54 and Convexity index (W/H) was
170 between 0.74 and 0.77 (Table 2). Data were not normally distributed for Elongation and Convexity indices for
171 clams from Figuerolles and Jaï (Shapiro test. Elongation/Figuerolles, $t = 0.57$, $p = 2.04 \cdot 10^{-11}$; Elongation/Jaï, $t =$
172 0.95 , $p = 0.04$; Convexity/Figuerolles, $t = 0.92$, $p < 0.001$; Convexity/Jaï, $t = 0.94$, $p = 0.01$). For all other clams,
173 data were normally distributed (Shapiro test, $p > 0.05$). Morphological differences among sites were tested in the
174 Berre lagoon for all sharpness indices (factor = study sites). No statistical difference was established for the
175 Compaction index (ANOVA, $F(3,197) = 1.32$, $p = 0.27$). For the Elongation and the Convexity index, a
176 statistical difference was found between sites (Kruskal-Wallis test. Elongation: $H_3 = 37.65$, $p = 3.35 \cdot 10^{-8}$ and
177 Convexity: $H_3 = 19,26$, $p = 2.42 \cdot 10^{-4}$). A distinction can be made for these two sharpness indices, between Jaï
178 and the other sites (Conover test, $p < 0.01$). A statistical difference also occurred between Figuerolles and
179 Massane for the Elongation index (Conover test, $p < 0.05$). For all other combinations of sites and sharpness
180 indices, no statistical difference was observed (Conover test, $p > 0.05$).

181 With these statistical results, two groups were created for clams from Berre lagoon. The first one, “North_Berre”
182 included 148 clams from Massane, Bouquet and Figuerolles with the same sharpness indices: Elongation index
183 was 0.73 ± 0.03 , Compactness index was 0.54 ± 0.03 and Convexity index was 0.74 ± 0.04 . The second group
184 “South_Berre”, was only composed by clams from Jaï (53 individuals) with an Elongation index of 0.71 ± 0.02 ,
185 a Compactness index of 0.54 ± 0.03 and a Convexity index of 0.77 ± 0.03 . For the following analysis, these two
186 groups were used (Table 2).

187 For the other Mediterranean sites (Figure 3), the Elongation index (H/L) varied between 0.65 and 0.77, the
188 Compactness index (W/L) between 0.43 and 0.54 and the Convexity index (W/H) between 0.64 and 0.75 (Table
189 2). Data were not normally distributed for at least one of the study sites for the Elongation index (H/L) and the
190 Convexity index (W/L). For the Compactness index (W/H), data were normally distributed for each study site
191 (Shapiro test, $p > 0.06$).

192 A statistical test was used to test the spatial differences between sites for all sharpness indices (factor = study
193 sites). For each sharpness indices, a statistical difference was found between clams from different locations
194 (Elongation index: Kruskal-Wallis test, $H_{12} = 296.63$, $p = 2.39 \cdot 10^{-56}$; Compactness index: ANOVA, $F(12,507) =$
195 114.24 , $p = 1.36 \cdot 10^{-135}$; Convexity index: Kruskal-Wallis test, $H_{12} = 335.31$, $p = 1.76 \cdot 10^{-64}$). A post-hoc test was
196 performed to further analyse these spatial differences: (1) *Elongation index*. No pattern seemed to be identifiable,
197 almost all study sites were statistically different from each other (Figure 3.A). (2) *Compactness index*. Clams
198 from Berre lagoon (North_Berre and South_Berre) were always statistically different from other study sites
199 (Tukey test, $p < 0.05$) and there was no statistical difference between these Berre groups (Tukey test, $p > 0.05$;
200 Figure 3.B). Clams from Pialassa Baiona and Carteau were statistically different for the Compactness index from
201 all other locations (Tukey test, $p < 0.05$), except between these two sites and with Gruissan (Tukey test, $p >$
202 0.05). For the Compactness index of the other locations, no pattern could be found. (3) *Convexity index*. A
203 statistical difference was underlined for clams from Berre with all other locations and even between North_Berre
204 and South_Berre (Conover test, $p < 0.05$; Figure 3.C). The Convexity index for Carteau was always statistically
205 different from other study sites (Conover test, $p < 0.05$), except with Leucate (Conover test, $p > 0.05$). Clams
206 from Pialassa Baiona exhibited a statistical difference for the Convexity index only with clams from Ayguades,
207 Berre (both groups) and Carteau (Conover test, $p < 0.05$). For the other Mediterranean lagoon, no significant
208 pattern was observed.

209

210 The morphological analysis showed that two species can be found along the French Mediterranean coastline.
211 Only *R. decussatus* was observed in Ayguades, Ayrolles, Creusot, Gruissan, Leucate, Ingril, Mateille, Ponant
212 and Vie-Passe (Table 2). The post-hoc analysis of the Compactness and the Convexity index didn't show any

213 difference between these sites that contain the same species of clam (Figure 3). The sharpness indices were
214 calculated for *R. decussatus*: Elongation index 0.69 ± 0.04 , Compactness index 0.45 ± 0.03 and Convexity index
215 0.65 ± 0.03 .

216 For the other locations, i.e. South_Berre, North_Berre, Carteau, and Pialassa Baiona, all the clams were
217 identifiable as *R. philippinarum* (Table 2) (1) *Elongation index*. Only clams from South_Berre and Carteau
218 showed no statistical difference (Conover test, $p > 0.05$; Figure 3.A). The other sites with *R. philippinarum* were
219 significantly different for the Elongation index (Conover test, $p < 0.05$). (2) *Compactness index*. Clams from
220 South_Berre and North_Berre as well as clams from Carteau and Pialassa Baiona had no statistical difference for
221 the Compactness index (Tukey test, $p > 0.05$; Figure 3.B) (3) *Convexity index*. All sites were significantly
222 different for the Convexity index of their clams (Conover test, $p < 0.05$; Figure 3.C). In summary, South_Berre,
223 North_Berre, Carteau and Pialassa Baiona clams were determined to be *R. philippinarum* by morphological
224 analysis, and despite some statistical differences in the sharpness indices, no clear pattern could be identified.
225 For *R. philippinarum*, according to the sites, the Elongation index (H/L) varied between 0.71 and 0.77, the
226 Compactness index (W/L) between 0.49 and 0.54 and the Convexity index (W/H) between 0.66 and 0.77 (Table
227 2).

228 *Genetic analysis*

229 Only individuals morphologically identified as *R. philippinarum* were used for the genetic analysis: a total of six
230 populations were sampled from the Berre lagoon (Bouquet, Massane, Figuerolles and Jai), Carteau inlet and
231 Pialassa Baiona lagoon. The number of sequences for the final alignment of the 16S rRNA was 85 with 418 bp.
232 For the COI, there was 84 sequences with a length of 401 pb. For the 16S, the split between Manila clam male
233 (AB065374) and female sequences (HQ634142, AF484294, and AF484296) confirms that sequences from this
234 study belonged to the female lineage (PP = 100 % and B = 100 %, see supplementary material: Figure S1). For
235 the COI, one male sequence (AB244396) was integrated with all female sequences (see supplementary material:
236 Figure S2): this male sequence showed a mitotype female. The COI male sequence (AB065374) was well
237 differentiated from female sequences (AB244396 and AB065375) (PP = 100 % and B = 100 %, Figure S2). With

238 both genes, trees with Maximum Likelihood and Bayesian Inference analysis showed that sequences of *R.*
239 *philippinarum* were well separated from sequences of *R. decussatus* and *Polittapes aureus*: the group of *R.*
240 *philippinarum* sequences was supported by the posterior probabilities (PP) at 100 % and bootstrap (B) values at
241 100 % (Figure S1 and S2).

242 *For the 16S genes*, sequences from this study didn't show any geographical structure (Figure S1). Only sequences
243 from (Chiesa *et al.*, 2014) are grouped with high PP or B (superior to 80 % for PP and 90 % for B) – these sequences
244 come from European clams, either from the Mediterranean Sea (Adriatic Sea) or the Atlantic ocean (Spain and
245 Portugal). Otherwise, tree displayed low PP and B for inner nodes. The diversity observed with 16S was very low:
246 our sequences were very close or identical between them and with *R. philippinarum* sequences from GenBank.

247 *The COI locus* showed more diversity than 16S, with several groups separated by low divergence (Figure S1). The
248 first dichotomy after the divergence with *R. philippinarum* male sequences separated a group mostly composed of
249 sequences from all sites except Carteau: it is designated in the three as group A and include 15 of our sequences.
250 The group B was supported with PP of 84 % and B of 60 % and it includes 45 of our sequences (that come from
251 all study sites), the two female sequences from Japan (AB244396 and AB065375) and by sequences from Chiesa
252 *et al.* (2017): RpCOI-1,2,3,5,9,7,9,10,11,12 and 13 – haplotypes which have been observed in Europe, in the
253 Atlantic ocean and the Mediterranean Sea. The group C, supported with PP of 95 % and B of 77 %, was composed
254 of sequences from this study (six sequences from Massane, Figuerolles, Carteau, and Pialassa Baiona) and the
255 haplotype RpCOI-4 which has been rarely found in Atlantic ocean and Mediterranean Sea (Chiesa *et al.*, 2017)
256 (PP = 95 %). The last group, the group D, supported with PP of 91 % and B of 71 %, was only constituted by two
257 sequences: one from Carteau and one haplotype RpCOI-8 (Chiesa *et al.*, 2017) from the Obidos Lagoon (Portugal)
258 (PP = 91 %). Overall, the COI gene showed a low divergence between sequences. Our sequences were very close
259 or identical between them and with sequences from GenBank. No pattern was found depending on the geographical
260 origin of the sequences.

261

DISCUSSION

262 In this study, from the western part of the French Mediterranean lagoons (West from Rhône flume) i.e.
263 Ayguades, Ayrolles, Creusot, Gruissan, Ingril, Leucate, Mateille, Ponant and Vie-Passe, only *R. decussatus* has
264 been observed (Table 2) based on the morphological analysis criteria. In the other sites of this study, located at
265 the eastern part, Berre, Carteau and Pialassa Baiona, only the alien species *R. philippinarum* has been found. The
266 identification of *R. philippinarum* in these three sites was confirmed with the genetic results from mitochondrial
267 DNA.

268 In this study, morphological groups were identified according to their sharpness indices (Elongation,
269 Compactness and Convexity indices). A pool with clams from Ayguades, Ayrolles, Creusot, Gruissan, Ingril,
270 Leucate, Mateille, Ponant and Vie-Passe, i.e. *R. decussatus*, had smaller sharpness indices than clams from
271 Berre, Carteau and Pialassa Baiona, i.e. *R. philippinarum* (Table 2). It means that for the same range of length, *R.*
272 *philippinarum* had a shell more globular from every point of view than *R. decussatus* (Figure 2.B). According to
273 Watanabe and Katayama (2010), the shell morphology can reflect the moisture content of the flesh, i.e. the
274 watery flesh (considered less palatable). Consequently, as *R. philippinarum* had a more globular shell than *R.*
275 *decussatus*, these authors pointed out a higher water content in the flesh for *R. philippinarum*. It could be an
276 explanation of why the indigenous species has a higher market value than the alien species.

277 Then, sharpness indices from Caill-Milly *et al.* (2014) were used to make a shape comparison between *R.*
278 *philippinarum* from Mediterranean Sea French coastal sites (i.e. data from this study – North_Berre,
279 South_Berre and Carteau) and from the Atlantic Ocean (i.e. data from Caill-Milly *et al.* 2014). Elongation index
280 from Atlantic or Mediterranean did not really show a huge range: it was between 0.69 and 0.76; both groups had
281 a rounder shell from a lateral view (Figure 2.B). The Compactness index of *R. philippinarum* was between 0.49
282 and 0.54 for those from the Mediterranean and between 0.28 and 0.31 for those from Atlantic. The Convexity
283 index of *R. philippinarum* from the Mediterranean varied from 0.69 to 0.77 while those from Atlantic varied
284 from 0.39 to 0.41. Results from Compactness and Convexity indices showed a difference between both French
285 coasts. These indices were higher for *R. philippinarum* from the Mediterranean than for those from Atlantic.
286 This means that *R. philippinarum* from the Mediterranean has a curved shape more marked in ventral view
287 (dome shape – Compactness index) and a more marked convex character from a frontal view (convex valve –
288 Convexity index) than Atlantic ones (Figure 2.B). In summary, sharpness indices showed that *R. philippinarum*
289 from the Mediterranean had a rounded morphotype in all views, while *R. philippinarum* from Atlantic had flatter

290 morphotype, especially in ventral and frontal views (Figure 2.B). An hypothesis can be made that these
291 differences could be explained by the most obvious factor: the tidal influence, but other environmental factors
292 can be involved as water depth, water movement, grain size, salinity, predator and trophic conditions (Caill-
293 Milly *et al.*, 2014). Watanabe and Katayama (2010) said that shell morphology varies depending on
294 environmental conditions and on growth rate. The Elongation index (H/L) seemed to be related to the nutritional
295 condition indices in *R. philippinarum*: better nutritional condition resulted in a faster growth rate, that caused not
296 very rounded and quite flat shells. Results of our study suggest that *R. philippinarum* from the French
297 Mediterranean lagoon (Berre and Carteau) have lower nutritional condition and lower growth rate than those
298 from Atlantic. These hypotheses must be confirmed by a future study on the physiological condition of clams
299 and the environmental parameters. Robert *et al.* (1993) have shown that development rate of *R. philippinarum*
300 depends on the extent of influence of oceanic waters: the development of clams is faster in oceanic area because
301 of the food availability and the lower amplitude in temperature and salinity variations. Marine water hardly
302 penetrates into the Berre lagoon, only via the narrow Caronte channel and the input of freshwater (from a
303 hydroelectric powerplant) create significant salinity variations in Berre lagoon. It could justify the difference in
304 sharpness indices between clams from Berre lagoon and clams from Atlantic sites. On the contrary, the Carteau
305 inlet is located into the Mediterranean Sea and its salinity is more stable. Then, there should be another
306 explanation for the difference in sharpness indice for clams from Carteau and clams from Atlantic sites.

307 Inside the Berre lagoon, four study sites had been chosen. The sharpness indices showed that two pools could be
308 distinguished: one with the North localisation (Bouquet, Massane and Figuerolles) and one with the South site
309 (Jaï). These two groups were statistically different for the Elongation and the Convexity indices, but with no
310 genetic difference (supplementary material). Indeed, clams from South_Berre (Jaï) had a smaller Elongation
311 index than clams from North_Berre (0.71 ± 0.02 versus 0.73 ± 0.03) and a bigger Convexity index (0.77 ± 0.03
312 versus 0.74 ± 0.04 ; Table 2). These differences mean that clams from the North of Berre lagoon have a rounder
313 shell from lateral view and a more convex character from frontal view important than the clams from the South
314 (Figure 2.B). It could partially explain why the fishermen take preferentially clams from the South of the lagoon:
315 the shell seems less rounded from an external point of view than clams from the north of Berre lagoon. This
316 distinction in shape between *R. philippinarum* from the North and the South of the same lagoon underlines that
317 morphometric differences appear even at such small-scale. The absence of genetic differences between the north

318 and south of the Berre lagoon may suggest that the morphological differences are related to environmental
319 parameters. Several hypotheses can be put forward. (1) Mahé *et al.*, (2020) analyzed the distribution of clams in
320 the Berre lagoon according to the environment. With statistical tests, they showed no difference between the
321 stations for water temperature, salinity or chlorophyll *a*, but there is a difference between the stations for
322 dissolved oxygen and suspended matter. It is important to note that these parameters have only been recorded
323 monthly. However, due to its shallow depth, the hydrodynamics of the Berre lagoon is strongly influenced by
324 bottom topography and wind (Alekseenko *et al.*, 2013). The Berre lagoon is under the influence of mainly two
325 wind regimes: the northwest wind (the Mistral, which can reach a maximum speed of 30 m.s⁻¹) and the east-
326 southeast wind (Nérini, 2000; Paquier, 2014). These winds lead to rapid punctual variations of the environmental
327 parameters due to the mixing of the waters by the currents and the wind (Le Corre & Garcia, 1989). These rapid
328 changes are not taken into account in a study such as Mahé *et al.* (2020) and may explain the lack of difference
329 in temperature, salinity and chlorophyll *a* between the study stations. (2) According to Caill-Milly *et al.* (2014),
330 the grain size could explain differences in clam shell shape between sites. Indeed, Mahé *et al.* (2020) have
331 studied the sediment (grain size and texture) in the Berre lagoon and shown variations depending on the studies
332 station. This result could be a factor influencing clam plasticity. (3) Moreover, the morphological differences
333 could be linked to the fresh/marine water balance. The North of the lagoon is more under freshwater input
334 influences, with the presence of several natural rivers and from an artificial way by a hydroelectric plant
335 (Deslous-Paoli, 1996). The South is closer to the Mediterranean seawater entrance through the Caronte channel.
336 Although of low amplitude (5 - 25 cm), the phenomenon of semi-diurnal tides in the Mediterranean causes daily
337 inflows of marine water into the Berre lagoon (Nérini, 2000). Further research is needed to perhaps relate other
338 hydrological parameters (such as particle size and water current - Caill-Milly *et al.*, 2014) to the shape of the
339 clam shell.

340 It is well known that *R. philippinarum* is a specie with a high shell variability modulated by multiple
341 environmental conditions. Costa *et al.*, (2008) and Caill-Milly *et al.* (2014) mention tidal influence, geographical
342 localisation, water depth, water movement, grain size, salinity, predator and trophic conditions. Other factors like
343 clam density (Cigarría & Fernández, 1998), the water temperature (Caill-Milly *et al.*, 2014) and the presence of
344 parasites can be cited (Caill-Milly *et al.*, 2012). The most important environmental factors influencing shell
345 shape seem to be the water temperature and the nutritional conditions which affect mostly the growth rate and

346 the shell morphology (Dang *et al.*, 2010; Watanabe & Katayama, 2010; Caill-Milly *et al.*, 2014). Our study
347 shows variation in shape on a big scale (Atlantic French coastline VS Mediterranean French coastline) as well as
348 on a small scale (into Berre lagoon, between the North and the South). The absence of a relationship between
349 morphometric variations and genetics in this study indicates that the difference in shell shape of clams would
350 likely be due to local environmental conditions. Even if with mitochondrial DNA we do not see a difference, this
351 does not prevent there being differences in morphology linked to genetic differences, potentially correlated to the
352 environment. According to Costa *et al.* (2008), the variability of the shell shape is not genetically determined.
353 They suggest that clam shell shape depends more on local conditions through plasticity than on intraspecific
354 genetic differences. Our results are consistent with their conclusions, but this should be studied with more
355 genetic markers. They found that shell shape is determined more by environmental conditions than by
356 intraspecific genetic differences. Nevertheless, our study only analysed the diversity of mitochondrial DNA, with
357 an initial objective of species identification. The observed morphological differences could be correlated to
358 genetic differences in nuclear loci. A genomic study, using an important number of independent markers, would
359 be useful first to test for differences among the studied sites at different scales. Such genetic differences could
360 not have been observed with mitochondrial DNA because of a recent divergence or a lack of genetic structure.
361 Indeed genomic data can be useful to evidence genetic structure in marine species with high gene flow (Gagnaire
362 *et al.*, 2015). Genomic data could also be used to search loci potentially associated with differences in shell
363 shape (e.g. Kess & Boulding, 2019).

364

365 To conclude, this study underlined the presence of two species: *R. decussatus* VS *R. philippinarum* along the
366 French Mediterranean coast. The distribution between these two species was quite clear. *R. decussatus* has been
367 found in the West of the Rhône Delta, in Ayguades, Ayrolles, Creusot, Gruissan, Ingril, Leucate, Mateille,
368 Ponant and Vie-Passe. In the eastern part of this flume, i.e. in the four sites of Berre lagoon (Bouquet, Massane,
369 Figuerolles and Jaï) and in Carteau inlet, only *R. philippinarum* had been found, as well as in Pialassa Baiona
370 (Italy).

371 Even if the morphometric plasticity of clam shell shape is well known (Watanabe & Katayama, 2010), the
372 morphometric analysis underlined groups depending on the species and within the same species on the spatial

373 scale (see below). Although our genetic analysis does not show any difference between our populations, the
374 sharpness indices allow making the separation between *R. philippinarum* populations at (1) large spatial scale,
375 between two basins: Mediterranean (this study) and Atlantic (Caill-Milly *et al.*, 2014) (2) and, more surprisingly,
376 at small spatial scale: inside the same lagoon. The example of the Berre lagoon showed a shape difference in a
377 quite small scale, between *R. philippinarum* located in the North or the South of this site.

378 It could be interesting to set up a tool to detect the origin of clams based on their shell shape. This type of data
379 can be used to help with traceability and preventing fraud in the fisheries market. This is particularly important
380 for a highly exploited resource like *R. philippinarum*.

381 **ACKNOWLEDGMENTS**

382 We are thankful to Hervé Violette and Jean-Yves Jouvenel (P2A DEVELOPPEMENT), as well as Jacques
383 Sarrazin (Laboratoire départemental vétérinaire – Montpellier) to their help in obtaining specimens from other
384 French Mediterranean lagoons, situated from Spain to Italia border. We thank Massimo Ponti (University of
385 Bologna) for sending us clams from Pialassa Baiona and for interesting discussions about this lagoon. Many
386 thanks are due to Raphaël Grisel, Vincent Mahé and Chloé Guillerme for their help. We are grateful to the two
387 anonymous reviewers for helpful comments and recommendations. This paper constitutes part of Mathilde
388 Mahé's PhD thesis.

389 This study was funded by the European EMFF funding in the project GEPEPA [grant number
390 PFEA400018DM0930002]. The project leading to this publication has also received funding from the European
391 ERDF [under project 1166-39417]. The project leading to this publication has received funding from Excellence
392 Initiative of Aix-Marseille University – A*MIDEX, a French “Investissements d’Avenir” programme.

393 **AUTHORS' CONTRIBUTIONS**

394 MM and NM contributed to fieldwork and data collection. MM conceived the morphological and morphometric
395 experiment, analysed and interpreted data. MM also wrote and edited the manuscript. DA conceived the genetic

396 experiment and helped to the interpretation of 16S and COI results. DA, JCP and NM co-wrote the manuscript,
397 contributing to formal analysis and interpretation of results. All authors edited draft versions of the manuscript.

398 **REFERENCES**

399 ALEKSEENKO, E., ROUX, B., SUKHINOV, A., KOTARBA, R. & FOUGERE, D. 2013. Coastal
400 hydrodynamics in a windy lagoon. *Computers & Fluids*, **77**: 24–35.

401 BODOY, A., MAITRE-ALLAIN, T. & RIVA, A. 1980. Croissance comparée de la palourde européenne
402 (*Ruditapes decussatus*) et de la palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum*) dans un écosystème artificiel
403 méditerranéen. *Vie marine*, **2**: 39–51.

404 BORSA, P., JOUSSELIN, Y. & DELAY, B. 1992. Relationships between allozymic heterozygosity, body size,
405 and survival to natural anoxic stress in the palourde *Ruditapes decussatus* L. (Bivalvia: Veneridae). *Journal of*
406 *Experimental Marine Biology and Ecology*, **155**: 169–181.

407 CAILL-MILLY, N., BRU, N., BARRANGER, M., GALLON, L. & D'AMICO, F. 2014. Morphological trends of
408 four Manila clam populations (*Venerupis philippinarum*) on the French Atlantic Coast: Identified spatial patterns
409 and their relationship to environmental variability. *Journal of Shellfish Research*, **33**: 355–372.

410 CAILL-MILLY, N., BRU, N., MAHÉ, K., BORIE, C. & D'AMICO, F. 2012. Shell shape analysis and spatial
411 allometry patterns of Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) in a mesotidal coastal lagoon. *Journal of Marine*
412 *Biology*, **2012**: 11.

413 CAILL-MILLY, N., SANCHEZ, F., LISSARDY, M., DE MONTAUDOUIN, X., BRU, N., KERMORVANT, C.
414 & GANTHY, F. 2021. Drawing lessons from a pluridisciplinary approach associating stakeholders for a better
415 management of a bivalve population (French Atlantic coast)? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **251**: 107194.

416 CALVEZ, I. 2002. *Approche de la variabilité spatiale d'une population de palourdes Ruditapes philippinarum*
417 (*Adams et Reeve*), *aux stades larvaires et post-larvaires*. Thesis, Université de Bretagne Occidentale.

- 418 CHIESA, S., LUCENTINI, L., FREITAS, R., NONNIS MARZANO, F., BREDA, S., FIGUEIRA, E., CAILL-
 419 MILLY, N., HERBERT, R.J.H., SOARES, A.M.V.M. & ARGESE, E. 2017. A history of invasion: COI phylogeny
 420 of Manila clam *Ruditapes philippinarum* in Europe. *Fisheries Research*, **186, Part 1**: 25–35.
- 421 CHIESA, S., LUCENTINI, L., FREITAS, R., NONNIS MARZANO, F., MINELLO, F., FERRARI, C., FILONZI,
 422 L., FIGUEIRA, E., BREDA, S., BACCARANI, G. & ARGESE, E. 2014. Genetic diversity of introduced Manila
 423 clam *Ruditapes philippinarum* populations inferred by 16S rDNA. *Biochemical Systematics and Ecology*, **57**: 52–
 424 59.
- 425 CIGARRÍA, J. & FERNÁNDEZ, J. 1998. Manila Clam (*Ruditapes philippinarum*) Culture in Oyster Bags:
 426 Influence of Density on Survival, Growth and Biometric Relationships. *Journal of the Marine Biological*
 427 *Association of the United Kingdom*, **78**: 551–560.
- 428 CORDERO, D., DELGADO, M., LIU, B., RUESINK, J. & SAAVEDRA, C. 2017. Population genetics of the
 429 Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) introduced in North America and Europe. *Scientific Reports*, **7**: 39745.
- 430 COSTA, C., AGUZZI, J., MENESATTI, P., ANTONUCCI, F., RIMATORI, V. & MATTOCCIA, M. 2008. Shape
 431 analysis of different populations of clams in relation to their geographical structure. *Journal of Zoology*, **276**: 71–
 432 80.
- 433 DANG, C., DE MONTAUDOUIN, X., GAM, M., PAROISSIN, C., BRU, N. & CAILL-MILLY, N. 2010. The
 434 Manila clam population in Arcachon Bay (SW France): Can it be kept sustainable? *Journal of Sea Research*, **63**:
 435 108–118.
- 436 DE MONTAUDOUIN, X., ARZUL, I., CAILL-MILLY, N., KHAYATI, A., LABROUSSE, J.-M., LAFITTE, C.,
 437 PAILLARD, C., SOUDANT, P. & GOULLETQUER, P. 2016. Asari clam (*Ruditapes philippinarum*) in France:
 438 history of an exotic species 1972 – 2015. *Bulletin of Japan Fisheries Research and Education Agency*, 35–42.
- 439 DÉRIAN, F. 2015. Palourdes européennes et japonaises : une synthèse bibliographique. pp. 76. Fédération
 440 Nationale des Pêcheurs Plaisanciers et Sportifs de France (FNPPSF).

- 441 DESLOUS-PAOLI, J.-M. 1996. Mise en Valeur des Lagunes Méditerranéennes. pp. 29. Programme national
442 d'Océanographie Côtière.
- 443 DONAGHY, L., LAMBERT, C., CHOI, K.-S. & SOUDANT, P. 2009. Hemocytes of the carpet shell clam
444 (*Ruditapes decussatus*) and the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*): Current knowledge and future prospects.
445 *Aquaculture*, **297**: 10–24.
- 446 EDGAR, R.C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput, 32.
- 447 FAN, D., ZHANG, A., YANG, Z. & SUN, X. 2007. Observations on shell growth and morphology of the bivalve
448 *Ruditapes philippinarum*. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, **25**: 322–329.
- 449 FLASSCH, J.-P. & LEBORGNE, Y. 1992. Introduction in Europe, from 1972 to 1980, of the Japanese Manila
450 clam (*Tapes philippinarum*) and the effects on aquaculture production and natural settlement, 92–96.
- 451 FLYE SAINTE MARIE, J. 2007. *Approche écophysiological de la maladie de l'anneau brun chez la palourde*
452 *japonaise Ruditapes philippinarum : expérimentations et modélisation*. Thesis, Université de Bretagne
453 Occidentale.
- 454 GAGNAIRE, P.-A., BROQUET, T., AURELLE, D., VIARD, F., SOUISSI, A., BONHOMME, F., ARNAUD-
455 HAOND, S. & BIERNE, N. 2015. Using neutral, selected, and hitchhiker loci to assess connectivity of marine
456 populations in the genomic era. *Evolutionary Applications*, **8**: 769–786.
- 457 HUELSENBECK, J.P. & RONQUIST, F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees.
458 *Bioinformatics (Oxford, England)*, **17**: 754–755.
- 459 HURTADO, N.S., PÉREZ-GARCÍA, C., MORÁN, P. & PASANTES, J.J. 2011. Genetic and cytological evidence
460 of hybridization between native *Ruditapes decussatus* and introduced *Ruditapes philippinarum* (Mollusca,
461 Bivalvia, Veneridae) in NW Spain. *Aquaculture*, **311**: 123–128.

- 462 KALYAANAMOORTHY, S., MINH, B.Q., WONG, T.K.F., VON HAESELER, A. & JERMIIN, L.S. 2017.
463 ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates. *Nature Methods*, **14**: 587–589.
- 464 KESS, T. & BOULDING, E.G. 2019. Genome-wide association analyses reveal polygenic genomic architecture
465 underlying divergent shell morphology in Spanish *Littorina saxatilis* ecotypes. *Ecology and Evolution*, **9**: 9427–
466 9441.
- 467 LARUELLE, F. 1999. *Phénologie et déterminisme de la reproduction chez Ruditapes decussatus (L.) et Ruditapes*
468 *philippinarum (Adams et Reeve) en Bretagne*. Thesis, Université de Bretagne Occidentale.
- 469 LARUELLE, F., GUILLOU, J. & PAULET, Y.M. 1994. Reproductive pattern of the clams, *Ruditapes decussatus*
470 and *R. philippinarum* on intertidal flats in brittany. *Journal of the Marine Biological Association of the United*
471 *Kingdom*, 351–366.
- 472 LE CORRE, G. & GARCIA, F. 1989. Les ressources halieutiques de l'étang de Berre. IFREMER.
- 473 MAHÉ, M., DELANGHE, D., GRISEL, R., POGGIALE, J.-C. & MAYOT, N. 2020. Distribution of Manila clam,
474 *Ruditapes philippinarum*, into Berre lagoon according to the environmental condition. *Vie et milieu - Life and*
475 *environment*, **70**: 269–277.
- 476 MAYOT, N., FAURE, V., MAHÉ, M. & GRISEL, R. 2020. An ecosystemic approach of an ecological crisis in
477 Berre lagoon. *Vie et milieu - Life and environment*, **70**: 77–82.
- 478 NÉRINI, D. 2000. *Analyse statistique de processus physiques et chimiques en océanologie côtière à l'aide d'une*
479 *méthode de régression et de classification par arbre décisionnel : Application à l'étude d'un milieu fortement*
480 *perturbé : l'Etang de Berre*. Thesis, Aix-Marseille 2.
- 481 NERLOVIĆ, V., KORLEVIĆ, M. & MRAVINAC, B. 2016. Morphological and Molecular Differences Between
482 the Invasive Bivalve *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) and the Native Species *Ruditapes*
483 *decussatus* (Linnaeus, 1758) from the Northeastern Adriatic Sea. *Journal of Shellfish Research*, **35**: 31–39.

- 484 NGUYEN, L.-T., SCHMIDT, H.A., VON HAESELER, A. & MINH, B.Q. 2015. IQ-TREE: a fast and effective
485 stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, **32**: 268–
486 274.
- 487 OKONECHNIKOV, K., GOLOSOVA, O., FURSOV, M., & UGENE team. 2012. Unipro UGENE: a unified
488 bioinformatics toolkit. *Bioinformatics (Oxford, England)*, **28**: 1166–1167.
- 489 PANTE, E., PUILLANDRE, N., VIRICEL, A., ARNAUD-HAOND, S., AURELLE, D., CASTELIN, M.,
490 CHENUIL, A., DESTOMBE, C., FORCIOLI, D., VALERO, M., VIARD, F. & SAMADI, S. 2015. Species are
491 hypotheses: avoid connectivity assessments based on pillars of sand. *Molecular Ecology*, **24**: 525–544.
- 492 PAQUIER, A.-É. 2014. *Interactions de la dynamique hydro-sédimentaire avec les herbiers de phanérogames,*
493 *Étang de Berre*. Thesis, Aix-Marseille.
- 494 PASSAMONTI, M., BOORE, J.L. & SCALI, V. 2003. Molecular Evolution and Recombination in Gender-
495 Associated Mitochondrial DNAs of the Manila Clam Tapes philippinarum. *Genetics*, **164**: 603–611.
- 496 PONTI, M., CASTELLINI, A., RAGAZZONI, A., GAMBA, E., CECCHERELLI, V.U. & ABBIATI, M. 2017.
497 Decline of the Manila clams stock in the northern Adriatic lagoons: a survey on ecological and socio-economic
498 aspects. *Acta Adriatica : international journal of Marine Sciences*, **58**: 89–103.
- 499 RAMBAUT, A. 2012. *FigTree v1.4*.
- 500 RIGAUD, S., RADAKOVITCH, O., NERINI, D., PICON, P. & GARNIER, J.M. 2011. Reconstructing historical
501 trends of Berre lagoon contamination from surface sediment datasets: Influences of industrial regulations and
502 anthropogenic silt inputs. *Journal of Environmental Management*, **92**: 2201–2210.
- 503 ROBERT, R., TRUT, G. & LABORDE, J.L. 1993. Growth, reproduction and gross biochemical composition of
504 the Manila clam *Ruditapes philippinarum* in the Bay of Arcachon, France. *Marine Biology*, **116**: 291–299.

- 505 RONQUIST, F. & HUELSENBECK, J.P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed
506 models. *Bioinformatics*, **19**: 1572–1574.
- 507 ROUX, R.M., ARFI, R., LOEILLET, C., STORA, M.G. & BELLAN, D. 1985. Golfe du Fos : Bilan des
508 Connaissances écologiques. pp. 101. Marseille: IFREMER.
- 509 SAVINI, D., OCCHIPINTI–AMBROGI, A., MARCHINI, A., TRICARICO, E., GHERARDI, F., OLENIN, S. &
510 GOLLASCH, S. 2010. The top 27 animal alien species introduced into Europe for aquaculture and related
511 activities. *Journal of Applied Ichthyology*, **26**: 1–7.
- 512 VELEZ, C., FIGUEIRA, E., SOARES, A.M.V.M. & FREITAS, R. 2017. Effects of seawater temperature increase
513 on economically relevant native and introduced clam species. *Marine Environmental Research*, **123**: 62–70.
- 514 WATANABE, S. & KATAYAMA, S. 2010. Relationships Among Shell Shape, Shell Growth Rate, and
515 Nutritional Condition in the Manila Clam (*Ruditapes philippinarum*) in Japan. *Journal of Shellfish Research*, **29**:
516 353–359.
- 517 ZIERITZ, A., HOFFMAN, J.I., AMOS, W. & ALDRIDGE, D.C. 2010. Phenotypic plasticity and genetic
518 isolation-by-distance in the freshwater mussel *Unio pictorum* (Mollusca: Unionoida). *Evolutionary ecology*, **24**:
519 923–938.
- 520

521

TABLES

522 *Table 1. Information about each study sites: date and number of clams used for morphological analysis and the mean shell length (\pm SD)*

Site	Date of sampling	Number of clams for morphological analysis	Shell length
Leucate	2018-12-11	13	32.86 \pm 2.50
Ayrolle	2018-12-04 and 2018-12-12	58	35.15 \pm 2.59
Gruissan	2018-12-06	12	32.92 \pm 1.63
Mateille	2018-12-06	19	32.14 \pm 1.74
Ayguades	2018-12-06	27	35.12 \pm 2.57
Creusot	2018-12-13	26	35.25 \pm 3.01
Ingril	2018-12-06	27	33.50 \pm 1.87
Vie-Passe	2018-12-06	25	33.84 \pm 2.38
Ponant	2018-12-12 and 2018-12-28	34	33.02 \pm 1.91
Berre_Bouquet	2018-10-12	44	33.66 \pm 2.27
Berre_Massane	2018-10-12	49	33.14 \pm 1.82
Berre_Figuerolles	2018-10-12	55	34.20 \pm 2.52
Berre_Jai	2018-10-12	53	36.25 \pm 1.99
Carteau	2018-06-01 and 2018-10-03	23	35.61 \pm 3.00
Pialassa Baiona	2018-07-11	55	32.53 \pm 1.53

523

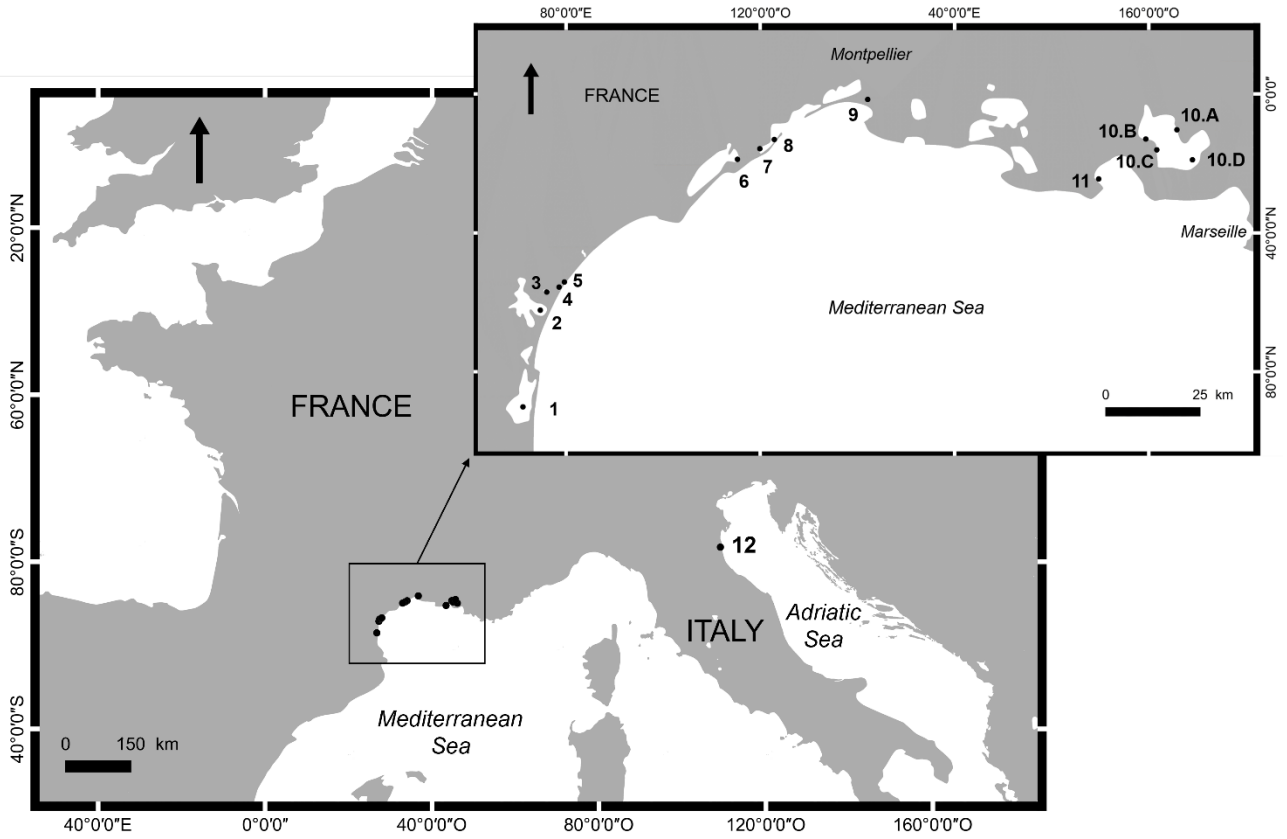
524 Table 2. Mean sharpness indices of each study sites (\pm SD) and species (determined by morphological analysis)

Species	Site	Elongation (H/L)	Compactness (W/L)	Convexity (W/H)
<i>R.decussatus</i>	Leucate	0.67 \pm 0.02	0.45 \pm 0.01	0.67 \pm 0.02
	Ayrolle	0.70 \pm 0.02	0.46 \pm 0.02	0.66 \pm 0.02
	Gruissan	0.74 \pm 0.03	0.49 \pm 0.02	0.66 \pm 0.05
	Mateille	0.71 \pm 0.03	0.46 \pm 0.02	0.65 \pm 0.02
	Ayguades	0.70 \pm 0.02	0.45 \pm 0.02	0.64 \pm 0.03
	Creusot	0.67 \pm 0.02	0.44 \pm 0.02	0.65 \pm 0.03
	Ingril	0.72 \pm 0.03	0.47 \pm 0.02	0.65 \pm 0.03
	Vie-Passe	0.72 \pm 0.03	0.47 \pm 0.02	0.65 \pm 0.02
	Ponant	0.65 \pm 0.02	0.43 \pm 0.02	0.66 \pm 0.04
<i>R.philippinarum</i>	North_Berre	0.73 \pm 0.03	0.54 \pm 0.03	0.74 \pm 0.04
	South_Berre	0.71 \pm 0.02	0.54 \pm 0.03	0.77 \pm 0.03
	Carteau	0.72 \pm 0.05	0.49 \pm 0.05	0.69 \pm 0.04
	Ravenna	0.77 \pm 0.03	0.51 \pm 0.02	0.66 \pm 0.03

525

526

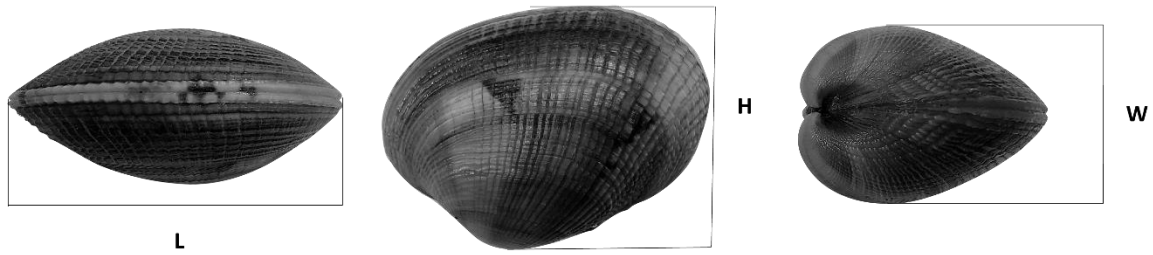
FIGURES



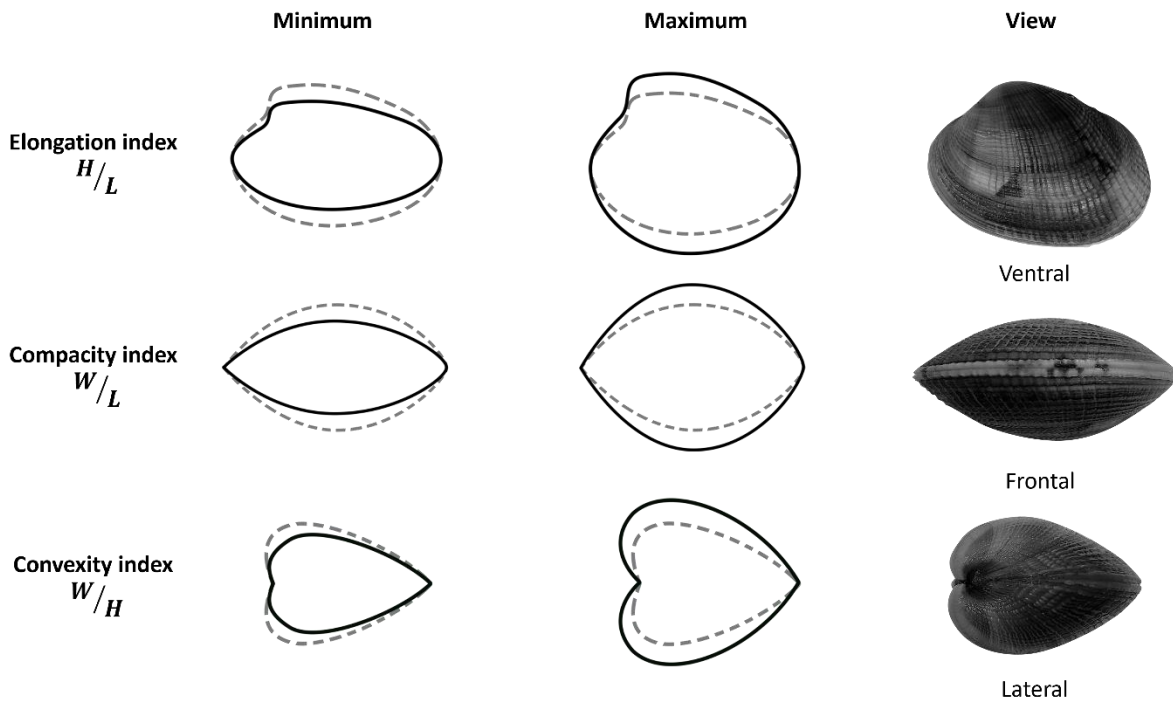
527

528 *Figure 1. Localisation of the study sites, from west to east: 1) Leucate lagoon 2) Ayrolle lagoon 3) Gruissan lagoon (south)*
 529 *4) Mateille lagoon 5) Ayguades lagoon 6) Creusot lagoon 7) Ingril lagoon 8) Vie-Passe lagoon 9) Ponant lagoon 10) Berre*
 530 *lagoon with 4 sites: A – Bouquet B – Massane C – Figuerolles and D – Jaï 11) Carteau inlet 12) Pialassa Baiona lagoon*

A Classic morphometric variables

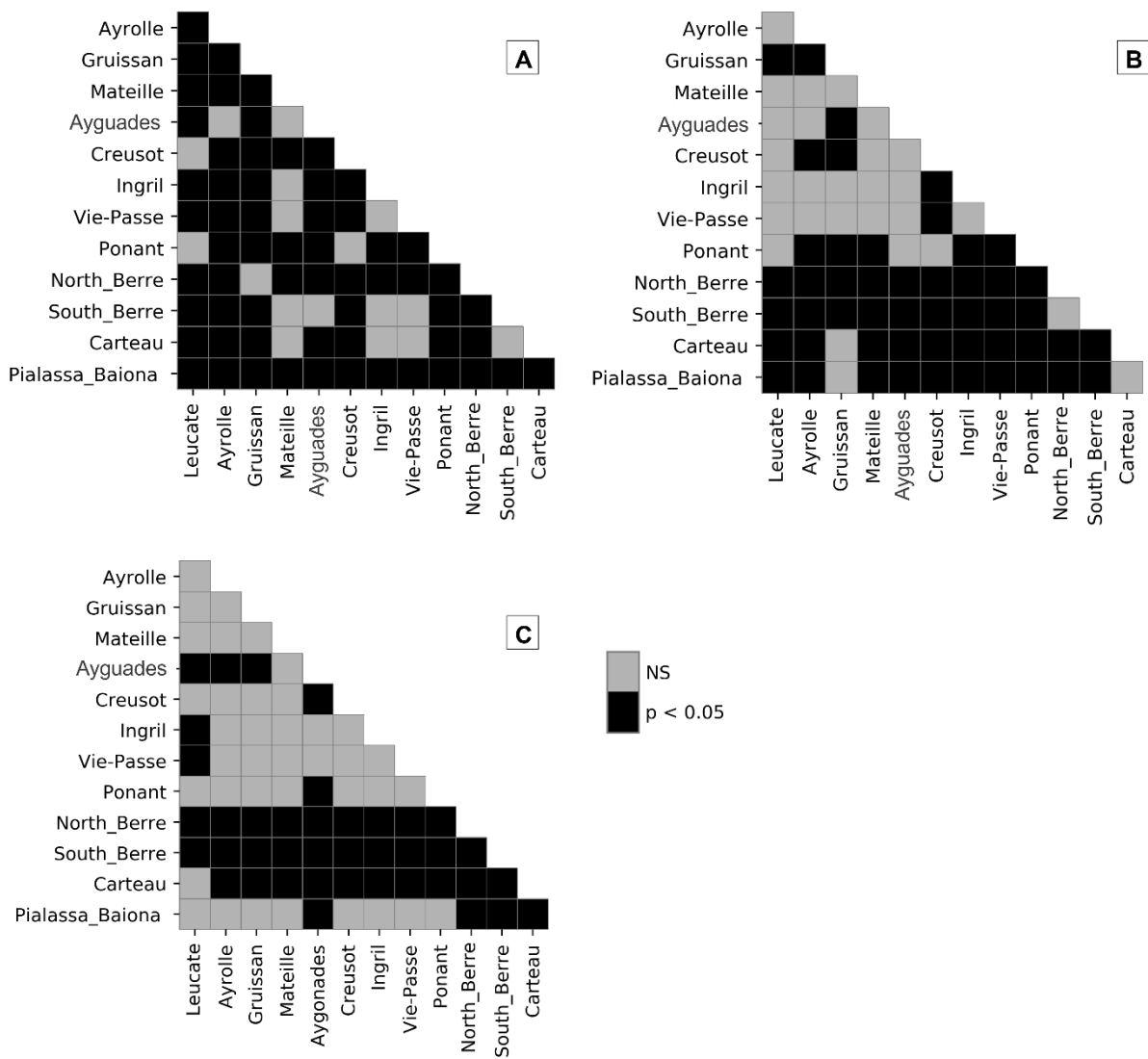


B Sharpness indices



531

532 *Figure 2.A. Classic morphometric variables: Schematics of Length (L), Height (H) and Width (W) on shell clam. B.*
 533 *Sharpness indices: Schematics of Elongation index, Compacity index and Convexity index.*



534

535 *Figure 3. Post-hoc of each sharpness indices between each study sites (NS = non significant and $p = p$ -value). A.*
 536 *Elongation index (Conover test). B. Compactness index (Tuckey test). C. Convexity index (Conover test)*

537

SUPPLEMENTARY MATERIAL

538

Tables

539 **Table S1.** Description of the studied lagoons according to their surface (km²), their temperature (°C - average, minimum and maximum), their salinity (average, minimum and
 540 maximum) and their depth (m - average and maximum). [1] Most of the data were acquired from the IFREMER database SURVAL database <https://wwz.ifremer.fr/surval/>
 541 (accessed on 16.11.2021). The other data are from [2] https://wwz.ifremer.fr/mediterranee/content/download/67087/file/Ifremer_Etude_Zones_11.03_11.04_A.pdf (accessed
 542 on 16.11.2021) [3] <https://halieutique.agrocampus-ouest.fr/memoires/201411.pdf> (accessed on 25.04.2019) [4] https://pole-lagunes.org/wp-content/uploads/sites/4/2017/12/Suivi_2012-2013_Etangs-palavasiens.pdf (accessed on 25.04.2019) [5] <http://rivage-salses-leucate.org/> (accessed on 25.04.2019) [6]
 543 https://wwz.ifremer.fr/mediterranee/content/download/67087/file/Ifremer_Etude_Zones_11.03_11.04_A.pdf (accessed on 16.11.2021) [7] https://pole-lagunes.org/wp-content/uploads/sites/4/2017/12/Suivi_2012-2013_Camargue-gardoise.pdf (accessed on 25.04.2019) [8] Mayot et al. (2020) [9]
 544 <https://inpn.mnhn.fr/zone/znief/Mer/93M000022.pdf> (accessed on 25.04.2019) [10] Guerra et al. (2013)

546

Lagoon	Area (km ²)	Temperature (°C)			Salinity			Depth (m)		Date of data
		Mean	Min	Max	Mean	Min	Max	Mean	Max	
Ayguades	0.17 ^[2]	17.02	1.11	29.6	35.83	4.3	44.5	-	7 ^[2]	2014 to 2020 ^[1] & 2008-2009 ^[2]
Ayrolle	13.20 ^[2]	17.92	3	32.50	34.96	2.50	45.40	0.75 ^[3]	1.50 ^[3]	1998 to 2020 ^[1] & 2017 to 2019 ^[4]
Creusot	-	16.83	8.90	28.50	37.96	33.40	40.40	-	-	2006 to 2020
Gruissan (south)	1.45	-	-	-	-	-	-	0.55	1.20	
Ingril	6.85 ^[4]	17.44	-1	31.50	36.14	7.70	46.70	0.90 ^[4]		1998 to 2020
Leucate	54 ^[5]	16.38	-1.10	34.40	33.22	1.95	44	1.80 ^[5]	3.50 ^[5]	1988 to 2020
Mateille	0.26 ^[6]	18.88	8.50	23.50	33.07	5.90	42.71		7 ^[6]	2008 to 2015 ^[1] & 2008-2009 ^[6]
Ponant	2.80 ^[7]	17.50	1.76	29.30	22.83	0.10	39.80	2.70 ^[7]	4 ^[7]	1998 to 2019
Vie-Passe	13.40 ^[4]	16.82	0	30.80	33.62	4.70	51.40	1.20 ^[4]	1.70 ^[4]	2000 to 2020
Berre	155 ^[8]	15.69	2.84	30.50	18.03	0.14	40.10	6 ^[8]	9.50 ^[8]	1978 to 2020
Carteau	10 ^[9]	16.71	5.40	27.50	32.63	2.68	38.50	-	10 ^[9]	1987 to 2021
Ravenna	10 ^[10]	18.40 ^[10]	9.20 ^[10]	28.20 ^[10]	33 ^[10]	27.80 ^[10]	34.40 ^[10]	0.50 to 3 ^[10]	-	2008 ^[10]

547

548 **Table S2.** The primer used for genetical analysis and PCR cycle. References of the primer: [1] Specifically designated for family Veneridae (Mikkelsen et al., 2006 In Chiesa
 549 et al. 2014) [2] Specific Manila clam primers designed by PRIMER 3 (Rozen and Skaletsky, 1998 in Chiesa et al. 2017) [3] Internal primer of COI ALT LIV (Rozen and
 550 Skaletsky, 1998 in Chiesa et al. 2017)

	Primer 1	Primer 2	PCR cycle	PCR product
16 S	16Sar-ALT: 5' GCCTGTTTATCAAAAACATSG 3' [1]	16Sbr-ALT: 5' CCGGTCTGAACTCAGATCATGT 3' [1]	Initial step of denaturation of 3 min at 95°C, then 30 cycles of 1 min at 95°C, 1 min at 50°C, and 1 min at 72°C; and final extension at 72°C for 5 min. PCR	600 bp
COI	COI LIV COI ALT LIV FW: 5' AACMAATCATAAAGATATTGG 3' [2]	COI ALT LIV RV: 5' AACTTCRGGRTGACCAAAAA 3' [2]	Initial step of denaturation of 3 min at 95°C, then 35 cycles of 1 min at 95°C, 1 min at 48°C, and 1 min at 72°C; and a final extension at 72°C for 5 min	704 bp
	COI FILINT COI FIL INT FW: 5' TTTTTCAWTTTGGGCTGGTY 3' [3]	COI FIL INT RV: 5' CTCCAACCCTATTGGRTCR 3' [3]	Initial step of denaturation of 3 min at 95°C, then 35 cycles of 1 min at 95°C, 1 min at 52°C, and 1 min at 72°C; and a final extension at 72°C for 5 min	618 bp

551

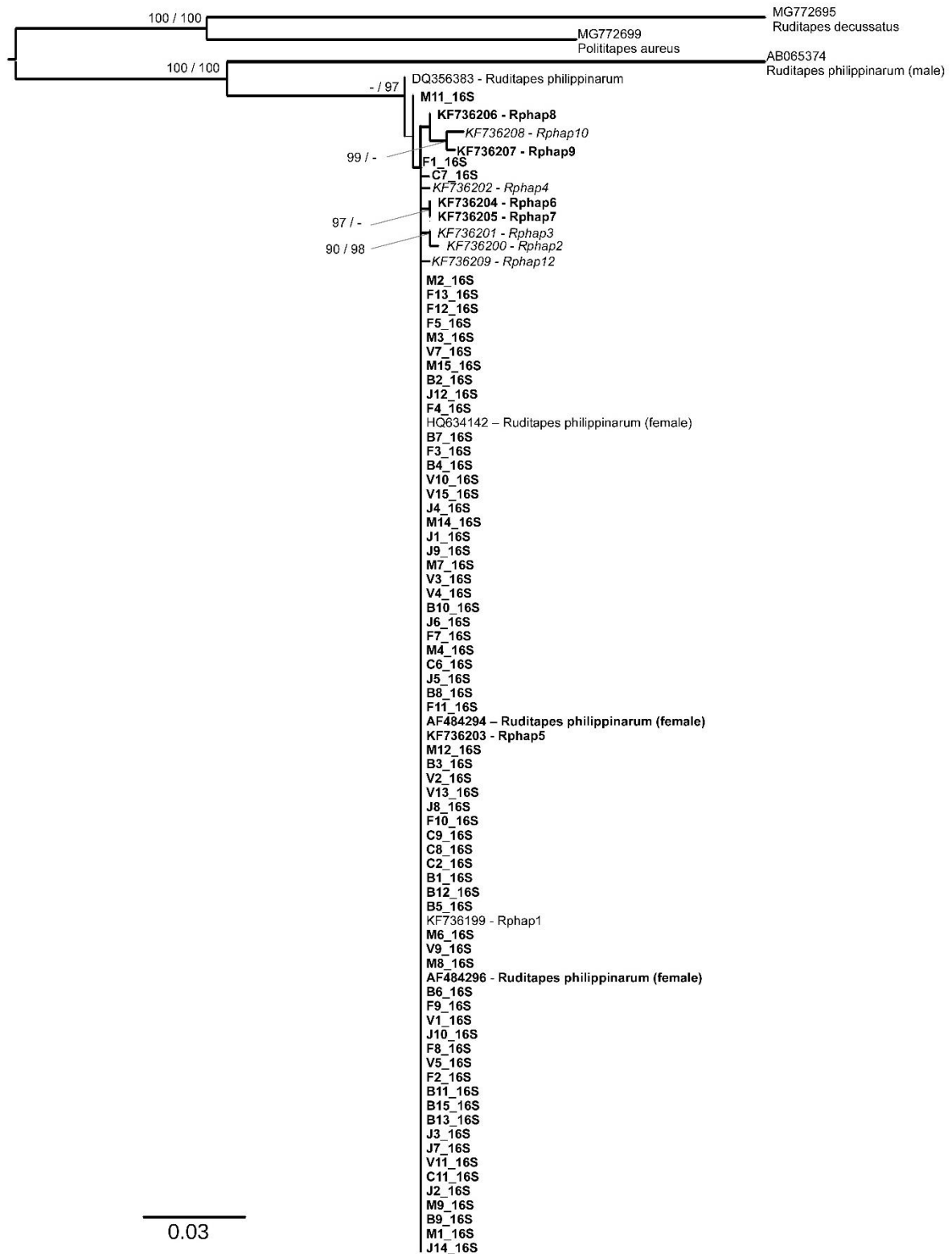
552 **Table S3.** *16S and COI rDNA gene sequences from this study recorded on GenBank*

Acronyms	Gene	Date of sampling	Site	GenBank (Accession Numbers)
M1_16S	16S	12/10/2018	Berre - Massane	MT548615
M2_16S	16S	12/10/2018	Berre - Massane	MT548616
M11_16S	16S	12/10/2018	Berre - Massane	MT548617
F1_16S	16S	12/10/2018	Berre - Figuerolles	MT548618
C7_16S	16S	03/10/2018	Carteau inlet	MT548619
M1_COI_ALT_LIV	COI	12/10/2018	Berre - Massane	MT541837
M2_COI_ALT_LIV	COI	12/10/2018	Berre - Massane	MT541838
M3_COI_ALT_LIV	COI	12/10/2018	Berre - Massane	MT541839
M4_COI_ALT_LIV	COI	12/10/2018	Berre - Massane	MT541840
M5_COI_ALT_LIV	COI	12/10/2018	Berre - Massane	MT541841
M6_COI_ALT_LIV	COI	12/10/2018	Berre - Massane	MT541842
M8_COI_ALT_LIV	COI	12/10/2018	Berre - Massane	MT541843
M9_COI_ALT_LIV	COI	12/10/2018	Berre - Massane	MT541844
M12_COI_ALT_LIV	COI	12/10/2018	Berre - Massane	MT541845
J1_COI_ALT_LIV	COI	12/10/2018	Berre - Jaï	MT541846
J2_COI_ALT_LIV	COI	12/10/2018	Berre - Jaï	MT541847
J3_COI_ALT_LIV	COI	12/10/2018	Berre - Jaï	MT541848
B5_COI_ALT_LIV	COI	12/10/2018	Berre - Bouquet	MT541849
B12_COI_ALT_LIV	COI	12/10/2018	Berre - Bouquet	MT541850
B7_COI_FILINT	COI	12/10/2018	Berre - Bouquet	MT541851
B8_COI_FILINT	COI	12/10/2018	Berre - Bouquet	MT541852
F7_COI_FILINT	COI	12/10/2018	Berre - Figuerolles	MT541853
F11_COI_FILINT	COI	12/10/2018	Berre - Figuerolles	MT541854
F12_COI_FILINT	COI	12/10/2018	Berre - Figuerolles	MT541855
F13_COI_FILINT	COI	12/10/2018	Berre - Figuerolles	MT541856
F15_COI_FILINT	COI	12/10/2018	Berre - Figuerolles	MT541857
V3_COI_FILINT	COI	11/07/2018	Pialassa Baiona	MT541858
V4_COI_FILINT	COI	11/07/2018	Pialassa Baiona	MT541859
V8_COI_FILINT	COI	11/07/2018	Pialassa Baiona	MT541860
C4_COI_FILINT	COI	03/10/2018	Carteau inlet	MT541861
C6_COI_FILINT	COI	03/10/2018	Carteau inlet	MT541862
C7_COI_FILINT	COI	03/10/2018	Carteau inlet	MT541863
C8_COI_FILINT	COI	03/10/2018	Carteau inlet	MT541864

553

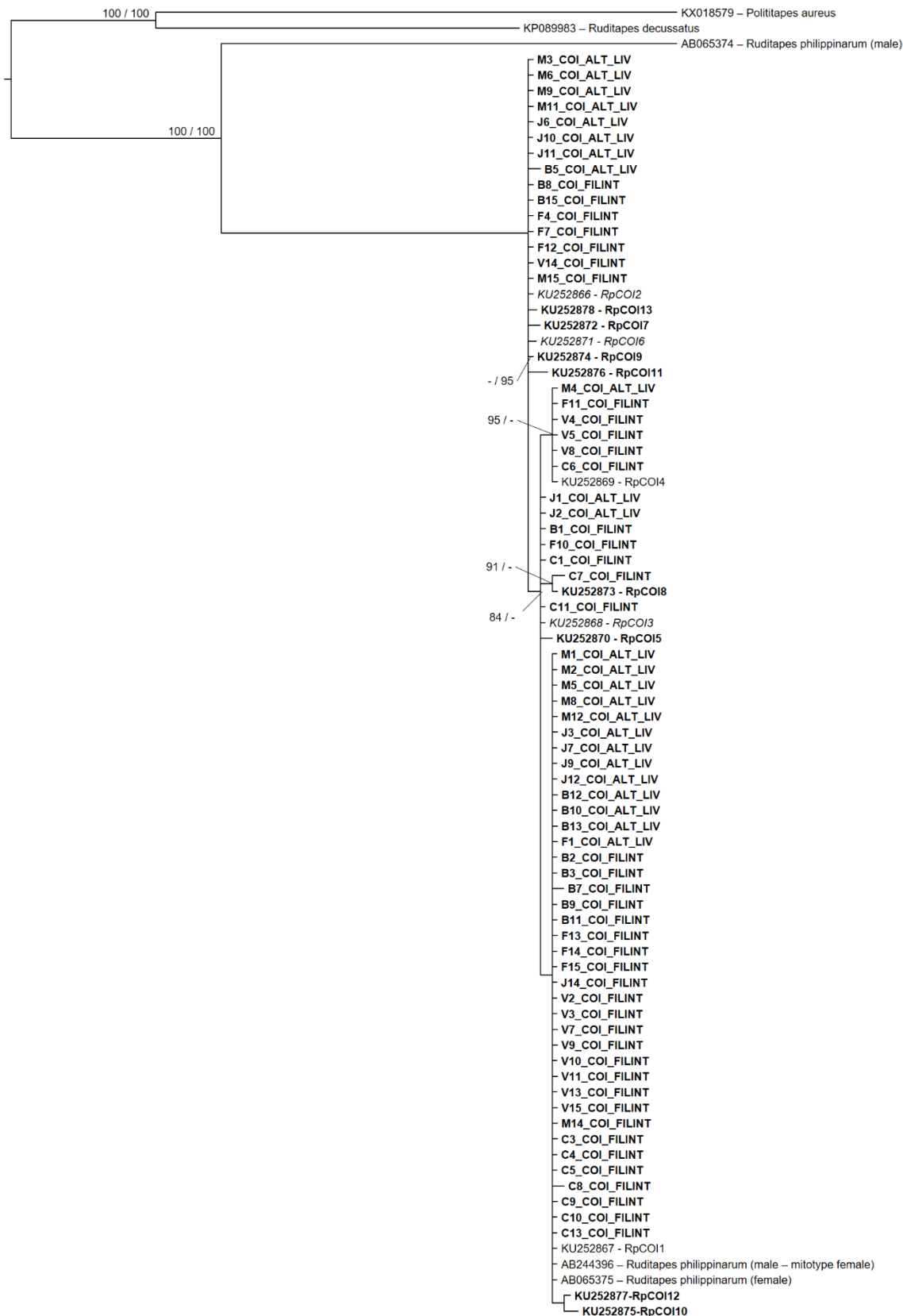
554

Figures



555

556 **Figure S1.** The tree for 16S gene from the Bayesian Inference analysis. Only posterior probabilities and bootstrap proportions
 557 higher than 80 and 90 % (respectively) are presented, at the left of the corresponding nodes (probabilities / bootstrap). Sequences
 558 that come from European Atlantic clam are in italic and sequences that come from European Mediterranean clams are in bold in
 559 the tree



560

561 **Figure S2.** The tree for COI gene from the Bayesian Inference analysis. Only posterior probabilities and bootstrap proportions
 562 higher than 80 and 90 % (respectively) are presented, at the left of the corresponding nodes (probabilities / bootstrap). Sequences
 563 that come from European Atlantic clam are in *italic* and sequences that come from European Mediterranean clams are in **bold**
 564 in the tree

565 **REFERENCES**

566

567 Chiesa, S., Lucentini, L., Freitas, R., Nonnis Marzano, F., Breda, S., Figueira, E., Caill-Milly, N., Herbert, R.J.H.,
568 Soares, A.M.V.M., and Argese, E. (2017). A history of invasion: COI phylogeny of Manila clam *Ruditapes*
569 *philippinarum* in Europe. *Fisheries Research* 186, Part 1, 25–35.

570 Chiesa, S., Lucentini, L., Freitas, R., Nonnis Marzano, F., Minello, F., Ferrari, C., Filonzi, L., Figueira, E., Breda,
571 S., Baccarani, G., and Argese, E. (2014). Genetic diversity of introduced Manila clam *Ruditapes philippinarum*
572 populations inferred by 16S rDNA. *Biochemical Systematics and Ecology* 57, 52–59.

573 Guerra, R., Pistocchi, R., and Vanucci, S. (2013). Dynamics and sources of organic carbon in suspended particulate
574 matter and sediments in Pialassa Baiona lagoon (NW Adriatic Sea, Italy). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*
575 135, 24–32.

576 Mayot, N., Faure, V., Mahé, M., and Grisel, R. (2020). An ecosystemic approach of an ecological crisis in Berre
577 lagoon. *Vie et Milieu - Life and Environment* 70, 77–82.

578 Mikkelsen, P.M., Bieler, R., Kappner, I., and Rawlings, T.A. (2006). Phylogeny of Veneroidea (Mollusca:
579 Bivalvia) based on morphology and molecules. *Zoological Journal of the Linnean Society* 148, 439–521.

580 Rozen, S., Skaletsky, H.J., 1998. Primer3, Code available at <http://www-genome.wi.mit.edu/genome>
581 [software/other/primer3.html](http://www-genome.wi.mit.edu/genome/software/other/primer3.html)

1 **HOW LONG DOES IT TAKE TO RECOVER THE POPULATION OF *RUDITAPES***
2 ***PHILIPPINARUM* (Adams & Reeve, 1850) AFTER THE MAJOR ECOLOGICAL**
3 **CRISIS OF 2018 OF THE BERRE LAGOON (SOUTH OF FRANCE)?**

4 *Mathilde Mahé*^{a,b}, *Louise Camus*^c, *Christian Marschal*^d, *Raphael Grisel*^a, *Jean Christophe*
5 *Poggiale*^b, *Nicolas Mayot*^a

6

7 **Abstract**

8 Coastal lagoons are environments with an important ecological richness, which makes them key socio-
9 economic environments. However, they are often subject to anthropic pressures that may threaten them seriously.
10 The phenomenon of anoxia is regularly the cause of massive mortality and loss of biodiversity. For example, in
11 the Berre lagoon (southern France), in 2018, an anoxic crisis decimated the *Zotera* meadow (more than 60%) and
12 the stock of Manila clams (more than 73%). As clams are a fished species, this massive mortality has resulted in
13 a fishing cessation and therefore having a significant economic impact. This study is a contribution to our
14 understanding of the resilience of species after a strong perturbation. In our case, it aims to understand the time
15 needed to recover the stock before the ecological crisis of 2018 with a follow-up of the population dynamics
16 between October 2018 and October 2020. Gonad Development stage (GD) and Condition Index (CI) highlighted
17 that its size of sexual maturity is between 20 and 23 mm. Its reproduction season is continuous between March
18 and October, with differences observed between sites, and between years at the same site in the Berre lagoon.
19 Long-term field monitoring was performed to estimate the growth rate and the mortality: *in situ* cages coupled
20 with sclerochronology (calcein marking). Von Bertalanffy Growth Function (VBGF) parameters show a high
21 growth rate $K = 1.42 \text{ years}^{-1}$ with a small $L_{\infty} = 35.70 \text{ mm}$. This means that clams need 1.5 years to reach 30 mm:
22 the minimum catch size for the fishery into Berre lagoon. The mortality rate was 2.52 years^{-1} which is certainly
23 due to significant variations in water temperature, episodes of hypoxia and anoxia, as well as stress related to the
24 experiments. With this knowledge on the population dynamics of *R. philippinarum* in the Berre lagoon, the
25 recovery time can be rather fast (some years), only if the environment becomes stable and the anoxia stop.

26 **Keywords**

27 *Ruditapes philippinarum*; reproduction period; minimum reproduction size; growth; Von Bertalanffy; Berre
28 lagoon

29 1. Introduction

30 Coastal lagoons are shallow coastal aqueous environments with limited exchange with the sea (Zaldívar et
31 al. 2008). Mediterranean coastal lagoons are subject to strong anthropic pressures since they are often
32 surrounded by densely populated areas, which leads to significant eutrophication phenomena (Derolez et al.
33 2019). The eutrophication of waters with strong heat (often in the summer season but not only) and the absence
34 of wind regularly lead to anoxia in this environment (Borsa et al. 1992; Mayot et al. 2020). When anoxia is very
35 severe, it can turn the water white and lead to the release of hydrogen sulfide (H₂S) which is toxic for living
36 organisms (Kodama et al. 2018). Anoxia is common in lagoons around the world: in Peru - Paracas Bay
37 (Aguirre-Velarde et al. 2016) as in Italia - Sacca di Goro lagoon (Sei et al. 1996; Naldi et al. 2020) or in France
38 in the Thau lagoon (Souchu et al. 1998; Chapelle et al. 2001; Hamon et al. 2003), in the Prevost lagoon
39 (Amanieu et al. 1975) and the Berre lagoon (Mayot et al. 2020).

40 This phenomenon of anoxia leads to massive mortality of fauna and flora (Souchu et al. 1998; Derolez et al.
41 2019; Mayot et al. 2020; Pete et al. 2020). In 2018, a major ecological crisis affected several compartments of
42 the Berre lagoon (South of France) with notably anoxic conditions on more than 90% of its surface until 1.5 m
43 of depth (Mayot et al. 2020). As a result, massive mortalities have occurred, such as the loss of 60% of the
44 surface area of *Zostera meadow* – *Zostera noltei* (Hornemann, 1832) and 73% of the Manila clam stock –
45 *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve, 1850) (Mahé et al. 2020; Mayot et al. 2020).

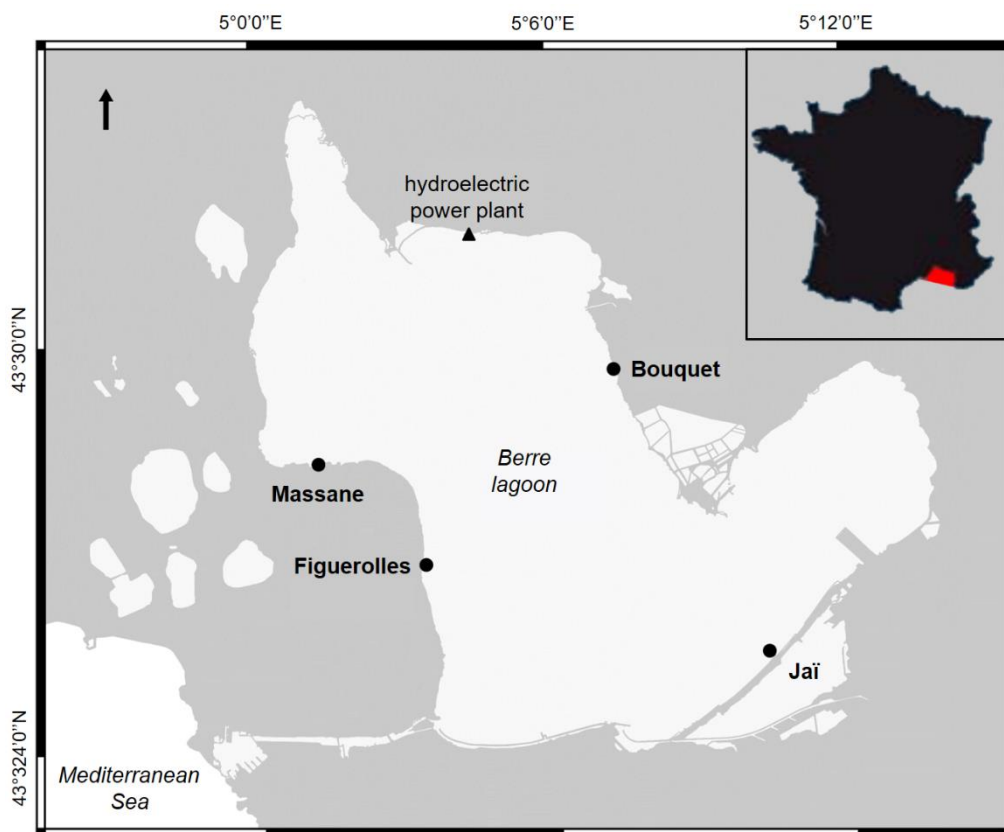
46 In the case of the Berre lagoon, the anoxia causes ecological but also economic damages. Indeed, *R.*
47 *philippinarum* is an interesting species at the socio-economic level. It seems that this species was introduced
48 recently, in the 2010s (N. Mayot *pers. com.*) and it remains the only species of clam observed in that
49 environment (M. Mahé, *data to be published*). In 2017, the stock (i.e. clams larger than 30 mm - the minimum
50 catch size in Mediterranean site) was estimated at 2,200 tons (GIPREB 2018). As a result, the professional
51 fishery was opened in early 2018. However, after the 2018 crisis, the clam's stock is estimated at only 582 tons
52 (Mahé et al. 2020). Consequently, the fishery has been closed in September 2018, and being able to estimate
53 how long we must close the fishery is a major concern. In other words, how long does it take to recover a
54 population after a crisis?

55 We develop an approach to answering this question that can be used in another context. Using data on the
56 population dynamics of this species: the period of reproduction, as well as the size of the maturity sexual, the
57 individual growth rate, and the population mortality according to the environmental parameters. With this
58 knowledge, it is possible to estimate whether or not the population is capable of returning quickly to the
59 environment. The present study is an example that focuses on the Manila clam biology *in situ* to understand the
60 population dynamics of *R. philippinarum* in the Berre lagoon. This study aims to estimate the time needed to
61 recover the stock before the ecological crisis of 2018 with a follow-up of the *in situ* population dynamics.

62 2. Materials and methods

63 2.1. Study area and field sampling

64 The Berre lagoon is located in the South of France, near Marseilles urban city (Fig 1). It covers 155 km² and
 65 its maximal depth is 9.5 m. It receives seawater from the Mediterranean sea by the Caronte channel, and fresh
 66 water from many natural rivers and from an artificial way via a hydroelectric plant (Deslous-Paoli 1996;
 67 Bernard 2007). The important freshwater input, especially from the hydroelectric power plant, causes
 68 eutrophication and water column stratification in the lagoon (Roux *et al.* 1985; Grisel 2013). Nowadays, Berre is
 69 an eutrophicated and stratified lagoon (Mayot *et al.* 2020).



70
 71 **Fig 1** Localisation of the Berre lagoon, and the four sites: Bouquet, Massane, Figuerolles and Jaï.

72 2.2. Reproductive cycle

73 Four sites were chosen: Bouquet, Massane, Figuerolles and Jaï (Fig 1). Every month, from November 2018
 74 to October 2020, between 24 and 36 clams were sampled per site at a depth of approximately 1 meter. These
 75 individuals measured between 30 and 40 mm in order to limit the variability in reproduction related to clam
 76 length (Laruelle 1999). After sampling, the clams were placed in labelled plastic bags and stored at -21°C until
 77 analysis. The shell length of each specimen was measured using a digital caliper (ABSOLUTE AOS
 78 DIGIMATIC 500-161-30, Mitutoyo - the precision of 0.01 mm).

79 2.2.1. *Gonad Development stage (GD)*

80 In the laboratory, the clams were dissected and the Gonad Development stage (GD) was evaluated using the
 81 protocol of Lucas (1965) modified by Dang et al. (2010b). In the A stage, the gonad is translucent, small and the
 82 sex cannot be identified. During the B stage, the gonad is still translucent but shows early maturation signs (like
 83 becoming slightly opaque). When the gonad is totally mature it is opaque and white or pale in colour and
 84 inflated; this is the C stage and the sex is identifiable with an important quantity of gametes (spermatozoa or
 85 oocytes).

86 Clams do not have external secondary sexual characteristics to determine the sex of individuals (Peignon et
 87 al. 1995). The sex ratio (female:male) was assessed at each site (during stage C).

88 2.2.2. *Condition Index (CI)*

89 To have a proxy of the reproduction period, the Condition Index (CI) is the most consensual (De
 90 Montaudouin et al. 2016). The onset of gonad development is shown by an increasing CI, and falling CI values
 91 are considered to be an expulsion of gametes, i.e. reproduction (Paulet et al. 1988 in Kamara et al. 2005). The
 92 formula of Walne (1976) was used: $CI (\%) = \text{dry flesh weight (g)} / \text{dry shell weight (g)}$.

93 Using the same individuals as those used for GD, the flesh and the shell of each clam was dried inside an
 94 oven at 60-65°C for 48h (Kamara et al. 2005) and the products were weighed with a precision balance of 0.01 g.

95 2.2.3. *Size at first sexual maturity*

96 In May 2020, 122 clams from the Massane site (Fig 1) with lengths between 11.95 and 34.92 mm were added
 97 to the sampling. This size range was chosen because it corresponded in 2019 to the peak of clam maturity,
 98 according to the GD, and just before the spawning season, according to the CI (Fig 5 and Fig 6).

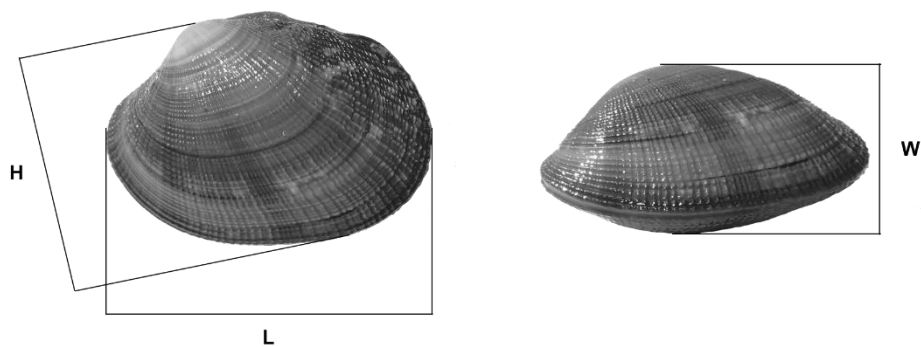
99 The gonad maturation of each specimen was determined with the GD. To estimate the size of sexual
 100 maturity, two methods were used. (1) At the individual level, it is the smallest clam observed that reaches stage
 101 B. (2) At the population level, the size at the first sexual maturity (SL₅₀) is the shell length where 50% of the
 102 population is sexually mature (Moura et al. 2018). A plot with the cumulative frequency of clams with mature
 103 gonads (stage B or C) according to shell length (grouped into size classes of 2 mm, with at least 8 clams by
 104 class) was used. The size of the sexual maturity was estimated using a local regression method to the data with a
 105 95% confidence interval.

106 **2.3. Growth experiment**107 2.3.1. *First installation*

108 In the site of Massane (Fig 1), 4 cages were installed. Each cage contains 340 clams.m⁻² (to have the mean
 109 clam density of Berre lagoon; Mahé 2017) in range size between 7.3 and 47.27 mm.

110 The clams were placed into a stainless-steel cage that measures 50 cm length * 50 cm width * 20 cm height.
 111 The cage was sunk into 15 cm of sediment, so 5 cm exceeded the surface sediment. The cage was covered by a
 112 grid with a 0.64 cm mesh. The grid was used to avoid predation mortality and clam loss by hydrodynamics. This
 113 installation is deemed to have little impact on the local environmental condition for the clam growth (Dang et al.
 114 2010b). Clams in the cage were removed before the experience. This grid was cleaned every month to avoid
 115 biofouling.

116 Clams were measured (Fig 2): Length (L), Width (W) and Height (H), and then labeled. Each specimen was
 117 incubated in a bucket with a fluorochrome: a calcein solution of 0.50 g.L⁻¹ for 1 h (C₃₀H₂₆N₂O₁₃ - Sigma C-
 118 0875). After the incubation, they were put into the cage and left for a minimum of 3 months to have seasonal
 119 growth.



120

121 **Fig 2** Schematics of Length (L), Height (H) and Width (W) on the clam shell.

122 2.3.2. Every season

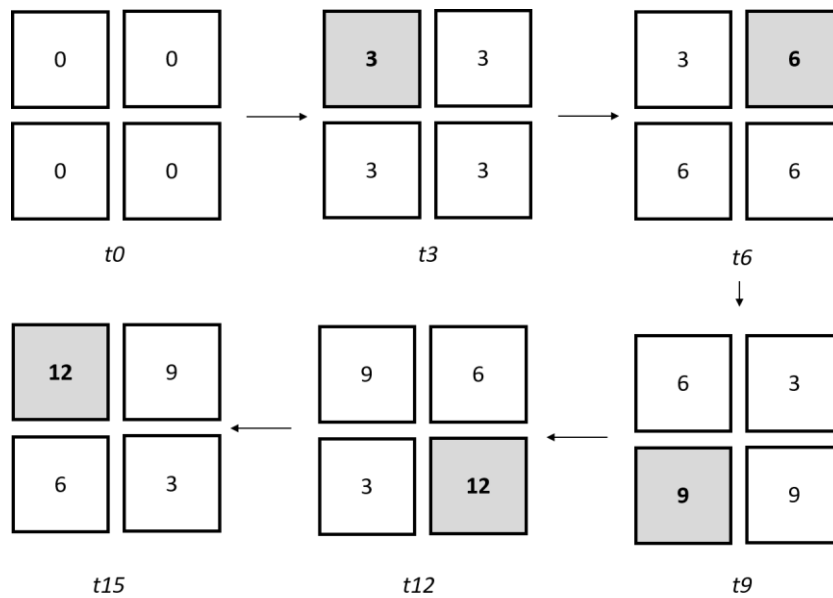
123 Every 3 months, one cage was gutted and at least 35 of the clams were placed into a labeled plastic bag and
 124 stored at – 21°C until analyses.

125 A new pool of clams was harvested, measured, and labeled to replace the “sacrificed” clams. For the three
 126 other cages, clams were collected and counted to know the mortality between two data collections. If the
 127 mortality was too high or the number of recovered clams too small, a new pool of clams was harvested,
 128 measured, and labelled to reach the same density as at the beginning of the experiment. All clams (new and old)
 129 were incubated with a calcein solution of 0.50 g.L⁻¹ for 1h and then put into the corresponding cage.

130 The “sacrificed” cage was chosen to have time turn over: after 3 months, 3-months clam growth was
 131 collected; after 6 months, 6-months clam growth, etc (Fig 3).

132 The cages were installed on October 17, 2018 and removed on September 23, 2020. The maximum growing
 133 time in a cage for a clam was 18 months with 6 calcein markings (one each season).

134



135

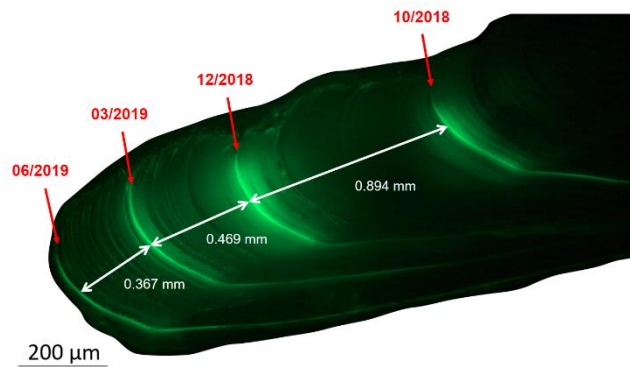
136 **Fig 3** Schematics of the turnover of the sacrifice of clams. In the cages, the number represents the time in months
 137 since the first brand of calcein. Each arrow represents a time step of 3 months. The grey cage corresponds to the
 138 sacrificed cage.

139 2.3.3. Laboratory

140 35 clams from the “sacrificed” cage were measured (L, W and H). Then, they were carefully opened and the
 141 soft tissues were removed with a scalpel. A shell-piece of the right valve was cut along the sagittal section using
 142 a Dremel© with a diamond blade.

143 To prepare the shell cut, the method of Marschal *et al.* (2004) has been modified. Each sample was put into
 144 different baths to gradually dehydrate the shell: 2 baths of 95° alcohol for 2 hours and 1 bath of acetone for 2
 145 hours. Then, each sample was coated in araldite (13940 ARALDITE/EMBED KIT - Electron Microscopy
 146 Sciences) and dried at 60°C for 24 hours.

147 Cross-sections of 1 mm thickness were made with a diamond saw. The sections were glued on a microscope
 148 slide using araldite and dried at 60°C for 24 hours, and then polished to obtain a 50 to 100 µm thick sample.
 149 Photographs were acquired using a digital camera mounted on the epifluorescence microscope (excitation filter
 150 340-380 nm) and analyzed with the ImageJ software (1.52a) to measure the growth between each mark of
 151 calcein (Fig 4).



152

153 **Fig 4** Photograph of a clam shell that has been growing in the cages for 4 seasons. The measurement is the
 154 growth in height between two calcein marks

155 2.4. Mortality

156 Every three months, all the individuals found in the cage were noted: the living as well as the dead. Mortality
 157 is the result of a decrease in the abundance of a population for a time t , generally expressed as: $N_t =$
 158 $N_0 \exp^{-Zt}$ (Dang *et al.* 2010b). With N_0 the number of individuals within the population at t_0 and t the relative
 159 age at the end of which the population has a number of individuals equal to N_t . Z represents the mortality rate
 160 (in years^{-1}).

161 2.5. Environmental parameter

162 For the hydrological parameters linked to the reproduction experiments, a probe (Hydrolab DS5) was
 163 monthly used to record the water temperature, the salinity, and the Dissolved Oxygen (DO). Besides this,
 164 Suspended Matter (MS) and the concentration of Chlorophyll a ([Chl a]), nitrite ([NO₂]), Particulate Organic
 165 Carbon ([POC]) as well as Particulate Organic Nitrogen concentration ([PON]), were analyzed on a sample
 166 taken at the surface of each station using a Niskin bottle. [Chl a] was used to estimate the food supply. [POC]
 167 and [PON] were also included as a proxy for particular organic matter, which can also be considered as a
 168 measure of food available for *R. philippinarum* (Kasai *et al.* 2004; Watanabe *et al.* 2009)

169 Next to the cage installation, in the site of Massane (Fig 1), a probe has been installed (approximately 10
 170 cm above the surface sediment) which continuously recorded water temperature and dissolved oxygen.

171 2.6. Data analysis

172 Statistical analysis was performed using R studio (4.0.3) and Python 3.7. (Spyder 3.3.6.). The normality of
 173 the data was assessed with a Shapiro Test. Given the non-normal distribution of the data, a non-parametric
 174 Kruskal-Wallis test was used and to go further in the statistical analysis, a Conover post-hoc test without
 175 correction was used for pairwise comparisons. For all statistical tests, the maximum type I error rate was set at α
 176 $= 0.05$.

177 The growth experiment is used to obtain the growth in height of clams between two marks of calcein. To
 178 change the shell height (H) to length (L), a relation made on 1,347 *Ruditapes philippinarum* from Berre lagoon
 179 in 2017 (Mahé 2017) was used: $L = 1.3661 * H + 0.2293$ ($R^2 = 0.9547$).

180 The von Bertalanffy growth function (VBGF) is an empirical model for predicting length as a function of
 181 animal age. It is often used for animals and very commonly for bivalves (Fan *et al.* 2007; Dang *et al.* 2010b;
 182 Moura *et al.* 2017). The classic function is: $VGBF : L(t) = L_{\infty} [1 - \exp[-K(t - t_0)]]$ where L_{∞} is the
 183 asymptotic shell length (mm), K is the growth coefficient (years^{-1}) and t_0 is the theoretical age at length zero
 184 (years).

185 To better understand the difference between site variations of environmental parameters from October 2018
 186 to October 2019 and how it could influence the reproductive cycle, a Principal Component Analysis (PCA) was
 187 performed on the centered scaled environmental data grouped per month and site, with ade4 package (from R).
 188 The PCA was followed by a between-class analysis (BCA), which underlines the differences between groups (in
 189 this case, the 4 sites) to better describe their characteristics (Thioulouse *et al.* 2018). Therefore, a BCA on sites
 190 was performed and followed by a Monte Carlo permutation test (1000 permutations) to assess the significance of
 191 the differences found.

192 **3. Results**

193 **3.1. Reproductive cycle**

194 The CI for clams at the Jaï site varies between 2.23 and 19.38, averaging $7.83 \pm$ Standard Deviation (SD)
 195 2.51, over the period from November 2018 to October 2020 (Fig 5). In November 2018, the majority are at stage
 196 A and are rapidly replaced by a preponderance of stage B by March 2019 (Fig 6). During this period, the CI
 197 rises from 7.63 ± 1.90 to 12.11 ± 2.61 . In March 2019, C stages appear in around 20% of clams. From April
 198 onwards, the C stage constitutes the majority until September 2019; the CI varies from 11.46 ± 1.72 to
 199 6.18 ± 1.20 . Between October 2019 and April 2020, there is no data - due to the absence of clams between 30
 200 and 40 mm at the site (Fig 5 and Fig 6). In May 2020, a preponderance of stage C clams is observed with a CI of
 201 7.81 ± 1.25 . Stage C remains prevalent until September 2020, and in October 2020, it is present in about 40% of
 202 clams, with a CI of 4.45 ± 0.84 (Fig 5).

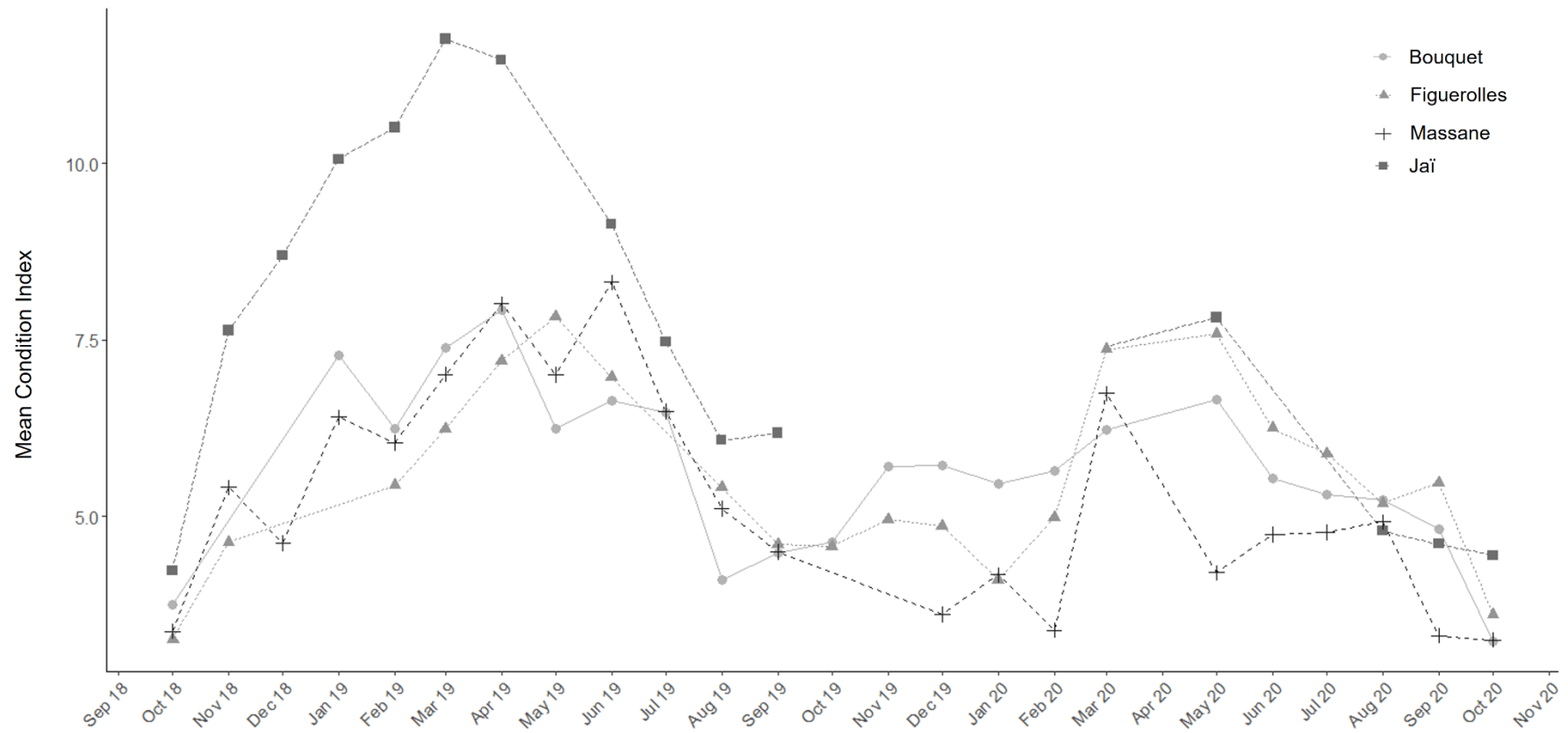
203 At the Figuerolles site, the CI varies between 1.61 and 10.30 (Fig 5). On average, the CI is 5.69 ± 1.18 .
 204 Stage C appears in April 2019 and is observed in the majority until August 2019 (Fig 6). In September and
 205 October 2019, around 10% of clams remain in stage C compared to about 70% in stage B. The CI decreases
 206 from 7.21 ± 1.25 in April 2019 to 5.41 ± 1.00 in August and 4.57 ± 1.01 in October 2019 (Fig 5). Between
 207 January and May 2020, CI increases gradually until it reaches 7.59 ± 1.21 then drops to 3.61 ± 0.54 in October
 208 2020. Stage C is represented in the majority between May and September 2020 (Fig 6).

209 The CI at the Bouquet site varies between 1.64 and 11.29, with an average of 5.69 ± 1.17 (Fig 5). The
 210 appearance of stage C in the GD begins in March 2019, at the same time as a high CI of 7.39 ± 1.43 (Fig 5 and
 211 Fig 6). Between April and October 2019, the CI decreases from 7.93 ± 1.08 to 4.64 ± 0.91 - stage C is mostly

212 observed between April and September 2019 and then gives way to a preponderance of stages B and A. At the
213 beginning of 2020, stage A is present in more than 80% until March; then between May and November 2020, it
214 is the C stages which represent the majority. At that time, the CI decreases from 6.65 ± 1.13 in May 2020 to
215 3.23 ± 0.64 in October 2020 (Fig 5).

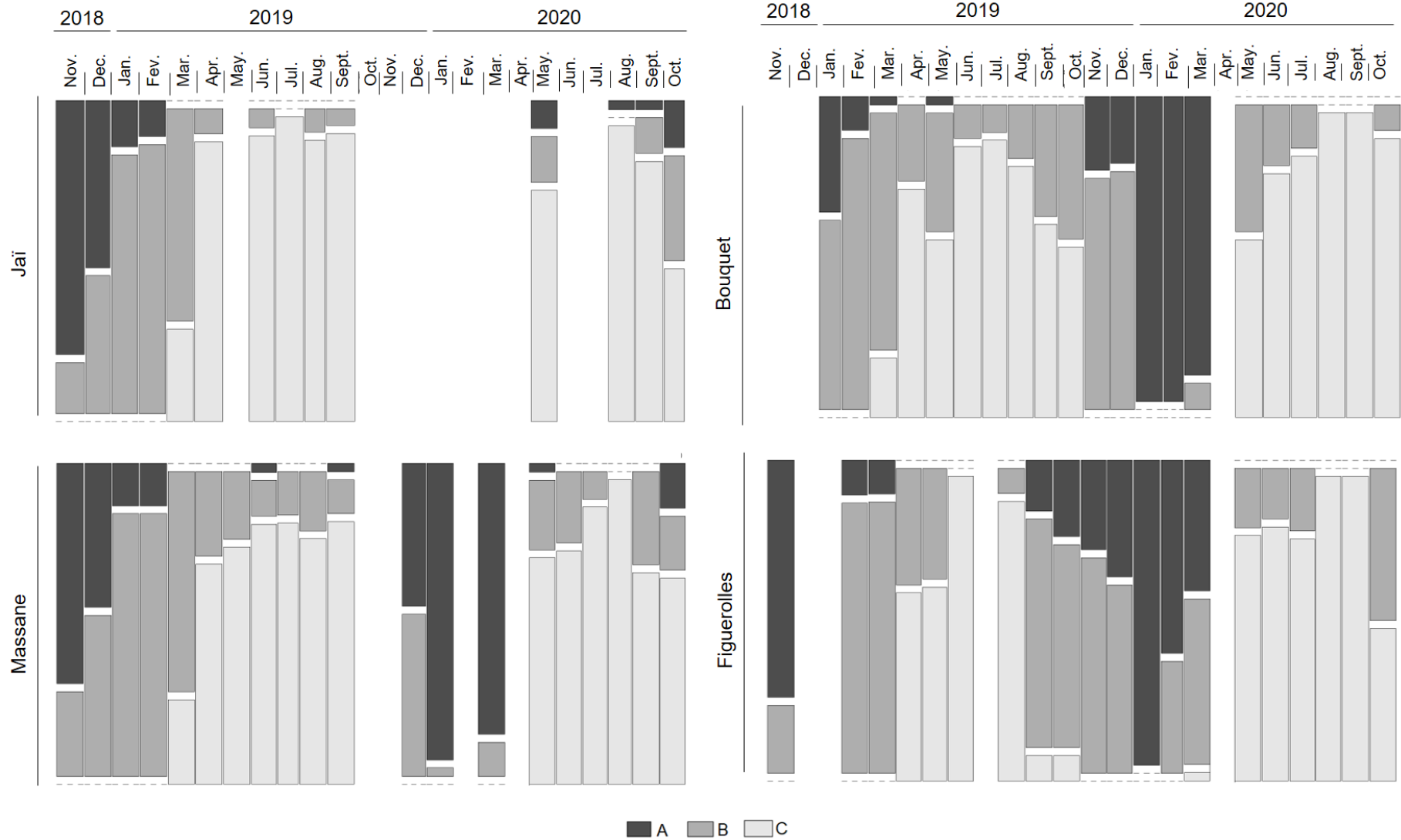
216 At the Massane site, the CI ranges from 0.25 to 14.90 (Fig 5). On average, the CI is 5.28 ± 1.52 . In
217 November 2018, there is a majority of stage A within clams for GD (Fig 6). This proportion decreases gradually
218 to give way to B stages, which is preponderant until March 2019. At the same time, the CI increases from
219 5.41 ± 0.97 to 7.01 ± 1.38 . Stage C appears in March 2019 and is predominant between April and September
220 2019. During this time the CI varies from 8.01 ± 0.88 in April to 4.50 ± 0.66 in September (Fig 5). From
221 December 2019 to March 2020, stage A is observed in 50-100% of the clam population. From May 2020
222 onwards, C stages represents the majority with a CI of 3.36 ± 1.94 (Fig 5 and Fig 6). GD remains over 60% in
223 stage C until October 2020 where the CI is 3.25 ± 0.79 .

224 The sex ratio is 1.16 :1 for the Jai, 0.97 :1 for Figuerolles and 0.93:1 for Massane and Bouquet. No cases of
225 hermaphroditism was detected among examined clams.



226

227 **Fig 5** Temporal evolution of Condition Index (CI) from November 2018 to October 2020 on Berre lagoon.



228

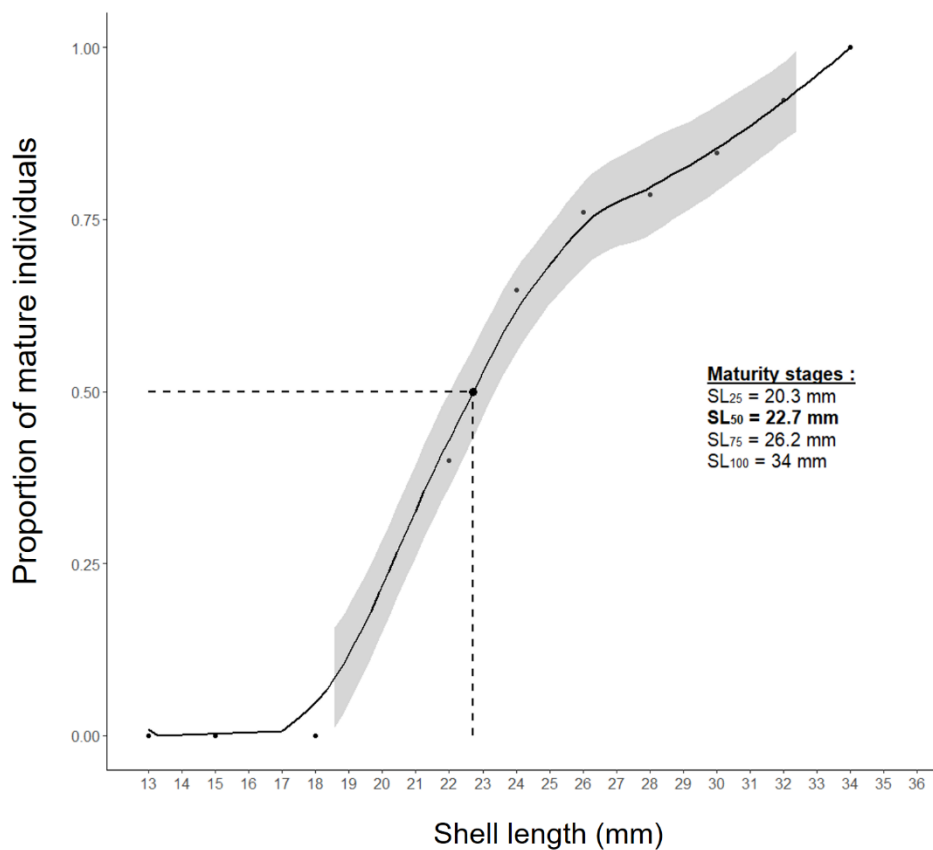
229 **Fig 6** Reproduction stage of Gonad Development (GD - stade A, B or C) of *R. philippinarum* from November 2018 to October 2020 in Berre lagoon.

230 **3.2. Size at first sexual maturity**

231 At the individual scale, the minimum maturity size determined from the GD in the Berre lagoon was 19.87
 232 mm (the smallest clam observed with stage B) - 20.65 mm (stage C).

233 At the population level, the size of the first sexual maturity (SL_{50} - GD at stage B or C) is estimated at 22.7
 234 mm (Fig 7). Most of the population (75%) reached sexual maturity at 26.2 mm, and full maturity is reached at a
 235 size of 34 mm.

236



237

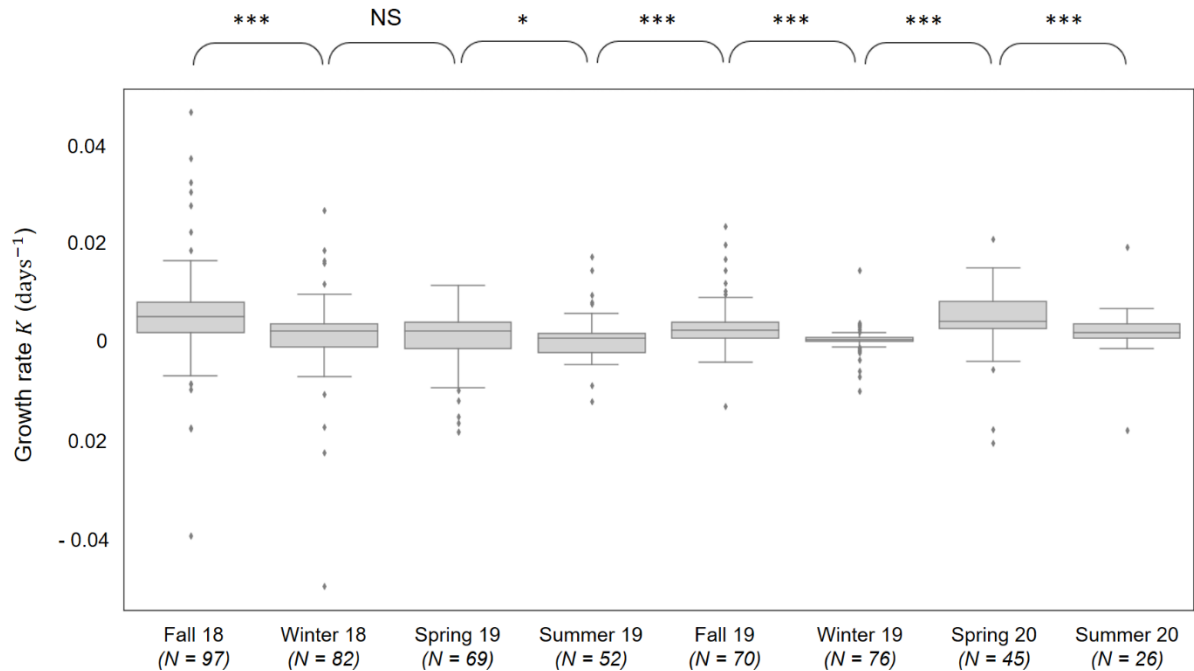
238 **Fig 7** The proportion of mature individuals according to the length of their shells (grouped by size class of 2mm).

239 **3.3. Growth**

240 At the beginning of the experiments, the smallest caged clam measured in length was 7.3 mm and the largest
 241 measured 47.27 mm. Despite an increased sampling effort on these sizes of individuals, the smallest clam found
 242 at the end of the experiments was 18.52 mm and the largest 42.91 mm. The lack of small clams may be due to
 243 hydrodynamics, but the presence of a grid with a 0.64 cm mesh above the cages should slow down this process.
 244 Another explanation could be that the juveniles actively came out of the cages. According to de Montaudouin
 245 (1997), juveniles can travel up to 42 cm in 4 hours by crawling with their foot by suction. This ability may
 246 perhaps explain the fact that small clams have been difficult to find.

247 The VBGF parameters for the *Ruditapes philippinarum* on the Berre lagoon was $L_{\infty} = 35.70$ mm, $K =$
 248 $3.90.10^{-3} \text{ day}^{-1} - 1.42 \text{ years}^{-1}$ ($R^2 = 0.81$).

249 The growth was different according to the month and the year. The growth rates K of each season ranged
 250 from $5.71.10^{-4} \text{ day}^{-1}$ during winter 2019 to $5.83.10^{-3} \text{ day}^{-1}$ during spring 2018 (Fig 8). The normality was tested
 251 using the Shapiro test ($p\text{-value} < 1.55.10^{-4}$). There is a statistical difference for K between successive seasons
 252 (Mann-Whitney-Wilcoxon: $p\text{-value} < 0.03$; Fig 8) except between winter 2018 and spring 2019. Furthermore, it
 253 appears that for the same season, between years, growth rates are always statistically different ($P < 9.18.10^{-3}$).



254
 255 **Fig 8** Temporal evolution of the growth rate K (days^{-1}) for every season. The p -values, between two consecutive
 256 seasons, come from the Mann-Whitney-Wilcoxon tests: NS = not significant, * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$ and ***
 257 = $p < 0.01$.

258 **3.4. Mortality**

259 The mean mortality rate was $Z = 2.05 \text{ years}^{-1} \pm 1.81$. It varies according to the length of individuals.
 260 Sexually immature clams (between 0 and 19.99 mm) have a $Z = 0.64 \text{ years}^{-1} \pm 1.17$ ($N = 18$). Non-exploited
 261 adults (measuring between 20 and 29.99 mm) have a mortality rate of $2.14 \text{ years}^{-1} \pm 1.36$ ($N = 337$) and
 262 exploited adults (i.e. with a length greater than 30 mm) have a $Z = 2.85 \text{ years}^{-1} \pm 2.13$ ($N = 1,291$).

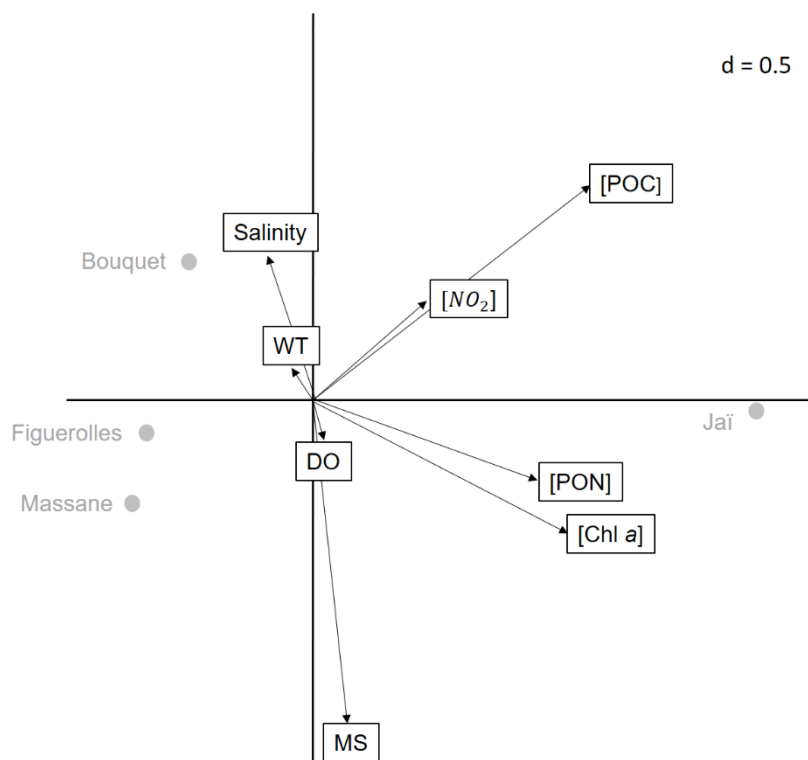
263 **3.5. Environmental parameters**

264 **3.5.1. Link with reproduction**

265 The BCA on sites explained only 9.79% of the total variations of the data. The first and second axis
 266 explained respectively 89.17% and 9.82% of these variations. The first axis mostly represented the levels of

267 potential food source for clam, with a very high absolute contribution of [POC] (37.02%), [Chl a] (30.75%) and
 268 [PON] (24.18%) along with the level of eutrophication with [NO₂] (6.33% of absolute contribution). This axis
 269 showed a clear opposition between the Jaï site, with high nutrient levels, and the 3 other sites (Fig 9). The
 270 second axis displayed an opposition between MS and salinity and could therefore be understood as the impact of
 271 freshwater release by the hydroelectrical plant, which increases MS while decreasing salinity. The Bouquet site
 272 seems to be the least impacted, whereas the 3 other sites are not separated on this axis. However, it must be
 273 noted that this axis represented very few of the total variations of environmental parameters between sites.

274 The absolute contribution of the DO and the temperature on the differences between sites were very low,
 275 with an absolute contribution of 0.15% on axis 1 and 0.29% on axis 2 for the temperature, and 0.05% on axis 1
 276 and 0.8% on axis 2 for the DO. The Monte Carlo permutation test showed that the differences found by the
 277 BCA were not significant (P= 0.08891109).



278
 279 **Fig 9** BCA biplot, with black arrows displaying the correlations of environmental parameters with axis, and grey
 280 circle displaying the position of the 4 sites on the BCA. Environmental parameters was: Water Temperature (WT),
 281 Salinity, Dissolved Oxygen (DO), Suspended Matter (MS), the concentration of Chlorophyll a ([Chl a]), nitrite
 282 ([NO₂]), Particulate Organic Carbon ([POC]) and Particulate Organic Nitrogen ([PON]),

283

284 3.5.2. Link with growth

285 In the site of Massane, during the growth experiment, the temperature ranged from 4.21°C on January 26,
 286 2019 to 30.86°C on July 7, 2019 (Fig 10). The average temperature was 17.17°C ± 6.37. The dissolved oxygen
 287 varies from 0 mg.L⁻¹ over different summer periods to 23.89 mg.L⁻¹ on March 23, 2020. The average dissolved
 288 oxygen is 8.06 mg.L⁻¹ ± 2.80 (Fig 10). Over the period, punctual events of hypoxia (when the dissolved oxygen

289 is lower than 2 mg.L⁻¹) are to be noted. Two events of anoxia (dissolved oxygen at 0 mg.L⁻¹) in August and
 290 September 2020 are also observed.

291 Salinity varied between 14.40 and 31.09 PSU with a mean of 24.01 PSU ± 4.80. The minimum chlorophyll *a*
 292 concentration was 0.31 µg.L⁻¹ and the maximum was 14.46 µg.L⁻¹. On average it was 4.94 µg.L⁻¹ ± 2.88. The
 293 suspended matter ranged from 1.05 to 9.35 mg.L⁻¹ with an average of 3.88 mg.L⁻¹ ± 2.23.



294
 295 **Fig 10** Top chart: Evolution of water temperature (°C) per hour between December 20, 2018 and September 23,
 296 2019. The horizontal lines represent the thresholds for the biology of the clam according to Le Treut (1986).
 297 Bottom chart: Evolution of dissolved oxygen (mg.L⁻¹) per hour between March 21, 2019 and September 23, 2019.

298

299 4. Discussion

300 4.1. Reproductive cycle

301 A spatial difference in CI values was observed: clams from the Jaï site had a higher average CI than those
 302 from the other sites: 7.83 ± 2.51 with a wider range of values, between 2.23 and 19.38 (Fig 5). This is very
 303 likely due to the higher nutrient quantity in the Jaï site compared to the other sites (Fig 9). Indeed, if a high CI
 304 can indicate preparation for reproduction, it can also be linked to favourable environmental conditions, such as
 305 important food availability (Lucas and Beninger 1985). That is the case for the Jaï site, which receives water
 306 through a few gateways from the hypereutrophic Bolmon lagoon, with an important phytoplankton growth
 307 (Chomerat *et al.* 2007), one of the main food sources for *Ruditapes philippinarum* (Dang 2009; Komorita *et al.*

2014). In addition to differences between sites, there are also differences between years for the same site: CI peaks do not occur at the same time and overall CI values are lower in 2020 than in 2019 (Fig 5). These results are not surprising. In the literature, this geographical variation in the reproductive cycle of *Ruditapes philippinarum*, and interannual variation for the same population is well documented (Beninger and Lucas 1984; Le Treut 1986; Dang et al. 2010b; Genez et al. 2015; Moura et al. 2018). However, it should be noted that no data are available in April 2020 due to the health situation caused by COVID-19, which may bias these interpretations.

It is well known that the spawning period of clams depends on the environment: the key parameter is water temperature (Le Treut 1986; Dang et al. 2010b; Moura et al. 2018). In Berre lagoon, the temperature varies between 5°C and 28°C and has greater variations in 2019 than in 2020 (4.21 - 30.86 VS 7.3 - 28.12; Fig 10). However many other factors are taken into account such as photoperiod (Laruelle 1999; Calvez 2002; Caill-Milly 2012), food availability (Laruelle 1999; Calvez 2002; Delgado and Pérez-Camacho 2007; Caill-Milly 2012), salinity (Calvez 2002; Meneghetti et al. 2004; Dang et al. 2010b), hydrodynamic regime, sediment type and oxygen concentration (Caill-Milly 2012). Factors of lesser importance can also be cited, such as the concentration of organic matter or suspended matter (Laruelle 1999).

In the laboratory, as well as *in situ*, it has been shown that gametogenesis generally begins at 12°C or even 8°C (Holland and Chew 1974; Delgado and Pérez-Camacho 2007; Genez et al. 2015). In the Berre lagoon, gamete maturation begins when the temperature reaches 11°C (Fig 6 and Fig 10) in March 2019 and March 2020. An exception is for Figuerolles in April 2019, where maturation seems to begin at a temperature of 13°C.

Concerning the spawning period, there is consensus that it should be triggered at a minimum temperature of 14°C (Holland and Chew 1974; Beninger and Lucas 1984; Rodriguez-MoscOSO et al. 1992; Dang et al. 2010b; Genez et al. 2015). In the Berre lagoon, the spawning begins between March and April 2019 for the site of Jaï, when the temperature rises from 11°C to 13-14°C (Fig 5, Fig 6 and Fig 10). For the Massane and Bouquet sites, this occurs between April and May 2019, when the temperature is 14-15°C. At the Figuerolles site, spawning begins between May and June 2019, when the temperature rises from 15 to 21°C.

Therefore, there is a consistency of the beginning of gametogenesis and spawning period in the Berre lagoon, which is highly likely due to the temperature as the main influence. However, slight variations of the reproductive cycle can be observed between sites. Here, the sites explained very little of the environmental parameter variations that are of course more related to seasonal changes (therefore the insignificant p-value for the BCA is not surprising). However, the temperature does not seem to differ significantly between sites (Fig 9). The spatial variability of the reproductive cycle could therefore be more linked to food availability. The higher trophic resource quantity at Jaï site can explain the earlier spawning, given that this phenomenon has already been observed (Uddin et al. 2013; Baek et al. 2014). This indicates that minor spatial variations of environmental factors other than temperature can have a significant impact on the CI and the reproductive cycle in Berre lagoon.

Moreover, when variations between sites are extremely small, they seem to have a negligible influence on the spatial difference of the reproductive cycle in the Berre lagoon. This is illustrated by the Bouquet site, which differentiates from other sites by a lower suspended matter quantity and a higher salinity (Fig 9). But, these differences appear to have very little importance in the distinction between sites; Bouquet site has a similar

347 spawning period as the other sites. It is also interesting to note that Figuerolles site is different from the other
 348 sites concerning the reproductive cycle, but surprisingly cannot be differentiated from them with the
 349 environmental parameters studied here (Fig 9).

350 *Ruditapes philippinarum* is an externally fertilized gonochoric species (Laruelle 1999; Calvez 2002). The
 351 sex ratio is 1.16:1 for the Jai, 0.97:1 for Figuerolles and 0.93:1 for Massane and Bouquet. A well-balanced
 352 number of males and females in *R. philippinarum* is consistent with the literature (Holland and Chew 1974;
 353 Dang et al. 2010b; Tumnoi 2012; Genez et al. 2015; Moura et al. 2018). No hermaphrodite has been observed,
 354 which is not really surprising as it is a rare phenomenon in this species (Holland and Chew 1974; Tumnoi 2012).

355 **4.2. Size at first sexual maturity (SL_{50})**

356 In Berre lagoon, the SL_{50} appears to be around 20-23 mm, which, according to the VBGF parameters,
 357 corresponds to an age of less than 1 year - between 210.83 and 265.26 days. According to Holland and Chew
 358 (1974), sexual maturity can start from a length of 5-10 mm but the spawning period only starts from a size of 20
 359 mm. However, the reproduction of these individuals is probably less efficient than individuals having reached
 360 20 mm. Indeed, a clam with a shell length of more than 20 mm would expel 500,000 eggs per reproduction
 361 (Kuwahara et al. 2016). There is an exponential relationship between the length of a sexually mature clam and
 362 the number of eggs produced by reproduction (Ivell 1981 *in* Dang 2009; Ichimi et al. 2019). Nevertheless, our
 363 result is in the range of the sexual maturity size value observed in other European sites. In England (Bird Pile), it
 364 seems to be very low: the SL_{50} for the male is 17.9 mm and 20.2 for the female (Tumnoi 2012) while in
 365 Portugal it is between 20 mm in Ria de Aveiro (Maia and Gaspar 2014) and 29.4 mm in Tagus Estuary (Moura
 366 et al. 2017)

367 **4.3. Growth**

368 The VBGF parameters for the *Ruditapes philippinarum* on the Berre lagoon was $L_{\infty} = 35.70$ mm, $K =$
 369 $3.90 \cdot 10^{-3} \text{ day}^{-1} - 1.42 \text{ years}^{-1}$ ($R^2 = 0.81$). According to these parameters, it takes 210.83 days for them to reach
 370 20 mm length, which corresponds to sexual maturity, i.e. almost 7 months. To reach 30 mm, which is the
 371 minimum catch size for fishery, clams require 470.89 days or 1.5 years.

372 The time to reach 30 mm is quite short compared to other European sites. In the Arcachon bay (France), it
 373 takes 650.32 days to reach 30 mm (average of all sites - inferred from Dang et al. 2010b). In Portugal, in the
 374 Tagus estuary, 661.74 days are required for clams to reach this size (Moura et al. 2017); and in Turkey, in the
 375 Bay of Bandirma, 650.13 days are required for growth (Çolakoğlu and Palaz 2014).

376 According to Dang et al. (2010b), differences in growth parameters (K and L_{∞}) between clam populations
 377 are due to the local characteristics of the sites, including the stability of hydrological parameters (salinity and
 378 temperature), as well as the quality and quantity of food available. The clam shell is a protective structure
 379 against predators and physical damage to its internal tissues, and its production is energy-intensive (Tokeshi et
 380 al. 2006). For this reason, its growth, although continuous, may not be linear: it evolves according to
 381 environmental conditions and its metabolic activity (Trinkler 2009).

382

383 In temperate climates, such as the Berre lagoon, the temperature drop in winter leads to a slowing down or
384 even cessation of growth, marked on the shell by winter streaks (Dérian 2015). It is during the winter of 2019
385 that the lowest growth rate is observed, where temperatures are in the low vital limits and some periods of
386 hypoxia are noted (Fig 10). However, it is not only the cold temperatures in winter that can be the cause of
387 slower growth. Other environmental conditions, such as strong desalination, very high temperatures, and more
388 limited trophic resources can be the cause (Richardson 1987; Dérian 2015). This is the case during the summer
389 of 2019 when the growth rate is the 2nd lowest: temperatures are in the high vital limits (above 25°C - Fig 10)
390 with some periods of hypoxia (Fig 10).

391 Another factor that can slow down the growth of clams is of metabolic origin. Reproduction, particularly
392 egg-laying, requires a lot of energy from the individuals, which can result in slower growth (Garcia 1993). In the
393 Berre lagoon in 2019, clams reproduced between March and October (Fig 5 and Fig 6), resulting in a decrease in
394 growth rate despite optimal environmental conditions (Fig 10). Especially since growth is measured mainly on
395 sexually mature individuals (greater than 20 mm – Fig 7).

396 Diseases can also cause growth slowing streaks because of their high demand for energy to fight pathogens
397 (Dérian 2015). In the Berre lagoon, the prevalence of diseases seems very low (Mirleau et al. 2020), and thus
398 growth retardation does not seem to be related to this phenomenon.

399 In the end, the seasons with the best growth rates are during fall 2018 and spring 2020 when the
400 environmental and metabolic conditions seem to be right for clams to put the maximum energy into their shell
401 growth.

402

403 It is important to note that this study is on a limited number of individuals less than 20 mm in length (only
404 18), which certainly brings a bias in the results. Indeed, even if clam growth is a continuous phenomenon
405 throughout the life of individuals (Trinkler 2009), small clams tend to grow faster than large individuals
406 (Laruelle et al. 1994; Silina 2011). Besides, when they reach 40 mm, shell growth occurs more in thickness than
407 in length (Laruelle 1999).

408 **4.4. Mortality**

409 The mean mortality rate was $Z = 2.05 \text{ years}^{-1} \pm 1.81$ which is in the high value of the results found by Dang
410 et al. (2010b) in the Arcachon bay (Z between 0.22 and 2.66 years^{-1}). High mortality can be explained by large
411 temperature variations, reduced food resources, and excessive turbidity (de Montaudouin et al. 2016). The
412 predator can also induce high mortalities (Le Treut 1986), but Z was calculated from experiments in cages that
413 are covered with a grid, where the predation was found to be null. Pathogens can cause clam mortality, either
414 directly or by making clams more susceptible to predation or other diseases (Dang 2009; Toba et al. 2020). In
415 the Arcachon bay, several pathologies infect clams: Brown Muscle Disease (BMD - Binias et al. 2014), Brown
416 Ring Disease (BRD – Lassalle et al. 2007 in Dang 2009) and *Perkinsus* sp. parasite (Dang et al. 2010a) which
417 certainly increases the mortality rate. It would seem that in the Berre lagoon, the prevalence of these diseases is

418 very low to null (Mirleau *et al.* 2020). The Z of 2.05 years⁻¹ appears to be to environmental parameters, such as
 419 large variations in water temperature (4.21 to 30.86°C -Fig 10), or dissolved oxygen, sometimes leading to
 420 hypoxia or anoxia (Fig 10). Moreover, as clams are taken out of the cages every 3 months, to be calcein-marked,
 421 then put back in the cages; an effect of stress due to handling cannot be excluded.

422 Our results show that mortality increases with individual size: $Z = 0.64 \text{ years}^{-1} \pm 1.17$ for sexually immature
 423 clams, non-exploited adults (measuring between 20 and 29.99 mm) have a Z of $2.14 \text{ years}^{-1} \pm 1.36$ and a
 424 $Z = 2.85 \text{ years}^{-1} \pm 2.13$ for exploited adults. These results are not consistent with the results of Dang *et al.*
 425 (2010b) which finds decreasing natural mortality as a function of clam length. Juveniles with the highest
 426 mortality rate compared to adults larger than 40 mm. Cigarría and Fernández (2000) showed that mortality was
 427 very high during the first 100 days of the individuals lifespan, and then significantly lower. This is due to
 428 intraspecific competition, with high mortality of young clams mainly due to cannibalism by adults (Le Treut
 429 1986; Dérian 2015), and also to high predation with predators preferring to feed on small prey (Robert and Parra
 430 1991; Watanabe and Higano 2016). Furthermore, juveniles are more sensitive to physical stresses or
 431 disturbances related to environmental conditions than adults (Nakaoka 1996 *in* Cigarría and Fernández 2000). In
 432 the Berre lagoon, the opposite is observed. However, the result for sexually immature individuals should be
 433 taken with caution as only 18 clams of this size class were found in the cages during the experiment, and, in
 434 addition, these individuals measured between 18.52 and 19.99 mm. The mortality rate of 0.64 years⁻¹ is most
 435 certainly underestimated since it does not consider clams smaller than 18.5 mm.

436 5. Conclusion

437 In Berre lagoon, the reproduction of clams occurs between March - April and September – October. The
 438 gametogenesis starts when the temperature reaches 11°C (March) and the spawning period begins when the
 439 temperature is between 11 and 14°C (March-April). There are spatial differences between sites (notably Jai VS
 440 Massane, Bouquet and Figuerolles). There are also inter-annual differences (between 2019 and 2020). These
 441 results are consistent with the literature (Beninger and Lucas 1984; Le Treut 1986; Dang *et al.* 2010b; Genez *et al.*
 442 2015; Moura *et al.* 2018). The sex ratio is well balanced between males and females. In Berre lagoon, the
 443 SL_{50} appears to be around 20-23 mm. In the Berre lagoon, the minimum catch size of individuals permitted by
 444 the European Union is 30 mm. According to MEDAC (2019), this exploitation length must be 22 - 38% greater
 445 than the sexual maturity size of the species to be certain of the sustainability of the exploitation of this resource.
 446 The minimum catch size of 30 mm is 30-50% larger than the estimated sexual maturity size of 20-23 mm, which
 447 an efficient reproduction seems to contribute positively to sustainable management. Nevertheless, it should be
 448 noted that the maturity of the whole population is reached only at a size of 34 mm, which is higher than the
 449 minimum size of capture. In consequence, some clams may be caught without having reproduced, which may,
 450 in the long run, pose a problem in the event of limited reproductive capacity or recruitment.

451 The VBGF parameters for the *Ruditapes philippinarum* on the Berre lagoon was $L_{\infty} = 35.70 \text{ mm}$, $K =$
 452 $3.90 \cdot 10^{-3} \text{ day}^{-1} - 1.42 \text{ years}^{-1}$ ($R^2 = 0.81$). According to these parameters, it takes 210.83 days, i.e. almost 7
 453 months, for them to reach 20 mm length (SL_{50}). To reach 30 mm, which is the minimum catch size for the
 454 fishery in the Mediterranean site, clams need 470.89 days i.e. almost 1.5 years.

455 The mean mortality rate was $Z = 2.05 \text{ years}^{-1} \pm 1.81$ which is dependent on the size of the individuals. But
456 the results on mortality are to be taken with precaution since, in our analyses, there are no individuals before a
457 size under 18 mm. Further experiments are needed to refine our results.

458

459 This work is a part of a global project on *Ruditapes philippinarum* which aims to improve the management
460 of this species targeted by local fisheries. The goal is to create a fishery management model to find a sustainable
461 way of exploitation for clams. The model shall include knowledge at the individual level (individual growth
462 parameters) and the population level as well (reproduction and mortality). All the knowledge about this species
463 at both individuals and population levels will be integrated into the model to have a sustainable fishery for
464 Manila clams in the Berre lagoon (M. Mahé, *data to be published*).

465 However, the creation of a management model is no longer the only purpose of these experiments. In 2018, a
466 major ecological crisis occurred in the Berre lagoon (Mayot *et al.* 2020). During this crisis, oxygen
467 concentration collapsed in some areas of the lagoon for several days or even weeks, causing massive mortalities,
468 especially for the clams. The loss of the clam population has been estimated at 73% (Mahé *et al.* 2020). As a
469 result, the fishery was closed in September 2018. Thus, after the crisis, our monitoring of clam population was
470 useful to better understand the recolonization of clams following anoxia.

471 This work was conducted after the crisis (start in October 2018). Our results are good news in terms of
472 management and particularly in the context of recolonization following the ecological crisis of 2018 (Mayot *et al.*
473 *et al.* 2020). First, this higher growth rate (VBGF model) in the Berre lagoon means that the clams grow rapidly:
474 210.83 days to reach 20 mm length (SL_{50}) and 470.89 days to measure 30 mm. While in the literature, it takes at
475 least 650 days to reach 30 mm (Dang *et al.* 2010b; Çolakoğlu and Palaz 2014; Moura *et al.* 2017). Besides, the
476 method used allows to follow the seasonal growth over several seasons. Some clams could even be followed for
477 18 months (with 6 marks), which is quite original. Then, the large reproduction period, between March - April
478 to September – October, will help for the reconstitution of the population. Stock studies campaigns, such as
479 2019 (Mahé *et al.* 2020), will be repeated soon to monitor *R. philippinarum* recolonization in the Berre lagoon.

480 The mortality rates are quite high in the Berre lagoon compared to Arcachon Bay (Dang *et al.* 2010b) and
481 seem to be related to environmental parameters: water temperature and dissolved oxygen. Moreover, the mortality
482 rate increases with the size of the clams in the Berre lagoon, contrary to the literature (Cigarría and Fernández
483 2000; Dang *et al.* 2010b). However, this result must be qualified with the size of the sample of juveniles ($N = 18$).
484 Consequently, other studies on the mortality of *R. philippinarum* in the Berre lagoon, especially for individuals
485 measuring less than 20 mm, must be conducted.

486

487 Finally, how long does it take to recover a population after a crisis? Depending on the species, their resilience
488 time is more or less rapid. Our approach, although time-consuming, is a fairly simple way to estimate recovery
489 time. It takes into account the general principles of biology that must be adapted to the environment concerned.
490 In the Berre lagoon case, the stock was estimated at 2,200 tons in 2017, and after the crisis at 582 tons, a loss of
491 73% (Mahé *et al.* 2020). It is difficult to estimate the precise recovery time of the clam's stock. However, if the
492 environmental conditions remain stable, it could be quite fast, in few years. Indeed, the growth rate in the Berre

493 lagoon is faster than in other European sites. With a reproduction starting at 20 mm shell length, over a long period
494 (between April and September) allow a significant renewal of the clam population. Even if the mortality rate is
495 quite high (compared to other European sites), it only seems to be linked to environmental conditions and very
496 little to diseases (very low intensity) and predation (almost absent). The example of the Berre lagoon shows that
497 a population can quickly recover exploitable stocks after a crisis provided that drastic protection measures are
498 implemented and that the ecosystem offers favorable conditions for development during the time necessary for
499 the growth of the populations (in this case, relatively fast for clams).
500

501 **Acknowledgements:** The authors would like to thank Sandrine Chenesseau, from the Service Commun de
502 Morphologie (IMBE) for her help with araldite. Many thanks are due to Chloé Guillerme, Vincent Mahé, and
503 Lucy Swinton for their help.

504 **Funding:** This work is part of a global project on *Ruditapes philippinarum* started into Berre lagoon (GEPEPA
505 project). GEPEPA is financed by the European funding: “European Maritime and Fisheries Fund” (EMFF:
506 FEAMP in French) in the project GEPEPA (grant number PFEA400018DM0930002).

507 **Conflict of Interest:** The authors declare that they have no conflict of interest.

508 **Ethics approval:** Experiments with clams in France do not require a research ethics committee

509 **Material and/or Code availability:** The datasets generated during and/or analyzed during the current study are
510 available from the authors upon reasonable request.

511 **Authors’ contribution statements:** Mathilde Mahé, Nicolas Mayot and Raphaël Grisel contributed to
512 fieldwork and data collection. Mathilde Mahé conceived the reproduction experiment and Christian Marschal
513 the growth experiment. Mathilde Mahé did the exploitation of clams in the laboratory for reproduction and
514 growth (with the help of Christian Marschal for the growth). Louise Camus did the statistical analyses for the
515 reproduction data and Mathilde Mahé for the growth data (with the help of Jean-Christophe Poggiale for the
516 VBGF model). Mathilde Mahé analyzed and interpreted data for the growth. Mathilde Mahé and Louise Camus
517 did the analysis and the interpretation for the reproduction data. Mathilde Mahé wrote and edited the
518 manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

519 **References**

- 520 Aguirre-Velarde A, Jean F, Thouzeau G, Flye-Sainte-Marie J (2016) Effects of progressive
521 hypoxia on oxygen uptake in juveniles of the Peruvian scallop, *Argopecten purpuratus*
522 (Lamarck, 1819). *Aquaculture* 451:385–389. doi: 10.1016/j.aquaculture.2015.07.030
- 523 Amanieu M, Baleux B, Guelorget O, Michel P (1975) Étude biologique et hydrologique d'une
524 crise dystrophique (malaïgue) dans l'étang du Prévost à Palavas (Hérault). *Vie et Milieu*
525 XXV:175–204.
- 526 Baek MJ, Lee Y-J, Choi K-S, Lee WC, Park HJ, Kwak JH, Kang C-K (2014) Physiological
527 disturbance of the Manila clam, *Ruditapes philippinarum*, by altered environmental
528 conditions in a tidal flat on the west coast of Korea. *Marine Pollution Bulletin* 78:137–
529 145. doi: 10.1016/j.marpolbul.2013.10.050
- 530 Beninger PG, Lucas A (1984) Seasonal variations in condition, reproductive activity, and gross
531 biochemical composition of two species of adult clam reared in a common habitat:
532 *Tapes decussatus* L. (Jeffreys) and *Tapes philippinarum* (Adams & Reeve). *Journal of*
533 *Experimental Marine Biology and Ecology* 79:19–37. doi: 10.1016/0022-
534 0981(84)90028-5
- 535 Bernard G (2007) Changements à long terme des peuplements de magnoliophytes d'un étang
536 sous forte influence anthropique : l'étang de Berre (Méditerranée, France). Université
537 de Marseille (Aix-Marseille II) - Centre Océanologie de Marseille
- 538 Biniás C, Gonzalez P, Provost M, Lambert C, de Montaudouin X (2014) Brown muscle disease:
539 Impact on Manila clam *Venerupis (=Ruditapes) philippinarum* biology. *Fish &*
540 *Shellfish Immunology* 36:510–518. doi: 10.1016/j.fsi.2013.12.009
- 541 Borsa P, Jousselin Y, Delay B (1992) Relationships between allozymic heterozygosity, body
542 size, and survival to natural anoxic stress in the palourde *Ruditapes decussatus* L.
543 (*Bivalvia*: *Veneridae*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 155:169–
544 181. doi: 10.1016/0022-0981(92)90061-E
- 545 Caill-Milly N (2012) Relations entre l'état d'une ressource et son exploitation via la
546 compréhension et la formalisation des interactions de socio-écosystèmes. Application
547 à la palourde japonaise (*Venerupis philippinarum*) du bassin d'Arcachon. Université de
548 Pau et des Pays de l'Adour
- 549 Calvez I (2002) Approche de la variabilité spatiale d'une population de palourdes *Ruditapes*
550 *philippinarum* (Adams et Reeve), aux stades larvaires et post-larvaires. Université de
551 Bretagne Occidentale
- 552 Chapelle A, Lazure P, Souchu P (2001) Modélisation numérique des crises anoxiques
553 (malaïgues) dans la lagune de Thau (France). *Oceanologica Acta* 24:87–97. doi:
554 10.1016/S0399-1784(00)01109-9
- 555 Chomerat N, Garnier R, Bertrand C, Cazaubon A (2007) Seasonal succession of
556 cyanoprokaryotes in a hypereutrophic oligo-mesohaline lagoon from the South of

- 557 France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72:591–602. doi:
558 10.1016/j.ecss.2006.11.008
- 559 Cigarría J, Fernández JM (2000) Management of Manila clam beds I. Influence of seed size,
560 type of substratum and protection on initial mortality. *Aquaculture* 182:173–182.
- 561 Çolakoglu S, Palaz M (2014) Some population parameters of *Ruditapes philippinarum*
562 (*Bivalvia*, *Veneridae*) on the southern coast of the Marmara Sea, Turkey. *Helgoland*
563 *Marine Research* 68:539. doi: 10.1007/s10152-014-0410-7
- 564 Dang C (2009) Dynamique des populations de palourdes japonaises (*Ruditapes philippinarum*)
565 dans le bassin d’Arcachon : conséquences sur la gestion des populations exploitées.
566 Bordeaux 1
- 567 Dang C, de Montaudouin X, Caill-Milly N, Trumbic Z (2010a) Spatio-temporal patterns of
568 perkinsosis in the Manila clam *Ruditapes philippinarum* from Arcachon Bay (SW
569 France). *Diseases of Aquatic Organisms* 91:151–159. doi: 10.3354/dao02243
- 570 Dang C, de Montaudouin X, Gam M, Paroissin C, Bru N, Caill-Milly N (2010b) The Manila
571 clam population in Arcachon Bay (SW France): Can it be kept sustainable? *Journal of*
572 *Sea Research* 63:108–118. doi: 10.1016/j.seares.2009.11.003
- 573 de Montaudouin X (1997) Potential of bivalves’ secondary settlement differs with species: a
574 comparison between cockle (*Cerastoderma edule*) and clam (*Ruditapes philippinarum*)
575 juvenile resuspension. *Marine Biology* 128:639–648. doi: 10.1007/s002270050130
- 576 de Montaudouin X, Arzul I, Caill-Milly N, Khayati A, Labrousse J-M, Lafitte C, Paillard C,
577 Soudant P, Gouletquer P (2016) Asari clam (*Ruditapes philippinarum*) in France:
578 history of an exotic species 1972 – 2015. *Bull Jap Fish Res Edu Agen* 35–42.
- 579 Delgado M, Pérez-Camacho A (2007) Comparative study of gonadal development of
580 *Ruditapes philippinarum* (Adams and Reeve) and *Ruditapes decussatus* (L.) (*Mollusca*:
581 *Bivalvia*): Influence of temperature. *Scientia Marina* 71:471–484. doi:
582 10.3989/scimar.2007.71n3471
- 583 Dérian F (2015) Palourdes européennes et japonaises : une synthèse bibliographique. *Life+*
584 *Europe*
- 585 Derolez V, Bec B, Munaron D, Fiandrino A, Pete R, Simier M, Souchu P, Laugier T, Aliaume
586 C, Malet N (2019) Recovery trajectories following the reduction of urban nutrient
587 inputs along the eutrophication gradient in French Mediterranean lagoons. *Ocean &*
588 *Coastal Management* 171:1–10. doi: 10.1016/j.ocecoaman.2019.01.012
- 589 Deslous-Paoli J-M (1996) Mise en Valeur des Lagunes Méditerranéennes. Programme national
590 d’Océanographie Côtière
- 591 Fan D, Zhang A, Yang Z, Sun X (2007) Observations on shell growth and morphology of the
592 bivalve *Ruditapes philippinarum*. *Chin J Ocean Limnol* 25:322–329. doi:
593 10.1007/s00343-007-0322-3
- 594 Garcia F (1993) Interprétation des stries valvaires pour l’évaluation de la croissance de
595 *Ruditapes decussatus* L. *Oceanologica Acta* 16:199–203.

- 596 Genez P, Önal U, Gezen MR (2015) Comparison of Gametogenic Cycles of the Endemic
597 European Carpet Shell Clam (*Ruditapes decussatus*) and the Introduced Manila Clam
598 (*Ruditapes philippinarum*) from a Temperate Coastal Mediterranean Lagoon in the
599 Dardanelles, Turkey. *Journal of Shellfish Research* 34:337–345. doi:
600 10.2983/035.034.0216
- 601 GIPREB (2018) Comité de pilotage palourde - note technique octobre 2018. GIPREB
- 602 Grisel R (2013) L'urgence d'une restauration écologique. In: *Lagun'r - Rencontres*
603 *scientifiques autour de l'étang de Berre*. GIPREB, pp 8–13
- 604 Hamon P-Y, Vercelli C, Pichot Y, Lagarde F, Le Gall P, Oheix J (2003) Les malaïgues de
605 l'étang de Thau. Tome 1. Description des malaïgues. Moyens de lutte,
606 recommandations.
- 607 Holland DA, Chew KK (1974) Reproductive cycle of the Manila clam (*Venerupis japonica*)
608 from Hood Canal, Washington. *Proceedings of the National Shellfisheries Association*
609 64:53–58.
- 610 Ichimi K, Honda M, Okada Y, Tsuzuki K, Yamaguchi H (2019) Importance of shingle beaches
611 as habitat for Manila clam *Ruditapes philippinarum*. *Fish Sci* 85:417–427. doi:
612 10.1007/s12562-019-01300-8
- 613 Ivell R (1981) A quantitative study of a *Cerastoderma* - *Nephtys* community in the Limfjord,
614 Denmark, with special reference to production of *Cerastoderma edule*. *Journal of*
615 *Molluscan Studies* 47:147–170.
- 616 Kamara A, Rharbi N, Berraho A, Ramdani M (2005) Étude comparative du cycle sexuel de la
617 palourde *Ruditapes decussatus* issue de trois milieux paraliques des côtes marocaines.
618 *Mar Life* 15:43–50.
- 619 Kasai A, Horie H, Sakamoto W (2004) Selection of food sources by *Ruditapes philippinarum*
620 and *Macrta veneriformis* (Bivalva: Mollusca) determined from stable isotope analysis.
621 *Fisheries science* 70:11–20. doi: 10.1111/j.1444-2906.2003.00764.x
- 622 Kodama K, Waku M, Sone R, Miyawaki D, Ishida T, Akatsuka T, Horiguchi T (2018)
623 Ontogenetic and temperature-dependent changes in tolerance to hypoxia and hydrogen
624 sulfide during the early life stages of the Manila clam *Ruditapes philippinarum*. *Mar*
625 *Environ Res* 137:177–187. doi: 10.1016/j.marenvres.2017.12.019
- 626 Komorita T, Kajihara R, Tsutsumi H, Shibanuma S, Yamada T, Montani S (2014) Food
627 Sources for *Ruditapes philippinarum* in a Coastal Lagoon Determined by Mass Balance
628 and Stable Isotope Approaches. *PLOS ONE* 9:e86732. doi:
629 10.1371/journal.pone.0086732
- 630 Kuwahara H, Nambu R, Higano J, Watanabe S, Hasegawa N, Fujioka Y, Ishihi Y, Hanyu K,
631 Miyawaki D, Tanaka Y, Saito M, Kudo T, Okamoto H (2016) An a-priori evaluation
632 model for restoration of fisheries population of the Manila clam and a countermeasure
633 example in Ise Bay. *Bull Jap Fish Res Edu Agen* 67–73.

- 634 Laruelle F (1999) Phénologie et déterminisme de la reproduction chez *Ruditapes decussatus*
 635 (L.) et *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve) en Bretagne. Université de Bretagne
 636 Occidentale
- 637 Laruelle F, Guillou J, Paulet YM (1994) Reproductive pattern of the clams, *Ruditapes*
 638 *decussatus* and *R. philippinarum* on intertidal flats in brittany. *J mar biol Ass UK* 351–
 639 366.
- 640 Lassalle G, de Montaudouin X, Soudant P, Paillard C (2007) Parasite co-infection of two
 641 sympatric bivalves, the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) and the cockle
 642 (*Cerastoderma edule*) along a latitudinal gradient. *Aquatic Living Resources* 33–42.
- 643 Le Treut Y (1986) La palourde. Anatomie - Biologie - Elevage - Pêche - Consommation -
 644 Inspection sanitaire. Ecole nationale vétérinaire de Nantes
- 645 Lucas A (1965) Recherche sur la sexualité des mollusques bivalves. Université de Rennes
- 646 Lucas A, Beninger PG (1985) The use of physiological condition indices in marine bivalve
 647 aquaculture. *Aquaculture* 44:187–200. doi: 10.1016/0044-8486(85)90243-1
- 648 Mahé M (2017) Les palourdes japonaises dans l'étang de Berre: amélioration des
 649 connaissances et mise en place d'indicateurs de gestion de la pêche. GIPREB
- 650 Mahé M, Delanghe D, Grisel R, Poggiale J-C, Mayot N (2020) Distribution of manila clam,
 651 *Ruditapes philippinarum*, into Berre lagoon according to the environmental condition.
 652 *Vie et Milieu* 70:269–277.
- 653 Maia F, Gaspar MB (2014) Case study – clam harvesting in the Ria de Aveiro. Biology and
 654 management of bivalve harvesting in Ria de Aveiro. GEPETO
- 655 Marschal C, Garrabou J, Harmelin J-G, Pichon M (2004) A new method for measuring growth
 656 and age in the precious red coral *Corallium rubrum* (L.). *Coral Reefs* 23:423–432. doi:
 657 10.1007/s00338-004-0398-6
- 658 Mayot N, Faure V, Mahé M, Grisel R (2020) An ecosystemic approach of an ecological crisis
 659 in Berre lagoon. *Vie et Milieu* 70:77–82.
- 660 MEDAC (2019) MEDAC opinion on the discard management plan for Venus clam *Chamelea*
 661 *gallinea*.
- 662 Meneghetti F, Moschino V, Da Ros L (2004) Gametogenic cycle and variations in oocyte size
 663 of *Tapes philippinarum* from the Lagoon of Venice. *Aquaculture* 240:473–488. doi:
 664 10.1016/j.aquaculture.2004.04.011
- 665 Mirleau F, Mirleau P, Mahé M (2020) Recherche des maladies de la palourde japonaise
 666 *Ruditapes philippinarum* à l'étang de Berre. GIPREB- IMBE
- 667 Moura P, Garaulet L, Vasconcelos P, Chainho P, Costa J, Gaspar M (2017) Age and growth of
 668 a highly successful invasive species: the Manila clam *Ruditapes philippinarum* (Adams
 669 & Reeve, 1850) in the Tagus Estuary (Portugal). *Aquatic Invasions* 12:133–146. doi:
 670 10.3391/ai.2017.12.2.02

- 671 Moura P, Vasconcelos P, Pereira F, Chainho P, Costa JL, Gaspar MB (2018) Reproductive
672 cycle of the Manila clam (*Ruditapes philippinarum*): an intensively harvested invasive
673 species in the Tagus Estuary (Portugal). *Journal of the Marine Biological Association*
674 of the United Kingdom 98:1645–1657. doi: 10.1017/S0025315417001382
- 675 Nakaoka M (1996) Size-dependent survivorship of the bivalve *Yoldia notabilis* (Yokohama,
676 1920): the effect of crab predation. *J Shellfish Res* 15:355–362.
- 677 Naldi M, Nizzoli D, Bartoli M, Viaroli P, Viaroli P (2020) Effect of filter-feeding mollusks on
678 growth of green macroalgae and nutrient cycling in a heavily exploited coastal lagoon.
679 *Estuarine Coastal and Shelf Science* 239:106679. doi: 10.1016/j.ecss.2020.106679
- 680 Paulet YM, Lucas A, Gérard A (1988) Reproduction and larval development in two *Pecten*
681 *maximus* (L.) population from Brittany. *J expl mar Biol Ecol* 145–156.
- 682 Peignon J-M, Gérard A, Naciri Y, Ledu C, Phélipot P (1995) Analyse du déterminisme de la
683 coloration et de l'ornementation chez la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum*.
684 *Aquatic Living Resources* 8:181–189. doi: 10.1051/alr:1995015
- 685 Pete R, Guyondet T, Bec B, Derolez V, Cesmat L, Lagarde F, Pouvreau S, Fiandrino A, Richard
686 M (2020) A box-model of carrying capacity of the Thau lagoon in the context of
687 ecological status regulations and sustainable shellfish cultures. *Ecological Modelling*
688 426:109049. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2020.109049
- 689 Richardson CA (1987) Tidal Bands in the Shell of the Clam *Tapes-Philippinarum* (Adams and
690 Reeve, 1850). *Proceedings of the Royal Society Series B-Biological Sciences* 230:367-
691 +. doi: 10.1098/rspb.1987.0025
- 692 Robert R, Parra R (1991) Etude expérimentale de la prédation de la palourde japonaise,
693 *Ruditapes philippinarum*, par la dorade royale, *Sparus aurata*, et le baliste, *Balistes*
694 *capriscus*. *Aquatic Living Resources* 4:181–189.
- 695 Rodriguez-Moscoso E, Pazo JP, Garcia A, Fernandez Cortes F (1992) Reproductive cycle of
696 Manila clam, *Ruditapes philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) in Ria of Vigo (NW
697 Spain). *SCI MAR* 56:61–67.
- 698 Roux RM, Nodot C, Rodier M, Stora MG, Bellan D, Liorzou B (1985) Étang de Berre : Bilan
699 des Connaissances écologiques. IFREMER, Marseille
- 700 Sei S, Rossetti G, Villa F, Ferrari I (1996) Zooplankton variability related to environmental
701 changes in a eutrophic coastal lagoon in the Po Delta. *Hydrobiologia* 329:45–55. doi:
702 10.1007/BF00034546
- 703 Silina AV (2011) A comparative study of samples of the bivalve *Ruditapes philippinarum*
704 (Adams et Reeve, 1850) from populations and shell assemblages. *Russ J Mar Biol*
705 37:193–200. doi: 10.1134/S1063074011030126
- 706 Souchu P, Gasc A, Collos Y, Vaquer A, Tournier H, Bibent B, Deslous-Paoli J-M (1998)
707 Biogeochemical aspects of bottom anoxia in a Mediterranean lagoon (Thau, France).
708 *Marine Ecology Progress Series* 164:135–146.

- 709 Thioulouse J, Dray S, Dufour A-B, Siberchicot A, Jombart T, Pavoine S (2018) Multivariate
710 Analysis of Ecological Data with ade4. Springer-Verlag, New York
- 711 Toba M, Kobayashi Y, Shibata T (2020) Characteristic changes in the population dynamics of
712 asari (Manila) clam *Ruditapes philippinarum* in a period of stock decrease on the Banzu
713 intertidal flat, Tokyo Bay. *Journal of Sea Research* 157:101845. doi:
714 10.1016/j.seares.2020.101845
- 715 Tokeshi M, Ota N, Kawai T (2006) A comparative study of morphometry in shell-bearing
716 molluscs. *Journal of Zoology* 251:31–38. doi: 10.1111/j.1469-7998.2000.tb00590.x
- 717 Trinkler N (2009) La guérison coquillière : un mécanisme de défense de la palourde japonaise
718 *Ruditapes philippinarum* face au *Vibrio tapetis* dans le cadre de la maladie de l’anneau
719 brun. Université de Bretagne occidentale
- 720 Tumnoi W (2012) The Autecology of *Tapes philippinarum* (Adams and Reeve, 1850) in
721 Southampton Water, UK. University of Southampton - Faculty of natural and
722 environmental sciences - School of Ocean and Earth Sciences
- 723 Uddin MJ, Jeung H-D, Yang H-S, Kim B-K, Ju S-J, Choi K-S (2013) Quantitative assessment
724 of reproductive effort of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* in a lagoon on Jeju
725 Island (Korea) using enzyme-linked immunosorbent assay. *Invertebrate Reproduction
726 & Development* 57:316–324. doi: 10.1080/07924259.2013.793219
- 727 Walne PR (1976) Experiments on the culture in the sea of the butterfish *Venerupis decussata*
728 L. *Aquaculture* 8:371–381. doi: 10.1016/0044-8486(76)90119-8
- 729 Watanabe S, Higano J (2016) Outline of the third international symposium on Manila (Asari)
730 clam. *Bull Jap Fish Res Edu Agen* 7–8.
- 731 Watanabe S, Katayama S, Kodama M, Cho N, Nakata K, Fukuda M (2009) Small-scale
732 variation in feeding environments for the Manila clam *Ruditapes philippinarum* in a
733 tidal flat in Tokyo Bay. *Fish Sci* 75:937–945. doi: 10.1007/s12562-009-0113-1
- 734 Zaldívar J-M, Viaroli P, Newton A, De Wit R, Ibañez C, Reizopoulou S, Somma F, Razinkovas
735 A, Basset A, Holmer M, Murray N (2008) Eutrophication in transitional waters: an
736 overview. *Transitional Waters Monographs* 2:1–78. doi: 10.1285/i18252273v2n1p1
- 737

ANNEXES



Annexe 6-1. Protocole d'échantillonnage selon Berthou et al, 1997

Evaluation directe des mollusques bivalves Echantillonnage stratifié à deux niveaux
--

Spyros FIFAS, Patrick BERTHOU et Michèle JEZEQUEL
DRV RH Brest

L'échantillonnage est stratifié et comporte deux niveaux ; les strates sont spatiales, les unités primaires et secondaires sont de taille constante.

Taux d'échantillonnage.

Unités primaires : les unités primaires correspondent aux stations ou points géographiques tirés au hasard dans la strate. Pour une strate h donnée, le taux d'échantillonnage à ce niveau, désigné par f_{1h} , est :

$$f_{1h} = \frac{n_h \cdot \pi \cdot R^2}{S_h} \quad (1)$$

avec :

n_h = nombre de points dans la strate.

S_h = surface totale de la strate.

R = rayon d'activité du bateau océanographique autour des coordonnées du point moyen demandé ("point théorique"). On suppose, en fait, que le navire travaille dans un cercle autour d'un point. Ce rayon est une fonction croissante de la longueur du bateau et de la fiabilité des moyens de navigation mis en oeuvre (GPS, SYLEDIS, etc.) ; le rôle du patron (aptitude de navigation, adaptation aux appareils, etc.) doit également intervenir, mais il est difficile à quantifier. En l'absence d'éléments précis, la valeur de ce rayon est fixée arbitrairement à 25 mètres.

Unités secondaires : les unités secondaires correspondent aux coups de benne Hamon réalisés par point. Dans la strate h, le taux d'échantillonnage à ce niveau, désigné par f_2 , est égal à :

$$f_2 = \frac{k}{4 \cdot \pi \cdot R^2} \quad (2)$$

avec :

k = nombre de bennes par point (ou station), fixé à 2.

Note : Ce taux d'échantillonnage n'est pas indiqué selon la strate h comme celui du premier niveau. On considère, en fait, par simplification, que la taille de l'échantillon unitaire (coup de benne ; 0,25 m²), le rayon d'activité du bateau autour du "point standard" et le nombre de coups de benne par point sont constants.

Nombre d'échantillons par niveau.

Premier niveau : soit N_h le nombre total de points réalisables dans la strate. On doit avoir :

$$f_{1h} = \frac{n_h \cdot \pi \cdot R^2}{S_h} = \frac{n_h}{N_h} \quad (3)$$

$$\text{Donc : } N_h = \frac{S_h}{\pi \cdot R^2}.$$

La probabilité d'intersection entre deux unités d'échantillonnage a été considérée comme nulle.

Deuxième niveau : le nombre potentiel d'unités d'échantillonnage est : $4 \cdot \pi \cdot R^2$.

Estimateurs.

Pour une strate h donnée, l'estimateur de l'effectif moyen ou de la biomasse moyenne sur 0,25 m², représenté par \bar{x}_h , est :

$$\bar{x}_h = \frac{\sum_{i=1}^{n_h} x_{ih}}{n_h} = \frac{\sum_{i=1}^{n_h} \sum_{j=1}^k x_{ijh}}{k \cdot n_h} \quad (4)$$

x_{ijh} est l'effectif capturé par coup de benne j, réalisé sur le point i de la strate h.

Pour le calcul d'une estimation de la variance associée, on fera appel aux notions d'espérance et de variance conditionnelles. La formulation générale du problème donne (E désigne l'espérance mathématique et V la variance) :

$$V(\Theta) = V_1[E_2(\Theta)] + E_1[V_2(\Theta)] \quad (5)$$

La variance est constituée de deux termes. Le premier se rapporte à la variance entre les unités primaires (variance inter-unités), le second se réfère aux unités secondaires au sein des unités primaires (variance intra-unités).

Le premier terme à droite de l'équation (5), $V_1[E_2(\bar{\Theta})]$, est :

$$V_1\left[E_2(\bar{x}_h)\right] = \left(1 - \frac{n_h \cdot \pi \cdot R^2}{S_h}\right) \cdot \frac{s_{1h}^2}{n_h} \quad (6)$$

En considérant que l'échantillonnage au deuxième niveau est aléatoire simple, on obtient :

$$V_2(\bar{x}_h) = \left(1 - \frac{k}{4 \cdot \pi \cdot R^2}\right) \cdot \frac{1}{n_h^2} \cdot \frac{\sum_{i=1}^{n_h} s_{2ih}^2}{k} \quad (7)$$

E_1 de l'équation (5) se présente comme suit :

$$E_1\left[\frac{\sum_{i=1}^{n_h} s_{2ih}^2}{n_h}\right] = \frac{\sum_{i=1}^{N_h} s_{2ih}^2}{N_h} = s_{2h}^2 \quad (8)$$

donc :

$$E_1\left[V_2(\bar{x}_h)\right] = \left(1 - \frac{k}{4 \cdot \pi \cdot R^2}\right) \cdot \frac{s_{2h}^2}{k \cdot n_h} \quad (9)$$

Finalement, la variance de l'estimateur, $V(\bar{x}_h)$, est égale à :

$$V(\bar{x}_h) = \left(1 - \frac{n_h \cdot \pi \cdot R^2}{S_h}\right) \cdot \frac{s_{1h}^2}{n_h} + \left(1 - \frac{k}{4 \cdot \pi \cdot R^2}\right) \cdot \frac{s_{2h}^2}{k \cdot n_h} \quad (10)$$

Pour estimer cette variance à partir de l'échantillon existant, il est nécessaire de disposer d'une estimation non biaisée de s_{1h}^2 et s_{2h}^2 . On peut démontrer qu'un estimateur non biaisé de s_{1h}^2 est donné par :

$$s_{1h}^2 = \left(1 - \frac{k}{4 \cdot \pi \cdot R^2}\right) \cdot \frac{s_{2h}^2}{k} \quad (11)$$

Finalement, l'expression de la variance de l'estimateur, $V(\bar{x}_h)$, s'écrit :

$$\boxed{V(\bar{x}_h) = \left(1 - \frac{n_h \cdot \pi \cdot R^2}{S_h}\right) \cdot \frac{s_{1h}^2}{n_h} + \frac{n_h \cdot \pi \cdot R^2}{S_h} \cdot \left(1 - \frac{k}{4 \cdot \pi \cdot R^2}\right) \cdot \frac{s_{2h}^2}{k \cdot n_h}} \quad (12)$$

avec :

$$S_{1h}^2 = \frac{\sum_{i=1}^{nh} (\bar{x}_{ih} - \bar{x}_h)^2}{nh-1} \quad (13)$$

$$S_{2h}^2 = \frac{\sum_{i=1}^{nh} \sum_{j=1}^k (\bar{x}_{ijh} - \bar{x}_{ih})^2}{nh \cdot (k-1)} \quad (14)$$

L'estimateur "effectif (ou biomasse) total (e) sur la strate h", désigné par T_h , est donné par :

$$T_h = 4 \cdot S_h \cdot \bar{x}_h \quad (15)$$

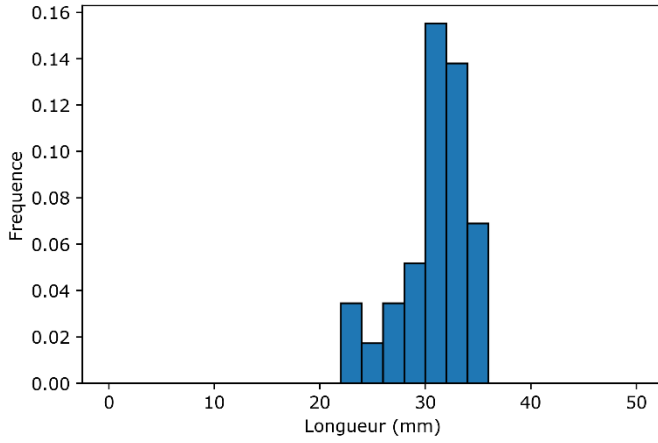
La variance correspondante, $V(T)$, est égale à :

$$V(T_h) = 16 \cdot S_h^2 \cdot V(\bar{x}_h) \quad (16)$$

Annexe 6-2. Histogramme de fréquence de taille par strate

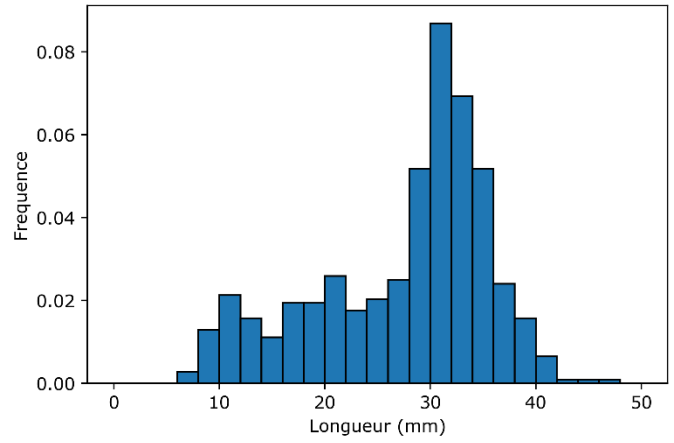
Histogramme de taille de la strate AB

N = 29



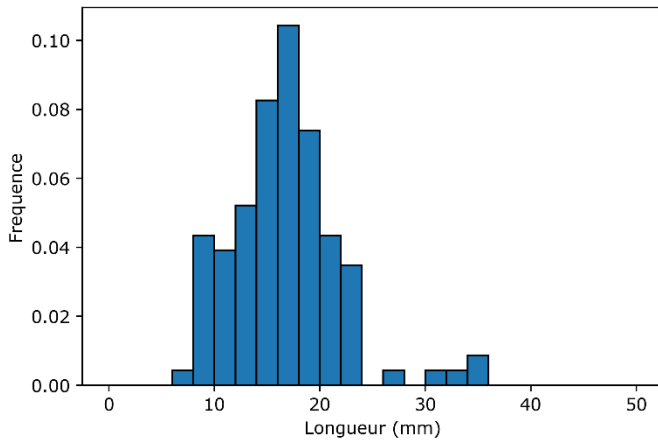
Histogramme de taille de la strate BB

N = 541



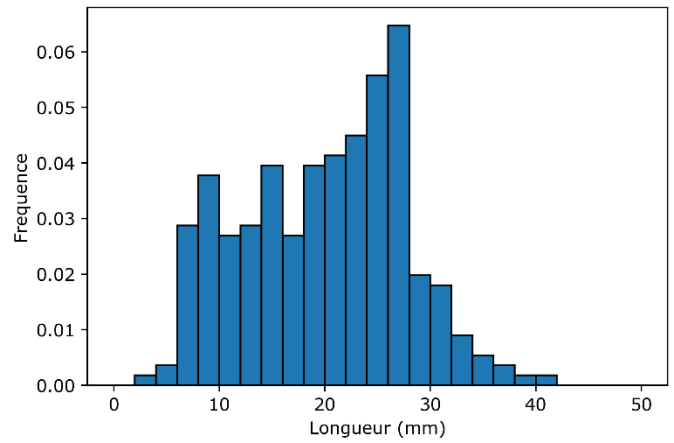
Histogramme de taille de la strate BP

N = 115



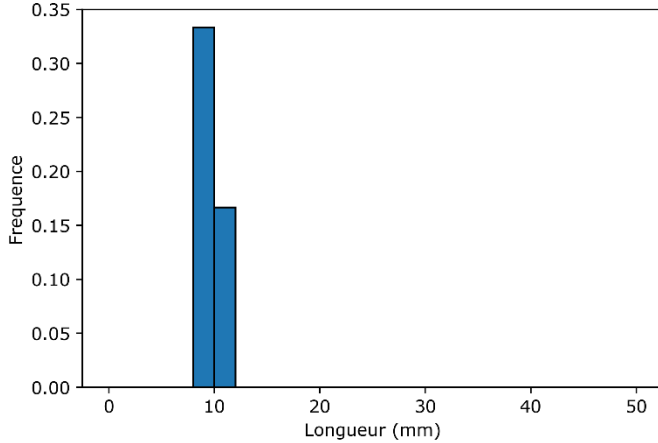
Histogramme de taille de la strate CB

N = 278



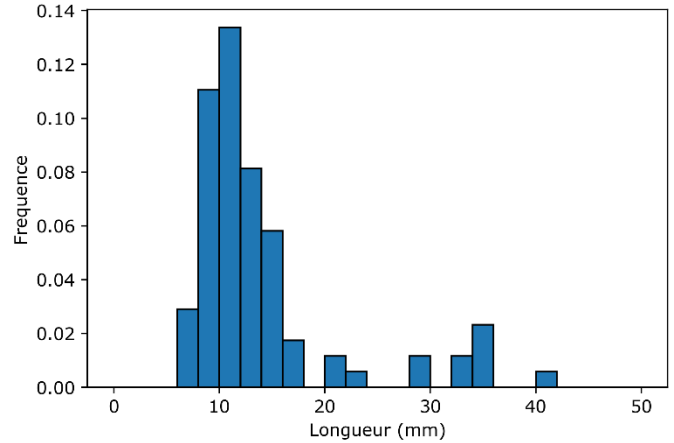
Histogramme de taille de la strate CP

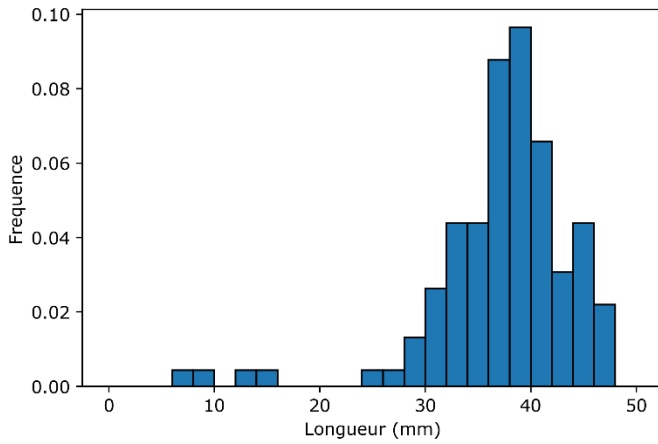
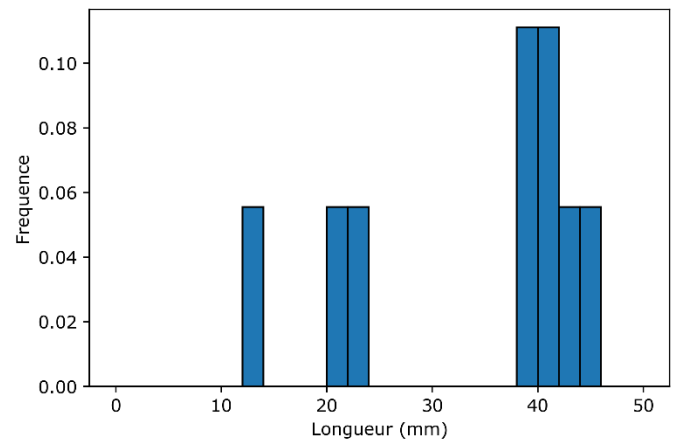
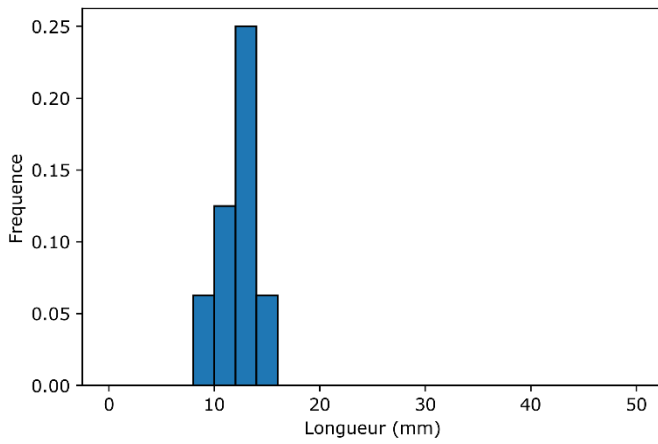
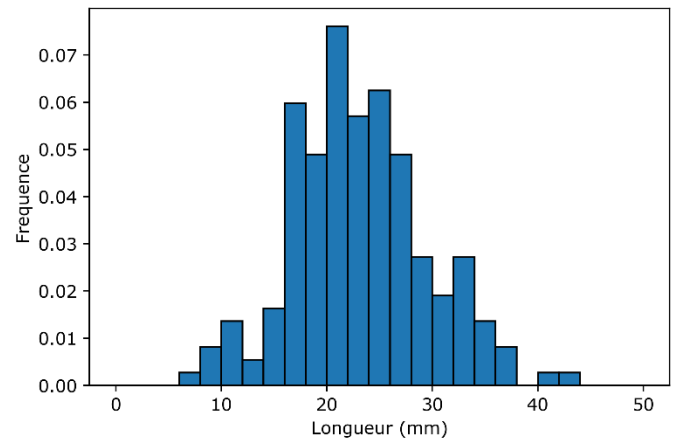
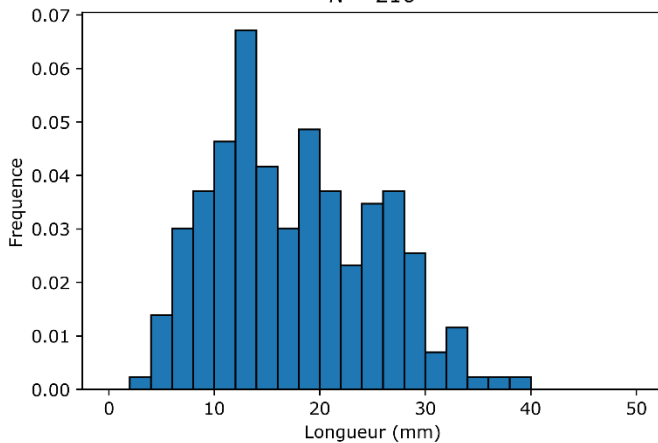
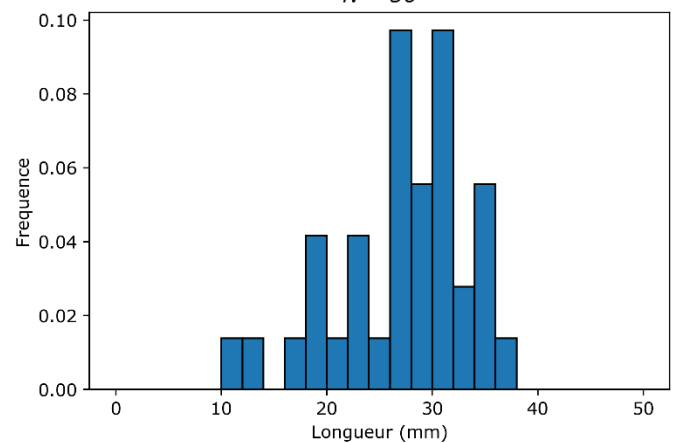
N = 3



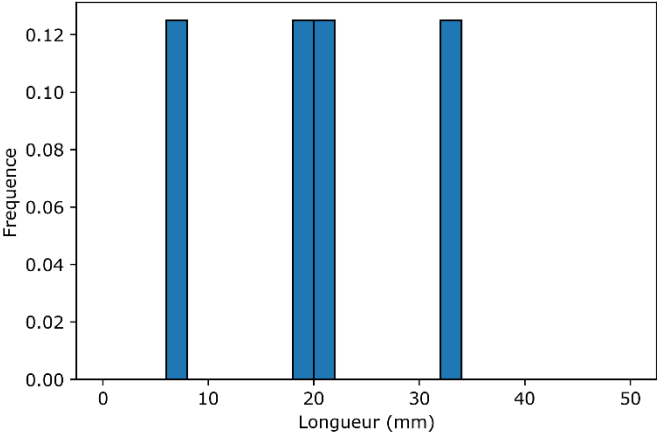
Histogramme de taille de la strate DB

N = 86

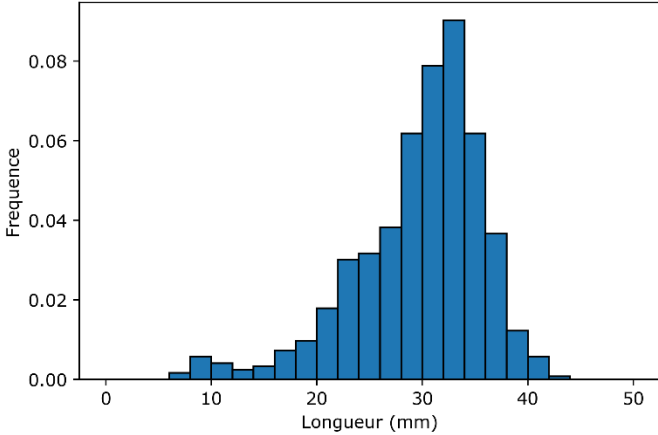


Histogramme de taille de la strate JB*N = 114***Histogramme de taille de la strate JP***N = 9***Histogramme de taille de la strate MP***N = 8***Histogramme de taille de la strate NB***N = 184***Histogramme de taille de la strate NP***N = 216***Histogramme de taille de la strate PB***N = 36*

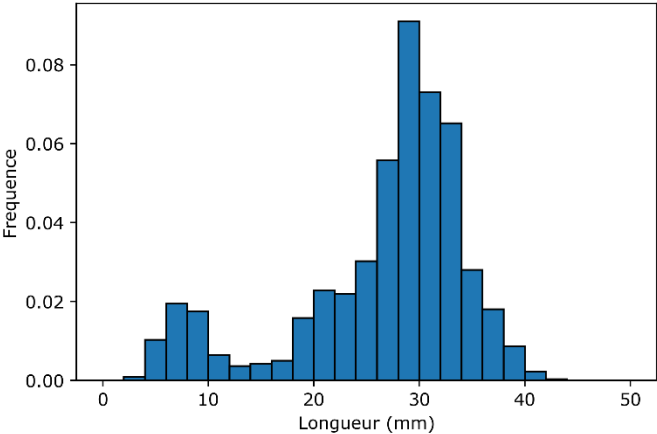
Histogramme de taille de la strate PP
N = 4



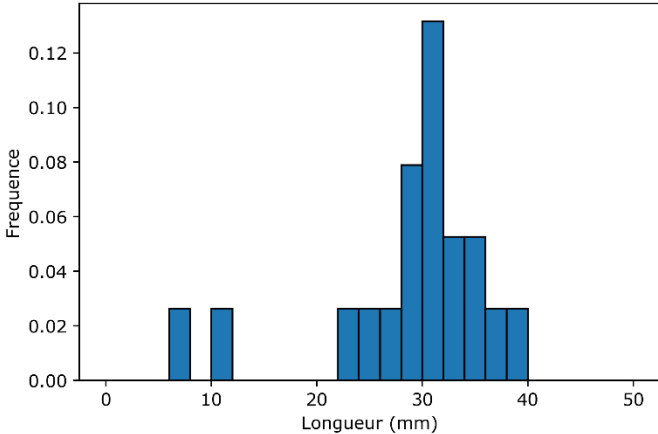
Histogramme de taille de la strate SB
N = 615



Histogramme de taille de la strate SP
N = 1802



Histogramme de taille de la strate VP
N = 19



Annexe 6-3. Effectif (nombre de palourdes/m²) et biomasse (g/m²) par strate (moyenne, σ = écart-type)

	Nom	ID	Profondeur (m)	Effectif (nombre de palourdes/m ²)		Biomasse (g/m ²)	
				Moyenne	σ	Moyenne	σ
Bord Superficie < 1 km ²	Rognac Bord	RB	0-2	0	0	0	0
	Aéroport Bord	AB	0-2	9,67	7,36	71,68	57,15
	Vaïne nord-est Bord	VB	0-2	0	0	0	0
	Merveille est Bord	MB	0-2	0	0	0	0
	Sud-ouest Bord	SB	0-2	136,67	117,85	984,38	844,32
	Nord-ouest Bord	NB	0-2	35,05	21,14	130,14	80,95
	Bouquet Bord	BB	0-2	80,15	40,73	510,66	237,66
	Jaï Bord	JB	0-2	13,82	4,93	193,20	68,24
Bord Superficie > 1 km ²	Délimonage Bord	DB	0-2	7,17	3,08	10,62	3,70
	Pointe Berre Bord	PB	0-2	4,00	2,46	22,88	17,08
Profond Superficie < 5 km ²	Anse Saint-Chamas Bord	CB	0-2	23,17	14,24	63,97	45,10
	Jaï Profond	JP	2-5	2,00	0,75	25,11	15,57
	Sud-ouest Profond	SP	2-5	300,33	275,86	1 724,00	1 674,48
	Bouquet Profond	BP	2-5	9,02	2,31	13,21	3,13
	Nord-ouest Profond	NP	2-5	15,16	7,33	31,74	20,23
Profond Superficie > 5 km ²	Vaïne sud Profond	VP	2-5	1,27	1,13	8,76	8,68
	Anse Saint-Chamas Profond	CP	2-5	0,16	0,09	0,03	0,02
	Merveille Profond	MP	2-5	0,43	0,18	0,19	0,09
	Pointe Berre Profond	PP	2-5	0,21	0,13	0,68	0,50
				Moyenne	σ	Moyenne	σ
				33,59	73,14	199,54	441,68

Annexe 6-4. Effectif (millions d'individus) et biomasse (tonnes) totaux par strate sur les palourdes supérieures à 30 mm et inférieures à 20 mm

	Nom	ID	PALOURDES SUPERIEURES A 30 MM				PALOURDES INFERIEURES A 20 MM			
			Effectif (10 ⁶)		Biomasse (tonnes)		Effectif (10 ⁶)		Biomasse (tonnes)	
			Totale	σ	Totale	σ	Totale	σ	Totale	σ
Bord Superficie < 1 km ²	Rognac Bord	RB	0	0	0	0	0	0	0	0
	Aéroport Bord	AB	1,38	0,95	11,63	8,14	0	0	0	0
	Vaine nord-est Bord	VB	0	0	0	0	0	0	0	0
	Merveille est Bord	MB	0	0	0	0	0	0	0	0
	Sud-ouest Bord	SB	22,12	18,18	213,62	171,49	2,64	1,66	2,35	1,59
	Nord-ouest Bord	NB	1,87	2,29	18,40	23,64	3,94	2,32	4,40	2,95
	Bouquet Bord	BB	18,80	10,76	182,17	104,64	7,51	5,80	5,87	4,77
	Jai Bord	JB	7,25	2,68	108,17	38,12	0,28	0,35	0,11	0,15
Bord Superficie > 1 km ²	Délimonage Bord	DB	0,46	0,48	5,29	5,11	4,90	2,14	1,93	0,79
	Pointe Berre Bord	PB	1,87	1,40	16,71	12,48	0,80	0,97	0,94	1,53
Profond Superficie < 5 km ²	Anse Saint-Chamas Bord	CB	2,86	2,14	26,27	20,78	16,93	8,56	11,47	6,90
	Jai Profond	JP	1,17	1,22	20,91	22,20	0,19	0,60	0,09	0,27
	Sud-ouest Profond	SP	129,96	120,01	1 183,53	1 096,72	55,20	34,97	28,98	24,25
	Bouquet Profond	BP	0,74	0,91	6,81	8,29	17,13	4,43	15,38	4,26
	Nord-ouest Profond	NP	2,15	2,14	20,01	19,67	26,72	10,62	17,31	8,03
Profond Superficie > 5 km ²	Vaine sud Profond	VP	2,14	2,07	19,54	18,92	0,39	0,57	0,07	0,11
	Anse Saint-Chamas Profond	CP	0	0	0	0	0,93	1,58	0,20	0,33
	Merveille Profond	MP	0	0	0	0	2,95	2,24	1,34	1,03
	Pointe Berre Profond	PP	0,53	1,61	4,62	13,93	1,07	2,24	1,04	2,97
			Totale	σ	Totale	σ	Totale	σ	Totale	σ
			193,29	29,67	1 839,32	270,70	141,57	13,74	91,48	7,94

Annexe 6-5. Densité moyenne (nombre d'individus / m²) et effectif (millions d'individus) par strate pour les palourdes, les coques et les abras. L'espèce majoritaire de la strate est notée en rouge.

ID	PALOURDES				COQUES				ABRA				
	Densité	σ	Effectif	σ	Densité	σ	Effectif	σ	Densité	σ	Effectif	σ	
RB	0	0	0	0	148,89	84,62	18,65	10,60	0	0	0	0	
AB	9,67	7,47	1,90	1,47	76,67	29,43	15,08	5,79	10,33	8,41	2,03	1,65	
VB	0	0	0	0	33,00	12,92	6,56	2,57	0,00	0,00	0,00	0,00	
Bord - Superficie < 1 km ²	MB	0	0	0	24,80	12,33	5,78	2,87	1,07	1,26	0,25	0,29	
	SB	136,67	117,85	38,65	33,32	40,67	18,91	11,50	5,35	2,00	5,37	0,57	1,52
	NB	35,05	21,14	12,72	7,67	4,00	2,61	1,45	0,95	1,71	2,19	0,62	0,79
	BB	80,15	40,73	36,58	18,59	11,11	5,33	5,07	2,43	4,59	3,57	2,10	1,63
	JB	13,82	4,93	7,87	2,81	0,85	0,59	0,48	0,34	0,61	0,57	0,35	0,32
	DB	7,17	3,08	5,70	2,45	20,92	7,10	16,64	5,65	0	0	0	0
Bord - Superficie > 1 km ²	PB	4,00	2,46	4,80	2,95	9,56	5,91	11,47	7,09	8,78	3,30	10,53	3,96
	CB	23,17	14,24	36,20	22,26	30,58	17,50	47,79	27,35	3,25	2,52	5,08	3,93
	JP	2,00	0,75	1,75	0,66	9,33	4,61	8,17	4,03	2,44	2,03	2,14	1,77
Profond - Superficie < 5 km ²	SP	300,33	275,86	332,66	305,56	21,00	14,58	23,26	16,15	0,83	1,12	0,92	1,24
	BP	9,02	2,31	21,41	5,47	21,10	7,99	50,08	18,96	4,00	1,79	9,49	4,24
	NP	15,16	7,33	42,13	20,36	7,65	1,21	21,26	3,37	3,44	1,08	9,56	2,99
	VP	1,27	1,13	3,69	3,28	56,07	15,39	163,38	44,86	7,73	2,00	22,53	5,84
Profond - Superficie > 5 km ²	CP	0,16	0,09	0,93	0,52	19,89	5,13	116,02	29,93	2,24	1,56	13,06	9,12
	MP	0,43	0,18	2,95	1,27	28,32	3,37	195,50	23,27	1,44	0,93	9,94	6,39
	PP	0,21	0,13	2,14	1,26	28,75	6,90	287,79	69,03	1,44	0,77	14,42	7,68
	Densité	σ	Effectif	σ	Densité	σ	Effectif	σ	Densité	σ	Effectif	σ	
	33,59	73,14	552,07	75,02	31,22	33,90	1 005,91	79,94	2,94	3,01	103,59	6,47	

Annexe 7-1. Effectif (millions d'individus) et biomasse (tonnes) totaux par strate sur les palourdes supérieures à 30 mm (fraction exploitable) et inférieures à 20 mm. Les flèches noires représentent l'évolution du peuplement entre chaque pas de temps (↗ : augmentation et ↘ : diminution). Les flèches rouges décrivent l'évolution entre le premier suivi (mai 2019) et le dernier (septembre 2020).

Strate	Date	PALOURDES SUPERIEURES A 30 MM				PALOURDES INFERIEURES A 20 MM			
		Effectif (10 ⁶)		Biomasse (tonnes)		Effectif (10 ⁶)		Biomasse (tonnes)	
		Totale	σ	Totale	σ	Totale	σ	Totale	σ
Jaï Bord (JB)	Mai 2019	7,25	2,68	108,17	38,12	0,28	0,35	0,00	0,00
	Décembre 2019	5,66	3,05	82,72	45,36	55,84	14,99	43,35	10,54
	Juin 2020	9,46	3,18	145,48	51,29	28,09	9,40	34,46	11,54
	Septembre 2020	8,28	2,27	98,23	34,02	18,15	7,95	23,67	10,07
	Synthèse	↘↗↗ - ↗		↘↗↘ - ↘		↗↘↘ - ↗		↗↘↘ - ↗	
Jaï Profond (JP)	Mai 2019	1,17	1,22	20,91	22,20	0,19	0,60	0,00	0,00
	Décembre 2019	4,47	2,23	51,06	26,34	182,01	45,98	146,95	43,92
	Juin 2020	4,47	2,01	41,88	14,68	34,81	10,21	44,92	14,02
	Septembre 2020	23,53	12,92	220,58	120,48	4,86	1,72	7,45	2,67
	Synthèse	↗↗↗ - ↗		↗↗↗ - ↗		↗↘↘ - ↗		↗↘↘ - ↗	
Sud-ouest Bord (SB)	Mai 2019	22,12	18,18	214,04	171,88	2,64	1,66	2,35	1,59
	Décembre 2019	10,31	8,73	97,47	82,36	0,75	0,78	0,99	1,15
	Juin 2020	8,86	4,63	88,30	46,99	1,07	0,43	1,14	0,51
	Septembre 2020	3,83	1,55	38,58	15,43	0,44	0,37	0,52	0,49
	Synthèse	↘↘↘ - ↘		↘↘↘ - ↘		↘↗↘ - ↘		↘↗↘ - ↘	
Sud-ouest Profond (SP)	Mai 2019	129,96	120,01	1 184,74	1 097,87	55,20	34,97	28,98	24,25
	Décembre 2019	107,99	100,80	992,92	926,69	5,17	3,25	4,67	3,50
	Juin 2020	12,55	10,69	110,66	94,92	3,14	2,51	2,69	2,02
	Septembre 2020	14,40	13,38	139,79	129,90	0,37	0,76	0,35	0,94
	Synthèse	↘↘↗ - ↘		↘↘↗ - ↘		↘↘↘ - ↘		↘↘↘ - ↘	

La gestion durable d'une ressource halieutique à l'aide d'un modèle :
exemple de *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve, 1850) dans l'étang de Berre

RESUME | L'objectif de cette thèse est la gestion durable d'une ressource halieutique, avec l'exemple de la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* (Adams et Reeve, 1850) dans l'étang de Berre (près de Marseille – France). Afin de mieux adapter un modèle de gestion de la pêche dans l'étang de Berre, il est nécessaire d'améliorer les connaissances sur cette espèce dans ce milieu sur la base d'expériences *in situ*. Le SL_{50} est de 20–23 mm. Les palourdes se reproduisent entre mars - avril et septembre - octobre lorsque les températures de l'eau sont supérieures à 11°C. Les paramètres VBGF sont $L_{\infty} = 35,70 \text{ mm}$ et $K = 3,90 \cdot 10^{-3} \text{ jours}^{-1}$. Dans l'étang de Berre, la prédation est considérée comme négligeable. La mortalité naturelle est donc liée à la sénescence et aux maladies, qui ont une prévalence assez faible, elle varie entre 0,64 et 2,85 année^{-1} selon la taille des individus. En 2019, une campagne sur l'ensemble de l'étang de Berre entre 0 et 5 m a montré que l'abondance était de 552,07 millions d'individus pour une biomasse de 2 903,62 tonnes ; avec une forte disparité dans la répartition : deux zones représentaient 69 % de l'abondance totale et 80 % de la biomasse totale. Ces zones ont été suivies régulièrement et montrent une diminution en abondance de 10 % probablement dû à du braconnage. La pêche à pied a été abordée par des comptages et a été estimée à 62 tonnes de palourdes pour l'été 2018. A l'échelle annuelle, la pression de pêche professionnelle est de 142 tonnes. L'ensemble de ces données *in situ* sont intégré dans un modèle de gestion regroupant un modèle individuel DEB alimentant un modèle de population en trois catégories de taille (juvénile, adulte entre 20 et 30 mm et adulte ayant la maille). Les sorties du modèle permettent de comparer des scénarios de pêche lors de COPIL et d'aider à la prise de décisions. La méthodologie mise en place dans le cadre de cette thèse est transposable à d'autres couples espèces & milieu. L'originalité de cette thèse est d'avoir mené l'ensemble de ces travaux en parallèle. Chaque étude se nourrissant des autres et vice-versa.

Sustainable management of a fishery resource using a model:
example of de *Ruditapes philippinarum* (Adams and Reeve, 1850) in the Berre lagoon

ABSTRACT | The objective of this thesis is the sustainable management of a fishery resource, with the example of the Manila clam *Ruditapes philippinarum* (Adams and Reeve, 1850) in the Berre lagoon (near Marseille - France). In order to better adapt a fisheries management model in the Berre lagoon, it is necessary to improve knowledge on this species in this environment. The SL_{50} is 20 - 23 mm. Clams reproduce between March - April and September - October when water temperatures are above 11°C. The VBGF parameters are $L_{\infty} = 35,70 \text{ mm}$ and $K = 3,90 \cdot 10^{-3} \text{ days}^{-1}$. In the Berre lagoon, predation is considered negligible. Natural mortality is therefore related to senescence and diseases, which have a rather low prevalence, it varies between 0.64 and 2.85 days^{-1} depending on the size of individuals. In 2019, a campaign over the whole of the Berre lagoon between 0 and 5 m showed that the abundance was 552.07 million individuals for a biomass of 2,903.62 tonnes; with a strong disparity in distribution: two areas accounted for 69% of the total abundance and 80% of the total biomass. These areas were monitored regularly and show a decrease in abundance of 10% due to poaching. The foot fishery was approached by major counts and this pressure was estimated at 62 tonnes of clams in the summer of 2018. On an annual scale, the professional fishing pressure is 142 tonnes. All of these *in situ* data were integrated into a management model combining an individual DEB model feeding a population model in three size categories (juvenile, adult between 20 and 30 mm and adult with mesh size). The model outputs are used to compare fishing scenarios during COPIL meetings and to assist in decision making. The methodology used in this thesis can be transposed to other species and environment pairs. The originality of this thesis is to have conducted all of these studies in parallel. Each study fed off the others and vice versa.