

Direction des Ressources Vivantes – Département Ressources Aquicoles
Laboratoire Conchylicole de Bretagne

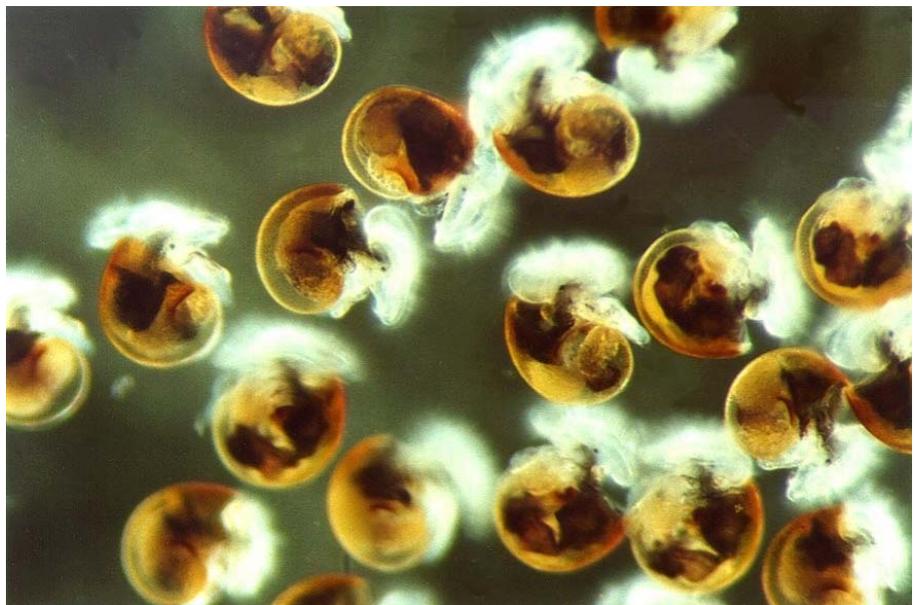
Jean-Pierre Joly
Jean-François Bouget
Toshio Hirata

Novembre 2002 - DRV/RST/RA-2002-14

ifremer

Le gastéropode prédateur *Rapana venosa*

Point sur les connaissances et observations en laboratoire



Résumé :

L'implantation récente de *Rapana venosa*, gastéropode prédateur originaire d'Extrême Orient, en plusieurs points du globe (USA, France, Uruguay, Argentine) et son impact sur les populations de bivalves autochtones justifient un certain nombre de recherches engagées par les pays concernés. Le présent rapport compile les dernières informations scientifiques disponibles sur la biologie de *R. venosa*.

Par ailleurs, l'opportunité d'obtenir des pontes en milieu naturel et en captivité en 2001 a permis de faire des observations sur la maturation des larves. Il apparaît que dans les conditions de températures régnant en Baie de Quiberon en été (18 à 22°C), les larves de *Rapana venosa* sont capables d'éclore. L'impossibilité, dans cette expérimentation, d'amener ces larves jusqu'à la métamorphose ne permet pas actuellement de préjuger de leur survie éventuelle en milieu naturel. Néanmoins, la réussite des premières phases du processus de reproduction (maturation sexuelle, accouplement, pontes d'oothèques), semble prouver que cette espèce s'est acclimatée aux conditions hydrologiques de la Baie de Quiberon.

Abstract :

The large Asian Veined Rapa whelk (*Rapana venosa*) has recently been introduced in several countries (USA, France, Uruguay and Argentina). The impact of this carnivorous species on native population of molluscs is well known and these countries are presently running many biological studies on this invader. This report gathers the most recent available informations on *R. venosa* biology.

Collection of egg cases from the Bay of Quiberon and from Rapa whelk in captivity allowed biological observations on hatching conditions of larvae. The usual summer temperature conditions in Bay of Quiberon (18 to 22°C) allowed successful hatching of larvae in laboratory tanks. Unfortunately these larvae were not able to settle in laboratory conditions and consequently we cannot assess if they can survive in open sea. However the fact that this species can initiate gametogenesis, mate and produce egg capsules in local natural conditions mean that *R. venosa* seems to be acclimated to the Bay of Quiberon.

Mots-clés : *Rapana venosa*, biologie, larve, éclosion

Keywords : *Rapana venosa*, biology, larva, hatching

Commentaire :

Le gastéropode prédateur *Rapana venosa*

Point sur les connaissances et observations en laboratoire

1. Etats des connaissances	5
1.1. Introduction	5
1.2. Point sur les connaissances	6
1.2.1. Classification	7
1.2.2. Appellations	7
1.2.3. Description	8
1.2.4. Modes de prédation et comportement	10
1.2.5. Nourriture	13
1.2.6. Croissance	15
1.2.7. Reproduction	16
1.2.8. Prédateurs	17
1.2.9. Biotopes préférés	19
1.2.10. Extension géographique de l'espèce	19
2. Observations sur Rapana venosa en 2001	22
2.1. Introduction	22
2.2. Influence de la température sur l'éclosion des larves	22
2.2.1. Introduction	22
2.2.2. Matériel et méthode	24
2.2.3. Résultats et discussion	25
2.2.4. Conclusions	30
2.3. Observations sur les pontes	31
2.3.1. Les oothèques	31
2.3.2. Les larves	34
2.3.3. Anatomie des larves	36
3. Conclusions générales	38
4. Bibliographie	39

1. Etats des connaissances

1.1. Introduction

Depuis la première observation d'un individu en 1997 (Anonyme, 1999, Gouletquer, 1999 ; Camus, 2001 ; Le Meur, 2001) plusieurs gastéropodes prédateurs de l'espèce *Rapana venosa* ont été capturés en Baie de Quiberon, dont quelques individus ont été rapportés à l'Ifremer. Au 30 juin 2002, 14 Rapanas ont été officiellement déclarés, mais des discussions avec des ostréiculteurs semble montrer que d'autres auraient été capturés par des pêcheurs, des ostréiculteurs ou des plaisanciers dans l'anse du Pô, au nord de la Baie de Quiberon. Actuellement six individus sont en observation à la station Ifremer de La Trinité-sur-Mer. Un septième, le plus grand capturé (15,8 cm), est mort en captivité au printemps 2001.

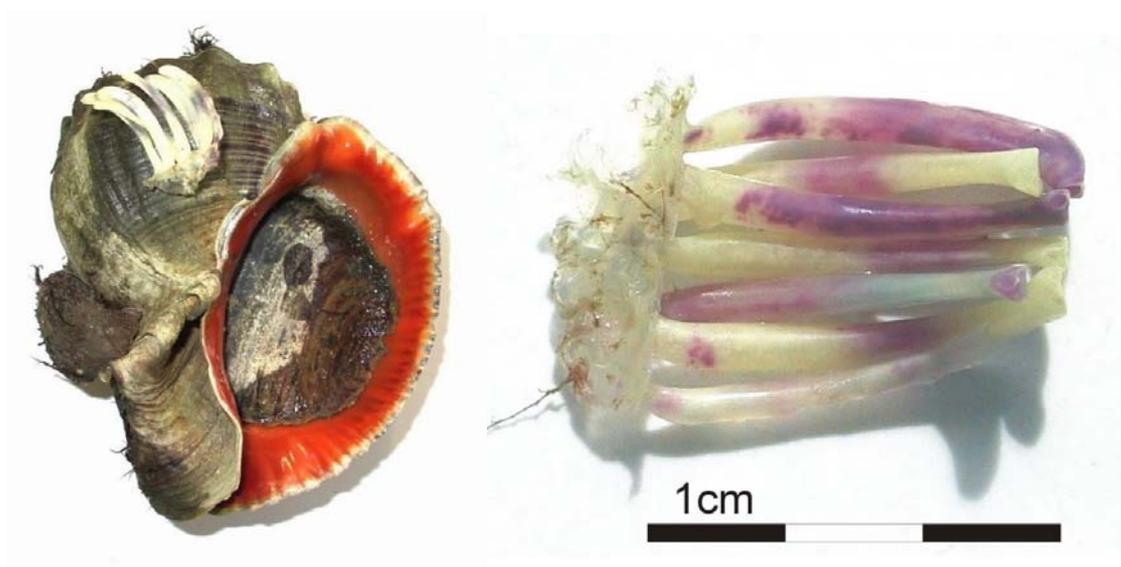


Figure 1 : A gauche, femelle de *Rapana venosa* de plus de 12 cm avec la ponte trouvée le 2 juillet 2001 sur un cadre de captage d'huîtres plates par un professionnel de la Baie de Quiberon. A droite, la même ponte après 7 jours en bassin ; noter la couleur violacée de certaines oothèques, ce qui semble fréquent lorsque les oothèques sont manipulées ou subissent des chocs.

Mais l'année 2001 a surtout été marquée en juillet par la découverte, par un professionnel de la Baie de Quiberon, d'une **ponte** sur un cadre de captage d'huîtres plates (Figure 1). Ceci prouve que des *Rapana* sont capables de s'accoupler et de pondre dans les conditions de milieu de la Baie. Si le succès de la reproduction n'est pas encore démontré (y a-t-il éclosion, survie et métamorphose des larves en milieu ouvert?), les professionnels doivent cependant être vigilants pour éviter l'introduction de pontes dans d'autres régions, à l'occasion des transferts de collecteurs par exemple.

1.2. Point sur les connaissances

Le Virginia Institute of Marine Science (VIMS) est actuellement l'institut de recherches dans le monde où les études sur *Rapana venosa* sont les plus poussées. L'attention accordée par le VIMS à cette espèce est liée à son introduction en Baie de Chesapeake depuis 1998 ; or, la Baie de Chesapeake est bien connue pour ses gisements exploités d'huîtres creuses *Crassostrea virginica* et de clams *Mercenaria mercenaria*. Depuis cette date *Rapana venosa* s'est bien adapté et a principalement proliféré dans la partie sud de la Baie (James River). Plusieurs milliers d'individus (2800 début 2002) ont déjà été capturés à ce jour.

Roger Mann et Juliana Harding sont particulièrement chargés au VIMS de coordonner les activités de recherches sur le *Rapana*. Ils ont attiré depuis 1998 l'attention du gouvernement américain sur l'impact probable de ce prédateur sur les populations de bivalves autochtones.

L'Ifremer, dans le cadre de la contractualisation avec la SRC Bretagne Sud, a également compilé un certain nombre de données de la littérature scientifique ainsi que ses propres observations au laboratoire et sur le terrain en 2000-2001 (Bouget *et al.*, 2001).

Les plus récents travaux et les connaissances actuelles sur l'expansion de cette espèce invasive ont été présentés à la 24^{ème} session du Groupe de Travail sur l'Introduction et le Transfert des Organismes Marins du CIEM (Conseil International pour l'Exploration de la Mer) en mars 2002 (Mann *et al.*, 2002). Des recherches sur la biologie de l'espèce sont toujours en cours aux USA, en Corée, Argentine, Uruguay et Italie. Les principaux résultats actuellement connus sont rappelés ci-dessous.

1.2.1. Classification

Rapana venosa (Valenciennes, 1846), également décrit sous le nom de *Rapana thomassiana* (Crosse, 1861), est un gastéropode prosobranche de la famille des Muricidae. Autre nom quelquefois trouvé dans la littérature scientifique : *Rapana pontica* (Nordsieck, 1969).

Il a également parfois été mal identifié sous le nom de *Rapana bezoar*, espèce proche mais occupant une niche écologique différente en Extrême Orient.

Sa position taxonomique est décrite dans le tableau ci dessous (d'après Kool, 1993 in Mann *et al.*, 2002) :

Classe	Gastropode
Sous-classe	Orthogastropode
Ordre	Neogastropode
Superfamille	Muricoidea
Famille	Muricidae
Sous-famille	Rapaninae
Genre	<i>Rapana</i>
Espèce	<i>venosa</i>

1.2.2. Appellations

Français :	Rapana veiné
Anglais :	Veined Rapa whelk
Italien :	Cocozza, Bobolone
Espagnol :	Busano veteado

1.2.3. Description

La coquille de *Rapana venosa* est trapue et épaisse, à enroulement dextre avec un épaulement des spires et une suture très marquée. La taille est importante (18 cm maximum) et l'ouverture, de forme ovale, large. L'ombilic, écailleux, est large et le canal siphonal court, non fermé (Figure 2).

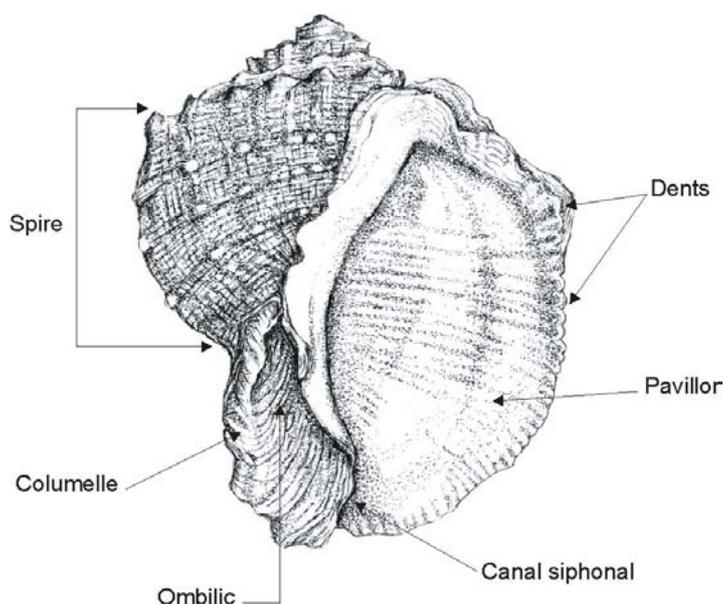


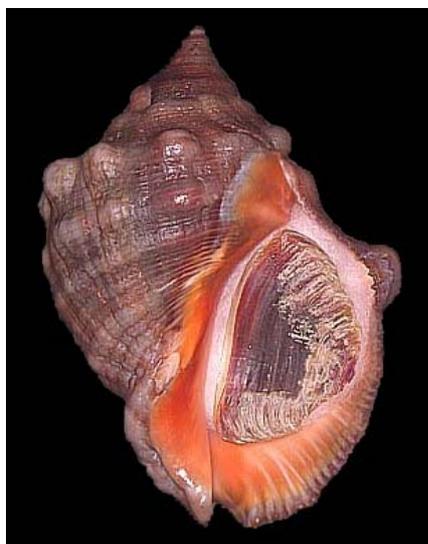
Figure 2 : Schéma de la coquille de *Rapana venosa* (dessin : T. Hirata).

La couleur de la coquille varie du brun-rouge au gris, en passant par le beige orangé. On peut parfois observer des lignes ou des tâches brunâtres ou noirâtres parallèles aux spires d'enroulement, d'où son appellation de *Rapana* « Veiné » (Figure 3). Le pied de *R. venosa* est large, musculeux. Il porte en arrière l'opercule, épais, corné, à nucléus excentré. Lorsqu'il est sorti, le pied rabat l'opercule sur la partie ventrale de la coquille (Figure 5). A l'avant on distingue les 2 tentacules et 2 yeux situés à la base des tentacules. Le siphon est formé d'un repli du manteau. Il s'allonge à l'intérieur du canal siphonal. Il permet à l'animal de respirer lorsqu'il s'enfouit dans le sable.



Figure 3 : *Rapana venosa* de la Mer Noire.

L'intérieur du pavillon est caractéristique avec une couleur orange vif à beige jaunâtre brillante. On observe peu ou pas d'épibiontes sur la coquille des spécimens trouvés en Bretagne, ce qui confirmerait leur comportement essentiellement fouisseur. En revanche, et bien qu'il ait été pêché sur des fonds sableux fins, l'exemplaire trouvé au large des côtes Argentines en Baie de Montevideo en 1999 était couvert de balanes et de quelques vers Serpulidae (Pastorino *et al.*, 2000). Le plus gros individu pêché en France et rapporté à l'Ifremer (en juin 2000) mesurait 15,8 cm. Cet individu, probablement âgé de plus de 10 ans (R. Mann, com. pers.) est mort en captivité en 2001.



Il ne faut pas confondre *Rapana venosa* avec une espèce morphologiquement proche, mais de taille inférieure (9 cm maximum). Il s'agit de *Stramonita (Thais) haemastoma* (Kool, 1987), autre Muricidae fréquent en Méditerranée. On le rencontre également en Atlantique (Portugal, Virginie, Louisiane, Golfe du Mexique, Brésil, Açores, Uruguay) et Pacifique (Chili). Comme son nom l'indique (haemastoma = « bouche rouge » en grec), il possède aussi un pavillon coloré en rouge orangé (Figure 4). Son comportement de prédateur est également similaire à celui de *R. venosa*.

Figure 4 : *Stramonita haemastoma*
(photo : site internet « Femorale »)

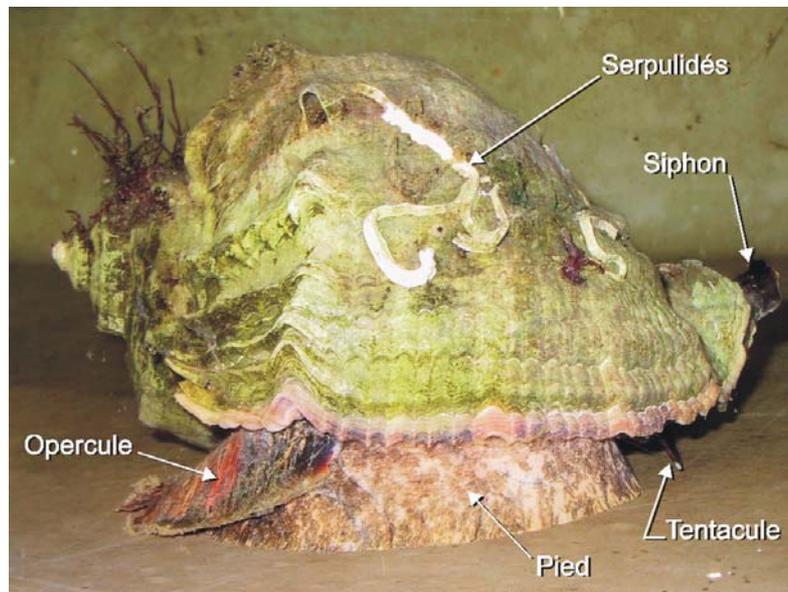


Figure 5 : *Rapana venosa* pêché en Baie de Quiberon. Peu d'épibiontes visibles (quelques algues et quelques tubes de vers Serpulidés vides).

1.2.4. Modes de prédation et comportement

Rapana venosa est doté d'un organe de perforation identique au type observé chez d'autres Muricidae (Carriker et Gruber, 1999), tels ceux des perceurs rencontrés en France : *Nucella lapillus*, prédateur des moules notamment, *Ocenebra erinacea*, le Cormaillet, déjà bien présent en baie de Quiberon, ou *Ocenebrellus inornatus*, le perceur japonais, également récemment introduit en Bretagne après s'être développé à Marennes-Oléron (Bouget *et al.*, 2001). Les très jeunes Rapanas utiliseraient cette technique pour attaquer les balanes ou les petits coquillages.

Cependant *R. venosa* est également doté d'une importante glande hypobranchiale (parfois appelée glande salivaire) capable de sécréter une biotoxine analogue de l'acétylcholine, un neurotransmetteur (Cesari et Mizzan, 1993). L'existence de neurotoxines à effet curarisant secrétées par la glande hypobranchiale est connue chez de nombreux Murex (Martoja, 1995, Cesari et Mizzan, 1993).

La neurotoxine agirait en bloquant l'influx nerveux en se substituant à l'acétylcholine sur les récepteurs membranaires de la plaque motrice neuro-musculaire. Ceci provoquerait un relâchement du (des) muscle(s)

adducteur(s) des bivalves et *R. venosa* n'aurait plus qu'à insérer sa trompe dans le coquillage et utiliser sa **radula** pour déchirer les chairs du bivalve. Ces sécrétions, sous forme d'un mucus abondant, transparent à bleu-verdâtre (Figure 6), ont été observées en aquarium sur les coquillages attaqués par *Rapana venosa* (Cesari et Mizzan, 1993 ; Bouget *et al.* 2001).

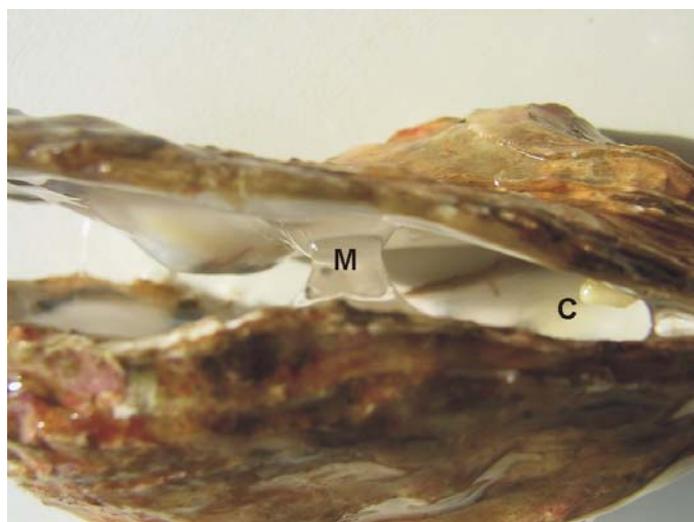


Figure 6 : Huître attaquée et consommée par un *Rapana* en aquarium. On note l'abondant mucus (**M**) recouvrant la coquille et le reste d'un morceau de chair du manteau (**C**) encore attaché par le muscle rétracteur de la masse viscérale.

La radula est formée d'une rangée de dents centrales tricuspides flanquée de deux rangées de dents latérales simples (Cesari et Mizzan, 1993). Sa largeur varie de 1,5 à 2mm (mais Carriker et Gruber, 1999, donnent une taille de 1,4 mm pour un *Rapana* de 78,5 mm). Les dents, pointues et longues de 200 à 300 μ sont allongées sur la radula et orientées vers l'arrière. Nous avons pu observer que lorsqu'il reste parfois quelques débris de chair encore fixés à l'intérieur du coquillage attaqué, les chairs sont toujours en bon état (non digérées) et les bords sont nettement tranchés (Bouget *et al.*, 2001).

L'utilisation de l'une ou l'autre technique semble en fait dépendre de la taille du *Rapana* et de sa proie : les juvéniles de *Rapana venosa* semblent privilégier la technique de perforation de la coquille, ce qui peut s'expliquer par leur petite taille par rapport aux proies ; les adultes semblent utiliser exclusivement la deuxième technique, car nous

n'avons jamais trouvé de coquillage perforé parmi les nombreuses victimes des Rapanas gardés en captivité (taille des Rapanas : de 9 à 15 cm environ). Par ailleurs, les marques laissées sur la coquille (bords des valves légèrement grignotés) sont très rares (15% des coquilles maximum selon Mann et Harding, 2002a), ce que nous avons pu constater nous même au laboratoire. Ceci veut dire qu'il sera très difficile de faire la part entre mortalité naturelle et mortalité par prédation dans le milieu naturel.

Le fait que les Rapanas, particulièrement les adultes, s'enfouissent lorsque le substrat est sableux (Mann et Harding, 2000a) semble aussi en accord avec leur préférence alimentaire envers les coquillages fouisseurs. Harding et Mann (2002) pensent que les jeunes individus (jusqu'à 70 mm) vivent sur des substrats durs puis adoptent ensuite un comportement fouisseur.

Le comportement pourrait cependant être aussi lié à la période de reproduction : durant la surveillance qui a eu lieu en Adriatique (Italie) entre mai et octobre 2001 (Mann *et al.*, 2002), les gros individus ont souvent été collectés sur des brise-lames, les petits dans le sable.

La capture d'une ponte et d'une femelle sur un cadre de captage de naissains d'huîtres plates fin juin en Baie de Quiberon (Bouget *et al.*, 2001) semble en effet montrer que les femelles adultes sortent du sédiment au printemps et en été pour déposer les pontes sur des substrats durs surélevés. Ceci est confirmé par l'observation, par les chercheurs italiens, de pontes sur les brise-lames en Adriatique.

En résumé, les très jeunes individus se rencontreraient sur des substrats durs à la recherche de proies (ex : balanes, bryozoaires, petits bivalves), les individus plus âgés (>1,5 à 2 ans) auraient plutôt un comportement fouisseur, sauf en période de reproduction pour l'accouplement et la ponte.

L'enfouissement n'empêche pas *R. venosa* d'attaquer sa proie dans le sédiment (Cesari et Mizzan, 1993). C'est un comportement que l'on retrouve également chez le « Moonsnail » (Escargot de lune) *Polynices lewisii* (famille des Naticidae), autre gastéropode prédateur des bivalves de l'est du Pacifique (du sud de l'Alaska jusqu'en Californie). La différence principale réside dans le fait que le Moonsnail perce toujours la coquille de sa proie (Figure 7) pour l'attaquer ensuite avec sa radula (Harbo, 1997). Par ailleurs, *P. lewisii* semble n'attaquer que les fouisseurs, car sa présence sur les parcs d'huîtres creuses



Crassostrea gigas élevées à plat ne pose pas de problème pour ces dernières (Quayle, 1988).



Figure 7. A gauche : le gastéropode *Polynices lewesii* (remarquer la masse imposante du pied, qui remonte légèrement sur la coquille). A droite : trace d'un début de perforation (Ø : 7 à 8 mm) sur une palourde « Pacific Littleneck Clam » *Protothaca staminea*.

Il est certain que *Rapana venosa* conserve la possibilité de perforer aussi la coquille à l'âge adulte, puisque son organe perforateur reste fonctionnel : selon Carriker et Gruber, (1999), un *Rapana venosa* de 78,5 mm (âge : environ 2 ans) possède un organe de perforation de 2,7 mm de diamètre et une radula de 1,4 mm de large.

1.2.5. Nourriture

La préférence alimentaire de *Rapana venosa* est bien sûr fonction des proies disponibles dans son environnement.

D'après Cesari et Mizzan (1993), la préférence alimentaire de *Rapana venosa* (étudiée en aquarium) en Italie en Adriatique était, par ordre décroissant :

<i>Venus verrucosa</i>	(praire)
<i>Chamelea (Venus) gallina</i>	(gallinette, voir Figure 8)
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	(moule de Méditerranée)
<i>Ostrea edulis</i>	(huître plate)
<i>Glycimeris glycimeris</i>	(amande)

Les travaux des scientifiques américains ont porté logiquement sur les 2 principales espèces d'intérêt commercial présentes en Baie de Chesapeake : l'huître creuse de l'Atlantique *Crassostrea virginica* et le clam (Hard Clam) *Mercenaria mercenaria*, la préférence de *Rapana venosa* allant vers le second (Harding et Mann, 1999). Pousant plus loin les expérimentations en laboratoire, ils ont calculé le taux d'ingestion journalier de chair de clam (Savini et al., 2001). Les gros *Rapana* ($L > 101\text{mm}$) consomment en moyenne 2,7 g de chair par jour (= 0,8 % de leur propre poids) et les *Rapana* de taille moyenne ($60\text{mm} < L < 100\text{mm}$) consomment journalièrement 3,6 % de leur poids. Les 2 catégories de *Rapana*s préfèrent les gros clams ($L > 71\text{mm}$).



Figure 8 : Gallinette de Méditerranée (*Chamelea gallina*), espèce s'étendant jusqu'en Mer noire.

Des travaux réalisés en Turquie (Seyhan, 2001) montrent qu'il n'y a pas de pic de consommation sur une période de 24h, ce qui suggère que *Rapana venosa* peut s'alimenter à n'importe quelle période de la journée. Des moules de 0,92 à 2,19g sont digérées en 6 à 8 heures (poids moyen des *Rapana* étudiés : 47g). Ces résultats ont été croisés avec les informations sur les populations naturelles et les scientifiques estiment que des individus de 50g en moyenne consomment 0,17 à 0,30 g de moules (*Mytilus galloprovincialis*) par jour. Les chercheurs turcs estiment que ce taux de consommation est suffisant pour avoir un impact visible sur les gisement de moules de la Mer Noire. Rappelons que *Rapana venosa* serait responsable de la quasi-disparition de l'huître

plate *Ostrea edulis* et de la diminution des populations de moules *Mytilus galloprovincialis* en Mer Noire (anonyme, 1996 ; Galil, 2000).

La pêche des Rapanas constitue actuellement une activité importante en Turquie et en Bulgarie avec respectivement 1200 et 3800 tonnes pêchées annuellement (Onat et Topcuoğlu, 2001 ; anonyme, 2001).

En Bulgarie, la pêche des Rapanas s'étend de juin à septembre. 350 pêcheurs sont licenciés et en 1999, 3.800t ont été débarquées (*plus une estimation de 2000 t non déclarées et non incluses dans les statistiques officielles*) sur un stock exploitable estimé à 8.000 t. *R. venosa* représente la principale espèce pêchée en Bulgarie (46%), juste devant les sprats *Sprattus sprattus*, pour une valeur de 971.455 € égale à 32% du revenu total de la pêche. Les coquillages sont cuits, décortiqués, congelés et exportés vers le Japon et la Corée.

Que deviendraient les gisements de moules si les prélèvements effectués par la pêche ne diminuaient les populations de *Rapana venosa* ? La réponse sera peut être bientôt apportée par les chercheurs bulgares.

Le gouvernement Bulgare a en effet récemment décider d'interdire, par la Loi sur les Pêcheries et l'Aquaculture de 2001, l'utilisation de la drague pour pêcher les *Rapana venosa* sur son littoral, au prétexte que les **dragues détruiraient** en même temps les **gisements de moules** *Mytilus galloprovincialis*. Cependant les spécialistes estiment déjà que l'interdiction de la pêche à la drague diminuera très sensiblement les débarquements de *R. venosa* car la seule alternative reste la pêche en plongée, bien moins efficace. Selon les spécialistes de la filière commerciale Bulgare, l'interdiction de l'usage de la drague devrait diminuer les apports de **75%**. On peut donc se demander à juste raison quel impact sur les gisements de moules auront les 2800 tonnes de Rapanas épargnés par la pêche.

1.2.6. Croissance

Il existe peu de données dans la littérature sur le taux de croissance de l'espèce. Mann et Harding (2000a) citent les données de taille, en relation avec l'âge, rapportées par Chukchin en Mer Noire : 20 à 40 mm la première année, jusqu'à 92,1 mm en moyenne la sixième année. Plus récemment, Mann *et al.* (2002) rapportent des croissances beaucoup plus fortes en Baie de Chesapeake : plus de 1 mm par semaine pour les jeunes individus récemment métamorphosés, qui atteignent 40 à 50 mm en 5 mois et dépassent 60 mm à 1 an. Wang *et al.* (1997) rapportent une taille moyenne de 74,3 mm en 18 mois environ pour des individus en



élevage. Il est possible que le croissance en France soit différente, à l'instar du bigorneau perceur japonais *Ocenebrellus inornatus* dont la taille maximale observée en France (> 60 mm) dépasse largement la taille maximale de 30 à 33 mm observée sur la côte Ouest des USA et du Canada (Harbo, 1997 ; Pigeot et al., 2000), zone dont les parents des individus observés en France seraient originaires (Garcia-Meunier, 2002).

En ce qui concerne la relation taille/poids, Wu (1988) donne le relation suivante pour les *Rapana venosa* de la Baie de Laizhou en Chine:

$$\text{Poids (g)} = 1,8793 \cdot 10^{-4} \times L^{2,938}$$

(avec L= longueur en mm prise entre l'apex et l'extrémité du canal siphonal)

1.2.7. Reproduction

Rapana venosa est une espèce à sexe séparé. La femelle possède un réceptacle séminal pour stocker les spermatozoïdes après l'accouplement. Accouplement et fécondation ne sont donc pas synchrones. Les premiers accouplements interviennent dès l'hiver. On peut encore observer des accouplements jusqu'à la fin du printemps (Mann *et al.*, 2002). La fécondation a lieu juste avant la ponte, au moment où la femelle confectionne les oothèques qui renfermeront les larves. En Corée, les pontes interviennent d'avril à fin juillet (de 13 à 26°C). En captivité, les chercheurs Coréens ont observé de 2 à 4 pontes (moyenne : 3,2) par femelle entre mai et juillet (Chung *et al.*, 2002).

Les oothèques, longues de 3 à 3,5 cm (Bouget et al., 2001) sont produites par la glande coquillière située en aval du réceptacle séminal et achevées par la glande pédieuse juste avant la ponte (Martoja, 1995). Les oothèques ou capsules sont fixées par la femelle sur un substrat dur surélevé (cela peut parfois être la coquille d'un autre *Rapana* : Figure 9), au fur et à mesure qu'elles sont confectionnées.

Selon Ware et al. (2001), Chaque ponte comporte 50 à 300 oothèques et chaque oothèque contient 200 à 400 larves. Pastorino *et al.* (2000) trouvent de 790 à 890 larves avec une moyenne (n = 10) de 840 larves par oothèque. Ils trouvent également des oothèques plus petites (20 à 30 mm). Chung *et al.* (2002) trouvent de 772 à 1190 larves par oothèques (moyenne : 976). Les premières oothèques trouvées en Baie de Quiberon

mesuraient 3 à 3,5 cm (Bouget *et al.*, 2001). En Baie de Chesapeake, les pontes s'échelonnent de la mi-mai à la mi-août (Westcott *et al.*, 2001).



Figure 9 : Ponte de *Rapana venosa* sur la coquille d'un autre individu (en captivité). Chung *et al.* (2002) ont également observé ce phénomène en captivité.

La durée d'incubation varie de 14 à 45 jours (Mann et Harding, 2000b). Les larves véligères nageuses sortent des oothèques par un pore apical fermé par un bouchon muqueux. La durée de vie pélagique varie selon les auteurs. Chung et Kim (1993) notent que la métamorphose (passage de la vie pélagique à la vie benthique) intervient, à une taille 623 à 686 μm , 14 à 17 jours après l'éclosion des larves alors que Mann *et al.* (2002) observent des individus se fixant encore après 80 jours de vie planctonique.

Les larves sont capables de supporter pendant 48 heures des salinités aussi basse que 15 ‰, mais la mortalité augmente quand la salinité diminue jusqu'à être totale en dessous de 10 ‰ (Mann et Harding, 2002b).

1.2.8. Prédateurs

Mann *et al.* (2002) mentionnent qu'ils n'ont actuellement aucune donnée sur la prédation effective des espèces locales sur *Rapana venosa* en Baie de Chesapeake. Ils ont par contre procédé à des

expérimentations en bassin montrant que le crabe bleu *Callinectes sapidus* est un prédateur « vorace » des jeunes stades (post-métamorphose) de *Rapana venosa*. On peut de même supposer qu'en Europe le tourteau *Cancer pagurus*, l'étrille *Necora (Portunus) puber* ou le crabe vert *Carcinus maenas* soient des prédateurs des jeunes stades de *Rapana venosa*. Nous avons pu remarquer au laboratoire que des grosses étrilles (7 à 9 cm de large) sont capables de broyer la coquille de bulots de 6 à 7 cm de long. Les gros bulots doivent avoir une coquille probablement aussi solide que les jeunes stades de Rapanas. On peut donc imaginer qu'en baie de Quiberon, les crustacés décapodes puissent opérer un prélèvement sensible sur les (jeunes) Rapanas si ceux-ci viennent à proliférer.

Au laboratoire, nous avons pu observer qu'étrilles et crabes verts n'ont aucun moyen d'action sur des *Rapana* adultes, et ceux-ci ne semblent pas gênés par la présence des crabes (Figure 10). Par ailleurs, lorsqu'il se rétracte complètement, ouverture tournée naturellement vers le fond, le *Rapana* se retrouve particulièrement bien protégé par sa coquille très épaisse et d'un diamètre tel qu'elle n'offre aucune prise aux pinces du crabe.



Figure 10 : *Rapana venosa* adulte et gros crabe vert *Carcinus maenas* en bac. Le *Rapana* (immobile mais actif : pied sorti et siphon étendus) ne semble pas perturbé par la présence du crabe vert.

1.2.9. Biotopes préférés

En baie de Chesapeake *Rapana venosa* se rencontre de -5 à -20 m sur des fonds sableux, coquilliers ou vaseux, à des salinités de 18 à 28 ‰ (Mann *et al.*, 2002). En Baie de Quiberon, on le trouve principalement sur les fonds sableux proches de l'anse du Pô à une profondeur de -5 m à -10 m (Camus, 2001). En Turquie, les Rapanas sont pêchés sur des fond de 20-30 m à l'entrée du Bosphore (Güven *et al.*, 1999), mais se répartissent en fait entre -1 et -100m (Onat et Topcuoğlu, 1999). Dans son aire de distribution originelle, *R. venosa* supporte des variations de température importantes (4 à 27°C en Corée). Selon Mann *et al.* (2002), il faut situer le maximum de tolérance thermique entre 27°C et 35°C (maximum observé à Hong Kong où *Rapana venosa* est remplacé par *Rapana bezoar*). En Mer Noire, lieu de sa première apparition en Europe, La température varie de 7 à 24°C et la salinité de 25 à 32 ‰.

En Baie de Quiberon, les conditions de milieu sont plus proches de celles de la Mer Noire avec des valeurs médianes de température évoluant (sur 10 ans de 1992 à 2001) de 9°C en février à 18,5°C en août (Figure 15). Les valeurs extrêmes rencontrées sont de 3,5°C en janvier 1997 et de plus de 21°C en août 1995, 1997 et 2001. Pour la salinité, les valeurs médianes décennales varient entre 31,5 ‰ en janvier et 34,5 ‰ en août avec des extrêmes enregistrés de 23,5 ‰ en hiver 1994 et plus de 35,5 ‰ en été 1992, 1993, 1995 et 2001.

1.2.10. Extension géographique de l'espèce

Plusieurs publications font état de la présence de *Rapana venosa* en différents points du monde, que ce soit dans son aire d'origine en Extrême Orient ou dans d'autres parties du monde où il a été introduit accidentellement. Parmi ces dernières, il y a celles où l'implantation est confirmée, notamment par la présence de populations en expansion, et celles où les observations ont été exceptionnelles et souvent uniques.

1.2.10.1. Implantations confirmées

En dehors de son aire d'extension originelle (Mer du Japon, Mer Jaune, Mer de Bohai et Mer de Chine jusqu'à Taiwan) *R. venosa* se retrouve

maintenant bien établi dans diverses régions du monde (Koutsoubas et Voultziadou-Koukoura, 1990 ; Mann *et al.*, 2002 ; Bouget *et al.*, 2001) :

- Mer Noire
- Mer d'Azov
- Mer de Marmara
- Mer Egée
- Nord de la Mer Adriatique (plus les lagunes vénitiennes)
- Baie de Quiberon (France)
- Baie de Chesapeake (USA)
- Baie de Montevideo (Uruguay, Argentine)

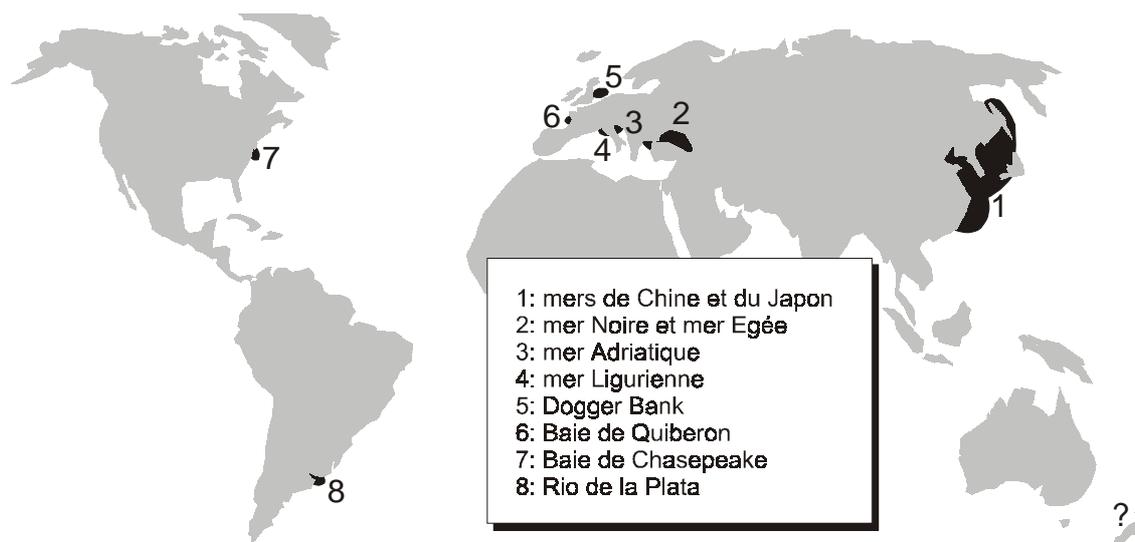


Figure 11 : Implantations de *Rapana venosa* dans le monde

Les dernières observations rapportées par les Uruguayens et les Argentins montrent que l'espèce se développe considérablement le long des côtes uruguayennes, de Montevideo à Punta del Este (Mann *et al.*, 2002). Des pontes sont même retrouvées sur les plages après les coups de vent.

A noter que près de Bouin en Vendée, un *Rapana venosa* a été trouvé en avril 2002 dans un race-way, par le nouveau propriétaire d'un ancien établissement conchylicole spécialisé dans le commerce des coquillages et particulièrement des palourdes. La confirmation de l'espèce a été faite par le SMIDAP¹. Une enquête est en cours pour essayer de

¹ Syndicat Mixte pour le Développement de l'Aquaculture dans les Pays de la Loire

comprendre pourquoi ce *Rapana* est arrivé dans cet endroit, mais l'ancienne activité de cet établissement est déjà un début de réponse. A ce sujet, il est bon de rappeler qu'un importateur de palourdes dont l'établissement est situé dans l'Anse du Pô dans le nord de la Baie de Quiberon, a admis, lors d'une enquête administrative en 2001, que quelques sacs de palourdes étaient précédemment arrivés d'Italie « lestés » avec des *Rapanas*. Or *Rapana venosa* est parfaitement implanté dans les lagunes et canaux de Venise d'où provient la majeure partie des palourdes d'Italie. Cette voie d'introduction des *Rapanas* en France semble être à l'heure actuelle la plus probable.

1.2.10.2. Implantations non confirmées

R. venosa a également été observé dans d'autres régions du monde sans que la preuve de l'installation d'une population locale ait pu être apportée :

- Baie de Willapa, Etat de Washington (USA) : quelques individus collectés depuis 1952, peut être importés avec du naissain d'huîtres du Japon, mais les eaux seraient trop froides pour la reproduction de l'espèce.
- Mer Ligurienne, près de l'île d'Elbe : Un seul spécimen capturé.
- Mer du Nord (Dogger Bank), un seul individu capturé en 1992, mais il pourrait s'agir d'une mauvaise identification.
- Nouvelle Zélande : une seule coquille vide trouvée. Il est vraisemblable qu'il s'agit d'une coquille rejetée par un navire de pêche asiatique. Spencer et Willan (1995) estiment donc que l'espèce n'est pas implantée en Nouvelle Zélande.

2. Observations sur *Rapana venosa* en 2001

2.1. Introduction

Fin juin 2001, la découverte par un ostréiculteur de la Baie de Quiberon d'une ponte de *Rapana venosa* et d'une femelle, probablement à l'origine de la ponte, sur un cadre de captage d'huîtres plates près de l'Anse du Pô, nous a permis d'effectuer quelques observations et de réaliser une expérimentation sur la biologie de la reproduction de cette espèce.

Si l'on admet qu'il n'y a pas eu d'introduction de nouveau *Rapana* depuis 2000, la découverte de cette ponte sous-entend plusieurs choses :

- les adultes sont capables d'effectuer une maturation complète de la gonade dans les conditions hydrologiques (température, salinité) régnant en Baie de Quiberon,
- il y a suffisamment d'adultes des 2 sexes dans le milieu pour que ceux-ci se rencontrent et s'accouplent,
- la reproduction va au moins jusqu'à la fécondation et la ponte des oothèques renfermant les larves.

Cependant, au moment de la découverte des oothèques, nous ne savions pas si les larves pouvaient éclore dans les conditions de température moyenne observées en Baie de Quiberon en été.

2.2. Influence de la température sur l'éclosion des larves

2.2.1. Introduction

Les observations effectuées dans la zone d'origine et dans les secteurs où *Rapana venosa* a été introduit montre que cette espèce est très tolérante aux variations de salinité. Mann et Harding (2000a) rapportent qu'en Mer Noire, *Rapana venosa* se retrouve à des salinités de 25 à 32 ‰. En Mer d'Azov, son extension semblait limitée par l'isohaline 12 ‰. En Baie de Chesapeake, des individus ont été capturés dans des estuaires où la salinité descend jusqu'à 16 ‰ en hiver.



Les conditions de salinité en Baie de Quiberon sont beaucoup plus stables qu'en Baie de Chesapeake (Figure 12), et la salinité descend rarement en dessous de 25 ‰. La Baie de Quiberon est donc très proche des conditions de salinité observées en Mer Noire, avec un maximum légèrement supérieur (35 contre 32 ‰).

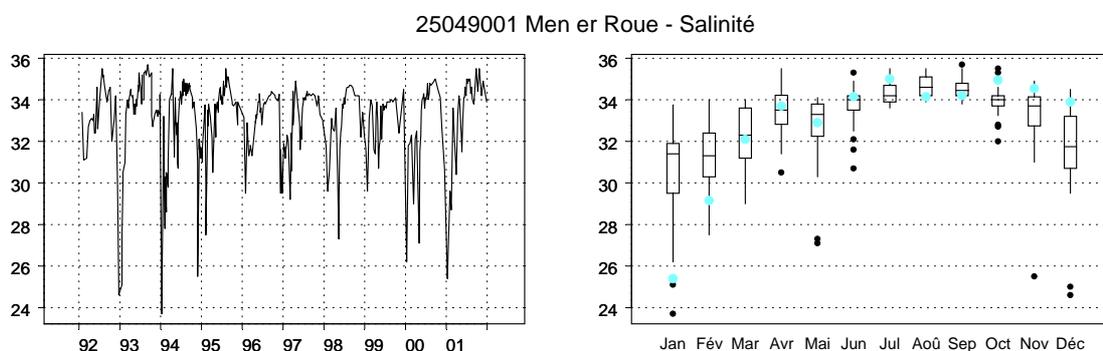


Figure 12 : Variation de la salinité sur le secteur de Men er Roué, dans le nord-ouest de la Baie de Quiberon, sur la période 1992-2001. A gauche, variations inter-annuelles ; à droite, moyenne mensuelle sur la période considérée ; points bleus : valeurs 2001 (données Ifremer/DEL La Trinité).

Nous nous sommes donc plutôt attachés à observer l'influence de la **température** de l'eau sur la maturation et l'éclosion des larves. Nous avons cherché à voir si les températures entourant les maximums observés couramment en été en Baie de Quiberon (20-21°C) étaient propices à l'éclosion des larves, ce qui à priori semble le cas si l'on considère les observations de Cesari et Mizzan (1993) sur des *Rapanas* en captivité : accouplement à partir de 18°C et ponte entre 18 et 23°C.

2.2.2. Matériel et méthode

Le 2 août 2001, la quatrième ponte au laboratoire (167 oothèques fixées entre le 28 et le 30 juillet, *cf.* p. 29) de la femelle rapportée fin juin et placée dans un bac de 4 m³, a été délicatement décollée du support (le fond du bac) avec un racloir pour éviter d'endommager les oothèques.

Une partie des oothèques a été répartie dans 3 bacs de 50 litres à raison de 40 oothèques par bac. Ces bacs étaient placés dans une petite salle thermostatée à 18°C. Deux des bacs étaient pourvus de thermoplongeurs réglés à 20 et 22°C (Figure 13).

Ce système a permis d'obtenir 3 bacs d'eau de mer à réglage de température constante de 18, 20 et 22°C. L'eau des bac était oxygénée par des bulleurs alimentés par un compresseur commun. La température était vérifiée manuellement chaque matin et chaque soir avec un thermomètre précis au 1/10^{ème} de degré. La régulation fonctionnait correctement et les températures sont toujours restées dans une fourchette égale à T +/- 0,3°C.

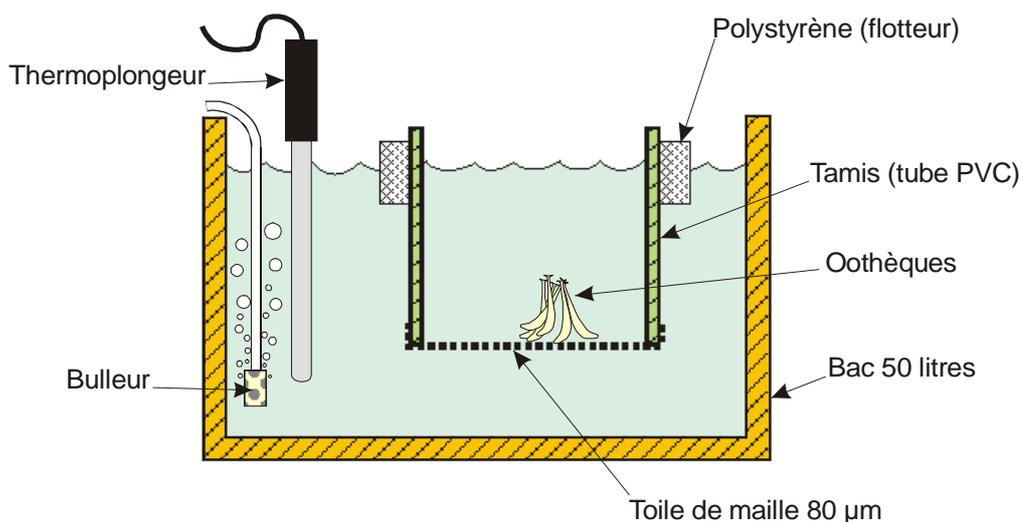


Figure 13 : Schéma de principe du système expérimental utilisé (les différents objets ne sont pas à la même échelle).

Lorsque les oothèques ont commencé à prendre la couleur noire caractéristique précédant l'éclosion (Figure 14), elles ont été



Figure 14: Oothèques peu avant l'éclosion.

rassemblées dans des petits tamis flottants ($\text{\O}15$ cm) à maille de $80 \mu\text{m}$ disposés dans chaque bac, afin d'éviter la dispersion des larves dans le bac après l'éclosion (Figure 13).

Bien que nous n'ayons pas prévu au départ de poursuivre l'expérience au delà de l'éclosion des larves, l'opportunité d'obtenir du phytoplancton grâce à M. Maugand (écloserie de Kerners), nous a incité à essayer d'amener ces larves jusqu'à la métamorphose, c'est à dire jusqu'à la phase benthique.

Après éclosion, les larves ont donc été nourries avec un mélange de 2 espèces phytoplanctoniques (*Isochrysis* sp, *Tetraselmis* sp.) que nous avons réussi à conserver quelques jours au laboratoire (celui-ci n'est malheureusement plus équipé pour produire du phytoplancton)

2.2.3. Résultats et discussion

Les premières éclosions ont commencé le 31 août, 27 jours après le début de l'expérience, soit **32** jours environ (la ponte s'était étalée sur plus de 2 jours) après la ponte des oothèques. Les premières larves sont apparues dans le bac à 22°C , puis le lendemain dans le bac à 20°C . Par contre, les larves du bac à 18°C n'ont commencé à éclore qu'à partir du 15 septembre, soit **47** jours après la ponte. Les éclosions ne sont pas synchrones pour l'ensemble des oothèques et s'étalent sur plusieurs jours. Le 2 septembre, soit 2 jours après le début des éclosions, la majorité des larves des bacs à 20 et 22°C avaient éclos (plus des $2/3$ des oothèques étaient vides ou presque vides). Quelques oothèques, de couleur verdâtre, contenaient des larves mortes et certaines, bien que contenant des larves matures bien colorées et nageant vigoureusement, ne se sont pas ouvertes pour laisser échapper les larves. Les dernières larves des bacs à 20 et 22°C ont éclos 8 jours après les premières. Nous n'avons pas noté la date d'éclosion des dernières larves du bac à 18°C .

Les larves écloses apparaissent à l'œil nu sous forme de petit point gris noir s'échappant par le pore apical des oothèques, et nageant vigoureusement dans la colonne d'eau (Figure 19). La majeure partie des larves reste cependant près du fond du tamis. Certaines larves restent attachées entre elles comme par un fil invisible. Au microscope, on peut voir qu'elles apparaissent plus ou moins englobées dans une sorte de mucus transparent.

Nous n'avons pas pu maintenir ces larves en vie au delà d'une dizaine de jours ; les bacs ont été très vite contaminés par une prolifération de

nombreuses bactéries, flagellés et ciliés, et malgré des changements d'eau fréquents, toutes les larves sont mortes avant la métamorphose. Les conditions idéales auraient été d'avoir un système de quarantaine permettant de travailler avec un circuit fermé autorisant un renouvellement constant de l'eau, et un apport de phytoplancton frais, réguliers.

Cette expérience a cependant prouvé que dans les conditions de température existant en Baie de Quiberon en été (Figure 15 et Figure 17), les larves contenues dans les oothèques pondues par *Rapana venosa* peuvent éclore.

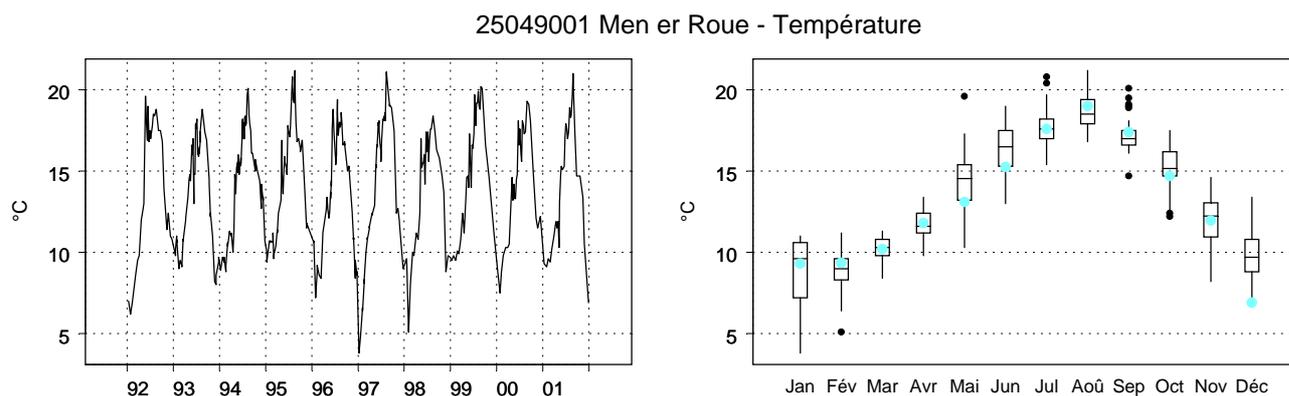


Figure 15 : Variation de la température enregistrée à Men er Roué (partie nord-ouest de la Baie de Quiberon) sur la période 1992-2001. A gauche, variations inter-annuelles ; à droite, moyennes mensuelles sur la période considérée ; en bleu, valeurs 2001 (données Ifremer/DEL La Trinité).

Chukchin, 1984 (in Mann et Harding, 2000a) note que les *Rapana* de Mer noire se reproduisent de juillet à septembre, ce qui correspond à une fourchette de température de 19 à 25°C. Dans l'aire d'origine de *Rapana venosa*, les températures maximales observées sont en général plus élevées : 21 °C en juin et 26-27°C en août en Corée (Chung *et al.*, 2002). Ces températures sont très proches de celles observées en Baie de Chesapeake, mais sont supérieures à celles observées en Baie de Quiberon, particulièrement sur le fond (Figure 16).

On peut donc se demander si les larves écloses à priori sans problème à 18-20 °C pourraient néanmoins parvenir jusqu'au stade de la

métamorphose. C'est probable si l'on considère que les températures en Baie de Quiberon sont en dessous mais très proches de celles observées en Mer Noire, où la prolifération de l'espèce et les dégâts qu'elle a occasionné montrent qu'elle s'est particulièrement bien adaptée. Par ailleurs, les larves relâchées et évoluant près de la côte (près de l'Anse du Pô où ont été trouvés la plupart des Rapanas) ont également plus de chance d'atteindre la métamorphose car les températures sont toujours plus élevées qu'au milieu de la Baie, particulièrement sur le fond.

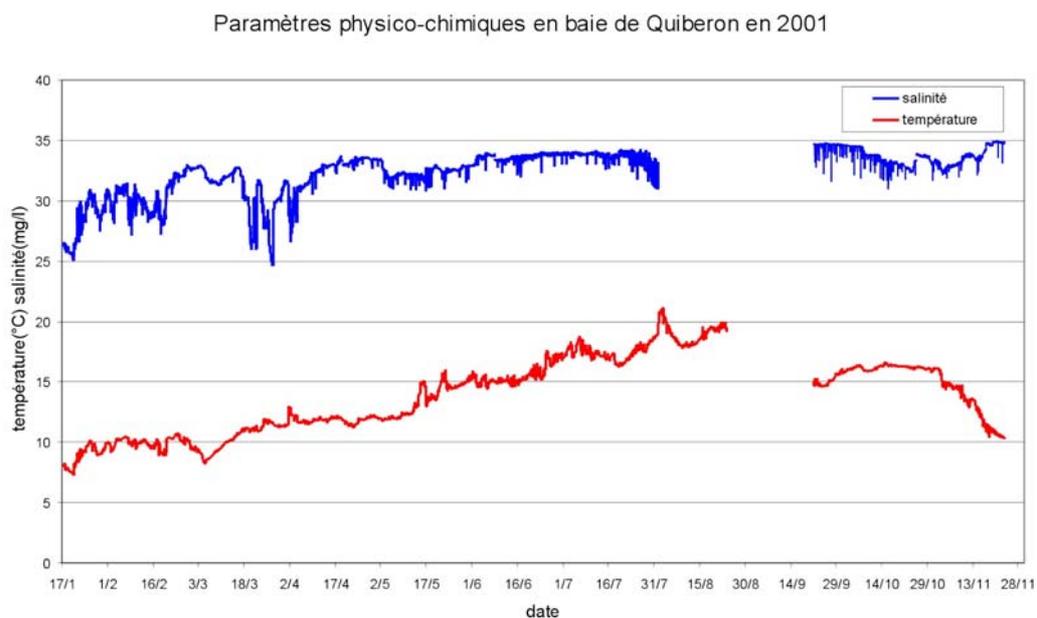


Figure 16 : salinité et température **près du fond** sur le point de Men er Roué en Baie de Quiberon.

Ces résultats montrent également que les larves de *Rapana venosa* pourraient éclore dans les conditions de températures rencontrées dans le Golfe du Morbihan (Figure 17), si des pontes étaient accidentellement introduites dans ce secteur. Les températures y sont en effet supérieures à la Baie de Quiberon en été.

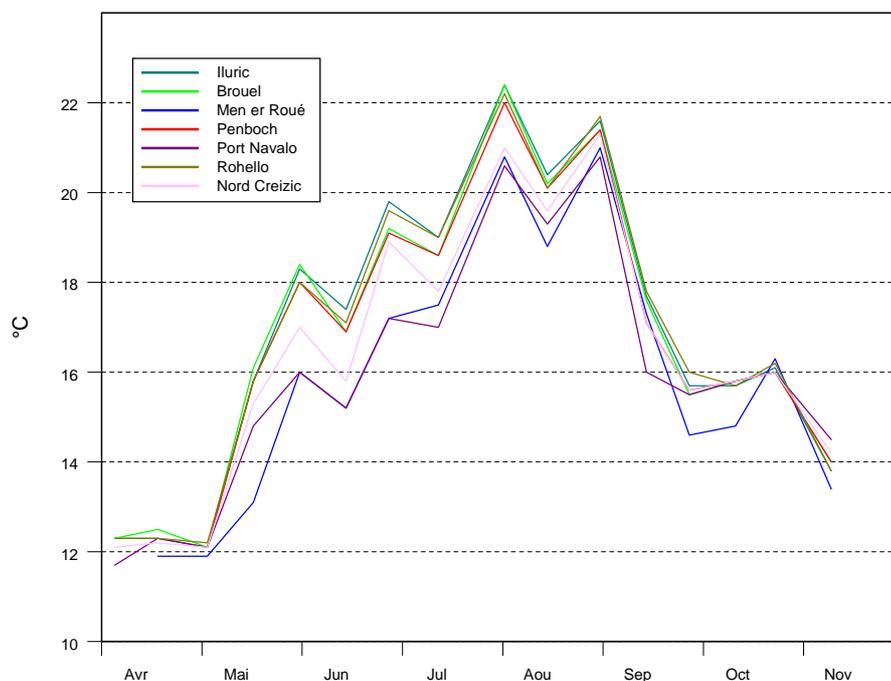


Figure 17 : Variations annuelles de températures en Baie de Quiberon (point « Men er Roué » : courbe en bleu) et dans différents secteurs du Golfe du Morbihan en 2001 (Données Ifremer/DEL La Trinité).

S'il a fallu respectivement 32 et 33 jours à température constante de 22 et 20°C pour obtenir l'éclosion des premières larves, à 18°C la maturation est plus lente et il faut 47 jours (2 semaines de plus) avant que les premières larves ne s'échappent des oothèques. Ces durées sont largement supérieures à celles rapportées par ailleurs :

- 14 jours à 18-23°C en bassin, en Italie (Cesari et Mizzan, 1993)
- 17 jours à 18,3-20,4°C et 15 à 17 jours à 20°C en Corée (Chung *et al.*, 1993, 2002)
- 26 jours à 20-22°C en Mer Noire (Chukchin, 1984, in Mann et Harding, 2000a))

Nous n'avons pas d'explication à cette différence. Nous avons par contre noté que les oothèques conservées à température ambiante, donc non régulée, dans la salle humide de la station avaient commencé à éclore (Figure 18) :

- 37 jours après la ponte du 14/7/2001 (température moyenne sur la période : 19,8°C)
- 40 jours après la ponte du 30/7/2001 (température moyenne sur la période : 20,2°C)

Ces dernières observations sont plus en accord avec celles de notre expérimentation dans la salle thermorégulée et les observations de Mann et Harding (2000b) qui notent une période d'incubation de 18 à 45 jours aux USA, mais sans préciser les conditions de température. On notera que la température du bac de stockage de la salle humide a évolué entre 18 et 22,5°C environ durant la période d'incubation des oothèques, encadrant donc les températures utilisées dans l'expérimentation avec les bacs à température constante (ainsi que celles de la Baie de Quiberon).

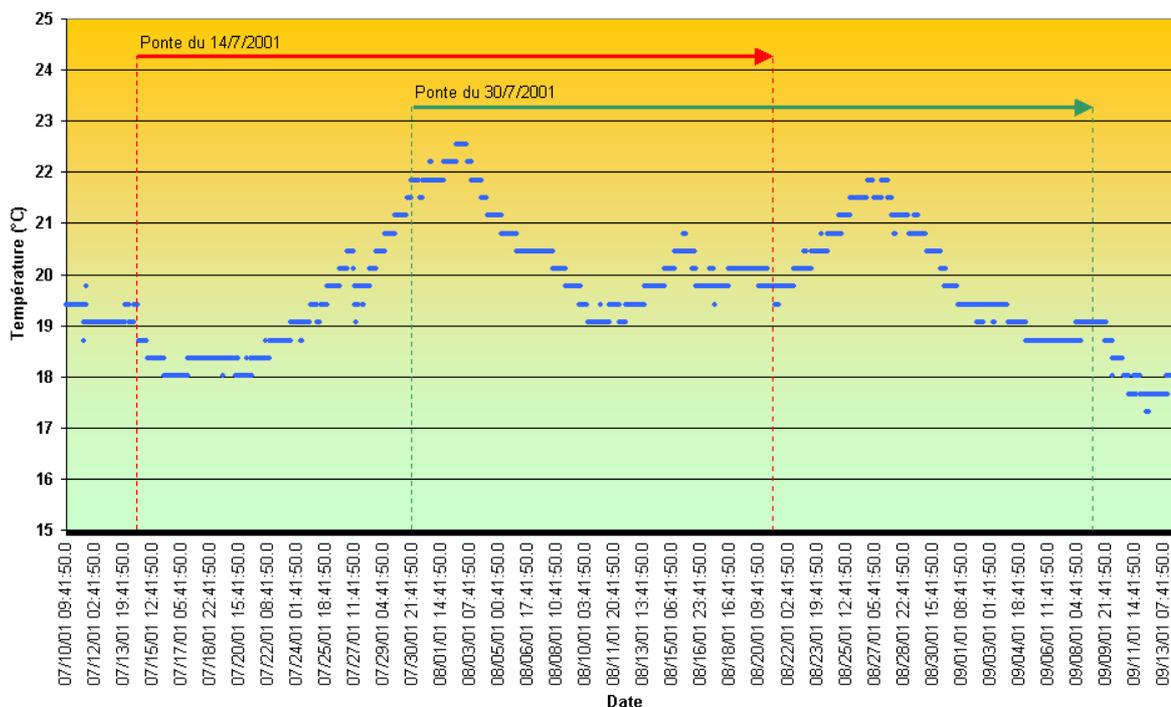


Figure 18 : Evolution de la température dans le bac de stockage des oothèques dans la salle humide, et durée d'incubation de 2 pontes avant le début d'éclosion des larves (température prise en continu toutes les 10 minutes).



2.2.4. Conclusions

Dans les conditions de température régnant en Baie de Quiberon en été (de 18 à 22°C maximum dans la masse d'eau), les larves des oothèques pondues par *Rapana venosa* sont capables d'éclore. La durée d'incubation des larves apparaît inversement proportionnelle à la température. Dans cette expérimentation, nous avons également pu observer que la maturation n'est pas synchrone pour toutes les oothèques d'une même ponte, et qu'à 20 et 22°C, les éclosions durent 7 à 8 jours. Un certain nombre de larves n'évoluent pas jusqu'à l'éclosion et d'autres, prêtes à éclore, ne peuvent pas s'échapper de certaines oothèques.

Cependant, nous ne savons pas si les larves écloses peuvent survivre jusqu'à la métamorphose, particulièrement dans les conditions de température régnant près du fond de la Baie.

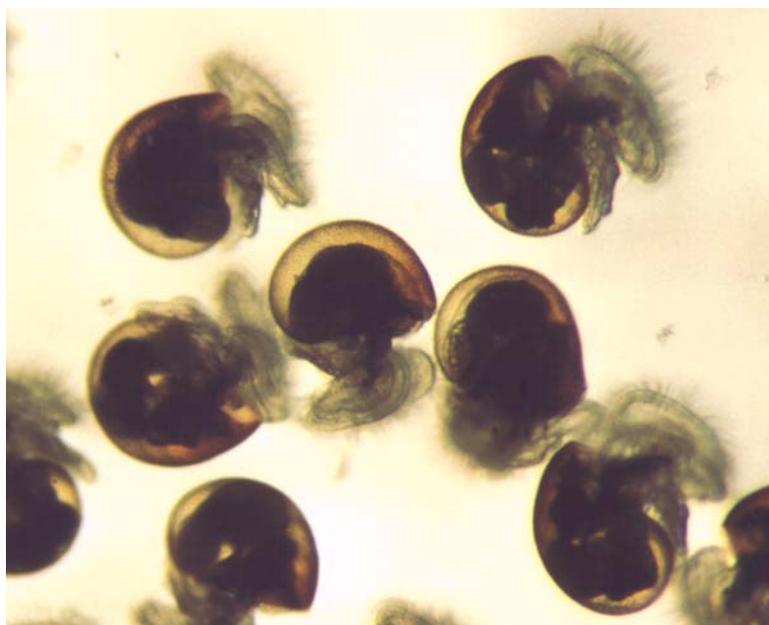


Figure 19 : Larves de *Rapana venosa* nageant activement (on remarque le velum cilié caractéristique des larves véligères de mollusques, et la coquille déjà bien formée avec un tour $\frac{1}{4}$ de spire environ). Taille de la coquille : 400 μm .

2.3. Observations sur les pontes

Les pontes et les éclosions de larves obtenues au laboratoire nous ont permis de procéder à quelques observations macroscopiques et microscopiques.

2.3.1. Les oothèques

La femelle rapportée en juillet 2001 a été déposée dans un des grands bacs de stockage de la salle humide de la station, où étaient également gardés 3 autres *Rapanas*. Elle s'est accouplée 2 fois, le 19 juillet et le 30 juillet. Les accouplements semblent avoir duré respectivement 4 jours et 3 jours (mais nous ne savons pas si les accouplements se poursuivaient la nuit). Cette femelle a également pondu 5 fois entre le 14 juillet et le 5 août :

- 114 oothèques du 14 au 16 juillet
- 30 oothèques le 18 juillet
- 140 oothèques du 25 au 27 juillet
- 167 oothèques du 28 au 30 juillet
- 291 oothèques du 3 au 6 août

Au total, elle aura pondu 742 oothèques en captivité, sans compter la (ou les) ponte(s) en milieu naturel avant capture. Seules 8 oothèques ont pu être rapportées par le professionnel qui a trouvé ce *Rapana*, mais il est probable qu'il y en avait beaucoup plus au vu des pontes observées en captivité.

Si l'on considère une moyenne de 800 larves minimum par oothèque (Chung *et al.*, 2002), cela donne 600.000 larves pour les 750 oothèques pondues. Même s'il est probable que toutes les larves n'éclosent pas (80% seulement selon Chung *et al.*, 2002) et que la mortalité soit forte avant la métamorphose, le nombre de survivant doit être important. A titre d'hypothèse, on peut retenir une mortalité de 99% jusqu'à la métamorphose et 90% la première année : il resterait donc 6000 jeunes *Rapanas* survivants à la métamorphose et encore 600 individus à 1 an, c'est à dire à une taille (environ 7 cm) où ils ne craignent plus grand chose de la part des prédateurs potentiels.

Les oothèques ont une forme et une taille (3 à 3,5 cm) caractéristiques. On ne peut pas les confondre avec les pontes d'autres Muricidae du littoral Atlantique. Légèrement arquées, elles sont fixées sur le substrat par un fin pédoncule plus ou moins aplati dont la base s'élargit fortement pour bien couvrir et se coller sur le support. Les oothèques, de section circulaire, s'évasent progressivement jusqu'au 9/10^e de la longueur puis se rétrécissent ensuite, avec une courbure plus marquée, en arrivant près de l'apex ; la section devient alors grossièrement triangulaire (Figure 20).



Figure 20 : Oothèque de *Rapana venosa*. A gauche, oothèques pondues au laboratoire : on distingue très bien les larves jaune pâle nageant à l'intérieur. A droite, extrémité des oothèques récupérées en milieu naturel. Observer le pore apical par lequel s'échapperont les larves à l'éclosion.

Les oothèques sont de couleur blanc crème à jaunâtre au moment de la ponte, puis foncent progressivement au fur et à mesure de la maturation des larves pour devenir gris foncé peu avant la ponte. L'oothèque elle-même est en fait translucide et incolore ; sa coloration est donnée par la couleur des larves à l'intérieur, à proximité de la paroi. Celle-ci est souple et peut donc s'écraser, voire se déchirer facilement. En captivité, nous avons pu observer que les crabes verts (*Carcinus maenas*)

pouvaient faire de gros dégâts sur les pontes de *Rapana*. Ainsi, sur la ponte du 25 juillet, nous avons pu observer 22 jours après la ponte que plus de 30 oothèques sur 140 avaient été déchirées et probablement consommées par les crabes.

Une semaine environ après la ponte, on peut déjà distinguer les larves, de couleur jaunâtre, nager à l'intérieur des oothèques (Figure 20). Elles se colorent progressivement, et peu avant l'éclosion il est facile de les voir nager à l'œil nu (Figure 21 à gauche). L'oothèque se termine par un fin petit opercule chitineux transparent de moins de 1 mm de diamètre appelé bouchon muqueux (Figure 21 à droite). Sous la loupe binoculaire on peut parfois très bien distinguer, par transparence, les larves nageant à proximité de l'opercule, peu avant l'éclosion.



Figure 21 : A gauche, oothèque de *Rapana venosa* éclairée par transparence en fond noir et par fibres épiscopiques : on distingue très bien les larves pédivéligères nageuses sous forme de points brunâtres. A droite, extrémité de l'oothèque avec le pore apical muni de son opercule transparent.

2.3.2. Les larves

Si l'on ouvre une oothèque 3 à 4 jours après la ponte, on peut observer les larves au stade gastrula. A cet âge, aucune des structures de la larve (velum, pied, coquille) n'est encore apparue.

Les larves ont grossièrement la forme d'un grain de maïs et mesurent $250 \times 230 \mu\text{m}$ (Figure 22), ce qui correspond parfaitement à la taille des larves mesurées en Corée (Chung *et al.*, 2002). Elles sont englobées dans une sorte de mucilage transparent.



Figure 22 : Larves de *Rapana venosa* au stade gastrula 3 à 4 jours après la ponte (taille : $250 \mu\text{m}$).

Si l'on récupère les larves après éclosion (elles mesurent alors $400 \mu\text{m}$ environ dans leur plus grande longueur de coquille) et les déposons dans un verre de montre contenant de l'eau de mer sous une loupe binoculaire, on observe que les larves nagent continuellement, grâce à la ciliature de leur velum bilobé (Figure 23). Leur vitesse de déplacement ne facilite pas l'observation et encore moins la mise au point et la prise de document photographiques : l'utilisation du flash est impérative pour fixer le mouvement.

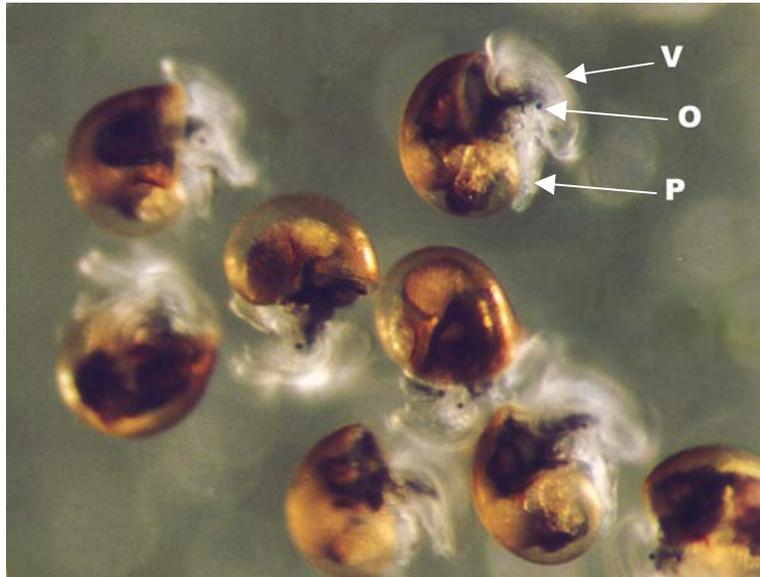


Figure 23 : Larves de *Rapana venosa* écloses. On peut observer le velum (V) bilobé, l'un des 2 yeux (O) à la base du velum et le pied (P) portant l'opercule rabattu sur la coquille.



Figure 24 : Larves de *Rapana venosa* sorties de l'eau et disposées sur la paroi d'une oothèque. On observe que la coquille commence à être colorée, particulièrement près du pavillon où elle apparaît brun rougeâtre. Noter le corps et le velum entièrement rétractés à l'intérieur de la coquille et, à gauche, une coquille qui semble vide (flèche).

On remarque qu'à la moindre perturbation de l'eau ou si nous sortons les larves de l'eau, les parties molles (velum et pied) se rétractent complètement à l'intérieur de la coquille (Figure 24).

On observe, très rarement, des larves n'ayant pas effectué la torsion à 180° de la masse viscérale, caractéristique des Gastéropodes Prosobranch. La coquille ressemble alors à un cône allongé, arrondi à son extrémité. Le corps n'occupe que la partie proche du pavillon. Le velum est fonctionnel, bien qu'il nous ait paru plus petit que chez les larves normales. Nous ne savons pas si ces larves sont viables et capables de survivre jusqu'à la métamorphose. Elles sont en tous cas beaucoup moins actives que les autres.

2.3.3. Anatomie des larves

L'anatomie des larves de *Rapana venosa* est caractéristique des larves véligères de Gastéropodes Prosobranches marins (Purchon, 1977 ; Martoja, 1995).

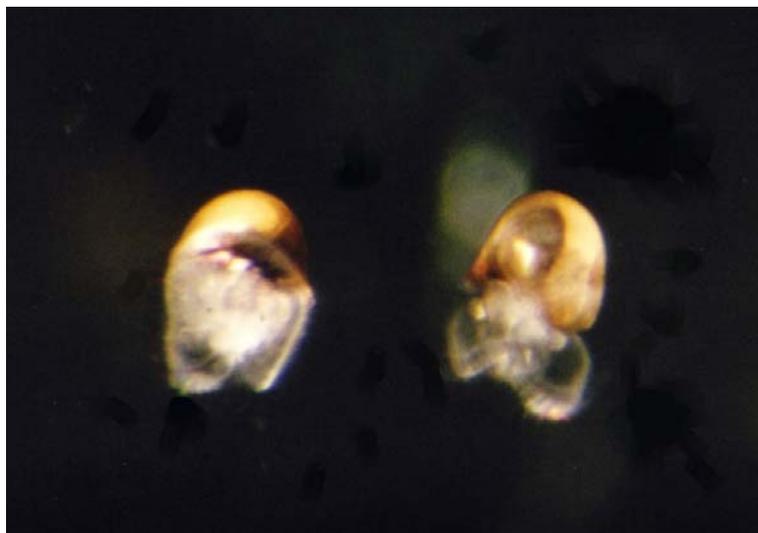


Figure 25 : Deux larves de *Rapana venosa*. Celle de gauche est vue en position antéro-ventrale et celle de droite en position postéro-dorsale. On remarque le lobe droit du velum légèrement plus grand et on distingue, à travers le velum, les 2 yeux entourant la bouche sur la larve de gauche.

La larve a déjà la forme d'un petit gastéropode avec la coquille bien visible possédant un enroulement de 1 tour $\frac{1}{4}$ à l'éclosion. La coquille est encore transparente mais déjà légèrement colorée en brun rougeâtre, particulièrement près du pavillon (Figure 23). L'opercule est présent mais difficile à observer car transparent et incolore. Il est attaché au pied qui se rabat contre la face ventrale de la coquille lorsque le velum bilobé est complètement étendu. Le lobe droit du velum apparaît légèrement plus grand que le gauche (Figure 25). On distingue très bien 2 yeux à la base du velum, entourant la bouche. On peut apercevoir par transparence à travers la coquille légèrement colorée en brun, l'œsophage, l'estomac, la glande digestive, le reste de la masse viscérale semblant contenir des cellules de réserve, le rectum et le rein coloré en brun noir.

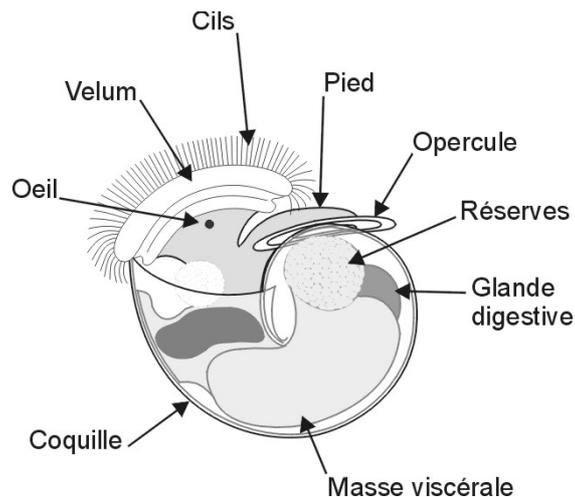


Figure 26 : Schéma simplifié d'une larve de *Rapana venosa* en vue latérale droite, dans la position de nage, velum tourné vers le haut.

Après un jour d'alimentation avec du phytoplancton, la glande digestive apparaît colorée en brun verdâtre. A droite de la bouche on peut distinguer une sorte de petite trompe et un peu en arrière et à l'extérieur des yeux, de part et d'autre de la bouche, deux masses globuleuses dont nous ne connaissons pas la fonction (statocystes ?). La Figure 26 schématise l'organisation de la larve de *Rapana venosa*.

Au fur et à mesure de la croissance de la larve, chaque lobe du velum devient lui-même bilobé et la coquille se colore de plus en plus en brun rougeâtre.

3. Conclusions générales

Les différents travaux récemment effectués sur *Rapana venosa* dans le monde montre que cette espèce prolifère dans presque tous les secteurs où elle a été introduite accidentellement. Son impact par prédation sur les gisements de coquillages locaux est avéré en Mer Noire et, dans une moindre mesure, en Baie de Chesapeake où son introduction est récente.

Certains pays ont su s'adapter à cette prolifération en profitant de la demande des marchés d'Extrême Orient où la chair de *Rapana* est recherchée. *Rapana venosa* représente ainsi actuellement la base d'une activité de pêche importante dans quelques pays du pourtour de la Mer Noire, de la Géorgie jusqu'à la Turquie. L'exportation vers l'Extrême Orient est le principal débouché commercial du *Rapana*, mais sa valeur à l'exportation est faible et attirerait probablement peu les pêcheurs des pays d'Europe de l'Ouest si cette espèce proliférait sur nos côtes. Certains pays de la Mer Noire développent timidement sa consommation sur place (Bulgarie, Ukraine, Roumanie), mais cela sous-entend un bouleversement des habitudes alimentaires, toujours très long à imposer.

Les observations en 2001 (confirmées en 2002) ont montré que *Rapana venosa* était capable d'initier au moins le début de sa reproduction en Baie de Quiberon. Les expérimentations au laboratoire ont montré que la maturation des pontes s'effectue correctement jusqu'à la libération des larves véligères, dans les conditions de température moyennes régnant normalement l'été dans la Baie. Cependant, nous ne savons pas encore si les larves évolueraient jusqu'à la métamorphose en milieu naturel. Mais cette probabilité nous paraît forte, surtout près de la côte où les températures sont plus élevées que dans la Baie elle-même, notamment en profondeur. La réussite des premières phases du processus de reproduction (maturation sexuelle, accouplement, pontes d'oothèques), semble en tout cas prouver que cette espèce s'est acclimatée aux conditions hydrologiques de la Baie de Quiberon.



4. Bibliographie

- Anonyme, 1996. Marine Aquaculture in the Black Sea Region : Current status and Development Options. United Nations Publications. Black Sea Environmental Series, Vol. 2, 239 p.
- Anonyme, 1999. *Rapana venosa* : un redoutable prédateur de bivalves. Le Marin n° 2732, novembre 1999, 1p.
- Anonyme, 2001. Fisheries Policy Study - Bulgaria. Rapport de Megapesca, Alfeizerão, Portugal, 57 p.
- Bouget J-F., P. Camus et J-P. Joly, 2001. *Ocenebrellus inornatus* (Recluz, 1851) et *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846), deux nouveaux gastéropodes introduits en Baie de Quiberon. Contrat SRC Bretagne Sud / Ifremer n° 01/2.210 261. Rapport du laboratoire DRV-RA-LCB / 01-02, 22 p.
- Camus P., 2001. L'exotique globe-trotter : *Rapana venosa*. La vigie, avril 2001, 3-9
- Carriker M. R. et G. L. Gruber, 1999. Uniqueness of the Gastropod accessory boring organ (ABO) : Comparative biology, an update. Journal of Shellfish Research, Vol. 18, n°2, 579-595.
- Cesari P. et L. Mizzan, 1993. Osservazioni su *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in cattività (Gastropoda, Muricidae, Thaidinae). Boll. Mus. civ. St. nat. Venezia, Vol. 42, 9-21.
- Chung E. Y., S. Y. Kim et Y. G. Kim, 1993. Reproductive Ecology of the purple shell, *Rapana venosa* (Gastropoda : Muricidae), with special reference to the reproductive cycle, deposition of egg capsules and hatching of larvae. Korean Journal of Malacology, Vol. 9, n°2, 25-38
- Chung E. Y., S. Y. Kim, K.H. Park, et G.M. Park, 2002. Sexual maturation, spawning and deposition of the egg capsules of the female purple shell, *Rapana venosa* (Gastropoda : Muricidae). Malacologia, Vol. 44, n°2, 241-257.
- Galil B. S., 2000. A sea under siege – alien species in the Mediterranean. Biological invasions, Vol. 2, 177-186.
- Garcia-Meunier P. (coordinateur), C. Martel, P.G. Sauriau, S. Robert, O. Lemoine et P. Gouletquer, 2002. Etude d'une population invasive de bigorneaux perceurs (*Ocenebrellus inornatus*) dans le bassin de Marennes Oléron : Caractérisation génétique, compétition spatiale et trophique avec les taxons indigènes,

- gestion du risque dans les écosystèmes conchylicoles. Crema L'Houmeau, Ifremer LCPC, Université de La Rochelle LBEM. Rapport de contrat au Conseil Général de Charente-Maritime : Etat d'avancement des travaux, première année mars 2001-mars 2002, 36 p.
- Gouilletquer P., 1999. National report for France. International Council for the Exploration of the Sea (ICES) : Working Group on Introduction and transfers of Marine Organisms ? Conwy, U.K., April 1999, 14-16.
- Güven K. C., Z. Yacizi , S. Akinci et E. Okus, 1999. Fatty acids and sterols of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846). Journal of Shellfish Research, Vol. 18, n°2, 601-604.
- Harbo R., 1997. Shell and shellfish of the Pacific Northwest. Harbour Publishing, Madeira Park, BC, Canada, 270 p.
- Harding J. M. et R. Mann, 1999. Observations on the biology of the Veined Rapa Whelk, *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Chesapeake Bay. Journal of Shellfish Research, Vol. 18, n°1, 9-17.
- Harding J. M. et R. Mann, 2002. Early life history tactics of veined rapa whelks (*Rapana venosa*) in Chesapeake Bay : Blueprint for a successful bioinvasion by stealth. Abstract presented at the 11th International Conference on Aquatic Invasive Species, Washington D.C., February 23-27 2002.
- Koutsoubas D. et E. Voultziadou-Koukoura, 1990. The occurrence of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Gastropoda, Thaididae) in the Aegean Sea. Boll. Malacologico, Vol. 26, n°10-12, 201-204.
- Le Meur J., 2001. Quiberon : le « Rapana », dernier bigorneau apparu. L'ostréiculteur Français, n°142, Janvier-Février 2001.
- Mann R. et J. Harding, 2002a. Rapana Update : An Informal Newsletter, Vol. 9 : Summer/Fall 2002, 3p. (<http://www.vims.edu/mollusc/research/rapaw/rapup.htm>).
- Mann R. et J. Harding, 2002b. Estimation of dispersal and establishment range for the predatory marine gastropod *Rapana venosa* on the U.S. East Coast. Abstract presented at the 11th International Conference on Aquatic Invasive Species, Washington D.C., February 23-27 2002.
- Mann R. et J. M. Harding, 2000a. Invasion of the North American Atlantic coast by a large predatory Asian mollusc. Biological Invasions, Vol. 2 , 7-22.

- Mann R. et J. M. Harding, 2000b. Variability in larval development of veined rapa Whelk *Rapana venosa* from Chesapeake Bay, USA : Implications for ecological success in local habitats. Abstract presented at the 4th International Larval Biology Conference, Santa Cruz, California, June 24-28, 2000.
- Mann R., A. Occhipinti et J. M. Harding, 2002. ICES Special Advisory Report on the Currents Status of Invasions by the Marine Gastropod *Rapana venosa*. Report of the Working Group on Introductions and Transfers of Marine Organisms (WGITMO), Gothenburg, Suède, 20-21 mars 2002. ICES CM 2002/ACME : 06, Ref. E,F, 117-134.
- Martoja M., 1995. Mollusques. Collection « Synthèses », Institut Océanographique, Paris, 167 p.
- Onat B. et S. Topcuoğlu, 1999. A laboratory study of Zn and ¹³⁴Cs depuration by the sea snail (*Rapana venosa*). Journal of Environmental Radioactivity, 46, 201-206.
- Pastorino G., P.E. Penchaszadeh, L. Schejter et C. Bremec, 2000. *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) (Mollusca : Muricidae) : A new Gastropod in South Atlantic waters. Journal of Shellfish Research, Vol. 19, n°2, 897-899.
- Pigeot J., P. Miramand, P. Garcia-Meunier, T. Guyot et M. Séguignes, 2000. Présence d'un nouveau prédateur de l'huître creuse, *Ocenebrellus inornatus* (Recluz, 1851), dans le bassin de marennes-Oléron. C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie, 697-703.
- Purchon R.D., 1977. The Biology of the Mollusca. Second edition, Pergamon Press, 560 p.
- Quayle D. B., 1988. Pacific oyster culture in British Columbia. Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences, Vol. 218, 241 p.
- Savini D., J.M. Harding et R. Mann, 2001. Experimental evaluation of *Rapana venosa* feeding rates preying on the Bivalve *Mercenaria mercenaria* in the Lower Chesapeake Bay, USA. Abstract presented at the 2nd International Conference on Marine Bioinvasions, April 9-11, 2001, New Orleans, LA, USA.
- Seyhan K., 2001. Diel feeding periodicity, gastric emptying, and estimated daily food consumption of *Rapana venosa* in the south eastern Black Sea ecosystem. Joint assemblies of the International Association for Physical Sciences of the Oceans and International Association for Biological Oceanography (IAPSO-IABO), XII

-
- Coloquio Argentino de Oceanografía, Mar del Plata, Argentina, October 21-26 2001, poster session.
- Spencer H. G. et R. C. Willan, 1995. The fauna of New Zealand : index to the fauna, 3. Mollusca. Introduction, Departement of Zoology, University of Otago, New Zealand, 7p.
- Wang J., Z Wang, G. Yang, X. Wang, X. Tang, Y. Qiu et X. Sun, 1997. Preliminary study on cultivating *Rapana venosa* with raft in the Laizhou Bay. Shandong Fish ; Qilu-Yuye, Vol. 14, n°5, 7-9.
- Ware C., J.M. Harding et R. Mann, 2001. Temporal and spatial variation in egg cases of *Rapana venosa* from Chesapeake Bay. Abstract presented at the 2nd International Conference on Marine Bioinvasions, April 9-11, 2001, New Orleans, LA, USA.
- Westcott E., M. Roger et J. M. Harding, 2001. Reproductive biology of Chesapeake Bay, U.S.A. veined rapa whelk *Rapana venosa*. Abstract presented at the 2nd International Conference on Marine Bioinvasions, April 9-11, 2001, New Orleans, LA, USA.
- Wu Y., 1988. Distribution and shell-weight relation of *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) in the Laizhou Bay. Mar. Sci. – Haiyang-Kexue, n°6, 39-40.

N° RI DRV	DEPARTEMENT	LABORATOIRE	AUTEURS	TITRE	DATE SORTIE	DIFFUSION	NB pages
DRV/RA							
RA-2002-01	RA	Port en Bessin	Ropert M., R. Olivesi	Etat de l'activité mytilicole sur le secteur de Quend- plage (Picardie)	janv		
RA-2002-02	RA	Tahiti	Goyard E., S. Arnaud, V. Vonau, V. Bischoff, O. Mouchel, J. Goguenheim, C. Goarant, D. Pham et AQUACOP	Evaluation de la variabilité génétique de <i>P. stylirostris</i> disponible en Nouvelle-Calédonie	fevrier	libre	18
RA-2002-03	RA	Tahiti	Goyard E., J. Goguenheim, D. Saulnier, O. Mouchel, G. Cuzon et AQUACOP	Compte rendu de l'essai d'importation de variabilité génétique de <i>P. stylirostris</i> à Tahiti	février	libre	36
RA-2002-04	RA	LGP La Tremblade	Cochennec-Laureau N.	Analyse bibliographique: historique de l'huître plate, <i>Ostrea edulis</i> , et la Bonamiose, maladie due au protozoaire <i>Bonamia ostreae</i>	février	libre	48
RA-2002-05	RA	LRPM Palavas-les-Flots	Deslous-Paoli J.M., A. Dosdat, S. Peruzzi	Pisciculture - Environnement : les bases de physique et de biologie marine en soutien à la législation des ICPE en Méditerranée	mars	restreinte	61
RA-2002-06	RA	LCPL Bouin	Haure J., H. Palvadeau, M. Nourry, C. Pénisson et J.L.Y. Martin	Sélection de paramètres physiques pour la régulation et la maîtrise de la distribution de nourriture (<i>Skeletonema costatum</i>) aux coquillages d'intérêt commercial	mars	libre	21
RA-2002-07	RA	LCN Port en Bessin	Cornette F., J.L. Blin, S. Pien, C. Simonne, J. Kopp, O. Richard	REMONOR, résultats 2001	avril	libre	30
RA-2002-08	RA	LCB La Trinité sur Mer	Mazurié J., M. Foucart, A. Langlade, J.F. Bouget, P.G. Fleury, J.P. Joly	Analyse des pratiques, contraintes et performances d'élevage de l'huître creuse <i>Crassostrea gigas</i> , en 2001, sur différentes concessions en eau profonde de la Baie de Quiberon	avril	libre	62



RA-2002-09	RA	RA/Brest	Coordination Jean Barret	Publications 2001 du Département des Ressources Aquacoles	mai	libre	137
RA-RH-2002-10	RA / RH	Crema-L' Houmeau Port en Bessin	Bodoy A., J. Morin	L'exploitation des huîtres en Nouvelle Calédonie. Echantillonnage de stocks naturels exploités, ostréiculture	mai	libre	96
RA-2002-11	RA	LCM Sète	Pichot Y.	Bilan de l'état zoosanitaire des mollusques en Méditerranée française 1988-2001	juillet	libre	35
RA-2002-12	RA	LCPL Bouin	Haure J., B. Ernande, H. Palvadeau, M. Nourry, C. Pénisson et J.L.Y. Martin	Mise en évidence du degré de tolérance de diverses populations d'huîtres <i>Crassostrea gigas</i> vis à vis de transferts multiples dans des écosystèmes de niveaux trophiques différents	août	libre	22
RA-2002-13	RA	LRPM Palavas-les-Flots	Coeurdacier J-L.	Adaptation de la méthode peptide-spot à la recherche de sites, de la protéine RNA2 du nodavirus, reconnu par différents sérums de loup (<i>Dicentrarchus labrax</i>)	octobre	libre	35
RA-2002-14	RA	LCB La Trinité sur mer	Joly J.P., J.F. Bouget, T. Hirata	Le gastéropode prédateur <i>Rapana venosa</i> . Point sur les connaissances et expérimentations au laboratoire	novembre	libre	42

