

Programme LITEAU

La Crépidule : identifier les mécanismes de sa prolifération et caractériser ses effets sur le milieu pour envisager sa gestion

Chantier : Bassin d'Arcachon



Rapport final Liteau 1^{ère} tranche

Août 2002

**Xavier de Montaudouin, Pierre-Guy Sauriau, Peggy Nauleau,
Dorothee Labarraque, Karen Giraud, Julien Tiozzo**

SOMMAIRE

1. Introduction : rappel des tâches dévolues à chacun des partenaires	p. 3
2. Le cadre d'étude : le Bassin d'Arcachon	p. 5
3. Estimation du stock de crépidule	p. 6
4. Productivité des crépidules et compétition intraspécifique	p. 9
5. Impact des crépidules sur la nature des sédiments	p. 13
6. Interactions trophiques entre les crépidules et les huîtres	p. 15
7. Reproduction des crépidules	p. 33
8. Macrofaune benthique associée aux crépidules	p. 37
9. Bilan	p. 48
10. Références bibliographiques	p. 49

1. INTRODUCTION : RAPPEL DES TACHES DEVOLUES A CHACUN DES PARTENAIRES

Les objectifs généraux du programme ont déjà fait l'objet de nombreux documents. Les responsabilités et les tâches dévolues à chaque partenaire sont juste rappelées dans ce tableau synthétique qui faisait office de cahier des charges. En rouge sont précisés les travaux mis en œuvre dans le Bassin d'Arcachon.

	IFREMER <i>(Saint-Brieuc)</i>	IUEM <i>(Brest)</i>	Univ. Bordeaux <i>(Arcachon)</i>	CREMA <i>(Marennes)</i>
Objectif 1 <i>Conditions favorables à la prolifération</i>	Intercomparaison des conditions d'environnement, de la distribution quantitative de la crépidule et de la dynamique de son expansion			
	Analyse des effets des activités de pêche sur la prolifération	Analyse des activités de conchyliculture sur la prolifération		
Objectif 2 <i>Dynamique de prolifération</i>	Modèle numérique spatialisé de dynamique de population	Acquisition de paramètres de dynamique de populations		
Objectif 3 <i>Effets sur le milieu</i>	Intercomparaison des effets de la prolifération sur l'évolution de la nature sédimentaire, l'enrichissement en matière organique et la composition biocénotique des fonds colonisés			
		Rôle de la crépidule dans le contrôle de la production primaire phytoplanctonique		
Objectif 4 <i>Compétition</i>	Compétition spatiale pectinidés / crépidules (expérimentations majeures en rade de Brest)		Compétition trophique huîtres / crépidules (approche expérimentale dans le bassin de Marennes-Oléron)	
Objectif 5 <i>Eradication</i>	Suivi d'une exploitation de type industriel			Efficacité de campagnes d'éradication

Principales techniques et outils mis en oeuvre

IFREMER	<ul style="list-style-type: none"> - Dynamique de population : <i>échantillonnage en plongée, collecteurs artificiels, mesures des paramètres de dynamique</i> - Analyse des conditions de la fixation larvaire (approche expérimentale <i>in vitro</i>) : <i>canal "Hycobenthos" (*)</i> - <i>Modèle démographique spatialisé</i> couplant le <i>modèle hydrodynamique</i> existant et un <i>modèle biologique structuré continu</i> de l'évolution en taille des individus - Effets de la prolifération sur la biodiversité benthique : <i>benne Hamon, vidéo, plongée, analyses granulométriques et de la diversité faunistique</i>
IUEM	<ul style="list-style-type: none"> - Mesure de paramètres de la colonne d'eau et des sédiments (température, salinité, fluorescence, MES, MOP, COP/NOP, pigments chlorophylliens) : <i>sonde CTD SBE19, fluorimètre Sea Tech, bouteilles Niskin, carottages de sédiment en plongée</i> - Echantillonnage de la méga- et de la macrofaune benthique : <i>traîneau-drague vidéo AQUAREVE, benne Hamon, plongée</i> - Dynamique de population : <i>échantillonnage en plongée, collecteurs artificiels plans</i> - Modification des flux à l'interface eau-sédiment : <i>carottages en plongée, incubations in vitro</i> - Compétition spatiale (approche expérimentale <i>in situ</i> et <i>in vitro</i>) : <i>enclos, canal "Hycobenthos"</i>
ARCACHON	<ul style="list-style-type: none"> - <i>Cartographie des gisements de crépidules : drague et plongée</i> - <i>Mesure de paramètres de l'environnement sédimentaire</i> - <i>Incidence de la prolifération sur la biodiversité benthique : drague et plongée</i> - <i>Echantillonnage de la mégafaune benthique : drague</i> - <i>Compétition trophique (approche expérimentale in situ) : enclos</i>
CREMA	<ul style="list-style-type: none"> - Echantillonnage des sources trophiques potentielles (sédiment, eau...) - Transplantations réciproques de crépidules Marennes/Arcachon : <i>cages</i> - Analyse des isotopes stables : <i>spectromètre de masse</i>

2. LE CADRE D'ETUDE : LE BASSIN D'ARCACHON

Le Bassin d'Arcachon (44°40'N 01°10'W) est une lagune macrotidale de 156 km² sur la façade atlantique du sud-ouest de la France. Sur les 115 km² de zone intertidale, 70 km² sont recouverts d'herbiers à *Zostera noltii* (Auby, 1991). La lagune est drainée par 44 km² de chenaux de marée. La profondeur maximale atteint 20 m à basse mer, mais ne dépasse pas 5-10 m dans la plupart des chenaux. Neuf principaux types de sédiments ont été décrits par Bouchet (1968). Seulement 7 % des sédiments subtidiaux sont composés de vases. Les sédiments dominants (42 %) sont les sables fins oxydés (médiane granulométrique : 270-320 µm). Cependant, le talus de la plupart des chenaux abrités est recouvert de sédiments vaseux colonisés par de l'herbier à *Zostera marina* ou par des débris coquilliers (constituant l'unique type de substrat dur subtidal).

Le Bassin d'Arcachon est relié à l'océan par deux passes navigables séparées par des bancs de sable. Suivant les coefficients de marée, 130 à 400 10⁶ m³ d'eau oscillent induisant un marnage de 1,10 à 4,95 m. Dans les grands chenaux, les courants de surfaces peuvent atteindre 2 m s⁻¹. Par ailleurs, les apports d'eau douce par la rivière Eyre et d'autres sources plus modestes sont estimés à 2,5-3,7.10⁶ m³ j⁻¹. Trois grandes masses d'eau ont été décrites par Bouchet (1968) : (1) les eaux néritiques externes, températures=9,5-21°C, salinité=34-35 ; (2) les eaux néritiques moyennes, température=6-22,5°C, salinité=26,8-33,2 ; (3) les eaux néritiques internes, température=1-25°C, salinité=22-32.

Bachelet et al. (1996), lors d'une campagne de 18 prélèvements de la macrofaune benthique dans l'axe des principaux chenaux en 1988, ont identifié cinq unités biosédimentaires. La biomasse était comprise entre 0,04 et 30,46 g de poids sec m⁻². Aucune crépidule n'y a été prélevée.

Depuis le milieu du 19^e siècle, le Bassin d'Arcachon est un centre important de culture ostréicole. A la fin du 19^e, la production de l'huître indigène *Ostrea edulis* atteignait 20 000 t et les parcs s'étendaient sur 50 km². Après l'épizootie des années 1920, l'espèce dominante était l'huître portugaise *Crassostrea angulata* dont la production en 1954 culmina à 18 000 t (sur 15 km²). Après la maladie des années 70, elle fut elle-même remplacée par l'huître japonaise *Crassostrea gigas* introduite du Japon et de Colombie britannique. La production est aujourd'hui de 12-15 000 t sur moins de 8 km². Ainsi, la plupart des espèces non-indigènes trouvées dans le Bassin provient probablement du commerce conchylicole, identifié aujourd'hui comme l'un des grands vecteurs d'introduction d'espèces exotiques (Carlton, 1989; Carlton, 1992). Aucun cargo ne peut entrer dans la lagune, excluant ainsi la probabilité d'introduction par ballast, mais en revanche la plaisance pourrait être une source d'introduction d'espèces qui, comme les crépidules, se fixent aux coques. Hormis, l'ostréiculture, le Bassin d'Arcachon a une tradition de pêche artisanale au filet ou à la nasse (piège), mais excluant les engins traînants.

3. ESTIMATION DU STOCK DE CREPIDULE

3.1. Introduction

Parmi les nombreuses espèces introduites accidentellement par le biais du commerce ostréicole (Gruet et al., 1976), la crépidule *Crepidula fornicata* (mollusque gastéropode) est certainement l'espèce dont l'expansion a été la plus impressionnante. Depuis son apparition sur les côtes françaises dans les années 40, la crépidule a successivement envahi la Rade de Brest (Chauvaud, 1998), la Baie de Saint-Brieuc (Dupouy & Latrouite, 1979) et la Baie de Marennes-Oléron (Sauriau et al., 1998). Cette affinité pour les sites semi-abrités à vocation conchylicole a motivé le lancement d'une estimation de stock sur le seul site où aucune valeur de biomasse n'était disponible, le Bassin d'Arcachon, bien que Bachelet et al. (1980) y aient signalé cette espèce dès 1969. Cette biomasse sera ensuite comparée à celle des autres centres conchylicoles en tentant de dégager les caractères originaux du Bassin d'Arcachon susceptibles d'influencer la dispersion et la prolifération de la crépidule.

3.2. Matériels et méthodes

Une stratégie aléatoire stratifiée a été appliquée en considérant trois strates : la zone intertidale où la présence de crépidule est insignifiante (Auby, 1991; Bachelet & Dauvin, 1993), la zone subtidale ≤ -2 m où aucune crépidule n'a été prélevée (Bachelet et al., 1996) et la zone intermédiaire (0 à -2 m) qui n'avait pas encore fait l'objet d'échantillonnage. En conséquence, une stratégie d'échantillonnage aléatoire simple a été choisie dans la strate 0 à -2 m, couvrant 6 km^2 . Le stock a été estimé selon Cochran (1977) :

$$Y = N \frac{\sum y_i}{n}$$

avec Y : estimation totale de la population (stock) ; N : taille de la population (surface de la strate) / (unité d'échantillonnage) ; y_i : biomasse de *C. fornicata* dans l'échantillon i ; n : nombre d'unités d'échantillonnage.

L'intervalle de confiance est :

$$Y \pm t \frac{N_s}{\sqrt{n}} \sqrt{1-f}$$

avec s : écart-type ; f : unité de fraction (n/N) ; t : paramètre de Student ($=1,96$ quand n tend vers ∞).

L'échantillonnage a été réalisé à l'aide d'une drague de type Charcot (Collignon, 1991) avec une ouverture de 1 m de large et une maille de 1 cm. La taille de l'échantillon ($\approx 9 \text{ m}^2$), estimée par GPS, était un compromis entre la distribution agrégative des crépidules et la nécessité que le filet ne soit jamais plein. L'unité d'échantillonnage a été ramenée aux deux replicats (18 m^2). Au total, 205 stations ont été échantillonnées entre février et mars 1999. Les crépidules étaient mesurées (longueur) et comptées. La biomasse individuelle était calculée d'après les relations biométriques suivantes (de Montaudouin & Sauriau, 1999):

$$\begin{aligned} \log P_S &= 2,15 \log L - 4,17 \\ \log P_F &= 30,74 \log P_S - 0,04 \end{aligned}$$

avec P_S : poids sec (g) ; P_F : poids frais, coquille incluse (g) ; L : longueur en mm.

3.3. Résultats

Des crépidules ont été collectées sur 80 des 205 stations échantillonnées, mais des biomasses supérieures à 50 gPS m⁻² n'ont été trouvées que dans 19 stations (Figure 1). Le stock total de crépidule est de 155 t (intervalle de confiance = 72 t) réparti sur 2,4 km², c'est-à-dire sur 5 % de la surface des sédiments subtidaux du Bassin. Le gisement le plus important de crépidule (59 % de la biomasse totale) s'étend sur 34 % des sédiments subtidaux du chenal de Gujan, dans la partie sud-est du Bassin.

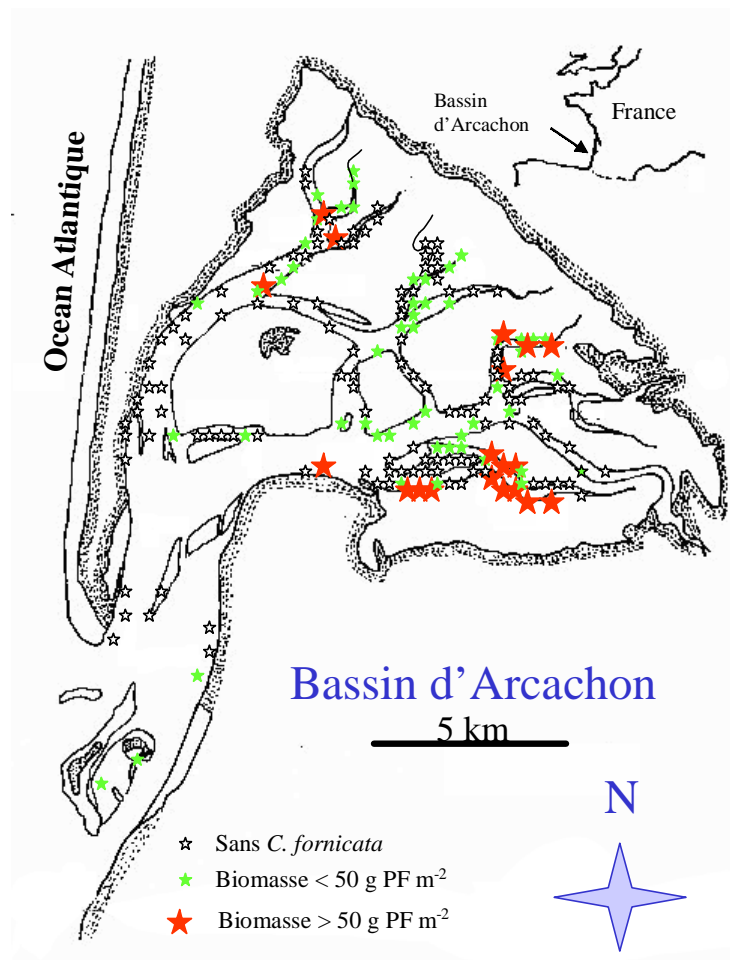


Figure 1 : Localisation des 205 stations échantillonnées dans le Bassin d'Arcachon et biomasse des crépidules (PF : poids frais)

3.4. Discussion

Sur le littoral Atlantique, le Bassin d'Arcachon est donc actuellement le centre conchylicole supportant le plus faible tonnage de crépidule (155 t en poids frais). Cet état ne peut être expliqué ni par une date d'introduction tardive, ni par une surface colonisable potentiellement faible, en comparaison avec les autres centres (Tableau 1). La plupart des chenaux du Bassin d'Arcachon ont une profondeur comprise entre 5 et 10 m ce qui n'est pas non plus incompatible avec le

développement des populations de crépidule. En revanche, bien que cette espèce soit échantillonnée sur des sédiments de granulométrie variée, les biomasses les plus élevées reposent généralement sur des fonds vaseux. Or, en milieu subtidal, les vases occupent moins de 8 % de la surface des sédiments du Bassin d'Arcachon et sont souvent déjà colonisées par les herbiers de *Zostera marina*.

Site	Date de signalisation	Surface de la zone subtidale (% occupé par <i>C. fornicata</i>)	Stock de <i>C. fornicata</i> (poids frais en t)
Bassin d'Arcachon	1969 (Bachelet et al., 1980)	44 km ² (5 %)	155 (Cette étude)
Baie de Marennes-Oléron	1969 (Lubet & Le Gall, 1972)	60 km ² (13 %)	5 000 (Sauriau et al., 1998)
Rade de Brest	1949 (Cole, 1952)	150 km ² (61 %)	18 500 (Chauvaud, 1998)
Baie de Saint-Brieuc	1974 (Dupouy & Latrouite, 1979)	800 km ² (25 %)	250 000 (Hamon, 1996)

Tableau 1 : Date de première signalisation, surface subtidale (avec % de surface occupée par *C. fornicata*) et stock de *C. fornicata* dans les principaux sites conchylicoles des côtes atlantiques françaises.

Plusieurs études ont suggéré que la dispersion rapide et intense des crépidules était exacerbée par les engins traînants (chaluts, dragues : action mécanique, création de sillons dans le sédiment qui deviennent des sites privilégiés de colonisation) et par le tri et le rejet des crépidules à bord des navires en route. La réglementation en vigueur interdit l'utilisation des engins traînants dans le Bassin d'Arcachon, ce qui représente une différence essentielle avec la baie de Saint-Brieuc, la Rade de Brest ou la baie de Marennes-Oléron.

4. PRODUCTIVITE DES CREPIDULES ET COMPETITION INTRASPECIFIQUE

4.1. Introduction

La crépidule occupe aujourd'hui une place importante dans les écosystèmes côtiers français, notamment dans les secteurs abrités peu profonds. Dans les baies de Saint-Brieuc et du Mont Saint-Michel, le stock de crépidules est estimé respectivement à 250 000 et 160 000 tonnes de poids frais (Blanchard & Ehrhold, 1999; Hamon, 1996). Sur la côte atlantique, la Rade de Brest et le Bassin de Marennes-Oléron, premier centre ostréicole français (Héral et al., 1989), sont les secteurs les plus peuplés par ce gastéropode, avec respectivement 18 500 tonnes (Chauvaud, 1998) et 5 100 tonnes (Sauriau et al., 1998). Curieusement et malgré la présence de cette espèce dans le Bassin d'Arcachon dès 1969 (Bachelet et al., 1980), comme dans la plupart des autres sites français, il semblerait que sa prolifération soit limitée. En effet, le stock est estimé seulement à 155 ± 72 tonnes dans la lagune (de Montaudouin et al., 2001). L'objectif de cette étude était d'évaluer la possibilité de phénomènes de compétition intraspécifique en cherchant à déterminer une biomasse seuil à partir de laquelle la productivité, la croissance individuelle et/ou le succès du recrutement seraient affectés.

4.2. Calculs de production et de productivité

Cinq stations du Bassin d'Arcachon, aux paramètres biotiques et abiotiques différents (Figure 2, Tableau 2), ont été échantillonnées en mars 1999, en plongée. Les mollusques ont été prélevés de manière quantitative, sur une surface unitaire de $0,25 \text{ m}^2$ (N = 4 répliqués). Les animaux ont ensuite été congelés à -20°C , en attente des dissections.

Pour chacune des chaînes, les individus ont été mesurés (longueur droite) et leur position dans la chaîne a été notée, sachant que la première position correspond au sommet de la chaîne.

Les modalités permettant de caractériser la dynamique d'une population de crépidules (croissance, biomasse dynamique, production, productivité) reposent souvent sur certaines hypothèses dont les principales sont :

- Le recrutement, la croissance et la mortalité sont considérés similaires d'une année sur l'autre.
- L'âge des individus est déduit de la position des crépidules au sein de la chaîne. Cette condition a été vérifiée par Deslous-Paoli (1985) qui démontre qu'en moyenne un individu se fixe par année sur une chaîne de crépidules, mais n'est peut-être pas généralisable à toutes les populations.

○ Calcul des paramètres de croissance

La croissance en longueur de la coquille est représentée grâce à l'équation de Von Bertalanffy :

$$L_t = L_\infty (1 - \exp^{-k(t-t_0)})$$

L_∞ : longueur droite maximale asymptotique (mm).

k : coefficient de croissance.

t_0 : âge théorique pour $L = 0$ (an).

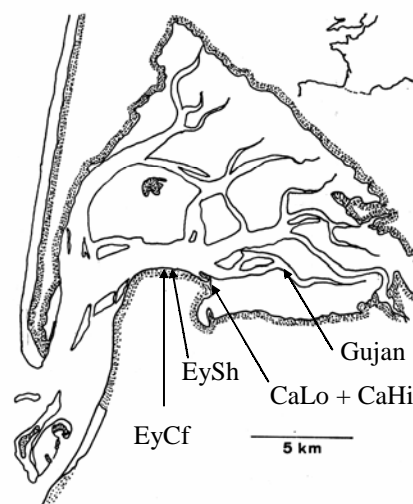


Figure 2 : Localisation des 5 stations échantillonnées pour le calcul de productivité des crépidules

Les constantes L_{∞} , k et t_0 ont été calculées en utilisant une régression non linéaire avec l'algorithme de Marquardt (1963) sous le logiciel STATGRAPHICS+.

o Calcul des paramètres de production

La biomasse instantanée est exprimée en gramme de poids sec au mètre carré. Le poids sec individuel moyen d'une crépidule par rapport à sa position a été calculé grâce à une relation allométrique incluant la longueur de la crépidule (de Montaudouin & Sauriau, 1999). Le produit du poids sec moyen individuel, pour chaque position sur la chaîne, par la densité moyenne des individus de cette position, donne la biomasse instantanée. La biomasse instantanée totale est la somme des biomasses instantanées de chaque position.

La production peut être définie de deux façons :

- D'après Allen (1971), la production est la quantité totale de matière accumulée par une population pour une période donnée et par unité de surface ($\text{g m}^{-2} \text{an}^{-1}$).

$$P_1 = \sum \frac{N_i \cdot W_i \cdot G_i}{G_i - Z_i} \cdot (\exp^{G_i - Z_i} - 1)$$

N_i : effectif observé à la position i .

W_i : poids sec individuel.

G_i : taux instantané de croissance, $G_i = \ln(W_{i+1}/W_i)$.

Z_i : taux instantané de mortalité, $Z_i = \ln(N_i/N_{i+1})$.

- Selon Boysen-Jensen (1919), la production est définie comme la quantité totale de matière cédée par une population à l'écosystème pendant un intervalle de temps donné.

$$P_2 = \sum \frac{N_i \cdot W_i \cdot Z_i}{G_i - Z_i} \cdot (\exp^{G_i - Z_i} - 1)$$

En théorie, $P_1 = P_2$ sur toute la vie d'une cohorte.

La biomasse dynamique (B) d'une population, exprimée en gramme par mètre carré, est l'intégrale de la différence entre la production accumulée (P_1) et la production cédée (P_2).

La productivité est le rapport P_1/B ou P_2/B et s'exprime en année⁻¹.

4.3. Résultats

Une large gamme de biomasses (et d'abondances) a été trouvée parmi les 5 stations, de 256 gPS m^{-2} (et 2338 ind. m^{-2}) à 'CaHi' à 21 gPS m^{-2} (et 311 ind. m^{-2}) à 'CaLo'.

Selon les stations, la production accumulée augmente linéairement avec la biomasse instantanée, de 8 à 58 gPS $\text{m}^{-2} \text{an}^{-1}$ pour des biomasses de 21 à 256 gPS m^{-2} , respectivement (Figure 3). Les paramètres de croissance (L_{max} et k) (Tableau 2) sont similaires dans toutes les stations, sauf k qui est particulièrement bas (0,34) à ('EySh'). La production de la population augmente avec la biomasse, de 8 à 53-58 gPS $\text{m}^{-2} \text{an}^{-1}$. La productivité (P/B) est partout similaire (0,27 à 0,36 an^{-1}), sauf à 'EySh' où elle est particulièrement élevée (0,75 an^{-1}).

	EyCf	EySh	Gujan	CaHi	CaLo
Profondeur (m)	- 4.3	- 2	-2	+ 0.3	+ 0.3
Température (°C)	9.5 - 21	9.5 - 21	1-25	1-25	1-25
Salinité	34-35	34-35	22-32	22-32	22-32
Vit. courant (m s ⁻¹)	0.5-0.7	0.5-0.7	0.4-0.5	-	-
Médiane (µm)	220	315	160	110	280
Pélites (%)	15.2	9	15.4	38.6	10.9
Matière organique (%)	7	1.9	5.4	12.1	5.3
Biomasse (gPS m ⁻²)	196 (16)	21 (7)	116 (8)	256 (20)	33 (3)
Abondance (ind m ⁻²)	1759 (161)	311 (102)	1096 (54)	2338 (161)	341 (29)
N ind chaîne ⁻¹	5.0	3.6	4.2	3.8	3.8
k	0.47 (0.03)	0.34 (0.04)	0.44 (0.04)	0.50 (0.01)	0.47 (0.04)
L _{max} (mm)	40.7 (0.5)	42.2 (2.0)	39.8 (1.1)	38.9 (0.3)	37.4 (0.9)
P1 (gPS m ⁻² an ⁻¹)	43.1	7.8	32.8	53.2	8.1
P2 (gPS m ⁻² an ⁻¹)	47.6	8.9	33.3	57.9	8.3
B (gPS m ⁻²)	131	11	108	199	28
P1/B (an ⁻¹)	0.33	0.70	0.30	0.27	0.29
P2/B (an ⁻¹)	0.36	0.80	0.31	0.29	0.29

Tableau 2 : Caractéristiques des 5 stations échantillonnées (Figure 2) et paramètres de dynamique de population de crépidules.

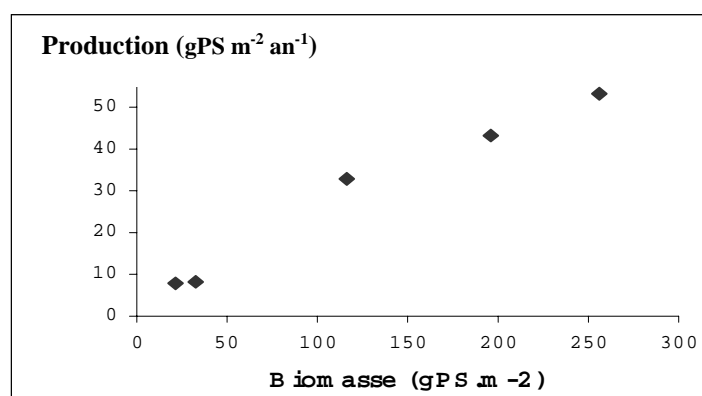


Figure 3 : Corrélation linéaire entre la biomasse instantanée et La production de crépidule, dans les 5 stations échantillonnées (p<0,05).

4.4. Discussion

La plupart des paramètres de dynamique de populations calculés dans cette étude sont comparables à ceux de la littérature. La productivité était autour de $0,30 \text{ an}^{-1}$ ($0,33$ pour Coum (1979) et $0,45$ pour Deslous-Paoli (1985)). La valeur élevée trouvée à 'EySh' est certainement due au contexte anthropique de cette station : elle se situe sous un quai où les hélices des bateaux brassent le sédiment, tuant les crépidules ou cassant les chaînes. La population reste donc 'jeune' et par conséquent plus productive.

Aux abondances les plus élevées (2300 ind. m^{-2} , 250 gPS m^{-2}), les crépidules forment un tapis uniforme d'individus. Alors que des phénomènes de compétition intraspécifique pouvaient être attendus, il est apparu que la production annuelle de crépidule était linéairement corrélée à la biomasse instantanée, sans qu'apparaisse le moindre seuil (Figure 3). Le manque de compétition, à de telles biomasses est étonnant. La comparaison des deux stations 'CaLo' et 'CaHi' est intéressante car les facteurs environnementaux sont les mêmes, la seule différence étant la biomasse (256 et 33 gPS m^{-2} , respectivement). Les facteurs de croissance et de productivité sont similaires (Tableau 2), suggérant l'absence de compétition intraspécifique. Néanmoins, la comparaison des histogrammes de taille des deux lots (Figure 4) fait apparaître un déficit relatif (en pourcentage) des petits individus (test de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,05$) dans la station de forte biomasse. Par exemple, 10 % des individus sont $\leq 15 \text{ mm}$ à 'CaLo' contre 2 % à 'CaHi'. Ce résultat fait donc apparaître une interaction négative entre adultes et recrues, phénomène bien connu chez les espèces suspensivores (André & Rosenberg, 1991; Bachelet et al., 1992; Jensen, 1992; Williams, 1980). Cependant, le nombre absolu de jeunes individus est très supérieur à 'CaHi' car cette espèce a besoin de substrats durs pour se développer et apprécie les fonds à crépidules (Le Gall, 1980). La stratégie de reproduction des crépidules, par la formation de chaînes, peut donc expliquer le succès de cette espèce et les fortes valeurs de productions à biomasses élevées.

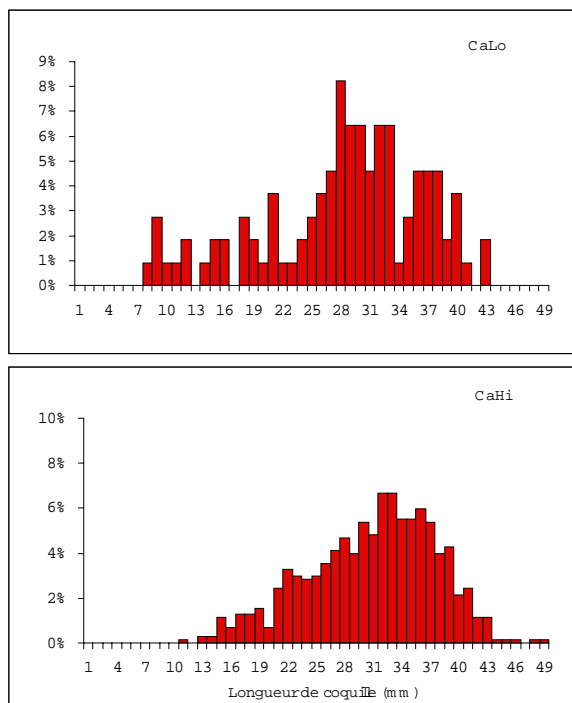


Figure 4 : Histogrammes de taille des crépidules du site de La Canelette, dans un contexte de faible densité (CaLo) et de forte densité (CaHi).

5. IMPACT DES CREPIDULES SUR LA NATURE DES SEDIMENTS

5.1. Introduction

Les crépidules présentent toutes les caractéristiques requises pour envaser le milieu et participer à l'exhaussement des fonds : ce sont des filtreurs qui émettent une grande quantité de biodépôts (Manac'h, 1995), elles sont abondantes et elles vivent à la surface du sédiment, augmentant ainsi la rugosité du substrat et diminuant l'hydrodynamisme. Notre objectif était de comparer la nature du sédiment au niveau d'une agglomération de crépidules avec celle sous et autour de la population.

5.2. Matériels et méthodes

Au niveau d'une station intertidale (La Canelette), les crépidules sont groupées en "taches" de quelques mètres de diamètre et d'une trentaine de cm de hauteur maximum. Afin de caractériser l'environnement sédimentaire, six carottes de 28 cm de profondeur ont été prélevées selon un transect sur une tache de 8 m de diamètre (Figure 5). Chaque carotte a été découpée en quatre strates de 7 cm, et les fractions obtenues ont été analysées afin de déterminer la médiane granulométrique, la teneur en matière organique et le pourcentage de pélites autour, dans et sous la tache.

5.3. Résultats - Discussion

Le gisement de crépidule étudié repose sur des sables moyens (médiane 300 μm , moins de 1 % de matière organique) dépourvus de coquilles de crépidule (Figure 5). Au centre de la tache, une accumulation de 30 cm de sables fins envasés (médiane de 110 μm en surface, avec plus de 10 % de matière organique) mêlés à des coquilles vides de crépidule a été mesurée, les crépidules vivantes formant un lit uniforme en surface.

Il apparaît donc clairement que la présence des crépidules peut être corrélée à un fort envasement. Les crépidules pourraient donc progressivement transformer l'habitat dans un sens qui leur est favorable.

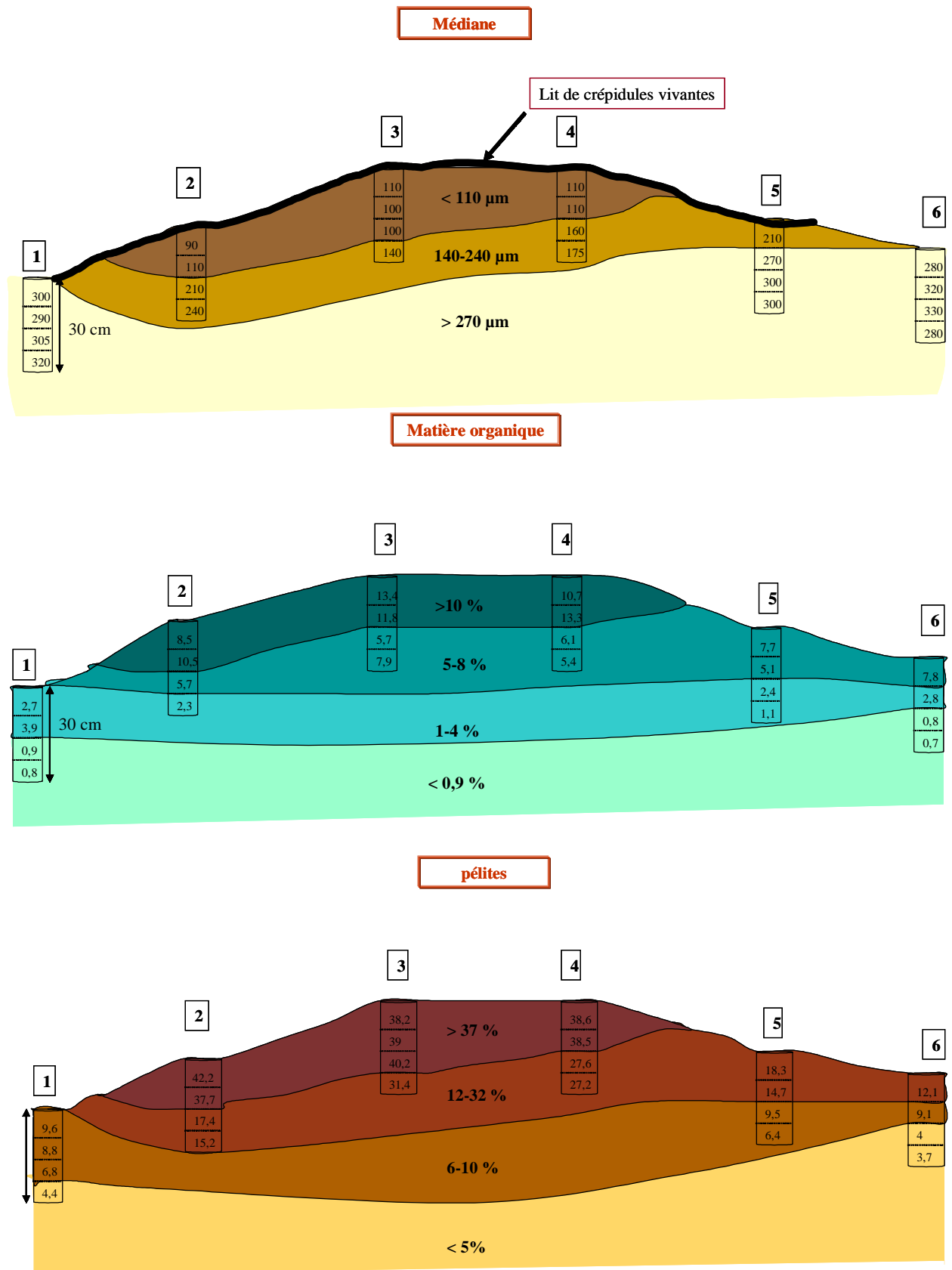


Figure 5 : Caractéristiques sédimentaires à proximité d'une population de crépidule, à la Canelette. La position des carottes et les valeurs des paramètres par section sont données.

6. INTERACTIONS TROPHIQUES ENTRE LES CREPIDULES ET LES HUÎTRES

6.1. Introduction

Du fait de son régime suspensivore (Walne, 1956) et de sa présence dans les mêmes habitats que les mollusques cultivés (huîtres, palourdes, coquilles Saint Jacques), *C. fornicata* est devenue rapidement une espèce indésirable. Elle constituerait une menace pour la biodiversité du milieu et une gêne spatiale et trophique pour les activités halieutiques et conchylicoles (Barnes et al., 1973; Blanchard & Ehrhold, 1999). Ainsi, par mesure de précaution, des campagnes d'éradication annuelle sont menées dans les secteurs les plus touchés tels que le Bassin de Marennes-Oléron (Deslous-Paoli, 1985) depuis les années 1980.

Toutefois, des études préliminaires réalisées dans le Bassin d'Arcachon, ont montré que *C. fornicata* n'affectait pas la croissance des huîtres âgées de 18 mois et n'avait pas d'influence majeure sur la densité et l'abondance relative des espèces d'invertébrés benthiques associés (de Montaudouin et al., 1999).

L'utilisation des isotopes naturels stables est une technique efficace pour évaluer le régime alimentaire des organismes marins ou terrestres. Les organismes s'imprègnent en effet du signal isotopique de la nourriture qu'ils ont assimilée. En d'autres termes, "ils sont ce qu'ils mangent" (Currin et al., 1995). La valeur de la composition isotopique des animaux représente une moyenne pondérale des différentes sources de nourriture qu'ils ont assimilées dans un passé récent. Cette technique est souvent utilisée pour connaître l'origine de la matière organique et les transformations qu'elle subit lors de son intégration dans les réseaux trophiques (Deegan & Garritt, 1997; Fry & Sherr, 1984), notamment dans les écosystèmes marins côtiers, tels que les prés salés (Page, 1997; Peterson et al., 1986), les estuaires (Haines & Montague, 1979; Incze et al., 1982) et les herbiers (Dauby, 1989; Fry et al., 1987), dans lesquels les sources de carbone végétal marin et terrestre coexistent.

La combinaison de plusieurs isotopes stables tels que les rapports $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}$) et $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ($\delta^{15}\text{N}$) permet d'identifier de manière non ambiguë l'origine de la matière organique assimilée (Keough et al., 1996; Pulich & Scalan, 1987) lorsque deux sources se trouvent non différenciées par l'un des rapports isotopiques.

Toutefois, l'utilisation de cette technique nécessite deux conditions importantes : les sources de nourriture potentielles dans le système doivent avoir des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ ou de $\delta^{15}\text{N}$ distinctes et la composition isotopique des sources de matière organique doit être conservée à travers la chaîne alimentaire. Des études contrôlées en laboratoire et *in situ* ont montré que les animaux étaient légèrement enrichis en ^{13}C de 0,5 à 1 ‰ par rapport à leur nourriture (DeNiro & Epstein, 1978) et en ^{15}N de 3 ‰ (DeNiro & Epstein, 1981). En outre, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des sources de matière organique sont plus homogènes, donc moins discriminantes que celles de $\delta^{13}\text{C}$. Ainsi, le $\delta^{13}\text{C}$ constitue un bon indicateur de détermination de l'origine de la source organique alors que le $\delta^{15}\text{N}$ renseigne de manière plus rigoureuse sur le niveau trophique de l'animal au sein de l'écosystème (Fry et al., 1983; Jennings et al., 1997).

Deux objectifs ont été fixés :

- Analyser au moyen des isotopes naturels stables du carbone et de l'azote, les sources de nourriture potentielles des crépidules et des compétiteurs suspensivores présents sur chaque site.
- Évaluer l'impact de la présence des crépidules sur la croissance et le régime alimentaire des huîtres en mettant en oeuvre une expérimentation factorielle *in situ* dans le Bassin d'Arcachon.

6.2. Matériels et méthodes

6.2.1. Sites d'étude

Trois stations ont fait l'objet d'un suivi des populations de crépidules, le Banc d'Arguin, la Canelette et le chenal de Gujan-Mestras (Figure 6). Par ailleurs, des transplantations de crépidules ont été effectuées dans les parcs ostréicoles de Gahignon et du Grand Banc (Figure 6) afin d'étudier leur impact sur la croissance et la qualité des huîtres *Crassostrea gigas*.

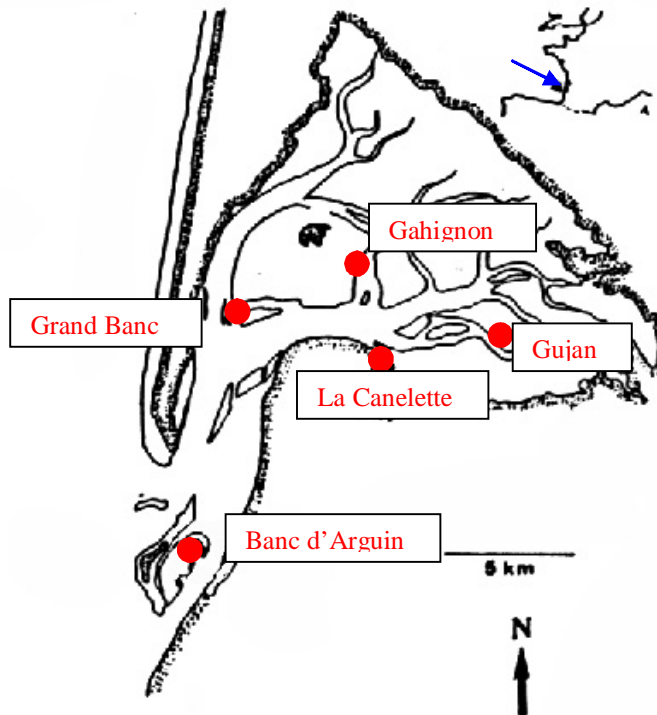


Figure 6 : Localisation des stations d'échantillonnage et des sites expérimentaux

Le Banc d'Arguin

Le Banc d'Arguin est un îlot sableux océanique situé dans l'embouchure du Bassin d'Arcachon. Sa forme évolue sous l'action simultanée de la houle, des mouvements de flot et de jusant, du vent et de la dérive sédimentaire nord-sud. Le sédiment de la zone intertidale est composé essentiellement de sable moyen et d'une faible quantité de matière organique (de Montaudouin, 1995), hormis les zones où l'ostréiculture s'est installée. Le banc est entouré des eaux

néritiques externes, l'influence océanique y est donc prédominante.

Les peuplements de bivalves sont dominés par des populations de coques, *Cerastoderma edule*, de palourdes, *Tapes philippinarum* et *T. decussatus*, ainsi que de moules, *Mytilus edulis*. Un herbier de Zostères, *Zostera marina*, est présent dans une petite lagune située au centre des bancs de sable.

La Canelette

Située à proximité du port de plaisance d'Arcachon, la Canelette est un estran sablo-vaseux de mode semi-abrité. Il est baigné par les eaux néritiques internes à basse mer et néritiques moyennes à pleine mer (Bouchet, 1968). La macrofaune benthique est constituée pour l'essentiel du bivalve *Cerastoderma edule* et du Gastéropode *Crepidula fornicata* dont les individus sont regroupés en "taches" très denses, à la surface du sédiment. La partie supérieure de l'estran est colonisée par un herbier de *Zostera noltii*. Ce site subit une forte pression anthropique (urbanisme, nautisme, dépôt de carburant). Néanmoins, la qualité de l'eau reste bonne en terme de contamination chimique (IFREMER, 1997).

Le chenal de Gujan-Mestras

Le chenal de Gujan-Mestras est situé dans la partie Sud-Est du Bassin d'Arcachon. Sa profondeur est d'environ deux mètres à basse mer de vive-eau.

Gahignon et le Grand Banc

Le parc ostréicole de Gahignon est localisé près de l'Île aux Oiseaux et baigné par les eaux néritiques moyennes. Le parc du Grand Banc est situé à l'embouchure du Bassin d'Arcachon, et est soumis aux eaux néritiques externes.

6.2.2. Analyse isotopique des sources trophiques et des compétiteurs

Afin de caractériser au mieux les différentes populations de crépidules présentes dans le Bassin d'Arcachon, plusieurs études ont été réalisées :

- Analyse du régime trophique, en identifiant au moyen des isotopes naturels stables du carbone et de l'azote les sources de nourriture potentielles.
- Evaluation des interactions trophiques entre la crépidule et ses compétiteurs potentiels.

6.2.2.1. Sources trophiques des crépidules et des compétiteurs

A chaque saison, les sources primaires potentielles de nourriture (seston, microalgues benthiques, macroalgues et phanérogames marines) ainsi que les consommateurs suspensivores ont été prélevés sur les sites de la Canelette et du Banc d'Arguin.

- **Les sources trophiques potentielles des crépidules**
 - **Qualité du seston**

Le seston est défini comme l'ensemble des particules vivantes (plancton) ou mortes (tripton) entraînées passivement dans l'eau.

- **Matériel particulaire total, organique et minéral**

Les matières en suspension dans l'eau ont été quantifiées afin de caractériser le matériel sestonique potentiellement utilisable par les organismes suspensivores.

L'eau était pré-filtrée sur une maille de 200 µm, puis filtrée sur des filtres en fibre de verre Whatman GF/C de 47 mm de diamètre, préalablement calcinés à 450°C durant 1 heure. En raison de turbidités très différentes, un volume d'eau de 500 mL était filtré à la Canelette et de 1000 mL au Banc d'Arguin. Les filtres étaient rincés avec de l'eau déminéralisée pour enlever le sel, puis placés à l'étuve 24 heures à 60°C. Leur pesée, à 0,1 mg près, donnait le poids du matériel particulaire total (MES). Les filtres étaient ensuite mis au four à moufle 1 heure à 450°C, puis pesés afin de quantifier le matériel organique particulaire (MOP). Le matériel inorganique particulaire (MIP) est déduit de la différence des deux pesées précédentes.

- **Carbone et azote particulaire**

Des échantillons d'eau de 150 mL à la Canelette et de 300 mL au Banc d'Arguin, pré-filtrés sur 200 µm, ont été filtrés sur des membranes en fibre de verre Whatman GF/F de 47 mm pour effectuer des dosages de carbone organique particulaire (COP) et d'azote organique particulaire (NOP). Les filtres étaient lyophilisés, soumis à des vapeurs d'acide chlorhydrique fumant afin d'éliminer les carbonates et rincés avec de l'eau déminéralisée. Les dosages du carbone organique particulaire et de l'azote organique particulaire ont été réalisés grâce à un analyseur élémentaire CHN, intégré à la chaîne du spectromètre de masse Europa Scientific Ltd ANCA-GSL (20-20).

▪ Chlorophylle *a* et phéopigments

Les concentrations en chlorophylle *a* (Chla) et phéopigments (Phéo) ont été déterminées par fluorimétrie. Des échantillons de 500 mL, pré-filtrés sur 200 µm, étaient filtrés sur des membranes Whatman GF/F de 47 mm. Les filtres étaient placés dans des tubes en verre contenant 9 mL d'acétone 90 % et broyés avec une baguette en verre pour homogénéiser l'extrait. L'extraction s'était poursuivie à l'obscurité, durant 24 heures à 4°C. Après avoir centrifugé les tubes, la fluorescence des pigments était mesurée avant et après acidification avec du HCl 0,3 N. La concentration de la chlorophylle *a* et des phéopigments était obtenue à l'aide des équations suivantes :

$$\text{Chla } (\mu\text{g L}^{-1}) = [(\text{Co}-\text{Ca}) \times R_{\text{max}} / (R_{\text{max}} - 1)] \times (v/1000 \times V)$$

$$\text{Phéo } (\mu\text{g L}^{-1}) = [(\text{Ca} \times R_{\text{max}} - \text{Co}) \times R_{\text{max}} / (R_{\text{max}} - 1)] \times (v/1000 \times V)$$

Co : concentration de l'échantillon avant acidification ($\mu\text{g mL}^{-1}$).

Ca : concentration de l'échantillon après acidification ($\mu\text{g mL}^{-1}$).

R_{max} : rapport d'acidification maximal de la chlorophylle *a* pour l'appareil : 1.9548.

v : volume de l'extrait acétonique (mL).

V : volume de l'eau de mer filtrée (L).

○ Analyses isotopiques

▪ Technique

L'analyse des isotopes naturels stables a été réalisée grâce à un spectromètre de masse Europa Scientific Ltd ANCA-GSL (20-20), dont la résolution est de 0,1 ‰ pour le carbone et 0,2 ‰ pour l'azote.

Cet appareil sépare, en fonction de leur masse, des molécules isotopiques, ionisées et accélérées, en utilisant la différence de déviation induite par des champs magnétiques, sous un vide poussé.

Les mesures effectuées nécessitent des standards universels parfaitement homogènes et stables au niveau de leur composition isotopique. Leur valeur est par convention 0 ‰. Pour l'azote, la référence est l'azote atmosphérique et pour le carbone, la référence est le PDB (Pee Dee Belemnite standard), un calcaire fossilifère d'origine marine d'une formation du Crétacé appelée "Pee Dee" en Caroline du Sud. Cette source étant actuellement épuisée, d'autres standards sont utilisés, calibrés par rapport au PDB et distribués par le National Bureau of Standard de Washington ou par l'Agence Internationale pour l'Energie Atomique de Vienne.

Pour obtenir des valeurs isotopiques précises, une mesure relative à un standard est effectuée selon l'équation suivante pour le carbone, utilisée pour tous les isotopes :

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = [(R_{\text{échantillon}} / R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000, \text{ avec } R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$$

▪ Seston

La matière organique particulaire (MOP) filtrée, destinée aux mesures du COP et de NOP, subit en plus une analyse isotopique pour le carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et l'azote ($\delta^{15}\text{N}$).

▪ **Les microalgues benthiques (microphytobenthos)**

Les diatomées benthiques ont la propriété de migrer à l'interface eau-sédiment lors de la basse mer. Cette caractéristique, décrite par Callame et Debyser (1954), et Paterson (1989), a été utilisée pour isoler du sédiment afin d'obtenir une solution pure de diatomées destinée à l'analyse isotopique.

Le sédiment de la zone intertidale a été ainsi raclé et déposé dans des plateaux d'environ 2 cm d'épaisseur, à la lumière. Trois filets de nylon, d'une maille de 100 µm, ont été ensuite déposés sur le sédiment durant 24 heures. Le filet le plus externe contenant les diatomées a été rincé à l'eau de mer filtrée dans un bécher et le microphytobenthos, présent dans la solution, récupéré sur des filtres GF/F de 47 mm, préalablement calcinés. Les filtres ont été lyophilisés, décarbonatés avec des vapeurs d'acide, puis congelés en attendant d'être soumis à l'analyse isotopique.

▪ **Les macrophytes**

Les autres sources primaires présentes sur les sites d'étude telles que les macroalgues et les phanérogames marines ont été échantillonnées. Ces végétaux étaient débarrassés de leurs épibiontes, puis acidifiés, rincés à l'eau déminéralisée, lyophilisés et conservés au congélateur jusqu'à l'analyse isotopique.

6.2.2.2. La crépidule et ses compétiteurs potentiels

Pour déterminer la composition isotopique des suspensivores, cinq individus de chaque espèce dominante présente sur chaque site ont été prélevés et laissés 24 heures dans de l'eau filtrée sur membrane GF/C afin de vider leur contenu digestif. Les animaux étaient ensuite décortiqués, acidifiés (HCl 10%) afin d'éliminer les carbonates, rincés, puis lyophilisés durant 48 heures. Ils ont alors été placés au congélateur en attente de broyage et des analyses isotopiques.

6.2.3. Transplantations expérimentales d'huîtres et de crépidules

L'objectif de cette expérience *in situ* était d'observer s'il existait une compétition trophique entre deux espèces suspensivores, l'huître cultivée *Crassostrea gigas* et la crépidule *Crepidula fornicata*. A cette fin, des transplantations de crépidules ont été effectuées dans les parcs ostréicoles de Gahignon et du Grand Banc.

6.2.3.1. Protocole expérimental

• Description

L'expérimentation a eu lieu du mois de septembre 2000 au mois de mai 2001. Dans chacun des parcs ostréicoles, six poches contenant des huîtres (250 huîtres par poche à Gahignon et 200 au Grand Banc), âgées d'environ un an, ont été placées en série sur une table ostréicole et six autres ont été disposées de la même façon au ras du sol. Dans les poches de chaque série, étaient ajoutées, de manière alternative, soit des crépidules vivantes (CV) soit des coquilles de crépidules (CC). Les poches comportant des huîtres et des coquilles de crépidules servaient de témoin, en simulant la même disponibilité spatiale que les autres poches.

Ainsi, les traitements appliqués aux huîtres variaient selon le site (Gahignon ou le Grand Banc), la position des poches ostréicoles (sur table ou au sol) et la présence de crépidules vivantes ou de coquilles de crépidules dans les poches.

- **Mesures de croissance**

Tous les deux mois, au moment des grands coefficients de marée, la hauteur de vingt huîtres a été mesurée avec un pied à coulisse au mm près, dans chacune des poches des deux parcs.

- **Indice de condition et poids sec**

L'indice de condition de Medcof & Needler (IFREMER, 1997) a été utilisé pour refléter l'activité physiologique des animaux (croissance, reproduction, sécrétion) face aux conditions environnementales (température, disponibilité de la nourriture). Il a été mesuré au début et à la fin du suivi, sur vingt huîtres par traitement expérimental, dans les deux parcs ostréicoles.

Les huîtres ont d'abord été nettoyées pour éliminer la vase et les épibiontes afin de procéder à plusieurs mesures :

- La hauteur de la coquille.
- Le volume total : l'huître était immergée dans une éprouvette à débordement et le volume d'eau douce déplacé noté.
- Le volume de coquille : après avoir enlevé la chair, la coquille était de nouveau immergée dans une éprouvette à débordement et le volume d'eau douce déplacé mesuré.
- Le poids sec de chair : la chair était laissée à l'étuve 48 heures à 60°C puis pesée.

I.C. (%) = [Poids sec de chair (g)/(Volume total (mL) - volume de coquille (mL))] x 1000

- **Taux de survie**

A l'issue du suivi, les poches ostréicoles ont été retirées des parcs, afin de compter le nombre d'huîtres mortes et vivantes.

- **Traitement statistique**

Afin de comparer les paramètres de croissance (taux de croissance) et de qualité (indice de condition, taux de survie) des huîtres en fonction des différents traitements appliqués, une analyse de variance (ANOVA) à trois facteurs a été réalisée sur le logiciel SYSTAT. Les facteurs étaient le site (parcs ostréicoles de Gahignon ou du Grand Banc), la position (sur table ou au sol), et la présence de crépidules vivantes ou de coquilles de crépidules dans les poches ostréicoles.

Pour appliquer le test paramétrique de l'analyse de variance, trois conditions sont nécessaires :

- l'indépendance des traitements, respectée dans notre étude,
- la normalité des données, admise,
- l'homogénéité des variances, vérifiée.

- **Analyses des isotopes stables**

Une huître de chaque poche ainsi qu'une chaîne de crépidules par position ont été utilisées pour l'analyse des isotopes naturels stables du carbone et de l'azote, dans les deux parcs ostréicoles. Les prélèvements ont été effectués au mois de septembre 2000 (t_0), de décembre (t_1) et de février 2001 (t_2). Au laboratoire, ces animaux ont été mesurés et mis à incuber dans de l'eau filtrée durant 24 heures afin de vider leur contenu digestif. La chair a ensuite été acidifiée (HCl 10 %), rincée, lyophilisée puis congelée en attente de l'analyse.

6.3. Résultats

6.3.1. Qualité du seston et composition des producteurs primaires et des consommateurs suspensivores

6.3.1.1. Caractéristiques du seston

Les constituants descriptifs du seston sur les sites de la Canelette et du Banc d'Arguin, au mois de janvier, sont présentés dans le Tableau 3.

La concentration du seston total (MES) et de la matière inorganique particulaire (MIP) sont deux fois plus importante à Arguin, avec respectivement 19,05 mg L⁻¹ et 17,10 mg L⁻¹, que sur le site de la Canelette (9,73 mg L⁻¹ et 7,91 mg L⁻¹). En revanche, la concentration de la matière organique particulaire (MOP) est semblable sur les deux sites.

Les concentrations en chlorophylle *a* (Chl*a*) et en phéopigments (Phéo) sont plus fortes à la Canelette qu'au Banc d'Arguin. De même les rapports COP/Chl*a* et C/N (COP/NOP) sont supérieurs sur le site de la Canelette.

	Canelette	Arguin
MES (mg.L ⁻¹)	9,73 (0,64)	19,05 (1,20)
MIP (mg.L ⁻¹)	7,91 (0,54)	17,10 (1,27)
MOP (mg.L ⁻¹)	1,82 (0,33)	1,95 (0,07)
Chl <i>a</i> (µg.L ⁻¹)	2,47 (0,06)	1,27 (0,08)
Phéo (µg.L ⁻¹)	2,48 (0,08)	1,44 (0,20)
COP/Chl <i>a</i>	838	617
C/N	14	11

Tableau 3 : Caractéristiques du seston prélevé sur les sites de la Canelette et du Banc d'Arguin au mois de janvier 2001. Les écarts types sont entre parenthèses.

6.3.2. Composition isotopique des sources potentielles et des suspensivores

• Le seston

Le rapport isotopique du carbone ¹³C/¹²C (δ¹³C) de la MOP est similaire sur les deux sites d'étude. A la Canelette, cette valeur est de -24,6 ‰ et à Arguin, de -25,5 ‰. Concernant le rapport isotopique de l'azote ¹⁵N/¹⁴N (δ¹⁵N), il semblerait qu'une erreur dans l'analyse soit intervenue car les valeurs de la MOP sont enrichies en ¹⁵N dans des proportions considérables non relatées dans la littérature. En effet, sur le site de la Canelette, le δ¹⁵N est de 28.7 ‰ et sur le Banc d'Arguin, de 114.5 ‰. Pour pallier ce problème, nous avons choisi de prendre comme référence une gamme de valeurs de δ¹⁵N observée dans la bibliographie et qui est comprise entre 4.5 et 6.1 ‰ (Kang et al., 1999; Riera, 1998; Riera et al., 1996; Riera et al., 1999; Sauriau & Kang, 2000).

• Le microphytobenthos

L'observation des solutions pures des microalgues benthiques a montré que les genres *Pseudonitzschia* et *Navicula* étaient très présents à la Canelette. Au Banc d'Arguin, ce sont les genres *Navicula* et *Amphora* qui dominent. Les diatomées benthiques ont des valeurs de δ¹³C de -18.4 ‰ à la Canelette et de -14.2 ‰ à Arguin. Les valeurs de δ¹⁵N, obtenues en même temps que celles de la MOP, présentent aussi un enrichissement anormal en ¹⁵N. Elles sont de 9.9 ‰ à la Canelette et de 7.4 ‰ à Arguin. La gamme de référence choisie pour le δ¹⁵N est comprise entre 4.1 et 6.6 ‰ (Kang et al., 1999; Riera, 1998; Riera et al., 1996; Riera et al., 1999; Sullivan & Moncreiff, 1990).

- **Macroalgues et phanérogames marines**

Les macroalgues vertes et brunes ont un rapport isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) compris entre -17 et -12,4 ‰ sur les sites confondus de la Canelette et du Banc d'Arguin (Tableau 4). En revanche, les valeurs du rapport isotopique de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) des algues vertes sont supérieures à celles des algues brunes sur chacun des deux sites. De plus, les macroalgues provenant de la Canelette, telles que *U. lactuca* et *F. vesiculosus*, sont plus appauvries en ^{13}C et plus enrichies en ^{15}N que leur équivalent présent au Banc d'Arguin.

Concernant les algues rouges, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont inférieures à celles des algues vertes et brunes. Elles sont comprises entre -25,7 et -19,3 ‰ sur les deux sites compris. Au contraire, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ chevauchent celles des algues vertes et brunes, en s'échelonnant de 5,0 à 8,0 ‰.

Les herbiers à zostères ont une composition isotopique plus enrichie en ^{13}C et plus appauvrie en ^{15}N que les macroalgues. Par ailleurs, les valeurs isotopiques du carbone et de l'azote des zostères issues de la Canelette sont inférieures à celles du Banc d'Arguin.

Espèces	Canelette		Arguin	
	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Algues vertes				
<i>Monostroma obscurum</i>	-13,4	12,0		
<i>Ulva lactuca</i>	-17,0	9,4	-12,4	7,4
<i>Enteromorpha intestinalis</i>			-17	7,5
Algues brunes				
<i>Fucus vesiculosus</i>	-16,6	8,7	-15,4	7,1
<i>Fucus platycarpus</i>			-15,0	7,1
<i>Sargassum muticum</i>			-17,9	7,2
Algues rouges				
<i>Gelidium sp</i>			-20,3	7,8
Non spécifié 1	-19,4	8,0		
Non spécifié 2	-19,3	7,7		
Non spécifié 3	-25,7	5,0		
Herbiers				
<i>Zostera marina</i>	-11,7	1,5	-9,2	2,3
<i>Zostera noltii</i>	-12,9	4,1	-9,1	5,9

Tableau 4 : La composition en isotopes stables du carbone et de l'azote des producteurs primaires présents sur les sites de la Canelette et du Banc d'Arguin au mois de janvier 2001.

- **Rapports isotopiques des organismes suspensivores**

Les valeurs moyennes ± 1 écart type (E.T.), des ratios $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des organismes suspensivores vivant sur les sites de la Canelette et du Banc d'Arguin sont présentés dans le Tableau 5. Ces valeurs sont assez homogènes sur chacun des sites, excepté pour l'espèce *Styela clava* qui est plus appauvrie en ^{13}C et l'espèce *Elminus modestus* qui est plus enrichie en ^{15}N .

Par ailleurs, les organismes suspensivores de la Canelette ont des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ légèrement supérieures à celles des espèces correspondantes du Banc d'Arguin.

Les valeurs moyennes ± 1 intervalle de confiance (I.C.), des ratios $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs et de leurs sources potentielles de nourriture, sont représentées sur les Figures 7a et 7b, correspondant respectivement aux sites de la Canelette et du Banc d'Arguin. L'utilisation des intervalles de confiance se fait pour un seuil de risque de 5%. L'analyse des résultats ne concernera que les espèces

pour lesquelles le nombre d'échantillons a permis une représentation graphique statistique (moyenne ± 1 I.C.).

A la Canelette, les intervalles de confiance du $\delta^{13}\text{C}$ de toutes les espèces suspensivores se chevauchent, excepté pour l'espèce *Styela clava*. Concernant le ratio $\delta^{15}\text{N}$, les intervalles de confiance de l'ensemble des mollusques suspensivores se recouvrent sauf entre l'espèce *Crepidula fornicata* et les trois espèces *Crassostrea gigas*, *Paphia aurea* et *Cerastoderma edule*.

Au Banc d'Arguin, le nuage de points des suspensivores est plus étalé. Il apparaît une différence de la composition isotopique du carbone entre l'espèce *Mytilus galloprovincialis* et les espèces *C. fornicata* et *Mytilus edulis*, ainsi qu'entre *C. fornicata* et les espèces *C. gigas* et *C. edule*. Par ailleurs, les intervalles de confiance concernant le rapport $\delta^{15}\text{N}$, se chevauchent pour l'ensemble des mollusques, excepté pour l'espèce *C. edule* qui apparaît plus enrichie.

Espèces	Canelette		Arguin	
	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)
Emb : Mollusques				
CI : Gastéropodes				
<i>Crepidula fornicata</i>	-17,1 \pm 0,5 (24)	7,7 \pm 0,3 (24)	-17,9 \pm 0,4 (25)	7,3 \pm 0,2 (25)
CI : Bivalves				
<i>Crassostrea gigas</i>	-17,6 \pm 0,2 (5)	8,5 \pm 0,3 (5)	-18,8 \pm 0,4 (5)	7,7 \pm 0,3 (5)
<i>Cerastoderma edule</i>	-17,5 \pm 0,3 (5)	8,5 \pm 0,1 (5)	-18,4 \pm 0,1 (5)	8,6 \pm 0,1 (5)
<i>Mytilus galloprovincialis</i>			-18,7 \pm 0,1 (5)	7,3 \pm 0,1 (5)
<i>Mytilus edulis</i>	-17,7 \pm 0,5 (6)	8,1 \pm 0,6 (6)	-18,1 \pm 0,2 (5)	7,6 \pm 0,3 (5)
<i>Paphia aurea</i>	-17,5 \pm 0,5 (4)	8,2 \pm 0,2 (4)		
<i>Tapes decussatus</i>	-17,8 (1)	7,6 (1)		
Emb : Arthropodes				
CI : Crustacés				
Sous-CI : Cirripèdes				
<i>Elminus modestus</i>	-17,5 (1)	10,3 (1)	-18,9 (1)	9,2 (1)
Emb : Cordés				
CI : Ascidiés				
<i>Ciona intestinalis</i>	-17,9 (1)	8,7 (1)		
<i>Styela clava</i>	-20,5 (1)	9,5 (1)		

Tableau 5 : La composition moyenne ± 1 E.T, en isotopes stables du carbone et de l'azote des organismes suspensivores présents sur les sites de la Canelette et du Banc d'Arguin. Le nombre d'échantillons figure entre parenthèses.

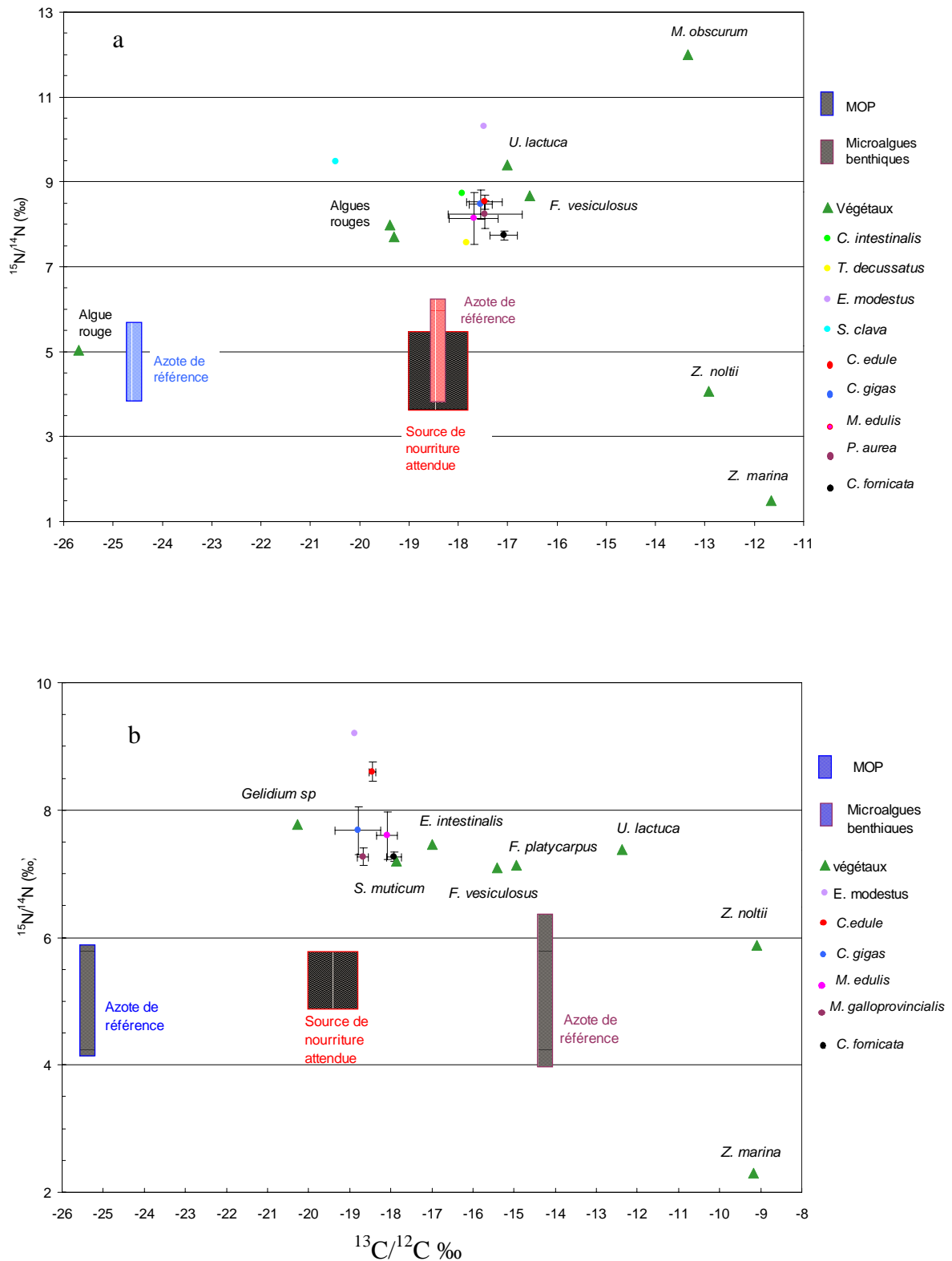


Figure 7 : Représentation duale de la composition isotopique du carbone et de l'azote des suspensives (moyenne ± 1 IC) et des producteurs primaires sur les sites de la Canelette (a) et d'Arguin (b), en janvier 2001.

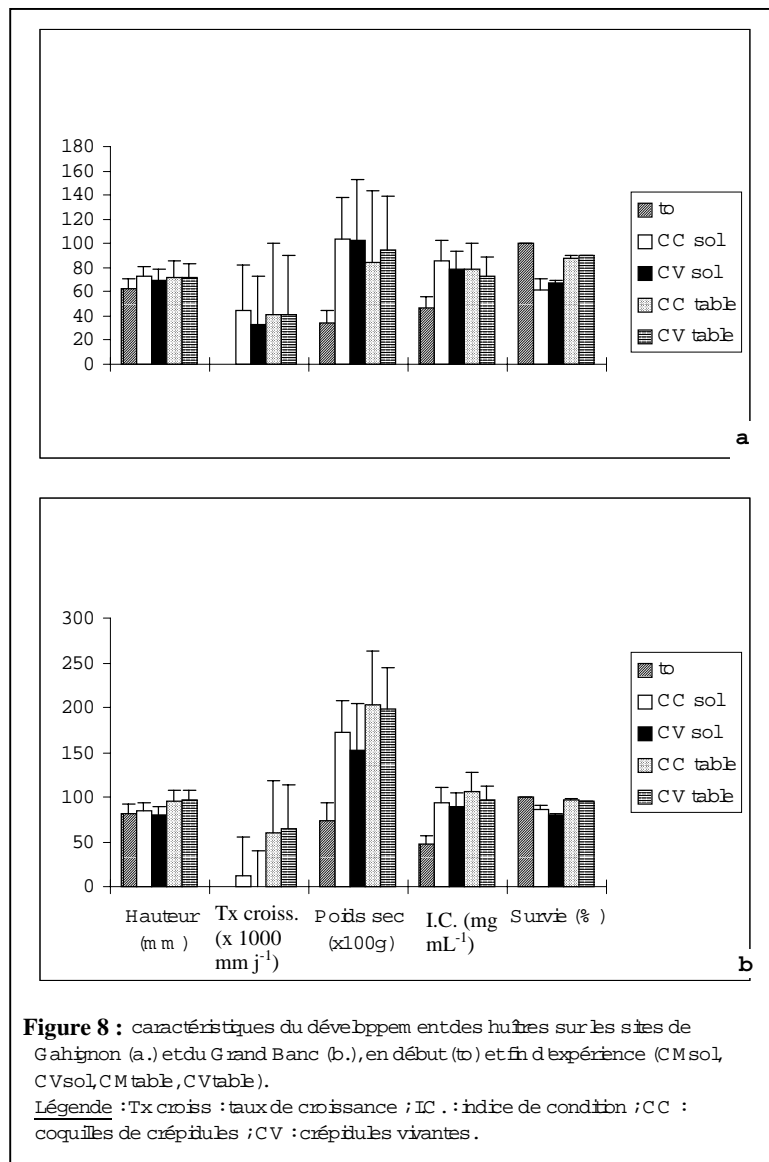
6.3.3. Résultats de l'expérimentation *in situ*

6.3.3.1. Paramètres de croissance et de qualité de *Crassostrea gigas*

Après neuf mois d'expérience "*in situ*" (septembre 2000 à mai 2001), les paramètres de croissance et de qualité des huîtres (hauteur, taux de croissance, poids sec, indice de condition et taux de survie) sont mesurés et comparés entre chaque traitement (Figure 8).

- **Hauteur et taux de croissance**

La hauteur moyenne des deux lots d'huîtres initiaux, incluse dans une gamme de taille où la croissance est linéaire, destinés l'un à Gahignon (63 ± 8 mm) et l'autre au Grand Banc (82 ± 10 mm) étant significativement différente ($p < 0,001$) (Figure 8), la comparaison de la croissance des huîtres entre ces deux sites s'est faite grâce au taux de croissance.



Il existe une différence significative du taux de croissance des huîtres entre les deux sites ostréicoles ($p < 0,05$) (Tableau 6). Globalement, la croissance est plus forte à Gahignon ($0,040 \text{ mm j}^{-1}$) qu'au Grand Banc ($0,033 \text{ mm j}^{-1}$) (Figure 8). Les huîtres ont de plus une poussée significativement meilleure lorsqu'elles sont disposées sur les tables ostréicoles ($0,052 \text{ mm j}^{-1}$) plutôt que sur le sol ($0,021 \text{ mm j}^{-1}$) ($p < 0,001$). Enfin, la présence de crépidules vivantes dans les poches ralentit de manière significative la croissance des huîtres ($p < 0,05$). Effectivement, en présence de coquilles de crépidules, le taux de croissance des huîtres est d'environ $0,040 \text{ mm j}^{-1}$. Il chute à $0,033 \text{ mm j}^{-1}$ en moyenne lorsque des crépidules vivantes sont présentes dans les poches ostréicoles.

L'analyse de variance signale des interactions significatives entre ces trois facteurs; site, position et crépidules ($p < 0,01$) :

- Site et position

Le taux de croissance est plus élevé au Grand Banc lorsque les huîtres sont placées sur les tables ($0,062 \text{ mm j}^{-1}$), comparé au site de Gahignon pour la même position ($0,041 \text{ mm j}^{-1}$). Au contraire, la croissance est beaucoup plus faible au Grand Banc, en position sol ($0,004 \text{ mm j}^{-1}$) par rapport à Gahignon ($0,039 \text{ mm j}^{-1}$).

- Position et crépidules

Sur les tables, les huîtres disposées avec des crépidules vivantes ont tendance à avoir une meilleure croissance ($0,053 \text{ mm j}^{-1}$). Au contraire, en position sol, ce sont les huîtres placées avec des coquilles de crépidules qui montrent une plus forte croissance ($0,029 \text{ mm j}^{-1}$).

Facteurs	Analyse de variance			
	SCE	ddl	F	p
Site	0,008	1	3,921	*
Position	0,156	1	77,909	***
Crépidules	0,008	1	3,801	*
Site x position	0,133	1	66,810	***
Site x crépidules	0,000	1	0,009	ns
Position x crépidules	0,013	1	6,660	**
Site x position x crép.	0,001	1	0,524	ns

Tableau 6 : Analyse de variance comparant le taux de croissance des huîtres selon le site, la position des poches et la présence ou non de crépidules vivantes.

Légende : SCE : Somme des carrés des écarts ; ddl : degré de liberté ; p : probabilité ; ns : non significatif ; * : $0,01 < p < 0,05$; ** : $0,001 < p < 0,01$; *** : $p < 0,001$.

- Poids sec et indice de condition

Le poids sec moyen des deux lots d'huîtres initiaux destinés l'un à Gahignon (0,3 g) et l'autre au Grand Banc (0,8 g) étant significativement différent ($p < 0,001$), la comparaison de ce paramètre entre les deux sites n'est pas possible. En revanche, l'indice de condition, calculé grâce au poids sec et au volume intervalvaire des animaux, ne présente pas de différence significative ($p > 0,05$) entre les deux sites. En conséquent, il est utilisé pour effectuer une comparaison globale de la qualité des huîtres selon les différents traitements.

L'indice de condition montre des valeurs significativement différentes selon le site étudié ($p < 0,001$) (Tableau 7). Au Grand Banc, cet indice est beaucoup plus élevé ($96,7 \text{ mg mL}^{-1}$) que sur le site de Gahignon ($79,2 \text{ mg mL}^{-1}$) (Figure 8). Les valeurs de ce paramètre restent homogènes selon la position des huîtres ($p > 0,05$). Enfin, il existe une différence significative de l'indice de condition entre les poches d'huîtres contenant des crépidules vivantes ($84,8 \text{ mg mL}^{-1}$) et celles renfermant seulement des coquilles de crépidules ($91,1 \text{ mg mL}^{-1}$) ($p < 0,05$) de 7,4 % de plus.

L'analyse de variance note une interaction entre les facteurs station et position ($p < 0,01$). Sur le site de Gahignon, l'indice de condition ($82,3 \text{ mg mL}^{-1}$) a tendance à être plus fort pour les huîtres situées au sol alors qu'au Grand Banc, l'indice est plus important en position table ($101,9 \text{ mg mL}^{-1}$).

Facteurs	Analyse de variance			
	SCE	ddl	F	p
Site	11837,736	1	39,000	***
Position	172,354	1	0,568	ns
Crépidules	1552,821	1	5,116	*
Site x position	2610,501	1	8,600	**
Site x crépidules	1,503	1	0,005	ns
Position x crépidules	25,795	1	0,085	ns
Site x position x crépidules	100,028	1	0,330	ns

Tableau 7 : Analyse de variance comparant l'indice de condition des huîtres selon le site, la position des poches et la présence ou non de crépidules vivantes.

- **Taux de survie**

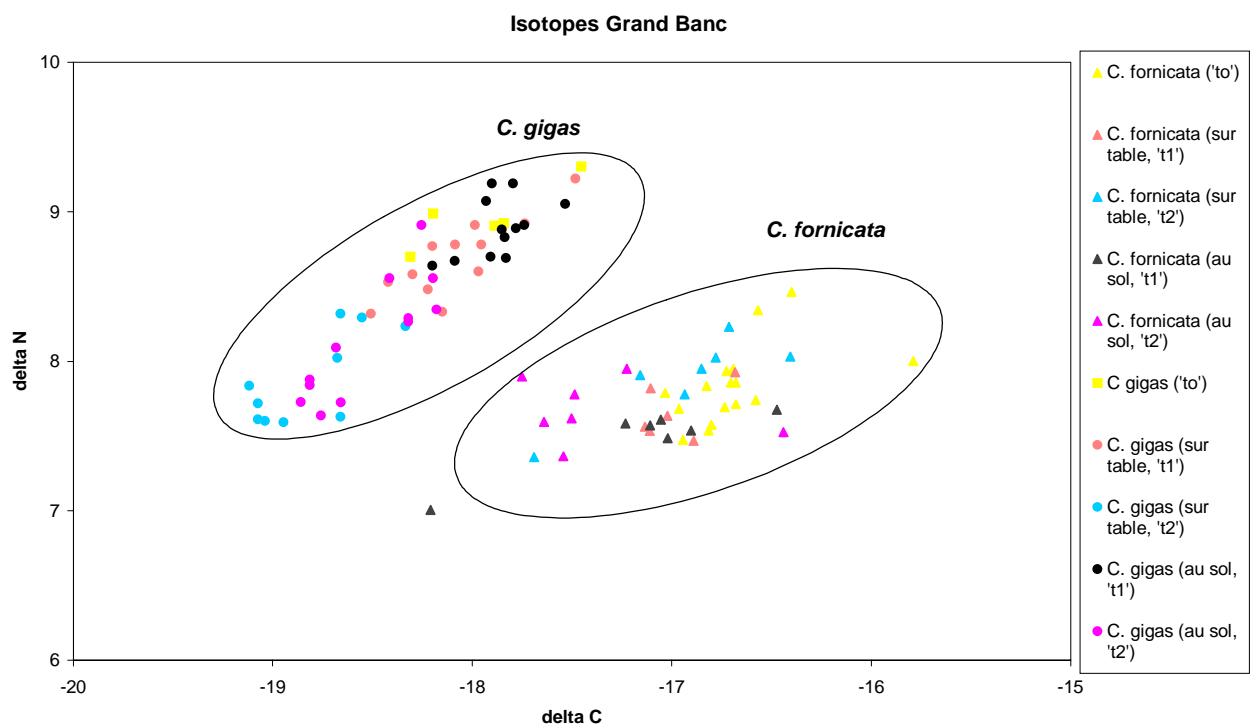
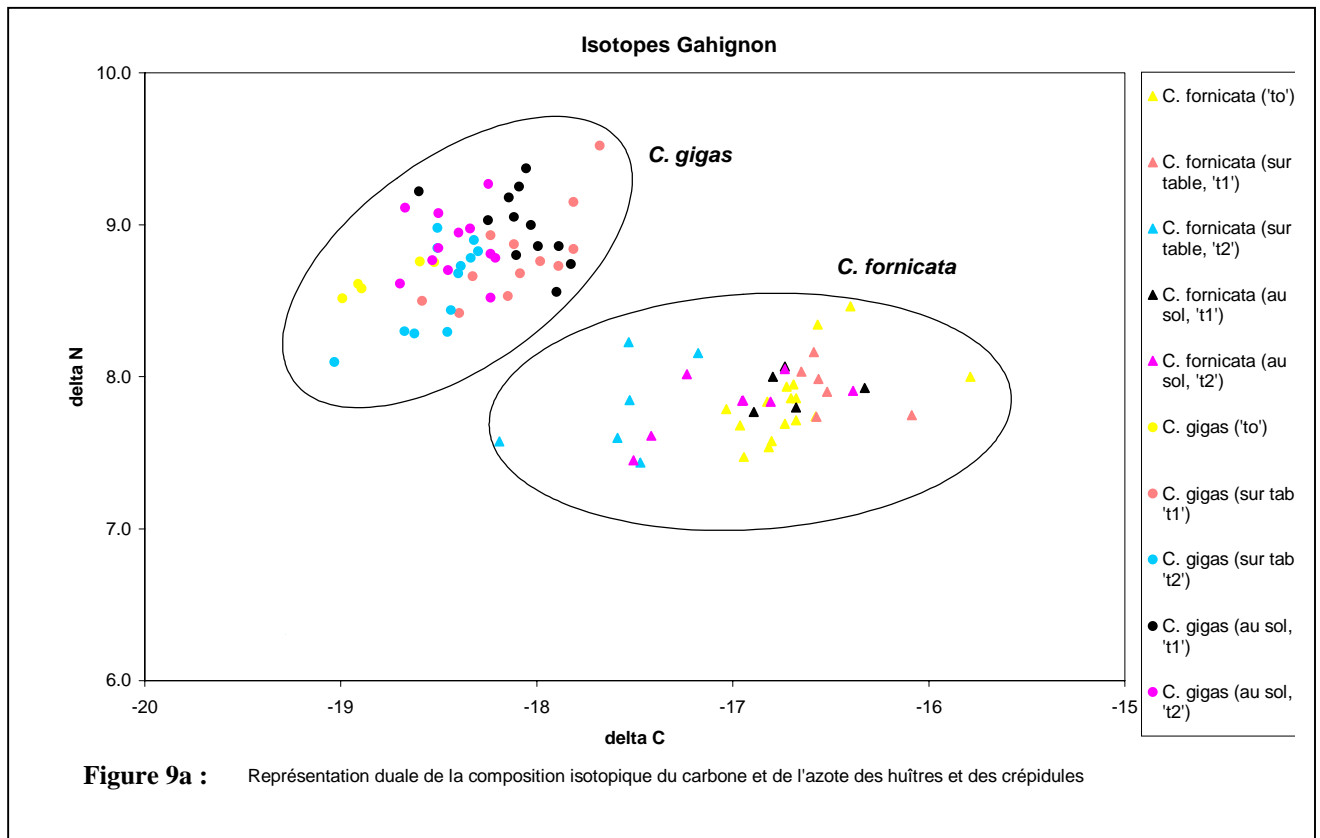
Le taux de survie est significativement différent selon les deux sites ($p < 0,001$) (Tableau 8). Au Grand Banc, les huîtres ont beaucoup mieux survécu aux différents traitements (89,2 %) que sur le site de Gahignon (76,8 %) (Figure 8). De la même manière, les huîtres ont mieux résisté en position table (92,3 %) qu'en position sol (73,7 %) ($p < 0,001$). La présence de crépidules vivantes ne semble pas avoir augmenté la mortalité des huîtres quelque soit le traitement ($p > 0,05$).

Facteurs	Analyse de variance			
	SCE	ddl	F	p
Site	880,002	1	42,278	***
Position	1960,665	1	94,196	***
Crépidules	0,627	1	0,030	ns
Site x position	177,092	1	8,508	** ?
Site x crépidules	81,544	1	3,918	ns
Position x crépidules	0,566	1	0,027	ns
Site x position x crépidules	32,077	1	1,541	ns

Tableau 8 : Analyse de variance comparant le pourcentage de survie des huîtres selon le site, la position des poches et la présence ou non de crépidules vivantes.

- **Analyses isotopiques**

Les Figures 9a et 9. montrent la composition isotopique en $\delta^{13}\text{C}$ et en $\delta^{15}\text{N}$ des huîtres et des crépidules contenues dans les poches ostréicoles des parcs de Gahignon et du Grand Banc. Pour chaque espèce, ces valeurs sont similaires en position sol et sur table. Les nuages de points homogènes caractérisant d'une part les huîtres et d'autres part les crépidules sont distincts à t_0 . Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ pour les huîtres sont respectivement de $-18,4 \text{ ‰}$ et $8,8 \text{ ‰}$. Pour les crépidules, les valeurs sont de $-16,7 \text{ ‰}$ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et de $7,8 \text{ ‰}$ pour le $\delta^{15}\text{N}$.



6.4. Discussion

6.4.1. Qualité et origine du seston

Les résultats obtenus caractérisant le seston de la Canelette et du Banc d'Arguin (MES, Chla et Phéo) sont en accord avec le suivi annuel d'IFREMER (1997) dans le Bassin d'Arcachon.

Le seston est constitué d'environ 81 % de matière inorganique sur les deux sites d'étude. Concernant la matière organique particulaire, les divers indices de qualité permettent d'estimer qu'elle est principalement de nature détritique : forte teneur en phéopigments, rapport COP/Chla supérieur à 200 (Cifuentes et al., 1988) et C/N de l'ordre de 12 (Thornton & McManus, 1994), traduisant une origine terrestre. La comparaison entre les deux sites d'étude montre que le seston de la Canelette est plus enrichi en composés détritiques. Situé dans l'angle sud-est du bassin, ce site a dû subir l'influence des eaux riches en matière organique terrestre de la Leyre en crue, lors des fortes pluies hivernales.

L'analyse isotopique du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) de la MOP donne des valeurs comprises entre -26 et -24 ‰ sur les deux sites, conformément aux observations faites par Richard et al. (1997) dans le Bassin de Marennes-Oléron. La nature exacte des différentes sources de production primaire susceptibles de contribuer à la composition de la MOP peut être déterminée grâce à l'analyse de leur composition isotopique du carbone. Le phytoplancton est un constituant du pool de MOP mais son $\delta^{13}\text{C}$ ne peut être déterminé directement. En effet, dans des eaux turbides, il est très difficile de séparer les cellules microalgales du reste de la MOP. La mesure du $\delta^{13}\text{C}$ du carbone inorganique dissous (CID), utilisé par les végétaux marins lors de la photosynthèse ainsi que la valeur du coefficient de fractionnement isotopique entre le CID et le phytoplancton (Tan & Strain, 1983), supposé constant, permet d'accéder au $\delta^{13}\text{C}$ du phytoplancton (Richard et al., 1997; Riera & Richard, 1996). Richard et al. (1997) obtiennent des valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ du phytoplancton estuarien et océanique comprises respectivement entre $-25,4$ et $-21,5$ ‰ et entre $-21,5$ et $-19,1$ ‰. Ces valeurs sont légèrement enrichies en ^{13}C par rapport au $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP obtenue dans nos résultats. Il est par conséquent probable, étant donné la nature détritique de la MOP, que sa composition isotopique du carbone résulte d'un mélange de débris de végétaux autochtones dont la décomposition n'altère pas leur composition isotopique (Haines & Montague, 1979), de phytoplancton et de matière organique d'origine terrestre, plus appauvrie en ^{13}C (Hackney & Haines, 1980; Incze et al., 1982).

Le pool de MOP est principalement détritique, ce qui rend difficile la détermination de son origine à partir du $\delta^{15}\text{N}$. La MOP est affectée par des processus de diagénèse (minéralisation microbienne) qui réduisent le montant d'azote et enrichissent le substrat organique en ^{15}N dû à une utilisation préférentielle de ^{14}N par les bactéries. Par conséquent, la valeur du $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP reflète des processus biogéniques associés à la décomposition de la matière organique plutôt que son origine (Thornton & McManus, 1994).

6.4.2. Régime trophique des crépidules et des compétiteurs potentiels : suivi *in situ* par analyse isotopique

La composition isotopique du carbone, observée pour le microphytobenthos et les macroalgues est en accord avec la bibliographie (Riera & Richard, 1996; Riera & Richard, 1997).

Les organismes suspensivores ont un $\delta^{13}\text{C}$ et un $\delta^{15}\text{N}$ proches de ceux observés par Kang (1999) dans le Bassin de Marennes-Oléron. Sur le site de la Canelette, le $\delta^{13}\text{C}$ est compris entre $-17,7$ et $-17,1$ ‰ et le $\delta^{15}\text{N}$ entre $7,6$ et $8,5$ ‰. Sachant que les consommateurs sont enrichis en ^{13}C d'environ 1 ‰ par rapport à leur alimentation et en ^{15}N de 3 ‰ (DeNiro & Epstein, 1978; DeNiro & Epstein, 1981), leur source de nourriture devrait avoir une composition isotopique du carbone comprise entre -19 et -18 ‰ et des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ allant de 4 à 6 ‰. Ainsi, le microphytobenthos présente une valeur de $\delta^{13}\text{C}$ de $-18,4$ ‰ qui entre dans cet intervalle. Par ailleurs, en considérant le $\delta^{15}\text{N}$ de référence pour ces microalgues benthiques, compris entre $4,1$ et $6,6$ ‰, nous pouvons conclure que ces microalgues constituent une source de nourriture pour les mollusques suspensivores. Riera et Richard (1996)

relatent aussi l'importance du microphytobenthos dans l'alimentation des suspensivores. La composition isotopique de ces organismes peut aussi être le résultat d'un mélange nutritionnel faisant intervenir plusieurs sources de matière organique. Ainsi le mélange en quantité égale, de débris de *Zostera noltii* et de MOP donne une valeur de $\delta^{13}\text{C}$ comprise entre -19 et -18 ‰. En outre, la composition isotopique de l'azote de cette zostère combinée au $\delta^{15}\text{N}$ de référence de la MOP correspond à celle de la source de nourriture attendue. Dauby (1989) montre de la même manière que les herbiers peuvent entrer dans l'alimentation des suspensivores. Enfin une troisième hypothèse est le mélange de *Z. noltii* et d'une espèce d'algue rouge qui présente une valeur en $\delta^{13}\text{C}$ plus appauvrie que la MOP mais un $\delta^{15}\text{N}$ caractéristique de la source de nourriture attendue. Cependant, les algues rouges sont trop peu abondantes dans le milieu pour qu'elles puissent constituer une source de nourriture privilégiée.

Sur le Banc d'Arguin, les organismes suspensivores ont un rapport isotopique du carbone compris entre -18.8 et -17.9 ‰ et de l'azote s'échelonnant de 7.3 à 8.6 ‰. Par conséquent et en tenant compte de l'enrichissement isotopique lié au niveau trophique, la source de nourriture devrait présenter un $\delta^{13}\text{C}$ allant de -20 à -19 ‰ et un $\delta^{15}\text{N}$ compris entre 4 et 5 ‰. Le mélange en proportion égale de MOP et de microphytobenthos offre un $\delta^{13}\text{C}$ et des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de référence entrant dans cette gamme. Une autre hypothèse est le mélange entre la MOP et *Z. noltii*, mais avec une proportion plus importante pour le phytoplancton. Néanmoins, cette solution est moins probable car *Z. noltii* est peu abondante sur ce site. La source organique privilégiée des suspensivores serait par conséquent un mélange de MOP et de microalgues benthiques. Cette combinaison de sources de nourriture est aussi observée par Riera *et al.* (1999) ainsi que par Kang *et al.* (1999) dans le Bassin de Marenne-Oléron.

Dans l'ensemble, les sources primaires (macroalgues, diatomées benthiques et zostères) sont plus enrichies en ^{13}C à Arguin qu'à la Canelette, de 1 à 5 ‰. Cet enrichissement est peut être lié à l'influence océanique que reçoit le Banc d'Arguin. En effet, en hiver, les températures sont plus douces dans les eaux néritiques externes que dans les eaux néritiques intermédiaires et internes. Ainsi, Goering *et al.* (1990) démontrent que le fractionnement isotopique des producteurs primaires diminue avec la température, ce qui a pour effet une augmentation du $\delta^{13}\text{C}$ de 0.7 ‰/°C. Cet enrichissement n'est pas visible dans le pool de MOP car ce dernier contient de la matière organique détritique appauvrie en ^{13}C . Concernant le $\delta^{15}\text{N}$, il n'y a pas de tendance générale à un enrichissement en ^{15}N des producteurs primaires avec des températures plus douces au large même si cela est relaté dans la littérature (Goering *et al.*, 1990). La signature isotopique du carbone des suspensivores est plus enrichie en ^{13}C à la Canelette où la contribution du microphytobenthos dans le pool alimentaire est prépondérante (environ 100 %) alors qu'elle n'est que de 50 % à Arguin. Cette différence est peut être liée au fait que les espèces de microalgues benthiques ne sont pas les mêmes sur les deux sites.

Enfin, il existe des différences significatives de la signature isotopique entre les crépidules et les huîtres pour le $\delta^{15}\text{N}$ sur le site de la Canelette et pour le $\delta^{13}\text{C}$ dans le cas d'Arguin. Sur les deux sites, les crépidules ont tendance à être plus enrichies en ^{13}C et plus appauvries en ^{15}N que les huîtres. Cette différence peut s'expliquer par :

- des processus liés à la physiologie de la digestion,
- une consommation préférentielle d'espèces microalgales benthiques,
- une assimilation dans des proportions différentes des mêmes sources de nourriture.

Si on admet que la première hypothèse (physiologie de la nutrition) ne génère pas de différences significatives dans le fractionnement isotopique de 1 ‰ sur le carbone et de 3 ‰ sur l'azote, alors les deux autres hypothèses semblent indiquer que les sources de nourriture des huîtres et des crépidules sont différentes. Une augmentation du nombre d'échantillons de mollusques permettrait d'apporter plus de précisions à ces résultats. De plus, une mesure de la composition isotopique du CID permettrait d'évaluer l'importance du phytoplancton dans la MOP au sein de chaque site.

6.4.3. Régime trophique des crépidules : compétition potentielle avec les huîtres par transplantation expérimentale

L'expérience a été réalisée avec des huîtres d'environ 1 an car la croissance et le gain de poids étant importants à cet âge, une perturbation du développement est mieux perçue.

Dans chaque poche ostréicole d'environ 0,48 m², 3 kg de poids frais de crépidules ont été placés afin de reconstituer une biomasse assez forte de 6 kg/m². Dans le Bassin d'Arcachon les biomasses maximales sont d'environ 9 kgPF/m² (Audemard, 1997). Le choix de la biomasse des crépidules incorporées dans les poches résulte d'un compromis entre une densité assez importante mais réaliste pour agir potentiellement sur la croissance des huîtres et d'une densité n'engendrant pas de forte mortalité.

Après 8 mois d'expérience, sur le site de Gahignon, les valeurs des différents paramètres de croissance et de qualité des huîtres (hauteurs, taux de croissance, poids sec et indice de condition) sont homogènes quelle que soit la position (table ou sol) des huîtres. En revanche, dans le parc ostréicole du Grand Banc, l'ensemble de ces paramètres est significativement meilleur pour les huîtres placées dans leur position d'exploitation c'est-à-dire sur les tables ostréicoles. D'après l'analyse du contenu digestif, la source d'alimentation des huîtres *Crassostrea gigas* dans le Bassin d'Arcachon, est constituée principalement de diatomées benthiques mises en suspension, pendant les mois d'hiver (Le Roux, 1956). La densité des Diatomées diminue naturellement à mesure que l'on s'élève dans la colonne d'eau et varie avec les coefficients de marée. Les huîtres des pignots devraient donc être défavorisées par rapport à celles cultivées dans les parcs, or il s'avère qu'elles atteignent un poids plus important (Labrid, 1969). Ceci suggère que cette nourriture n'est pas le seul facteur en cause. Les conditions environnementales (température, salinité, turbidité, courants) et d'autres formes d'alimentation dissoutes et particulaires (phytoplancton) interviennent. En effet, les huîtres absorbent directement de la matière organique dissoute dans l'eau telle que des lipides, des acides aminés et des sucres (Jørgensen, 1982). Héral et al. (1984) montre que la concentration de carbone et d'azote organique dissous dans le Bassin de Marennes-Oléron est corrélé avec la production de chair chez les huîtres âgées de 1 à 2 ans.

De plus, d'après les résultats obtenus, la mortalité est plus importante chez les huîtres situées au sol, dans les deux parcs ostréicoles. Cette position favorise la pénétration de sable dans les valves des huîtres, ce qui les fragilise (Labrid, 1969) ainsi que la prédation. Les avantages du mode d'exploitation des huîtres en surélévation par rapport à la culture à plat traditionnelle sont reconnus empiriquement par les professionnels.

La comparaison des deux sites ostréicoles montre que l'indice de condition et le taux de survie des huîtres sont plus importants au Grand Banc qu'au parc de Gahignon, quelle que soit la position des huîtres. Le taux de croissance est aussi meilleur au Grand Banc mais uniquement en position table. Il semble donc que le site du Grand Banc soit plus favorable au développement des huîtres. Cette constatation est observée par Maurer (1989) qui montre que la capacité de production des huîtres dans le Bassin d'Arcachon est meilleure dans le parc ostréicole du Cap-Ferret, baigné comme le parc du Grand Banc, par les eaux néritiques externes. Pour cet auteur, cette forte production obtenue ne correspond pas à un critère de richesse nutritive du milieu mais à une influence océanique qui se traduit par des variations moins brutales des paramètres abiotiques (température et salinité) et biotiques (floraisons phytoplanctoniques).

Néanmoins, en position sol, les huîtres du Grand Banc ont un taux de croissance inférieure à celui de Gahignon. Le parc du Grand Banc, localisé à l'embouchure du Bassin d'Arcachon, est soumis à des courants de forte intensité. Il se peut que les huîtres aient subi un stress qui aurait ralenti leur croissance à cet endroit.

Enfin, la présence de crépidules vivantes dans les poches ostréicoles ralentit de manière significative la croissance des huîtres, surtout lorsque ces dernières sont placées en position sol. Cette position constitue pour les crépidules leurs conditions naturelles de développement. En revanche les huîtres semblent perturbées par l'ensablement et accèdent peut être moins bien à la matière organique

dissoute et particulière labile présente dans la colonne d'eau. Dans ces conditions défavorables, la présence de crépidules constitue un facteur supplémentaire de stress puisque ces dernières agissent comme un compétiteur trophique. Par ailleurs, les valeurs de l'indice de condition montrent que les crépidules ont également une influence négative significative sur la qualité des huîtres, mais cette fois, aussi bien au sol qu'en position table. Néanmoins, les crépidules n'augmentent pas le taux de mortalité des huîtres. Une autre expérience de ce type, associant des huîtres et des crépidules dans des enclos à même le sol, a été réalisée par de Montaudouin et *al.* (1998) dans le parc ostréicole du Cap-Ferret, localisé à l'embouchure du Bassin d'Arcachon. La mesure de la croissance et de l'indice de condition des huîtres suggérait que les crépidules ne constituaient pas, de manière significative, un compétiteur trophique pour l'huître *C. gigas*. Néanmoins, les auteurs remarquent que l'indice de condition des huîtres présentes avec des crépidules vivantes était de 20 % plus faible que celui des huîtres disposées avec des coquilles de crépidules. Les crépidules auraient donc une tendance à agir comme un compétiteur trophique mais cette compétition serait plus ou moins marquée selon les conditions biotiques et abiotiques du milieu. En effet, lorsque les ressources nutritives du milieu sont pauvres, les organismes de même régime trophique entrent en compétition. De plus, la tenacité des organismes est aussi dépendante de facteurs intrinsèques qui rendent certaines espèces plus vulnérables que d'autres aux variations des paramètres abiotiques du milieu. Dans le cas du parc ostréicole du Cap Ferret, la qualité nutritive ainsi que les conditions relativement stables des paramètres physico-chimiques liées à l'influence océanique font de ce site, un des meilleurs secteurs de croissance et d'engraissement du bassin (Maurer, 1989). Ce milieu a donc permis le maintien d'une densité d'espèces suspensivores sans qu'il y ait une compétition trophique significative. En revanche la tendance à la compétition s'accroît sur les parcs du Grand Banc et de Gahignon, situés plus en amont dans le Bassin d'Arcachon, qui présentent un taux de croissance et un indice de condition plus faibles qu'au Cap Ferret pour la même période de l'année et les mêmes conditions expérimentales (huîtres + crépidules, position sol). Le taux de croissance est nul au Grand Banc et de 0.033 mm/j à Gahignon alors qu'il était de 0.081 mm/j au Cap Ferret. De la même manière, l'indice de condition a augmenté d'un facteur 1.8 environ au Grand Banc et à Gahignon à l'issue du suivi, alors qu'il a été multiplié par 2.8 au Cap Ferret. Ces valeurs confirment bien que le parc du Cap Ferret, malgré la présence des crépidules, offre des conditions environnementales plus favorables au développement des huîtres.

6.4.4. [Isotopes dans les parcs](#)

La composition en isotopes stables du carbone et de l'azote des huîtres et des crépidules est distincte au début de l'expérience car ces deux espèces sont issues de milieux différents dans le Bassin d'Arcachon. Une période de 1 à 2 mois est nécessaire pour que les huîtres et les crépidules s'imprègnent de la composition isotopique en carbone et en azote du milieu (Riera & Richard, 1997). Par conséquent, il est fort probable que dès le temps " t_1 ", au bout de 3 mois d'expérience, ces mollusques aient renouvelé la composition isotopique de leurs tissus. La variation de la signature isotopique de ces espèces au cours du temps résulte certainement d'une modification saisonnière du pool nutritif. Sur les deux sites d'étude, les crépidules ont tendance à être plus enrichies en ^{13}C et plus appauvries en ^{15}N que les huîtres. Dans le parc de Gahignon, les sources de ^{15}N et de ^{13}C sont assez distinctes entre les deux espèces suspensivores. Ceci suggère deux hypothèses sur le nombre de source de matière organique :

- Les huîtres et les crépidules se nourrissent de deux sources organiques distinctes
- Les suspensivores s'alimentent d'un mélange de matière organique d'origine différente. Ainsi, trois sources organiques peuvent intervenir dont une est commune aux deux espèces.

Dans le parc du Grand Banc, les deux espèces s'alimentent du même pool de ^{15}N . Ainsi, deux hypothèses peuvent être formulées quant au nombre de sources organiques en jeu :

- Les huîtres et les crépidules se nourrissent de deux sources organiques distinctes ayant un $\delta^{15}\text{N}$ semblable.
- Les suspensivores s'alimentent d'un mélange de matière organique d'origine différente. Ainsi, trois sources organiques peuvent intervenir dont une est commune aux deux espèces.

7. REPRODUCTION DES CREPIDULES

7.1. Introduction

L'étude suivante avait pour objectif d'apporter des connaissances supplémentaires sur la reproduction de la crépidule afin ultérieurement de comparer son cycle de reproduction dans le Bassin d'Arcachon avec celui d'autres sites (Marennes-Oléron, Rade de Brest, Saint-Brieuc).

7.2. Matériels et méthodes

Les populations de crépidules ont été prélevées sur le site de la Canelette, en position infralittorale supérieure et dans le chenal de Gujan-Mestras, en position subtidale, au moyen d'une drague (Figure 6). L'échantillonnage s'effectue avec un pas de temps variable en fonction de l'activité sexuelle des animaux au cours du cycle annuel. Il est mensuel pendant la période de faible activité gonadique puis, bimensuel pendant la période d'activité sexuelle. Pour chaque prélèvement, trente chaînes de crépidules ont été ramassées et seule la seconde femelle à partir de la base a été disséquée. En cas de présence d'œufs sous cette crépidule, plusieurs observations étaient effectuées :

- le nombre de sacs ovigères,
- le nombre d'embryons dans quatre sacs ovigères,
- le stade de développement de l'embryon selon Chipperfield (1951) :
 - Stade 0 : absence d'œuf.
 - Stade 1 : stade 1 à 8 cellules (stade morula).
 - Stade 2 : stade 8 cellules jusqu'à la fin de la gastrulation (stade morula).
 - Stade 3 : stade "pré-véligère" cilié, dans lequel la gastrulation est complète et l'archenteron ainsi que le stomodeum sont bien formés.
 - Stade 4 : début de stade véligère, avec un vélum bien développé et une ébauche de coquille.
 - Stade 5 : stade véligère tardif, prêt à l'éclosion avec une coquille bien formée, d'apparence bombée. Le vélum est légèrement quadrilobé et parfaitement cilié.
 - Stade 6 : stade éclos représenté par des sacs vides.

7.3. Résultats

Le cycle de reproduction a été étudié pour deux populations de crépidules, l'une en position infralittorale supérieure, sur le site de la Canelette et l'autre en position subtidale, dans le chenal de Gujan.

La Figure 10 montre que le pourcentage de femelles portant des œufs (stades 1 à 6), à la Canelette, augmente régulièrement du 7 février au 9 avril pour atteindre 65 %. Du 9 au 27 avril, la proportion de femelles incubantes diminue de 13 %, puis augmente de nouveau jusqu'au 23 mai pour atteindre une valeur maximale de 85 %. En position subtidale, dans le chenal de Gujan, le profil de la courbe est très proche de celui décrit précédemment mais est décalé dans le temps de quatre semaines (Figure 10b). Sur le site de la Canelette, la courbe des embryons au stade de développement morula (stades 1

et 2 cumulés) décrit trois périodes de ponte. La première se situe entre le 7 février et le 4 avril. Elle implique la plus grande proportion de femelles incubantes, soit 21 %. La seconde période de ponte a lieu entre le 14 avril et le 2 mai et la troisième débute le 15 mai. Le développement des embryons issus de chaque ponte peut être observé à travers l'évolution des courbes concernant les stades 2 à 6 et les périodes d'émission des véligères dans le milieu sont déduites d'après le stade 6. Ainsi, les larves véligères issues de la première ponte sont libérées entre le 28 mars et le 27 avril et celles de la seconde incubation sont émises à partir du 27 avril. Concernant le chenal de Gujan, trois périodes de pontes, plus distinctes, sont aussi visibles. Même si le début de la ponte est plus tardive, les trois périodes d'incubation correspondent à celles de la Canelette. Néanmoins, la plus forte ponte correspond à la seconde, qui implique 25 % de femelles. Les embryons originaires de la première ponte sont émis au même moment que ceux de la Canelette, c'est-à-dire du 28 mars au 5 mai. En revanche l'émission des embryons concernant la seconde ponte n'est pas encore visible.

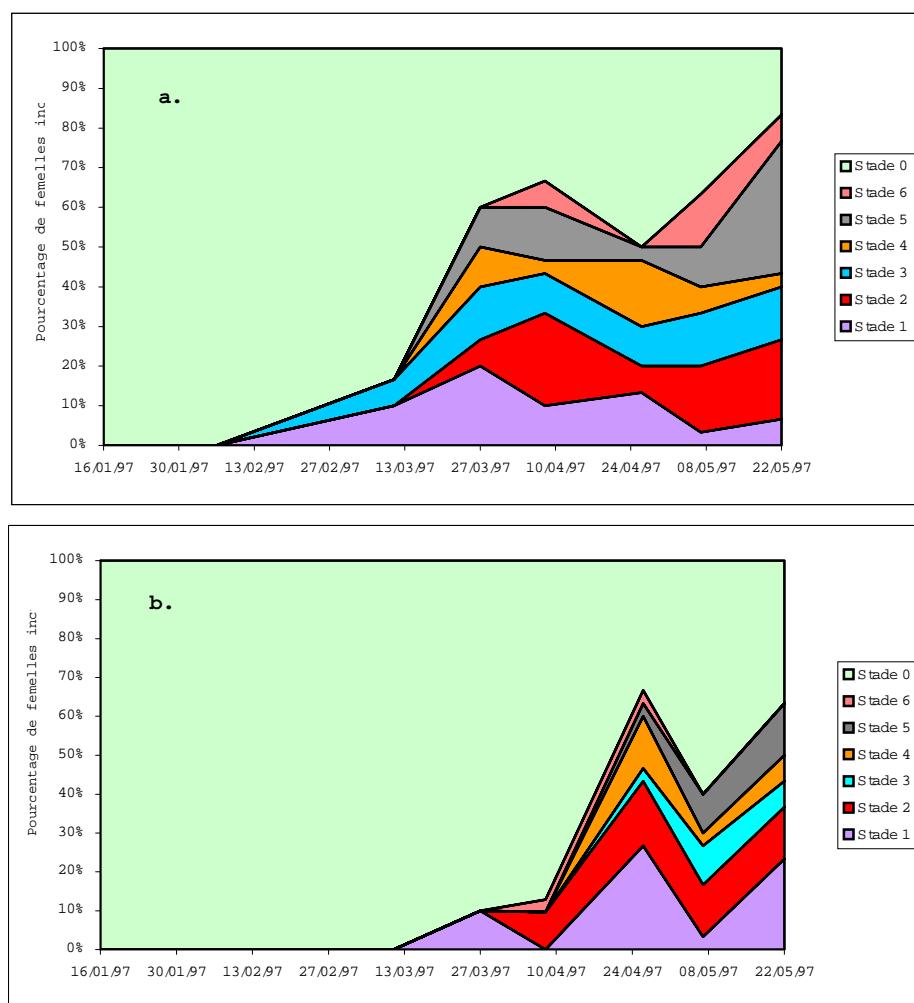


Figure 10 : Evolution temporelle du pourcentage de crépidules femelles incubantes à la Canelette (a.) et à Gujan (b.).

D'après la courbe de la Figure 11a, le nombre moyen d'œufs au stade morula par femelle est maximal lors de la première ponte (20 000 à 30 000 œufs/femelle selon les stations) puis décroît rapidement vers un pallier de 10 000 œufs. Cette décroissance est plus le résultat d'un nombre plus faible d'œufs pondus par sac ovigère (Figure 11b) que d'une diminution du nombre de sacs émis (Figure 11c).

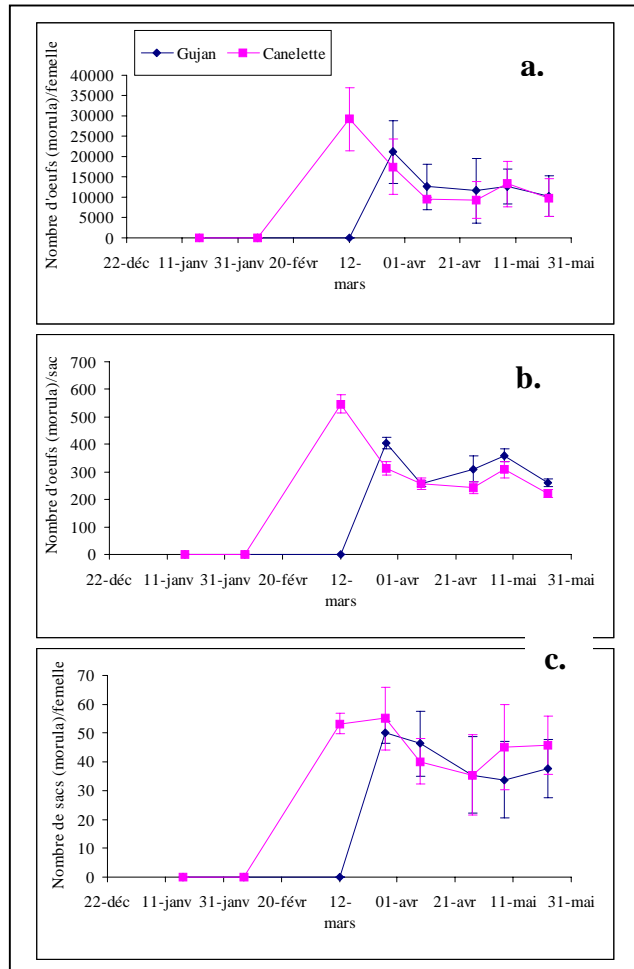


Figure 11 : Evolution temporelle (\pm E.T.) du nombre d'œufs par femelle (a.), du nombre d'œufs par sac (b.) et du nombre de sac par femelle (c.) dans la station subtidale de Gujan et la station intertidale de la Canelette.

7.4. [Discussion](#)

La stratégie de reproduction est un élément essentiel à connaître pour pouvoir modéliser le potentiel d'extension d'une espèce.

Lorsque les crépidules se trouvent à l'étage subtidal (Gujan), le début de la ponte est plus tardif, d'environ un mois, par rapport à la population localisée en position infralittorale (la Canelette). Dans le chenal de Gujan, les œufs apparaissent à partir du 12 mars alors qu'ils sont incubés dès le 7 février sur le site de la Canelette. L'impact de l'étage tidal sur la reproduction des crépidules ne peut être comparé avec les travaux existants puisque l'étude du cycle de reproduction dans un secteur géographique se limite généralement à une seule population localisée soit en position subtidale soit en position infralittorale. En rade de Brest, Coum (1979) note l'apparition de la période d'incubation à

partir du mois de mars en position subtidale, alors que Richard (2000) l'observe à partir de la mi-février. En position infralittorale, la période de ponte de la population de crépidules établie sur le banc du Quihot dans le Calvados, commence dès le mois de février en accord avec nos résultats et se poursuit de façon continue jusqu'au mois d'octobre (Lubet & Le Gall, 1972). Le déclenchement de la ponte s'effectue d'après Chipperfield (1951) à une température supérieure à 10°C et qui selon les années, doit être atteinte plus ou moins rapidement. Dans le Bassin d'Arcachon, la température était supérieure à 10°C près du chenal de Gujan à partir du 12 mars (données PRIMEVERE 2001, non publiées), date à laquelle débute la période d'incubation. Les crépidules localisées dans la zone infralittorale du site de la Canelette sont découvertes à chaque basse mer de vive-eau, elles sont donc périodiquement soumises à des températures plus élevées ayant pour conséquence de déclencher la période de ponte plus rapidement. La présente étude a donc montré que la variabilité intrasite (au sein du Bassin d'Arcachon) du déclenchement des pontes pouvait être supérieure à la variabilité intersite (sur le littoral Manche-Atlantique).

Dans le Bassin d'Arcachon, trois périodes d'incubation se distinguent jusqu'à présent, l'étude se poursuivant jusqu'à janvier 2002. Elles sont à peu près similaires quel que soit l'étage tidal. La première période de ponte commence soit début février soit mi-mars selon la position tidale des crépidules et prend fin début avril. Les œufs sont émis dans le milieu 7 semaines après le déclenchement de la ponte à la Canelette et 2 semaines après dans le chenal de Gujan. La deuxième période de ponte a lieu de la mi-avril à début mai et la troisième débute mi-mai. En rade de Brest, Richard (2000) note 4 périodes de ponte qui se succèdent entre la mi-février et la mi-septembre dont les 3 premières correspondent à nos observations.

Le nombre moyen d'œufs au stade morula par femelle ainsi que le nombre moyen d'œufs par sac ovigère ont une évolution synchrone et varient selon la période d'incubation, pour les deux étages tidaux. En revanche la variation du nombre de sacs ovigères par femelle, au cours du cycle reproductif, est moins flagrante. Ainsi, l'importance d'une ponte est caractérisée surtout par le nombre d'œufs élevé par sac ovigère. Toutefois, la différence entre le nombre d'œufs au stade morula et celui au stade véligère montre que les embryons ont subi une mortalité au cours de leur développement. Ainsi, sur le site de la Canelette, soumis au balancement de la marée, les crépidules pondent de manière plus intense mais les œufs subissent parallèlement une plus forte mortalité. Cette mortalité se manifeste par un cannibalisme embryonnaire (Hoagland, 1979) et par une perte de sacs ovigères par femelle (Richard, 2000).

Le nombre moyen d'œufs au stade morula par femelle est similaire selon l'étage tidal (environ 14000 œufs). Ces résultats sont proches de ceux observés par Deslous-Paoli et Héral (1986) dans le Bassin de Marennes-Oléron. Le nombre moyen de sacs ovigères comportant des œufs au stade morula par femelle est aussi semblable selon l'étage tidal (41 à 46 sacs). Ces résultats sont identiques à ceux de Richard (2000) obtenus en rade de Brest.

La crépidule s'est donc très bien adaptée sur les côtes européennes en se reproduisant de manière fructueuse. L'étude de son cycle de reproduction annuel est important car il peut être mis en parallèle avec celui des espèces conchylicoles. Dans le Bassin d'Arcachon, les premiers stades d'évolution de la gonade des huîtres *Crassostrea gigas* apparaissent au mois d'avril habituellement et l'émission des gamètes s'effectue entre juin et septembre (His, 1976). Par conséquent, les cycles de reproduction des crépidules et des huîtres se recouvrent, suggérant la potentialité d'une compétition spatiale de la fixation des post-larves et d'une compétition trophique larvaire.

8. MACROFAUNE BENTHIQUE ASSOCIEE AUX CREPIDULES

8.1. Introduction

Jusqu'à présent, les études traitant de l'impact des crépidules sur la diversité des fonds, s'étaient concentrées soit sur l'épifaune (Barnes et al., 1973) soit sur l'endofaune (de Montaudouin et al., 1999; de Montaudouin & Sauriau, 1999). A notre connaissance, la présente étude est la première à intégrer ces deux compartiments indissociables et à comparer les fonds de crépidules non seulement à un sédiment nu, mais surtout à un fond comparable par son hétérogénéité, c'est à dire un fond de coquilles inertes d'huîtres.

8.2. Matériel et méthodes

8.2.1. Protocole d'échantillonnage

Deux sites (Figure 2 : 'Ey' et 'Gujan') ont été choisis afin d'étudier la dynamique des populations de crépidules et de comparer la macrofaune au niveau de différents types de substrat.

La rade d'Eyrac

Elle se situe au bout de la jetée d'Eyrac à Arcachon. Ce chenal relativement large débouche sur les passes et longe Arcachon. Les unités sédimentaires sont de type fond coquillier, avec toutes sortes de coquilles de mollusques ayant vécu dans cette zone notamment des coquilles d'huîtres. Le poids moyen de coquilles récoltées était de 1379,9 g sur fond coquillier et 188,1 sur fond crépidules. Les vitesses maximales obtenues en marée moyenne par IFREMER atteignent $0,5 \text{ m s}^{-1}$ en flot et $0,7 \text{ m s}^{-1}$ en jusant mais au milieu du chenal ces vitesses peuvent atteindre $1,0 \text{ m s}^{-1}$. Pour cette station atypique pour l'installation des crépidules, la profondeur du site d'échantillonnage se situe à environ 4,2 m. L'analyse sédimentaire (cf protocole ci-dessous), nous révèle une médiane de 220 à 315 μm , une teneur en matière organique de 1,9 à 7 % et une teneur en pélites de 9 à 15,2 % (Tableau 9).

	Eyrac sédiment nu	Eyrac coquillier	Eyrac crépidules
médiane (μm)	240	315	220
pélites	13,2 %	9 %	15,2 %
matière organique	5,6 %	1,9 %	7 %

Tableau 9 : Médianes et pourcentages des pélites et de la matière organique du sédiment pour les trois substrats d'Eyrac.

Le chenal de Gujan

Ce chenal se trouve au sud est du Bassin et il est donc moins soumis aux influences océaniques. Il débute à la rade d'Eyrac pour finir au chenal du Teich, et débouche sur de nombreux ports. Là encore, c'est une zone de type fond coquillier mais les sables terrigènes envasés et les sables fins dunaires y sont également présents. Le poids de coquilles récolté était de 1004,3 g sur fond coquillier et 573,7 g sur fond crépidules. Dans ce chenal les courants sont généralement plus forts en jusant qu'en flot quel que soit le coefficient de marée (cependant cette prédominance est légère). La profondeur du chenal est souvent inférieure à 2 m à marée basse de vive eau. Les échantillons ont été effectués à une profondeur d'environ 2 m. Pour ce chenal la médiane du sédiment varie de 160 à 375 μm , le taux de matière organique de 1,6 à 5,4 %, et la teneur en pélites de 5,9 à 15,4 % (Tableau 10).

	Gujan sédiment nu	Gujan coquillier	Gujan crépidules
médiane (µm)	375	190	160
pélites	5,9 %	7,4 %	15,4 %
matière organique	2,2 %	1,6 %	5,4 %

Tableau 10 : Médianes et pourcentages des pélites et de la matière organique du sédiment pour les trois substrats de Gujan.

Les prélèvements ont été réalisés en plongée autonome. Pour chaque station (Eyrac et Gujan), trois zones ont été observées et analysées : banc de crépidules, fond coquillier et sédiment nu. Les prélèvements se sont fait comme suit :

- Sur fond crépidules
 - 4 cadres 50x50 cm pour l'épifaune
 - 8 carottes (diamètre : 5,2 cm) à l'intérieur du cadre pour l'endofaune
 - 1 carotte (diamètre : 5,2 cm) pour la matière organique et la granulométrie

- Sur fond coquillier
 - 4 cadres 50x50 cm pour l'épifaune
 - 8 carottes (diamètre : 5,2 cm) à l'intérieur du cadre pour l'endofaune
 - 1 carotte (diamètre : 5,2 cm) pour la matière organique et la granulométrie

- Sur sédiment nu
 - 8 carottes (diamètre : 5,2 cm) à l'intérieur du cadre pour l'endofaune
 - 1 carotte (diamètre : 5,2 cm) pour la matière organique et la granulométrie

Traitement des carottes (endofaune) :

Les 8 carottes ont été tamisées sur maille de 1 mm puis fixées avec du formol 4% et colorées au rose Bengale. Un tri a ensuite été effectué selon la famille et les échantillons ont été conservés dans de l'alcool à 70°. L'identification s'est faite sous loupe binoculaire jusqu'à l'espèce lorsque cela était possible à l'aide de faunes et un nouveau tri s'est fait selon le groupe trophique et la mobilité afin de déterminer l'abondance de chaque groupe. Afin d'obtenir la biomasse, l'endofaune a été séchée à l'étuve pendant 48h à 60°C puis pesée selon les différentes catégories (groupe zoologique, régime trophique). Les animaux possédant une coquille externe ont été tout d'abord décalcifiés par HCl. L'étude de la granulométrie et de la matière organique a été faite à partir d'une carotte placée dans un flacon puis congelée. Pour déterminer la quantité de matière organique une partie de la carotte a été séchée à l'étuve pendant 48h puis passée au calcinateur à 550°C pendant 2h. Le pourcentage de poids sec a ensuite été obtenu en faisant la différence de poids avant et après calcination. Une autre partie de la carotte a été séchée à l'étuve pendant 48h puis passée sur une colonne de tamis de mailles 1000, 500, 250, 125 et 63 µm. Les fractions ont été séchées et pesées. La teneur en pélites a été obtenue par la différence entre le poids sec total de l'échantillon et la somme des poids secs du refus de tamis. La médiane (µm) a ensuite été calculée graphiquement.

Traitement des cadres (épifaune et faune endolithe) :

Chaque quadrat a été tamisé sur maille de 5 mm et 1 mm. Le refus du tamis de 5 mm a été placé dans un bac en eau courante afin de permettre l'identification d'espèces délicates comme les anthozoaires, les spongiaires et les nudibranches. Le refus du tamis de 1 mm a été traité comme les carottes (détermination, abondance, biomasse). Pour certaines espèces incrustées ou endolithes ayant une forte abondance le nombre d'individus a été compté sur une coquille ou une chaîne de crépidules puis

multiplié au *prorata* du nombre de coquilles ou de crépidules. Pour les fonds coquilliers, les coquilles vides ont été récupérées puis séchées à l'étuve à 60°C pendant 48h pour obtenir leur poids sec et caractériser le substrat.

8.2.2. Traitement des données

Chaque station a été caractérisée par les paramètres suivants :

- La richesse spécifique (RS) représente le nombre d'espèces dans un ensemble d'échantillons. Cependant ce paramètre ne tient pas compte de l'abondance des espèces, c'est pourquoi l'étude de la diversité est importante car elle tient compte des fréquences des individus.

- L'indice de diversité utilisé est l'indice de Shannon (H'), qui mesure le degré d'organisation de la communauté :

$$H' = -\sum p_i \cdot \log_2 p_i$$

p_i : fréquence relative de l'espèce i

Cet indice est de 0 lorsqu'il n'y a qu'une espèce. Il augmente en prenant en compte le nombre d'espèces et la fréquence relative de chacune.

- L'équitabilité (J) est aussi utilisée pour analyser la qualité de l'organisation :

$$J = H' / \log_2(RS)$$

J varie de 0 s'il n'y a qu'une espèce, à 1 si toutes les espèces sont présentes avec le même effectif.

Enfin, les différentes données d'endofaune et d'épifaune des cadres et des carottes ont été traitées par analyse de variances (ANOVA). Pour ceci, la normalité a été supposée et l'indépendance des échantillons vérifiée. L'homoscédasticité des variances a été vérifiée par le test de Cochran ou bien celle-ci a été obtenue après transformation des données en $\log(x+1)$:

$$C = \text{variance maximale} / \text{somme des variances}$$

Une ANOVA à 1 facteur fixé (station ou substrat) et à 2 facteurs fixés croisés (station et substrat) ont été utilisés pour comparer la diversité, l'équitabilité, la richesse spécifique, les densités et les biomasses de l'endofaune et de l'épifaune (Sokal & Rohlf, 1981). Le seuil de probabilité pour obtenir des différences significatives entre les échantillons a été fixé à $p=0,05$. La comparaison des substrats deux à deux a été effectuée pour l'endofaune, s'il y avait différence significative, grâce au test de Tukey.

8.3. Résultats

8.3.1. Epifaune

8.3.1.1. Densité et diversité

La comparaison de l'épifaune se fait entre deux stations : Eyrac et Gujan, et deux substrats : fond coquillier et fond crépidules (Tableau 11). Les crépidules n'ont pas été prises en compte ici.

Station	Substrat	Diversité (H')	Équitabilité (J)	Richesse spécifique (RS)	Abondance (ind 0,25 m ⁻²)
Eyrac	coquillier	2,7	0,5	40,5	1816,0
Eyrac	crépidules	3,6	0,6	52,5	4250,0
Gujan	coquillier	3,7	0,7	33,8	175,3
Gujan	crépidules	1,4	0,3	36,5	2643,3

Tableau 11 : Moyennes des diversités (H'), équitabilités (J), richesses spécifiques (RS) et abondances (ind 0,25 m⁻²) de l'épifaune pour chaque station et substrat.

L'abondance de l'épifaune était significativement plus élevée dans les fonds de crépidules que dans les fonds coquilliers ($p < 0,05$), avec un écart plus marqué à Gujan (interaction significative). Pour un substrat similaire, l'abondance était plus importante à Eyrac ($p < 0,05$) (Tableau 12).

Variable	Source de variation	Degrés de liberté	Probabilité
H'	station	1	0,002
	substrat	1	0,001
	interaction	1	0,000
J	station	1	0,008
	substrat	1	0,000
	interaction	1	0,000
RS	station	1	0,000
	substrat	1	0,007
	interaction	1	0,096
Abondance	station	1	0,000
	substrat	1	0,000
	interaction	1	0,000
Annélides	station	1	0,000
	substrat	1	0,000
	interaction	1	0,000
Crustacés	station	1	0,000
	substrat	1	0,179
	interaction	1	0,509

Tableau 12 : ANOVA à deux facteurs : station (Eyrac et Gujan) et substrat (coquillier et crépidules), pour les variables diversité (H'), équitabilité (J), richesse spécifique (RS), abondance, annélides, crustacés de l'épifaune.

Dans les deux stations et au niveau des deux substrats, la majorité de la macrofaune (49 à 96 %) est représentée par les annélides et notamment des suspensivores (*Serpulidae* et *Sabelleriidae*), (Figures 12 et 13). Les crustacés arrivent en seconde position avec une dominance à Eyrac ($p < 0,05$). Concernant les groupes trophiques, les déposivores sont également très présents surtout pour la station d'Eyrac.

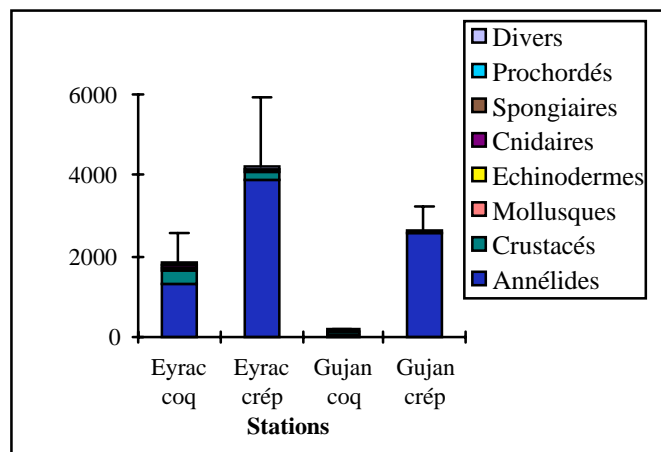


Figure 12 : Abondance (ind 0,25 m⁻²) des différents groupes zoologiques de l'épifaune pour chaque station et substrat.

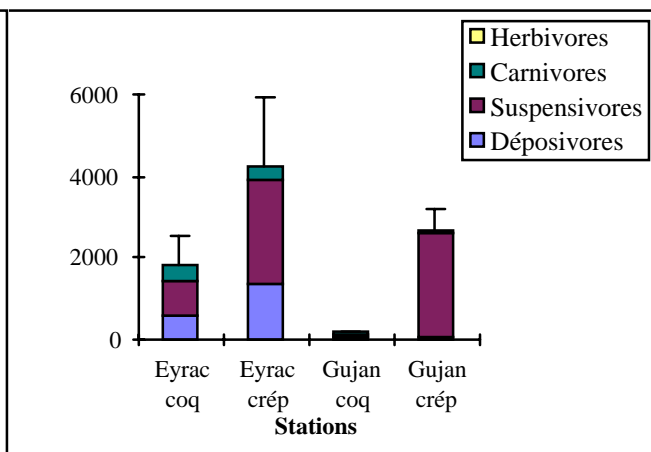


Figure 13 : Abondance (ind 0,25 m⁻²) des différents groupes trophiques de l'épifaune pour chaque station et substrat.

Dans tous les traitements, la richesse spécifique moyenne de l'épifaune est élevée (supérieure à 34 espèces), significativement plus élevée ($p < 0,05$) à Eyrac qu'à Gujan, et dans les fonds de crépidules que dans les fonds coquilliers (Tableau 12). La diversité et l'équitabilité marquent des différences importantes d'un traitement à l'autre selon la présence d'espèces très dominantes, et notamment les annélides polychètes encroûtantes *Pomatoceros triqueter*, *Sabellaria spinulosa* et *Spirorbis borealis* (Tableau 13).

Eyrac coquillier	
<i>Tharyx marioni</i>	446,2
<i>Pomatoceros triqueter</i>	450,5
<i>Sabellaria spinulosa</i>	214,5
<i>Elminius modestus</i>	111,8
<i>Euclymene oerstedii</i>	79,8

Gujan coquillier	
<i>Spirorbis borealis</i>	42,7
<i>Pomatoceros triqueter</i>	36,7
<i>Melita palmata</i>	25,5
<i>Cheirocratus sundevalli</i>	7,5
<i>Amphipholis squamata</i>	6,0

Eyrac crépidules	
<i>Pomatoceros triqueter</i>	1381,5
<i>Sabellaria spinulosa</i>	1095,0
<i>Tharyx marioni</i>	1062,0
Némerte	94,8
<i>Nereis</i> sp	60,8

Gujan crépidules	
<i>Spirorbis borealis</i>	2483,2
<i>Pomatoceros triqueter</i>	51,8
<i>Athanas nitescens</i>	14,5
<i>Amphipholis squamata</i>	11,0
<i>Porcellana longicornis</i>	8,8

Tableau 13 : Densités (ind 0,25 m⁻²) des cinq espèces d'épifaune dominantes pour chaque station et substrat.

8.3.1.2. Biomasse

Les biomasses de crépidules n'ont pas été prises en compte ici. Les biomasses totales d'Eyrac sont nettement supérieures à celles de Gujan notamment pour la station Eyrac coquillier (Tableau 14). En effet après analyse de variances à deux facteurs, on observe une différence significative au niveau des stations, par contre il n'y a pas de différence significative entre les substrats du fait de la grande variabilité entre les replicats.

Station	Substrat	Biomasse (g 0,25 m ⁻²)
Eyrac	coquillier	74,2
Eyrac	crépidules	10,6
Gujan	coquillier	2,5
Gujan	crépidules	2,4

Tableau 14 : Biomasses (g 0,25 m⁻²) de l'épifaune pour chaque station et substrat.

Ce sont les mollusques qui dominent au niveau d'Eyrac coquillier (Figures 14 et 15). Ils sont représentés par une grande quantité de moules (91,8 % de mollusques suspensivores). Pour Eyrac crépidules, on trouve une biomasse assez importante d'annélides, légèrement supérieure à celle des mollusques, mais là encore la majorité sont des suspensivores. Pour Gujan, les biomasses sont très faibles. Seuls quelques crustacés peuvent être remarqués au niveau de Gujan coquillier.

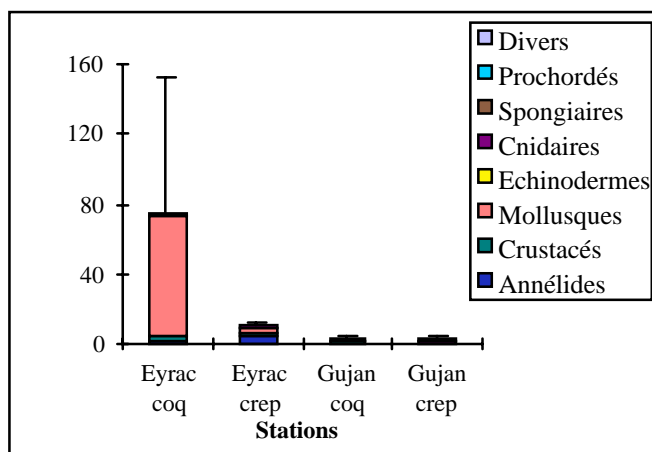


Figure 14 : Biomasse (g 0,25 m⁻²) des différents groupes zoologiques de l'épifaune pour chaque station et substrat.

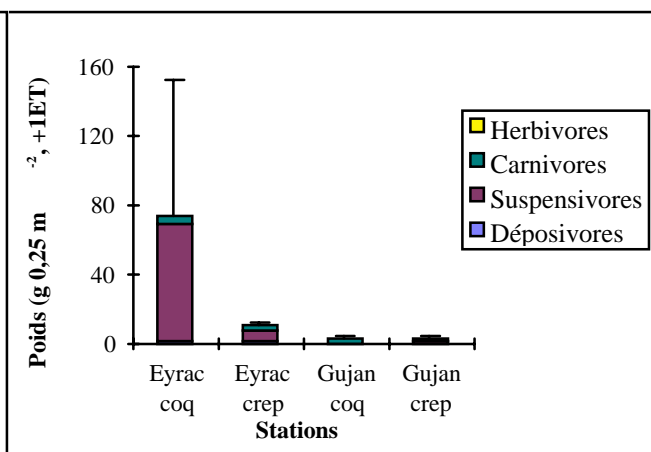


Figure 15 : Biomasse (g 0,25 m⁻²) des différents groupes trophiques de l'épifaune pour chaque station et substrat.

Pour tous les groupes zoologiques et les groupes trophiques, les biomasses sont significativement plus élevées ($p < 0,05$) pour la station d'Eyrac, mais il n'y a pas de différence significative entre les substrats et pas d'interaction entre station et substrat. La biomasse d'Eyrac coquillier est plus importante que celle d'Eyrac crépidules, cependant il n'y a pas de différence significative (Tableau 15). La biomasse pour chaque groupe zoologique est à peu près semblable pour les deux substrats de Gujan.

Variable	Source de variation	Degrés de liberté	Probabilité
Biomasse	station	1	0,003
	substrat	1	0,323
	interaction	1	0,375
Annélides	station	1	0,000
	substrat	1	0,076
	interaction	1	0,059
Crustacés	station	1	0,011
	substrat	1	0,087
	interaction	1	0,306
Mollusques	station	1	0,016
	substrat	1	0,156
	interaction	1	0,223
Dépositivores	station	1	0,000
	substrat	1	0,156
	interaction	1	0,539
Suspensivores	station	1	0,019
	substrat	1	0,838
	interaction	1	0,343
Carnivores	station	1	0,001
	substrat	1	0,042
	interaction	1	0,552

Tableau 15 : ANOVA à deux facteurs (station et substrat) pour les biomasses totales des différents groupes

8.3.2. Endofaune

8.3.2.1. Densité et diversité

Pour l'endofaune, la comparaison se fait toujours au niveau des deux stations : Eyraç et Gujan, mais cette fois au niveau de trois substrats : sédiment nu, fond coquillier et fond crépidules (Tableau 16).

Station	Substrat	Diversité (H')	Équitabilité (J)	Richesse spécifique (RS)	Abondance (ind 212 cm ⁻²)
Eyraç	sédiment nu	1,25	0,62	3,5	8,6
Eyraç	coquillier	1,85	0,84	4,6	8,6
Eyraç	crépidules	1,57	0,64	5,0	35,8
Gujan	sédiment nu	1,36	0,73	3,5	8,3
Gujan	coquillier	1,82	0,88	4,6	10,1
Gujan	crépidules	2,10	0,86	5,6	17,6

Tableau 16 : Moyennes des diversités (H'), équitabilités (J), richesses spécifiques (RS) et abondances (ind 212 cm⁻²) de l'endofaune pour chaque station et substrat.

L'abondance varie significativement d'un substrat à un autre ($p < 0,05$) mais pas pour les différentes stations. Il existe une différence significative entre les fonds de crépidules et le sédiment nu et entre les fonds coquilliers et les fonds crépidules, mais pas entre le sédiment nu et les fonds coquilliers

(tableau 16). En effet, les fonds de crépidules comportent un nombre d'individus plus élevé (jusqu'à 35,8 ind 212 cm⁻²) par rapport aux fonds coquilliers et sédiment nu qui varient entre 8,6 et 10,1 ind 212 cm⁻².

Les richesses spécifiques (RS) des différentes stations ont des valeurs faibles et varient de 3,5 à 5,6 espèces. Elles ne sont pas significativement différentes, que ce soit au niveau du substrat ou de la station (Tableau 16).

De même, l'indice de Shannon (H') varie de 1,2 à 2,1 et l'équitabilité (J) de 0,6 à 0,9. Ces valeurs ne sont pas significativement différentes. La structure de l'endofaune au sein des stations n'est donc pas très différente (tableau 16).

Variable	Source de variation	Degrés de liberté	Probabilité
H'	station	1	0,002
	substrat	1	0,001
	interaction	1	0,000
J	station	1	0,008
	substrat	1	0,000
	interaction	1	0,000
RS	station	1	0,000
	substrat	1	0,007
	interaction	1	0,096
Abondance	station	1	0,000
	substrat	1	0,000
	interaction	1	0,000

Tableau 16 : ANOVA à deux facteurs : station (Eyrac et Gujan) et substrat (coquiller et crépidules) pour les variables diversité (H'), équitabilité (J), richesse spécifique (RS) et abondance de l'endofaune.

L'endofaune de toutes les stations est constituée là encore majoritairement d'annélides et de déposivores (Figures 16 et 17).

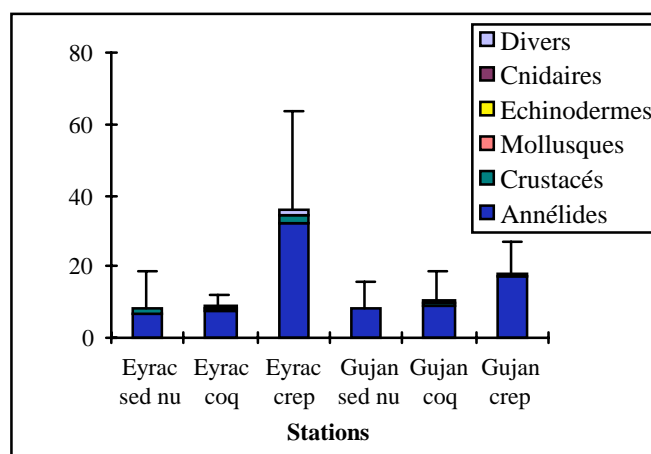


Figure 16 : Abondance (ind 212 cm⁻²) des différents groupes zoologiques de l'endofaune pour chaque station et substrat.

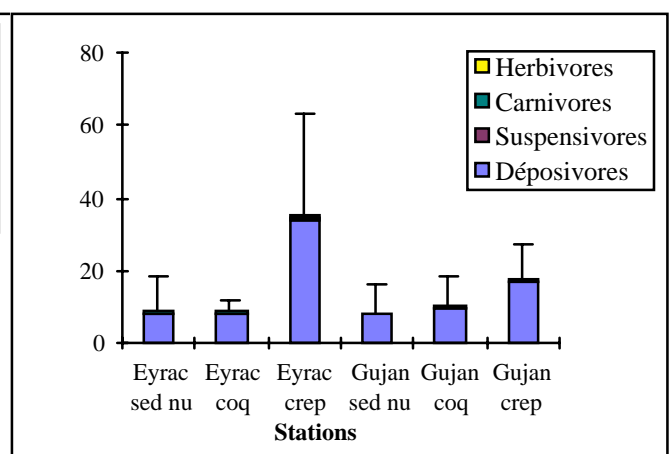


Figure 17 : Abondance (ind 212 cm⁻²) des différents groupes trophiques de l'endofaune pour chaque station et substrat.

Ces annélides dépositives sont représentées par *Heteromastus filiformis* qui se trouve être l'espèce dominante dans toutes les stations, sauf au niveau de Gujan sédiment nu où cette espèce vient en seconde position (Tableau 17). Ensuite, les espèces les plus représentées sont encore des annélides dépositives : principalement *Tubificoides benedeni* et *Prionospio malmgreni* qui se retrouvent dans toutes les stations.

Eyrac coquillier	
<i>Heteromastus filiformis</i>	2,9
<i>Prionospio malmgreni</i>	2,5
<i>Iphinoe serrata</i>	0,4
Némerte	0,4
<i>Notomastus latericeus</i>	0,4
<i>Oligochaete</i> sp	0,4
<i>Syllidae</i>	0,4

Gujan coquillier	
<i>Heteromastus filiformis</i>	4,3
<i>Prionospio malmgreni</i>	1,3
<i>Tharyx marioni</i>	1,3
<i>Aonides oxycephala</i>	1,0
<i>Tubificoides benedeni</i>	0,9

Eyrac crépidules	
<i>Heteromastus filiformis</i>	14,3
<i>Tubificoides benedeni</i>	9,9
<i>Oligochaete</i> sp	7,3
<i>Melita pellucida</i>	1,1
<i>Pycnogonidae</i> sp	0,5

Gujan crépidules	
<i>Heteromastus filiformis</i>	4,5
<i>Tubificoides benedeni</i>	3,5
<i>Tharyx marioni</i>	3,4
<i>Aonides oxycephala</i>	2,0
<i>Paranois</i> sp	1,1

Eyrac sédiment nu	
<i>Heteromastus filiformis</i>	3,1
<i>Prionospio malmgreni</i>	0,9
<i>Euclymene oerstedii</i>	0,8
Nemerte	0,6
<i>Aora typica</i>	0,5
<i>Capitella capitata</i>	0,5

Gujan sédiment nu	
<i>Aonides oxycephala</i>	3,3
<i>Heteromastus filiformis</i>	1,9
<i>Tubificoides benedeni</i>	1,1
<i>Prionospio malmgreni</i>	0,8
<i>Euclymene oerstedii</i>	3,3

Tableau 17 : Densités (ind 212 cm⁻²) des espèces dominantes de l'endofaune pour chaque station et substrat.

8.3.2.2. Biomasse

Pour ce qui est des biomasses, aucun test statistique n'a pu être établi du fait de la grande variabilité entre les replicats. La biomasse totale est en général faible, mais on remarque quand même que le substrat de crépidules possède une biomasse plus importante et que le substrat sédiment nu abrite le moins d'individus (Tableau 18).

Station	Substrat	Biomasse (mg 212 cm ⁻²)
Eyrac	sédiment nu	7,61
Eyrac	coquillier	8,61
Eyrac	crépidules	22,66
Gujan	sédiment nu	13,85
Gujan	coquillier	12,04
Gujan	crépidules	15,20

Tableau 18 : Biomasses moyennes (mg 212 cm⁻²) de l'endofaune pour chaque station et substrat.

La majorité des biomasses est représentée par des annélides déposivores, sauf pour la station d'Eyrac crépidules où environ la moitié de la biomasse totale est composée de carnivores (Figures 18 et 19). Cette forte biomasse de carnivores est probablement due à la présence de pycnogonides.

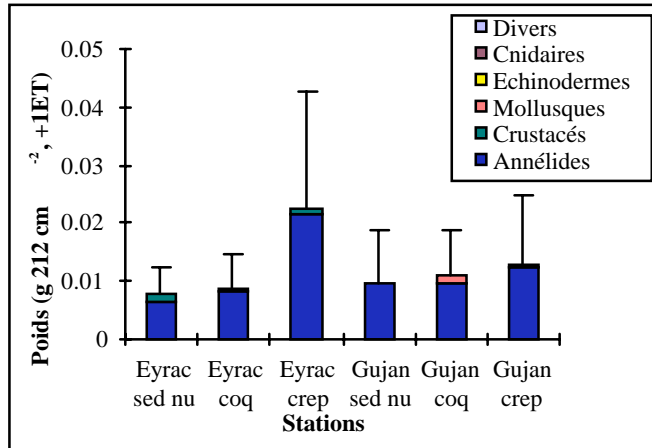


Figure 18 : Biomasse (g 212 cm⁻²) des différents groupes zoologiques de l'endofaune pour chaque station et substrat.

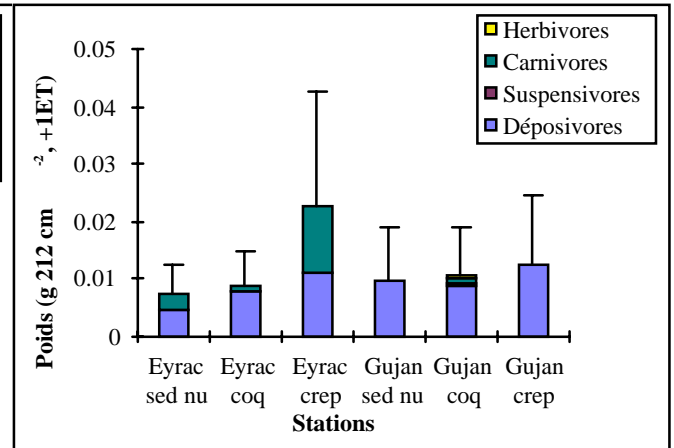


Figure 19 : Biomasse (g 212 cm⁻²) des différents groupes trophiques de l'endofaune pour chaque station et substrat.

8.4. Discussion

8.4.1. Comparaison des densités

Que ce soit au niveau de l'épifaune ou bien de l'endofaune, il apparaît que le substrat de crépidules abrite plus d'individus que les fonds coquilliers ou le sédiment nu. Ceci a déjà été observé par de Montaudouin et Sauriau (1999), qui ont constaté que "l'abondance, la biomasse et la richesse spécifique de la macrofaune tendent à augmenter en présence de crépidules". En effet, pour l'épifaune d'Eyrac et Gujan sur fond crépidules, les densités sont respectivement de 4250 et 2643,3 ind 0,25 m⁻², alors que sur fond coquillier elles sont de 1816 et 175,3 ind 0,25 m⁻². Pour l'endofaune, cette différence s'observe également : sur fond crépidules, les abondances sont de 35,8 ind 212 cm⁻² pour Eyrac et 17,6 pour Gujan alors que sur fond coquillier elles sont de 8,6 et 10,1 ind 212 cm⁻², et sur sédiment nu de 8,6 et 8,3 ind 212 cm⁻². Ainsi les crépidules induiraient l'installation d'une faune plus abondante qu'en milieu coquillier en permettant à ces animaux de se fixer ou de s'abriter des prédateurs en formant un "épibiotope". En effet, Jean et Hily (1994) ont observé des différences faunistiques entre trois substrats selon la rugosité du sédiment, c'est à dire la nature du substrat, la surface couverte et l'abondance de ces micro-épibiotopes qui jouent le rôle de support ou d'abri. De plus, sur fond coquillier, le substrat n'est composé que de coquilles mortes plus ou moins envasées alors que les crépidules vivantes se maintiennent en surface et assurent un substrat adéquat pour la faune fixée.

8.4.2. Comparaison de la structure des communautés

Lors d'une étude expérimentale *in situ* (de Montaudouin et al., 1999), il a été observé que les crépidules ont aussi un effet sur la structure des communautés de macrofaune. Selon Chauvaud (1998) et Barnes *et al.* (1973), l'augmentation de la densité de crépidules se traduit par une

diminution constante de l'équitabilité au sein des peuplements mais la richesse spécifique reste au moins égale, voire supérieure à celle rencontrée sur un substrat sans crépidules. Les résultats observés confirment ces hypothèses car l'organisation de la macrofaune au sein des différents substrats se trouve changée. En général, la colonisation du milieu par les crépidules tend à changer la structure de la population en "apportant" une espèce dominante. Ceci se retrouve pour la station de Gujan crépidules, où *Spirorbis borealis*, espèce dominante, a une densité de 2483 ind m⁻², alors que la deuxième espèce dominante, *Pomatoceros triqueter*, n'est représentée que par 52 ind m⁻². Sur substrat coquillier, cette dominance n'existe pas, la première espèce dominante, *Spirorbis borealis*, ayant une densité de 43 ind m⁻² et la deuxième espèce dominante, *Pomatoceros triqueter*, une densité de 37 ind m⁻². Cependant, pour la station d'Eyrac, on constate quand même que la diversité et l'équitabilité pour les deux substrats ne sont pas significativement différentes mais que la richesse spécifique est quand même plus élevée sur fond crépidules.

Dans les deux stations, une majorité de suspensivores est observée : 60 % pour Eyrac crépidules contre 49 % pour Eyrac coquillier, et 96 % pour Gujan crépidules contre seulement 52 % pour Gujan coquillier. L'augmentation de la densité en crépidules s'accompagnerait d'une augmentation des densités et des biomasses des autres suspensivores qui pourraient bénéficier des flux trophiques engendrés par la filtration active des crépidules (Chauvaud, 1998).

8.4.3. [Comparaison des deux stations](#)

L'effet de la crépidule semble différer selon l'habitat colonisé. La densité de *Crepidula fornicata* n'aurait pas le même effet sur les densités et les abondances de la macrofaune : dans un substrat vaseux, la présence des crépidules stimulerait la diversité et l'abondance de la faune benthique, alors que sur sédiment grossier, les communautés de macrofaune seraient différentes des communautés associées aux crépidules (de Montaudouin & Sauriau, 1999). Ainsi les différences entre les deux stations Eyrac et Gujan pourraient s'expliquer en partie par un sédiment différent. Les abondances de crépidules au niveau de la station d'Eyrac sont beaucoup plus élevées que celles de la station de Gujan. Les sédiments sont légèrement différents : les sédiments sont plus fins à Gujan (médianes de 190 et 160 µm) qu'à Eyrac (médianes de 315 et 220 µm), exception faite pour le sédiment nu, le taux de matière organique et de pélites est en général plus élevé à Eyrac (Tableaux 9 et 10).

Cette différence d'abondance entre les deux stations s'ajouterait à l'effet du substrat. A Gujan, les densités de crépidules sont moins importantes et les différences se situent au niveau de la structure de la population mais pas de la richesse spécifique. A Eyrac, les densités de crépidules sont plus importantes et la structure des communautés de macrofaune n'est pas différente entre les deux substrats. La richesse spécifique est par contre plus élevée sur fond crépidules. Chauvaud (1998) avait observé que pour des densités de crépidules supérieures à 50 ind m⁻², il y avait réduction ou stagnation de la richesse spécifique, peut être due à l'envasement du sédiment entre les chaînes ou aux conditions hypoxiques par augmentation du taux de matière organique. En effet, cette hypothèse pourrait être valable pour Eyrac où la densité de crépidules est localement élevée. La richesse spécifique y est plus faible sur fond coquillier que sur fond crépidules et la matière organique est justement plus importante sur fond crépidule (7 %) que sur fond coquillier (1,9 %) ou sédiment nu (5,6 %). En revanche, pour la station de Gujan la densité de crépidules est élevée, le taux de matière organique sur fond crépidules (5,4 %) est supérieur à celui des fonds coquilliers (1,6 %) et des fonds sédiments nus (2,2 %) mais pourtant la richesse spécifique n'est pas différente.

9. BILAN

- Le stock de crépidules dans le Bassin d'Arcachon est estimé à 155 t (poids frais). La faible expansion de cette espèce dans la lagune est sans doute liée à la rareté de son substrat de prédilection (vases subtidales) et à l'interdiction des engins de pêche traînants, agents dispersifs.
- Même si les crépidules subissent une légère compétition intraspécifique au niveau du recrutement, la production des populations est proportionnelle à la biomasse, même pour des valeurs de 256 g poids sec m⁻², soit 8 kg poids frais m⁻². Aucun seuil d'autolimitation n'a donc été détecté.
- Les crépidules présentes en milieu sableux ont tendance à envaser le milieu.
- La signature isotopique des huîtres et des crépidules suggère certaines sources trophiques communes aux deux espèces, et d'autres distinctes.
- La compétition entre les deux espèces, mesurée *in situ*, existe mais reste faible.
- La reproduction des crépidules s'étale de mars à juillet (étude en cours), avec trois périodes de ponte. Le nombre d'œufs par femelle est maximal à la première ponte.
- Les peuplements associés aux crépidules sont généralement plus abondants et riches que ceux associés aux sédiments nus ou aux fonds coquilliers adjacents. Ceci confirme nos données acquises à Marennes-Oléron.

10. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Allen, K.R., 1971. Relation between production and biomass. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **28**, 1573-1581.
- André, C. & Rosenberg, R., 1991. Adult-larval interactions in the suspension-feeding bivalves *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria*. *Marine Ecology Progress Series*, **71**, 227-234.
- Auby, I., 1991. *Contribution à l'étude écologique des herbiers de Zostera noltii dans le Bassin d'Arcachon: dynamique, production et dégradation, macrofaune associée*. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux I.
- Audemard, C., 1997. *Répartition de la crépidule Crepidula fornicata dans le Bassin d'Arcachon. Impact sur la croissance des huîtres Crassostrea gigas et sur la diversité macrozoobenthique*. Laboratoire d'Océanographie Biologique.
- Bachelet, G. & Dauvin, J.-C., 1993. Distribution quantitative de la macrofaune benthique des sables intertidaux du Bassin d'Arcachon. *Oceanologica Acta*, **16**, 83-97.
- Bachelet, G., Guillou, J. & Labourg, P.-J., 1992. Adult-larval and juvenile interactions in the suspension-feeding bivalve, *Cerastoderma edule*: field observations and experiments. In *Marine Eutrophication and Population Dynamics* (ed. G. Colombo, I. Ferrari, V. Ceccherelli and R. Rossi), pp. 175-182. Fredensborg: Olsen & Olsen.
- Bachelet, G., Montaudouin, X. de & Dauvin, J.-C., 1996. The quantitative distribution of subtidal macrozoobenthic assemblages in Arcachon Bay in relation to environmental factors: a multivariate analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **42**, 371-391.
- Bachelet, G., Cazaux, C., Gantès, H. & Labourg, P.-J., 1980. Contribution à l'étude de la faune marine de la région d'Arcachon, IX. *Bulletin du Centre d'Etudes et de Recherches scientifiques de Biarritz*, **13**, 45-64.
- Barnes, R.S.K., Coughlan, J. & Holmes, N.J., 1973. A preliminary survey of the macroscopic bottom fauna of the Solent, with particular reference to *Crepidula fornicata* and *Ostrea edulis*. *Proceedings of the Malacological Society of London*, **40**, 253-275.
- Blanchard, M. & Ehrhold, A., 1999. Cartographie et évaluation du stock de crépidules (*Crepidula fornicata* L.) en baie du Mont Saint-Michel. *Haliotis*, **28**, 11-20.
- Bouchet, J.M., 1968. *Etude océanographique des chenaux du bassin d'Arcachon*. Thèse d'Etat, Université Bordeaux I.
- Boysen-Jensen, P., 1919. Valuation of the Limfjord, I: Studies on the fish food in the Limfjord 1909-1917. *Report of the Danish Biological Station to the Board of Agriculture*, **26**, 1-44.
- Callame, B. & Debyser, J., 1954. Observations sur les mouvements des diatomées à la surface des sédiments marins de la zone intercotidale. *Vie Milieu*, **5**, 243-249.
- Carlton, J.T., 1989. Man's role in changing the face of the ocean: biological invasions and implications for conservation of near-shore environments. *Conservation Biology*, **3**, 265-273.
- Carlton, J.T., 1992. Introduced marine and estuarine mollusks of North America: an end-of-the-20th-century perspective. *Journal of Shellfish Research*, **11**, 489-505.
- Chauvaud, L., 1998. *La coquille Saint-Jacques en Rade de Brest : un modèle biologique d'étude des réponses de la faune benthique aux fluctuations de l'environnement*. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale.

- Chipperfield, P.N.J., 1951. The breeding of *Crepidula fornicata* (L.) in the river Blackwater, Essex. *Journal of the Marine Biological Association, United Kingdom*, **30**, 49-71.
- Cifuentes, L.A., Sharp, J.H. & Fogel, M.L., 1988. Stable carbon and nitrogen isotope biochemistry in the Delaware estuary. *Limnology and Oceanography*, **33**, 1102-1115.
- Cochran, W.G., 1977. *Sampling techniques*. New York: J. Wiley & sons.
- Cole, H.A., 1952. The American slipper limpet (*Crepidula fornicata* L.) on Cornish oyster beds. *Fishery Investigations*, **17**, 1-13.
- Collignon, J., 1991. *Ecologie et Biologie Marine — Introduction à l'Halieutique*. Paris: Masson.
- Coum, A., 1979. *La population de crépidules *Crepidula fornicata* (L. 1758) en rade de Brest. Ecologie et Dynamique*. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale.
- Currin, C.A., Newell, S.Y. & Paerl, H.W., 1995. The role of standing dead *Spartina alterniflora* and benthic microalgae in salt marsh food webs: considerations based on multiple stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*, **121**, 99-116.
- Dauby, P., 1989. The stable carbon isotope ratios in benthic food webs of the Gulf of Calvi, Corsica. *Continental Shelf Research*, **9**, 181-195.
- Deegan, L.A. & Garritt, R.H., 1997. Evidence for spatial variability in estuarine food webs. *Marine Ecology Progress Series*, **147**, 31-47.
- DeNiro, M.J. & Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **42**, 495-506.
- DeNiro, M.J. & Epstein, S., 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **45**, 341-351.
- Deslous-Paoli, J.M. & Héral, M., 1986. *Crepidula fornicata* L. (Gastéropode, Calyptraeidae) dans le bassin de Marennes-Oléron: composition et valeur énergétique des individus et des pontes. *Oceanologica Acta*, **9**, 305-311.
- Deslous-Paoli, J.-M., 1985. *Crepidula fornicata* L. (gastéropode) dans le bassin de Marennes-Oléron: structure, dynamique et production d'une population. *Oceanologica Acta*, **8**, 453-460.
- Dupouy, H. & Latrouite, D., 1979. Le développement de la crépidule sur le gisement de coquilles Saint-Jacques de la Baie de Saint-Brieuc. *Science et Pêche, Bulletin de l'Institut des Pêches Maritimes*, **292**, 13-19.
- Fry, B. & Sherr, E.B., 1984. $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science*, **27**, 13-47.
- Fry, B., Scalan, R.S. & Parker, P.L., 1983. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in marine food webs of the Torres Strait, Queensland. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, **34**, 707-715.
- Fry, B., Macko, S.A. & Zieman, J.C., 1987. Review of stable isotopic investigations of food webs in seagrass meadows. *Florida Marine Research Publications*, **42**, 189-209.
- Goering, J., Alexander, V. & Haubensstock, N., 1990. Seasonal variability of stable carbon and nitrogen isotope ratios of organisms in a north Pacific bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **30**, 239-260.
- Gruet, Y., Héral, M. & Robert, J.-M., 1976. Premières observations sur l'introduction de la faune associée au naissain d'huîtres japonaises *Crassostrea gigas* (Thunberg), importé sur la côte Atlantique française. *Cahiers de Biologie Marine*, **27**, 173-184.
- Hackney, C.T. & Haines, E.B., 1980. Stable carbon isotope composition of fauna and organic matter collected in a Mississippi estuary. *Estuarine and Coastal Marine Science*, **10**, 703-708.

- Haines, E.B. & Montague, C.L., 1979. Food sources of estuarine invertebrates analyzed using $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios. *Ecology*, **60**, 48-56.
- Hamon, D., 1996. Peuplements benthiques des fonds meubles : distribution de la faune benthique — Distribution de la crépidule (*Crepidula fornicata*). In Atlas thématique de l'environnement marin en Baie de Saint-Brieuc (ed. C. Augris and D. Hamon), pp. 46-71. Brest: IFREMER.
- Héral, M., Bacher, C. & Deslous-Paoli, J.-M., 1989. La capacité biotique des bassins ostréicoles. In L'homme et les ressources halieutiques (ed. J.-P. Troadec), pp. 225-259. Plouzané: Ifremer.
- Héral, M., Razet, D., Deslous-Paoli, J.-M., Manaud, F., Truquet, I. & Garnier, J., 1984. Hydrobiologie du Bassin de Marennes-Oléron. Résultats du réseau national d'observation: 1977 à 1981. *Annales de la Société des Sciences Naturelles de la Charente-Maritime*, **7**, 259-277.
- His, E., 1976. *Contribution à l'étude biologique de l'huître dans le bassin d'Arcachon. Activité valvaire de Crassostrea angulata et de Crassostrea gigas; application à l'étude de la reproduction de l'huître japonaise*. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux 1.
- Hoagland, K.E., 1979. The behaviour of three sympatric species of *Crepidula* (Gastropoda: Prosobranchia) from the Atlantic, with implications for evolutionary ecology. *The Nautilus*, **94**, 143-149.
- IFREMER, 1997. *Etude intégrée du Bassin d'Arcachon*. IFREMER.
- Incze, L.S., Mayer, L.M., Sherr, E.B. & Macko, S.A., 1982. Carbon inputs to bivalve mollusks: a comparison of two estuaries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **39**, 1348-1352.
- Jean, F. & Hily, C., 1994. Quantitative sampling of soft-bottom macroepifauna for assessing the benthic system in the Bay of Brest (France). *Oceanologica Acta*, **17**, 319-330.
- Jennings, S., Reñones, O., Morales-Nin, B., Polunin, N.V.C., Moranta, J. & Coll, J., 1997. Spatial variation in the ^{15}N and ^{13}C stable isotope composition of plants, invertebrates and fishes on Mediterranean reefs: implications for the study of trophic pathways. *Marine Ecology Progress Series*, **146**, 109-116.
- Jensen, K.T., 1992. Dynamics and growth of the cockle, *Cerastoderma edule*, on an intertidal mud-flat in the Danish Wadden Sea: effects of submersion time and density. *Netherlands Journal of Sea Research*, **28**, 335-345.
- Jørgensen, C.B., 1982. Uptake of dissolved amino acids from natural sea water in the mussel *Mytilus edulis*. *Ophelia*, **21**, 215-221.
- Kang, C.-K., Sauriau, P.-G., Richard, P. & Blanchard, G.F., 1999. Food sources of the infaunal suspension-feeding bivalve *Cerastoderma edule* in a muddy sandflat of Marennes-Oléron Bay, as determined by analyses of carbon and nitrogen stable isotopes. **187**, 147-158.
- Keough, J.R., Sierszen, M.E. & Hagley, C.A., 1996. Analysis of a Lake Superior coastal food web with stable isotope techniques. *Limnology and Oceanography*, **41**, 136-146.
- Labrid, C., 1969. *L'ostréiculture et le Bassin d'Arcachon*. Bordeaux: Feret et Fils.
- Le Gall, P., 1980. *Etude expérimentale de l'association en chaîne et de son influence sur la croissance et la sexualité chez la crépidule *Crepidula fornicata* Linné 1758 (Mollusque mésogastéropode)*. Thèse de Doctorat, Université de Caen.

- Le Roux, S., 1956. Phytoplankton et contenus stomacaux d'huîtres portugaises (*Gryphaea angulata*) dans le Bassin d'Arcachon. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, **20**, 163-169.
- Lubet, P. & Le Gall, P., 1972. Recherches préliminaires sur la structure des populations de *Crepidula fornicata* Philb., mollusque mésogastéropode. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **97**, 211-222.
- Manac'h, N., 1995. *La biodéposition de la crépidule (Crepidula fornicata). Impact sur l'écosystème de la rade de Brest*. Rapport IFREMER.
- Marquardt, D.W., 1963. An algorithm for least squares estimation of nonlinear parameters. *Journal of the Industrial and Applied Mathematics*, **2**, 431-441.
- Maurer, D., 1989. *Approche des relations entre la croissance de l'huître Crassostrea gigas et le milieu dans le Bassin d'Arcachon*. Rapport IFREMER.
- Montaudouin, X. de, 1995. *Etude expérimentale de l'impact de facteurs biotiques et abiotiques sur le recrutement, la croissance et la survie des coques Cerastoderma edule (Mollusque-Bivalve)*. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux I.
- Montaudouin, X. de & Sauriau, P.-G., 1999. The proliferating Gastropoda *Crepidula fornicata* may stimulate macrozoobenthic diversity. *Journal of the Marine Biological Association, United Kingdom*, **79**, 1069-1077.
- Montaudouin, X. de, Audemard, C. & Labourg, P.-J., 1999. Does the Slipper Limpet (*Crepidula fornicata*, L.) impair oyster growth and zoobenthos biodiversity? A revisited hypothesis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **235**, 105-124.
- Montaudouin, X. de, Labarraque, D., Giraud, K. & Bachelet, G., 2001. Why does the introduced gastropod *Crepidula fornicata* fail to invade Arcachon Bay (France)? *Journal of the Marine Biological Association, United Kingdom*, **81**, 97-104.
- Page, H.M., 1997. Importance of vascular plant and algal production to macro-invertebrate consumers in a southern California marsh. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **45**, 823-834.
- Paterson, D.M., 1989. Short-term changes in the erodability of intertidal cohesive sediment related to the migratory behaviour of epipelagic diatoms. *Limnology and Oceanography*, **34**, 223-234.
- Peterson, B.J., Howarth, R.W. & Garritt, R.H., 1986. Sulfur and carbon isotopes as tracers of salt-marsh organic matter flow. *Ecology*, **67**, 865-874.
- Pulich, W.M. & Scalan, R.S., 1987. Organic carbon and nitrogen flow from marine cyanobacteria to semiaquatic insect food webs. *Contributions in Marine Science*, **30**, 27-37.
- Richard, J., 2000. *Reproduction de la crépidule, Crepidula fornicata (L.) en rade de Brest*. LEMAR.
- Richard, P., Riera, P. & Galois, R., 1997. Temporal variations in the chemical and carbon isotope compositions of marine and terrestrial organic inputs in the Bay of Marennes-Oléron, France. *Journal of Coastal Research*, **13**, 879-889.
- Riera, P., 1998. $\delta^{15}\text{N}$ of organic matter sources and benthic invertebrates along an estuarine gradient in Marennes-Oléron Bay (France): implications for the study of trophic structure. *Marine Ecology Progress Series*, **166**, 143-153.
- Riera, P. & Richard, P., 1996. Isotopic determination of food sources of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in the estuarine bay of Marennes-Oléron. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **42**, 347-360.

- Riera, P. & Richard, P., 1997. Temporal variation of $\delta^{13}\text{C}$ in particulate organic matter and oyster *Crassostrea gigas* in Marennes-Oléron Bay (France): effect of freshwater inflow. *Marine Ecology Progress Series*, **147**, 105-115.
- Riera, P., Richard, P., Grémare, A. & Blanchard, G., 1996. Food source of intertidal nematodes in the Bay of Marennes-Oléron (France), as determined by dual stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*, **142**, 303-309.
- Riera, P., Stal, L.J., Nieuwenhuize, J., Richard, P., Blanchard, G. & Gentil, F., 1999. Determination of food sources for benthic invertebrates in a salt marsh (Aiguillon, France) by carbon and nitrogen stable isotopes: importance of locally produced sources. *Marine Ecology Progress Series*, **187**, 301-307.
- Sauriau, P.-G. & Kang, C.-K., 2000. Stable isotope evidence of benthic microalgae-based growth and secondary production in the suspension feeder *Cerastoderma edule* (Mollusca, Bivalvia) in Marennes-Oléron Bay. *Hydrobiologia*, **440**, 317-329.
- Sauriau, P.-G., Pichocki-Seyfried, C., Walker, P., Montaudouin, X. de, Palud, C. & Héral, M., 1998. *Crepidula fornicata* L. (mollusque, gastéropode) en baie de Marennes-Oléron: cartographie des fonds par sonar à balayage latéral et estimation du stock. *Oceanologica Acta*, **21**, 353-362.
- Sokal, R. & Rohlf, F., 1981. *Biometry*. New York: WH Freeman.
- Sullivan, M.J. & Moncreiff, C.A., 1990. Edaphic algae are an important component of salt marsh food-webs: evidence from multiple stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*, **62**, 149-159.
- Tan, F.C. & Strain, P.M., 1983. Sources, sinks and distribution of organic carbon in the St. Lawrence estuary, Canada. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **47**, 125-132.
- Thornton, S.F. & McManus, J., 1994. Application of organic carbon and nitrogen stable isotope and C/N ratios as source indicators of organic matter provenance in estuarine systems: evidence from the Tay Estuary, Scotland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **38**, 219-233.
- Walne, P.R., 1956. The biology and distribution of the Slipper Limpet *Crepidula fornicata* in Essex rivers. *Fishery Investigations*, **20**, 1-50.
- Williams, J.G., 1980. The influence of adults on the settlement of spat of the clam, *Tapes japonica*. *Journal of Marine Research*, **38**, 729-741.