

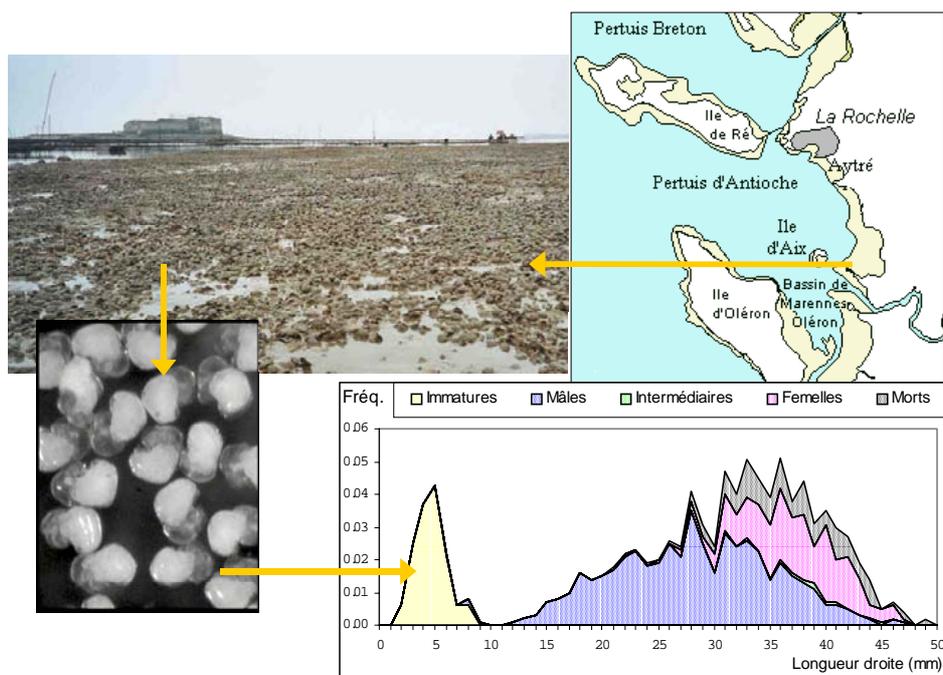


**CREMA L'HOUMEAU**  
CENTRE DE RECHERCHE SUR LES ECOSYSTEMES MARINS ET AQUACOLES DE L'HOUMEAU  
Place du Séminaire, BP 5 , 17137 L'HOUMEAU FRANCE

## Programme LITEAU

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

### Chantier : Baie de Marennes-Oléron



Rapport final Liteau 1<sup>ère</sup> tranche

Août 2002

**Pierre-Guy Sauriau, Xavier de Montaudouin,  
Stéphane Gomez, Lucette Joassard et Martine Bréret**

# Sommaire

<b>1. INTRODUCTION.....</b>	<b>3</b>
<b>2. OBJECTIFS DU PROGRAMME CONCERNANT LA BAIE DE MARENNES-OLERON.....</b>	<b>4</b>
• 2.1. OBJECTIF 1 : CONDITIONS FAVORABLES A LA PROLIFERATION.....	5
2.1.1. <i>Introduction</i> .....	5
2.1.2. <i>Matériel &amp; méthodes</i> .....	5
2.1.3. <i>Résultats</i> .....	6
2.1.4. <i>Discussion</i> .....	6
• 2.2. OBJECTIF 2 : PARAMETRES DE DYNAMIQUE DE POPULATION.....	8
2.2.1. <i>Introduction</i> .....	8
2.2.2. <i>Matériel &amp; méthodes</i> .....	8
2.2.2.1 Site d'étude.....	8
2.2.2.2 Reproduction et croissance.....	10
2.2.2.3 Etude des structures démographiques.....	11
2.2.2.4 Relation taille poids.....	11
2.2.2.5 Estimation de la production secondaire.....	12
2.2.3. <i>Résultats</i> .....	13
2.2.3.1 Cycle de reproduction et paramètres de fécondité.....	13
a Pourcentage de femelles gestantes et périodes de ponte.....	13
b Relation entre la période de ponte et la fécondité des femelles.....	14
c Relation entre la longueur droite et la fécondité des femelles.....	15
d Synthèse des différents facteurs influençant la fécondité.....	17
e Mortalité embryonnaire.....	18
2.2.3.2 Structures démographiques et caractéristiques des chaînes.....	19
a Densité de la population.....	19
b Structure démographique.....	20
c Fréquences des stades sexuels.....	22
d Absence et présence multiple des classes d'âges dans les chaînes.....	23
2.2.3.3 Croissance et dynamique des cohortes annuelles.....	25
2.2.3.4 Production secondaire.....	27
a Allométrie taille-poids.....	27
b Biomasse et production.....	28
c Contribution des pontes à la biomasse.....	29
2.2.4. <i>Discussion</i> .....	29
2.2.4.1 Cycle de reproduction et paramètres de fécondité.....	29
a Périodes de pontes.....	29
b Facteurs influençant la fécondité.....	30
c Mortalité embryonnaire.....	31
2.2.4.2 Fréquences des stades de maturité.....	31
a Le recrutement des immatures.....	31

b	Fréquences mensuelles des immatures .....	32
c	Le sex-ratio .....	33
d	Maturité sexuelle et fréquences des mâles .....	34
e	Fréquences des intermédiaires et période de transition sexuelle .....	34
f	Fréquence des femelles .....	34
2.2.4.3	Paramètres de croissance et cohortes annuelles .....	35
a	La densité.....	35
b	Croissance annuelle en longueur .....	36
c	Croissance mensuelle.....	36
d	Fréquences des cohortes annuelles .....	38
2.2.4.4	Biomasse et production secondaire .....	39
a	Evaluation de la biomasse .....	39
b	Contribution de la ponte à la biomasse .....	39
c	Production secondaire.....	40
d	Matrice organique de la coquille et estimation de la production.....	40
• 2.3.	OBJECTIF 3 : EFFETS DE LA PROLIFERATION SUR LE MILIEU .....	41
2.3.1.	<i>Introduction</i> .....	41
2.3.2.	<i>Matériel &amp; méthodes</i> .....	41
2.3.3.	<i>Résultats</i> .....	41
• 2.4.	OBJECTIF 4 : COMPETITION TROPHIQUE .....	43
2.4.1.	<i>Introduction</i> .....	43
2.4.2.	<i>Matériel &amp; méthodes</i> .....	44
2.4.3.	<i>Les sources trophiques potentielles de <i>Crepidula fornicata</i></i> .....	44
a	Stratégie d'échantillonnage.....	44
b	Le microphytobenthos et colonne d'eau .....	44
c	Les macrophytes : .....	44
d	Les mollusques suspensivores .....	45
e	Analyses isotopiques.....	45
2.4.4.	<i>Résultats</i> .....	45
2.4.5.	<i>Discussion</i> .....	48
a	Signatures isotopiques des sources trophiques potentielles.....	48
b	Ressources trophiques des mollusques suspensivores .....	49
<b>3.</b>	<b>CONCLUSION GENERALE .....</b>	<b>51</b>
<b>4.</b>	<b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....</b>	<b>52</b>
<b>5.</b>	<b>PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS LIEES AU PROGRAMME .....</b>	<b>59</b>
a	Publication internationale & nationale.....	59
b	Communication orale dans congrès international.....	59
c	Communication par poster dans congrès international.....	60

## 1. Introduction

Le genre *Crepidula* se répartit en une vingtaine d'espèces, pour la plupart Nord-Américaines (Hoagland, 1977). Jusqu'à la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle, *Crepidula unguiformis* (Lamarck) était la seule espèce européenne recensée (Guffroy, 1936 ; Orton, 1909 ; Marteil, 1963 ; Poppe et Gotto, 1991). L'importation de *Crassostrea virginica*, portant en phorésie des *Crepidula fornicata* (Linné, 1758), vers les côtes anglaises pour les besoins de l'ostréiculture est à l'origine de l'arrivée de la crépidule en Europe (Cole, 1952) avec comme site d'introduction primaire la Baie de Liverpool (Mac Millan, 1938). Au cours de son expansion le long des côtes françaises durant le siècle suivant, elle fut notée à la pointe de la fumée à Fouras par Le Gall (Lubet & Le Gall, 1972 ; Le Gall, 1980) pour la première fois dans les années 1969-1970. Cependant, malgré une première étude de la répartition géographique de la crépidule en baie de Marennes-Oléron par Massé & Lagardère (1981), ses populations n'ont fait l'objet d'une réelle étude de stock à l'échelle de la baie de Marennes-Oléron qu'au printemps 1984 (Sauriau, 1987). Cette première campagne d'échantillonnage, basée sur un protocole d'échantillonnage stratifié de 370 stations réparties sur 180 km<sup>2</sup> a permis d'estimer le stock de crépidules vivantes à 1800 ± 900 tonnes avec une précision d'estimation de 50%. Ce stock se concentrait préférentiellement sur le centre de la baie de Marennes-Oléron où les travaux antérieurs de Deslous-Paoli (1985) et Deslous-Paoli & Héral (1986) avaient permis de déterminer les caractéristiques de la reproduction et de la dynamique d'une population de crépidules en position intertidale.

En parallèle, la section régionale de Marennes-Oléron avait mis en place depuis 1980 des campagnes d'éradication en baie de Marennes-Oléron de manière à freiner l'expansion de l'espèce dans les secteurs les plus productifs du centre de la baie (Dagnas, Mortanne, Sud-Ouest Lamouroux). Des tonnages d'environ 1000 à 2000 tonnes étaient ainsi mis en dépôt à terre de façon annuelle. Plus récemment, une barge subventionnée par le Conseil Général de Charente-Maritime a repris cette activité de nettoyage, de façon plus continue. Le lieu de dépôts des prélèvements a fait l'objet de concertations entre la DDAS, la DDE et la section Régionale Conchylicole et s'effectue sur la zone intertidale dans des chemins ostréicoles.

Depuis ces premiers travaux, il s'est avéré pertinent dans le cadre du programme LITEAU d'apporter des éléments de réponse aux trois questions suivantes :

- Quelle est actuellement le stock et la distribution géographique de la crépidule en baie de Marennes-Oléron ?

- De par son activité de biodéposition qui facilite l'envasement accru des fonds, la crépidule modifie-t-elle l'état des peuplements sous-jacents et par-là même participe-t-elle à l'érosion de la biodiversité marine dans les secteurs infestés ?

- La crépidule est considérée depuis les premiers travaux en Angleterre comme une peste ostréicole (Orton, 1912) exerçant une compétition trophique active avec des huîtres. A la lumière des travaux récents basés sur la technique du marquage isotopique naturel permettant de tracer l'utilisation des ressources trophiques littorales (producteurs primaires) chez les producteurs secondaires des peuplements naturels ou mis en culture (Riera & Richard, 1996 ; Kang et al., 1999 ; Sauriau & Kang, 2000), est-il possible de confirmer ce postulat ou bien de l'infirmier en précisant les conditions dans lesquelles s'exerce une réelle compétition trophique entre crépidule et les autres suspensivores ?

## 2. Objectifs du programme concernant la baie de Marennes-Oléron

Les objectifs fixés dans le projet final de recherche étaient les suivants :

<b>Marennes-Oléron</b>	
<u>Objectif 1</u> Conditions favorables à la Prolifération	Intercomparaison des conditions d'environnement, de la distribution quantitative de la crépidule et de la dynamique de son expansion
<u>Objectif 2</u> Dynamique de prolifération	Acquisition de paramètres de dynamique de populations
<u>Objectif 3</u> Effets sur le milieu	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
<u>Objectif 4</u> Compétition	Compétition trophique huîtres / crépidules

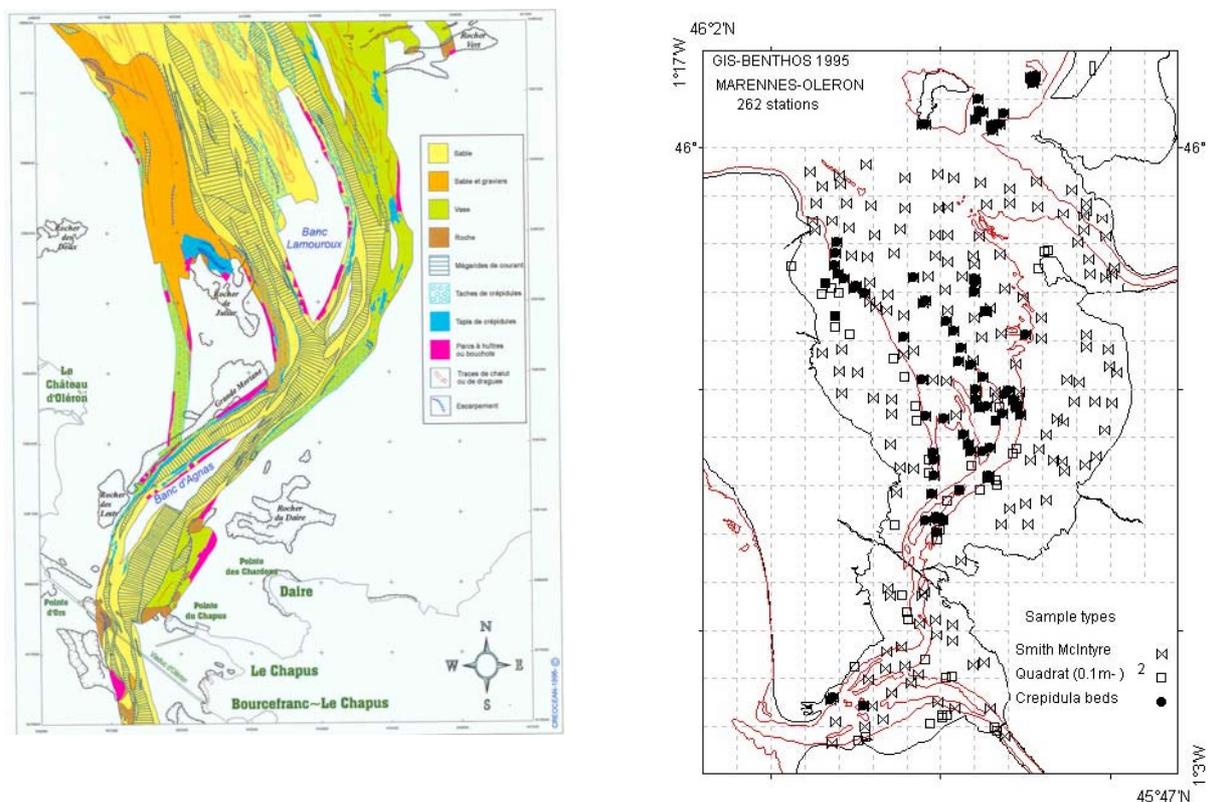
## 2.1. Objectif 1 : Conditions favorables à la prolifération

### 2.1.1. Introduction

L'objectif 1 a fait l'objet sur le site de Marennes-Oléron d'un examen approfondi afin de disposer d'estimations quantitatives de la dispersion géographique de l'espèce et d'une estimation de stock permettant une organisation plus efficace des opérations de nettoyage.

### 2.1.2. Matériel & méthodes

Une reconnaissance exhaustive des fonds subtidaux de la baie de Marennes-Oléron et de la presqu'île de Fouras a été réalisée à l'aide d'un sonar à balayage latéral (Dowty Widescan) en 1994 par la société CREOCEAN.



**Figure 1-1 : Carte des stocks de crépidules en baie de Marennes-Oléron : couplage d'une cartographie au sonar à balayage latéral (a) et d'un échantillonnage aléatoire stratifié (b).**

L'analyse des sonogrammes a permis après validation par des prélèvements ponctuels de lever une carte quasi complète des gisements de crépidules dans la baie, soit 181 ha en baie de Marennes-Oléron (figure 1-1a) et 615 ha sur Fouras. Le stock de crépidule a ensuite été

estimé en 1995 par prélèvements à la benne Smith Mc Intyre selon un échantillonnage aléatoire stratifié de 80 stations positionnées par DGPS (Differential Global Positioning System) dans l'ensemble des 18 gisements répertoriés (figure 1-1b).

### 2.1.3. Résultats

L'estimation actuelle du stock de crépidules en baie de Marennes-Oléron est donc de  $2644 \pm 1137$  tonnes et sur la presqu'île de Fouras de  $2494 \pm 3344$  tonnes. La comparaison avec les résultats antérieurs en baie de Marennes-Oléron pour 1984 (stock de  $1800 \pm 900$  tonnes) ne conforte pas l'hypothèse d'une augmentation de ce stock sur 10 ans.

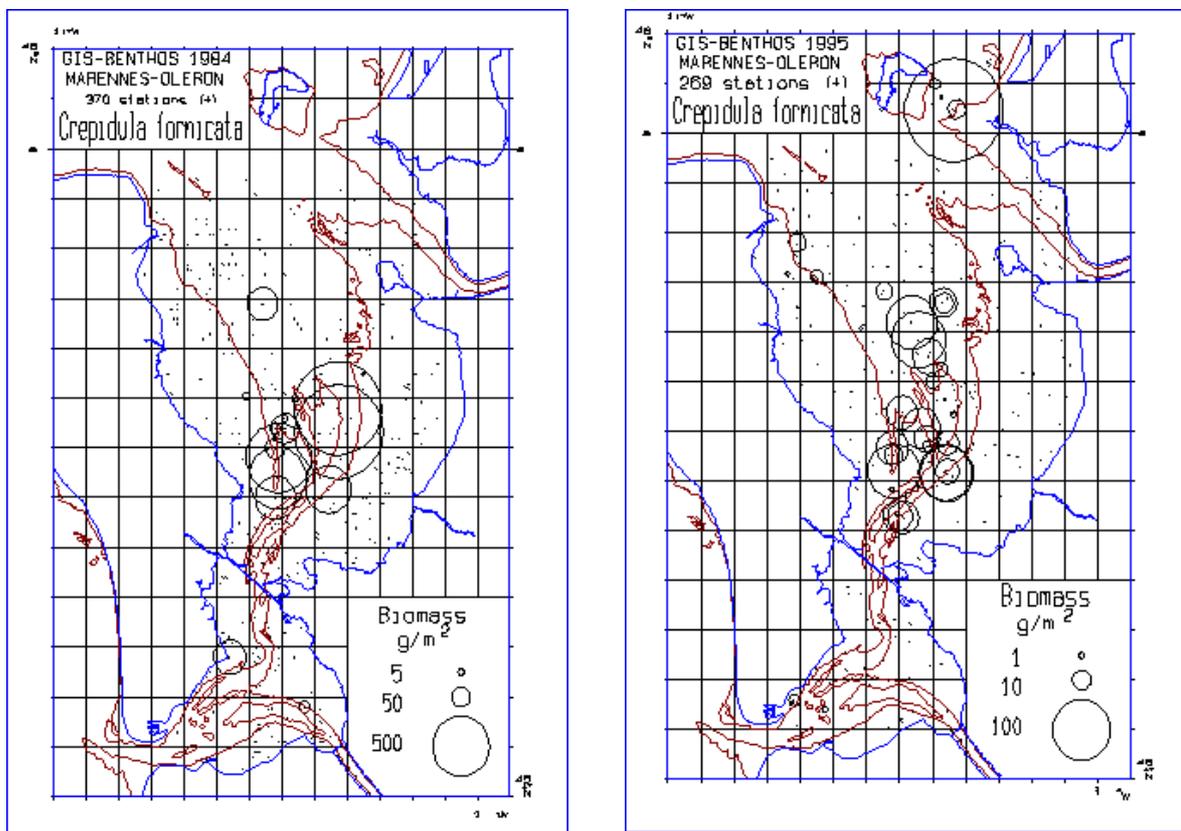


Figure 1-2 : Comparaison de la dispersion des stocks de crépidules entre l'état initial de 1984 (a) et celui de 1995 (b).

### 2.1.4. Discussion

La distribution de la crépidule en baie de Marennes-Oléron est conforme à ce qui est connu de la biologie de l'espèce :

- Les crépidules fréquentent les fonds, de la limite des basses mers (Korringa, 1951 ; Sauriau et *al.*, 1998) jusqu'à 30 m de profondeur (Hamon et Blanchard, 1994). Elles

sont tributaires des zones exposées à la lumière et bien brassées (Le Gall, 1980) mais en retrait des fortes vagues (Blanchard, 1997 ; Ehrhold et al., 1998).

- Elles affectionnent les sédiments vaseux (Driscoll, 1967 ; Driscoll et Brandon, 1973 ; Barnes et al., 1973 ; Coum, 1979 ; Hoagland, 1978 ; Loomis & VanNieuwenhuyze, 1985; de Montaudouin et Sauriau, 1999), riches en débris coquilliers (Driscoll, 1967 ; Chauvaud, 1998) et ne semblent pas gênées par des eaux très turbides (Manac'h, 1995).
- En revanche, même si elles supportent des variations de salinité de l'ordre de 15‰ (Coum, 1979 ; Manac'h, 1995 ), elles semblent absentes dans les estuaires internes, du fait de la dessalure trop forte de l'eau (Sauriau et al., 1998). *Crepidula fornicata* présente une grande tolérance vis-à-vis de facteurs biotiques et abiotiques (Walne 1956), d'où son qualificatif d'eurybiotique.
- Elle supporte des écarts de température d'une dizaine de degrés (Manac'h, 1995) et peut survivre quelques jours à l'air libre, couvrant environ 80% de ses besoins en oxygène grâce à d'importants échanges gazeux aériens (Newell et Koføed, 1977).

En baie de Marennes-Oléron, la crépidule colonise principalement les flancs des chenaux et la bordure de l'estran qui découvre aux marées de vives eaux. Il reste possible d'observer des chaînes de crépidules sur l'estran mais elles apparaissent soit de façon aléatoires (chaînes dressées à la côte) soit dans de petits chenaux mimant les conditions subtidales de temps d'exondation. La description en 1995 de nouveaux gisements de crépidule vis-à-vis de la cartographie de 1984 (Lamouroux Nord, Traversenne, Est Boyardville) laisse supposer l'intervention des engins traînants comme agents de dispersion. Les relevés sonar ne laissent pas de doute sur cet aspect avec la localisation en abondance de traces de chalutage dans ces secteurs. De même, le rejet par dessus bord lors des opérations de tri sélectif des prises des chalutiers peut aussi participer de cette dispersion. Enfin, il ne faut pas non plus ignorer le sens du transit des sables dunaires du banc de Lamouroux, principalement orientés vers le nord par les courants de jusant comme facteur explicatif d'une propagation vers le nord des populations de crépidule dans la baie.

Finalement, la comparaison des estimations de stock de 1984 et 1995 semble aboutir à la conclusion que les opérations annuelles de nettoyage sont efficaces pour réguler l'invasion de cette espèce. Les tonnages annuels pêchés, en moyenne de 1000 à 1500 tonnes ont permis de stabiliser cette population dans ce secteur.

## 2.2. Objectif 2 : Paramètres de dynamique de population

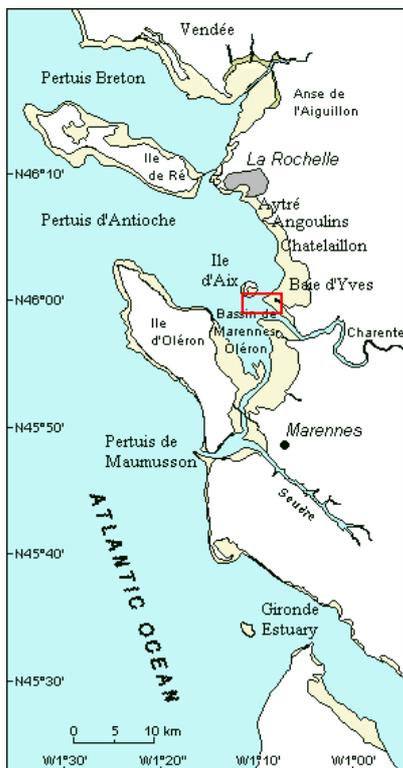
### 2.2.1. Introduction

L'objectif 2 a fait l'objet sur le site de Marennes-Oléron d'une étude sur 2 ans afin d'acquérir les paramètres de dynamique de population. Initié en septembre 1999, le suivi de dynamique de population a été poursuivi en 2000 et 2001 en une station intertidale de la presqu'île de Fouras. Ce suivi de population est complémentaire de celui réalisé par Deslous-Paoli (1985) entre 1981 et 1982 sur les bancs intertidaux du centre de la baie de Marennes-Oléron et devrait permettre, 20 ans après, de statuer de la stabilité des caractéristiques de la dynamique de population de l'espèce en Charente-Maritime.

### 2.2.2. Matériel & méthodes

#### 2.2.2.1 Site d'étude

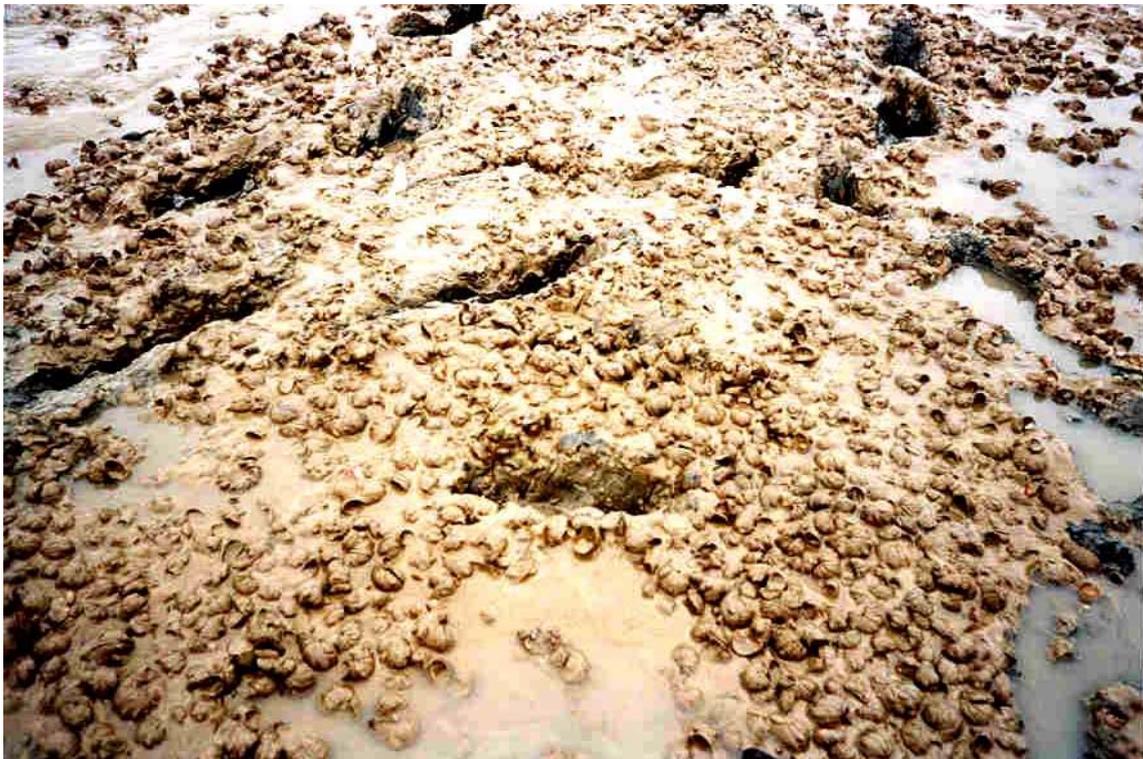
La presqu'île de Fouras est un mince cordon littoral de 2,5 km de long, situé au sud de la Baie d'Yves et dont la partie sud est baignée par l'estuaire de la Charente (figure 2-1). Cette presqu'île est fortement marquée par les activités anthropiques, en particulier l'ostréiculture et à moindre mesure, la mytiliculture. A forte influence estuarienne du fait de sa proximité avec la Charente, ce site subit des salinités fluctuant de 5 à 32 ‰ (Héral et *al.*, 1984). Ces mêmes auteurs font remarquer la faible amplitude entre les températures minima (6°C en hiver) et maxima (20°C en juillet-août) des eaux de la baie. La pointe de la fumée représente l'extrême ouest de la presqu'île de Fouras. Au faciès caillouteux et rocheux du domaine intertidal fait place un sédiment très vaseux vers le domaine subtidal.



**Figure 2-1 : Localisation de la presqu'île de Fouras sur la côte charentaise.**

Outre huîtres et moules, ce site abrite de nombreuses espèces, pour la plupart suspensivores tels des lamellibranches comme *Modiolus barbatus* et *Chlamys varia* et des tuniciers comme *Styela clava*, espèce introduite dont c'est la première signalisation à Marennes-Oléron vis-à-vis de la synthèse bibliographique sur la biodiversité marine dans les Pertuis charentais (de Montaudouin & Sauriau, 2000). De nombreux carnivores peuplent ces vasières, tels *Asterias rubens*, (trouvée parfois sur le gisement de crépidules), *Anemonia sulcata* et les gastéropodes *Thais lapillus*, *Ocenebra erinacea* ainsi que l'espèce nouvellement introduite *Ocenebrellus inornatus* un gastéropode perceur qui ne colonise pas les fonds à crépidules.

*Crepidula fornicata* est apparue dans ce site aux alentours de 1970 (Lubet & Le Gall, 1972 ; Deslous-Paoli et Massé, 1982). Sauriau et *al.*, (1998) estiment le stock de ce gastéropode à  $6392 \pm 6460$  tonnes (dont  $2494 \pm 3344$  tonnes de crépidules vivantes) dans le secteur Fouras-Ile d'Aix, les 2/3 étant cantonnés dans le seul site Fouras-Fort Enet. Les prélèvements mensuels et bimensuels sont effectués au nord-ouest de la Pointe de l'Epée, sur le tapis de crépidules (figure 2-2).



**Figure 2-2 : Physionomie du gisement de crépidule à marée basse à Fouras. Des traces de pas sont visibles de gauche à droite.**

### 2.2.2.2 Reproduction et croissance

Chaque mois, de janvier à décembre 2001, trente chaînes - si possible comptant plus de dix individus et possédant des chaînes secondaires - ont été récoltées sur le tapis dense de *Crepidula fornicata* près du Fort d'Enet, à la pointe de la Fumée. Au laboratoire, les individus ont été maintenus vivants par une oxygénation constante dans des bacs entreposés en chambre froide. Ces deux conditions avaient pour but, outre le fait de leur procurer des conditions de survie correcte, de réduire au maximum la mobilité des plus jeunes individus afin qu'ils puissent rester en place dans l'association de crépidules et les empêcher, comme cela s'est produit parfois, qu'ils rampent vers le sommet du récipient, ne nous permettant plus alors de les replacer dans les chaînes. Les individus de la chaîne étaient minutieusement décollés les uns des autres à l'aide d'un scalpel, puis placés dans un bac, de gauche à droite ; la coquille vide servant de surface d'adhésion pour l'individu basal sur la gauche et l'animal situé au sommet sur la droite. Les chaînes secondaires étaient arrangées perpendiculairement à la chaîne primaire, au-dessous de l'individu de la chaîne principale leur servant de support. Par convention, la coquille morte a toujours été notée A0, et l'individu prenant appui sur ce support : A1. « A » marque l'appartenance d'une crépidule à la chaîne primaire. Si, en plus de A2, est fixé sur A1 une chaîne secondaire, le premier exemplaire de cette chaîne sera noté A1B1, c'est-à-dire comme étant le premier individu de la chaîne secondaire (notée « B ») ayant pour support A1. Ainsi agencé, chaque spécimen d'un empilement a été noté selon sa position dans la chaîne primaire, et éventuellement, la chaîne secondaire ou tertiaire.

La coquille de chaque spécimen était ensuite mesurée suivant sa longueur droite à l'aide d'un pied à coulisse électronique au 1/100<sup>ème</sup> de millimètre. La détermination du sexe s'est seulement basée sur les caractères externes décrits par de nombreux auteurs (Orton, 1909 ; Coum, 1979 ; Le Gall, 1980).

L'âge a été évalué par la lecture des stries d'arrêts de croissance hivernaux, marquées sur la coquille. Parfois, lorsque les anneaux de croissance sur le périostracum étaient peu visibles, l'observation des stries ornant la partie supérieure du septum s'est révélée être nécessaire. En effet, Coum (1979) et Blanchard et *al.* (2001) observent une bonne concordance des stries sur le septum et sur la coquille.

Les sacs contenant les œufs étaient délicatement détachés de leur support, puis les sacs étaient séparés les uns des autres afin de pouvoir les compter : une fraction constante - c'est-à-dire 10 % - des sacs d'une femelle incubante furent ouverts dans une cuve de Dollfus et comptés *in toto*.

Tous les embryons d'une même ponte étant au même stade de développement (Chipperfield, 1951), un seul sac par ponte a été nécessaire pour déterminer le stade. Leur détermination s'est appuyée sur les travaux de Chipperfield (1951) et Richard (2000). Afin d'affiner la détermination des différentes périodes de reproduction et des proportions, dans la population des différents stades embryonnaires, des prélèvements supplémentaires de trente chaînes étaient effectués quinze jours après à partir de mars 2001. Seules les femelles étaient traitées sur le seul critère présence d'œufs et si oui, nombre de sacs ovigères, nombre d'œufs moyens par sac et stade de développement embryonnaire.

### **2.2.2.3 Etude des structures démographiques**

Un quadrat circulaire de 30,5 cm de diamètre a été placé sur le tapis de *Crepidula fornicata* et tous les individus présents dans l'aire délimitée ont été prélevés, coquilles vides comprises jusqu'à une profondeur de 5 cm dans le sédiment afin d'éviter une surestimation de la mortalité, les coquilles des individus morts il y a plusieurs années restant enfouies dans la vase. Trois réplicats sont échantillonnés et chacun est placé dans une poche numérotée. Au laboratoire, les individus des trois réplicats sont conservés dans du formaldéhyde dilué à 4% en attendant d'être examinés. Ainsi, des prélèvements mensuels depuis février 2000 ont pu être analysés plus d'un an après sans aucun problème de conservation. Du fait de l'action létale du formol, les chaînes n'ont pu se maintenir tel quel dans les poches, interdisant ainsi la détermination des positions relatives des individus. Aussi, les seuls critères à identifier sur ces prélèvements étaient la longueur droite et le sexe des individus.

### **2.2.2.4 Relation taille poids**

Lors de chaque prélèvement, un certain nombre d'individus de tailles différentes, correspondant chacun à une classe de taille de 1mm ont été sélectionnés, ceci afin d'établir une relation allométrique taille-poids. Les classes millimétriques retenues dans cette étude s'étendent de 8 à 44 mm, un minimum de 30 individus étant requis pour que cette relation ait une valeur statistique. Une fois séparées, la chair et la coquille de chacun de ces individus ont été mises dans deux papillotes en aluminium différentes précédemment pesées, puis sont placées à l'étuve à 60°C pendant 48 heures minimum. Le poids sec DW (Dry Weight) est alors déterminé à l'aide d'une balance électronique de précision à 10<sup>-5</sup>g. Les chairs sèches sont ensuite placées dans un four à mouffles et calcinées à 450°C durant 4 heures, ce qui élimine les parties organiques. Les cendres obtenues sont à nouveau pesées, ce qui donne le

poids de cendres ou AW (Ash Weight), permettant ainsi de déterminer le AFDW (Ash Free Dry Weight) ou poids sec sans cendres :  $AFDW = DW - AW$

Lorsqu'un individu porte une ponte, celui-ci est traité individuellement et séparément de la relation taille-poids du mois considéré. Ainsi, les tissus, la coquille et la ponte subissent le même protocole que vu précédemment. Enfin, tous les individus ne rentrant pas dans la relation taille-poids (et n'ayant pas de ponte) subissent eux aussi le même protocole, cependant ils ne sont pas répartis dans des papillotes individuelles mais regroupés selon leur groupe d'âge, à la différence près que pour les coquilles, seul le poids sec est déterminé.

### 2.2.2.5 Estimation de la production secondaire

La production d'un organisme représente le gain de poids de cet organisme durant un temps déterminé, gain auquel il faut ajouter le poids des éléments éventuellement fabriqués mais perdus ou émis (gamètes, exuvies, mucus...) (Lamotte, 1973). Généralement, la production est estimée pour une population à recrutement discret et dont les cohortes sont discernables par le calcul de la production cumulée (P1) et la production cédée (P2) (Chardy et al., 1984) :

- L'une estime la quantité totale de matière organique produite par un stock donné vivant sur une unité de surface pendant une période donnée (Massé, 1968). Cette production P1 est calculée par la formule (Allen, 1971) :

$$P1_i = \int N_t * (dW_t/dt) * dt = [(N_i W_i G_i) * (\exp^{(G_i - Z_i)} - 1) / (G_i - Z_i)]$$

$N_i$  : effectif observé.

$W_i$  : poids moyen de chair sèche.

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

$Z_i$  : coefficient instantané de mortalité ( $Z_i = \text{Log}(N_i/N_{i+1})$ ) pour une population de *Crepidula fornicata* sur une surface de 1m<sup>2</sup>.

- L'autre estime la quantité totale de tissus cédée par une population à l'écosystème pendant un intervalle de temps considéré ; ce que Boysen-Jensen (1919) appelle la « consommation » et qui recouvre la mortalité et la prédation (Massé, 1968). Cette quantité est calculée par la formule :

$$P2_i = \int W_t * (dN_t/dt) * dt = [(N_i W_i Z_i) * (\exp^{(G_i - Z_i)} - 1) / (G_i - Z_i)]$$

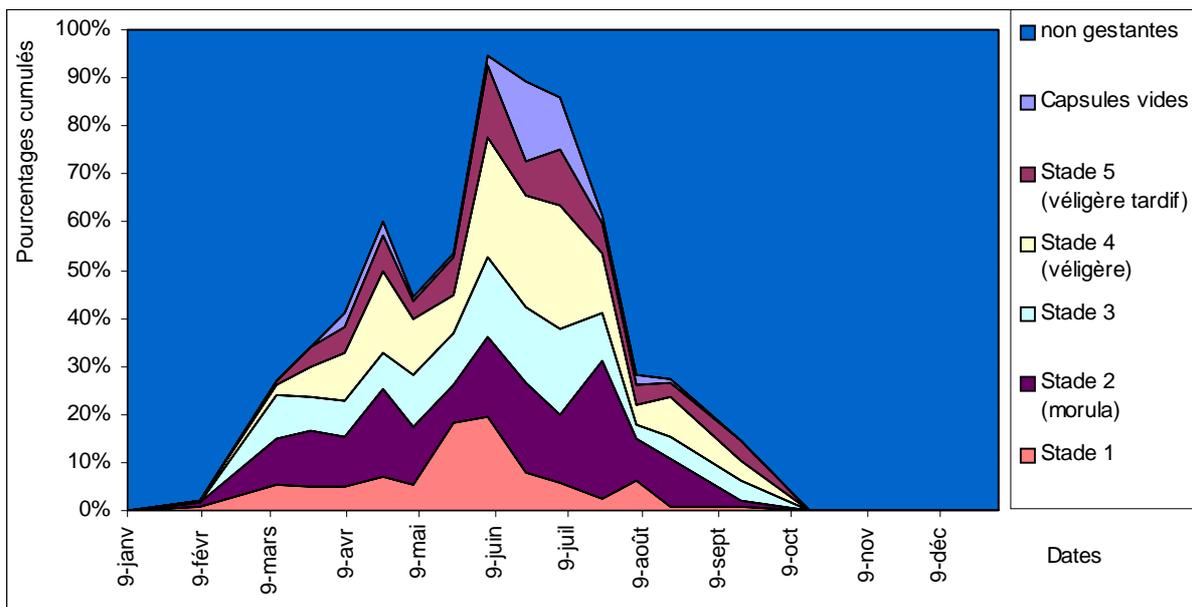
La biomasse dynamique B de la population est donnée par la différence entre la production brute et la production éliminée comme suit :  $B = \Sigma(P1_i - P2_i)$

## 2.2.3. Résultats

### 2.2.3.1 Cycle de reproduction et paramètres de fécondité

#### a Pourcentage de femelles gestantes et périodes de ponte

Un suivi mensuel, puis bimensuel des pourcentages de femelles gestantes avec distinction des différents stades de développement embryonnaire a permis de subdiviser la saison de reproduction en cinq périodes de ponte (Figure 2-3) :



**Figure 2-3 : Evolution temporelle du pourcentage de femelles incubantes avec le détail des proportions cumulées des stades embryonnaires pour les femelles présentes en troisième position après la coquille support.**

- La première période de ponte s'étale du 8 février au 8 avril et n'implique que 15 % des femelles présentes. La proportion de femelles incubant des embryons augmente régulièrement jusqu'au 25 avril, date à laquelle près de 60 % des femelles présentent des capsules renfermant des embryons.

- La seconde période de ponte se déroule du 8 avril au 6 mai. Ce sont alors près de 25 % des femelles qui incubent des embryons à des stades peu avancés.

- La troisième période de ponte s'étend du 6 mai au 6 juillet. Ce sont près de 90 % des femelles qui présentent alors des capsules ovigères. L'intensité de cette période de ponte se retrouve près d'un mois après, avec la proportion relativement élevée de femelles portant des sacs vides, témoignant ainsi de l'intensité de la libération des véligères dans la colonne d'eau,

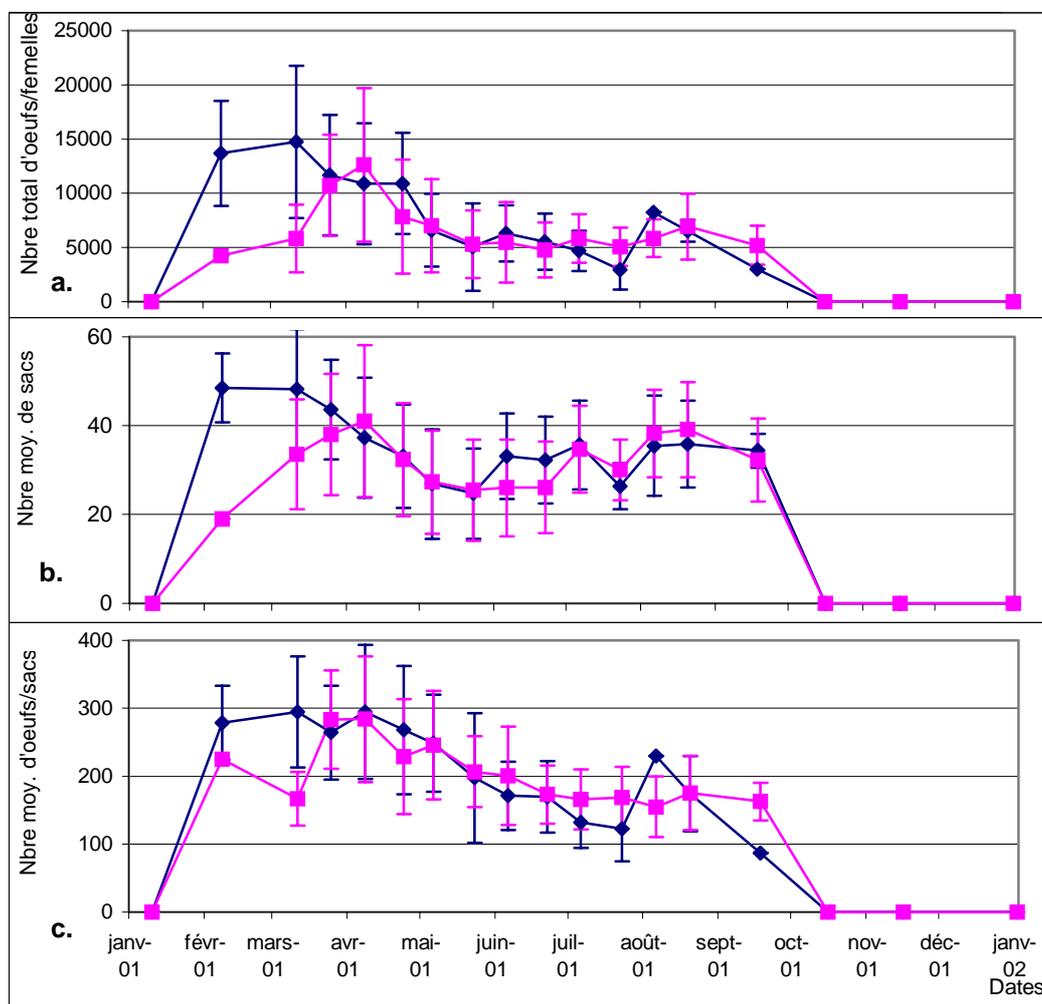
lesquelles sont issues de l'évolution embryonnaire des stades 1 et 2 de la ponte massive du 6 juin, laquelle a impliqué 37 % des femelles trouvées dans des chaînes.

- La quatrième période de ponte se déroule du 6 juillet au 6 août et est aussi visualisable par la proportion de capsules vides pendant le mois d'août.

- Un net – quoique léger – pic d'embryons peu développés entre le 6 août et le 18 septembre, trahit l'existence d'une cinquième période de ponte, également discernable en considérant les pontes des femelles en première position.

En outre, les femelles en quatrième position sont moins fréquentes et leur présence au delà du cinquième individu est sporadique.

### b Relation entre la période de ponte et la fécondité des femelles



**Figure 2-4 : Evolution temporelle de la fécondité des femelles incubant des embryons aux stades morula (en bleu) et véligère (en rose) : 2-4.a. : Nombre total d'œufs par femelles ; 2-4.b. : Nombre de sacs ovigères ; 2-4.c. : Nombre moyen d'œufs par sac.**

Les fécondités maximales chez les femelles portant des embryons aux stades 1 et 2 se présentent dès le début de la période de reproduction. En effet, la fécondité totale stagne autour de 15000 embryons par femelles (soit 50 capsules ovigères, à raison de 300 embryons par sac). Ces valeurs décroissent ensuite jusqu'au 23 juillet, date à laquelle la fécondité totale avoisine 3000 embryons par femelles, soit une diminution d'un facteur 5. Après un léger sursaut, au début de la dernière période de ponte (le 6 août), la fécondité totale décroît jusqu'à la fin de la saison. Chez les femelles incubant des embryons véligères, le maximum de fécondité (à savoir 12500 œufs par femelle) se présente plus tardivement (le 8 avril). Après le 22 mai, suite à une lente diminution, le nombre moyen mensuel d'œufs se stabilise autour de 5000 œufs tout le reste de la période de reproduction.

Le nombre de sacs ovigères contenant des morulas décroît de 50 à 25 entre le 11 mars et le 6 mai puis connaît une relative stabilité autour de 35 capsules par femelles jusqu'à la fin de la période de reproduction. Les femelles incubant des véligères présentent un nombre mensuel de sacs suivant la même progression. Cependant, le maximum recensé a lieu seulement le 8 avril et n'excède pas 41 sacs. La dernière période de ponte semble subir un faible accroissement du nombre de sacs.

Le nombre moyen mensuel d'embryons par sac apparaît relativement stable jusqu'au 24 avril (environ 250 embryons par sac) puis décroît de moitié jusqu'au 22 juillet ; la fécondité intra-capsulaire s'élevant alors à 120 embryons. Comme pour la fécondité totale, l'effectif moyen des embryons intra-capsulaires subit une légère remontée le 6 août. L'effectif intra-capsulaire de véligères - précoces ou tardifs - connaît un maximum de 270 le 25 mars et le 8 avril. Après quoi, ce nombre subit une baisse notable jusqu'à atteindre 150 embryons par sac le 22 juillet ; ce nombre ne variera plus guère jusqu'à la fin de la saison de reproduction.

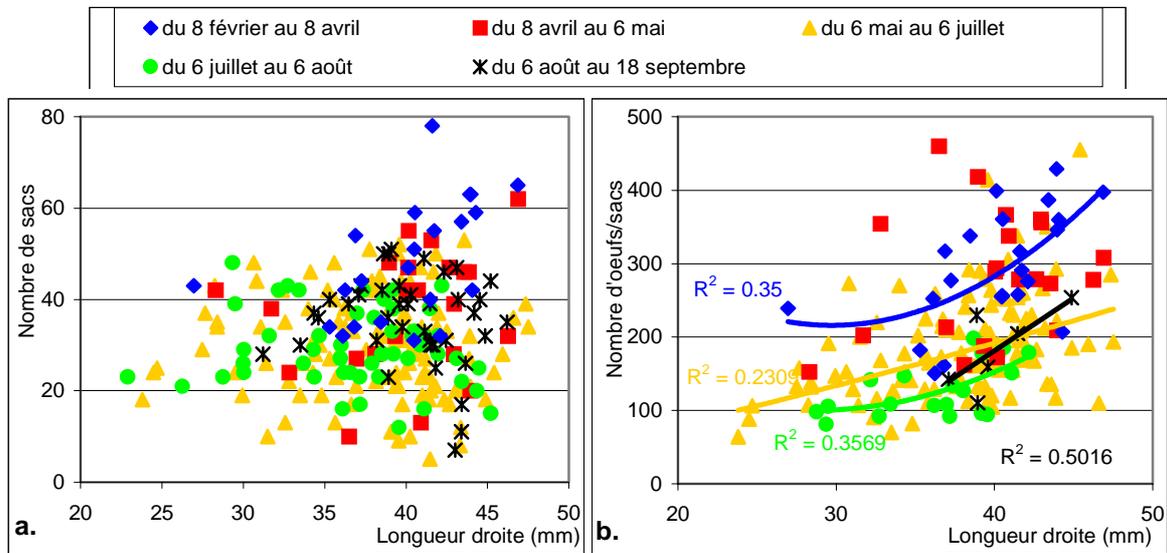
### **c Relation entre la longueur droite et la fécondité des femelles**

Il ne semble pas exister de corrélation entre la longueur droite des femelles et le nombre de capsules ovigères qu'elles incubent (**Figure 2-5.a. et 2-6.a.**).

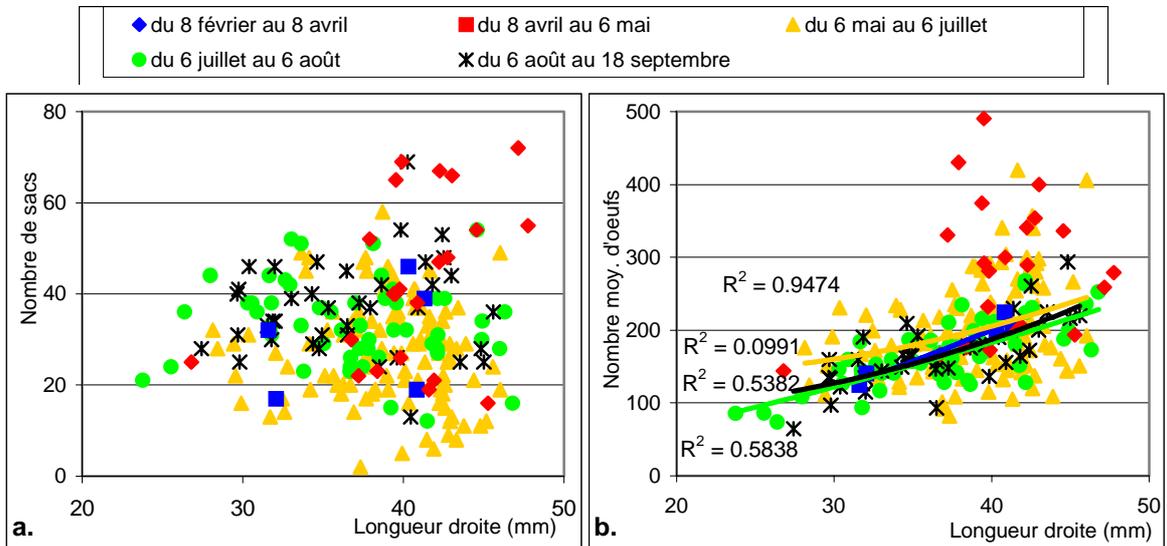
En revanche, la longueur droite des femelles et le nombre de morulas par sac ovigère paraissent être étroitement liés, mis à part lors de la seconde période de ponte. Les coefficients de corrélation traduisent une relation – selon une fonction puissance – significative entre la longueur droite et le nombre de morulas par sac (**Figure 2-5.b.**).

Le nombre moyen de véligères par sac est très nettement corrélé à la longueur droite ; la superposition des courbes de tendances, les coefficients de corrélation largement au-dessus des valeurs significatives à 5 % et la très faible dispersion des valeurs pour une longueur

donnée traduisent – mis à part pour la seconde période - des relations allométriques incontestables entre la fécondité et la taille (**Figure 2-6.b**).



**Figure 2-5 : Relation de fécondité entre la longueur droite des coquilles de femelles incubant des embryons aux stades 1 et 2 et : 2-5.a. : Le nombre de sacs ovigères ; 2-5.b. : le nombre moyen d'œufs par sac.**



**Figure 2-6 : Relation de fécondité entre la longueur droite des coquilles de femelles incubant des embryons aux stades 4 et 5 et : 2-6.a. : Le nombre de sacs ovigères ; 2-6.b. : le nombre moyen d'œufs par sac.**

Il est à noter que les femelles excédant 33 millimètres peuvent incuber des capsules contenant plus de 300 embryons lors des trois premières pontes, alors que les sacs couvés par

les plus grosses femelles ne contiennent jamais plus de 300 embryons lors des deux ultimes périodes.

#### **d Synthèse des différents facteurs influençant la fécondité**

La date paraît avoir une légère influence sur le nombre de capsules dont les embryons sont aux stades morula. Il apparaît donc que la date influe sur l'effectif initial de sac (lorsque ceux-ci contiennent des morulas) mais n'intervient pas sur leur nombre lorsque les embryons arrivent au bout de leur développement embryonnaire (stade véligère). Enfin, l'effectif des embryons incubés est nettement dépendant de la période de ponte

La taille des femelles n'est pas corrélée au nombre de sacs. En revanche, Le nombre moyen d'embryons par capsule subit l'influence indéniable de la longueur droite des coquilles des femelles. (Tableau 2-1).

**Tableau 2-1: Résultats des analyses de régression exposant les facteurs agissant sur le nombre de capsules ovigères et le nombre moyen d'embryons par sac selon le stade embryonnaire qu'ils contiennent.**

	<i>Stades 1 et 2</i>	<i>Stades 4 et 5</i>
Nombre de sacs ovigères	constante:45,2 ; p = 0,00 Date (coeff. : -0,06763 ; p = 0,00)	constante:31,2 ; p = 0,00
Nombre moyen d'œufs par sac	constante:92,9 ; p = 0,044 Date (coeff. : -1,01 ; p = 0,00) Longueur (coeff. : 6,24 ; p = 0,00)	Date (coeff. : -0,531 ; p = 0,00) Longueur (coeff. : 6,15 ; p = 0,00)

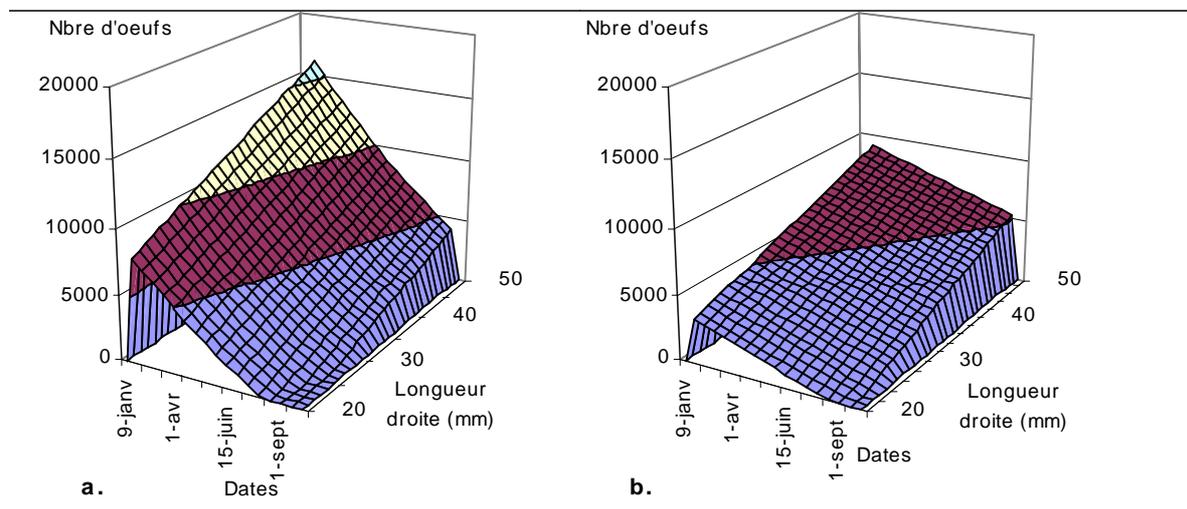
Or, étant donné que la fécondité totale est égale au produit de l'effectif des sacs ovigères par le nombre moyen d'embryons par sac, il est possible de représenter la fécondité dans un support tridimensionnel dans lequel les axes représenteraient les deux paramètres contribuant le plus aux variations de cette fécondité (Figure 2-7) :

- L'orientation spatiale des deux plans laisse deviner l'influence prépondérante de la période de ponte mais aussi un effet de la longueur droite sur la fécondité.

- Les plus petites femelles pondant dès le premier mois de la reproduction incubent approximativement 8000 morulas et, peu après, environ 3000 véligères. Lors des dernières pontes la fécondité de ces femelles de taille réduite est quasi nulle alors que celles excédant

40 millimètres couvent à peu près 4000 embryons précoces ou 5000 embryons au stade véligère.

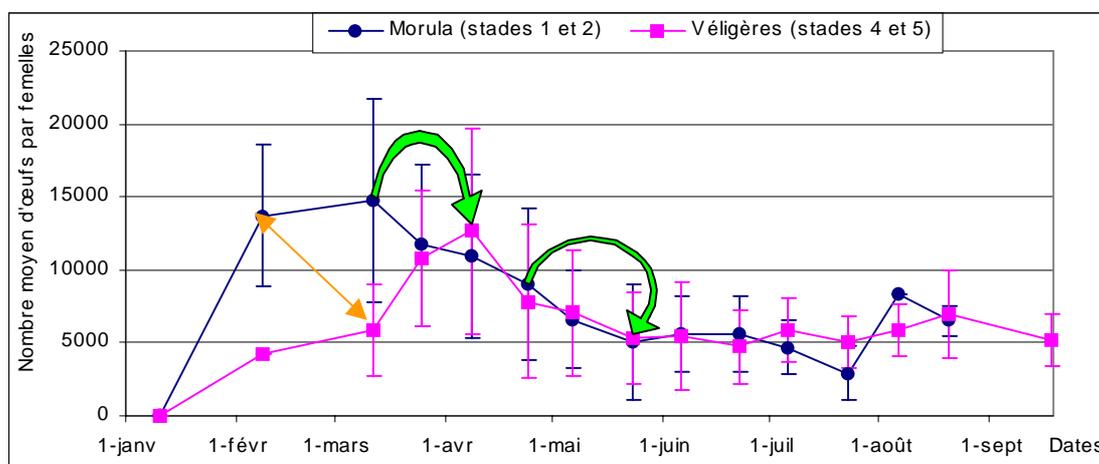
- Les fécondités maximales apparaissent chez les plus grosses femelles, lors des premières pontes de l'année. En effet, durant cette période, les femelles avoisinant 50 millimètres peuvent pondre jusqu'à 16000 morulas.



**Figure 2-7 : Représentation tridimensionnelle de la fécondité des femelles incubant des embryons : 2-7.a. : aux stades morulas (stades 1 et 2) ; 2-7.b. : et véligères (stades 4 et 5).**

### e Mortalité embryonnaire

La mortalité embryonnaire – visible en comparant l'effectif des embryons aux stades de développement 1 et 2 avec l'effectif des véligères du mois suivant – présente deux phases bien distinctes :



**Figure 2-8 : Evolution mensuelle du nombre moyen d'embryons aux stades morulas et - véligères par femelles.**

- Le nombre moyen de morulas par femelles s'élève à 14000 le 8 février alors qu'il n'est que de 6000 pour les véligères lors du mois suivant ; soit une perte de 8000 embryons par femelles au cours du développement embryonnaire. Le taux de mortalité serait donc d'environ 43 % entre février et mars.

- L'effectif des embryons n'aboutissant pas au terme véligère fluctue ensuite autour de 2500, et ce jusqu'au 23 mai, date dès laquelle on ne constate plus de différence entre l'effectif des embryons aux stades 1 et 2 et l'effectif des embryons aux stades 4 et 5 du mois suivant.

### 2.2.3.2 Structures démographiques et caractéristiques des chaînes

#### a Densité de la population

Les densités minimales de *Crepidula fornicata* vivantes, dans la zone intertidale de Fouras sont répertoriées en février et juillet 2000, ainsi qu'en juin 2001. Ces valeurs avoisinent ou dépassent 6000 individus /m<sup>2</sup> en avril, mai et décembre 2000, ainsi qu'en mars 2001 (Tableau 2-2).

**Tableau 2-2 : Densités mensuelles (individus/ m<sup>2</sup>) de crépidules vivantes et mortes (les écarts types sont entre parenthèses).**

Mois	Vivants	Morts
févr-00	3367 (1685)	1250 (543)
mars-00	4166 (733)	862 (246)
avr-00	5822 (775)	940 (70)
mai-00	6036 (250)	1186 (96)
juin-00	4795 (783)	776 (138)
juil-00	3372 (1248)	506 (63)
août-00	4987 (4074)	703 (34)
sept-00	3810 (348)	392 (245)
oct-00	4111 (522)	?
déc-00	6502 (1058)	?
janv-01	5188 (267)	?
févr-01	4795 (682)	623 (10)
mars-01	5899 (569)	570 (28)
avr-01	4485 (703)	963 (206)
mai-01	4033 (717)	570 (206)
juin-01	3623 (396)	497 (68)
juil-01	4166 (222)	1647 (453)
août-01	4138 (242)	456 (63)
sept-01	3682 (774)	438 (109)
oct-01	4777 (575)	484 (103)
nov-01	3905 (258)	397 (109)
déc-01	4572 (145)	452 (63)
Moyenne	4556 (607)	722 (158)

- L'effectif des individus vivants semble chuter entre le début du printemps et le début de l'été. Ainsi, de 6036 animaux au mètre carré en mai 2000, la densité chute à 3372 crépidules en juillet ; de même de mars à juin 2001, la même tendance se remarque. On remarque de même une élévation brutale des densités d'animaux vivants, entre septembre et décembre 2000 (respectivement 3810 et 6501 crépidules/ m<sup>2</sup>). Ce fait ne paraît pas se reproduire l'année suivante, bien qu'une très légère remontée semble s'amorcer à partir de novembre.

- Les densités de coquilles vides, quoique plus stables d'un mois à l'autre, sont maximales en février et mai 2000 ainsi qu'en juillet 2001. En outre, entre février et septembre, l'effectif des animaux morts par unité de surface paraît décroître, faisant chuter les valeurs de 1250 à 392 coquilles vides/ m<sup>2</sup>.

### **b Structure démographique**

La population de *Crepidula fornicata* de la presqu'île de Fouras est nettement dominée par les mâles, lesquels ont une longueur droite comprise entre 7 à 49 millimètres. Les femelles, pour leur part, ont une gamme de taille allant de 24 à 50 millimètres ; gamme de taille dans lesquels se situent également les individus en cours d'inversion sexuelle, lesquels sont relativement peu représentés.

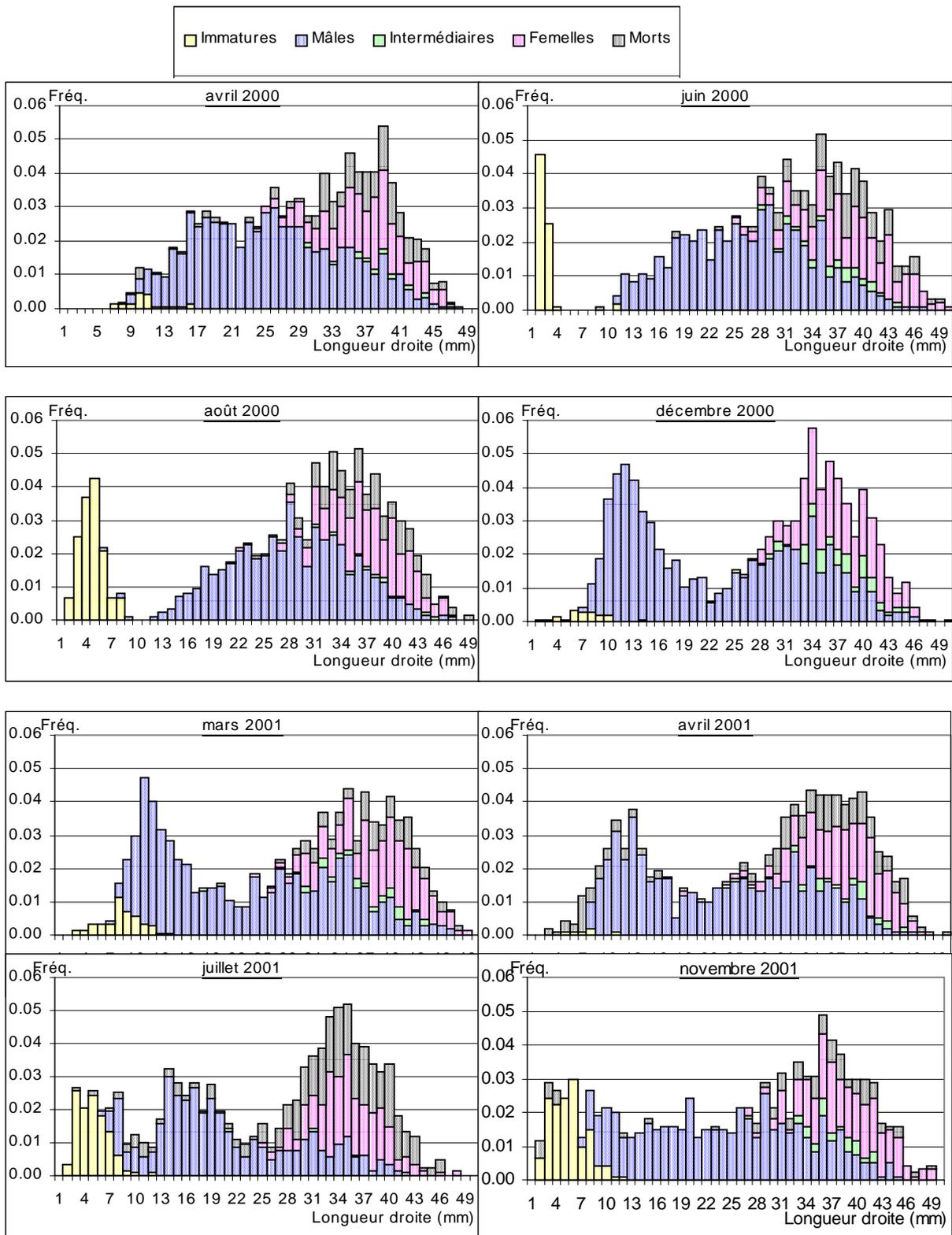
Les principales modifications temporelles des structures démographiques sont les suivantes (figure 2-9) :

- Dès avril 2000, des individus non sexuellement matures et dont la longueur droite peut parfois excéder 15 millimètres sont visibles dans la population et accusent alors une taille comprise entre 7 et 16 millimètres

- En juin, un pic important d'immatures porte à 7 % de la population la proportion d'individus dont la taille n'excède pas 4 millimètres. Cette sur-représentation traduit ainsi le premier grand recrutement de l'année.

- En août, le pic d'immatures présente une base plus élargie, indiquant la continuité du recrutement. Les immatures représentent alors 15 % de la population.

- En décembre, la faible proportion d'immatures entre 2 et 10 millimètres témoigne de la fin du recrutement. Simultanément, le pic de jeunes mâles entre 8 et 19 millimètres traduit la sexualisation des premières recrues de l'année.



**Figures 2-9 : Suivis mensuels de la structure démographique de *Crepidula fornicata*.  
Seuls les mois mentionnés dans le texte sont représentés afin de mettre en évidence les modifications temporelles majeures.**

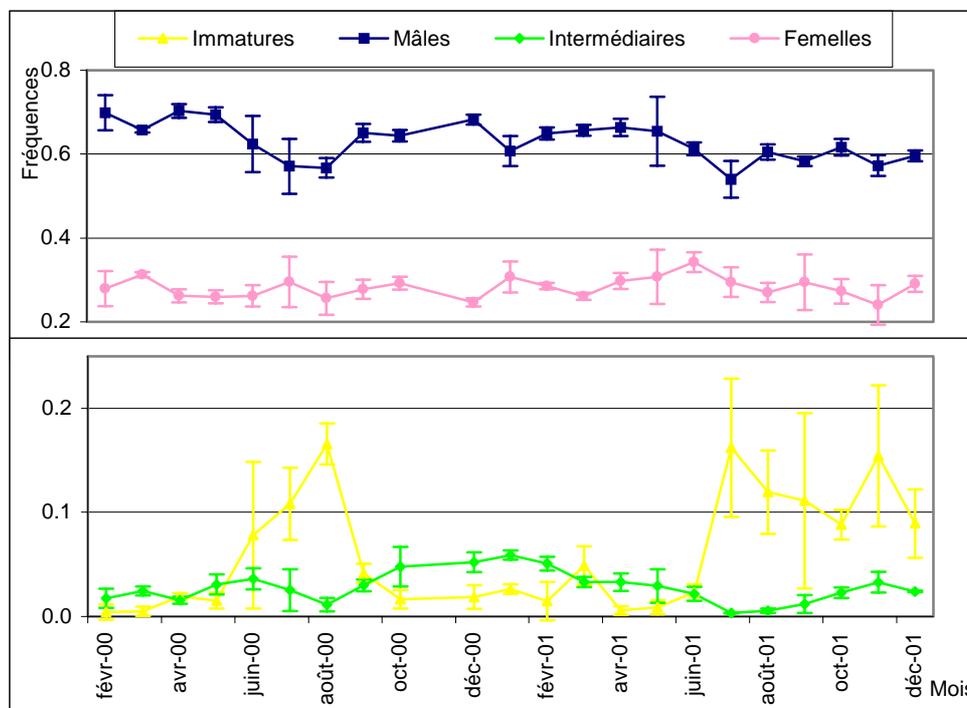
- En mars suivant, les immatures réapparaissent au sein de la population de crépidules, mais ne sont plus visibles le mois suivant, alors que s’observe une proportion importante de coquilles vides dans les individus de moins de 8 millimètres.

- En juillet 2001, on assiste à une recrudescence de très jeunes immatures issus du premier vrai recrutement qui a débuté un mois plus tôt. Ces individus représentent alors 15 % de la population et ont une gamme de taille allant de 2 à 9 millimètres. Il est également possible d’observer un déplacement du pic de jeunes mâles issus de la sexualisation des recrues de l’année précédente, et dont la taille varie entre 13 et 22 millimètres. Ce pic disparaît progressivement au cours des mois suivants.

- Enfin, en novembre 2001 on décèle une ultime phase de fixation de très jeunes crépidules de 2 à 6 millimètres ainsi que l’apparition d’une micro-cohorte de jeunes mâles atteignant de 7 à 12 millimètres.

### c Fréquences des stades sexuels

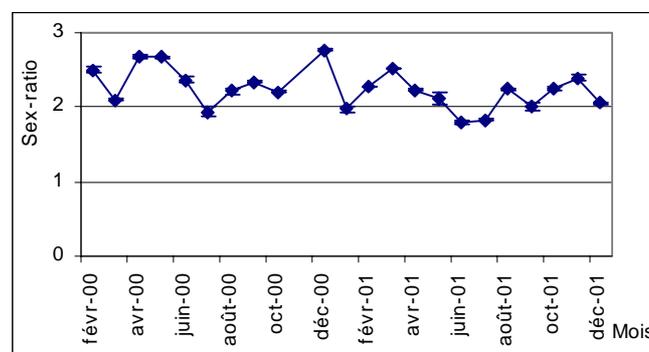
De mai à août 2000, le pourcentage d’immatures croît jusqu’à atteindre 17 % puis se stabilise autour de 2 % de septembre 2000 à juin 2001. Après cette date, et ce jusqu’en décembre, la proportion d’individus sexuellement immatures dans cette population connaît de faibles fluctuations autour de 13 %. (figure 2-10).



**Figure 2-10 : Fréquences mensuelles des quatre stades de maturité de *Crepidula fornicata* dans la population de Fouras.**

En ce qui concerne les individus en phase d'inversion sexuelle, leur proportion dans la population croît d'août à janvier puis régresse de mars à juillet.

Les variations mensuelles des fréquences de mâles et de femelles offrent une meilleure lecture en visualisant l'évolution du sex-ratio (figure 2-11). Une baisse notable du sex-ratio de mars à juillet traduit une recrudescence des femelles dans la population. De même, en 2001, on constate ce fait pour la même période. Inversement, de juillet à décembre, on note une nette augmentation de celui-ci, traduisant donc un accroissement de la proportion de mâles au sein de la population. Enfin, une chute brutale du sex-ratio peut s'observer entre décembre et janvier de l'année suivante, après quoi, celui-ci présente une légère hausse jusqu'en mars.

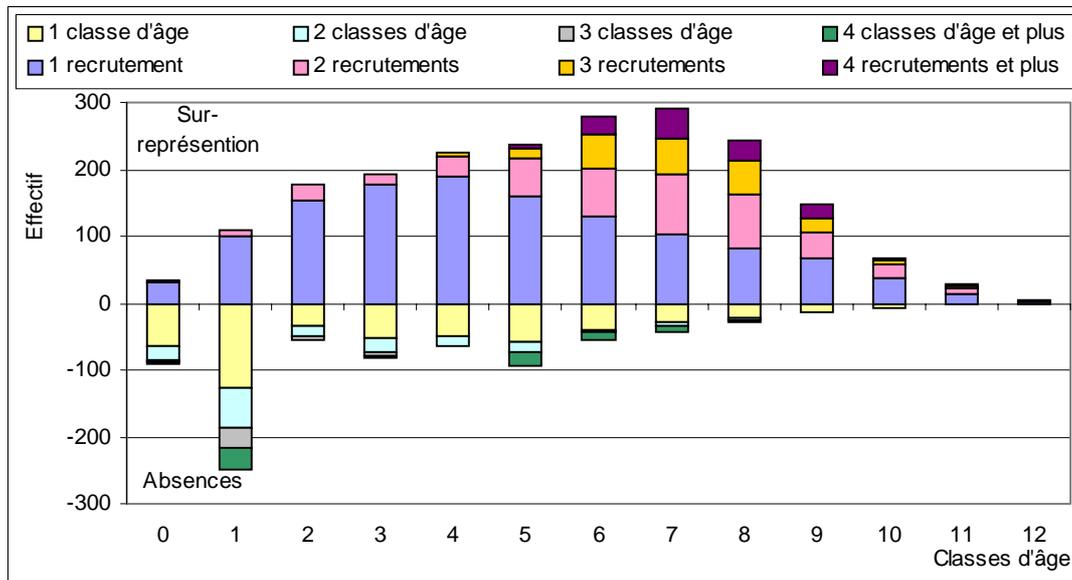


**Figure 2-11 : Evolution mensuelle du sex-ratio (défini comme étant le rapport « fréquence des mâles/ fréquence des femelles » sur l'ensemble des mâles et des femelles).**

#### **d Absence et présence multiple des classes d'âges dans les chaînes**

Selon l'hypothèse qu'un et un seul individu vient chaque année s'agglomérer sur une chaîne (voir par exemple Deslous-Paoli, 1985), les âges des différents individus constituant cette chaîne devraient être de l'apex vers la base 1 an → 2 ans → 3 ans → 4 ans → 5 ans → 6 ans → 7 ans etc. Or il n'est pas rare, en se basant sur la lecture des stries de trouver des chaînes avec de l'apex vers la base « 1 an → 3 ans → 4 ans → 7 ans → 8 ans → 9 ans ». Celle-ci présente deux types d'absences : une absence d'une classe d'âge (il manque « 2 ans ») et une absence de deux classes d'âge (il manque « 5 ans » et « 6 ans »). De même, dans la structure primaire suivante « 1 an → 3 ans → 3 ans → 3 ans → 7 ans → 8 ans → 9 ans → 9 ans », il existe à la fois des présences multiples avec 1 triplet de la classe d'âge « 3 ans », 1 doublet de la classe d'âge « 9 ans », et des absences des classes d'âge G2, G4, G6 alors que les classes d'âges G1, G7 et G8 étant représentées une seule fois dans la chaîne. L'analyse suivante de l'ensemble des 358 chaînes prélevées à Fouras, tente de dégager une tendance dans

l'occurrence de discontinuités constatées, liées aux absences et présences multiples (figure 2-12) par rapport au modèle de chaîne « théorique » avec une et une seule recrue par an.



**Figure 2-12 : Effectif des absences (selon le nombre de classes d'âges successivement absentes ; échelle négative) et des présences (selon le nombre d'individus consécutifs du même âge ; échelle positive) pour chaque classe d'âges.**

- Les présences de crépidules de plus de 7 années présentent une baisse régulière. En fait, ceci traduit la longévité moyenne de l'espèce et s'explique par la mortalité naturelle qui semblerait s'exercer sur les individus dont l'âge excède sept hivers.

- Les fréquences des présences sont supérieures à celles des absences chez les classes d'âges de moins de 8 ans ; néanmoins, les deux premières cohortes semblent souffrir un déficit en individus puisque, pour la cohorte âgée d'un hiver par exemple, les absences sont supérieures d'un facteur 2,2 aux présences.

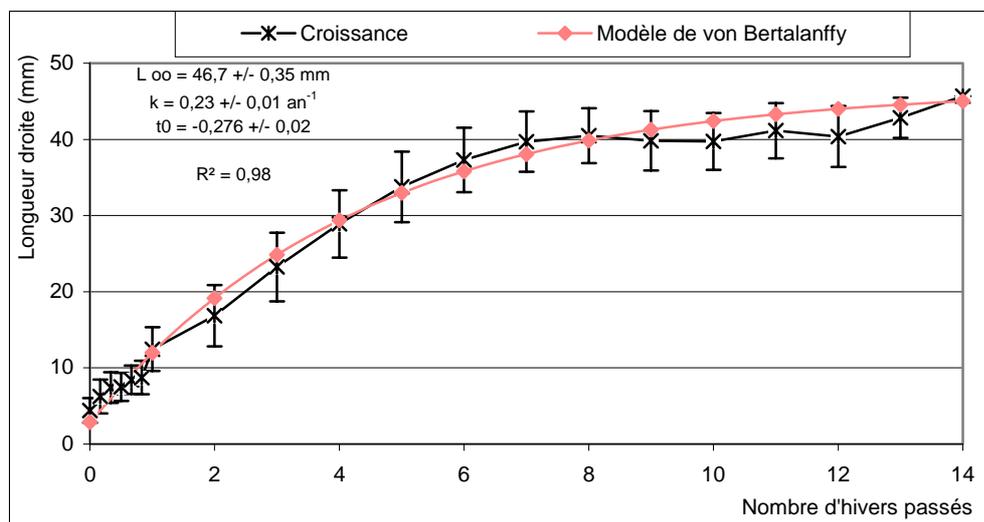
- Les absences sont ici présentées comme étant essentiellement des lacunes d'une seule classe d'âge entre deux individus successifs et sont particulièrement bien représentées pour la cohorte d'une année où les absences uniques s'élèvent à 125 sur un total de 245 absences, alors que les déficits en crépidules de deux ans dans une chaîne sont rares (pas plus de 60 lacunes de crépidules sur les 358 chaînes analysées). La cohorte d'un hiver (G1) peut faire partie d'un ensemble de trois, quatre, voire cinq animaux mitoyens d'âges différents manquant dans une chaîne ; en effet, la moitié des absences de crépidules d'un hiver incluait des déficits en d'autres classes d'âges plus anciennes. De ce fait, 62 groupements comportaient des absences successives de crépidules de un et deux ans et 33 présentaient un

‘trou’ de quatre classes d’âges (1, 2, 3 et 4 ans). Ce type d’absence, dite « multiple » se retrouve chez les cohortes de 5 à 7 hivers mais à moindre mesure.

- Les présences multiples concernent les classes d’âges inférieures à 7 ans, et plus particulièrement pour les cohortes âgées de 2 à 5 ans (170 présences simples en moyenne pour chacune de ces trois classes d’âge). Les présences multiples deviennent plus fréquentes à mesure que l’on se dirige vers la base de la chaîne ; ainsi, dès la cohorte 6, on recense plus de présences multiples que de simples dans les chaînes. En outre, nous avons recensé 17 chaînes présentant une succession d’individus de trois ans alors que l’effectif des sur-numérations d’animaux de sept ans s’élève à 189, dont 89 doublets alors que l’on ne dénombre que 103 présences simples.

- De même, les triplets d’individus contigus nés la même année ne sont pas rares dès lors que nous sommes en présence d’animaux dont l’âge s’échelonne de 5 à 9 ans ; en outre, nous pouvons remarquer la proportion non négligeable (50 cas recensés) de triplets d’individus mitoyens du même âge, principalement dans les cohortes de 4 à 9 ans. Quant aux successions de quatre individus du même âge, elles concernent essentiellement les cohortes 6 à 8.

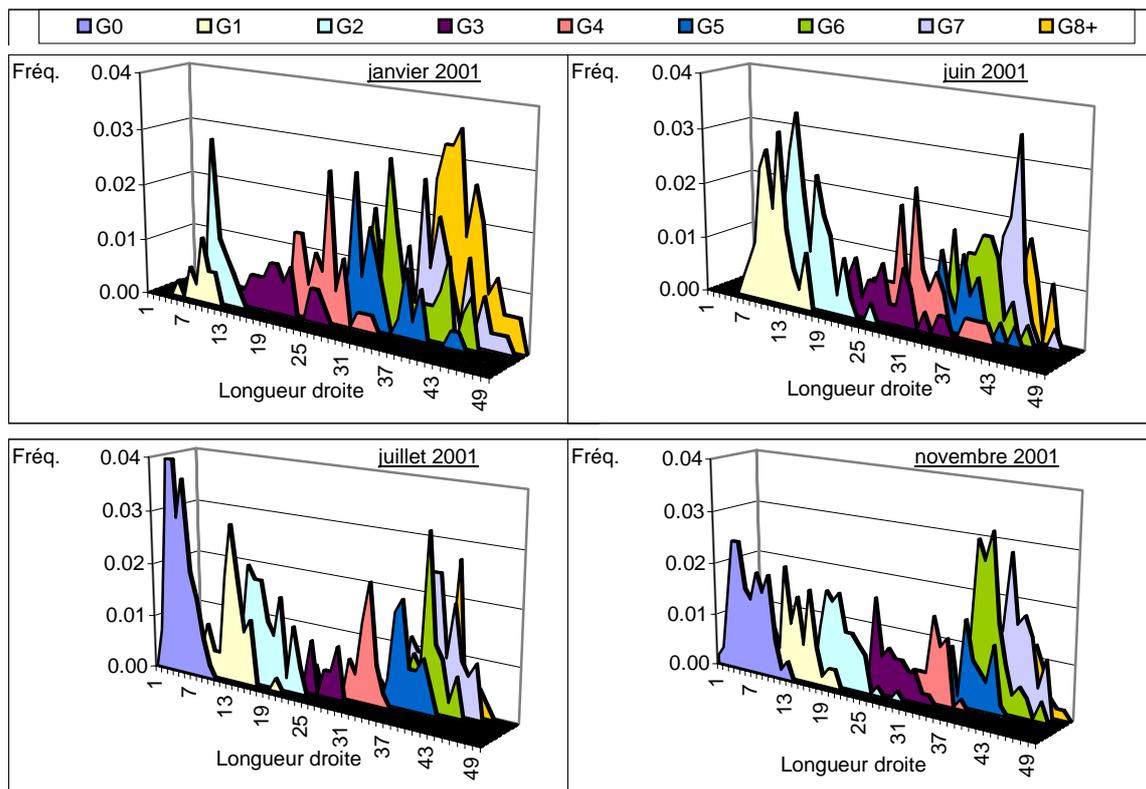
### 2.2.3.3 Croissance et dynamique des cohortes annuelles



**Figure 2-13 : Longueurs droites moyennes pour chaque cohorte annuelle et courbe représentant l’équation de von Bertalanffy appliquée aux paramètres de croissance.**

La croissance annuelle en longueur des crépidules de la zone intertidale de Fouras peut s'ajuster au modèle de croissance annuelle de type von Bertalanffy. L'ajustement procède par régression non-linéaire en utilisant l'algorithme de Marquard (figure 2-13). Les valeurs des paramètres sont :  $L_{\infty} = 46,7 \pm 0,4 \text{ mm}$  ;  $k = 0,23 \pm 0,01 \text{ an}^{-1}$  et  $t_0 = -0,28 \pm 0,02 \text{ an}$ .

La dynamique des cohortes annuelles est illustrée par les quatre structures démographiques suivantes (figure 2-14) :



**Figure 2-14 : Structure en taille des cohortes annuelles pour quatre mois de prélèvements. Les cohortes âgées de 8 ans et plus sont regroupées sous l'appellation G8+.**

- Durant les cinq premiers mois de l'année 2001, seulement 17 % des animaux prélevés mensuellement appartenaient aux trois premières cohortes, en revanche, en juillet, les animaux âgés au maximum de trois hivers représentent alors 51 % du total des crépidules prélevées sur le site.

- Les fixations de jeunes recrues issues du passage à la vie benthique sont à leur apogée en juillet, d'où la proportion importante (20 %) de crépidules de la cohorte 2001. En novembre, les G0 sont relativement moins nombreux bien qu'ils atteignent 16,7 % des individus prélevés. Cette cohorte présente un pic discernable d'individus atteignant de 2 à 6 millimètres. Celui-ci trahit la présence d'un ultime recrutement. Quant aux classes d'âges

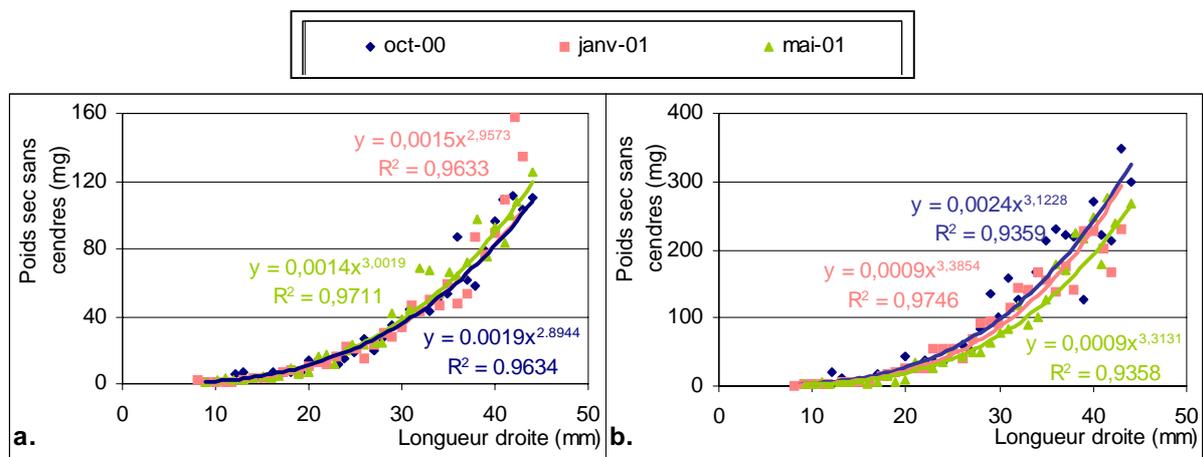
intermédiaires (englobant des individus ayant entre 2 et 6 ans), leurs fréquences mensuelles oscillent faiblement entre 10 et 15 %.

- Les crépidules des cohortes les plus anciennes (7 ans et plus) représentent une part importante de la population de janvier à mai. Pendant cette période, leur fréquence moyenne mensuelle est de 0,49. En juin, le pourcentage de crépidules ayant plus de 7 ans n'atteint plus que 23,4 %. Cette proportion n'évoluera plus jusqu'à novembre, date à laquelle 24,9 % des crépidules sont âgées de 7 ans et plus. Enfin, il n'apparaît pas de déplacement latéral des spectres de tailles pour ces classes d'âges.

### 2.2.3.4 Production secondaire

#### a Allométrie taille-poids

La relation d'allométrie pour relier la longueur droite des coquilles et une biomasse coquillière ou tissulaire est de type puissance  $W=aL^b$  avec  $W$  et  $L$  représentant respectivement la biomasse (mg) et la longueur droite (mm),  $a$  et  $b$  étant les coefficients d'allométrie.



**Figure 2-15 : Relation taille - poids sec décalcifié des coquilles a) et des tissus secs sans cendre (b) chez *Crepidula fornicata*.**

Les coefficients de corrélation excèdent 90 % pour les trois mois de mesures, traduisant ainsi une relation de type puissance et fortement significative entre la longueur droite et le poids décalcifié. Cette relation paraît subir des variations saisonnières. En effet, à taille équivalente, le poids d'un individu est plus élevé au mois d'octobre et janvier qu'au mois de mai (Figure 2-15b.).

La matrice organique contenue dans la coquille est considérable comparée à la trame organique des tissus. Ainsi, la coquille d'un individu de 32 mm renferme 40 mg de matière organique alors que ses tissus en comportent 100 mg. La coquille contiendrait donc 28,6 % de la trame organique d'un individu (Figure 2-15a.). En outre, les coquilles semblent comporter plus de matière organique en mai qu'en octobre et janvier.

### b Biomasse et production

Concernant les individus de moins de trois hivers, les trois courbes (production, élimination et biomasse) ont des aspects similaires. En outre, les valeurs de ces trois variables n'excèdent jamais  $25 \text{ g.m}^{-2}$ . En revanche à partir de 10 ans l'ensemble des courbes décroissent régulièrement, les variations de production, d'élimination et de biomasse s'effectuant essentiellement entre 2 et 10 ans. Pour les deux mois d'étude la production (P1) et la quantité éliminée (P2) varient de façon inverse. En effet, P2 atteint un minimum à  $-15$  ;  $-33 \text{ g.m}^{-2}$  vers 5 - 7 ans (selon le mois) alors que P1 ne l'atteint que dans les extrêmes à 0 - 2 ans ou 10 ans et plus pour des valeurs d'environ  $0 \text{ g.m}^{-2}$ , parallèlement elle atteint son maximum vers 6 - 7 ans pour  $25 - 47 \text{ g.m}^{-2}$ , alors que P2 ne l'atteint que vers 8 - 9 ans pour environ  $90 \text{ g.m}^{-2}$ .

Entre 4 et 8 ans, les biomasses tendent à s'accroître, et ce, quel que soit le mois de prélèvement. Néanmoins, en octobre la biomasse atteint un maximum d'environ  $150 \text{ g.m}^{-2}$  lors de la sixième année (Figure 2-16a) alors qu'en mai la valeur maximale enregistrée n'est que de  $93 \text{ g.m}^{-2}$  lors de la septième année (Figure 2-16b). De plus, les biomasses totales présentent un maximum de  $684 \text{ g.m}^{-2}$  en octobre mais seulement de  $348 \text{ g.m}^{-2}$  en mai.

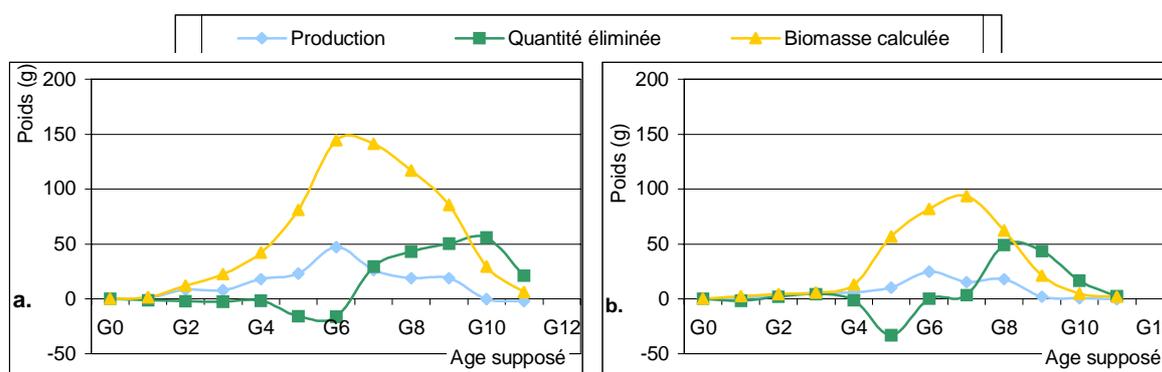
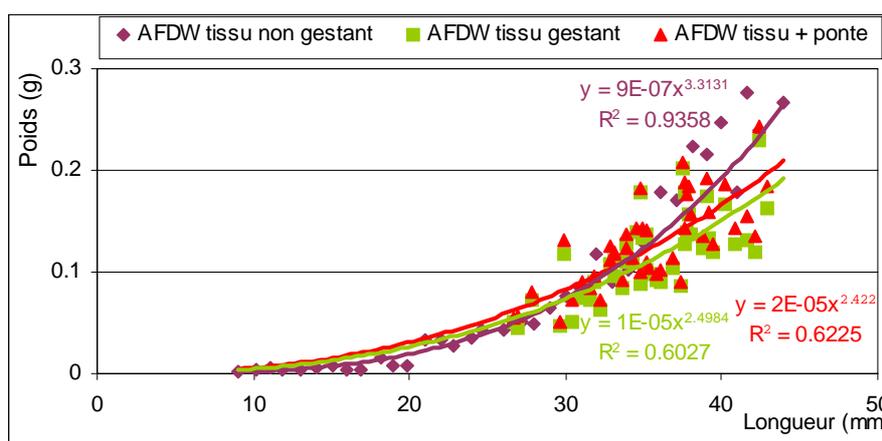


Figure 2-16 : Biomasse, production et quantité éliminée pour chaque classe d'âge en octobre 2000 (a) et mai 2001 (b).

### c Contribution des pontes à la biomasse

A taille équivalente, un individu gestant présente un poids sec sans cendres inférieur à celui d'un individu non gestant. De plus, le poids d'un individu non gestant est supérieur à la somme du poids sec d'une crépidule gestante et de sa ponte. Par exemple, une crépidule non gestante et mesurant 37 millimètres a un poids sec sans cendres de 0,17 grammes ; ce qui est supérieur au poids d'un individu gestant de même taille additionné du poids de sa ponte, ce qui donne 0,12 grammes (Figure 2-17).



**Figure 2-17 : Comparaison des poids décalcifiés chez des crépidules gestantes, non-gestantes et influence de la ponte.**

## 2.2.4. Discussion

### 2.2.4.1 Cycle de reproduction et paramètres de fécondité

#### a Périodes de pontes

La saison de reproduction de la population intertidale de *Crepidula fornicata* de la presqu'île de Fouras débute en février pour s'achever fin septembre ou début octobre. Ces dates correspondent à celles observées dans divers autres sites, tant en Rade de Brest par Coum (1979) et Richard (2000), que dans la Manche par Marteil (1965), Lubet et Le Gall (1972) puis Le Gall (1980), voire dans la Baie de Marennes-Oléron par Deslous-Paoli (1984). En revanche, sur les côtes américaines, Orton (1912) fixe le départ de la reproduction en avril. Dans l'Essex, Chipperfield (1951) puis Walne (1956) confirment cette date alors que Conklin (1897) situe la saison de reproduction entre le début de l'été et la mi-août en Nouvelle-Angleterre. La non-coïncidence de ces observations avec les nôtres s'explique par les

conditions thermiques moins clémentes de ces sites, ayant pour conséquence une arrivée tardive des températures excédant 10°C, que Chipperfield (1951) puis Deslous-Paoli (1985) considèrent comme le facteur déclencheur de la gamétogenèse. En outre, à Fouras, la date de la fin de la période de ponte des crépidules est identique à celle des auteurs précédents mais diffère profondément des constatations de Quiniou et Blanchard (1987) puis de Blanchard et *al.* (2001). En effet, dans la Manche, ces auteurs ont observé des femelles incubant des œufs jusqu'à la mi-novembre.

Le maximum de femelles portant des œufs (90 % du total des femelles) se situe entre le 23 mai et le 22 juillet. Si ces observations restent très proches de celles de Lubet et Le Gall (1972), puis de Le Gall (1980) et Richard (2000), en revanche, elles sont en désaccord avec les pics de reproduction répertoriés plus prématurément par Coum (1979), Deslous-Paoli et Massé (1982) puis Blanchard et *al.* (2001). Les quatre premières périodes de pontes définies par Richard (2000) en Rade de Brest sont assez semblables aux nôtres, quoique nous subdivisons la troisième période signalée par cet auteur en deux. Richard (2000) définit trois périodes d'éclosion des sacs qui sont proches de celles constatées dans cette étude. Cependant, du 4 mai au 26 juin, Richard (2000) remarque une seule période de libération des véligères, alors qu'à Fouras, ces dates englobent deux périodes d'émissions : l'une du 6 mai au 23 mai et l'autre du 6 juin au 6 juillet. Ainsi, la durée de développement larvaire - fixée à un mois - est celle avancée dans la littérature (Conklin, 1897 ; Orton, 1912 ; Coe, 1949 ; Chipperfield, 1951 ; Marteil, 1965 ; Coum, 1979 ; Deslous-Paoli et Héral, 1986 ; Richard, 2000), et cela quel que soit le site d'étude.

### **b Facteurs influençant la fécondité**

La fécondité des crépidules femelles se traduit par le nombre de sacs ovigères et le nombre moyen d'embryons par capsule, ces deux facteurs étant nettement corrélés. En outre, la fécondité est sous l'influence de deux paramètres, la longueur droite et la période de ponte :

- Conformément aux travaux de Hoagland (1978), de Coum (1979) puis de Richard (2000), il existe une allométrie positive entre la taille des femelles et leur fécondité. En revanche, et à l'inverse de LeLoup et Polk (1967) nous n'avons pas établi d'effet de la taille sur l'effectif des sacs mais essentiellement sur le nombre d'embryons par capsule.

- Coum (1979) et Richard (2000), en Rade de Brest puis Nauleau (2001), dans le Bassin d'Arcachon ont déjà souligné les variations mensuelles de fécondité. La diminution, puis la stagnation de la fécondité des femelles est la conséquence des variations temporelles

conjuguées de ses deux composantes ; à savoir, le nombre de sacs et le nombre d'œufs par sac.

Coum (1979) attribue cette diminution temporelle de fécondité à la mortalité des œufs en juillet. Cette explication ne semble pas s'appliquer à nos résultats puisque, après une baisse de fécondité d'avril à fin mai, celle-ci connaît ensuite une relative stabilité.

### **c Mortalité embryonnaire**

Au cours des trois périodes de pontes, nous avons décelé une baisse de la mortalité embryonnaire entre les stades 1 et 5. Ce résultat est en contradiction avec les affirmations de Blanchard et *al.* (2001), postulant que le taux de survie des œufs est fort. Cette observation – cependant valable pour la dernière période de ponte – n'est pas validée pendant les premiers mois de la reproduction puisqu'on constate en premier lieu une grande mortalité – et ce, conformément à Richard (2000) et Nauleau (2001) - qui va en s'amenuisant, jusqu'à disparaître - contrairement aux observations de Coum (1979) - en juin 2001. Enfin, le maximum de mortalité embryonnaire que nous ayons observé - à savoir une réduction du nombre d'embryons d'un facteur 2,3 entre le 9 février et le 11 mars – diffère du chiffre avancé par Richard (2000) qui a déterminé un facteur 5. Il est vraisemblable que la variabilité intra et inter annuelle des conditions favorables à la survie des embryons explique des contradictions apparentes.

## **2.2.4.2 Fréquences des stades de maturité**

### **a Le recrutement des immatures**

La fixation des nouvelles recrues a lieu dès juin comme observé en 2000 et 2001. Ces résultats concordent avec ceux de Deslous-Paoli (1984), Deslous-Paoli et Héral (1986) et Sauriau et *al.* (1989) en Baie de Marennes-Oléron. Hoagland (1979) fixe le passage à la vie benthique à cette même date en Nouvelle-Angleterre et Polk (1962) trouve de même à Ostende. En revanche, dans d'autres localités, la fixation paraît être plus précoce : ainsi, dans la Manche, Lubet et Le Gall (1972) déterminent l'arrivée des premières recrues en avril et mai, ce que soutient Coum (1979) pour la Rade de Brest, confirmant de ce fait les observations antérieures de LeLoup et Polk (1967). Des fixations plus tardives sont également trouvées dans la littérature : Chipperfield (1951) et Walne (1956), dans l'Essex ; Thouzeau (1989), dans la Manche et Chauvaud (1998), en Rade de Brest, trouvent des recrues

seulement dès juillet. Cependant, bien que débutant dès juin, le maximum de fixations a lieu en juillet, et ce pour les deux années d'études.

Le léger pic d'immatrices en mars 2001 semblerait traduire un recrutement précoce (Richard, 2000) et qui aurait périclité en avril du fait de la hausse de vulnérabilité des dernières recrues due à leur comportement erratique (Chipperfield, 1951). Enfin, la date des dernières fixations, entre fin septembre et début octobre, est en accord avec la littérature (Coum, 1979 ; Deslous-Paoli, 1985 ; Sauriau et *al.*, 1989 ; Thouzeau, 1989 ; Chauvaud, 1998). Enfin, Blanchard et *al.* (2001) remarquent des variations du recrutement entre les sites, dues au degré d'envasement de ceux-ci ; les sites fortement envasés ont pour conséquences de colmater les branchies des individus les plus fragiles (les larves et les jeunes recrues), induisant une déficience du recrutement.

### **b Fréquences mensuelles des immatures**

En Rade de Brest, Coum (1979) puis Richard (2000) ont fait remarquer la proportion non négligeable d'individus non sexuellement mûres durant l'hiver . Si les prélèvements de l'hiver 2000-2001 ne laissent pas paraître cette tendance (nos valeurs sont alors dix fois moindres que celles trouvées par Richard), en revanche entre la fin de l'automne et le début de l'hiver 2001-2002, le pourcentage d'immatrices dans la population de *Crepidula fornicata* à Fouras atteint 9 % - chiffre très similaire à celui avancé par Richard (2000). Cette différence entre les deux années peut s'interpréter de deux façons :

- Les conditions thermiques peuvent avoir été favorables lors de l'automne 2001 au point de permettre une dernière phase de reproduction en septembre, suivie d'une fixation massive d'immatrices en octobre et novembre.

- En septembre 2000, les conditions environnementales ont eu pour conséquences, outre une absence de reproduction et donc de recrutement après août 2000, une sexualisation précoce des immatures nés au printemps et en été. C'est d'ailleurs à la fin de l'été que Coe (1936) puis Hoagland (1978) remarquent l'arrivée de mâles issus de la sexualisation des immatures de l'année.

En effet, selon Walne (1956) puis Le Gall (1980), le recrutement est très variable, avec certaines années une absence totale de recrues pour un site donné. Néanmoins, il est probable que certains prélèvements sous-estiment le pourcentage d'immatrices tout au long de l'année et ce, pour diverses raisons :

- Les recrues nées en été et en automne ne s'associent aux chaînes qu'au printemps suivant l'éclosion (Polk, 1962 ; Lubet et Le Gall, 1972 ; Coum, 1979), d'où un biais dans

l'estimation du recrutement annuel. En effet, les très jeunes recrues semblent privilégier d'autres surfaces d'attachement, tels les coquilles d'huîtres vivantes (Verril, 1873), de *Chlamys varia* (Coum, 1979) ou l'intérieur de coquilles vides de *Crepidula fornicata* (Walne, 1956 ; <sup>1</sup> observation personnelle<sup>2</sup>).

- L'observation de chaînes de crépidules vivantes a révélé que les juvéniles sont encore capables de reptation (Cole, 1952 ; Walne, 1956 ; Lubet et Le Gall, 1972 ; Hoagland, 1978 ; Dupouy et Latrouite, 1979 ; Le Gall, 1980) pendant un à deux ans. Pour notre part, nous avons observé, dans nos échantillons de chaînes vivantes, de jeunes crépidules, abandonnant leur emplacement au sein de l'association pour ramper vers l'interface air-eau du récipient - comme Hoagland (1979) l'a déjà constaté - ou bien intégrer les débris coquilliers présents au fond d'un seau d'eau de mer.

### **c Le sex-ratio**

Le sex-ratio moyen est, entre février 2000 et janvier 2002, de 2,25 ; valeur très supérieure à celles trouvées dans la littérature : 1,4 pour Wilczynski (1958) ; 1 (Hoagland, 1978) ; 1,6 (Coum, 1979) et 1,5 pour le Gall (1980), valeur qu'il définit comme étant indicateur d'un bon recrutement annuel. Dupont (2001) fait état d'un léger excès de mâles (sex-ratio = 1,1) dans un échantillon hivernal de la population de Fouras alors que les valeurs qu'elle propose pour la population de Quiberon sont très proches des nôtres.

Coe (1948) tient les conditions environnementales pour responsables des variations saisonnières du sex-ratio ; Hoagland (1978) et Le Gall (1980) considèrent que l'association en chaîne influe sur les valeurs du sex-ratio : un groupe d'individus n'interagissant pas les uns avec les autres évoluera vers un sex-ratio égal à 1 (Walne, 1956 ; Le Gall, 1980). Wilczynski (1958) ; Hoagland (1978), Le Gall (1980) et Dupont (2001) attribuent des sex-ratios élevés aux populations en phase de colonisation, et par conséquent jeunes ; ce dernier auteur valide la théorie de l'expansion récente de la population de crépidules à Fouras par des études génétiques. Enfin, Coe (1944) remarque que densité de population et pourcentage de mâles sont corrélés positivement ; la transition mâle⇒femelle se faisant alors plus tardivement (Hoagland, 1978).

---

<sup>1</sup> Le 20 août 2001, nous avons trouvé 13 immatures de 2,45 à 4,16 millimètres, à l'intérieur d'une seule coquille vide de *Crepidula fornicata*.

#### **d Maturité sexuelle et fréquences des mâles**

L'arrivée massive et ponctuelle de mâles dans la population au début du printemps, s'avère être la conséquence de la sexualisation en cours des recrues de l'année précédente (Coum, 1979 ; Le Gall, 1980). D'autres études (Coe, 1936, Hoagland, 1978, Le Gall, 1980) ont noté que l'acquisition de la maturité avait lieu à la fin de l'été ; ce que nous observons aussi mais à moindre mesure.

La réduction du nombre de mâles de mars à août va à l'encontre des observations de Richard (2000) en Rade de Brest pour qui le pourcentage de mâles croît de décembre 1999 à août 2000. Pour cet auteur, la fréquence de mâles dans la population décroît d'août à novembre 2000, alors que notre étude montre qu'à Fouras, le pourcentage de mâles remonte à cette période.

#### **e Fréquences des intermédiaires et période de transition sexuelle**

La fréquence moyenne des intermédiaires (3%) concorde avec les 6% de Wilczynski (1958) et les 5% de Richard (2000) mais sont inférieurs aux 10% trouvés par Blanchard et *al.* (2001). En outre, la légère augmentation de la proportion d'intermédiaires dans la population de Fouras, d'août à février, laisse suggérer que la phase de transition vers le stade femelle a lieu durant cet intervalle. Ceci va à l'encontre des résultats de Hoagland (1978) qui constate des périodes d'inversion sexuelle à la fin de l'automne et au début du printemps, alors que Coum (1979) les observe toute l'année.

#### **f Fréquence des femelles**

La hausse régulière de la fréquence des femelles dans la population permet de situer l'acquisition définitive des caractères sexuels femelles entre mars et juillet, conformément à Chipperfield (1951). En revanche, Richard (2000) situe la période d'inversion sexuelle de juillet à décembre. De même, la baisse de la proportion de femelles d'octobre à décembre peut s'interpréter comme étant soit la fin de la période de transition sexuelle, soit la période d'acquisition des caractères mâles chez les recrues de l'année, ce qui aurait pour conséquence de faire chuter le pourcentage des femelles dans la population. Enfin, nos résultats peuvent traduire la mortalité hivernale des femelles, fait évoqué par Hoagland (1978).

Les différences de résultats selon les auteurs sont explicables par de simples variations de conditions environnementales qui peuvent influencer sur l'âge et la taille auxquels se

produisent la maturité sexuelle (Coe, 1948) et le changement de sexe (Hoagland, 1978 ; Collin, 1995). En outre, Coum (1979) remarque la stabilité saisonnière du sex-ratio sur les substrats morts. De plus, il est probable que la tempête "Martin" qui a frappé la Charente-Maritime les 27 et 28 décembre 1999 ait entraîné une mortalité des recrues de 1999 ayant pour conséquences de faire baisser le pourcentage de mâles, lors du changement de sexe, au printemps 2000.

### 2.2.4.3 Paramètres de croissance et cohortes annuelles

#### a La densité

Les densités sur le tapis de *Crepidula fornicata* de Fouras ( $4556 \pm 607$  ind./m<sup>2</sup>) sont supérieures à celles estimées sur d'autres sites :

- Deslous-Paoli et Massé (1982) ont mesuré entre 67 et 363 ind./m<sup>2</sup> dans les secteurs les plus touchés de la Baie de Marennes-Oléron. Walne (1956) estime la densité dans la Rivière Crouch (Angleterre) entre 68 et 617 individus/ m<sup>2</sup>. En rade de Brest, Coum (1979) établit la densité moyenne à 290 ind./ m<sup>2</sup> avec des zones pouvant concentrer jusqu'à 3450 crépidules /m<sup>2</sup> alors que Chauvaud (1998) assure que 60 % des fonds de ce site ont une densité comprise entre 0,1 et 100 ind./m<sup>2</sup>. En Baie de Saint-Brieuc, Blanchard et *al.* (2001) constatent des densités de 858 à 1780 crépidules/m<sup>2</sup> dans des zones peu peuplées mais jusqu'à 3800 ind./m<sup>2</sup> dans les stations colonisées à 70 %. Enfin, dans les secteurs les plus touchés du Bassin d'Arcachon, de Montaudouin et *al.* (2001) évaluent la densité à 2338 ind./m<sup>2</sup> et Nauleau (2001) à 2409 ind./m<sup>2</sup>.

- Les densités considérables de crépidules trouvées à la presqu'île de Fouras témoignent de la bonne implantation de l'espèce dans ce site et des bonnes conditions biotiques et abiotiques nécessaires à sa prolifération. A ce stade important de colonisation, ces animaux raréfient l'oxygène de l'eau – créant des conditions hypoxiques – et intensifient le phénomène de biodéposition, ces deux facteurs ayant pour effets de réduire la richesse spécifique de la mégafaune associée à *Crepidula fornicata* (Chauvaud, 1998). Walne (1956) observe que des densités de crépidules supérieures à 500 ind./m<sup>2</sup> présentent de nombreux obstacles, tant pour la faune benthique associée que pour les activités anthropiques liées au milieu.

Les pics printaniers de densité pourraient résulter de deux faits:

- L'établissement quasi-définitif de jeunes mâles venant d'acquérir la maturité sexuelle, lors du printemps suivant la naissance (Lubet et Le Gall, 1972 ; Coum, 1979 ; Le Gall, 1980 ; Deslous-Paoli et Massé, 1982).

- Les recrutements précoces – constatés également par Richard (2000) - observés en avril 2000 et mars 2001 auraient entraîné une élévation des densités.

### **b Croissance annuelle en longueur**

Les crépidules de la zone infralittorale de Fouras présentent une longueur droite asymptotique ( $L_{\infty} = 46,7 \pm 0,35$  mm) similaire à celles évoquées par Deslous-Paoli (1985) à Marennes-Oléron (environ 47 mm en longueur droite) puis par Nauleau (2001) qui estime la longueur à l'asymptote entre 36,56 et 51,41 mm, selon les populations échantillonnées à Arcachon. En revanche, nos estimations sont nettement inférieures aux valeurs publiées par Coum (1979 ;  $L_{\infty} = 66,4$  mm) puis par Blanchard et *al.* (2001) qui fixe la longueur curviligne asymptotique à 103,76 mm, soit 56,3 mm en longueur droite.

Nous avons estimé le taux de croissance  $k$  à  $0,23 \pm 0,005$  an<sup>-1</sup>. Si notre résultat avoisine celui figurant dans les travaux de Blanchard et *al.* (2001) avec  $k = 0,26$  an<sup>-1</sup>, en revanche Coum (1979) avance un chiffre légèrement inférieur en rade de Brest ( $k = 0,16$  an<sup>-1</sup>). Des taux de croissances très supérieurs figurent également dans la littérature. Ainsi, dans la baie de Marennes-Oléron, Deslous-Paoli (1985) fixe le taux de croissance de *Crepidula fornicata* à 0,4 an<sup>-1</sup>. Nauleau (2001) propose, pour deux populations du Bassin d'Arcachon un taux de croissance variant entre 0,3 et 0,5 an<sup>-1</sup>.

### **c Croissance mensuelle**

Les crépidules de la zone infralittorale de Fouras croissent de 5 mm en l'espace de cinq mois mais peuvent croître de 7,5 mm entre avril et septembre. Nos résultats s'approchent ainsi de ceux établis par Orton et Rogers (1950), à savoir de 4 à 12 mm en cinq mois et surtout de ceux donnés par Marteil (1963 ; 8 à 10 mm en six mois). En revanche, les croissances mensuelles des crépidules de Fouras paraissent moindres comparées à celles calculées sur d'autres populations. Ainsi, Le Gall (1980) avance une croissance de 10,8 mm en six mois dans la Manche. D'autres travaux font état de croissances mensuelles encore plus remarquables ; ainsi, sur des populations issues des côtes belges, Polk (1962) observe une croissance de 18 mm entre juin et octobre et LeLoup et Polk (1967) constatent un gain de taille de 24 mm en cinq mois (avec une croissance estivale de 2 mm par semaine). En rade de

Brest, *C. fornicata* croît de 21,6 mm en six mois (Coum, 1979). Plus récemment, les travaux de Chauvaud (1998) font état d'une croissance de 4 mm en un peu moins de trois mois alors que Blanchard et al. (2001) citent un gain de taille de 10 mm en cinq mois.

L'accélération de la croissance dès la deuxième année est un fait déjà constaté par Coum (1979) et l'arrêt de la croissance au delà de six ans est ratifié dans les travaux de Walne (1956). Notre étude montre également que les plus fortes croissances ont lieu entre la troisième et la cinquième année, et ce, conformément à Deslous-Paoli (1985) puis Blanchard et al. (2001). Deux faits trouvés dans la littérature permettraient d'expliquer ces résultats :

- L'inversion sexuelle – ayant généralement lieu autour de 3 – 5 ans - conduirait un certain nombre de mâles en phase femelle ce qui aurait pour conséquence une accélération de la croissance à cet âge (Coum, 1979 ; Le Gall, 1980).

- La croissance des plus petits individus est corrélée négativement à la densité (Le Gall, 1980).

La légère accélération de la croissance entre février et mars serait provoquée par des facteurs relatifs à l'association de nouveaux individus dans les chaînes (Le Gall, 1976) ou au passage d'un certain nombre de mâles en phase femelle, à cette époque (Coum, 1979 ; Le Gall, 1980).

Des facteurs environnementaux expliqueraient les faibles croissances des crépidules de Fouras :

- Johnson (1972) a démontré que *Crepidula fornicata* croît moins rapidement dans des eaux turbides et subissant de grandes variations de salinité, telles celles baignant la presqu'île de Fouras (Héral et al., 1984).

- Certains types de cycles de températures influent sur la vitesse de croissance de *Crepidula fornicata* (Lucas et Costlow, 1979).

- L'accroissement en longueur est inexistant pour des animaux d'autant plus petits que la densité est forte (Le Gall, 1980).

- Le type de substrat peut, en certains cas, favoriser la croissance des crépidules. Chipperfield (1951) puis Walne (1956) remarquent de meilleurs taux de croissance chez les individus fixés sur des surfaces plates – ce qui n'est pas le cas des crépidules de Fouras.

## d Fréquences des cohortes annuelles

Excepté en été, lors des périodes de fixation d'immatures, la proportion de jeunes individus apparaît relativement faible comparée aux pourcentages de crépidules âgées de plus de six ans. Ceci s'observe également lorsque l'on étudie les fréquences des cohortes annuelles au sein des chaînes. Ce déséquilibre peut s'interpréter de diverses manières :

La population de *Crepidula fornicata* de la presqu'île de Fouras serait en phase de vieillissement. En effet, la faible proportion d'individus appartenant aux cinq premières cohortes au sein des associations traduirait un déficit en recrues, lesquelles seraient trop peu nombreuses pour assurer le renouvellement de la population. En fait, plusieurs causes expliqueraient cette pénurie en très jeunes individus :

- La fixation des post-larves serait sérieusement entravée du fait du fort envasement (Blanchard et *al.*, 2001) et de la compétition spatiale par effet de densité-dépendance (Deslous-Paoli & Massé, 1982). Cette compétition nuit également à la croissance des jeunes crépidules (Le Gall, 1980), entraînant ainsi la mort de ces animaux (Walne, 1956).

- Des dragages effectués à la pointe de la Fumée depuis six ans (Sauriau, comm. pers.) auraient entraîné un déficit en adultes reproducteurs, ce qui aurait provoqué une baisse de la reproduction se traduisant à long terme par un déficit en jeunes individus.

- Néanmoins, l'existence de pics de très jeunes recrues lors des mois d'été tendrait à prouver l'intensité du recrutement entre juin et novembre. Après quoi ces jeunes crépidules – mobiles pendant quelques années (Cole, 1952 ; Walne, 1956 ; Marteil, 1963 ; Lubet et Le Gall, 1972 ; Hoagland, 1978 ; Dupouy et Latrouite, 1979 ; Le Gall, 1980) - quitteraient les chaînes préexistantes pour d'autres substrats (Verril, 1873 ; Walne, 1956 ; Coum, 1979) avant de réintégrer les empilements en chaînes lors de leur maturité sexuelle (Polk, 1962 ; Lubet et Le Gall, 1972 ; Coum, 1979 ; Le Gall, 1980 ; Deslous-Paoli et Massé, 1982).

La croissance à l'intérieur d'une classe d'âge présentant une trop forte variabilité (Coum, 1979 ; Le Gall, 1980 ; Deslous-Paoli, 1984), il est impossible d'associer les différents pics d'une seule cohorte à des périodes de recrutement. En revanche, l'étude des différentes classes d'âges présentes dans les chaînes attestent que les années 1993 à 1997 semblent avoir connu plusieurs vagues de recrutement dans une même année. En effet, des quintets d'individus du même âge - de 5 à 9 ans - au sein d'un empilement ne sont pas rares. En revanche, pour les cohortes plus récentes, les recrutements multiples sont plus sporadiques, laissant sous-entendre que la population intertidale de *C. fornicata* de Fouras est en phase de vieillissement.

Enfin, les discontinuités des âges entre deux individus successifs d'une chaîne prouvent - et ce contrairement aux affirmations d'Orton (1909), Walne (1956), LeLoup et Polk (1967), Coum (1979) et Deslous-Paoli (1985) - que la position par rapport à l'apex ne peut pas être considérée comme un indicateur direct de l'âge.

#### **2.2.4.4 Biomasse et production secondaire**

##### **a Evaluation de la biomasse**

Les biomasses observées à Fouras (jusqu'à  $662 \text{ g.m}^{-2}$ ) sont les plus élevées recensées la côte atlantique française :  $421 \text{ g.m}^{-2}$  à Saint-Brieuc (Blanchard et *al.*, 2001),  $583 \text{ g.m}^{-2}$  à Marennes Oléron (Deslous-Paoli, 1985), et  $81,3 \text{ g.m}^{-2}$  à Brest (Coum, 1979). La biomasse est maximale pour les cohortes de 5 à 8 ans, or Coum (1979) et Labarraque (1999) ont constaté que ce sont les individus de 1 à 5 ans qui accumulaient la majeure partie de la matière organique. Néanmoins, nos résultats corroborent celles faites au niveau de la structure démographique. Enfin, les biomasses totales subissent des variations mensuelles (de 348 à  $662 \text{ g.m}^{-2}$ ), en outre, Deslous-Paoli et Massé (1982) constatent que la biomasse diminue pendant l'hiver puis augmente durant l'été. Cette baisse de la biomasse semblant être principalement due à l'augmentation de la mortalité, ceci pourrait expliquer la diminution observée entre octobre 2000 et mai 2001 à Fouras, Coum (1979) signale que c'est principalement pendant l'hiver que l'on peut constater des mortalités chez les crépidules âgées formant la base des chaînes.

##### **b Contribution de la ponte à la biomasse**

A taille équivalente, un individu gestant a un poids décalcifié inférieur à celui d'un individu non-gestant. Si on additionne le poids d'une femelle gestante avec le poids de sa ponte, le poids obtenu reste toujours inférieur à celui de l'individu non-gestant. Ainsi, les femelles gestantes dépensent beaucoup plus d'énergie que les autres (formation des gamètes, respiration) et, à taille égale, leur masse corporelle somatique est plus faible. De plus, l'ajout de la masse des œufs ne compense pas l'énergie perdue par leur métabolisme plus élevé, Deslous-Paoli (1985) signale qu'une dépense métabolique importante semble caractéristique d'animaux colonisant un environnement fluctuant comme c'est le cas dans les estuaires. Ceci pourrait en partie expliquer la diminution observée en mai.

### **c Production secondaire**

Les productions P1 et P2 sont sensiblement proches, ce qui signifie que la quantité de matière organique produite est sensiblement égale à celle fournie aux échelons trophiques supérieurs, les populations sont donc équilibrées. Les productivités sont identiques pour les trois mois étudiés ( $0,24 \text{ an}^{-1}$ ). Ces valeurs sont inférieures à celles observées par Labarraque (1999 à Arcachon :  $0,3 \text{ an}^{-1}$ , par Deslous-Paoli (1985) à Marennes Oléron :  $0,46 \text{ an}^{-1}$ , par Coum (1979) en rade de Brest :  $0,33 \text{ an}^{-1}$ , et par Blanchard et *al.* (2001) dans la baie de Saint-Brieuc :  $0,30 \text{ an}^{-1}$ . Ceci traduit un turn-over faible à Fouras.

En se basant sur la relation définie par Robertson (1979) entre la production et la durée de vie d'une cohorte, *Crepidula fornicata* correspond à une espèce caractérisée par une vie longue et une croissance lente. Les taux de renouvellement sont sensiblement identiques pour les trois mois d'étude (environ 4,2 ans) mais supérieurs à ceux estimés par Labarraque (1999) à Arcachon (3,3 ans) et à ceux observés par Blanchard et *al.* (2001) à Saint-Brieuc (3,29 ans). Ainsi, à Fouras, un peu plus de quatre années sont nécessaires pour que la population renouvelle sa biomasse.

### **d Matrice organique de la coquille et estimation de la production**

Deslous-Paoli & Héral (1986) observent que la teneur de la coquille en matière organique décroît de 5 % pour des individus de 8,2 mm à environ 2 % pour les crépidules d'au moins 18,4 mm. Nos travaux présentent des valeurs plus constantes - environ 2,2 % dans les différentes classes d'âges et entre les différents mois - ce qui se rapproche des valeurs observées à Marennes-Oléron par Deslous-Paoli (1985). Parallèlement la matrice organique de la coquille semble représenter entre 39 et 56 % des tissus avec un maximum en mai, ce qui correspond au début de la période de ponte. Cependant, Gouletquer & Wolowicz (1989), ont démontré que la méthode de crémation des coquilles a tendance à surestimer la quantité de matière organique présente et ce, d'un facteur 2 à 5 selon les espèces. Ainsi, des mesures complémentaires seraient nécessaire pour confirmer ou infirmer ces résultats, en établissant un facteur correctif à appliquer aux estimations de matière organique de la coquille.

## **2.3. Objectif 3 : Effets de la prolifération sur le milieu**

### **2.3.1. Introduction**

L'objectif 3 a fait l'objet sur le site de Marennes-Oléron d'un examen approfondi en sachant que les données disponibles en baie de Marennes-Oléron (Montaudouin & Sauriau, 1999) concernent la faune de substrats meubles. Comme indiqué lors de la première réunion du projet (Nantes 08/12/2000), la comparaison inter sites ne concernera ni les espèces de la mégafaune (objectif concernant la Rade de Brest) ni les espèces de l'épifaune (objectif concernant la lagune d'Arcachon & la Baie de St Briec).

### **2.3.2. Matériel & méthodes**

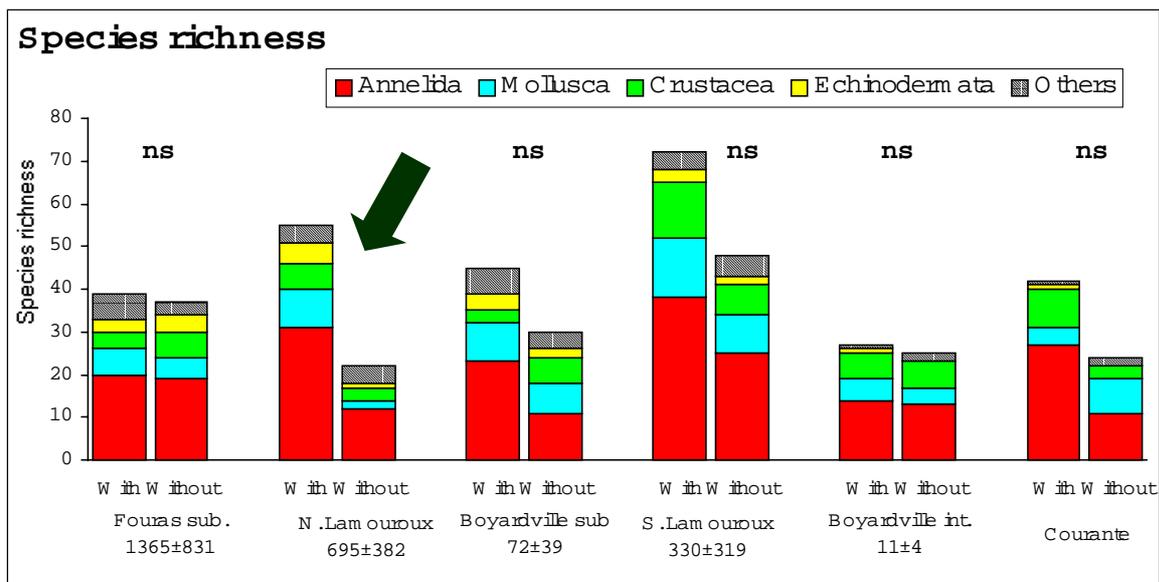
L'analyse approfondie des observations réalisées en baie de Marennes-Oléron en 1995 a permis de faire une sélection de 6 sites (Lamouroux Sud, Lamouroux Nord, Boyardville intertidal, Boyardville subtidal, Fouras subtidal, Courante) afin de statuer de l'influence de la crépidule sur les peuplements benthiques endogés. Le protocole de sélection des stations nécessitait de considérer comme constant le facteur bathymétrie et de sélectionner en chacun des types granulométriques (vases pures, vases sableuses et sables fins envasés) des stations avec crépidules et des stations sans crépidules. La comparaison des profils faunistiques a été effectuée sur 6 sites après une sélection de replicats de stations (entre 2 et 3 par site).

La comparaison inter sites et intra-site des profils faunistiques de la macrofaune endogée avait pour but de mettre en évidence les effets de la crépidule, en s'affranchissant des effets édaphiques. Les critères retenus ont été la richesse spécifique et l'abondance des taxons.

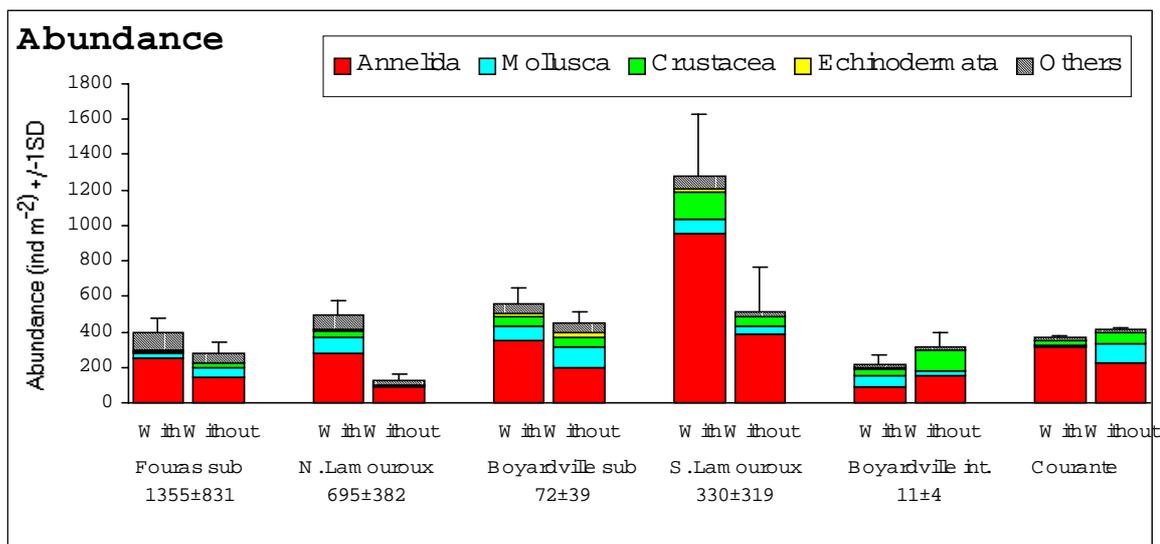
### **2.3.3. Résultats**

Il apparaît clairement que la présence de la crépidule affecte de façon positive ou n'affecte pas significativement la richesse spécifique (Figure 3-1) et l'abondance (Figure 3-2) de la macrofaune endogée (de Montaudouin & Sauriau, 1999). Cette influence positive modérée dépend de la nature des peuplements sous-jacents. Par exemple sur le site vaso-sableux de Lamouroux Nord, cette influence se manifeste essentiellement par un processus de facilitation des espèces d'annélides dépositores et carnivores.

Ces résultats sont clairement en désaccord avec le paradigme actuel de considérer la crépidule comme pouvant agir de façon négative sur la biodiversité des peuplements benthiques littoraux (Chauvaud, 1998).



**Figure 3-1 : Influence de la crépidule (présence/ absence) sur la richesse spécifique des peuplements macro-zoobenthiques en baie de Marennes-Oléron (6 secteurs géographiques).**



**Figure 3-2 : Influence de la crépidule (présence/ absence) sur l'abondance des peuplements macrozoobenthiques en baie de Marennes-Oléron (6 secteurs géographiques).**

La crépidule, gastéropode suspensivore, est supposée, selon les hypothèses classiques de Woodin (1976), agir négativement sur le succès des recrutements larvaires à phases planctoniques à travers son activité de « filtration » et de rejet de biodépôts, tout processus densité - dépendant. Or Commito & Boncavage (1989) ont déjà mis en évidence un contre-

exemple avec, dans les bancs de moules *Mytilus edulis*, une facilitation d'espèces de Spionidae dont les stades de développement sont peu sensibles au risque de prédation dans la colonne d'eau. Cette caractéristique permet d'expliquer pour partie nos résultats, outre les processus de facilitation d'espèces corrélés à la création d'une structuration hétérogène de l'habitat par les coquilles de crépidules.

De même, nos résultats doivent être replacés dans un contexte d'expansion géographique des populations et de succession écologique car dans les sites où l'hypothèse de monotonisation des peuplements benthiques est étayée, l'emprise géographique du peuplement à crépidules dépasse un niveau seuil. En effet, en Baie de St Brieuc et en Rade de Brest, le taux d'occupation de l'écosystème par les crépidules dépasse respectivement 25 et 60% (Hamon & Blanchard, 1994 ; Chauvaud, 1998) avec des activités de chalutage benthodémersales connues pour faciliter activement la dispersion géographique de l'espèce. En revanche à Marennes-Oléron et en Arcachon, le taux d'occupation de l'écosystème ne dépasse pas respectivement 13% (Sauriau *et al.*, 1999) et 5% (de Montaudouin *et al.*, 1999) avec pour Arcachon une réglementation interdisant l'usage des engins traînants.

## **2.4. Objectif 4 : Compétition trophique**

### **2.4.1. Introduction**

L'objectif 4 a fait l'objet sur le site de Marennes-Oléron d'un suivi saisonnier (4 saisons) en 3 secteurs géographiques (Fouras, Château d'Oléron au centre de la baie de Marennes-Oléron et Boyardville sur l'île d'Oléron) dans lesquels sont présents les principaux suspensivores de la baie, c'est à dire huître, moule, pétoncle, parfois l'huître plate ainsi que la crépidule. Ce suivi inclus un échantillonnage des espèces animales (consommateurs) et des producteurs primaires (phytoplancton, phytobenthos, macro algues et phanérogames fixées). Les échantillons ont été préparés selon les protocoles standards maîtrisés au CREMA L'Houmeau afin de permettre l'utilisation ultérieure des techniques de traçage isotopique naturel (Riera & Richard, 1996, 1997 ; Riera, 1998 ; Riera *et al.*, 1996, 1999 ; Kang *et al.*, 1999 ; Sauriau & Kang, 2000).

## **2.4.2. Matériel & méthodes**

### **2.4.3. Les sources trophiques potentielles de *Crepidula fornicata***

#### **a Stratégie d'échantillonnage**

Trois sites ont été échantillonnés, Fouras, Château d'Oléron au centre de la baie de Marennes-Oléron et Boyardville sur le côté Est de l'île d'Oléron. Ces trois sites présentent les mêmes types de substrats sédimentaires, vaseux à vaso-sableux et sont tous situés en zone conchylicole. Les suspensivores collectés sont tous prélevés à proximité des bancs de crépidules. Plus particulièrement, crépidules et pétoncles cohabitent sur le même banc de crépidules et huîtres creuses ; moules et modioles cohabitent sur les récifs naturels d'huîtres.

Les trois sites ont été simultanément échantillonnés en quatre saisons après une étude de faisabilité en septembre 1999 : septembre 2000, décembre 2000, mars 2001 et juin 2001.

Sur chaque site les suspensivores sont collectés ainsi que les diverses sources de nourritures potentielles telles que microphytobenthos, macrophytes, zostères (quand disponible) et colonne d'eau.

#### **b Le microphytobenthos et la colonne d'eau**

Les diatomées benthiques ayant la propriété de migrer à la surface du sédiment lors de la basse mer (Callame & Debyser, 1954 ; Paterson, 1989), de la vase récoltée en zone intertidale a été exposée à la lumière, dans des plateaux. Trois filets de nylon, d'une maille de 100 µm, ont été appliqués sur la vase durant 48 heures. A l'heure de la basse mer, les diatomées migrent dans le filet supérieur et celui-ci est rincé à l'eau de mer dans un becher. L'extrait de diatomées est déposé sur des filtres Whatman GF/F, préalablement calcinés à 450°C pendant 4 heures. Après lyophilisation de ces échantillons, ces filtres sont soumis 24 heures à température ambiante à des vapeurs d'acide afin d'éliminer les carbonates. Le même protocole est appliqué au prélèvement de la colonne d'eau.

#### **c Les macrophytes**

Des macrophytes - autres sources potentielles de nourriture pour *Crepidula fornicata* - ont été récoltés sur les sites, puis nettoyés de leurs épibiontes. Ces échantillons sont lyophilisés après avoir été acidifiés (acide à 0.1 N) puis rincés à l'eau déminéralisée.

#### **d Les mollusques suspensivores**

Cinq individus des espèces de suspensivores les plus représentatifs de chaque site ont été prélevés puis laissés 24 heures dans de l'eau, filtrée sur membrane GF/C, afin d'épurer leur tube digestif. Décortiqués, acidifiés, les chairs des spécimens sont rincées puis lyophilisées 48 heures. Les individus sont considérés dans leur globalité, sans distinction d'organe.

#### **e Analyses isotopiques**

L'analyse des isotopes naturels stables du carbone et de l'azote a été réalisée au moyen d'un spectromètre de masse Europa Scientific Ltd ANCA-NT 20-20. La précision de cet analyseur est de 0,2‰ pour le carbone et pour l'azote. Pour les échantillons contenant environ 10% d'azote, les analyses ont été basées sur le mode double « carbone – azote », autorisant ainsi la mesure du  $\delta^{13}\text{C}$  et du  $\delta^{15}\text{N}$  à partir d'un seul échantillon. La notation standard est en effet :

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

$$\delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = [(\text{R}_{\text{échantillon}}/\text{R}_{\text{standard}})-1] \times 1000 \quad \text{avec } R = {}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$$

Les mesures sont relatives à des standards, le PDB (Pee Dee Belemnite) pour le carbone et l'azote atmosphérique pour l'azote.

#### **2.4.4. Résultats**

Les ressources trophiques liées à la colonne d'eau présentent un  $\delta^{13}\text{C}$  variable selon les secteurs compris entre  $-21,5$  et  $-22,5$  ‰ pour Château et Boyardville sur l'île d'Oléron et compris entre  $-25$  et  $-21,5$  ‰ pour Fouras alors que les  $\delta^{15}\text{N}$  varient de 4 à 6 et entre 4 et 5 ‰, respectivement pour les deux secteurs (figure 4-1 et figure 4-2). Les microalgues benthiques sont nettement plus enrichies en  $^{13}\text{C}$  et en  $^{15}\text{N}$  avec des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  comprises entre  $-17$  et  $-15$ ‰ et des valeurs en  $^{15}\text{N}$  allant jusqu'à  $+7$  ‰. En outre, les signatures isotopiques des macroalgues présentent une très forte variabilité avec par exemple des valeurs de  $^{13}\text{C}$  des rhodophycées qui s'échelonnent entre  $-22$  et  $-13$  ‰.

Aucune variation saisonnière significative n'est apparue pour un site entre les différents échantillons pour une espèce donnée : les représentations duales (figure 4-2 et figure 4-3) agglomèrent donc l'ensemble des résultats spécifiques par secteur. De même, alors que certains auteurs ont pu observer des variations allométriques significatives entre juvéniles et adultes (e.g. Kang et al., 1999), aucune tendance significative ne s'est dégagée entre la taille et le  $\delta^{13}\text{C}$  ou le  $\delta^{15}\text{N}$  pour les espèces dont nous disposions d'un grand échantillon.

Il apparaît un assez fort regroupement des valeurs des signatures isotopiques des mollusques filtreurs analysés sur les 3 sites (figure 4-1 et figure 4-2) mais avec une différence significative entre 3 groupes ( $P < 0,01$ ), c'est-à-dire entre le Bivalve Pectinidae *Chlamys varia* d'une part, le Gastéropode Calyptraeidae *Crepidula fornicata*, d'autre part et enfin les autres espèces analysées qu'elles soient Ostreidae comme *Ostrea edulis* (figure 4-2) ou Mytilidae comme *Mytilus edulis* ou *Modiolus barbatus* :

- Seul *Chlamys varia* paraît présenter une signature différente des autres, nettement enrichie en azote lourd.
- Seule *Crepidula fornicata* paraît présenter une signature différente des autres espèces, nettement appauvrie en azote lourd et enrichie en carbone lourd.
- En outre, les signatures isotopiques de *Mytilus edulis* et de *Crassostrea gigas* se recouvrent sur le site de Douras alors qu'elles sont nettement distinctes sur les sites d'Oléron (Château et Boyardville).

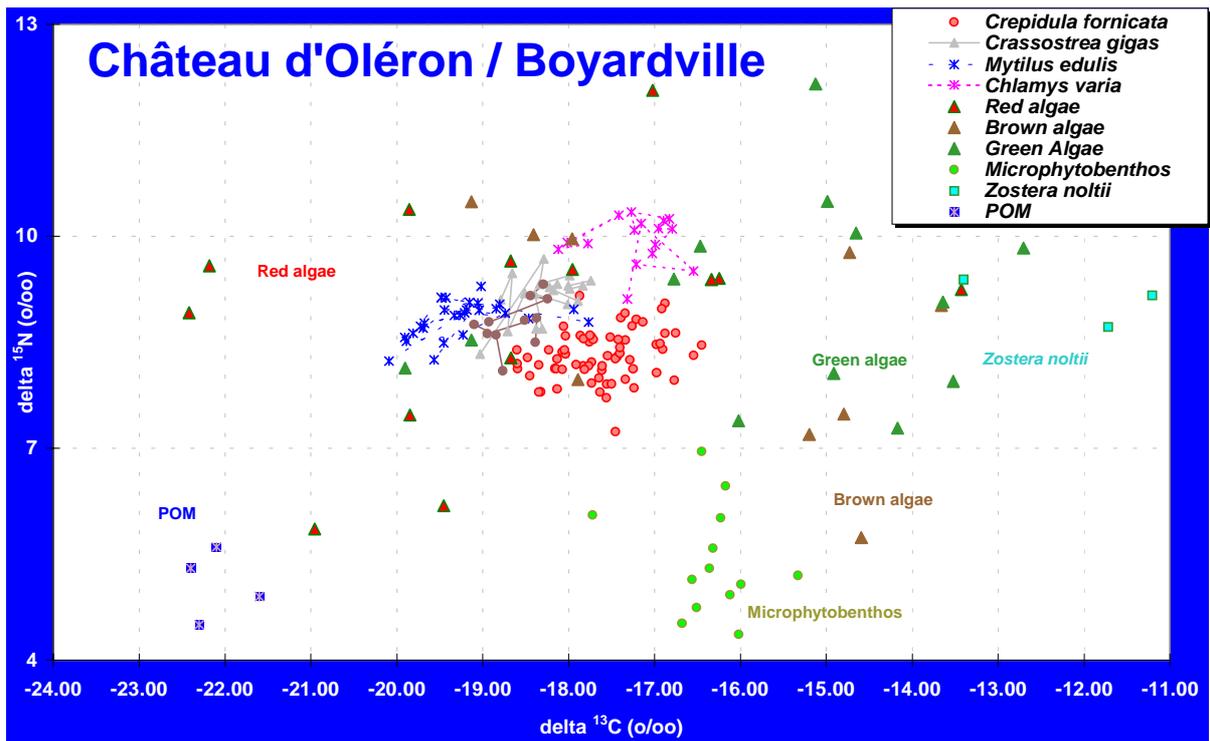


Figure 4-1 : Représentation duale de la signature isotopique des sources de nourritures et de 4 espèces de filtreurs sur les secteurs de Château d'Oléron et Boyardville.

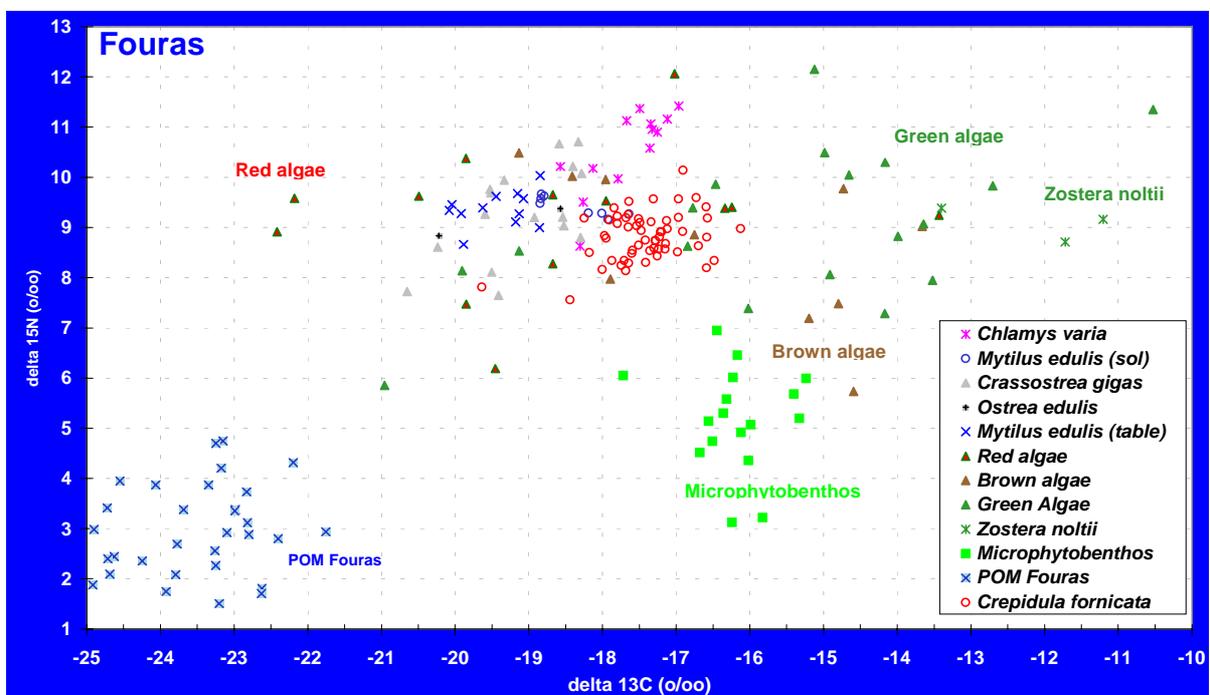
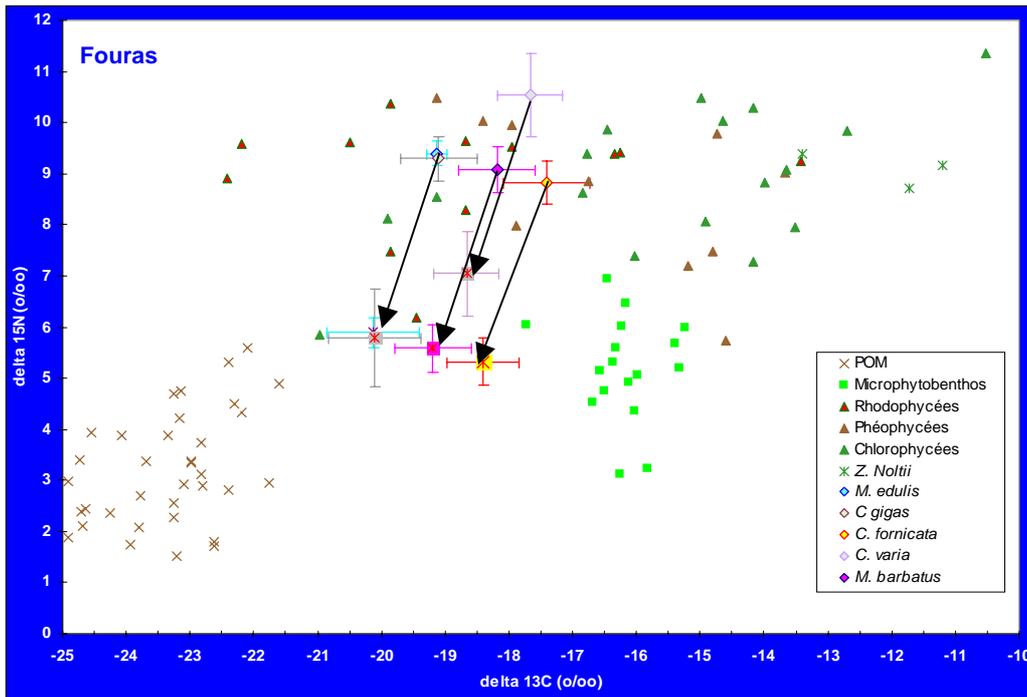


Figure 4-2 : Représentation duale de la signature isotopique des sources de nourritures et de 5 espèces de filtreurs sur le secteur de Fouras.



**Figure 4-3 : Représentation duale de la signature isotopique des sources de nourritures et de la signature isotopique moyenne des 5 espèces de filtreurs sur le secteur de Fouras.**

S'il est tenu compte d'un enrichissement standard de 1 ‰ sur le carbone et de 3,5 ‰ sur l'azote (figure 4-3), il apparaît dans la représentation duale que les 5 espèces ont soit un régime alimentaire différent (absence de compétition trophique) soit une grande homologie dans leur régime alimentaire :

- Pétoncles, crépidules et modioles semblent avoir un régime alimentaire proche bien que sur l'azote, les pétoncles soient nettement plus enrichis,
- Moules et huîtres (creuses ou plates) sont en compétition trophique stricte,
- Crépidules et pétoncles ont un régime alimentaire distinct de celui des moules et huîtres alors que les modioles partagent leur régime alimentaire avec moules, huîtres et crépidules.

## 2.4.5. Discussion

### a Signatures isotopiques des sources trophiques potentielles

Les signatures isotopiques de la MOP prélevée à Fouras ou à Marennes-Oléron concordent avec les valeurs données par Riera et *al.* (1996), Riera et Richard (1996), Riera (1998), Kang (1999) puis Sauriau et Kang (2000). Cependant, il faut noter un léger appauvrissement en isotopes lourds dans la MOP de Fouras vis-à-vis de celle de Marennes-

Oléron. Tan et Strain (1983) associent, pour la MOP, des valeurs en  $\delta^{13}\text{C}$  similaires aux nôtres concernant le phytoplancton estuarien alors que Rau et *al.* (1983), Stephenson et Lyon (1982) puis Fry et Sherr (1984) assimilent des signatures plus négatives de la MOP à la présence de matériel d'origine terrestre. En revanche, et d'après les conclusions de Owens (1987), Thornton et McManus (1994), Riera et Richard (1997) puis Riera (1998), nos valeurs semblent exclure la présence de matériel détritique terrestre dans le pool de MOP à Fouras, si ce n'est en mélange à de très faibles pourcentages.

La signature isotopique du microphytobenthos de Fouras ou de l'île d'Oléron est similaire à celle observée sur des microalgues benthiques de la Baie de Marennes-Oléron par Riera et Richard (1996), Riera et *al.* (1996), Riera (1998), Riera et *al.* (1999) et sur des échantillons du bassin d'Arcachon par Nauleau (2001). Riera et Richard (1996) font remarquer l'importance microphytobenthos dans l'alimentation des suspensivores du fait des processus de remise en suspension très présents en milieu littoral.

Les rapports isotopiques des macroalgues échantillonnées à Fouras sont compris dans un large intervalle et concordent avec les valeurs de Riera et Richard (1997), Kang (1999) et Nauleau (2001). Quant aux signatures isotopiques de *Zostera noltii* issues d'Oléron, elles ne semblent pas connaître de variations inter-sites : en effet nos valeurs rejoignent celles de Kang (1999) à Marennes-Oléron et de Nauleau (2001) à Arcachon.

### **b Ressources trophiques des mollusques suspensivores**

Les suspensivores intertidaux de Fouras et des deux sites de l'île d'Oléron présentent des rapports  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  identiques à ceux peuplant la Baie de Marennes-Oléron (Kang, 1999) et le Bassin d'Arcachon (Nauleau, 2001). Cependant, les mollusques de Fouras semblent plus enrichis en  $^{15}\text{N}$  que ceux des sites précédemment énumérés. De plus, *Crepidula fornicata* est plus enrichie en  $^{13}\text{C}$  et plus appauvrie en  $^{15}\text{N}$  que *Mytilus edulis* alors que Kang (1999) observe la tendance inverse.

La MOP semble constituer la nourriture principale de *Crassostrea gigas*, de *Ostrea edulis* et de *Mytilus edulis* qui se trouvent donc en compétition trophique directe alors que *Crepidula fornicata* semble assimiler une proportion significativement plus grande de diatomées benthiques. Il n'existerait donc pas de compétition trophique entre la crépidule et les autres suspensivores d'intérêt économique comme la moule ou les huîtres creuses et plates. En comparaison, la modiole semble avoir un régime alimentaire intermédiaire et serait en compétition trophique avec d'un côté les crépidules et de l'autre les huîtres et moules. Il faut cependant noter la faible abondance de cette espèce sur les sites échantillonnés et comme

en réalité modiole et crépidule ont des habitats disjoints sur l'estran, la condition d'identité d'habitat définissant la réalité d'une compétition trophique n'est pas vérifiée pour ces deux espèces.

Enfin, bien que des variations saisonnières dans les rapports isotopiques des organismes ont été constatées (DeNiro et Epstein, 1978, 1981 ; Riera et Richard, 1997), l'absence d'un tel résultat sur nos analyses conduit à penser que sur les sites échantillonnés la disponibilité et les sources principales de nourritures accessibles aux espèces de filtreurs sont homogènes dans le temps. Il n'y aurait pas par conséquent d'induction de variations saisonnières dans les tissus des consommateurs du fait de l'absence de cette source de variation sur les sources primaires.

### 3. Conclusion générale

En guise de conclusion générale, sont énumérés les points forts des résultats acquis sur le chantier Marennes-Oléron au cours du programme LITEAU Crépidule :

- 1- Introduite dans le bassin de Marennes-Oléron à la fin des années soixante, *Crepidula fornicata* y a depuis colonisé principalement les bordures de chenaux et fonds subtidiaux répondant à ses exigences écologiques. Ce nouveau biotope représente moins de 13% des surfaces de la baie pour un stock vivant ne dépassant pas quelques milliers de tonnes frais. De plus, du fait des opérations de nettoyage organisées depuis 1980 en baie de Marennes-Oléron, une relative stabilité du stock de crépidule est à noter dans cette baie depuis 25 ans. Ce n'est en revanche pas le cas du site de Fouras, où les opérations de nettoyage ne sont pas régulières.
- 2- La propagation de la crépidule, outre la dispersion naturelle par sa phase larvaire, est facilitée par les activités de chalutage grâce à la dispersion directe sur le fond des chaînes de crépidules par les engins traînants et une dispersion indirecte en surface par rejet lors du tri sélectif manuel des captures.
- 3- La crépidule a un effet facilitateur sur la faune endogée car celle-ci bénéficie d'une nouvelle complexité architecturale des fonds colonisés et de l'abondance des rejets de matières organiques générés par l'activité de filtration de la crépidule. En d'autres termes, à l'échelle des sites colonisés en baie de Marennes-Oléron, la crépidule accroît la diversité surtout des espèces dépositives et de leur cortège de prédateurs vis-à-vis des secteurs non colonisés abritant un peuplement endogé moins diversifié.
- 4- Les paramètres de reproduction et de dynamique de population présentent sur le site de Fouras quelques originalités, liés aux très fortes densités observées.
- 5- L'inférence réalisée sur le régime alimentaire de la crépidule en comparaison des principaux suspensivores de la baie tels la moule, l'huître creuse, l'huître plate et le pétoncle grâce à la technique des isotopes stables du carbone et de l'azote ne permet pas de soutenir le postulat que la crépidule est un compétiteur trophique des huîtres *Crassostrea gigas*, *Ostrea edulis* et de la moule *Mytilus edulis*.
- 6- En revanche, l'absence de différence de régime alimentaire entre l'huître creuse *Crassostrea gigas* et la moule *Mytilus edulis* confirme que ces espèces sont réellement des compétiteurs trophiques sur les sites échantillonnés.

#### 4. Références bibliographiques

- Allen K.R.**, 1971, Relation between production and biomass. *J. Fish. Res. Can.* **28** : 1575-1582.
- 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*. *Proc. Mal. Soc. London* **40, 4** : 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.
- Blanchard M.**, 1997, Spread of the slipper limpet *Crepidula fornicata* (L, 1758) in Europe, current state and consequences. *Scientia Marina* **61** : 109-118.
- Blanchard M., Blanchet A., Gaffet J.-D. & Hamon D.**, 2001, Dynamique de population de la crépidule (*Crepidula fornicata*) en baie de Saint-Brieuc (Manche-Ouest). Rapport IFREMER-DEL, Brest, N° 00-08, 60 p.
- Boysen-Jensen P.**, 1919, Valuation of the Limfjord. *Rep. Dan. Biol. Stn.* **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.
- Chardy P., Guillaumont B. & Hamon D.**, 1984, Etude dynamique de la population de *Nucula nucleus* (bivalve prosobranche) du cap de Flamanville (Manche). *Oceanol. Acta* **7, 1** : 103-112.
- 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, Univ. Bretagne Occidentale, France, 265 p.
- Chipperfield P.N.J.**, 1951, The breeding of *Crepidula fornicata* (L.) in the river Blackwater, Essex. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **30** : 49-71.
- Coe W.R.**, 1936, Sexual phases in *Crepidula*. *J. Exp. Zool.* **72** : 455-477.
- Coe W.R.**, 1944, Sexual differentiation in mollusks. II. Gastropods, Amphineurans, Scaphopods, and Cephalopods. *Quarterly Review of Biology* **19** : 85-97.
- Coe W.R.**, 1948, Nutrition and sexuality in protandric Gastropods of the genus *Crepidula*. *Biol. Bull.* **94** : 158-160.
- Coe W.R.**, 1949, Divergent methods of development in morphologically similar species of Prosobranch Gastropods. *J. Morph.* **84** : 383-399.
- Cole H.A.**, 1952, The American Slipper Limpet *Crepidula fornicata* on Cornish oyster beds. *Fish. Invest. London, ser.* **2, 17** : 1-13.

- Commito J.A. & Boncavage E.M.**, 1989, Suspension-feeders and coexisting infauna: An enhancement counterexample. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **125** : 33-42.
- Conklin E.G.**, 1897, The embryology of *Crepidula*. *J. Morph.* **13** : 1-226.
- Coum A.**, 1979, La population de *Crepidula fornicata* (L, 1758) en rade de Brest – Ecologie et dynamique. Thèse de Doctorat, Univ. Bretagne Occidentale, France, 134 p.
- DeNiro M.J. & Epstein S.**, 1978, Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* **42** : 495-506.
- DeNiro M.J. & Epstein S.**, 1981, Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. 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. *Oceanol. Acta* **9, 3** : 305-311.
- Deslous-Paoli J.-M. & Massé H.**, 1982, Répartition géographique et structure de populations de *Crepidula fornicata* Linné dans le bassin de Marennes-Oléron en 1981-82. Conseil International pour l'Exploitation de la Mer, 12 p.
- Deslous-Paoli J.-M.**, 1984, *Crepidula fornicata* dans le bassin de Marennes-Oléron. Rapport Institut Scientifique et Technique des Pêches maritimes : 80 p.
- Deslous-Paoli J.-M.**, 1985, *Crepidula fornicata* dans le bassin de Marennes-Oléron : dynamique et production d'une population. *Oceanol. Acta* **8, 4** : 453-460.
- Driscoll E.G. & Brandon D.E.**, 1973, Mollusc-sediment relationships in northwestern Buzzards Bay, Massachusetts, U.S.A. *Malacologia* **12, 1** : 13-46.
- Driscoll E.G.**, 1967, Attached epifauna-substrate relations. *Limnol. Oceanogr.* **12** : 633-641.
- Dupont L.**, 2001, Les invasions biologiques en milieu marin : le cas de *Crepidula fornicata*. Utilisation de marqueurs génétiques pour l'étude des populations naturelles sur les côtes de la Manche et de l'Atlantique. Mémoire de DEA, Université de Lille I, 41 p.
- 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* **292** : 13-19.
- Ehrhold A., Blanchard M., Auffret J.P. & Garlan T.**, 1998, Conséquences de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata*) sur l'évolution sédimentaire de la baie du Mont St Michel (Manche-ouest). *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la terre* **327** : 583-588.
- Fry B. & Sherr E.B.**, 1984,  $\delta^{13}\text{C}$  measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contrib. Mar. Sci.* **27** : 13-47.

- Gouletquer P. & Wolowicz M.**, 1989, The shell of *Cardium edule*, *Cardium glaucum* and *Ruditapes philippinarum* : organic content, composition and energy value, as determined by different methods. J. Mar. Biol. Ass. U.K. **69,3** : 563-572.
- Guffroy C.**, 1936, Moules et *Crepidula*. Bull. Soc. Sci. Seine Oise, n°3.4, fasc 8-9.
- Hamon D. & Blanchard M.**, 1994, Etat de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata*) en baie de Saint-Brieuc. Rapport IFREMER-DEL, Brest, N° 94-14 : 29 p.
- Héral M., Razet D., Deslous-Paoli J.-M., Manaud F., Truquet I. & Garnier J.**, 1984, Hydrobiologie du bassin de Marennes-Oléron. Ann. Soc. Sci. Nat. Charente-Maritime **7, 2** : 259-277.
- Hoagland K.E.**, 1977, Systematic review of fossil and recent *Crepidula* and discussion of evolution of the Calyptraeidae. Malacologia **16, 2** : 353-420.
- Hoagland K.E.**, 1978, Protandry and the evolution of environmentally-mediated sex change: a study of the Mollusca. Malacologia **17, 2** : 365-391.
- 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, 4** : 143-149.
- Johnson J.K.**, 1972, Effect of turbidity on the rate of filtration and growth of the slipper limpet *Crepidula fornicata* Lamarck 1799. The Veliger **14, 3** : 315-320.
- Kang C.-K.**, 1999, Structures trophiques et production secondaire dans les réseaux benthiques intertidaux du bassin de Marennes-Oléron : utilisation du traçage isotopique naturel. Thèse de Doctorat, Univ. Nantes, France, 272 p.
- Kang C.K., Sauriau P.-G., Richard P. & Blanchard G.**, 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. Mar. Ecol. Prog. Series **187** : 147-158.
- Korringa P.**, 1951, *Crepidula fornicata* as an oyster-pest. Cons. Int. Expl. Mer. Rapp. **128, 2** : 55-59.
- Labarraque D.**, 1999, La crépidule dans le bassin d'Arcachon : évaluation du stock, dynamique de population, impact sur la macrofaune benthique. Mémoire de DEA, Université de Paris VI, 33 p.
- Lamotte M.**, 1973, Bilans énergétiques et production à l'échelle des individus et à l'échelle des populations. Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique : 21-36.
- Le Gall P.**, 1976, Relation entre la croissance et la sexualité chez *Crepidula fornicata* Philb. Haliotis **4 (1-2)** : 101-105.

- 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 d'Etat, Univ. Caen, France, 251 p.
- LeLoup E. & Polk P.**, 1967, La flore et la faune du Bassin de chasse d'Ostende (1960-1961). Institut Roy. des Sciences Naturelles de Belgique, mémoire n° 157.
- Loomis S.H. & VanNieuwenhuyze W.**, 1985, Sediment correlates to density of *Crepidula fornicata* Linnaeus in the Pataguanset River, Connecticut. *The Veliger* **27, 3** : 266-272.
- Lubet P. & Le Gall P.**, 1972, Recherches préliminaires sur la structure des populations de *Crepidula fornicata* Phil., Mollusque Mésogastéropode. *Bull. Soc. Zool. France* **97, 2** : 211-222.
- Lucas J.S. & Costlow Jr J.D.**, 1979, Effect of various temperature cycles on the larval development of the Gastropod Mollusc *Crepidula fornicata*. *Marine Biology* **51** : 111-117.
- Mac Millan N.F.**, 1938, Early records of *Crepidula* in English waters. *Proc. Mal. Soc. London* **23** : p 236.
- Manac'h N.**, 1995, La biodéposition de la crépidule (*Crepidula fornicata*). Impact sur l'écosystème de la rade de Brest. Rapport IFREMER-DEL, Brest, N° 95-15, 48 p.
- Marteil L.**, 1963, La Crépidule (*Crepidula fornicata* Linné) en France, Science et Pêche, *Bull. Inform. Document. Inst. Pêches marit.* **121** : 1-6.
- Marteil L.**, 1965, Extension de l'aire géographique de *Crepidula fornicata* Linné pendant l'année 1964, Science et Pêche, *Bull. Inform. Document. Inst. Pêches marit.* **135** : 5-6.
- Massé H.**, 1968, Sur la productivité des peuplements benthiques. *Cah. Biol. Mar.* **9** : 363-372.
- Massé H. & Lagardère J.P.**, 1981. Recherches écologiques sur un écosystème estuarien à vocation aquicole, le bassin de Marennes-Oléron. *Rap. CNEXO*, 81/2503 : 43-142.
- Montaudouin (de) X. & Sauriau P.-G.**, 1999, The proliferating Gastropoda *Crepidula fornicata* may stimulate macrozoobenthic diversity. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **79** : 1069-1077.
- Montaudouin (de) X. & Sauriau P.-G.**, 2000, Contribution to a synopsis of marine species richness in the Pertuis Charentais Sea with new insights in soft-bottom macrofauna of the Marennes-Oléron Bay. *Cah. Biol. Mar.* **41** : 181-222.
- Montaudouin X. de, Audemard C. & Labourg P.-J.**, 1999, Does the slipper-limpet (*Crepidula fornicata*, L.) impair oyster growth and zoobenthos biodiversity? A revisited analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **235** : 105-124.

- Nauleau P.**, 2001, Dynamique des populations de crépidule *Crepidula fornicata* et évaluation de la compétition trophique avec l'huître *Crassostrea gigas*, dans le Bassin d'Arcachon. Mémoire de DEA, Université de Bordeaux I, 34 p.
- Newell R.C. & Kofæd L.H.**, 1977, The energetics of suspension-feeding in the gasteropod *Crepidula fornicata* (L.). J. Mar. Biol. Ass. U.K. **57** : 161-180.
- Orton J.H. & Rogers A.H.**, 1950, The recent extension of the American slipper-limpet, *Crepidula fornicata*, into Lyme Bay in the English Channel. Proc. Mal. Soc. London **28** : 168-184.
- Orton J.H.**, 1909, On the occurrence of protandric hermaphroditism in the Mollusc *Crepidula fornicata*. Proc. Roy. Soc. London **B 81** : 468-484.
- Orton J.H.**, 1912, An account of the natural history of the slipper limpet, *Crepidula fornicata*, with some remarks on its occurrence on the oyster grounds on the Essex coast. J. Mar. Biol. Ass. U.K. **9** : 437-443.
- Owens N.J.P.**, 1987, Natural variations in <sup>15</sup>N in the marine environment. Advances in Marine Biology **24** : 389-451.
- Paterson D.M.**, 1989, Short-term changes in the erodability of intertidal cohesive sediment related to the migratory behaviour of epipellic diatoms. Limnol. Oceanogr. **34** : 223-234.
- Polk P.**, 1962. Waarnemingen aangaande het voorkomen. De voorplanting, de settling en de groei van *Crepidula fornicata*. Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique **1** : 47-80.
- Poppe G.T. & Gotto Y.**, 1991, European seashells. Wiesbaden : Verlag Christa Hemen.
- Quiniou F. & Blanchard M.**, 1987, Etat de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata* L.) dans le secteur de Granville (Golfe Normano-Breton – 1985). Haliotis **16** : 513-526.
- Rau G.H., Mearns A.J., Young D.R., Olson R.J., Shafer H.A. & Kaplan I.R.**, 1983, Animal <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C correlates with trophic level in pelagic food web. Ecology **64** : 1314-1318.
- Richard J.**, 2000, Reproduction de la crépidule, *Crepidula fornicata* (L.) en rade de Brest, comparaison avec la reproduction de la coquille Saint-Jacques, *Pecten maximus* (L.). Rapport, Univ. Bretagne Occidentale, France, 72 p.
- 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. *Mar. Ecol. Prog. Series* **147** : 105-115.
- 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. *Mar. Ecol. Prog. Series* **166** : 143-150.
- 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. *Mar. Ecol. Prog. 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 Bay, France) by carbon and nitrogen stable isotopes: importance of locally produced sources. *Mar. Ecol. Prog. Series* **187** : 301-307.
- Robertson A.I.**, 1979, The relationship between annual production: biomass ratios and life spans for marine macrobenthos. *Oecologia* **38** : 193-202.
- 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 the Marennes-Oléron Bay. *Hydrobiologia* **440** : 317-329.
- Sauriau P.-G.**, 1987, Les Mollusques non cultivés du bassin de Marennes-Oléron : quantification et répartition géographique des stocks. *Haliotis* **16** : 527-541.
- 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. *Oceanol. Acta* **21, 2** : 353-362.
- Stephenson R.L. & Lyon G.L.**, 1982, Carbon-13 depletion in an estuarine bivalve: detection of marine and terrestrial food sources. *Oecologia* **55** : 110-113.
- Tan F.C & Strain P.M.**, 1983, Sources, sinks and distribution of organic carbon in the St Lawrence estuary, Canada. *Geochim. Cosmochim. 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.
- Thouzeau G.**, 1989, Déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus* (Linné) en baie de Saint-Brieuc. Thèse de Doctorat, Univ. Bretagne Occidentale, France, 545 p.

- Verril A.E.**, 1873, Report upon the invertebrate animals of Vineyard Sound and the adjacent waters, with an account of the physical characters of the region. U.S. Comm. Fish and Fisheries, Rep. **Part I**, 1871, 1872 : 295.
- Walne P.R.**, 1956, The biology and distribution of the Slipper-limpet *Crepidula fornicata* in Essex rivers with notes on the distribution of the larger epi-benthic invertebrates. Fish. Invest. **20** : 1-50.
- Wilczynski J.Z.**, 1958, On sex behaviour and sex determination in *Crepidula fornicata* L. Publ. Univ. Liban **4** : 5-31.
- Woodin S.A.**, 1976, Adult-larval interaction in dense infaunal assemblages: patterns of abundance. J. Mar. Res. **34** : 25-41.

## 5. Publications et communications liées au programme

### a Publication internationale & nationale

MONTAUDOUIN (de) X. & SAURIAU P.-G., 1999. The proliferating Gastropoda *Crepidula fornicata* may stimulate macrozoobenthic diversity. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 79: 1069-1077.

MONTAUDOUIN de X. & SAURIAU P.-G., 2000. Contribution to a synopsis of marine species richness in the Pertuis Charentais Sea with new insights in soft-bottom macrofauna of the Marennes-Oléron Bay. Cah. Biol. Mar. 41: 188-222.

SAURIAU P.-G., GARCIN N., MONTAUDOUIN (de) X., BOURSIER P., MALET N., MARET E., 2001. Constitution de "MARINPERTUIS" une base de données sur la biodiversité de la macrofaune marine dans les Pertuis Charentais : analyse historique. In: "Zones littorales et anthropisation : gestion et nuisances". Miramand J.-C., Guyot T. & Aligner N. (eds.), La Rochelle, **J. Rech. Océanog.**, 26 (3) : 129-131.

SAURIAU P.-G., MONTAUDOUIN (de) X., GARCIN N. & BOURSIER P., 2001. MARIN-PERTUIS: a new data base on the marine invertebrates of the Pertuis Charentais Sea. In: "Océanographie du Golfe de Gascogne", d'Elbée J. & Prouzet P. (eds.). **Acte de Colloque Ifremer**, 31 : 75-77.

### b Communication orale dans congrès international

SAURIAU P.-G., GARCIN N., MONTAUDOUIN (de) X. & BOURSIER P., 2000. Constitution d'une base de données sur la biodiversité marine dans les Pertuis Charentais : MARIN-PERTUIS, (Marine Invertebrates of the Pertuis Charentais Sea). Colloque UOF, "Zones littorales et anthropisation : gestion et nuisances", La Rochelle 4-6 juillet 2000. Communication orale **P.-G. Sauriau**.

SAURIAU P.-G., GOULLETQUER P., BACHELET G., ROBERT S., LEMOINE O., MONTAUDOUIN (de) X., GARCIA-MEUNIER P., WALKER P., 2002. A century of introduced species into the Pertuis Charentais (SW Atlantic coast of France): an example of man-made introductions and man-aided dispersal of marine species. In: "Migrations and dispersal of marine organisms" 37<sup>th</sup> European Marine Biology

Symposium, Institute of Biology, University of Iceland, August 5<sup>th</sup>-9<sup>th</sup> 2002, Reykjavik, Iceland. Oral communication P.-G. Sauriau

**c Communication par poster dans congrès international**

**SAURIAU P.-G.**, GARCIN N., MONTAUDOUIN (de) X., ORVAIN F. & BOURSIER P., 2000. MARIN-PERTUIS, a GIS data base on the marine fauna of the Pertuis Charentais Sea. VIIème Colloque International d'Océanographie du Golfe de Gascogne, 4-6 avril 2000, Biarritz, France. Poster **P.-G. Sauriau**.

**SAURIAU P.-G.**, de MONTAUDOUIN X., GOMEZ S., NAULEAU P., TIOZZO J., GRANGERE K., BODINET N., BACHELET G., 2001. Reproductive cycle, growth, production and food resources using stable isotope ratios of the invasive gastropod *Crepidula fornicata* (L.): comparison between Arcachon Bay and Marennes-Oléron Bay (SW France). 36<sup>th</sup> European Marine Biology Symposium, University of Barcelona & CSIC, Mao, 17<sup>th</sup>-22<sup>th</sup> September 2001, Mao, Minorque. Poster **P.-G. Sauriau**.