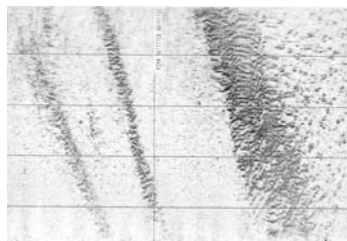
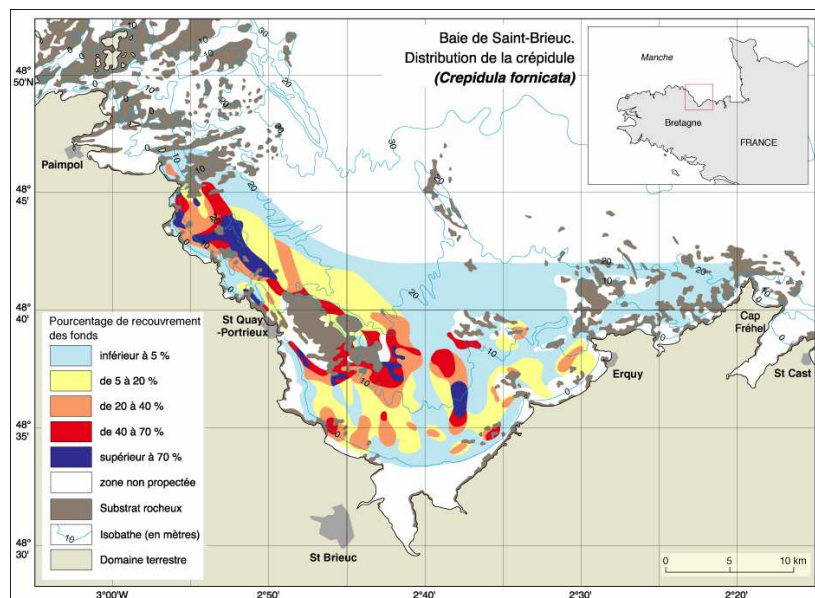


Programme LITEAU

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

Chantier : Baie de Saint-Brieuc



Rapport final Liteau 1^{ère} tranche Août 2002

D. Hamon, M. Blanchard, E. Houlgatte, A. Blanchet, J.D. Gaffet, P. Cugier,
A. Ménesguen, P. Bassoullet, P. Cann, D. Domalain, A. G. Haubois

Participants au projet

Evaluation et évolution du stock de crépidule dans la baie

Dominique Hamon
Michel Blanchard
Erik Houlgatte (Géologue/Cabinet d'Etudes)

Paramètres de dynamique de population

Michel Blanchard
Aline Blanchet
Jean Dominique Gaffet
Dominique Hamon

Modélisation de la dynamique de population

Philippe Cugier
Alain Ménesguen

Effets de la prolifération sur le milieu et les activités halieutiques

Philippe Bassoullet
Philippe Cann
Dominique Hamon
David Domalain (Stage DUIP/Rennes)
Anne-Gaëlle Haubois (Stage DEA/Bordeaux)

Mise en forme du document : Anne-Laure Le Velly , Pierre Bodénes et Jean-Pierre Annezo.

Coordination : Dominique Hamon

Sommaire

1. Introduction	1
2. Contexte benthique de la baie	2
3. Evaluation et évolution du stock de crépidules dans la baie	4
3.1. Distribution quantitative de la crépidule dans la baie	4
3.1.1. Origine des données	4
3.1.2. Résultats	5
3.2. Estimation de l'évolution spatio-temporelle	8
3.3. Incidence des activités de pêche sur la dispersion de la crépidule	10
4. Paramètres de dynamique de population	14
4.1. Matériel et méthodes	14
4.1.1. Site d'étude	14
4.1.2. Récolte des échantillons	15
4.1.3. Analyse des échantillons	15
4.1.4. Analyse spatiale du recrutement	17
4.2. Résultats	17
4.2.1. Densités et biomasses	17
4.2.2. Reproduction	18
4.2.3. Croissance	22
4.2.4. Production	26
5. Modélisation de la dynamique de population	27
5.1. Principe du modèle	27
5.2. Formulation des processus	27
5.2.1. La ponte	27
5.2.2. Le recrutement	28
5.2.3. Le vieillissement	29
5.2.4. La mortalité	29
5.2.5. Relations d'allométrie	29
5.3. Equations d'évolution	29
5.4. Résultats préliminaires	30
5.4.1. Paramètres du modèle	30
5.4.2. Couplage avec un modèle hydraulique compartimental de la Manche	31
5.5. Evolution du modèle	34
5.5.1. Compartiment larvaire	34
5.5.2. Structuration des individus	34
5.6. Perspectives	35
6. Effets de la prolifération sur le milieu	36
6.1. Effet de la prolifération sur les sédiments	36
6.1.1. Matériel et méthodes	36
6.1.2. Discussion des résultats	38
6.1.3. Tests complémentaires	42
6.2. Effet de la prolifération sur la biodiversité benthique	42
6.2.1. Nature des données	42
6.2.2. Traitement des données	43
6.2.3. Résultats	44

6.3. Evolution temporelle de l'épifaune associée aux crépidules	54
6.3.1. Matériel et méthodes	54
6.3.2. Analyse des échantillons	55
6.3.3. Résultats	55
7. Effets de la prolifération sur les activités halieutiques	63
8. Conclusions	65

Références bibliographiques

1. Introduction

La crépidule (*Crepidula fornicata*), mollusque gastéropode de la famille des Calyptraeidae, originaire de la côte atlantique d'Amérique du nord, a été introduite accidentellement sur le littoral français en plusieurs étapes (Blanchard, 1995, 1997). La plus importante d'entre elles, au début des années 70, est liée à l'importation massive de l'huître japonaise (*Crassostrea gigas*), en remplacement de l'huître portugaise (*Crassostrea angulata*) décimée par une épizootie. Cette espèce opportuniste a notamment proliféré au voisinage des principaux bassins ostréicoles de la Manche et de l'Atlantique. C'est en particulier le cas des zones conchylicoles infralittorales du golfe normano-breton où des évaluations de stocks font état de plusieurs centaines de milliers de tonnes (Hamon et Blanchard, 1994 ; Noël et al., 1995 ; Blanchard, 1999 ; Blanchard et Ehrhold, 1999).

Le projet "Crépidule", proposé dans le cadre du programme national "Liteau", s'est donné comme objectifs de répondre, grâce à la collaboration de 4 partenaires intervenant sur 4 sites ateliers, aux objectifs rappelés dans le tableau ci-après, et plus amplement décrits dans le document annexé aux 4 rapports des partenaires concernés.

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

Ce rapport présente les résultats des travaux entrepris par l'Ifremer sur :

- l'évaluation du stock de crépidules dans la baie et son évolution ;
- la définition de paramètres de dynamique de population, notamment pour les besoins de la modélisation de cette dynamique ;
- les effets de la prolifération sur le milieu benthique et sur les activités halieutiques.

Certains résultats présentés sont issus de travaux antérieurs, entrepris par l'Ifremer sur la crépidule en baie de Saint-Brieuc.

Il convient de rappeler que dans la proposition initiale, un cinquième objectif concernant le suivi des expérimentations en matière "d'éradication" avait été envisagé mais, eu égard aux possibilités de financement du programme (cf. Annexe technique), cet objectif n'avait finalement pas été retenu.

Néanmoins, un projet d'exploitation industrielle de la crépidule en Bretagne Nord (baies de Saint-Brieuc et de Cancale) étant dans sa phase de démarrage, une information en est donnée en fin de rapport.

2. Contexte benthique de la baie

De nombreuses études à caractère fondamental ou appliqué ont conduit à décrire l'environnement marin de la baie de Saint-Brieuc dans ses différentes composantes, physiques et biologiques. Les principaux résultats de ces travaux ont été rassemblés dans un document de synthèse, sous la forme d'un atlas thématique (Augris et Hamon, 1996).

La baie de Saint-Brieuc s'ouvre par une profonde échancrure d'environ 800 km² sur la façade nord de la Bretagne, avec pour limites : vers le large, l'isobathe -30 m et, à la côte, des falaises parmi les plus élevées du littoral breton (100 m et plus par endroits).

La morphologie sous-marine s'identifie par de multiples hauts fonds et îlots rocheux (Roches de Saint-Quay, Plateau des Jaunes, Grand Léjon,...), par des bancs de sables comme celui de la Horaine, et des ensembles de vagues de sables dont le plus remarquable est le prisme du Goëlo. Ces reliefs délimitent des dépressions de plus ou moins grande importance, la principale se situant au centre de la baie. Du fait de cette architecture complexe et sous l'effet des conditions hydrodynamiques locales (oscillation biquotidienne de marée générant de forts courants, houles dominantes de secteur nord), la baie de Saint-Brieuc présente une grande diversité de sites sédimentaires, aux modes particuliers de dépôts. Toutefois, un gradient granulométrique, des sédiments les plus fins aux plus grossiers, apparaît selon deux directions : de la côte vers le large et de l'Ouest vers l'Est (Figure 1). Ces sédiments comportent une forte proportion de carbonate (souvent supérieure à 50 %) provenant de débris coquilliers et de maërl (algues calcaires du genre *Lithotamnium*) qui forment par endroits de véritables gisements miniers dont certains sont exploités.

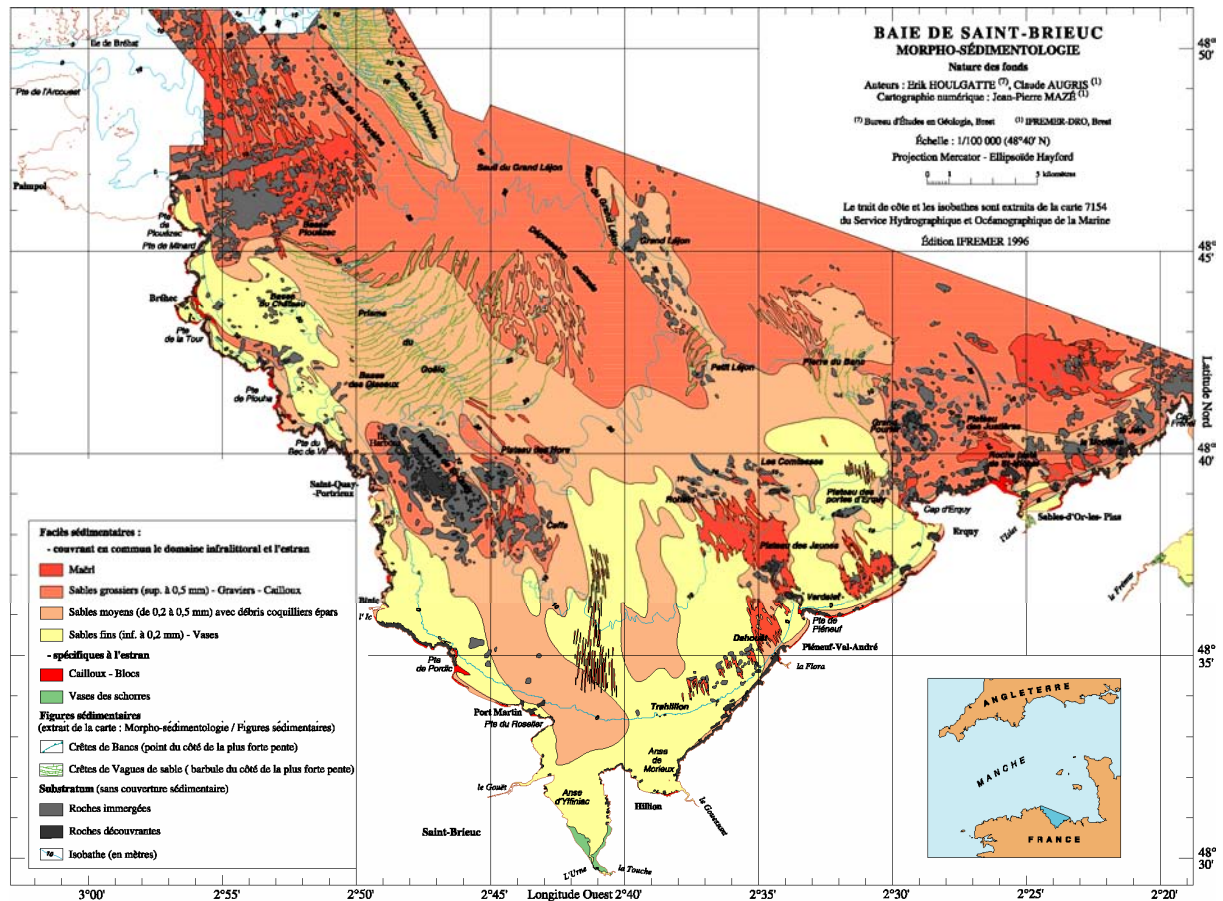


Figure 1 : Carte morphosédimentaire des fonds marins de la baie de Saint-Brieuc, d'après Houlgatte et Augris (*in* Augris, Hamon et al., 1996).

Les peuplements d'invertébrés benthiques se conjuguent avec la répartition des sédiments, selon les gradients mentionnés. Les peuplements de sables fins à Tellinacés (*Macoma balthica*, *Tellina tenuis*, *Tellina fabula*), développés à la côte, évoluent vers le large en peuplements de sédiments grossiers caractérisés notamment par les mollusques bivalves *Nucula hanleyi*, *Glycymeris glycymeris* et *Venus ovata*. Dans la partie centrale de la baie, l'hétérogénéité du substrat, induite par les platiers, permet l'installation d'une faune particulièrement riche et diversifiée. A l'échelle de la baie, l'essentiel de la biomasse de la macrofaune benthique est imputable aux mollusques suspensivores, dont plusieurs espèces sont exploitées ou potentiellement exploitables (coquille Saint-Jaques, palourde rose, amande de mer...).

Les premières observations de crépidules sont signalées en 1974 (Dupouy et Latrouite, 1979) ; elles concernent des individus fixés sur des coquilles Saint-Jacques récoltées dans le sud-ouest de la baie, où s'est développée une activité ostréicole en eau profonde.

Depuis son introduction, probablement au début des années 70 avec des huîtres importées, la crépidule est devenue l'un des mollusques filtreurs dominants dans cette baie. Elle entre désormais en compétition avec des espèces benthiques d'intérêt commercial et constitue, dans les zones de forte abondance, une entrave à l'utilisation des engins de pêche traînants (cf. chapitre 7).

3. Evaluation et évolution du stock de crépidules dans la baie

3.1. Distribution quantitative de la crépidule dans la baie

Depuis les premiers signalements de Dupouy et Latrouite, diverses autres observations (Gros et Hamon, 1988 ; Thouzeau, 1989) rendent compte de la progression de la crépidule dans la baie, sans qu'une évaluation globale du stock ait été entreprise. L'opportunité en fut donnée lors d'une prospection générale des fonds marins de la baie aux moyens d'outils acoustiques.

3.1.1. Origine des données

Une reconnaissance au sonar à balayage latéral des fonds marins de la baie de Saint-Brieuc, réalisée par l'Ifremer entre 1990 et 1993 (Augris et Hamon, 1996) a révélé que la crépidule donnait une signature acoustique permettant de cartographier sa distribution.

A cette fin, une méthode d'analyse des images sonar a été mise au point et ces données, complétées par l'examen d'enregistrements vidéo et l'analyse de prélèvements biologiques, ont alors permis de cartographier de manière précise la répartition de cette espèce, d'en estimer le stock et d'en déduire des informations sur sa dynamique de prolifération.

Les données qui ont conduit à établir la cartographie morpho-sédimentaire des fonds et la répartition quantitative de la crépidule dans la baie reposent sur un effort d'échantillonnage conséquent : 2 000 km de profils sonar (400 km²), 60 km de profils vidéo, 130 observations vidéo ponctuelles et 488 prélèvements à la benne Hamon (0.25 m²).

Cinq classes d'abondance de la crépidule, correspondant à des stades croissants de colonisation, ont pu être définies (Tableau 1).

Taux de recouvrement des fonds par la crépidule	Faciès sonar	Remarques
inférieur ou égal à 5 %	uni, "moucheté" ou "piqueté"	Le sonar (résolution de 0.50 m) ne permet pas d'identifier les chaînes de crépidules éparées. Données vidéo et/ou prélèvements sont indispensables.
5 à 20 %	marbré, à "picots" ou à petites taches	L'analyse doit être faite avec discernement car confusion possible avec des sédiments grossiers, coquilliers ou détritiques. Le doute doit être levé avec la vidéo et les prélèvements.
20 à 40 %	à grandes taches	Identification généralement aisée et les limites de zones colonisées peuvent être facilement transcrites.
40 à 70 %	à grandes taches toujours jointives	Identification généralement aisée.
70 à 100 %	uniformément sombre	Confusion avec des fonds grossiers toujours possible, aussi le contrôle vidéo est-il nécessaire. L'examen des bordures de tapis de crépidules permet également de lever le doute.

Tableau 1 : Caractéristiques sonar des cinq classes d'abondance définies pour l'évaluation du taux de recouvrement des fonds par la crépidule.

3.1.2. Résultats

3.1.2.1. Evaluation quantitative

La Figure 2 rend compte de la distribution générale de la crépidule dans la baie qui occupe, à des niveaux de colonisation divers, une superficie d'environ 200 km².

Des valeurs pondérales, issues de l'échantillonnage quantitatif à la benne et de prélèvements en plongée (Hamon et Blanchard, 1994), ont permis d'évaluer la biomasse totale (poids frais de coquille + chair) de crépidules à environ 250 000 tonnes. La plus forte biomasse mesurée a été de 17.6 kg/m² (Caffa, dans le sud-est des Roches Saint-Quay).

Avec, de l'ordre de 20 % de ses fonds ayant un recouvrement de crépidules supérieur à 20 %, la baie de Saint-Brieuc est l'un des secteurs les plus colonisés du littoral français.

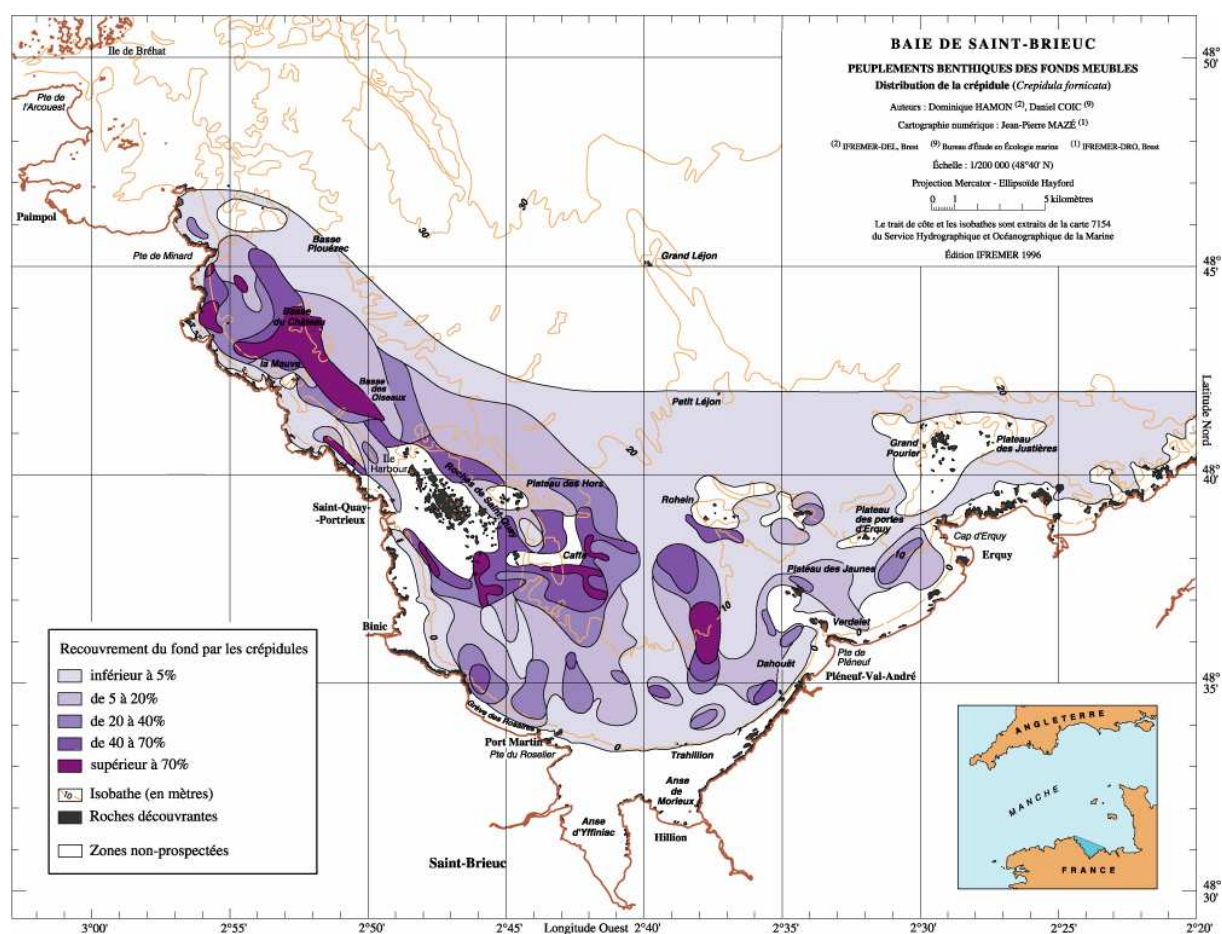


Figure 2 : Distribution de la crépidule dans la baie de Saint-Brieuc, d'après Hamon et Blanchard, 1994 (in Augris, Hamon et al., 1996).

3.1.2.2. Modes de répartition

Cette étude a par ailleurs permis de révéler les modes de répartition de la crépidule à l'échelle pluri-kilométrique de la baie, à l'échelle d'entités morphologiques pluri-hectométriques et à l'échelle métrique de figures sédimentaires (Figure 3).

A l'échelle pluri-kilométrique de la baie

L'essentiel du gisement est distribué en périphérie, principalement sur la façade ouest, abritée des houles dominantes. C'est dans ce secteur, où l'ostréiculture se pratique de longue date, que la crépidule a vraisemblablement été introduite.

Les plus fortes concentrations sont observées en marge des platiers où le substrat hétérogène grossier est propice à la fixation, ainsi que dans les zones à faible hydrodynamisme. Les crépidules sont alors, dans ce dernier cas, implantées sur des fonds sableux plus ou moins envasés. On peut supposer que ces fonds sableux ont été colonisés à partir des premiers foyers de contamination par déplacement passif de chaînes de crépidules, sous l'action des courants et des houles, mais également par l'intermédiaire des activités de pêche aux engins traînants (cf. chapitre 3.3). Si les fonds purement sableux, à classe granulométrique infra-millimétrique et dénués de tout constituant grossier, ne sont pas *a priori* favorables au recrutement des jeunes crépidules, ils le deviennent lorsqu'ils sont colonisés par des adultes qui constituent alors un support.

Tous les stades de colonisation peuvent être observés : chaînes éparées, taches de plus ou moins grande importance et tapis, stade ultime de colonisation.

Certains secteurs de la baie restent cependant peu ou pas colonisés : la zone du large, à l'écart de la dispersion naturelle et anthropique des chaînes de crépidules, l'axe médian N-S, soumis à un chalutage intensif, et les zones de forts courants (chenal d'Erquy par exemple).

A l'échelle pluri-hectométrique des entités morphologiques

Les accidents morphologiques, sous la forme de dépressions de plus ou moins grande importance en périphérie de pointements rocheux, constituent autant de zones de colonisation potentielle où la crépidule peut s'implanter massivement par piégeage de chaînes de crépidules migrant passivement sur le fond, par essaimage lié aux activités de pêche et par recrutement naturel.

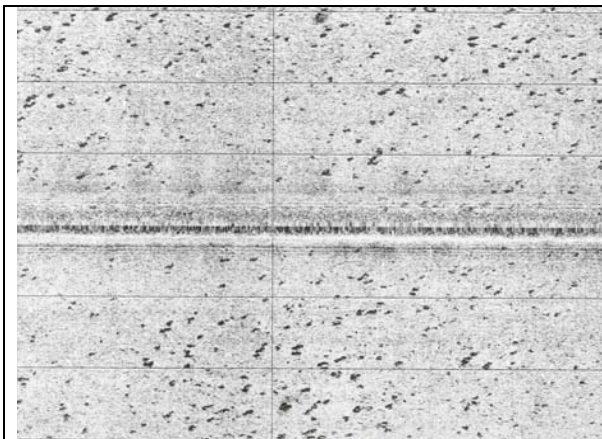
Les accumulations de crépidules observées au pied de vagues de sable ou de bancs sableux et à la remontée des fonds à proximité de la côte témoignent également d'une colonisation progressive par transit. A la côte, la rupture de pente de bas de plages limite la progression de la crépidule vers l'estran, contrairement à certains autres secteurs du littoral français (côte ouest du Cotentin, Marennes-Oléron) où une pente faible et régulière permet à la crépidule de coloniser la partie basse de l'estran.

A l'échelle métrique des figures sédimentaires

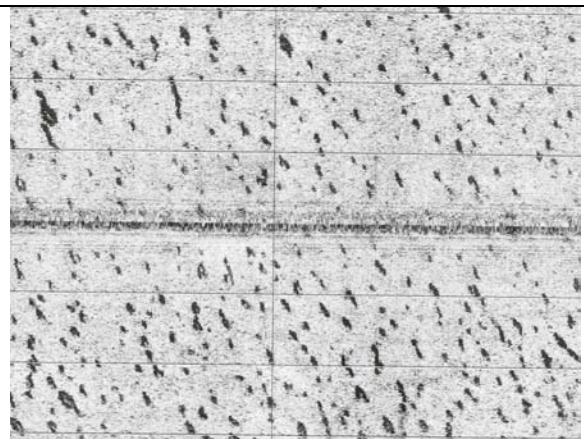
Grâce aux données fournies par le sondeur bathymétrique et le sonar, l'architecture et l'orientation de figures sédimentaires d'ordre métrique peuvent être cartographiées (Houlgatte, 1996). Leur définition dépend alors du pouvoir de résolution des engins mis en oeuvre. Les figures identifiées se divisent en deux grandes catégories en fonction de leur orientation par rapport à la direction dominante du transport sédimentaire, engendré par les courants et les houles. Lorsqu'elles sont parallèles à cette direction, il s'agit de figures longitudinales (traînées de sables fins et moyens, rubans et langues de maërl), et lorsqu'elles sont perpendiculaires, de figures transversales (rides et mégarides).

Leur importance dans la dynamique de colonisation des fonds par la crépidule a pu être appréhendée. Ces figures, générées dans les zones où l'hydrodynamisme est important (action des courants de marées et des houles pouvant se conjuguer), offrent soit des abris (creux de rides ou de mégarides) aux chaînes de crépidules déplacées sur les fonds, soit des supports, constitués par l'accumulation de sédiments grossiers, pour la fixation des jeunes recrues.

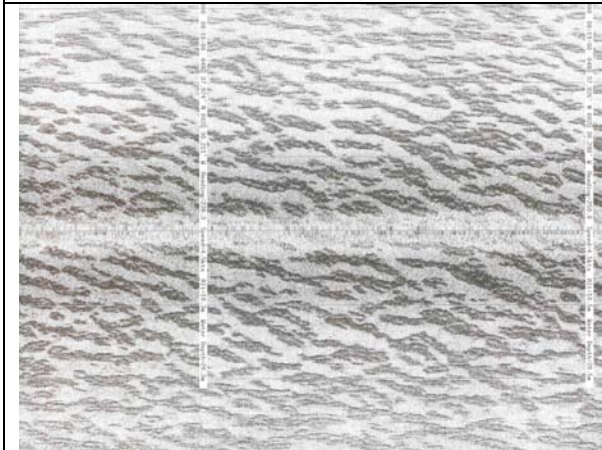
L'arrangement des taches de crépidules témoigne d'une microdistribution sous la dépendance des vecteurs hydrodynamiques



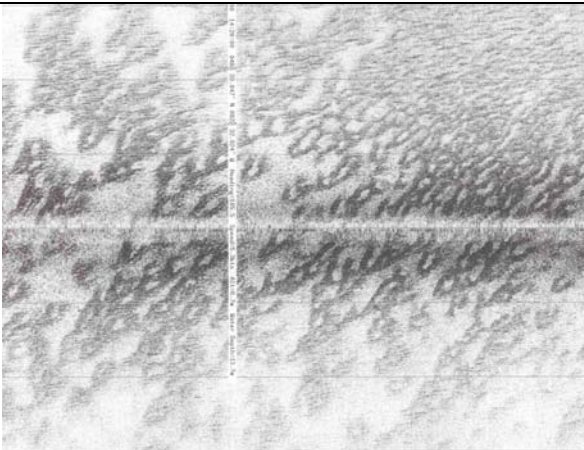
Fond sableux parsemé de taches de crépidules (recouvrement de 5 à 10 %)



Fond sableux parsemé de taches de crépidules (20 %) dont l'agencement est conditionné par la houle



Fond sableux avec mégarides dont les dépressions sont colonisées par la crépidule (50 %)



Fond sableux colonisé à environ 50 %, à l'approche d'un tapis de crépidules

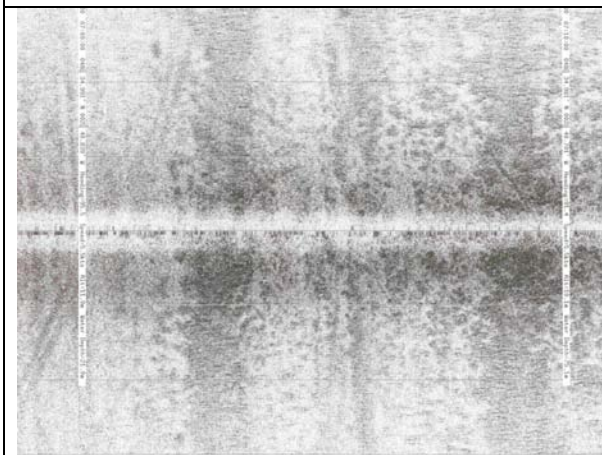
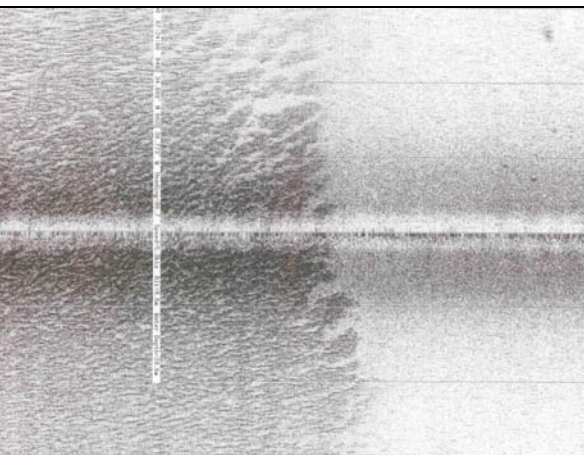


Illustration de la colonisation de rubans de maërl par la crépidule (traces de drague sur la gauche)



Tapis de crépidules (recouvrement supérieur à 70 %) s'interrompant à la remontée des fonds

Figure 3 : Extraits d'images sonar illustrant différents modes de répartition de la crépidule et niveaux de colonisation (la distance entre deux lignes horizontales contigues est de 25 m).

3.2. Estimation de l'évolution spatio-temporelle

L'intérêt de la méthode de prospection des fonds par sonar latéral, couplé à un système de positionnement précis (GPS), réside dans la possibilité de suivre l'évolution spatio-temporelle de la colonisation de la crépidule sur de grandes étendues. Ceci est illustré par la comparaison des résultats acquis au cours de deux campagnes réalisées sur un même secteur, dans le nord-ouest de la baie, à six années d'intervalle (1986 et 1992-93).

Ainsi, la mosaïque réalisée en 1986, pour les besoins d'une étude relative à la coquille Saint-Jacques, a pu être réexploitée selon la même méthode d'analyse des sonogrammes issus de la prospection 1992-1993. L'examen comparé des deux mosaïques (Figure 5) révèle que, au cours de la période de six ans séparant les deux levés sonar, la distribution de la crépidule dans cette zone a sensiblement évolué. Ainsi, les secteurs déjà colonisés en 1986 ont vu leur niveau de densité augmenter, et la superficie des fonds colonisés à plus de 5% doubler durant la période séparant les deux campagnes. Il convient également de remarquer que la crépidule a pénétré l'ensemble des vagues de sables en colonisant les creux sur leur bordure occidentale.

Des reconnaissances sonar plus récentes (novembre 1996, avril 2000), en différents secteurs de la baie, confirment cette progression. Si les plus fortes concentrations sont toujours observées dans l'ouest de la baie, ces dernières données témoignent d'une amplification de la prolifération dans le secteur oriental de la baie et notamment dans la rade d'Erquy, où comme l'illustre la Figure 4 le niveau de colonisation des fonds est passé d'environ 30 % (1992) à 60 % (2000).

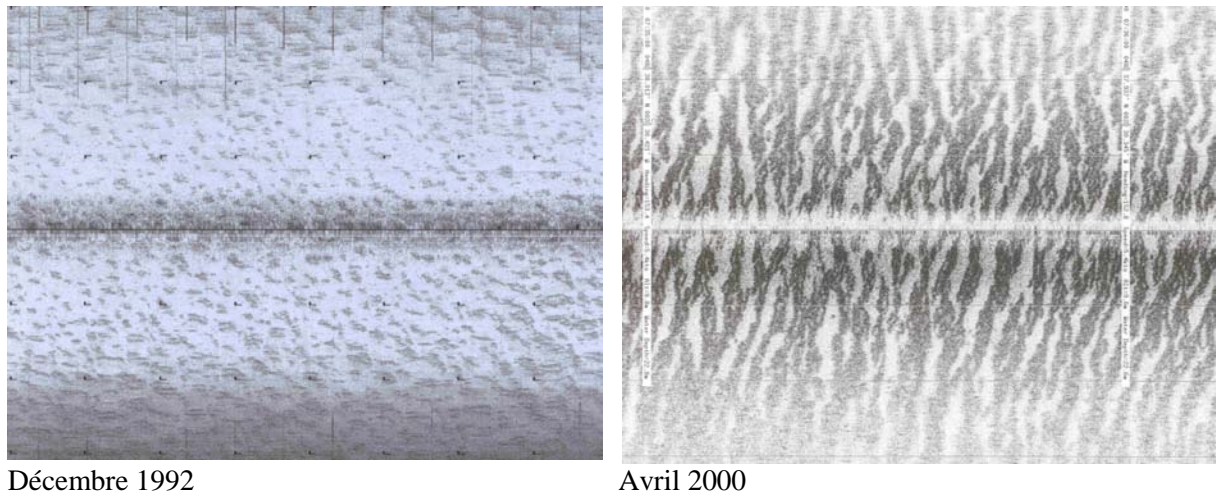


Figure 4 : Comparaison de deux images sonar d'un même point de la rade d'Erquy (partie orientale de la baie) enregistrées à deux périodes (1992 et 2000), illustrant la progression de la colonisation des fonds par la crépidule (doublement de la surface colonisée).

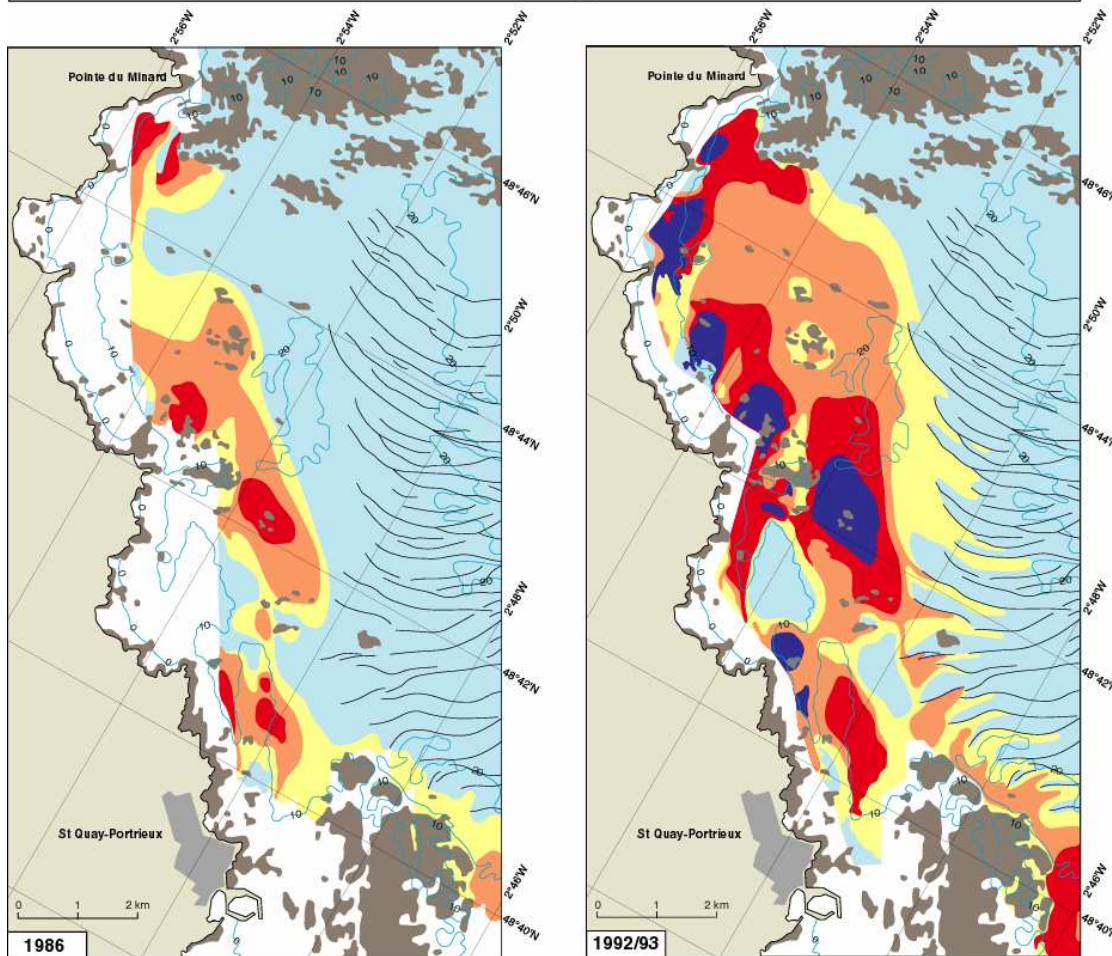
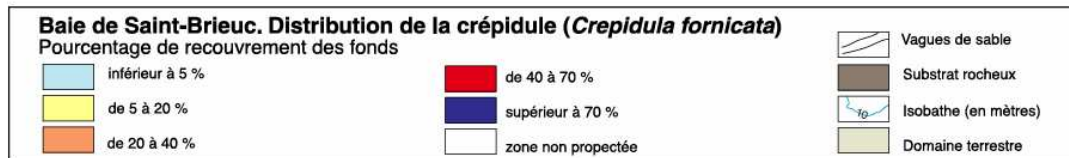
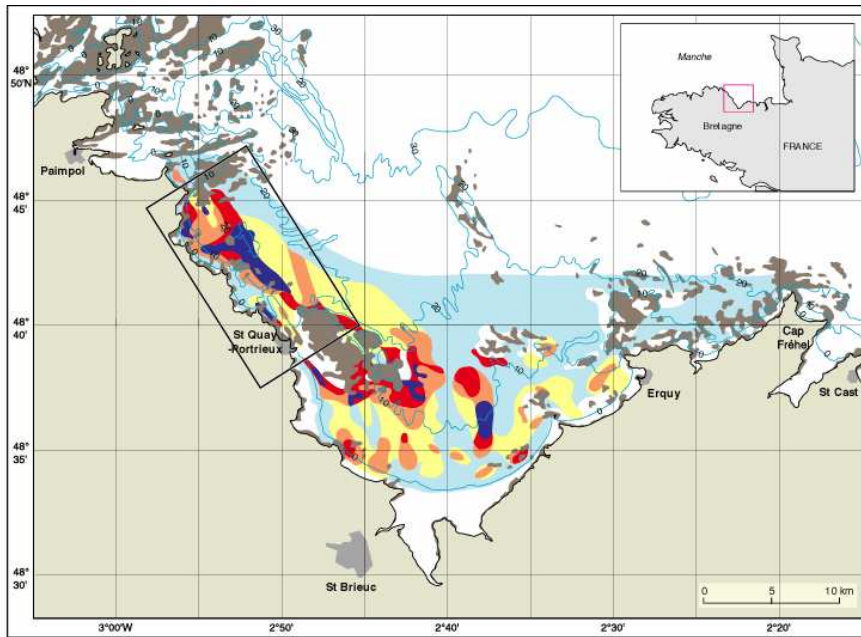


Figure 5 : Evolution de la colonisation des fonds par la crépidule dans le NW de la baie, entre 1986 et 1992/93.

3.3. Incidence des activités de pêche sur la dispersion de la crépidule

La baie de Saint-Brieuc est le cadre d'activités de pêche professionnelle artisanale particulièrement importantes et variées (Augris et Hamon, 1996). Même si le nombre de bateaux a sensiblement diminué depuis une vingtaine d'années, l'effort de pêche reste élevé.

L'activité majeure est centrée sur la coquille Saint-Jacques dont la production a culminé à 12000 tonnes au début des années 70, pour se stabiliser à quelques 3 ou 4000 tonnes aujourd'hui (prévision d'un quota de l'ordre de 6000 tonnes pour la prochaine saison 2002/2003). Elle concerne de l'ordre de 250 bateaux dont la majorité est constituée d'unités avoisinant 10 tonneaux. En dehors des jours de pêche à la coquille (activité réglementée), mais également en dehors de la saison coquillière, les activités de pêche sont plus diversifiées et se reportent notamment sur le chalutage, et le dragage de petits bivalves (palourde rose et amande de mer). Ces principales activités halieutiques ont en commun de s'exercer dans un espace très côtier et de mettre en oeuvre des engins de pêche traînants : drague à coquille, drague à praire (récolte de petits bivalves) et chalut de fond (Figure 6).

La crépidule est progressivement devenue une entrave pour ces activités et certains secteurs, fortement colonisés, sont aujourd'hui délaissés par ces "métiers" (cf. chapitre 7).

Si il est probable que les activités ostréicoles ont introduit la crépidule dans la baie, il est avéré que les activités de pêche aux engins traînants ont par la suite favorisé sa progression.

Il s'agit d'un processus lent qui s'opère de plusieurs manières :

- par dispersion des crépidules, déplacées par les engins sur le fond ou rejetées à la mer après tri, directement sur la zone de pêche ou sur le chemin de retour (Saint-Quay, Erquy) ;
- par la casse des bivalves, très abondants dans la baie, provoquée sur le fond par les engins (notamment la drague à praire) dont les valves constituent des supports pour les larves de crépidules ;
- par la formation de sillons (Figure 6), plus ou moins profonds et durables (fonction de l'engin et de la dynamique sédimentaire de la zone concernée), qui constituent autant de "pièges et d'abris" pour les chaînes de crépidules déplacées sur le fond par l'hydrodynamisme et les activités de pêche.

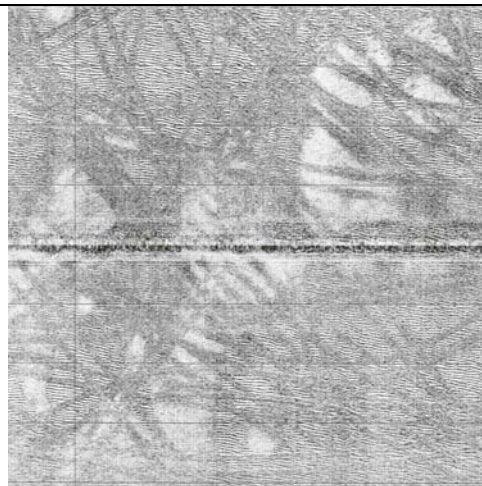
Ces constats reposent sur de multiples observations acquises dans le cadre de divers travaux halieutiques et environnementaux menés par l'Ifremer dans cette baie.

Afin d'évaluer les volumes de crépidules récoltées et rejetées en opération de pêche à la coquille Saint-Jacques, une expérimentation fut menée le 20/01/2000 dans les conditions suivantes :

- embarquement d'observateurs sur 5 bateaux, parmi les 80 en pêche ce jour, dont 3 bateaux témoins dans l'ouest de la baie (parmi 30 recensés) et 2 dans l'est (50 recensés) ;
- 1h30 de pêche dans des zones dites "crépidulées", habituellement exploitées en fin de saison, en raison du surcroît de travail et de leur moindre rentabilité ;
- estimation par mesure étalon (cuvette de 35 kg) de la quantité de crépidules remontées à bord puis rejetées, le rejet s'effectuant au fur et à mesure du tri réalisé entre deux traicts.



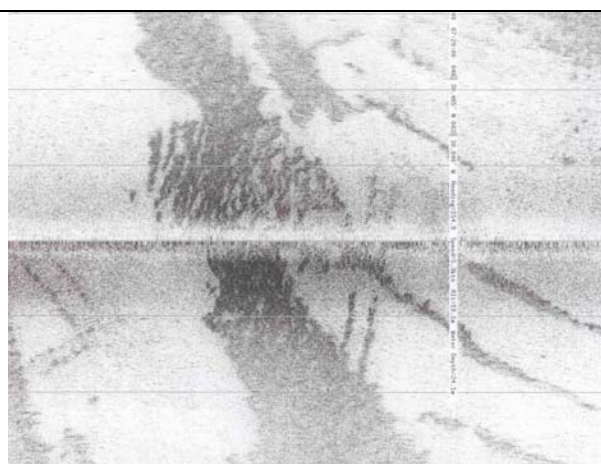
Drague à coquille Saint-Jaques



Traces de dragues



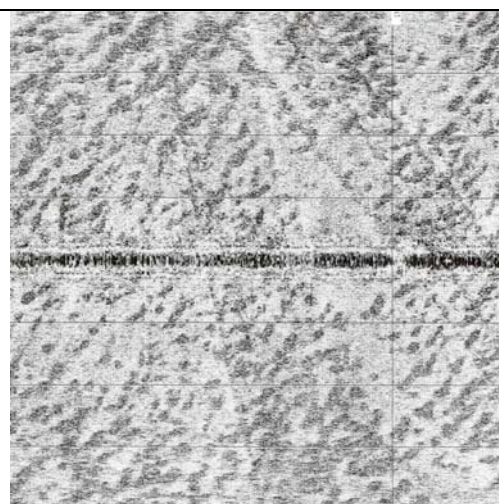
Drague à praire



Passage de dragues sur une zone colonisée par la crépidule. Illustration de la colonisation des sillons par la crépidule.



Chalut de fond



Traces de chalutages (panneaux) sur fond à crépidules

Figure 6 : Illustrations des engins de pêche traînants et de leurs actions sur les fonds, enregistrées sur des images sonar (la distance entre 2 lignes horizontales contigües est de 25 m).

Résultats de cette observation ponctuelle :

- dans l'ouest de la baie (La Mauve), une moyenne de 9 traicts de 8 mn a conduit à récolter par bateau 2400 kg de crépidules et 700 kg de coquilles Saint-Jacques commercialisables ;
- dans l'est (Verdelet), la récolte par bateau a été de 700 kg de crépidules et 390 kg de coquilles, pour 5 traicts de 15 mn en moyenne.

Il convient de mentionner que dans les deux secteurs, et notamment à l'est, les opérations ont été menées sur des fonds non complètement saturés de crépidules, sans quoi les récoltes de coquilles auraient été très sensiblement inférieures.

Sur la base de ces quelques relevés, une extrapolation à l'ensemble de la flotille opérationnelle ce jour là, conduit à une quantité de crépidules pêchées, puis rejetées, de 107 tonnes au total et une récolte de coquilles de 21 tonnes. A noter cependant que, dans le tonnage de crépidules sont comptabilisés les supports et la faune associée. Les conditions "chronométrées" de pêche ne permettaient d'examiner plus amplement la part relative des différentes composantes de ces rejets.

Ces données ponctuelles ne sauraient servir de base à une extrapolation étendue à l'ensemble de la saison de pêche coquillière car, il s'agissait bien, ce jour là, d'intervenir dans des zones "contaminées" qui ne sont pas prioritairement exploitées.

Certains secteurs fortement colonisés sont d'ailleurs aujourd'hui délaissés, car peu rentables. L'effort de pêche ne diminuant pas pour autant, cela signifie que cet effort, et donc les effets cités précédemment, se reportent sur des superficies de plus en plus restreintes.

4. Paramètres de dynamique de population

L'étude de dynamique de population a consisté à acquérir certains des paramètres biologiques nécessaires à la modélisation mathématique de cette dynamique (cf. chapitre 5). Ils reposent sur des mesures effectuées mensuellement sur un site témoin de la baie, entre février 1998 et mars 1999, et sur une analyse de la variabilité spatiale du recrutement à deux périodes (janvier et octobre 1999). Les résultats de cette étude ont fait l'objet d'un rapport Ifremer (Blanchard et al., 2001) dont sont extraits les résultats présentés ci-après, certains sous une forme synthétique.

4.1. Matériel et Méthodes

4.1.1. Site d'étude

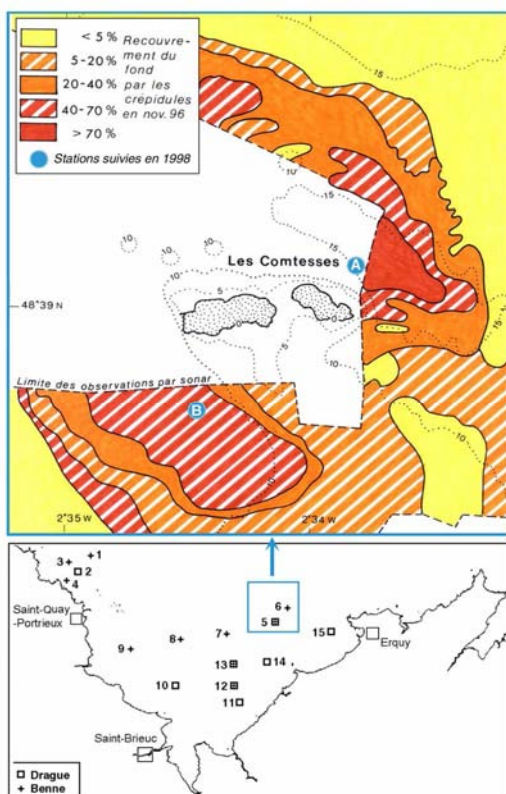
Le choix de la zone d'étude pour le suivi mensuel de la population de crépidules durant le cycle annuel s'est porté sur le site des Comtesses, dans le secteur oriental de la baie (Figure 7).

La profondeur moyenne est de l'ordre de 10 m dans cette zone où les fonds sont constitués de sables fins à moyens bioclastiques, plus ou moins envasés, avec quelques placages de maërl (Houlgatte et Hamon, 1992).

Halary et al. (1994) notent, au nord des Comtesses, une évolution sensible du recouvrement des fonds par la crépidule entre 1989 et 1992 ; celui-ci évolue de 30 à 80 % en même temps que s'étend la colonisation.

Les données sonar acquises par l'Ifremer en 1990, 1992/93 et 1996 dans ce secteur confirment et précisent cette évolution (Houlgatte, 1997). La répartition de la crépidule est spatialement très inégale, les plus forts pourcentages de recouvrement (supérieurs à 70%) se situant dans les dépressions et en appui des platiers rocheux.

Deux stations offrant des densités variables de crépidules, ont fait l'objet du suivi mensuel :



Station A : au nord des Comtesses (48° 39' 19 / 02° 33' 76), la plus anciennement colonisée

- recouvrement des fonds par la crépidule supérieur à 70 %

- sable moyen envasé

Station B : au sud des Comtesses (48° 38' 79 / 02° 34' 55)

- recouvrement compris entre 40 et 70 %

- sable moyen plus ou moins envasé

Figure 7 : Carte de localisation des stations (A et B) échantillonnées mensuellement aux Comtesses de février 1998 à mars 1999 et des stations (1 à 15) échantillonnées en janvier et octobre 1999 (A = 6, B = 5)

Afin de rendre compte des éventuelles fluctuations spatiales du recrutement de la crépidule dans la baie, 15 stations (Figure 7) ont été échantillonnées en janvier et octobre 1999. Leur répartition résulte d'un compromis visant à couvrir l'aire de distribution de l'espèce dans la baie, en échantillonnant des zones de densité variable et plus ou moins anciennement colonisées.

4.1.2. Récolte des échantillons

Aux Comtesses 12 sorties mensuelles ont été réalisées de février 1998 à mars 1999 (excepté en octobre 98, pour cause de mauvaises conditions météorologiques). A chacune des deux stations, les crépidules sont récoltées en plongée sur deux quadrats (0.25 m²) et congelées (maintien de la structure des chaînes) pour être analysées ultérieurement.

En ce qui concerne l'analyse spatiale du recrutement sur l'ensemble de la baie (15 stations), les prélèvements ont été effectués à la benne "Hamon" (0.25 m²) ou à la drague à bivalves. Lors de la mission de janvier 1999 (N/O Côtes de la Manche), seule la benne a été mise en oeuvre pour récupérer un nombre suffisant de chaînes pour l'examen. En octobre 1999 (N/O Thalia), des améliorations furent apportées à l'échantillonnage par une reconnaissance vidéo préalable permettant d'apprécier le taux de recouvrement du fond par les crépidules et d'utiliser l'engin de prélèvement approprié : la benne dans le cas de fortes densités (minimum de 3 prélèvements) ou la drague, lorsque les crépidules étaient très dispersées.

4.1.3. Analyse des échantillons mensuels

Un sous-échantillon de 200 individus, issu de l'un des prélèvements réalisés mensuellement à chacune des deux stations, est analysé comme suit : structure des chaînes, mesures de longueur et de poids individuel, différenciation sexuelle et examen du stade de maturité, dénombrement des stries de croissance et taille aux anneaux. Les mesures de longueur pour l'analyse de la croissance portent sur l'ensemble des individus de l'échantillon.

4.1.3.1. Paramètres de reproduction

Les crépidules sont différenciées sexuellement, selon les critères de Le Gall (1980), et rapportées à l'une des 8 catégories définies ci-après (Tableau 2).

Stade sexuel	Description
0	juvénile immature : sexe indéterminé
1	mâle immature : pénis incolore, n'atteignant pas le bord de la coquille
2	mâle mature : pénis (noir) atteignant au moins le bord de la coquille, gonade pleine (rouge)
3	hermaphrodite : les organes génitaux des deux sexes sont visibles simultanément
4	femelle immature : vagin visible, gonade indifférenciée
5	femelle mature : présence d'oeufs dans la gonade
6	femelle portant des oeufs pondus, à l'intérieur de la chambre inhalante
7	femelle vide : gonade différenciée mais vide

Tableau 2 : Classification et description des stades sexuels.

Les pourcentages relatifs de ces stades permettent d'observer l'évolution de la sexualité et de la maturation sexuelle.

Une observation plus détaillée a permis d'analyser l'évolution annuelle de la fécondité des femelles et de la maturation des pontes. Les oeufs sont contenus dans des sacs ovigères (oothèques), retenus par un pédoncule commun, lesquels ont été dénombrés pour chacune des femelles ovigères. Une ponte est définie comme étant mature lorsque les œufs contenus dans les sacs ovigères sont "visuellement différenciés", de couleur brune, et lorsque les sacs sont sur le point de se déchirer pour permettre l'émission des larves dans l'eau.

4.1.3.2. Paramètres de croissance

Croissance linéaire

La longueur de la coquille peut être mesurée selon son plus grand axe ; il s'agit alors de la longueur droite (Ld). L'animal étant enroulé sur deux plans (Coum, 1979) et sa longueur droite dépendant de la taille de son support, deux individus de même âge peuvent avoir une longueur droite très différente. Nous lui avons préféré la mesure de la longueur curviligne (Lc), établie selon l'axe d'enroulement de la coquille, de l'umbo au bord de l'ouverture, et qui est l'axe de plus forte croissance. C'est la mesure retenue par Le Gall (1980) et Deslous-Paoli (1985). Les mesures ont été réalisées avec une précision millimétrique.

La mesure de longueur permet d'établir mensuellement les histogrammes de fréquences de taille. Une analyse de progression modale, par la méthode de Bhattacharya (1967), est appliquée sur les premières cohortes. L'analyse est réalisée sur les 50 premières classes de taille, imposées par les limites du logiciel FAO-ICLARM utilisé.

Analyse des stries de croissance

Lecture des stries superficielles : Comme chez la plupart des mollusques (Le Gall, 1980), la crépidule marque des stries de ralentissement de croissance hivernale, visibles sur la coquille. Cependant, ces stries se confondent fréquemment avec des stries accidentelles attribuées à des variations des conditions de milieu ou à un stress physiologique (maturation sexuelle, ponte...). Une certaine habitude est nécessaire pour distinguer les stries hivernales qui permettent d'âger les individus. La validation des stries superficielles majeures, comme étant des stries hivernales, a été faite antérieurement par des mesures isotopiques dans la coquille (Blanchard et Vergnaud-Grazzini, 1995).

La longueur aux anneaux de croissance est également mesurée pour chaque individu analysé, selon la ligne de plus grande croissance. Nous avons appelé "marge" la distance entre la dernière strie hivernale visible et le bord de la coquille. L'évolution observée de cette distance, au cours de l'année, donne une bonne indication de la vitesse de croissance et de l'intervalle de temps, par rapport à la date de formation de la strie hivernale.

Mesures pondérales

Sur les sous-échantillons mensuels de 200 individus, diverses mesures pondérales individuelles sont effectuées :

- poids frais égoutté ;
- poids de coquille après séchage à l'étuve à 60° C pendant 24 heures ;
- poids de chair sans cendres, mesuré par différence entre le poids sec de chair (24 h à l'étuve à 60° C) et le poids de cendres obtenu après crémation (24 h au four à 450° C).

4.1.3.3. Production

La production est calculée selon deux méthodes :

La production P1, qui estime la quantité totale de matière organique produite par unité de surface dans un temps donné, est obtenue par la méthode d'Allen (1974) :

$$P1 = \sum_i N_i dW_i/dt.dt = \sum_i [(N_i W_i G_i)/(G_i - Z_i)] (e^{G_i - Z_i} - 1) \text{ en g de pssc/m}^2$$

N_i = effectif moyen annuel par cohorte

W_i = poids moyen annuel de chair individuel (g pssc) par cohorte

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

Z_i = coefficient instantané de mortalité = $\text{Log}(N_i/N_{i+1})$

La production P2 selon Boysen-Jensen (1919) est définie comme la quantité totale de matière concédée par la population à l'écosystème, et donc "éliminée" par les différentes cohortes pendant un intervalle de temps donné. Elle recouvre la mortalité et la prédation.

$$P2 = \sum_i [(N_i W_i Z_i) / (G_i - Z_i)] (e^{(G_i - Z_i)} - 1)$$

La biomasse dynamique B (g/m^2) de la population est l'intégrale de la différence entre la production brute et la production éliminée.

La productivité P/B peut être calculée à partir de P1, ou de P2. Le temps de renouvellement correspond à l'inverse de la productivité, c'est à dire à B/P ; c'est le temps que met la population pour renouveler entièrement sa biomasse.

4.1.4. Analyse spatiale du recrutement

Les échantillons des campagnes de janvier et d'octobre 1999, récoltés au niveau des 15 stations, ont fait l'objet d'un examen de la structure des chaînes et la mesure de la longueur curviligne a permis d'établir les histogrammes de fréquence de taille.

4.2. Résultats

4.2.1. Densités - Biomasses

La densité moyenne de crépidules à la station A, colonisée à plus de 70 %, est de 2795 (+/- 917) ind./m² avec un maximum observé de 3800. La station B, avec un recouvrement de 40 à 70 %, présente des densités plus faibles avec une moyenne de 858 (+/- 534) ind./m² et un maximum de 1780.

Les densités observées à la station A sont relativement élevées et correspondent à des valeurs généralement rencontrées dans la partie occidentale de la baie, plus anciennement et densément colonisée que la partie orientale (Hamon et Blanchard, 1994). Il convient de préciser que les prélèvements en plongée donnent des valeurs généralement supérieures à celles obtenues à la benne en raison d'une meilleure efficacité.

La biomasse (poids frais de chair + coquille), obtenue après séparation des supports, est en moyenne de 13,9 (+/- 5,4) kg/m² en station A ; les supports, constitués en majorité de tests de crépidules, représentent en moyenne 7,7 kg/m². En station B, la biomasse moyenne est de 6 (+/- 3) kg/m² et les supports représentent 1,6 kg/m².

4.2.2. Reproduction

4.2.2.1. Sex-ratio

Le sex-ratio est favorable aux mâles. On compte en moyenne, au cours de l'année, environ 60 % de mâles (62 et 55 %, respectivement aux stations A et B) pour environ 30 % de femelles (29 et 33 %) ; les hermaphrodites représentent en moyenne 10 % (9 et 12 %).

4.2.2.2. Structure des chaînes et répartition sexuelle

L'examen de la composition des chaînes des prélèvements d'avril, mai et juin 98, révèle qu'elle est comparable dans les deux stations (Figure 8). Les chaînes primaires sont constituées majoritairement de 4 individus (2 mâles, 1 hermaphrodite et 1 femelle) et le maximum est de 10 individus. Des chaînes secondaires se greffent sur les chaînes principales ; elles sont constituées de 5 individus au maximum, et le plus fréquemment de 2.

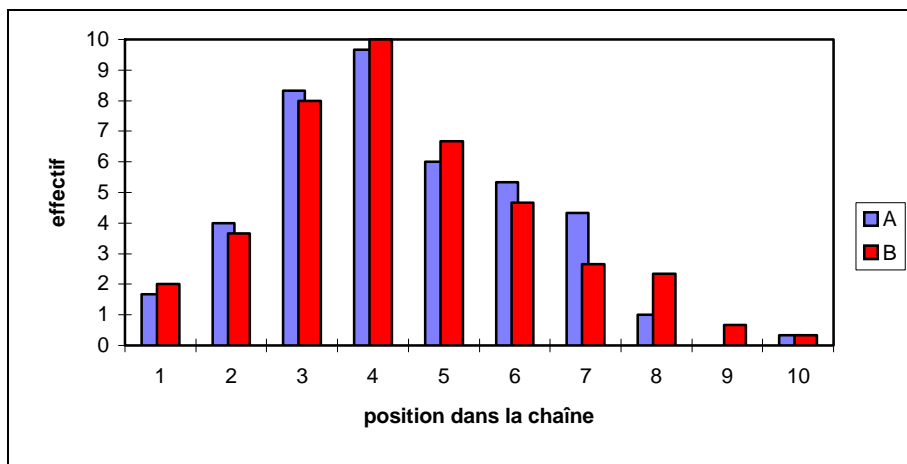


Figure 8 : Nombre d'individus dans les chaînes primaires aux deux stations (avril-mai-juin 98)

L'analyse de la répartition des catégories sexuelles en fonction de leur position dans la chaîne a été réalisée, à titre d'exemple, pour le prélèvement de mai 98 à la station A (Figure 9). Les femelles sont pour les trois-quarts en position 1 (base de la chaîne), et pour l'autre quart en position 2.

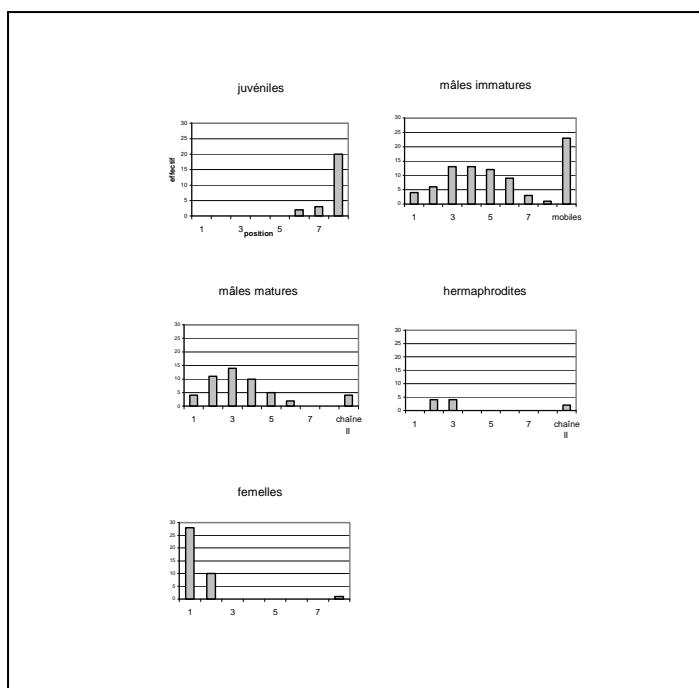


Figure 9 : Position des différentes catégories sexuelles dans la chaîne en mai.

4.2.2.3. Maturité sexuelle - Fécondité

Taille de première maturité

La distinction des caractères mâles est aisée à partir d'une longueur curviligne de 15 mm environ ; celle des caractères femelles apparaît possible à partir d'une taille d'environ 30 mm, confirmant ainsi les observations de Le Gall (1980) qui signale une taille minimale (Lc) de 25 à 30 mm pour les femelles. La plus petite femelle ovigère observée mesurait 35 mm.

Répartition en taille des catégories sexuelles

La Figure 10 rend compte de la distribution des différentes catégories sexuelles en station A, à trois périodes du cycle (avril, juin et août 98).

La taille des femelles ovigères est essentiellement comprise entre 50 et 100 mm en avril et juin, montrant ainsi que différentes cohortes participent aux pontes. En août, l'effectif des femelles ovigères est déjà plus faible et composé de femelles plus âgées (70-90 mm).

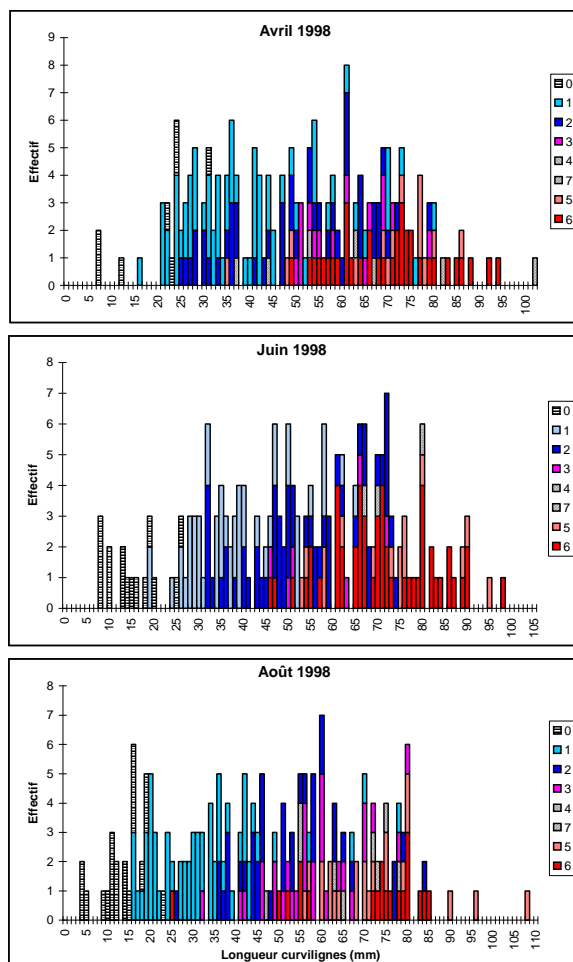


Figure 10 : Répartition des divers stades sexuels, en fonction de la longueur curviligne, à trois périodes (avril, juin et août 98) : 0 immatures, 1-2 mâles, 3 hermaphrodites, 4-7 femelles vides, 5 femelles matures, 6 femelles gravides.

Cycle de maturité

Le pourcentage de mâles matures (stade 2), reste relativement élevé au cours de la période d'observation ; il fluctue autour de 30 % de la population et un fléchissement est observé en fin d'été.

L'évolution sexuelle des femelles (station A) est représentée Figure 11. On note que le pourcentage de femelles incubantes (stade 6) croît rapidement jusqu'en mai (90 % des femelles). Ce pourcentage diminue légèrement jusqu'en juillet puis décroît régulièrement pour s'annuler en hiver.

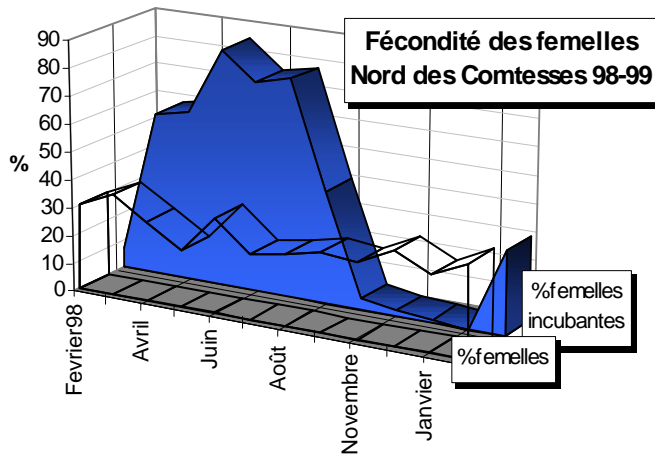


Figure 11 : Suivi de la fécondité des femelles en station A, de février 98 à mars 99.

La période de ponte est très étalée, de la fin février à la mi novembre (Figure 12) avec un pic maximal en avril-mai. Ceci laisse supposer que le maximum de larves émises dans la colonne d'eau se situe au mois de juin. Les larves trochophores ont une vie pélagique d'une durée de trois semaines à un mois, suivant la température du milieu, avant de sédimenter sur le fond (Le Gall, 1980).

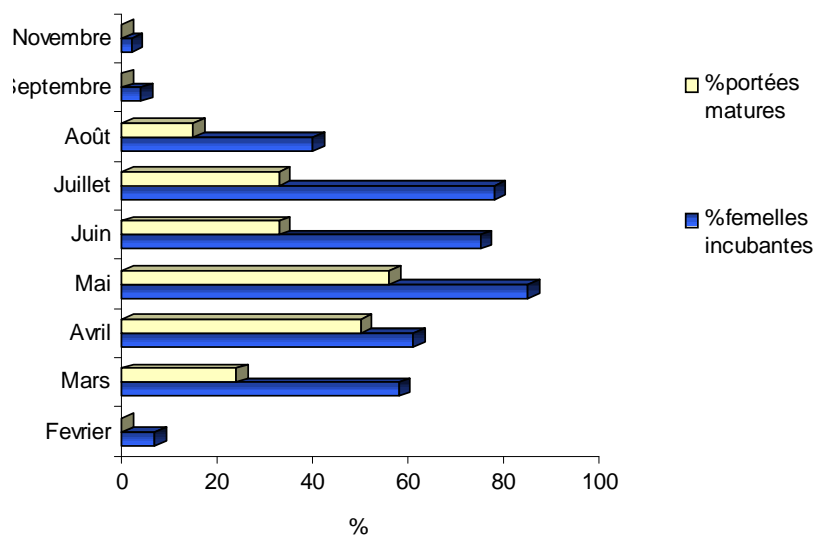


Figure 12 : Evolution des pontes en station A, de février à novembre 98.

Fécondité

Le nombre de sacs ovigères par femelle et le nombre d'oeufs par sac rendent compte de la fécondité. Tableau 3, sont reportés les nombres moyens d'oothèques par femelle ovigère pour les échantillons de mai, juin et juillet 98, période pendant laquelle les pontes sont maximales ; les valeurs inférieures à 10, signe d'une ponte partielle, ne sont pas prises en compte. Il apparaît que la moyenne est de 40 oothèques par femelle.

Date	Mai 98		Juin 98		Juillet 98	
Station	A	B	A	B	A	B
Nb femelles	34	59	52	40	36	58
Nb de sacs	39 ±15	52 ±14	37 ±14	35 ±16	38 ±12	42 ±13

Tableau 3 : Nombre moyen d'oothèques en mai juin et juillet 98.

Un examen du nombre de sacs ovigères effectué sur les femelles ovigères de février à avril 1998 montre (Figure 13) que la majorité des femelles participant aux pontes ont un âge supérieur à 3 ans (une seule femelle ovigère de 2 ans) et que le nombre de sacs ne varie pas de manière significative avec l'âge.

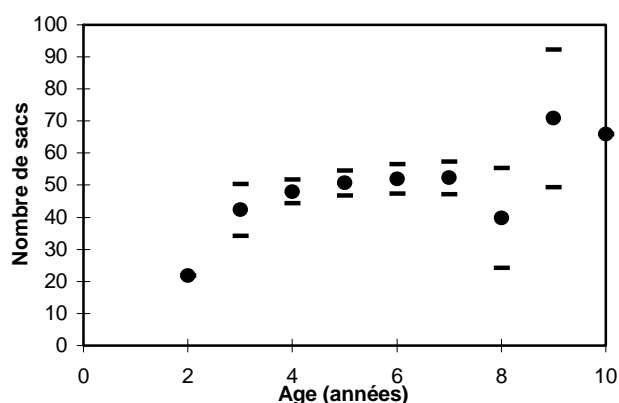


Figure 13 : Moyennes et intervalles de confiance, du nombre de sacs ovigères en fonction de l'âge (février-mars-avril 98, stations A et B).

Fertilité de la population

Les données de la littérature (Le Gall, 1980 ; Bureau, 1998), mentionnent un nombre moyen d'oeufs par femelle d'environ 13 000. En se référant à la densité mensuelle par unité de surface, la fertilité moyenne de la population a pu être calculée. Les Tableau 4 donne les résultats du calcul de production théorique d'oeufs pour la station A. (N = densité de la population, n = densité des femelles au stade 6 et ω = nombre d'oeufs).

Date	Fev. 98	Mars	Avr.	Mai	Juin	Juil.	Août	Sep.	Nov.	Déc.	Janv. 99	Mars
% St A	0.5	19.4	18.5	17.4	26	17.4	9.90	1	0.50	0	0	9.45
N/m ²	2864	3056	3800	1584	3808	3808	3424	1424	1836	2280	2056	3596
n/m ²	14	593	703	276	990	663	339	14	9	0	0	340
ω /m ²	0.2	7.7	9.1	3.6	12.8	8.6	4.4	0.2	0.1	0	0	4.4

Tableau 4 : Production mensuelle d'oeufs (en millions) par mètre carré (station A).

La production théorique d'oeufs produits annuellement par m² est ainsi évaluée à 51 millions.

4.2.2.4. Variabilité spatiale du recrutement

Les histogrammes de fréquence de taille effectués sur les échantillons issus des 15 stations, pour les deux périodes étudiées (janvier et octobre 1999), révèlent une variation spatiale dans les recrutements 1998 et 1999 (Blanchard et al., 2001). Dans les deux cas un meilleur recrutement est observé au niveau des stations pas ou faiblement envasées par rapport aux stations envasées, voire très envasées, situées pour l'essentiel dans l'ouest de la baie. On peut ainsi émettre l'hypothèse que l'envasement constitue un facteur défavorable à la fixation des larves et/ou provoque une forte mortalité des recrues.

Cependant, d'autres facteurs peuvent expliquer ces variations spatiales de recrutement : la dispersion non homogène des larves à l'échelle de la baie, mais également la compétition entre espèces d'invertébrés benthiques. Haubois (1999) analyse l'influence de la faune fixée sur les crépidules, notamment de l'annélide serpulidé *Pomatoceros triqueter*, surtout présent dans le secteur oriental de la baie, à proximité des zones rocheuses. Son recrutement estival est concomitant avec celui de la crépidule et une compétition spatiale existe entre les deux espèces. Dans le cas de chaînes fortement colonisées par *Pomatoceros* (70-80% de recouvrement), les recrues de crépidules se logent dans les espaces libres entre les tubes calcaires de *Pomatoceros*, ce qui semble favoriser la formation de chaînes secondaires.

4.2.3. Croissance

4.2.3.1. Relations allométriques

Les diverses mesures effectuées mensuellement en station A (poids de chair, poids de coquille sèche, longueur droite (Ld) et curviligne (Lc), comptage et mesure des stries de croissance) ont permis de calculer les relations allométriques entre différents paramètres mesurés (Tableau 5).

Paramètres	Relations	R ²	Effectif
Longueur (mm)			
Longueur courbe (Lc)	$Lc = 0,6877 Ld^{1,2396}$	0,97	600
Longueur droite (Ld)	$Ld = 1,4649 Lc^{0,7862}$	0,97	600
Poids (g)			
Poids sec (ps) de coquille	$W_c = 0,0001 Lc^{2,5341}$	0,95	1000
Poids total frais égoutté	$W_t = 0,0002 Lc^{2,4355}$	0,96	400
" "	$W_t = 0,1306 A^2 + 1,2703A$	0,82	400
Poids de chair (pssc)	$W_{pssc} = 2 \cdot 10^{-5} Lc^{2,1738}$	0,87	1000
Poids de chair (pssc)	$W_{pssc} = 0,0857 W_t$	0,77	400
Poids sec de chair (ps)	$W_s = 1,606 W_{pssc}$	0,96	600
Age (année)			
	$A = 0,5983 W_c + 1,1084$	0,83	1000
	$A = 0,0006 Lc^2 + 0,0237 Lc$	0,88	1000

Tableau 5 : Relations allométriques établies en station A.

4.2.3.2. Croissance linéaire

Taux de croissance

La Figure 14 présente les résultats des mesures de l'accroissement de la marge (Δl), pour les individus ayant au moins une strie (cohorte 0 non prise en compte). Mars est le mois de référence ($\Delta l = 0$). On observe que les animaux d'une strie présentent l'accroissement le plus rapide (1,7 mm/mois en moyenne), celui des autres classes étant plus faible, jusqu'à apparaître comme quasi-nul pour les 8-9 ans.

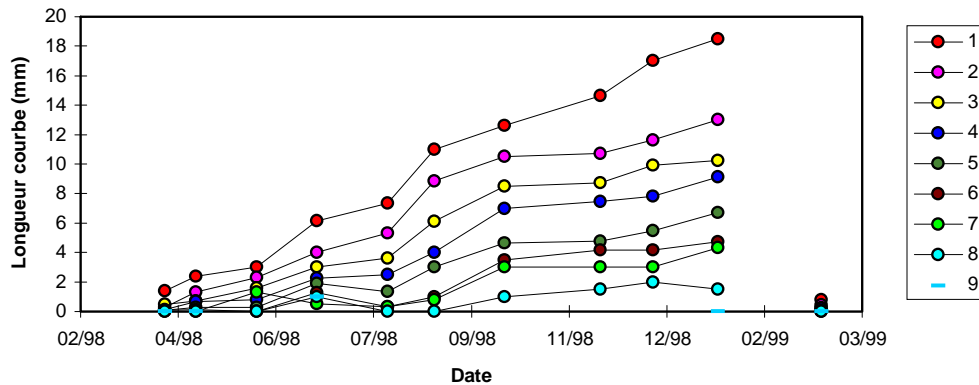


Figure 14 : Croissance de la marge (mm) pour les différentes cohortes (#0) en station A.

Structure en taille des cohortes annuelles

A partir des mesures de longueur (L_c) et de l'âge individuels, les histogrammes de fréquence de taille en fonction de l'âge ont pu être établis mensuellement au cours du cycle d'étude. La Figure 15 présente les résultats obtenus à la station A.

Les valeurs moyennes des modes correspondants sont alors calculés pour construire la courbe de croissance (Figure 16).

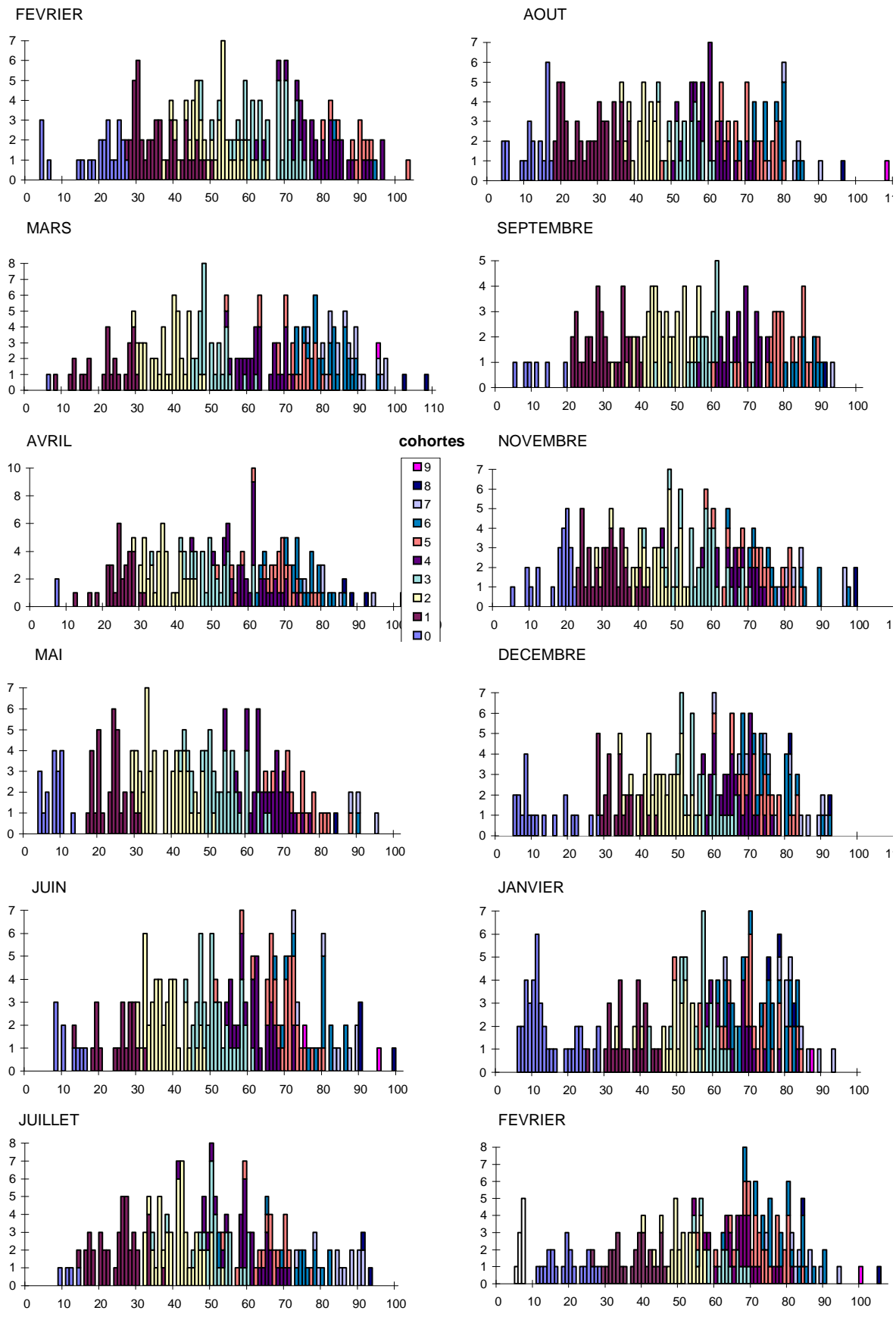


Figure 15 : Histogrammes mensuels de fréquence (%) de taille (Lc en mm), de février 98 à février 99 (StA). Identification des cohortes par lecture des stries.

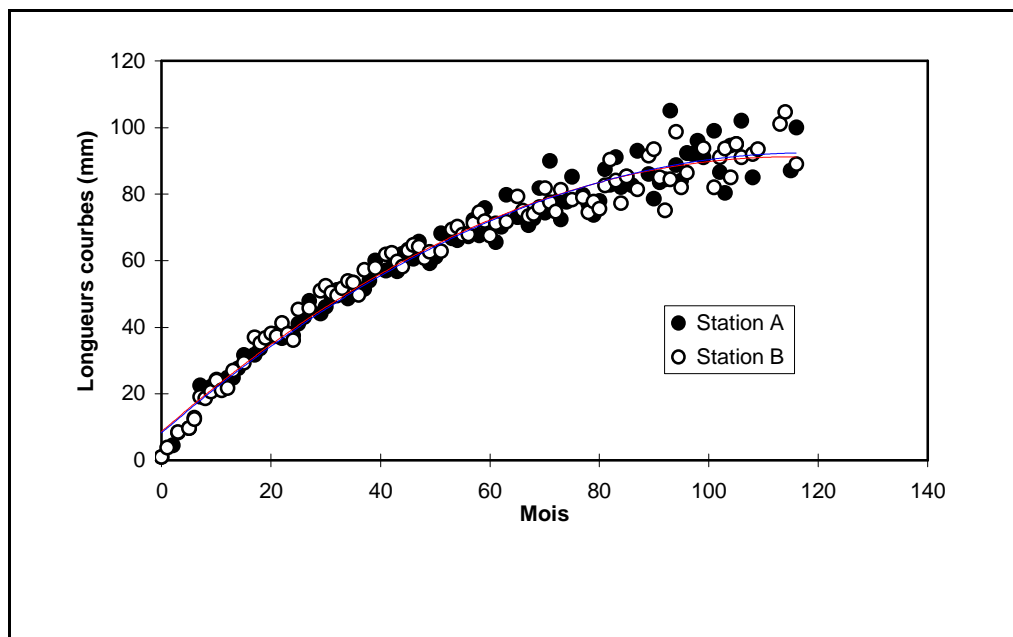


Figure 16 : Courbes de croissance de *Crepidula fornicata*.

Equation de la croissance

Ces valeurs de longueur sont utilisées pour déterminer les paramètres de croissance, d'après l'équation de Von Bertalanffy : $L = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$, avec L (mm) = longueur courbe au temps t exprimé en année et L_{∞} = longueur asymptotique ; k est le coefficient de croissance. La densité maximale de recrutement étant estival, t_0 est fixé arbitrairement au 1^{er} Juin. Les résultats révèlent des valeurs comparables entre les deux stations.

		L_{∞} (mm)	k
Station A N = 99	Estimateur Intervalle	103,76 99,12 - 108,39	0,24 0,22 - 0,26
Station B N = 92	Estimateur Intervalle	100,19 96,54 - 103,84	0,26 0,24 - 0,28

Le paramètre de croissance $\bar{\omega}$ (en mm), égal au produit $k \times L_{\infty}$ (La Barraque, 1999) est ici égal à 24,79 et 26,85 mm.

La relation âge/longueur curviligne est calculée annuellement (Tableau 6)

Age (année)	St.A	St.B
0,5	8.7	8.8
1	16.9	17.2
1,5	24.8	25.1
2	32.2	32.6
3	45.7	46.2
4	57.5	58.0
5	67.6	68.0
6	75.9	76.2
7	82.6	83.7
8	87.5	87.3
9	90.7	90.1
10	92.2	91.1

Tableau 6 : Longueurs curvilignes moyennes (mm) calculées par âge.

A noter qu'aucun individu ayant plus de 10 stries hivernales n'a été récolté, ce qui laisse supposer que la durée de vie n'est guère supérieure à cet âge.

4.2.4. Production

Seuls sont rapportés les conclusions des calculs établis par Blanchard et al. (2001) à partir des résultats de densité et de biomasse par cohorte (station A).

La production brute P1 annuelle calculée, somme des productions de chaque cohorte, est égale à 127,74 g pssc/m²/an (la somme des productions annuelles "éliminées" P2 est égale à 127,38 g pssc/m²/an).

La biomasse calculée B, égale à la somme des produits de la densité moyenne annuelle par m² des individus dans chaque cohorte (Ni) et de la biomasse individuelle moyenne (Wi) est de 420,58 g pssc/m².

La productivité P/B (ou turn-over), qui traduit la vitesse de renouvellement de la biomasse de la population est de 0,30. Ce résultat montre qu'un tiers environ de la biomasse est renouvelé annuellement.

Les résultats de cette étude de dynamique de population n'ont pas montré de différences significatives entre les deux stations, au sein d'une même zone témoin, différenciées par leur niveau de colonisation. Ils confirment, pour une large part, les résultats de travaux similaires menés sur des populations littorales de la Manche et de l'Atlantique, notamment ceux de Coum (1979) en rade de Brest, Deslou-Paoli (1985) en baie de Marennes-Oléron ou La Barraque (1999) dans le Bassin d'Arcachon, complétés aujourd'hui par les actions des autres partenaires de ce projet.

5. Modélisation de la dynamique de population

5.1. Principe du modèle

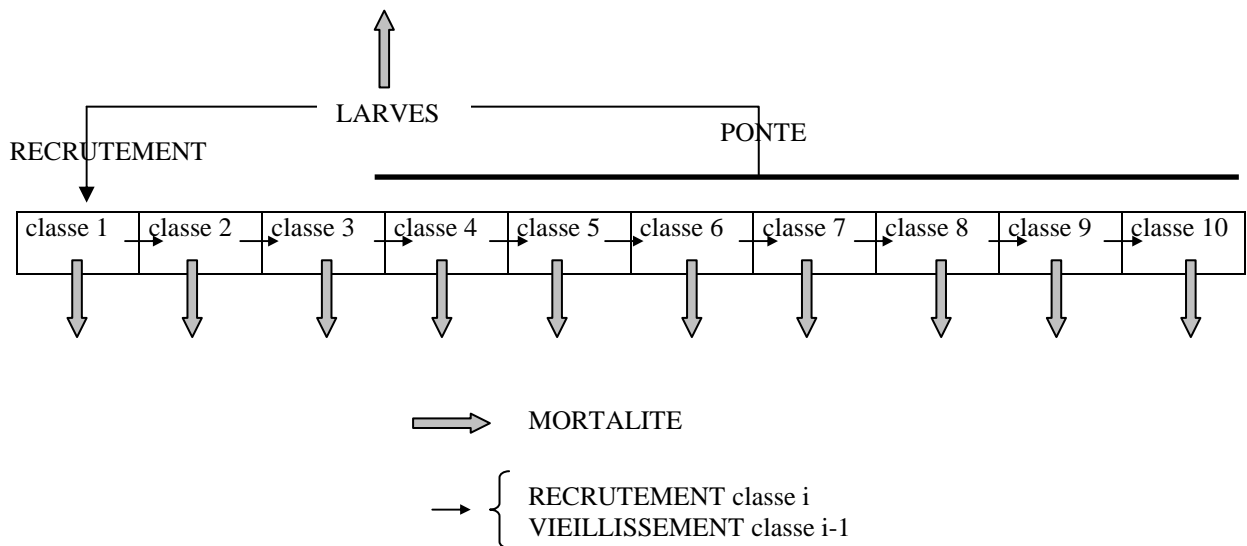
Dans une première étape, un modèle simulant l'évolution temporelle de la distribution en âge, et donc en taille et/ou en poids grâce aux relations d'allométrie, est développé. Il s'inspire de celui développé par Loizeau *et al.* (2001) pour le Bar.

La population est divisée en 10 classes d'âge. La classe 1 regroupe les individus dont l'âge est compris entre 0 et 1 an, la classe d'âge 2, les individus compris entre 1 et 2 ans, ...

Le nombre d'individus au sein d'une classe d'âge est directement dépendant de plusieurs processus pris en compte dans le modèle :

- la ponte qui correspond à l'émission des larves par les adultes femelles d'âge supérieur ou égal à 4 ans,
- le "recrutement" correspondant à l'arrivée d'individus dans une classe d'âge. On peut distinguer la fixation des larves pélagiques pour les individus de la classe 1 et le gain d'individus provenant de la classe inférieure pour les autres classes,
- le "vieillissement" qui est le passage d'individus dans la classe supérieure à la date anniversaire,
- la mortalité (perte d'individus) naturelle et par prédation.

Ce modèle peut être illustré par le schéma conceptuel ci-dessous.



5.2. Formulation des processus

5.2.1. La ponte.

Dans cette première version du modèle, une seule période de ponte est considérée au début de l'été et son étalement dans le temps est estimé à partir d'une courbe de Gauss.

Ainsi, le nombre de larves émises par les individus de classe i (noeufs(i)) d'âge supérieur ou égal à 4 ans s'exprime sous la forme :

$$\text{noeufs}(i)=X(i)\times\text{noeufscrep}\times\text{pctcrepfem}\times\text{fg}(t)$$

$$\text{avec fg}(t)=\frac{\exp\left(\frac{-(t-\text{dateponte})^2}{2\sigma_p^2}\right)}{\sigma_p^2\times\sqrt{2\pi}}$$

où $X(i)$ = nombre d'individus de la classe i par m^2
 t = jours juliens
noeufscrep = nombre d'œufs pondus par individu
pctcrepfem = pourcentage de femelles ovigères
dateponte = date de ponte maximale (jours juliens)
 σ_p = écart type de la durée de ponte (jours)

La date de ponte (dateponte) est également la date de recrutement dans les classes d'âge supérieures à 1 an car elle correspond à la date anniversaire de ces individus.

5.2.2. Le recrutement

- Cas des larves

Les larves émises lors de la ponte vont être advectées et dispersées dans la masse d'eau. A la fin de leur vie larvaire, elles vont venir se fixer au fond sur un support (sur une coquille de crépidule en général) pour réaliser leur métamorphose et donner un jeune individu. Le recrutement des larves et donc la chute des larves sur le fond est prise en compte au moyen d'une courbe de Gauss avec un taux de chute maximum quand l'âge des larves atteint l'âge moyen de vie larvaire. La totalité des larves chute autour de cet âge moyen avec un écart type de l'ordre de quelques jours. Le taux de chute s'exprime par :

$$\text{tauxchute}=\frac{\exp\left(\frac{-(\text{agelarve}(t)-\text{agemoylarv})^2}{2\sigma_c^2}\right)}{\sigma_c^2\times\sqrt{2\pi}} \quad (\text{jours}^{-1})$$

où $\text{agelarve}(t)$ = âge moyen des larves à la date t (jours)
agemoylarv = âge moyen de vie larvaire (jours)
 σ_c = écart type de la vie larvaire (jours)

Afin d'éviter un dépôt et donc un recrutement dans des zones où l'hydrodynamique ne le permet pas, le taux de chute est nul si la vitesse du courant local est supérieure à une vitesse critique pour la chute.

- Cas des individus d'âge supérieur ou égal à 1 an

Dans ce cas, le recrutement correspond à l'arrivée d'individus de la classe précédente. Ce passage a lieu à la date anniversaire, qui coïncide avec la date de ponte et se fait selon une loi de Gauss identique à celle de la ponte. Le recrutement pour la classe i ($R(i)$) s'écrit alors :

$$R(i) = fg(t) \times \log(1000) \times X(i-1)$$

5.2.3. Le vieillissement

Le vieillissement de la classe i ($V(i)$), correspond au recrutement dans la classe $i+1$ et est donc représenté par la même fonction :

$$V(i) = fg(t) \times \log(1000) \times X(i)$$

5.2.4. La mortalité

On distingue la mortalité des larves ($mortlarv$) de celle des adultes de la classe i ($mortcrep(i)$). De plus, afin de pouvoir contrôler la densité de la population, la mortalité est considérée dépendante de celle ci sous la forme :

$$mortcrep(i) = mortcrep0(i) \times \exp(tmortdens \times nbretotind) \quad (\text{jours}^{-1})$$

où $mortcrep0(i)$ = taux de mortalité constant de la classe i (jours^{-1})
 $tmortdens$ = taux d'augmentation de la mortalité avec la densité
 $nbretotind$ = nombre total d'individus

La mortalité des larves ($mortlarv$ en jours^{-1}) est considérée constante.

5.2.5. Relations d'allométrie

Les relations d'allométrie permettent de relier la taille et/ou le poids des individus à l'âge et d'en déduire les répartitions en taille, en poids de la population et de calculer des biomasses totales. Les relations utilisées ont été obtenues sur des échantillons provenant de la baie de Saint Brieuc (Blanchard *et al.*, 2000).

La relation Longueur courbe (L_c)-âge est obtenue d'après l'équation de Von Bertalanffy :

$$L_c = L_\infty \times (1 - \exp(-k \times \text{age})) \quad (\text{mm})$$

avec $L_\infty = 103.76$ (mm) et $k = 0.24$

Le poids sec de chair (W_s) est alors relié à la longueur courbe par :

$$W_s = 3.21E-5 \times L_c^{2.1738} \quad (\text{g})$$

5.3. Equations d'évolution (hors advection-dispersion horizontale)

- Pour les larves :

$$\frac{dX_{larve}}{dt} = \frac{\sum_{i=4}^{10} \text{noeufs}(i)}{H} - (\text{tauxchute} + \text{mortlarv}) \times X_{larve}$$

où X_{larve} = nombre de larves par m^3
 H = Hauteur d'eau (m)

- Pour les individus adultes de classe d'âge 1 :

$$\frac{dX(1)}{dt} = \text{tauxchute} \times X_{\text{larve}} \times H - \text{mortcrep}(1) \times X(1) - V(1)$$

- Pour les individus adultes de classe d'âge i ($i > 1$) :

$$\frac{dX(i)}{dt} = R(i) - V(i) - \text{mortcrep}(i) \times X(i)$$

5.4. Résultats préliminaires

5.4.1. Paramètres du modèle

LARVES				
SYMBOLE	DEFINITION	UNITE	VALEUR	REFERENCE
noeufscrep	Nombre d'œufs pondus par individu	s.u.	13000	D'après Blanchard <i>et al.</i> , 2000
pctcrepfem	Pourcentage de femelles ovigères	%	35	D'après Blanchard <i>et al.</i> , 2000
dateponte	Moyenne de la date de ponte	Jours Julien	180	D'après Blanchard <i>et al.</i> , 2000
σ_p	Ecart type de la date de ponte	Jours	10	calibration
agemoylarv	Age moyen de vie larvaire au moment du recrutement	Jours	25	calibration
σ_c	Ecart type de l'âge larvaire au moment du recrutement	Jours	5	calibration
VitCritRecrut	Vitesse critique au dessus de laquelle le recrutement n'est plus possible	m.s ⁻¹	0.55	calibration
mortlarv	Taux de mortalité des larves	Jours ⁻¹	0.23	calibration

ADULTES				
SYMBOLE	DEFINITION	UNITE	VALEUR	REFERENCE
mortcrep0(i) ($i \leq 6$)	Taux de mortalité des crépidules d'âge ≤ 6 ans	Jours ⁻¹	0.0005	Blanchard <i>et al.</i> , 2000
mortcrep(i) ($i > 6$)	Taux de mortalité des crépidules d'âge > 6 ans	Jours ⁻¹	0.002	Blanchard <i>et al.</i> , 2000
tmortdens	Taux d'augmentation de la mortalité avec la densité	(ind. m ⁻²) ⁻¹	0.0003	calibration

5.4.2. Couplage avec un modèle hydraulique compartimental de la Manche

La modèle hydraulique compartimental de la Manche développé par Hoch (1995) est utilisé dans cette application et couplé avec le modèle crépidule. Dans ce modèle, la Manche est découpée en 71 compartiments (Figure 17) entre lesquels les flux d'eau sont déterminés par le logiciel ELISE (Ménèsquen, 1991) à partir de la circulation résiduelle de la Manche calculée par Salomon et Breton (1993). De plus, en chacun des compartiments, une valeur du courant moyen calculé pour une marée moyenne de coefficient 70 est disponible. Ce courant, éventuellement modulé par une variation théorique du coefficient de marée, permet de prendre en compte le critère de vitesse critique (VitCritRecrut) au dessus de laquelle le recrutement ne se fait plus.

L'utilisation de ce modèle permet d'effectuer des simulations rapides sur des durées très longues (plusieurs années voire plusieurs dizaines d'années) compatibles avec un modèle de dynamique de population tout en ayant un début de spatialisation. Il permet de tester différentes hypothèses et paramètres des équations et contribue à l'amélioration et à l'évolution du modèle de dynamique de population de la crépidule.

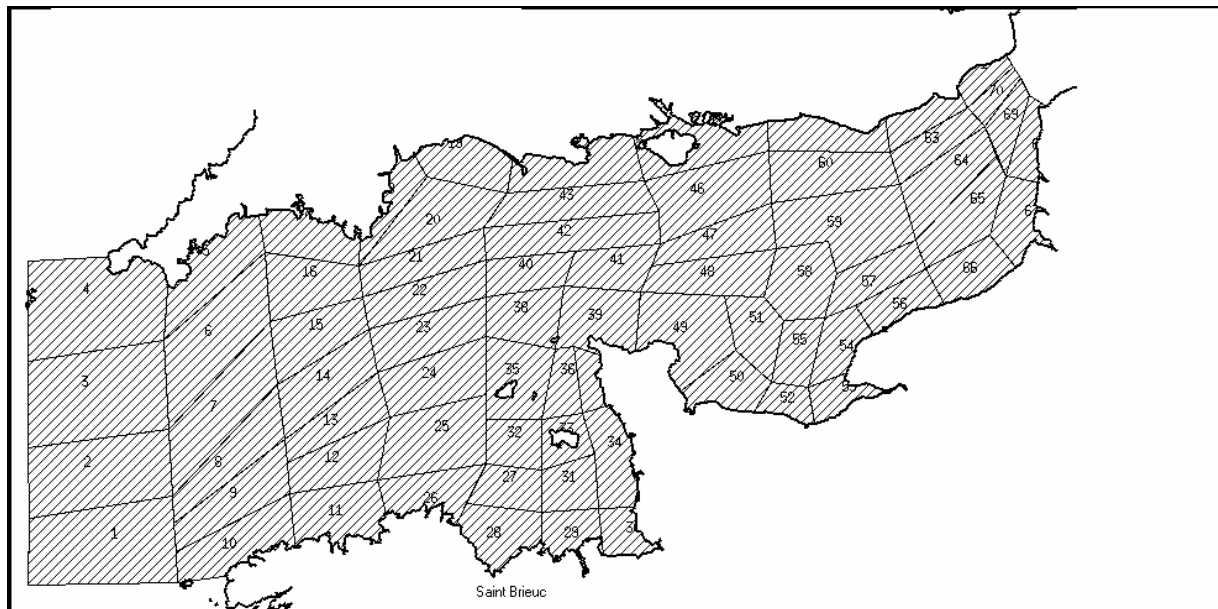


Figure 17 : Découpage de la Manche en 71 compartiments.

La condition initiale a consisté à placer un foyer de crépidules (1000 individus/m²) dans le compartiment contenant la baie de Saint Brieuc (Figure 18). La simulation a été effectuée sur 20 ans.

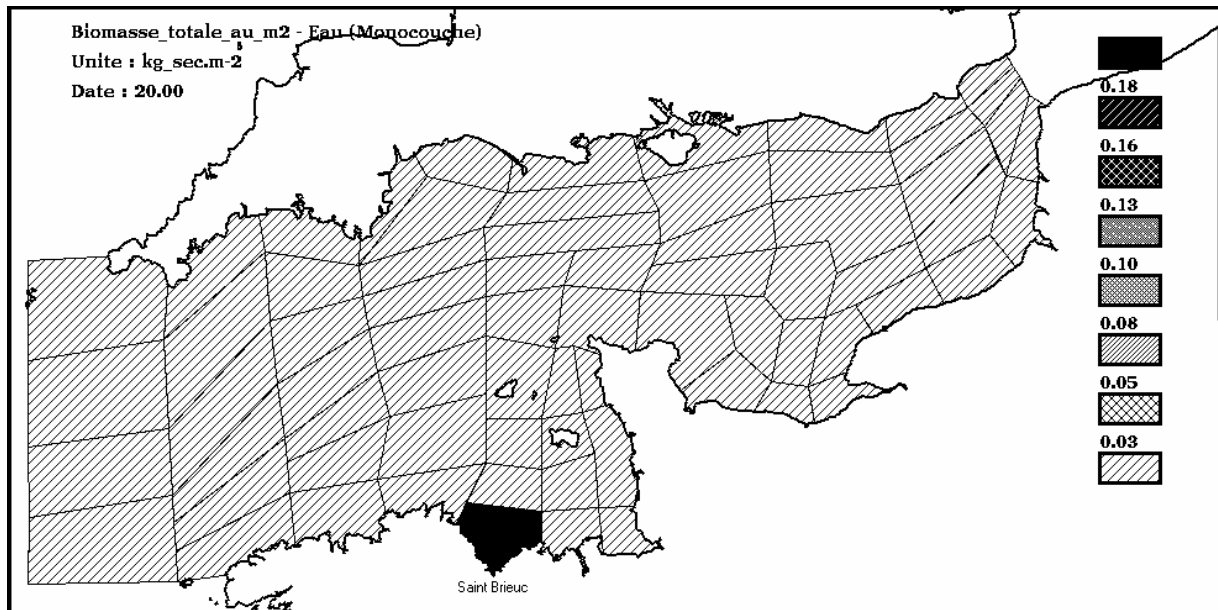


Figure 18 : Condition initiale de la répartition des crépidules ; Foyer dans la baie de Saint Brieuc.

La Figure 19 montre le résultat obtenu au bout de 17 ans.

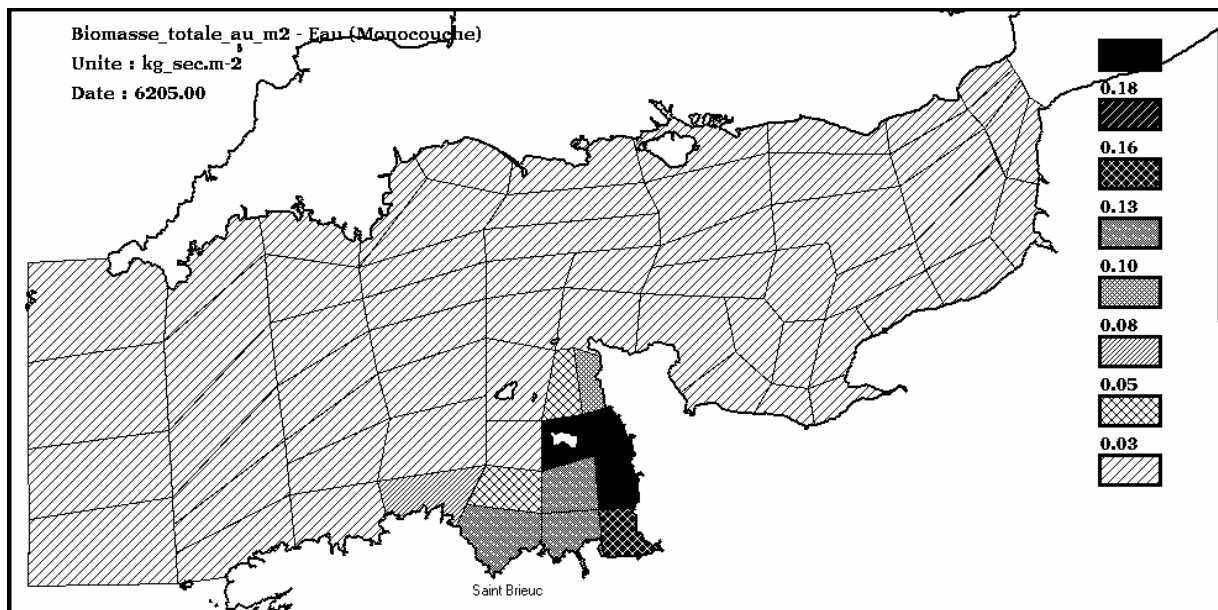


Figure 19 : Répartition de la biomasse totale de crépidules simulée au bout de 17 ans.

On note une extension de la crépidule à tout le Golfe normand-breton (GNB). Les zones où les densités sont les plus fortes se trouvent le long de la côte du Cotentin, autour de Jersey et dans la baie du Mont Saint Michel. Dans l'état actuel, le modèle est trop simple et non validé pour attacher beaucoup d'importance aux valeurs de biomasse calculées. Par contre il permet de simuler la présence de crépidules dans des zones où elles existent effectivement en quantité plus ou moins importante.

Dans cet exemple, la population dans le GNB se stabilise en une quinzaine d'années. La Figure 20 montre l'évolution du pourcentage relatif de chacune des classes d'âge dans le compartiment situé le long de la côte du Cotentin (compartiment 34, Figure 17).

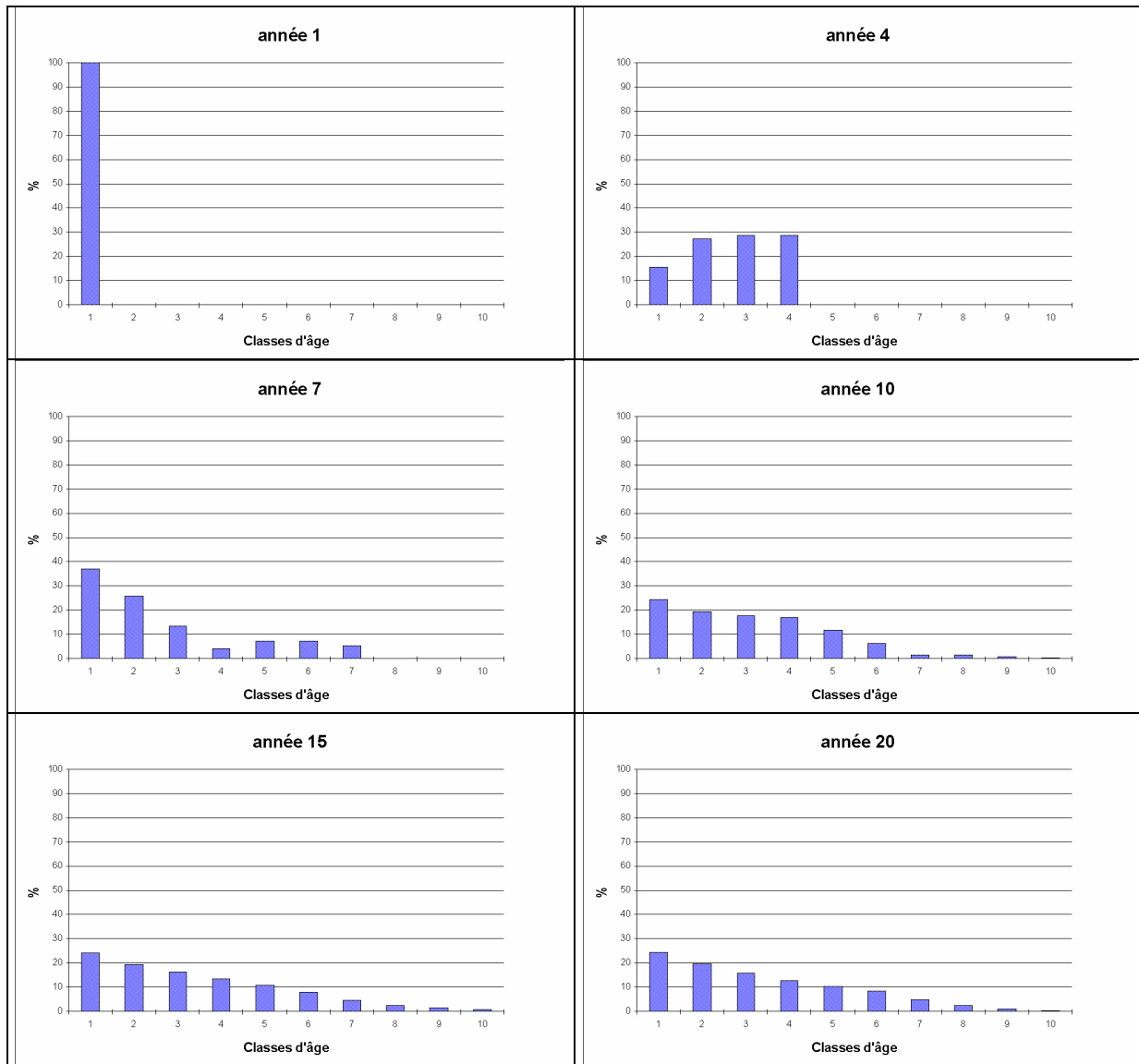


Figure 20 : Evolution simulée du pourcentage relatif de chacune des classes d'âge en boîte 34 sur 20 ans.

La première année, on observe naturellement 100% d'individus de la classe 1 correspondant au recrutement des juvéniles dans ce compartiment initialement vide. Jusqu'à l'année 10, une nouvelle classe d'âge supérieure apparaît chaque année, liée au processus de vieillissement de la population. Ensuite la population évolue peu pour se stabiliser autour de la quinzième année.

5.5. Evolution du modèle

5.5.1. Compartiment larvaire

L'évolution du modèle actuel conduit à considérer un découpage de la population larvaire en classes d'âge de 2 jours. La population larvaire est décrite par l'effectif présent dans chaque classe d'âge qui dépend, comme pour les individus benthiques, du recrutement, de la mortalité et du vieillissement. On ajoute un autre terme qui correspond à la sédimentation des larves sur le fond précédant leur recrutement. Le nouveau schéma conceptuel est représenté sur la Figure 21.

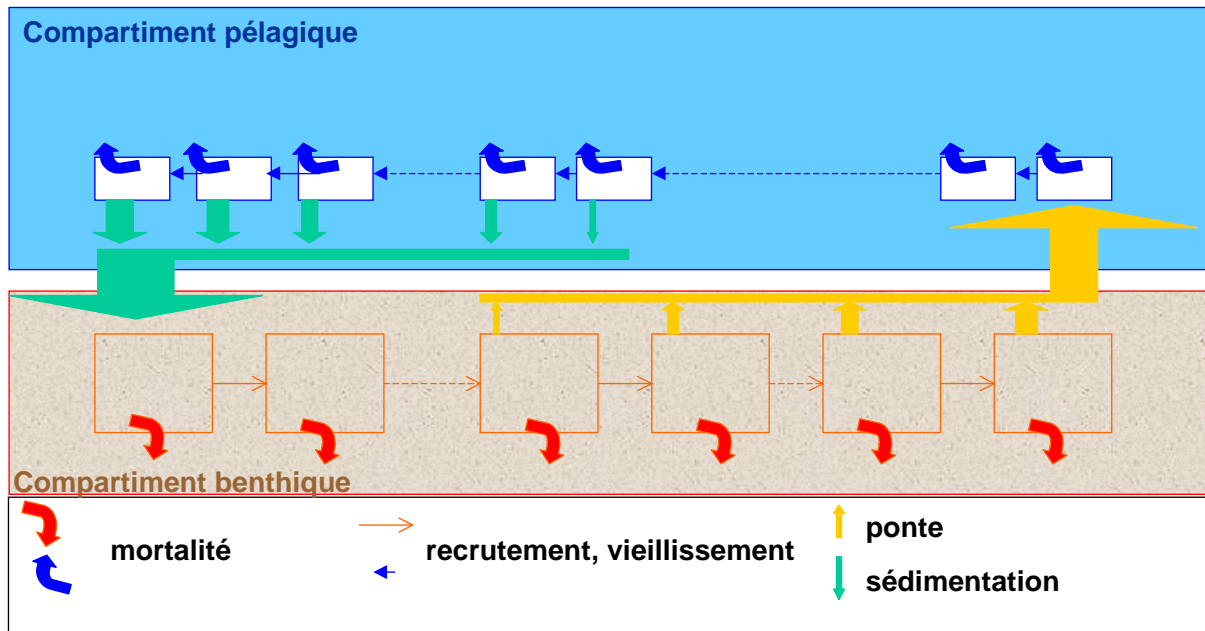


Figure 21 : Schéma conceptuel du modèle démographique.

Cette représentation plus fine du compartiment larvaire est encore en phase de test et les résultats ne peuvent encore être présentés ici.

5.5.2. Structuration des individus

Une spécificité majeure des crépidules est la structuration des individus en chaînes. Cette association complexe des classes d'âge doit être modélisée si l'on souhaite à terme simuler correctement la dynamique de population de cette espèce.

A l'occasion d'une campagne réalisée en mai 2002, des prélèvements de crépidules ont été réalisés à la benne en baie de Saint Brieuc et à l'Est de Jersey. Trois types de stations ont été échantillonnées en fonction de la densité de crépidules (faible, moyenne et forte). Dans tous les cas, toutes les chaînes ont été prélevées, isolées, leur structure détaillée. Chaque chaîne a été décrite par le type de support, le nombre d'individus, leur position dans la chaîne, leur âge, la longueur courbe des stries de croissance, leur sexe, le nombre et la position des chaînes secondaires et tertiaires. Ces données, qui représentent plusieurs milliers d'individus, sont encore en phase de dépouillement. Elles doivent nous permettre de mieux comprendre la structuration des chaînes et nous aider à une formalisation mathématique.

5.6. Perspectives

Ces résultats illustrent la première étape du développement du modèle de dynamique de population de la crépidule. Ce modèle nécessite encore beaucoup d'améliorations mais fournit une base intéressante de réflexion. Un effort important est à porter sur la représentation du recrutement des larves. La première étape, en cours, est de représenter les classes d'âge larvaires. On approfondira de plus les facteurs qui contrôlent ou conditionnent ce recrutement comme, par exemple, la nature du fond sédimentaire, la présence sur le fond de coquilles mortes ou de chaînes de crépidules vivantes pouvant servir de support. Sur ce dernier point il convient de pouvoir représenter, au niveau du modèle, une des spécificités fortes de l'espèce qui est de former des chaînes avec, le plus fréquemment, le rajout d'un seul individu annuel par chaîne primaire. Les prélèvements réalisés dans le golfe normano-breton au printemps 2002 devraient nous aider à formaliser mathématiquement la structuration des chaînes.

Enfin, dans une seconde étape, il conviendra de mettre en relation la dynamique de l'espèce avec la capacité trophique du milieu en s'attachant à intégrer les paramètres physiologiques, tels que les taux de filtration, d'excrétion, de croissance...

6. Effets de la prolifération sur le milieu

Des niveaux de colonisation des fonds par la crépidule, tels que ceux observés aujourd'hui dans la baie de Saint-Brieuc, ont nécessairement des effets sur le compartiment benthique comme le confirment les travaux entrepris sur d'autres sites (Ehrhold et al., 1998 ; Chauvaud, 1998 ; Sauriau et al., 1998 ; de Montaudouin et al., 1999).

Sont ici présentés les résultats de travaux visant à caractériser, et si possible quantifier, les conséquences de la prolifération sur les sédiments et les invertébrés benthiques.

6.1. Effets de la prolifération sur les sédiments

Dans le cadre de ce projet sur la prolifération de la crépidule, une réflexion a été menée afin d'établir les moyens à mettre en œuvre et les protocoles de prélèvements et d'analyses à utiliser pour caractériser au mieux le sédiment superficiel et mettre ainsi en évidence les modifications (changements de faciès, de texture, de teneurs en carbone organique...) sédimentaires dues à la colonisation par ces gastéropodes.

Ces modifications notables des sédiments après colonisation par les crépidules ont été décrites dans la littérature (Ehrhold et al., 1998 ; Sauriau et al., 1998). A priori, tous les types de substrats peuvent être intéressés par cette colonisation ; les secteurs les plus touchés favorisant l'envasement des sédiments superficiels par le double effet de la production de biodépôts et par la diminution de la reprise de ces derniers par les courants (piégeage de particules fines par les coquilles).

6.1.1. Matériel et Méthodes

Au cours de deux campagnes CREPIBIO (octobre 1999 et août 2000) réalisées en baie de Saint-Brieuc, par coefficients de morte-eau, à bord du N/O Thalia, divers prélèvements sédimentaires ont été réalisés (Figure 22) pour tenter d'évaluer les effets de la prolifération des crépidules sur les fonds sédimentaires :

- par *benne Hamon* et par *carottier Usnel* pour les reconnaissances et échantillonnages pour prélèvements de faune et de sédiment ;
- par *carottes courtes* (30 cm) prédécoupées longitudinalement ou transversalement (par sections de 2 cm) et mises en œuvre par plongeurs lors de CREPIBIO 1999 et par plongeurs ou sous-échantillonnage dans le boîtier du carottier Usnel (lors de CREPIBIO 2000) pour les analyses sédimentologiques et rhéologiques suivantes :
 - . spectres granulométriques obtenus au moyen d'un granulomètre laser Cilas de laboratoire (sont répertoriés : le diamètre médian, le % de fraction fine inférieure à 63 μm , les fractions 63-500 μm et 500-2000 μm),
 - . teneur en eau (par rapport au sédiment sec)
 - . concentration (poids spécifique apparent sec)
 - . carbone organique total (C.O.T)
 - . résistance au cisaillement, au moyen d'un scissomètre Torvane, aux niveaux échantillonnés et dès la remontée des carottes.

Les résultats sont portés sur des fiches synthétiques relatives aux logs des carottes, avec une description des divers faciès et un indice de l'état de *réduction* des sédiments.

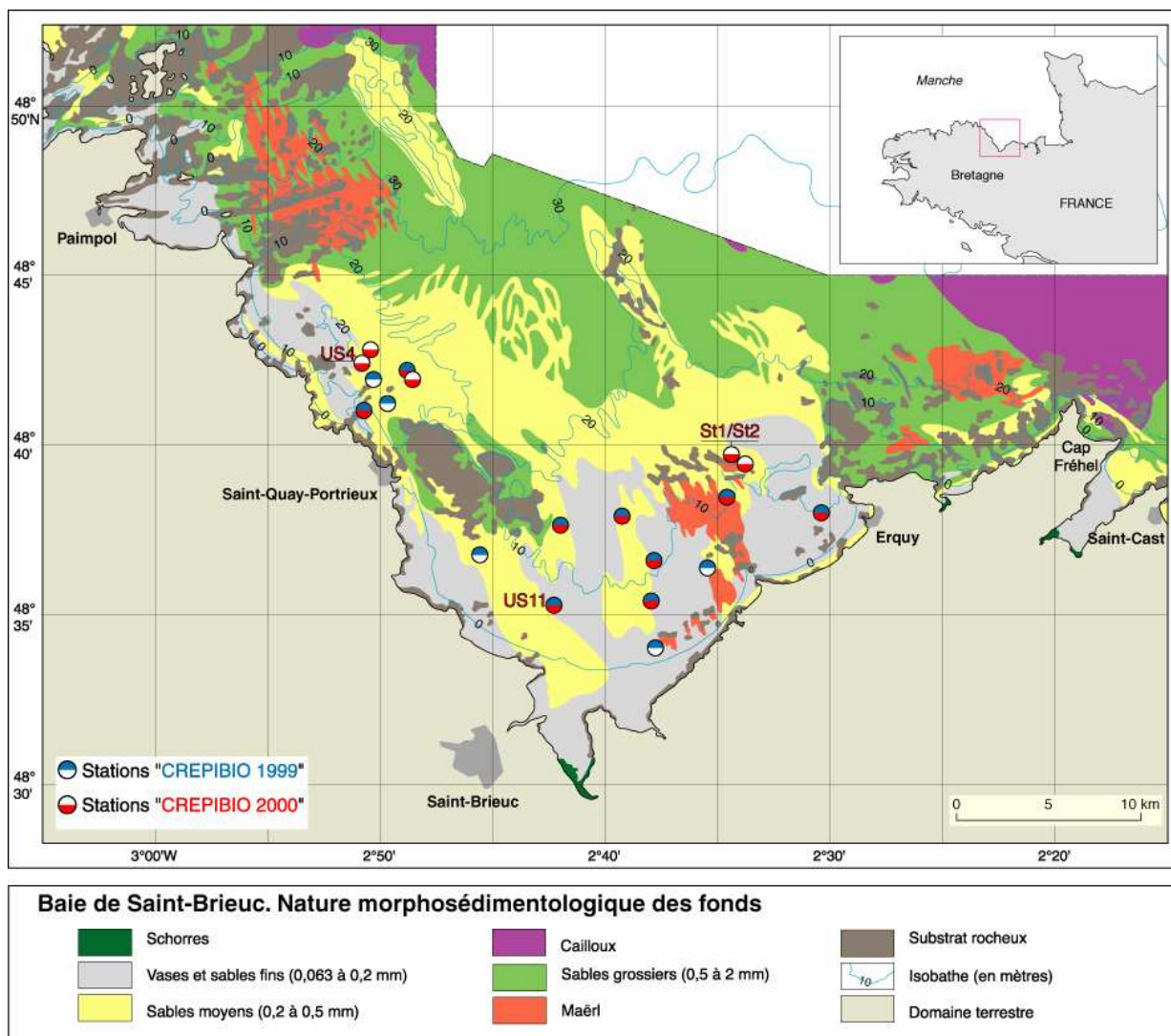


Figure 22 : Carte de positionnement des stations de prélèvements sédimentaires au cours des missions CREPIBIO 1999 et 2000.

Dans le cadre de l' étude, deux zones ont principalement été sélectionnées pour deux raisons : (1) conditions hydrodynamiques différentes, (2) zones déjà bien explorées. Ces zones sont localisées :

- au Nord-Ouest des Roches de Saint-Quay (Le Palus),
- au Nord de la Pointe de Pléneuf (Les Comtesses).

Sur chaque zone, trois sites ont été échantillonnés : (1) un site en milieu fortement colonisé, de longue date, (2) un site en milieu plus récemment colonisé et (3) un site en milieu peu ou pas colonisé par les crépidules.

Lors de la première campagne CREPIBIO, une sonde SBE a été utilisée, d'une part pour investiguer la tranche d'eau du point de vue des matières en suspension (un capteur OBS était couplé à la sonde) et, d'autre part, l'adjonction d'une caméra sur le même châssis (Figure 23) a permis de visualiser les remises en suspension des particules fines lors de l'approche de la structure au voisinage de l'interface eau-sédiment ; ceci notamment dans les sites fortement colonisés par les crépidules.

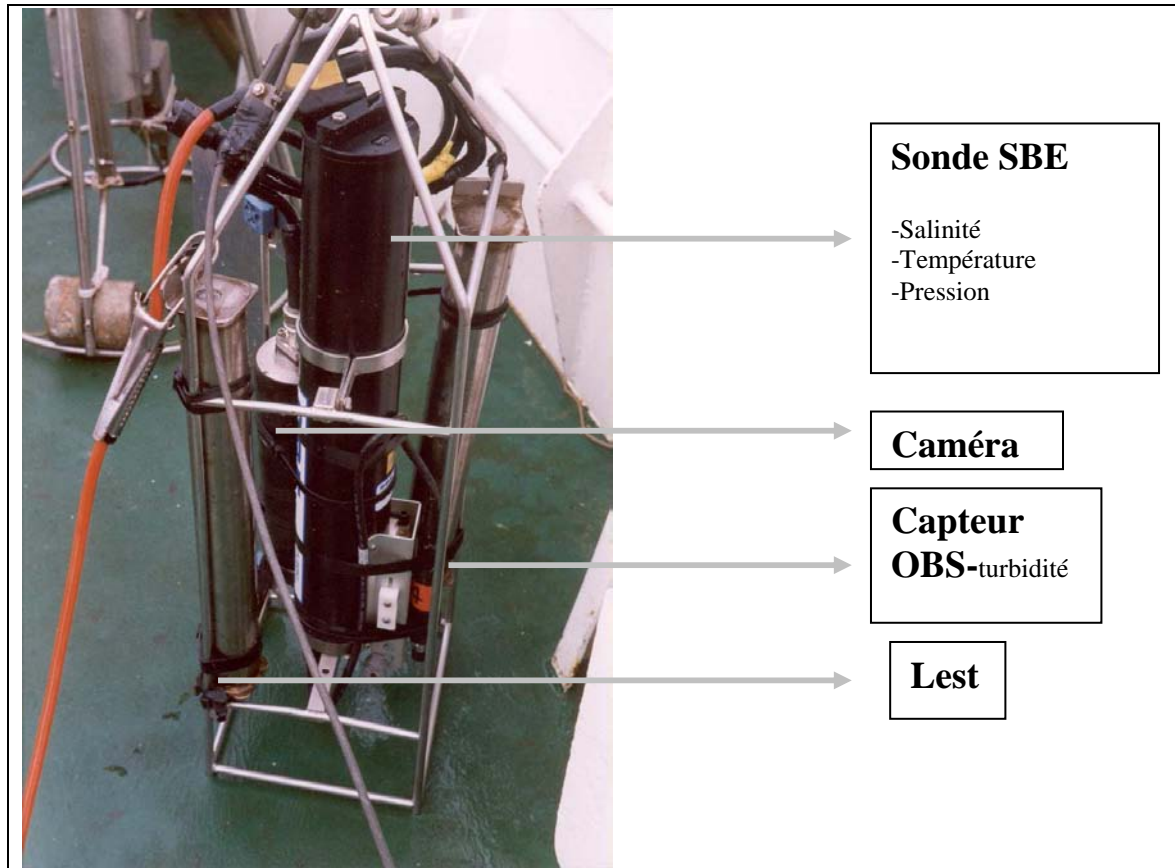


Figure 23 : Configuration de la sonde SBE (structure, capteurs et caméra) lors de la campagne "CREPIBIO" - N/O Thalia - 13 au 16 /10/1999

6.1.2. Discussion des résultats

Au total, 22 carottes ont été prélevées et analysées lors des deux campagnes CREPIBIO.

A titre d'exemple, sont présentés dans ce rapport les résultats concernant :

- un carottage en secteur peu colonisé par les crépidules (station US 11) ;
- un carottage en secteur fortement colonisé (100 %) par les crépidules (station US 4) ;
- deux carottages dans un secteur colonisé à 50 %, au nord des "Comtesses" (stations 1 et 2), dans une zone venant juste d'être "nettoyée" des crépidules par aspiration (cf chapitre 7). Les plongeurs ont prélevé des carottes à l'intérieur et à l'extérieur des traces de la suceuse (cf chapitre 7).

Il est constaté :

(1) une granulométrie beaucoup plus fine sur les premiers centimètres en secteurs fortement colonisés. Le pourcentage de particules fines (< 63 µm) dépasse alors 50 %. En milieu faiblement colonisé, ce pourcentage est de l'ordre de 14 – 16 % et ce, sur les 15 cm supérieurs de la carotte. Au-dessous, les deux faciès sont identiques : sable légèrement envasé.

Outre cette modification de la couverture sédimentaire due à la prolifération des crépidules sur ce substrat, il est constaté un état de réduction du sédiment assez important surtout dans l'horizon 4 – 17 cm. La comparaison des pourcentages de carbone organique total (COT) souligne cet aspect.

SEDIMENTOLOGIE
DEL/EC-TP

BAIE DE SAINT-BRIEUC / 5 - 11 Août 2000 - N/O "Thalia"

DATE / HEURE : 09/08/2000 - 08:40	48°35',145 N - 02°42',146 W	SITE : US 11
-----------------------------------	-----------------------------	--------------

N.B. : Carotte 17 cm homogène

US 11		Hauteur : 17 cm			Teneur en eau (%) / Concentration (**)	Carbone Organique Total (%)	Faciès
cm	Résistance au cisaillement N/m ²	Granulométrie [voir Annexe pour fractions complémentaires]					
		Ech. / Dm (*)	fr < 63µm / < 63µm(%)	/ 63-500µm(%) / 500µm-2mm(%)			
Surface	3000	BS 93	15.0 / 14.4	/ 46.9 / 15.1	41 / 1277	0.35	
1							
2							
3							
4							
5							
6							
7							
8							
9							
10							
11							
12	*	BS102	15.9 / 16.1	/ 44.8 / 20.1	31 / 1489	0.26	
13							
14							
15							
16							
17							
18							
19							
20							

Sables (très fins à grossiers)

- < 40 %
- 40 < x < 60 %
- > 60 %

Sédiments vaseux (fraction < 63 µm)

- < 20 %
- 20 < y < 40 %
- > 40 %

Présence de coquilles, entières ou brisées

La gradation dans les couleurs est un indice de l'état de réduction des sédiments.

(*) Dm = diamètre médian de la fraction, en µm
(**) Concentration : Pds spécif. apparent sec (kg.m⁻³)

Figure 24 : Exemple de résultats de carottage en secteur **peu colonisé** par les crépidules (Station US 11 / Nord anse d'Yffiniac ; cf Figure 22)

DATE / HEURE : 07/08/2000 - 16:20	48°41',941 N - 02°51',316 W	SITE : US 4
-----------------------------------	-----------------------------	-------------

US 4		Hauteur : 26 cm			Teneur en eau (%) / Concentration (**)	Carbone Organique Total (%)	Faciès
cm	Résistance au cisaillement N/m ²	Granulométrie [voir Annexe pour fractions complémentaires] Ech. / Dm (*) fr<63µm / <63µm(%) / 63-500µm(%) / 500µm-2mm(%)					
Surface	1000	BS 38 / 13.8 / 52.3 / 33.3 / 5.5			65 / 956	0.79	
1							
2							
3							
4							
5							
6							
7							
8							
9							
10							
11	4000	BS 59 / 11.6 / 27.2 / 51.6 / 10.4			48 / 1163	0.54	
12							
13							
14							
15							
16							
17							
18							
19							
20							
21							
22							
23							
24	7800	BS 26 / 10.9 / 19.5 / 56.4 / 12.8			30 / 1506	0.36	
25							
26							
27							

(*) Dm = diamètre médian de la fraction, en µm
(**) Concentration : Pds spécif. apparent sec (kg m⁻³)

Figure 25 : Exemple de résultats de carottage en secteur **fortement colonisé** (100 %) par les crépidules (Station US 4 / Secteur "Le Palus" ; cf Figure 22)

(2) la cohésion du sédiment superficiel (résistance au cisaillement) mesurée à l'aide d'un scissomètre est beaucoup moins élevée pour la carotte "US 4" (1000 N/m² contre 3000 N/m²) et traduit bien un sédiment comportant une quantité relativement importante de biodépôts.

(3) les prélèvements effectués en stations 1 / extérieur trace et 2 / intérieur trace (Figure 26) mettent clairement en évidence le décapage réalisé par la suceuse sur cette zone moyennement colonisée par les crépidules.

Les niveaux supérieurs, de concentration voisine de 1150 kg/m³ à l'extérieur de la trace de l'engin, sont de l'ordre de 1300 kg/m³ sur la totalité du log de la carotte située à l'intérieur de la trace.

Les pourcentages de particules fines passent, à l'interface, de 27 % en station 1, à 8.3 % en station 2, dans la trace.

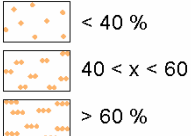
SEDIMENTOLOGIE
DEL/EC-TP

BAIE DE SAINT-BRIEUC / 5 - 11 Août 2000 - N/O "Thalia"

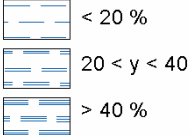
DATE / HEURE : 09/08/2000 - 16:15	48°39',523 N - 02°33',985 W	SITE : STATION 2 (Intérieur trace - par plongeurs)
-----------------------------------	-----------------------------	---


Station 2		Hauteur : 29 cm			Teneur en eau (%) / Concentration (**)	Carbone Organique Total (%)	Facès
cm	Résistance au cisaillement N/m ²	Granulométrie [voir Annexe pour fractions complémentaires] Ech. / Dm (*) fr<63µm / <63µm(%) / 63-500µm(%) / 500µm-2mm(%)					
Surface	4000	BS 33 / 10.3 / 8.3 / 79.4 / 9.1			36 / 1290	0.21	
1							
2							
3							
4							
5							
6							
7							
8							
9							
10	3400	BS 21 / 9.8 / 6.8 / 76.0 / 12.8			40 / 1291	0.21	
11							
12							
13							
14							
15							
16							
17							
18							
19							
20							
21							
22							
23							
24							
25							
26							
27	*	BS 49 / 9.5 / 3.4 / 70.6 / 12.8			37 / 1293	0.11	
28							
29							

Sables
(très fins à grossiers)


 < 40 %
40 < x < 60 %
> 60 %

Sédiments vaseux
(fraction < 63 µm)

 < 20 %
20 < y < 40 %
> 40 %

 Présence de coquilles, entières ou brisées

La gradation dans les couleurs est un indice de l'état de réduction des sédiments.



(*) Dm = diamètre médian de la fraction, en µm
(**) Concentration : Pds spécif. apparent sec (kg.m⁻³)

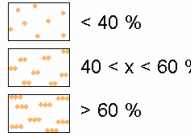
SEDIMENTOLOGIE
DEL/EC-TP

BAIE DE SAINT-BRIEUC / 5 - 11 Août 2000 - N/O "Thalia"

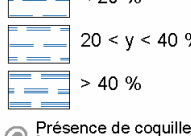
DATE / HEURE : 08/08/2000 - 12:00	48°39',509 N - 02°34',122 W	SITE : STATION 1 (extérieur trace - par plongeurs)
-----------------------------------	-----------------------------	---


Station 1		Hauteur : 22 cm			Teneur en eau (%) / Concentration (**)	Carbone Organique Total (%)	Facès
cm	Résistance au cisaillement N/m ²	Granulométrie [voir Annexe pour fractions complémentaires] Ech. / Dm (*) fr<63µm / <63µm(%) / 63-500µm(%) / 500µm-2mm(%)					
Surface	5200	BS 40 / 9.6 / 27.0 / 63.3 / 8.4			49 / 1147	0.56	
1							
2							
3							
4	8400	BS108 / 11.8 / 22.6 / 64.0 / 9.9			51 / 1144	0.60	
5							
6							
7							
8							
9							
10							
11							
12							
13							
14							
15							
16							
17							
18							
19							
20	*	BS 107 / 13.7 / 6.6 / 63.4 / 16.8			35 / 1354		
21							
22							
23							
24							
25							
26							
27							

Sables
(très fins à grossiers)

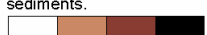
 < 40 %
40 < x < 60 %
> 60 %

Sédiments vaseux
(fraction < 63 µm)

 < 20 %
20 < y < 40 %
> 40 %

 Présence de coquilles, entières ou brisées

La gradation dans les couleurs est un indice de l'état de réduction des sédiments.



(*) Dm = diamètre médian de la fraction, en µm
(**) Concentration : Pds spécif. apparent sec (kg.m⁻³)

Figure 26 : Exemples de résultats de carottages (réalisés par plongeurs) en secteur moyennement colonisé par les crépidules, à l'intérieur et à l'extérieur des traces laissées par la suceuse (Stations 1 & 2 / Nord "Les Comtesses" ; cf Figure 22)

Commentaires sur les problèmes rencontrés lors des carottages CREPIBIO :

- Certains carottages n'ont pu être effectués par plongeurs (notamment pour CREPIBIO 2000) et ont été réalisés par sous-prélèvement dans le boîtier du carottier Usnel. Bien que ce type de carottier soit conçu pour limiter les perturbations à l'interface, un certain lessivage en tête de carotte a pu se produire lors de la remontée du carottier conduisant à sous-estimer la part de la fraction fine.
- Des essais de mesures de potentiel redox ont été tentés directement sur les carottes (sans ouverture de celles-ci) mais les résultats ne se sont pas avérés satisfaisants. Un protocole pour l'acquisition de ce paramètre important, est à reconsidérer.

6.1.3. Tests complémentaires à mener dans le cadre de la poursuite de cette étude

Des tests érodométriques, au moyen de l'érodimètre Ifremer, pourraient être très complémentaires dans ce type d'études. Ils permettraient de caractériser les courants susceptibles d'éroder le fond sédimentaire dans son état naturel.

En effet, bien que certaines zones soient assez fortement colonisées par les crépidules, l'hydrodynamisme local peut avoir pour effet d'empêcher le dépôt de matériel fin et l'on constate parfois ce "déficit".

Pratiquement, les tests pourraient se faire en pseudo *in situ*, immédiatement après prélèvement, en préservant l'interface ; ces échantillons de sédiment étant soumis à un écoulement contrôlé, en circuit fermé.

Les tests pourraient ainsi être menés sur deux types de fonds : (1) sur site anciennement colonisé, après avoir retiré avec précautions les crépidules, (2) sur site voisin exempt de crépidule.

6.2. Effets de la prolifération sur la biodiversité benthique

Diverses campagnes de prélèvements benthiques ont été réalisées sur les fonds à crépidules de la baie de Saint-Brieuc pour en étudier la faune benthique associée. Les résultats présentés ci-après (Domalain, 2000) se rapportent à la mission PROLCRE (octobre 1994) qui a permis de cerner les effets majeurs de la prolifération de la crépidule sur la diversité de la faune benthique.

6.2.1. Nature des données

La stratégie d'étude a consisté à analyser la composition faunistique d'échantillons prélevés en deux zones distinctes de la baie (Le Palus à l'ouest et Dahouët à l'est), chacune offrant des natures de fonds différentes et des niveaux de densité de crépidules variables. Par souci de simplification, seules les données relatives à la zone du Palus (Figure 27), ayant révélé les résultats les plus démonstratifs, sont considérées ici.

A chacune des 20 stations échantillonnées au Palus (15 à Dahouët) un prélèvement benthique est réalisé au moyen d'une benne Hamon, prélevant sur une surface de 0.25 m².

Les individus récoltés après tamisage sur maille de 2 mm sont identifiés à l'espèce.

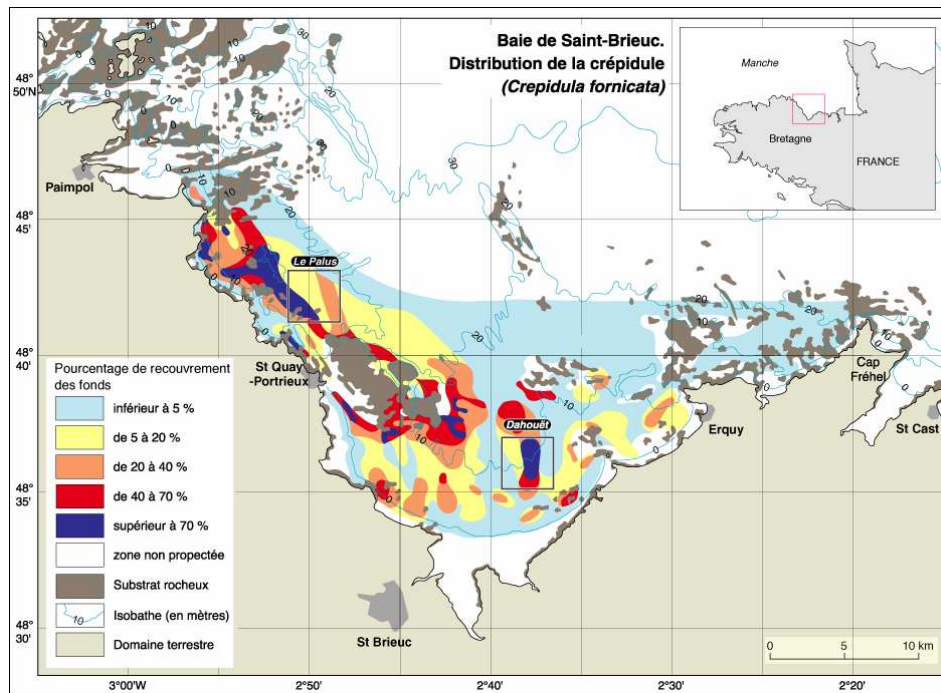


Figure 27 : Carte de situation des zones d'études (Le Palus et Dahouët)

6.2.2. Traitement des données

Ont été exclus des analyses univariées et multivariées, retenues pour caractériser la macrofaune des fonds à crépidules, les taxons difficilement identifiables et/ou dénombrables (spongiaires, cnidaires, hydriaires), les espèces indéterminées dont le genre est déjà représenté par une ou plusieurs autres espèces, et les espèces aléatoirement échantillonnées avec la benne (poissons, céphalopodes).

6.2.2.1. Richesse et diversité spécifiques, équitabilité

- La **richesse spécifique** représente le nombre d'espèces constituant le peuplement ; cette mesure est insuffisante, car pour une même richesse spécifique, deux peuplements peuvent présenter des structures très différentes.
- En complément, est calculé un **indice de diversité** qui va prendre en compte l'abondance relative des espèces. Parmi les nombreux indices, c'est l'indice de Shannon qui a été retenu.

$$H' = -\sum p_i \cdot \log_2 p_i \quad \text{avec } p_i = n_i/N$$

p_i : abondance relative de l'espèce i dans l'échantillon

n_i : effectif de la population d'espèce i

N : somme des effectifs des S espèces constituant l'échantillon

H' varie de 0 (une seule espèce) à $\log_2 S$ (lorsque toutes les espèces ont la même abondance).

- Le calcul de l'**équitabilité** permet d'appréhender la répartition des effectifs entre les S espèces présentes (Barbault, 1992).

$$E = H' / \log_2 S$$

E varie de 0 (tend vers 0 lorsque la quasi totalité des effectifs est concentrée sur une espèce) à 1 (quand toutes les espèces ont une même abondance).

6.2.2.2. Analyse factorielle des correspondances

L'analyse factorielle des correspondances (AFC) permet de représenter graphiquement un tableau de contingence créé par le, ou les croisements, de deux ou plusieurs variables qualitatives. Dans le cas présent, il s'agit d'une matrice de dénombrement : dans chaque station (observation) sont dénombrés les individus des différentes espèces (variables).

Ce traitement est particulièrement approprié car l'analyse ne considère pas la double absence comme indicatrice de ressemblance écologique : en effet, l'absence d'une même espèce dans deux échantillons simultanément, ou la co-absence de deux espèces dans un même échantillon, peuvent être dues à des phénomènes écologiques bien différents et ne peuvent en aucun cas être interprétées comme une indication de similarité ou d'affinité (Frontier, 1983). L'analyse en composantes principales (ACP), autre méthode d'analyse factorielle, n'a pas été retenue du fait de sa trop grande sensibilité aux valeurs nulles (absences d'espèces). Les regroupements de stations, issus de ce traitement, seront ensuite caractérisés d'un point de vue écologique.

6.2.3. Résultats

L'examen des caractéristiques générales de la macrofaune de la zone du Palus, indépendamment du niveau de colonisation des fonds par la crépidule, fait ressortir les principaux résultats suivants (Figure 28) :

- la macrofaune est diversifiée (198 espèces recensées) et représentée principalement par 3 groupes taxonomiques majeurs : annélides polychètes (39 %), crustacés (26 %) et mollusques (22 %) ; les annélides polychètes (54 %) dominent nettement en abondance ;
- l'endofaune (44 %) et l'épifaune vagile (41 %) présentent une forte richesse spécifique, alors qu'en abondance, l'endofaune (47 %) et l'épifaune sessile (40 %) dominent ;
- du point de vue trophique les espèces carnivores (37 %) et dépositivores (36 %) sont les plus nombreuses et ce sont les dépositivores (43 %) et les suspensivores (41 %) qui présentent les plus fortes densités.

6.2.3.1. Définition des unités de peuplements

Une première AFC reposant sur la matrice de base (198 espèces) s'étant révélée peu concluante pour mettre en évidence des regroupements pertinents, le choix a été fait de réaliser une analyse pour chacune des 3 strates benthiques (endofaune, épifaune vagile et épifaune sessile). A noter que les différentes analyses effectuées ne prennent pas en compte la crépidule, ce qui permet de mieux discriminer la faune associée aux crépidules.

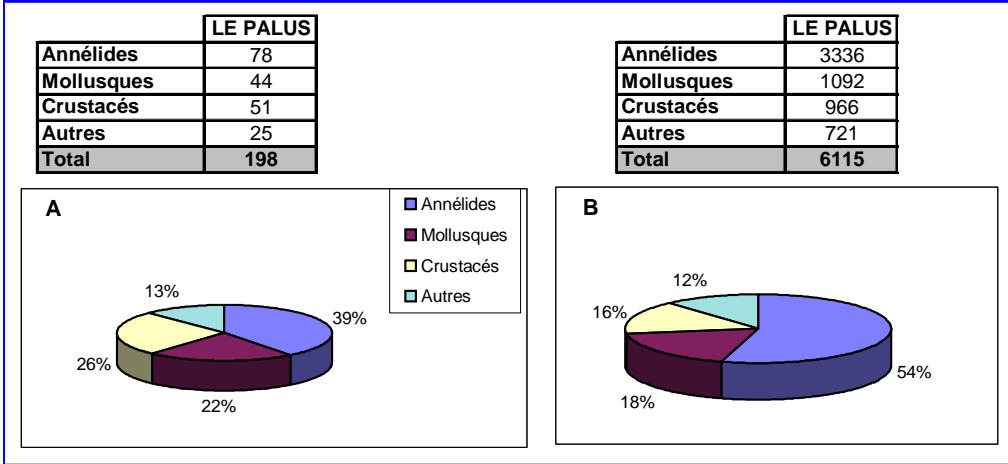
L'AFC relative à l'endofaune, effectuée partir de la matrice des 20 stations et des 88 espèces d'endofaune identifiées, a permis d'individualiser 5 groupes de stations. Les analyses concernant l'épifaune sessile (29 espèces) et l'épifaune vagile (81 espèces) confirment ces regroupements, avec cependant moins de discernement.

Les 5 unités reposent sur les regroupements de stations suivantes : I (stations 6, 11, 14, 16 et 17) ; II (2, 5, 9, 10, 12 et 18) ; III (4, 13, 15 et 19) ; IV (3, 7 et 8) ; V (1 et 20).

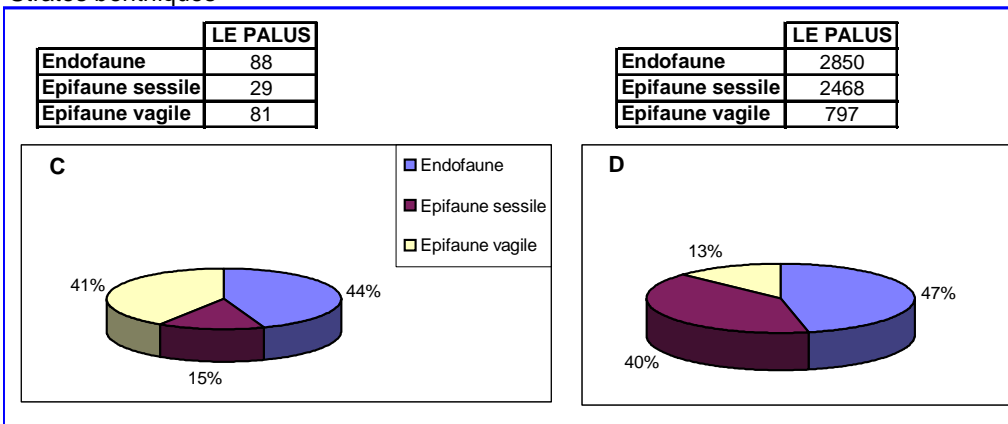
RICHESSSE SPECIFIQUE (Nb sps échantillonnées)

ABONDANCE (Effectif global)

Groupes taxonomiques



Strates benthiques



Groupes trophiques

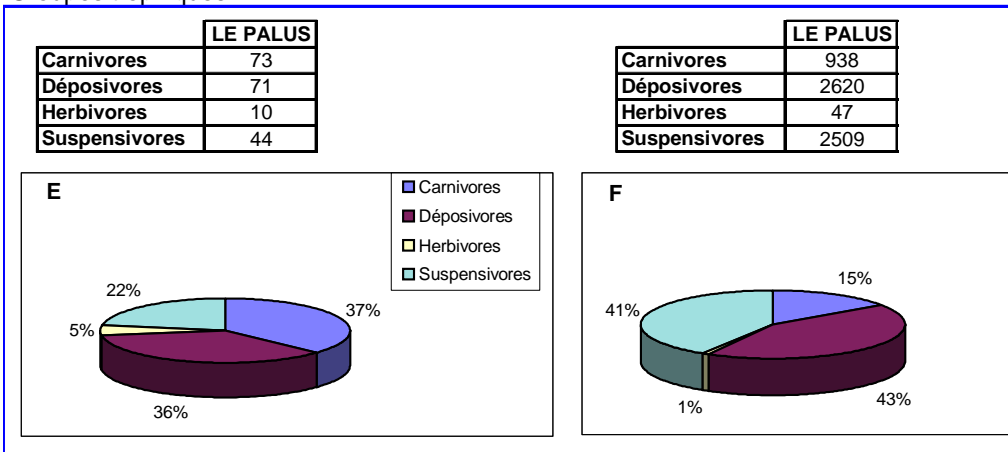


Figure 28 : Résultats globaux relatifs à la richesse spécifique et à l'abondance des invertébrés récoltés au Palus (20 x 0.25m²).

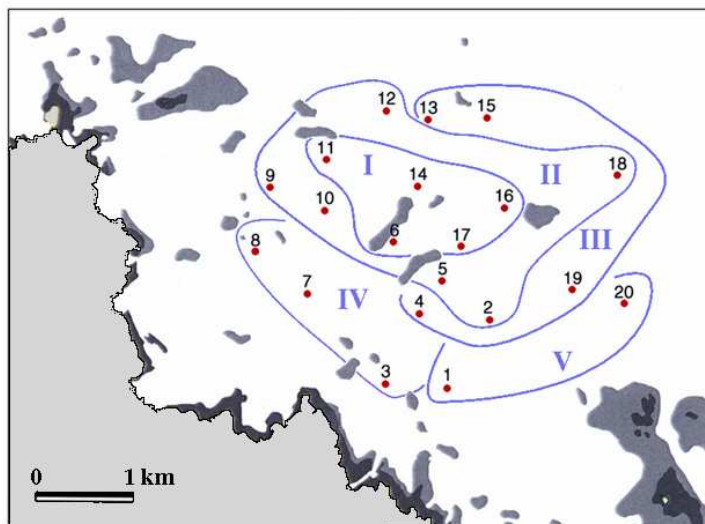
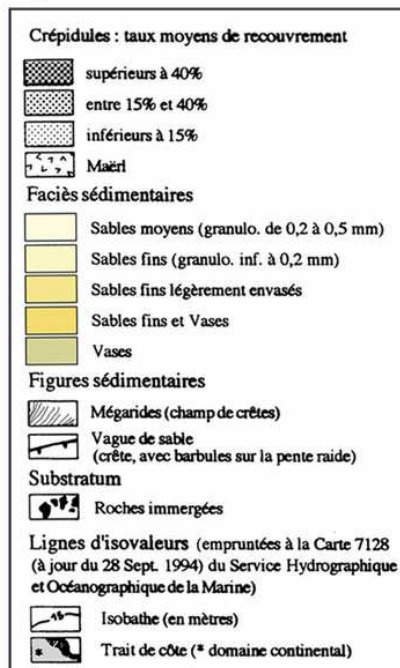
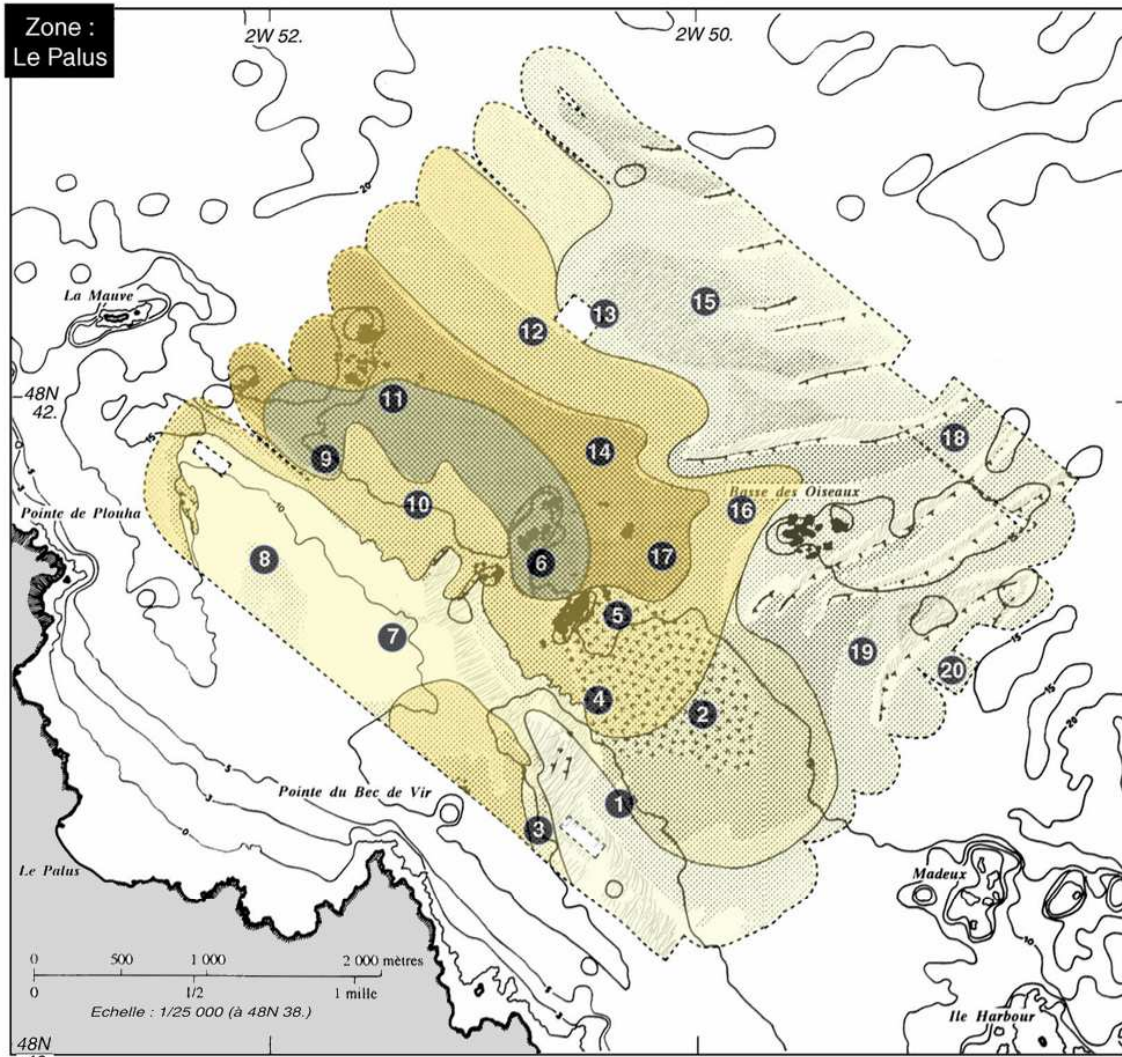


Figure 29 : Carte de situation des stations étudiées et regroupements de ces stations (d'après résultats AFC)

La disposition en "auréoles concentriques" de ces ensembles de stations (Figure 29) apparaît corrélée au niveau de colonisation de la crépidule (Figure 30) ainsi qu'à la composition sédimentaire des fonds.

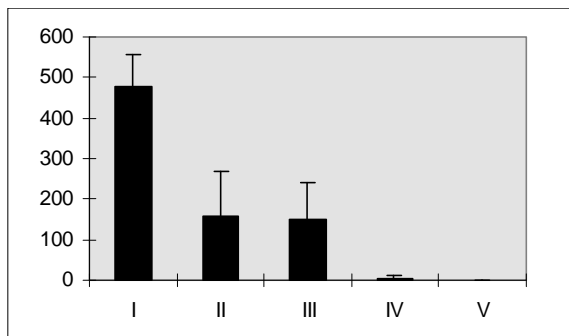


Figure 30 : Densités moyennes de crépidules / 0.25 m² et écart-types

6.2.3.2. Caractérisation des unités de peuplements

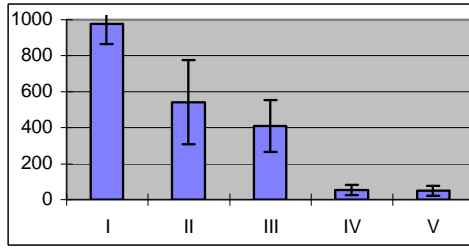
Les Figures 31, 32 et 33 rassemblent les résultats moyennés par groupes de stations pour un certain nombre de paramètres permettant de caractériser les différents ensembles.

En résumé, du centre de la zone étudiée (I), très fortement colonisée par la crépidule, vers la périphérie (IV, V) où elle est pratiquement absente à l'époque des mesures, les valeurs moyennes observées pour les différents paramètres montrent une nette décroissance. Ce qui, en d'autres termes, revient à dire que les fonds à crépidules sont à la fois plus riches et diversifiés que les fonds environnants (conditions d'environnement analogues) non colonisés, avec des gradients intermédiaires corrélés à la densité de crépidules.

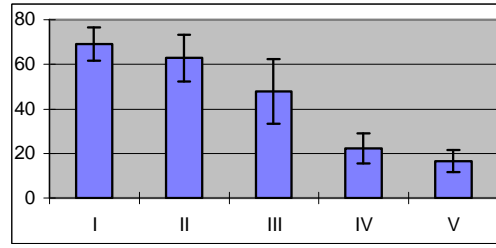
Le groupe I révèle un effectif moyen important ; la crépidule est ici en forte abondance (49 % de l'effectif). Une équitabilité moyenne de 0.55 confirme que près de la moitié des effectifs est concentrée sur une espèce. A l'opposé, les groupes IV et V, où la crépidule est en faible densité, montrent une forte équitabilité moyenne (respectivement 0.83 et 0.86) qui dénote une meilleure répartition des effectifs entre les différentes espèces. Lorsque la crépidule est exclue, l'indice de diversité décroît du groupe I au groupe V.

Avec crépidules

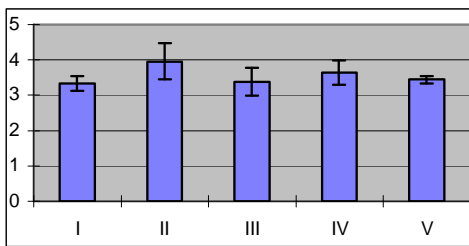
Nb ind /0,25m ²	I	II	III	IV	V
Abondance	979	542	410	56	50,5
Ecart-type	113	233	143	28,9	27,6



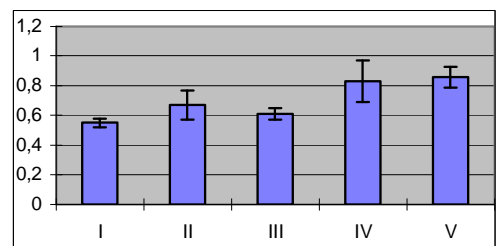
Nb sps /0,25m ²	I	II	III	IV	V
Richesse spc.	69,2	62,8	48	22,3	16,5
Ecart-type	7,46	10,5	14,5	6,66	4,95



	I	II	III	IV	V
Shannon	3,33	3,96	3,38	3,64	3,44
Ecart-type	0,21	0,51	0,39	0,34	0,11

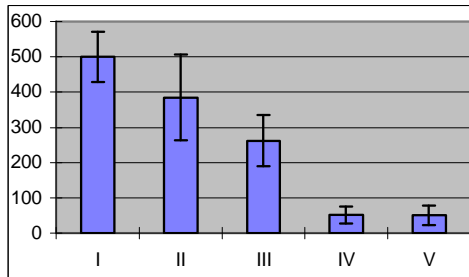


	I	II	III	IV	V
Équitabilité	0,55	0,67	0,61	0,83	0,86
Ecart-type	0,03	0,1	0,04	0,14	0,07

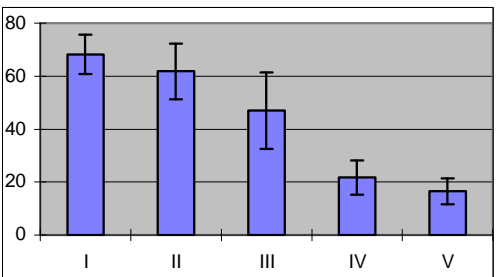


Sans crépidule

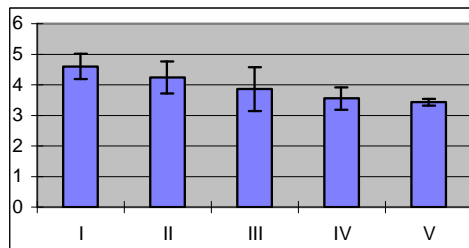
nb ind /0,25m ²	I	II	III	IV	V
Abondance	500	385	262	51,7	50,5
Ecart-type	71,3	122	72,9	23,5	27,6



nb sps /0,25m ²	I	II	III	IV	V
Richesse spc.	68,2	61,8	47	21,7	16,5
Ecart-type	7,46	10,5	14,5	6,43	4,95



	I	II	III	IV	V
Shannon	4,60	4,24	3,87	3,56	3,44
Ecart-type	0,42	0,53	0,71	0,37	0,11



	I	II	III	IV	V
Équitabilité	0,75	0,72	0,70	0,82	0,86
Ecart-type	0,05	0,09	0,08	0,15	0,07

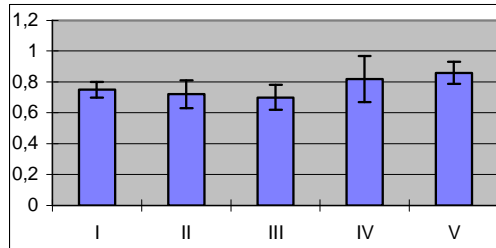


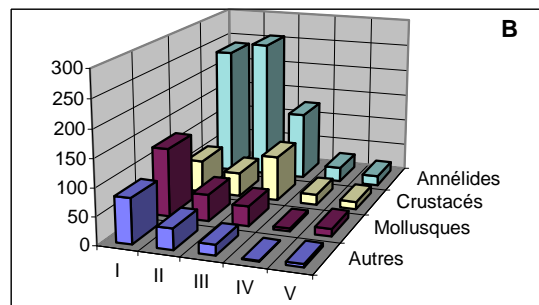
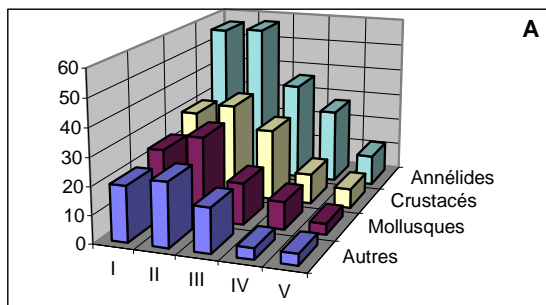
Figure 31 : Abondance , richesse spécifique, indice de diversité et équitabilité moyens pour les 5 entités identifiées.

RICHESSSE SPECIFIQUE (Nb sps / 0.25 m²)

ABONDANCE (Nb ind / 0.25 m²)

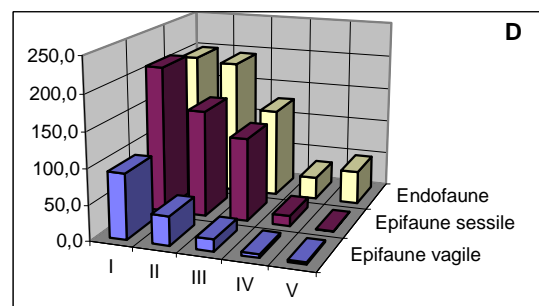
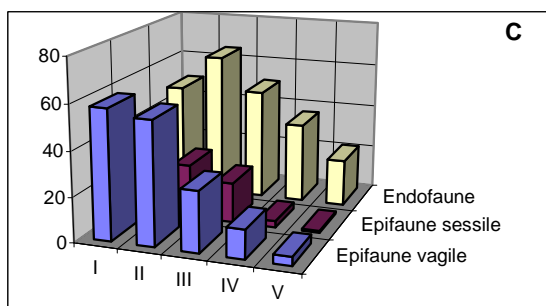
Groupes taxonomiques					
Nb sps /0.25 m ²	I	II	III	IV	V
Autres	20	23	16	4	4
Mollusques	24	30	15	10	4
Crustacés	30	34	26	11	7
Annélides	56	57	36	27	11

Nb ind /0,25m ²	I	II	III	IV	V
Autres	80,8	37,5	19,0	1,3	6,0
Mollusques	123,6	48,2	35,8	5,0	13,5
Crustacés	58,8	43,3	82,0	19,0	13,5
Annélides	236,6	256,3	125,3	26,3	17,5



Strates benthiques					
Nb sps /0.25 m ²	I	II	III	IV	V
Epifaune vagile	58	55	27	13	4
Epifaune sessile	23	24	18	3	1
Endofaune	49	65	50	36	21

Nb ind /0,25m ²	I	II	III	IV	V
Epifaune vagile	92,6	40,8	17,3	5,0	2,5
Epifaune sessile	208,8	151,2	118,0	14,7	0,5
Endofaune	198,4	193,3	126,8	32,0	47,5



Groupes trophiques					
Nb sps /0.25 m ²	I	II	III	IV	V
Herbivores	6	9	1	0	0
Suspensivores	29	34	24	9	2
Détritivores	45	51	40	25	14
Carnivores	50	50	30	18	10

Nb ind /0,25m ²	I	II	III	IV	V
Herbivores	4,8	3,5	0,5	0,0	0,0
Suspensivores	206,6	155,2	121,5	17,3	3,5
Détritivores	197,6	172,2	115,5	21,7	36,0
Carnivores	90,8	54,5	24,5	12,7	11,0

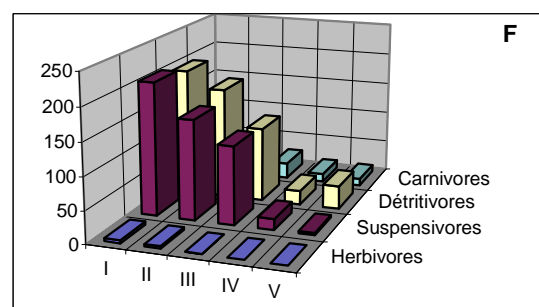
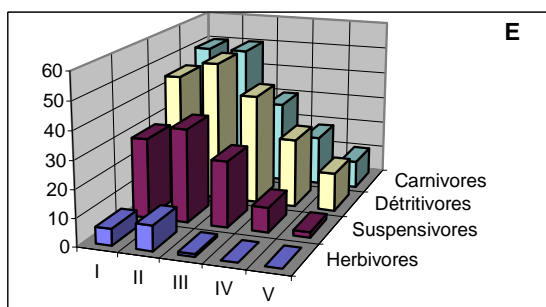


Figure 32 : Richesse spécifique et abondance moyennes des diverses catégories d'invertébrés dans les 5 entités.

RICHESSE SPECIFIQUE (Nb sps / 0.25 m²)

ABONDANCE (Nb ind / 0.25 m²)

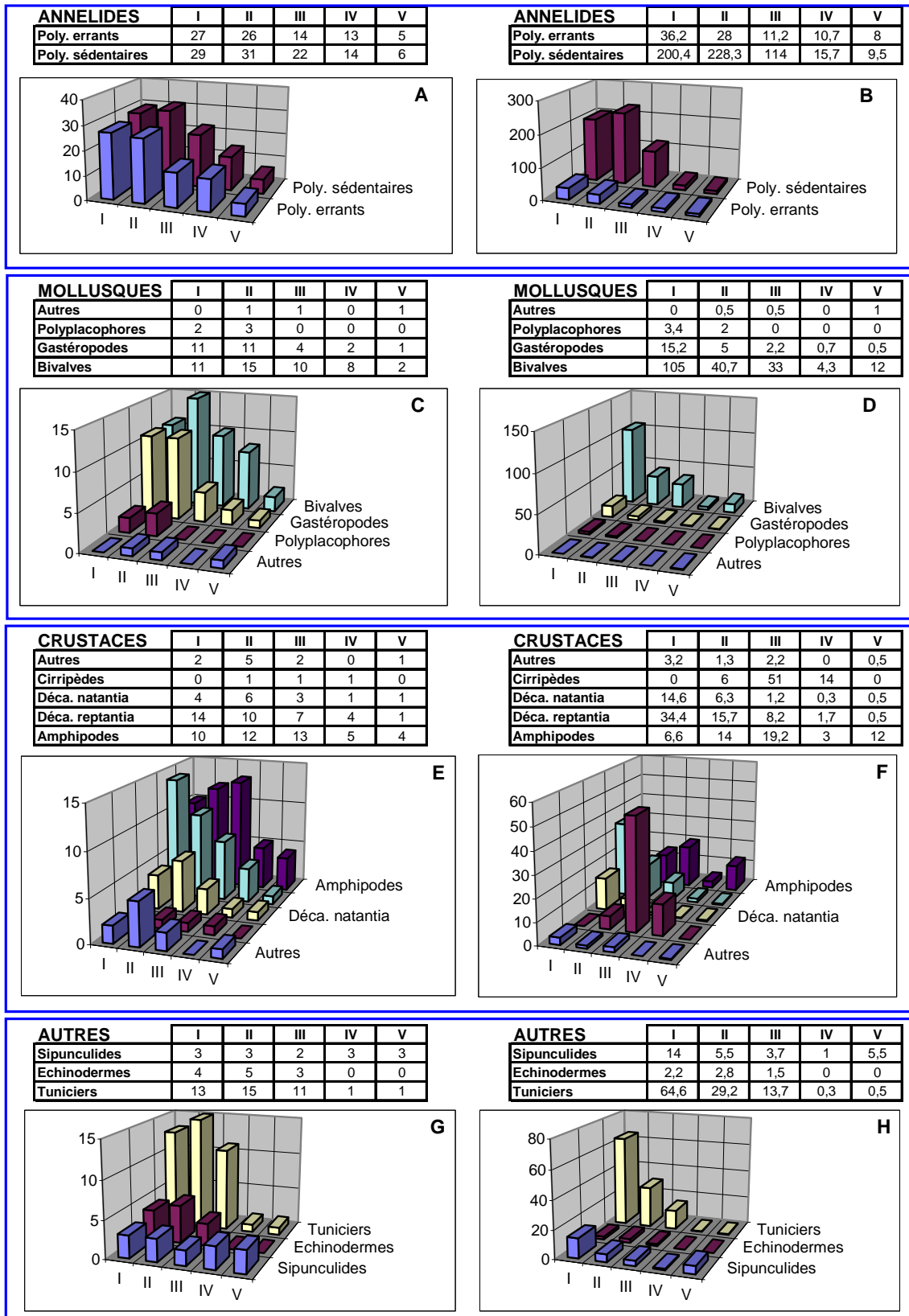


Figure 33 : Richesse spécifique et abondance moyennes des principaux taxons dans les 5 entités.

Les **espèces caractéristiques** de chacun des groupes de stations précédemment identifiés ont pu être déterminées en exploitant les résultats du traitement AFC (contribution à l'inertie totale d'un ou plusieurs des axes de l'AFC) et en considérant leurs abondances.

Groupe I

Endofaune

densité (ind. / 0,25m ²)	I	II	III	IV	V
<i>Abra alba</i>	28,6	4,5	0,2	0,3	0
<i>Nucula nucleus</i>	66,8	19,8	1,2	0	0
<i>Golfingia elongata</i>	12	3,2	0,2	0,3	0,5

Abra alba, mollusque bivalve inféodé au groupe I, est affine des sédiments fins (Desroy, 1998), de même que *Nucula nucleus* et *Golfingia elongata* ; cette dernière espèce est l'une des rares à pénétrer en profondeur les sédiments vaseux (se maintient dans une galerie) des zones fortement colonisées.

Epifaune sessile

densité (ind. / 0,25m ²)	I	II	III	IV	V
<i>Pyura microcosmus</i>	25	9,5	2,3	0	0
<i>Sabellaria spinulosa</i>	12,6	2	0,7	0	0

Pyura microcosmus (tunicier) et *Sabellaria spinulosa* (polychète sédentaire) sont habituellement des espèces affines des sédiments grossiers, que jouent ici les crépidules en tant que support de ces espèces.

densité (ind. / 0,25m ²)	I	II	III	IV	V
<i>Pomatoceros triqueter</i>	113,4	105,3	49,2	0,3	0

Pomatoceros triqueter, espèce également affine des sédiments grossiers, est particulièrement représentative des deux ensembles les plus colonisés.

Epifaune vagile

densité (ind. / 0,25m ²)	I	II	III	IV	V
<i>Nassarius incrassatus</i>	10,8	2	0	0	0
<i>Porcellana longicornis</i>	8	0,5	0,5	0,3	0
densité: ind. / 0,25m ²	I	II	III	IV	V
<i>Galathea intermedia</i>	14,8	7,8	5,7	0,7	0,5

Le gastéropode *Nassarius incrassatus*, classé parmi les espèces typiques des sédiments grossiers ou caillouticoles (Retière, 1979), est cependant souvent observé sur fonds envasés.

Groupe II

Endofaune

densité (ind. / 0,25m ²)	I	II	III	IV	V
<i>Ampharete acutifrons</i>	28,2	60,3	23,2	1,7	1

Le polychète sédentaire *Ampharete acutifrons* est l'espèce dominante de l'endofaune du groupe II. C'est une espèce des sédiments fins, commune dans les peuplements à *Abra alba* (Dauvin, 1997).

Epifaune sessile

Bien que le groupe II présente le nombre le plus élevé d'espèces d'epifaune sessile, aucune espèce ne caractérise particulièrement cet ensemble.

Epifaune vagile

densité (ind. / 0,25m ²)	I	II	III	IV	V
<i>Anapagurus hydmani</i>	1	3,2	0,7	0	0

Anapagurus hydmani, petit crustacé carnivore, fait partie des espèces inféodés aux sédiments grossiers (Retière, 1979).

Groupe III

Endofaune

densité (ind. / 0,25m ²)	I	II	III	IV	V
<i>Nucula hanleyi</i>	0	7,2	27	0,3	9
<i>Ampelisca spinipes</i>	0,4	4	8,5	0,3	9

Nucula hanleyi est considérée comme une espèce affine des sédiments mixtes ; ce bivalve est cependant davantage inféodé aux fonds de sables propres ; l'amphipode *Ampelisca spinipes* est habituellement enfoui dans les sables grossiers, les graviers fins ou moyens, ou encore les sédiments mixtes (Lincoln, 1979).

Epifaune sessile

densité (ind. / 0,25m ²)	I	II	III	IV	V
<i>Balanus crenatus</i>	0	6	51	14	0

Unique crustacé cirripède rencontré dans la zone, *Balanus crenatus* est typique des sédiments grossiers et caractérise l'ensemble III.

Epifaune vagile

Bien qu'en faible densité le polychète *Syllis cornuta*, est caractéristique de l'ensemble III.

Groupe IV

Endofaune

densité (ind. / 0,25m ²)	I	II	III	IV	V
<i>Sigalion mathildae</i>	0,2	0,3	0	2,7	0

Le polychète errant *Sigalion mathildae* est inféodé aux sablons.

Epifaune sessile : quasi absente au sein de cet ensemble du fait du manque de supports (faibles densités de crépidules).

Epifaune vagile : très faiblement représentée

Groupe V

-Endofaune

densité (ind. / 0,25m ²)	I	II	III	IV	V
<i>Nephtys caeca</i>	0	0,2	1	0,7	5

Nephtys caeca, polychète errant, fait partie des composantes classiques de l'endofaune des sédiments moyens à grossiers. On remarquera également le polychète sédentaire *Armandia polyophthalma* qui, en dépit de faibles densités, traduit l'existence de rides plus ou moins accusées sur des fonds de sables moyens à grossiers propres (Desroy, 1998).

Epifaune sessile : quasi absente

Epifaune vagile : quasi inexistante

La crépidule apparaît ainsi comme une espèce structurante qui modifie la nature sédimentaire des fonds qu'elle colonise, par l'apport d'éléments grossiers, sous la forme de coquilles, et d'éléments fins sous forme de biodépôt piégés entre les chaînes dans les secteurs de faibles hydrodynamisme. Il en résulte une hétérogénéité du substrat qui entraîne une diversification des microhabitats et favorise la biodiversité. Les entités se rapportant aux groupes I et II peuvent être qualifiées de "peuplements à crépidule" ayant des apparentés certaines avec les sédiments hétérogènes grossiers.

Parmi les espèces dominantes qui constituent l'endofaune il convient de distinguer les espèces affines des sables fins envasés (*Abra alba*, *Nucula nucleus*, *Golfingia elongata*) dans les zones fortement colonisées par la crépidule, des espèces affines des sables moyens à grossiers propres dans les zones non colonisées.

Les espèces dominantes qui composent l'épifaune sessile, *Pomatoceros triqueter*, *Balanus crenatus* et les diverses espèces d'ascidies nécessitent une fraction grossière pour se fixer, que leur fournit la crépidule, en l'absence d'autres supports sur des fonds sableux.

Les espèces prédatrice d'épifaune vagile, telles que *Galathea intermedia* et *Anapagurus hyndmanni* se répartissent en fonction de l'abondance des proies de petite taille qui se concentrent sur les fonds fortement colonisés.

Les résultats obtenus sur la zone de Dahouet confirment ceux obtenus sur la zone du Palus, avec cependant quelques nuances. Cette zone est davantage soumise aux effets de la houle et, s'agissant de petits fonds, on peut supposer que les biodépôt restent moins facilement sur place et que les effets de l'envasement sont ainsi retardés.

6.3. Evolution temporelle de l'épifaune associée aux crépidules

Haubois (1999), étudie l'influence de l'ancienneté d'une population de crépidules sur l'épifaune associée et son incidence sur le recrutement de la crépidule. Les résultats des travaux qui se rapportent au premier objectif sont présentés ci-après, le second aspect ayant déjà été évoqué (cf chapitre 4.2.2.4).

6.3.1. Matériel et méthodes

6.3.1.1. Sites d'étude

Les prélèvements ont été réalisés en janvier 1999 au niveau de deux zones : le Palus à l'ouest de la baie, et les Comtesses à l'est (Figure 34), la première étant la plus anciennement colonisée. Deux stations ont été échantillonnées dans chacune de ces zones.

Le Palus

Située au nord-ouest des Roches de Saint-Quay, à l'abri des houles dominantes. Le sédiment est constitué de sables moyens, mais la présence en abondance de la crépidule a modifié sensiblement la nature sédimentaire par envasement.

Station 1 : localisée dans un creux de vague de sable dans un secteur récemment colonisé par la crépidule.

Station 2 : située dans un secteur très anciennement colonisé où la crépidule forme un tapis uniforme, le sédiment est majoritairement constitué d'une vase cohésive très réduite.

Les Comtesses

Ce secteur est plus exposé aux houles mais les courants de marées y sont relativement plus faibles.

Station 3 : située au sud des Comtesses, dans une zone récemment colonisée où le recouvrement est cependant important. Le sédiment, constitué de sables fins et de maërl, est relativement propre.

Station 4 : située au nord des Comtesses, cette station est colonisée de longue date et le sédiment y est constitué de sables moyens fortement envasés.

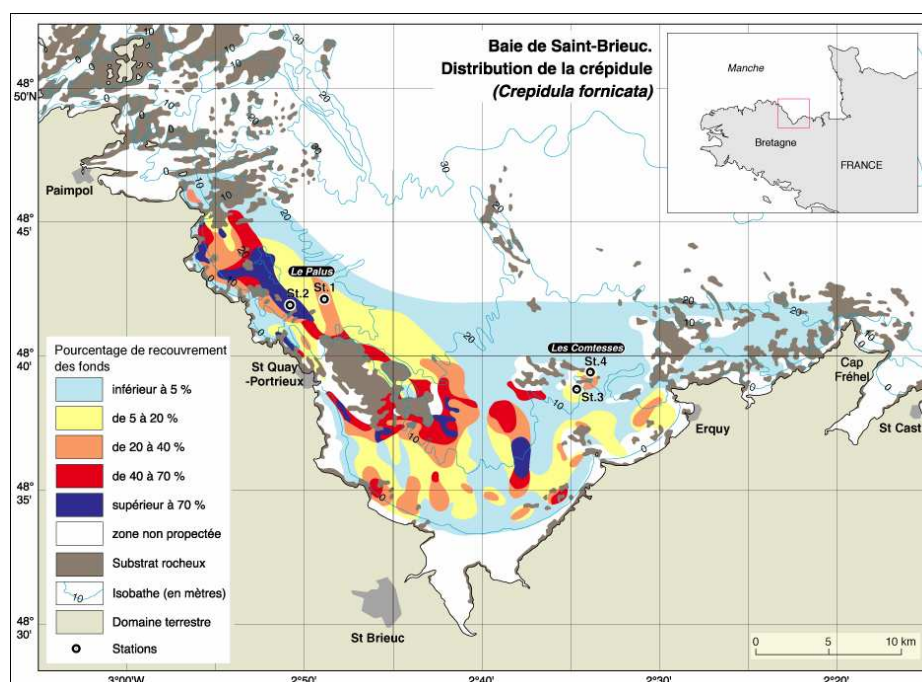


Figure 34 : Carte de position des stations échantillonnées dans les deux secteurs étudiés.

Classement des stations en fonction de l'ancienneté de la colonisation .

- par secteur : Palus : *Station 2 > Station 1* ; Comtesses : *Station 4 > Station 3*
- pour les deux secteurs confondus : *Station 2 > Station 4 > Station 3 > Station 1*

6.3.1.2. Echantillonnage

Deux méthodes complémentaires ont été mises en œuvre pour échantillonner au mieux l'épifaune :

Echantillonnage de l'épifaune sessile par des prélèvements en plongée

En chaque station, les prélèvements sont réalisés sur 4 quadrats de 0.25 m². Les crépidules et les espèces d'épifaune sessile récoltées sont formolées pour un examen ultérieur.

Echantillonnage de l'épifaune vagile par des prélèvements à la benne

Aux mêmes stations, 4 prélèvements de 0.25 m² réalisés au moyen d'une benne Hamon sont tamisés sur maille de 2 mm et les refus sont formolés pour analyses ultérieures.

6.3.2. Analyse des échantillons et traitement des données

Une analyse taxinomique des échantillons est effectuée au niveau de l'espèce, hormis pour certains taxons (notamment les amphipodes) pour lesquels l'identification a été limitée au genre ou à la famille. De plus, la conservation au formol rend difficile l'identification des anthozoaires et des nudibranches. En ce qui concerne les bryozoaires, seule une évaluation du taux de recouvrement des coquilles de crépidules par les colonies a été effectuée.

La caractérisation des peuplements repose sur l'évaluation de divers paramètres classiquement utilisés (cf. chapitre 6.2.2.1) : richesse et diversité spécifiques, équitabilité.

Afin de comparer la structure du peuplement épibenthique dans les différentes stations des diagrammes rangs-fréquences sont établis. Leur allure varie en fonction de la diversité spécifique et de l'équitabilité : concave lorsque ces deux paramètres sont faibles et convexe lorsqu'ils sont élevés (Frontier et Pichod-Viale, 1991).

6.3.3. Résultats

Les fonds à crépidules étudiés présentent une épifaune sessile et vagile diversifiée (75 espèces identifiées).

Parmi les espèces d'épifaune sessile, l'annélide polychète *Pomatoceros triqueter* domine les peuplements des différentes stations, notamment aux Comtesses. L'épifaune sessile est également caractérisée par différentes espèces d'ascidies, appartenant notamment aux familles des Styelidés (*Styela clava* et *partita*, *Polycarpa gracilis* et *pomaria*) et des Pyuridés (*Pyura microcosmus*, *squamulosa* et *tessueata*, *Microcosmus claudicans*), et des mollusques bivalves avec pour principal représentant *Chlamys varia*.

Sur les chaînes et à l'intérieur des supports se développent des colonies de bryozoaires et des spongiaires. Il est d'ailleurs important de noter la présence de l'éponge *Cliona celata* qui perfore les coquilles de crépidules (principalement les individus les plus âgés) et les fragilisent. Le pourcentage de crépidules atteintes varie de 2.5 % en St4 à 9 % en St2 (3 % dans chacune des deux autres stations).

L'épifaune vagile est constituée principalement de mollusques gastéropodes (*Hinia reticulata* = *Nassarius reticulatus*, comme principal représentant) et de crustacés appartenant à différents taxons.

6.3.3.1. Richesse et diversité spécifique du peuplement épibenthique

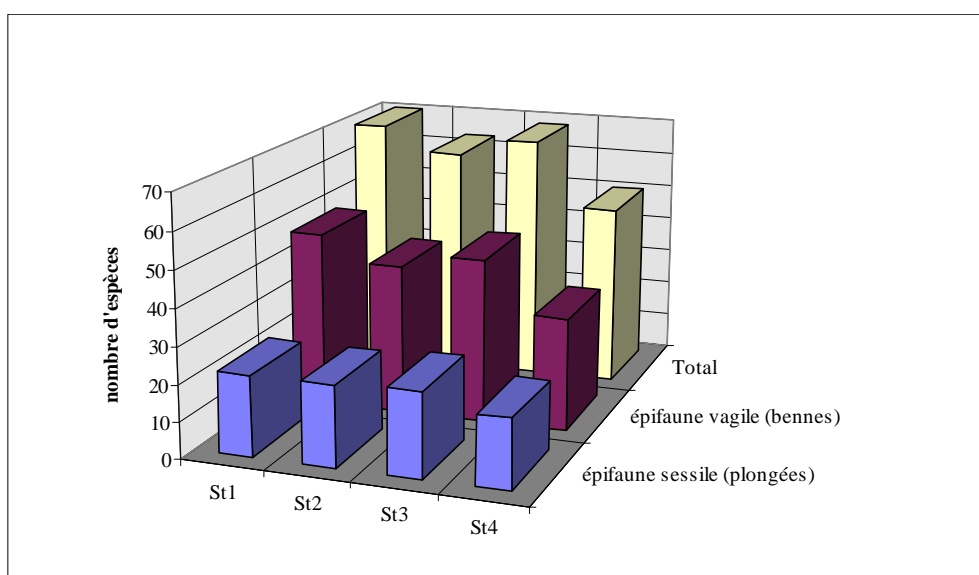


Figure 35 : Richesse spécifique de l'épifaune dans les différentes stations.

St2 et St4, les plus anciennement colonisées, révèlent une richesse spécifique de l'épifaune vagile plus faible par rapport aux stations St1 et St3 (Figure 35). Cette diminution serait à mettre en relation avec l'envasement croissant des fonds qui ferait disparaître les espèces les plus sensibles à ces nouvelles conditions du milieu.

	St1		St2		St3		St4	
	bennes	plongées	bennes	plongées	bennes	plongées	bennes	plongées
Diversité spécifique moyenne	1.6	1,3	2	1.86	0.68	0,62	0.92	0.75
Équitabilité moyenne	0,67	0,57	0,84	0,78	0,30	0,26	0,42	0.33

Tableau 7 : Diversité spécifique et équitabilité moyennes pour les différentes stations et selon le mode d'échantillonnage.

St2 montre les valeurs de diversité spécifique et d'équitabilité les plus élevées (Tableau 7). C'est en particulier l'abondance de *Pomatoceros triqueter* qui fait chuter les valeurs des trois autres stations, notamment aux Comtesses (St3 et St4). Au sein de chaque zone, la diversité a tendance à augmenter dans les stations anciennement colonisées, mais cette augmentation

n'est significative qu'entre St1 et St2 ($P < 0.05$). Ceci est lié à une meilleure répartition des effectifs entre les S espèces en St2, comme le confirme l'équitabilité qui atteint 0.84.

6.3.3.2. Structure du peuplement épibenthique

Les diagrammes rangs-fréquences ne considérant que les espèces dominantes (Figure 36) permettent de préciser l'évolution du peuplement dans les différentes stations. Les courbes sigmoïdes de St1, St3 et St4 sont caractéristiques de systèmes juvéniles alors que l'allure légèrement convexe de St2, signe d'une meilleure répartition des abondances entre les espèces, indique une plus grande maturation du peuplement.

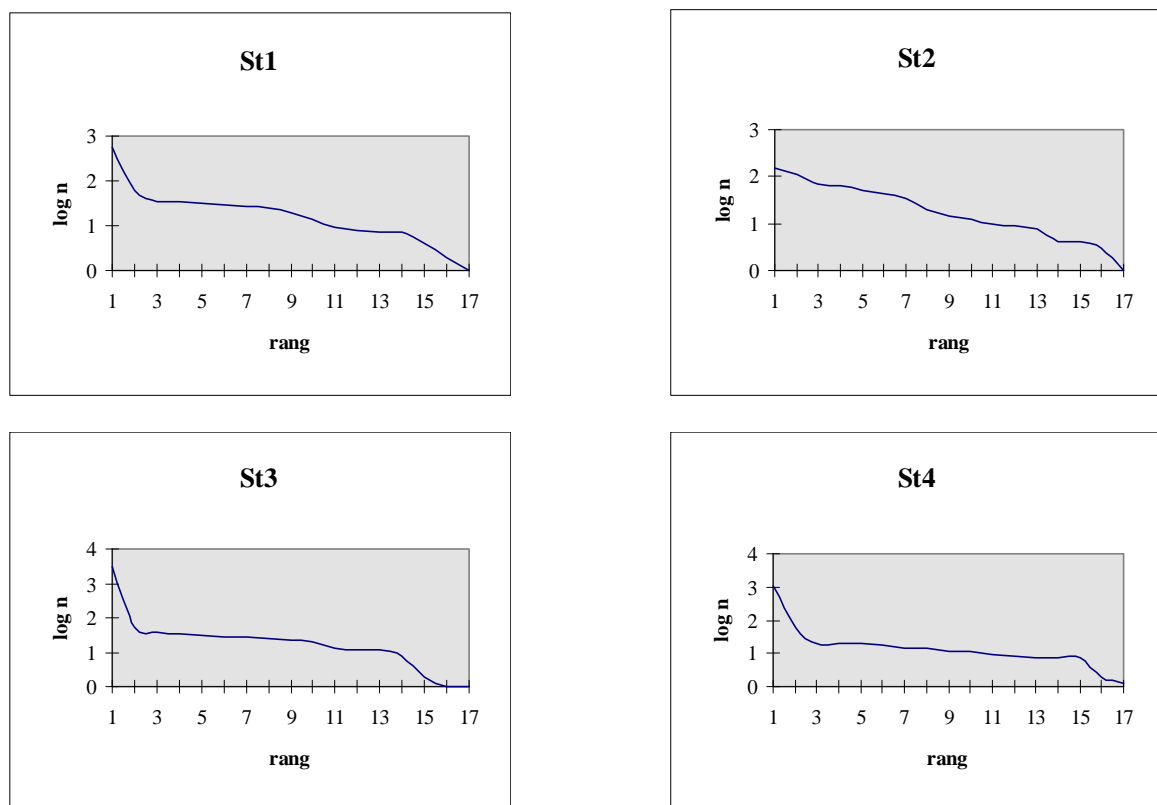


Figure 36 : Diagrammes rangs-fréquences des espèces dominantes du peuplement épibenthique.

6.3.3.3. Particularités de l'épifaune sessile

Abondance des principaux taxons

Plongées	St1	St2	St3	St4
Bivalves	36±15	33±12	57±10	27±9
Tuniciers	139±16	227±89	72±16	70±10
Polychètes	642±40	269±101	3097±1957	1144±577
Epifaune sessile totale	820±49	536±89	3226±2004	1247±600

Tableau 8 : Abondance (ind/m² +/- écart-type) des principaux taxons de l'épifaune sessile.

L'épifaune sessile apparaît plus abondante dans les stations les plus récemment colonisées (St1 pour le Palus et St3 pour les Comtesses) mais les différences observées entre les deux stations de chacune des deux zones ne sont significatives qu'au Palus ($P < 0.05$).

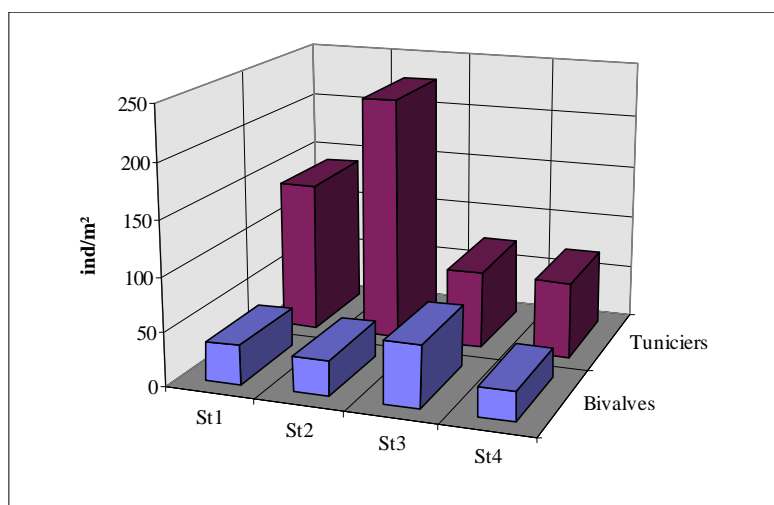


Figure 37 : Abondance des tuniciers et des bivalves.

Les tuniciers sont très bien représentés au Palus, notamment en St2, ce que confirment des observations vidéos réalisées par ailleurs. En St3 et St4, l'épifaune sessile est principalement représentée par des polychètes (Tableau 8).

Espèces dominantes

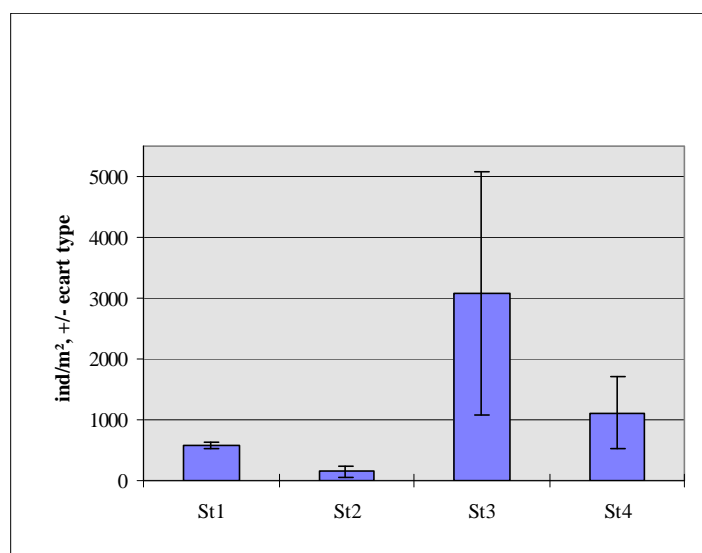


Figure 38 : Abondance moyenne de *Pomatoceros triqueter*

Pomatoceros triqueter domine largement dans toutes les stations avec des abondances plus particulièrement élevées aux Comtesses (Figure 38). C'est une espèce pionnière des substrats durs vierges (Castric-Fey, 1974) que l'on rencontre préférentiellement dans des secteurs à fort hydrodynamisme, ce qui est le cas aux Comtesses. En revanche, une charge en particules fines élevée pourrait constituer un facteur limitant (Retière, 1979) ; au Palus les eaux sont effectivement plus turbides.

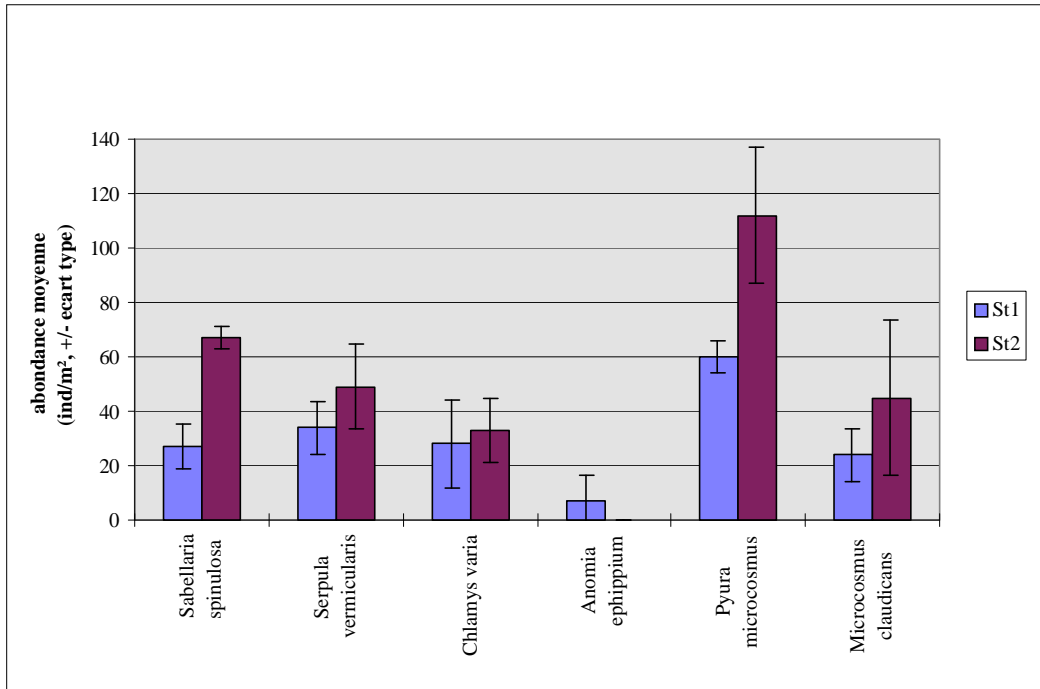


Figure 39 : Abondance moyenne des espèces sessiles dominantes au Palus.

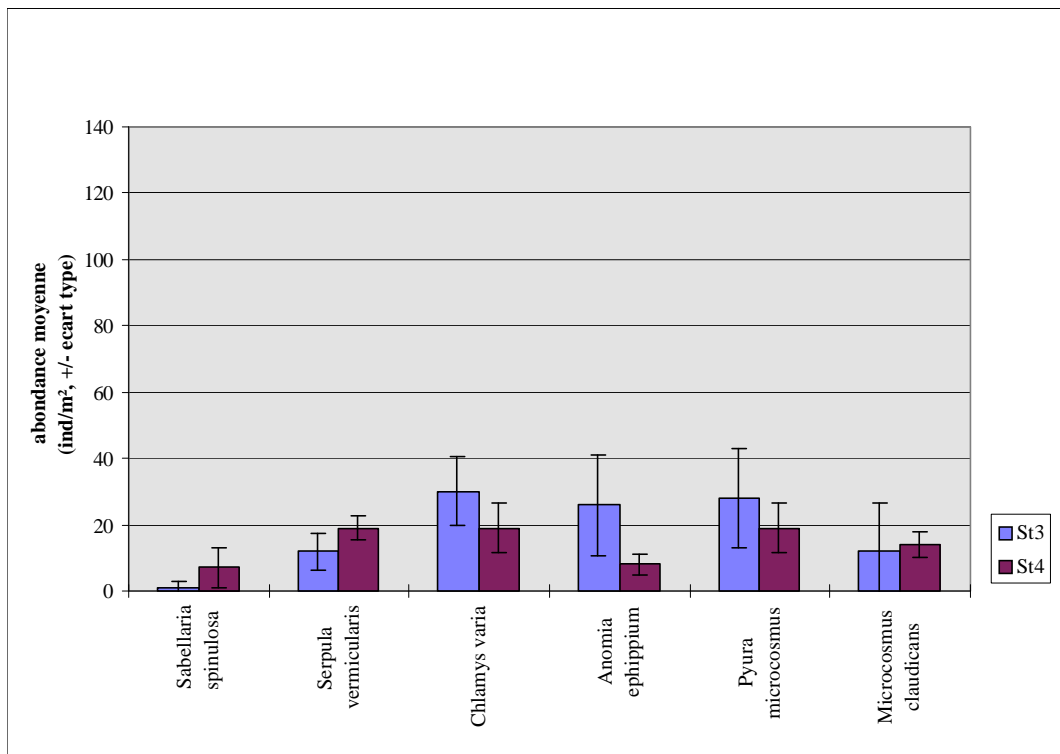


Figure 40 : Abondance moyenne des espèces sessiles dominantes aux Comtesses.

Pour les autres espèces dominantes (Figures 39 et 40), les abondances moyennes sont généralement supérieures au Palus et plus particulièrement en St2. Ces plus fortes abondances au Palus peuvent notamment s'expliquer par les raisons suivantes :

- les espèces dominantes sont toutes suspensivores et sont donc bien adaptées aux conditions de richesse élevée en matière organique ;
- la plupart des espèces d'ascidies sont sciaphiles (Castric-Fey, 1974) et les fonds turbides du Palus constitueraient un site plus favorable à leur installation ;
- les nombreuses coquilles vides de crépidules (en St2 notamment) fournissent autant de niches pour les ascidies et les pétoncles (*Chlamys varia*), ainsi que pour les polychètes *Serpula vermicularis* et *Sabellaria spinulosa*.

6.3.3.4. Particularités de l'épifaune vagile

Abondances des principaux taxons

Bennes	St1	St2	St3	St4
Polyplacophores	16±16	5±4	32±16	15±14
Gastéropodes	101±20	89±70	84±38	71±51
Crustacés	102±65	68±56	205±117	99±63
Epifaune vagile totale	226±82	197±115	326±189	189±128

Tableau 9 : Abondance (ind/m²) et écart type des principaux taxons de l'épifaune vagile.

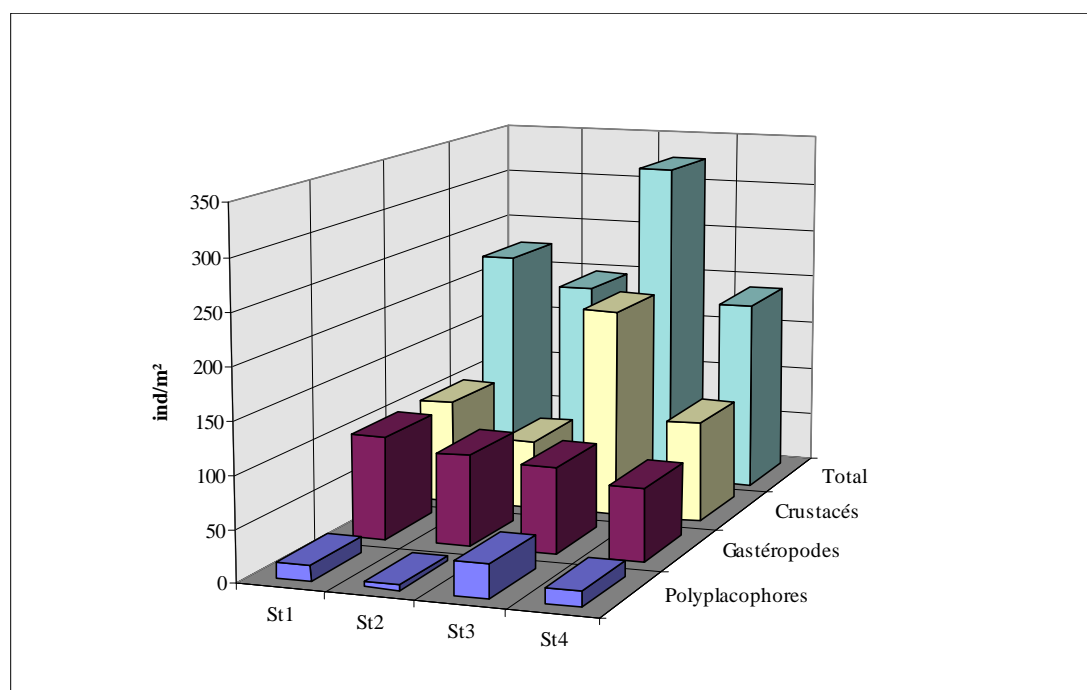


Figure 41 : Abondance de l'épifaune vagile totale et de ses principaux taxons.

Au Palus, de même qu'aux Comtesses, les abondances moyennes de l'épifaune vagile semblent supérieures dans les stations de colonisation plus récentes (respectivement St1 et

St3). Ce ne sont cependant que des tendances car l'analyse de variance révèle que ces différences ne sont pas significativement différentes.

Espèces dominantes

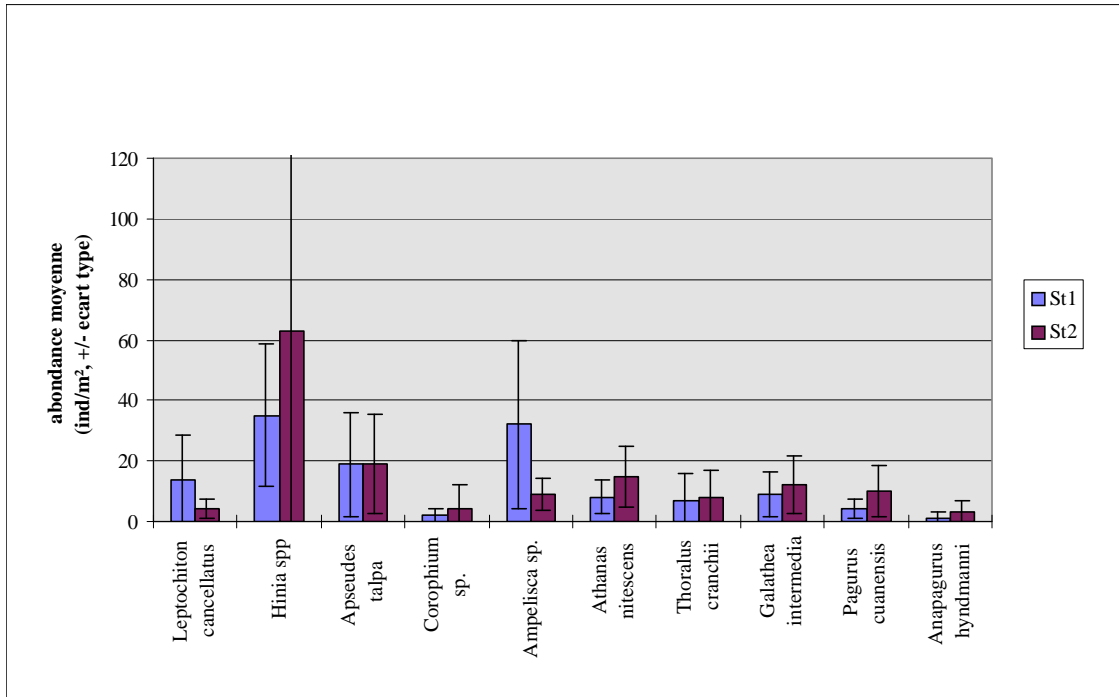


Figure 42 : Abondance moyenne des espèces vagiles dominantes au Palus.

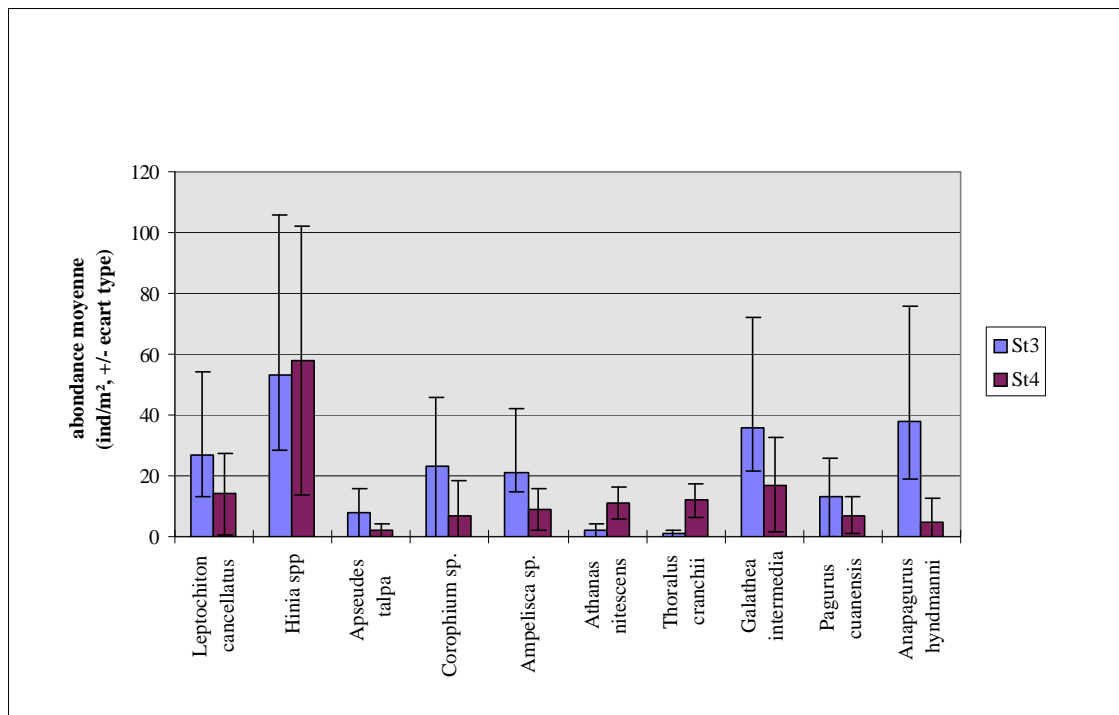


Figure 43 : Abondance moyenne des espèces vagiles dominantes aux Comtesses.

Les nasses (*Hinia* spp) dominent l'épifaune vagile dans les deux secteurs étudiés. Ce sont des nécrophages qui, sur ces fonds à crépidules, riches et diversifiés, trouvent une nourriture abondante.

Au Palus, St1 révèle des abondances moyennes supérieures à celles de St2 pour *Ampelisca* sp et *Leptochiton cancellatus*, mais seules les abondances d'*Ampelisca* sp sont significativement différentes entre ces deux stations ($P < 0.05$).

Aux Comtesses, St3 tend à dominer pour la plupart des espèces mais la différence n'est significative que pour *Anapagurus hyndmanni*.

L'ensemble des espèces dominantes de l'épifaune vagile sont des espèces habituelles des fonds grossiers ou à large répartition écologique, comme les nasses et les pagures. Les polyplacophores, notamment *Leptochiton cancellatus*, se rencontrent plutôt sur des fonds propres et sont particulièrement abondants dans les fonds de maërl (Thouzeau, 1989). C'est pourquoi ils tendent à être plus nombreux dans les stations les plus récemment colonisées (moins envasées), et notamment en St3 où le sédiment est constitué de maërl.

7. Effets de la prolifération sur les activités halieutiques

Nous avons vu (cf chapitre 3.3) que les activités de pêche aux engins traînants favorisent le développement de la crépidule dans la baie. La crépidule, en retour, génère vis à vis de ces activités, et en particulier de l'activité coquillière, de fortes contraintes.

Certains secteurs, principalement dans la partie occidentale de la baie, reconnus autrefois comme très productifs, deviennent inexploitable du fait de leur forte colonisation et d'une réduction sensible de la densité de coquilles. L'usage des engins traînants (dragues et chaluts benthiques) est nécessairement limité, voire interdit dans les secteurs les plus colonisés. Ainsi l'activité phare de la baie, de pêche à la coquille Saint-Jacques, voit son aire d'exploitation diminuer, en même temps que s'accroissent les contraintes (colmatage des engins, tri, "détroquage") avec des incidences économiques.

Pour tenter de limiter cette prolifération et répondre à une préoccupation de plus en plus forte des professionnels, un programme de restauration des fonds a été mis en oeuvre par l'AREVAL (Association pour la REcolte et la VALorisation de la crépidule en Bretagne), utilisant une technique innovante (Soulas et al., 2000). Il s'agit d'un sablier équipé d'une élinde traînante reliée à un "aspirateur hydraulique" muni de patins réglables en fonction de la nature des fonds à exploiter. L'ensemble aspirateur-élinde est ballastable, de manière à présenter le minimum d'impact sur le fond, et alimente un système de crible-inverse destiné à récolter sélectivement les coquillages : les particules fines sont rejetées à la mer ; les crépidules (taille supérieure à 15/20 mm) sont dirigées vers la cale de stockage, après un lavage nécessaire pour la suite du process industriel.

L'utilisation optimale de ce navire est envisagée dans la frange bathymétrique comprise entre - 4 et - 25 m qui intègre les secteurs les plus colonisés des baies de Saint-Brieuc et de Cancale où là, les contraintes de la prolifération s'exercent vis à vis de l'ostréiculture. Pour pratiquer la récolte des crépidules dans les parcs de moindre profondeur et au voisinage des zones rocheuses, il est préconisé d'avoir recours à des chalands de type ostréicole, capables de supporter des charges importantes, ou des unités de pêche munies de dragues (mise en place de campagnes de nettoyage spécifiques).

Le process de traitement industriel "par voie sèche" des crépidules récoltées prévoit la transformation quotidienne de 500 tonnes de coquillages par jour (40 à 50 000 tonnes par an). Le produit obtenu, sous la forme de poudre (diamètre de 160 μ), dénommée "biocarbonate marin", sera commercialisé comme amendement marin, en complément d'autres produits d'origine marine (maërl, sables calcaires).

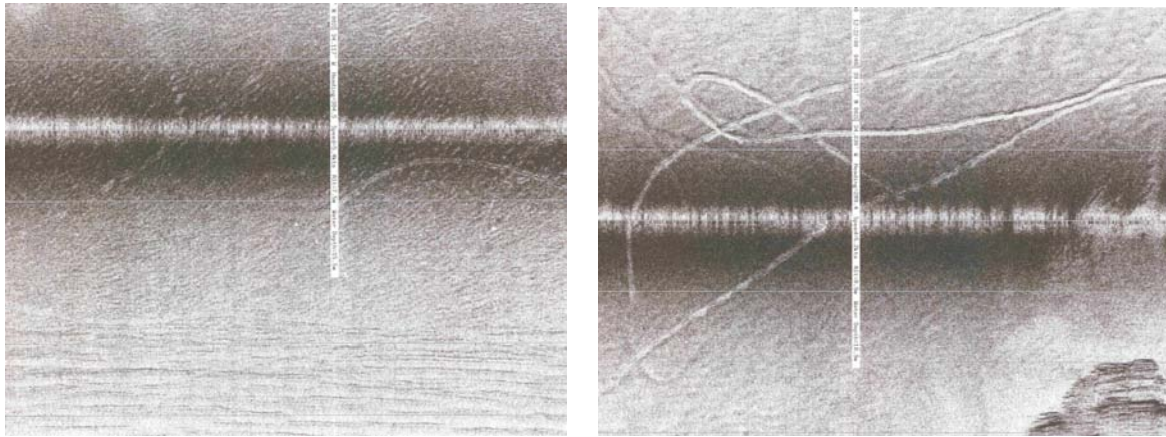


Figure 44 : Extraits de sonogrammes illustrant des essais de récolte de crépidules par suceuse. La partie inférieure de l'image de gauche montre les traces contigues de l'aspirateur hydraulique.

Ce projet, cofinancé par les collectivités et la profession, coordonné par Côtes d'Armor Développement, envisage la récolte et le traitement de 200 000 tonnes de crépidules sur 5 ans, et un suivi scientifique de l'exploitation.

- suivi de la récolte : contrôle des modalités de pêche à chacune des interventions du sablier et gestion des paramètres techniques (date, lieu et conditions d'intervention, enregistrement des tracés de route, quantités récoltées...).
- effets à court terme : impact de l'aspiration sur les fonds, évalué par des interventions en plongée (échantillonnages sédimentaires et faunistiques), associées à des observations vidéo (comportement de l'aspirateur, efficacité...) et mesures de la turbidité induite ; les travaux préliminaires réalisés durant les essais serviront de base de travail.
- effets à moyen terme : cette phase du suivi est rendue nécessaire pour observer et mesurer l'efficacité de la récolte, la vitesse de recolonisation ainsi que l'évolution sédimentaire et bionomique des fonds nettoyés, en portant attention aux espèces d'intérêt commercial.

Ce suivi, envisagé en partenariat entre l'Ifremer et Côtes-d'Armor Développement, entre actuellement dans sa phase opérationnelle.

8. Conclusions

Les **principales conclusions** des travaux réalisés dans le cadre du projet Liteau/Crépidule, sur le site de la baie de Saint-Brieuc peuvent être résumées comme suit :

(1) Concernant l'état de la prolifération dans la baie et son évolution

Les données quantitatives globales, relatives au stock de crépidules de la baie de Saint-Brieuc, datent d'une dizaine d'années et font état d'une biomasse (poids frais de coquille + chair) de l'ordre de 250 000 tonnes. La crépidule colonise aujourd'hui, à des degrés divers, une superficie d'environ 200 km², dans les petits fonds à la périphérie de la baie, principalement dans la partie occidentale.

Ainsi, environ un quart de siècle après que la crépidule ait été introduite dans la baie de Saint-Brieuc, celle-ci figure aux premiers rangs des secteurs les plus colonisés du littoral français.

Depuis cette évaluation exhaustive, de multiples observations (les plus récentes datent du printemps 2000), par sonar latéral et imagerie vidéo, ont concerné des secteurs de plus ou moins grande importance en différentes parties de la baie. Elles témoignent d'une amplification de la colonisation, principalement dans le secteur oriental. Ces observations ont été d'un grand intérêt pour la compréhension des modes de répartition de la crépidule, à différentes échelles spatiales (pluri-kilométrique, pluri-hectométrique et métrique). Elles ont, en outre, permis d'expliquer sa lente et efficace progression, notamment sur les fonds sableux qui ne sont pas a priori favorables à l'installation de la crépidule. C'est par le jeu des transits de chaînes de crépidules sur le fond, générés par l'hydrodynamisme (houles et courants), mais aussi par les activités de pêche aux engins traînants (dragues et chaluts), que les crépidules adultes colonisent les fonds sableux et offrent ainsi des supports aux jeunes recrues. L'importance des activités de pêche a été soulignée, du fait de leurs implications à quatre niveaux : entraînement des chaînes sur le fond par les engins, rejets des crépidules remontées à bord par les dragues et les chaluts, formation de sillons qui constituent des "pièges" pour les crépidules qui migrent passivement sur le fond et, enfin, la casse opérée sur les mollusques bivalves, très abondants dans cette baie, dont les coquilles offrent des supports pour la fixation des larves.

(2) Concernant la dynamique de population et sa modélisation mathématique

Les résultats relatifs au suivi des principaux paramètres de dynamique de population convergent avec ceux des travaux déjà entrepris sur d'autres populations de crépidules de la Manche et de l'Atlantique :

- période de ponte étalée dans le temps, avec un pic maximal en avril-mai ;
- une taille (longueur curviligne) à première maturité de 15 mm pour les mâles et 30 mm pour les femelles, lesquelles ont alors majoritairement 4 ans ;
- une durée de vie de l'ordre de 10 ans.

En outre, il convient de souligner quelques particularités révélées par cette étude :

- un examen de la variabilité spatiale du recrutement a montré que la distribution des recrues était hétérogène à l'échelle de la baie, et que les fonds à crépidules fortement envasés apparaissaient sensiblement moins favorables au recrutement ;
- autre facteur susceptible d'influencer le recrutement de la crépidule, la compétition spatiale avec des espèces d'épifaune sessile, et notamment l'annélide *Pomatoceros triqueter* ;
- enfin, l'éponge perforante *Cliona celata*, qui creuse des galeries dans l'épaisseur de la coquille de crépidule, peut constituer localement un facteur de mortalité des adultes (par endroits, jusqu'à 35 % de crépidules perforées).

Les premiers résultats de la modélisation de la dynamique de population, s'appuyant pour partie sur les paramètres acquis au cours de l'étude de dynamique, et simulant l'évolution temporelle de la distribution en âge (et donc en taille et/ou en poids, grâce aux relations allométriques) ont permis de reproduire la distribution des principaux gisements à l'échelle du golfe normano-breton. Cette première étape du modèle reste à compléter, notamment en portant l'effort sur la représentation du recrutement des larves et en considérant les facteurs qui conditionnent ce recrutement. L'association complexe des classes d'âge (chaînes) est une caractéristique majeure des crépidules, qu'il convient de prendre en compte dans la modélisation.

(3) Concernant les effets de la prolifération sur le milieu

Parmi les principaux résultats de l'étude des effets de la prolifération sur le compartiment benthique, tant en ce qui concerne le substrat que la macrofaune, il convient de mentionner les trois plus importants :

- a) Il s'opère un envasement (production de biodépôts) des sédiments colonisés par la crépidule, et ceci d'autant plus que le niveau de densité est élevé, la colonisation ancienne et l'hydrodynamisme faible ;
- b) Les sédiments envasés deviennent cohésifs et fortement réduits, ce qui limite leur colonisation en profondeur à quelques espèces édifiant une galerie (cas des sipunculides notamment).
- c) Néanmoins, la colonisation des fonds par la crépidule diversifie et enrichit la macrofaune pour les raisons suivantes :
 - la crépidule modifie la texture des fonds en "mimant" des éléments grossiers (les chaînes de crépidules) et en produisant des biodépôts (éléments fins) ;
 - il en résulte une hétérogénéité de structure sédimentaire qui entraîne une diversification des "niches", identiquement aux sédiments hétérogènes grossiers, avec pour principales conséquences, la fixation d'une épifaune sessile (ascidies, pétoncles, serpulidés...) et l'installation d'une épifaune vagile composée pour l'essentiel de petits prédateurs (crustacés et mollusques gastéropodes).

La contre partie de cet enrichissement de la diversité et des abondances de la macrofaune benthique des fonds colonisés, avec de multiples nuances selon le niveau de colonisation et

les caractéristiques biosédimentaires antérieures de ces fonds, se traduit par une banalisation des fonds colonisés. En effet, la crépidule, qui apparaît comme une espèce très structurante avec son cortège d'espèces associées, "gomme" les différences biosédimentaires observées initialement entre les fonds non colonisés. Dans le cas d'une colonisation importante et durable les fonds intensément et durablement colonisés par la crépidule peuvent être qualifiés de "peuplement à crépidules".

Bien que le sujet n'ait pas été spécifiquement étudié dans le cadre de cette étude, il convient néanmoins de souligner les contraintes que la crépidule génère vis à vis des activités de dragages et de chalutages, qui conduisent aujourd'hui les professionnels et les pouvoirs publics à entreprendre de lutter contre la prolifération de la crépidule dans la baie de Saint-Brieuc, et plus généralement sur les principaux "gisements" de crépidules en Bretagne Nord.

Les résultats acquis sur le chantier de la baie de Saint-Brieuc permettront avec ceux des trois autres chantiers du projet (Rade de Brest, Bassin de Marennes-Oléron et Bassin d'Arcachon), de réaliser une synthèse générale.

Références bibliographiques

- Allen K.R., 1974 - Relation between production and biomass. *J. Fish Res. Bd Canada*, 28 : 1573-1581.
- Augris C. et Hamon D. (coordinateurs) et al., 1996 - Atlas thématique de l'environnement marin en baie de Saint-Brieuc (Côtes d'Armor). IFREMER ed., 72p.+ 20 cartes.
- Barbault R., (1992) - Ecologie des peuplements : structure, dynamique et évolution. Masson ed., Paris, coll. Ecologie, 273 p.
- Bhattacharya C.G., 1967 - A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics*, 23 : 115-135.
- Blanchard M., 1995 - Origine et état de la population de *Crepidula fornicata* (Gastropoda prosobranchia) sur le littoral français. *Haliotis*, 24 : 75-86.
- Blanchard M., 1997a - Spread of the slipper limpet (*Crepidula fornicata*) in Europe. Current state and consequences. *Scientia marina*, 61 (sup2) : 109-118.
- Blanchard M., 1999 - Répartition et évaluation du stock de la crépidule (*Crepidula fornicata*) entre le cap Fréhel et le Mont Saint-Michel (Manche Ouest). Rapport IFREMER del/99.05/Brest, 44 p. + annexes.
- Blanchard M., Blanchet A., Gaffet J. D., Hamon D., 2000 - Dynamique de population de la crépidule (*Crepidula fornicata*) en baie de Saint-Brieuc (Manche-Ouest). Rapport interne IFREMER, R.INT.DEL/EC/00-08/Brest.
- Blanchard M. et Ehrhold A., 1999 - Cartographie et évaluation du stock de crépidules (*Crepidula fornicata*) en baie du Mont Saint Michel. *Haliotis*, 28 : 11-20.
- Blanchard M. et Vergnaud-Grazzini C., 1995 - Détermination de l'âge de *Crepidula fornicata* par mesure isotopique. Rapport IFREMER-del, 95.18 : 16p.
- Boysen-Jensen P., 1919 - Valuation of the Limfjord. *Rep. Dan. Biol. Stn.*, 26 : 1-44.
- Bureau S., 1998 - Réponse comportementale des larves compétentes de *Crepidula fornicata* à la présence d'adultes et sélection du substrat par les juvéniles ; Approche expérimentale. Mémoire DES, Paris VI, 52p.
- Castric-Fey A., 1974 - Les peuplements sessiles du benthos rocheux de l'archipel de Glénan (Sud Bretagne). Ecologie descriptive et expérimentale. Thèse doctorat, U.B.O. Brest, 333 p.
- Castric-Fey A., 1983 - Recrutement, croissance et longévité de *Pomatoceros triqueter* et de *Pomatoceros lamarckii* sur plaques expérimentales, en baie de Concarneau (Sud-Finistère). *Institut Océanographique*, Paris, 59 (1) : 69-91.
- Chauvaud L., 1998 - La coquille St Jacques en rade de Brest, un modèle biologique d'étude des réponses de la faune benthique aux fluctuations de l'environnement. Thèse doctorat U.B.O. Brest, 265p.

Coum A., 1979 - La population de crépidules *Crepidula fornicata* (L. 1758) en rade de Brest. Ecologie et dynamique. Thèse de 3^{ème} cycle, U.B.O. Brest, 146 p.

Dauvin J.C., 1997 - Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord : synthèse, menaces et perspectives. Laboratoire de biologie des invertébrés marins et malacologie, service du patrimoine naturel, IEGB, MNHN, Paris, 376 p.

Deslous-Paoli J.M., 1985 - *Crepidula fornicata* L. (gastéropode) dans le bassin de Marennes-Oléron : structure, dynamique et production d'une population. *Oceanologica Acta*, 8 (4) : 453-460.

Desroy N., 1998 - Les peuplements benthiques de substrats meubles du bassin maritime de la Rance. Evolution de la biodiversité et effets de l'activité prédatrice de *Nephtys hombergii* (annélide polychète) sur le recrutement. Thèse doctorat, Université Rennes I, 206 p.

Dupouy H. et Latrouite D., 1979 - Le développement de la crépidule sur le gisement de coquille Saint-Jacques de la baie de Saint-Brieuc. *Science et Pêche, bull. inst. Pêches Mar.*, 292 : 13-19.

Ehrhold A., Blanchard M., Auffret J.P. et 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.

Frontier S., 1983 - Stratégie d'échantillonnage en écologie. Masson ed., Paris, coll. Ecologie, 494 p.

Frontier S. et Pichod-Viale D., 1991 - Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. Masson ed., Paris, coll. Ecologie, 392 p.

Gros P. et Hamon D., 1988 - Typologie biosédimentaire de la baie de Saint-Brieuc (Manche Ouest) et estimation de la biomasse des catégories trophiques macrozoobenthiques. Rapport IFREMER, DERO/DEL 88-27, 153 p.

Halary C., Royer Y., Corlouer J.P. et Dao J.C., 1994 - Effects of prédation and competition on Scallops (*Pecten Maximus*) seabed cultivation in Saint-Brieuc; preliminary results. Proc. 9th Int. Pectinid Workshop, Nanaimo Canada, April 1993. *Rapp. Tech. Can. Sci. Hal. Aquat.*, 2 : 39-49.

Hamon D. et Blanchard M., 1994 - Etat de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata*) en baie de Saint-Brieuc. Rapport IFREMER, DEL 94-14, 29 p.

Haubois A.G., 1999 - Influence du vieillissement d'une population de crépidules sur l'épifaune associée. Incidence sur le recrutement. Mémoire DEA Bordeaux 1, 30p.

Hoch T., 1995 - Modélisation du cycle biogéochimique des éléments limitant la production biologique en Manche (N, P, Si). Thèse doctorat, Université Paris VII, 205 p.

Houlgatte E., 1996 - Morpho-sédimentologie : Nature des fonds et figures sédimentaires. In, Atlas thématique de l'environnement marin en baie de Saint-Brieuc (Augris C. & Hamon D., coordinateurs). Edition IFREMER, 29-38.

Houlgatte E., 1997 - Répartition de la crépidule (*Crepidula fornicata*) sur le secteur de Rohein au plateau des Portes d'Erquy. Rapport de contrat IFREMER, 17p.

Houlgatte E. et Hamon D., 1992 - Cartographie géomorphologique et sédimentologique en baie de Saint-Brieuc. Rapport IFREMER-del 92.15, 24p + 12pl.

La Barraque D., 1999 - La crépidule dans le bassin d'Arcachon : évaluation du stock, dynamique de la population, impact sur la macrofaune benthique. Mémoire DEA Bordeaux 1, 33p.

Le Gall P., 1980 - Etude expérimentale de l'association en chaîne et de son influence sur la croissance et la sexualité chez la crépidule. Thèse doctorat, Université Caen, 251 p.

Lincoln R.J., 1979 - British Marina amphipoda : gammaridea. British Museum Natural History, London, pp 114-115.

Loizeau V., Abarnou A., Cugier P., Jaouen-Madoulet A., Le Guellec A.-M., Ménesguen A., 2001 - A model of PCB bioaccumulation in the sea bass food web from the Seine estuary (Eastern English Channel). *Mar. Pollut. Bull.*, 43 (7-12) : 242-255.

Ménesguen A., 1991 - « ELISE », an interactive software for modelling complex aquatic ecosystems. In *Computer Modelling in Ocean Engineering 91*, Arcilla A.S., Pastor M., Zienkiewicz O.C. and Schrefler B.A., eds, Balkema, Rotterdam, 87-94.

Montaudouin de X., Audemard C., Labourg P.J., 1999 - Does the slipper limpet (*Crepidula fornicata*, L.) impair oyster growth and zoobenthos biodiversity ? A revisited hypothesis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 235 : 105-124.

Noel P., Blanchard M. et Berthou P., 1995 - Cartographie et évaluation des principaux mollusques filtreurs du golfe normano-breton. Rapport IFREMER-del et drv.rh 95.11, 31p.

Retière C., 1979 - Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du Golfe Normano-breton. *Thèse de doctorat, Université Rennes*, 370 p.

Salomon J.C. et Breton M., 1993 - An atlas of long term currents in the channel. *Oceanol. Acta*, 16 : 439-448.

Sauriau P.G., Pichocki-Seyfried C., Walker P., de Montaudouin X., Palud C. et Héral M., 1998 - *Crepidula fornicata* L. (mollusque gastéropode) en baie de Marennes-Oléron : cartographie des fonds par sonar à balayage latéral et estimation du stock. *Oceanologica Acta*, 21 (2) : 353-362.

Soulas M., Blanchard, M., Hamon D., et Halary, C., 2000 – Projet d'exploitation de la crépidule en Bretagne Nord en vue de la restauration des fonds colonisés. Actes du colloque 29 (Editions Ifremer) "Restauration des écosystèmes côtiers" (8, 9 novembre2000), 230-242.

Thouzeau G., 1989 - Déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus* (L.) en baie de Saint-Brieuc. Thèse doctorat. U.B.O. Brest, 545 p.