

Université Bordeaux 1
DEA Environnements et Paléoenvironnements Océaniques
Année universitaire 1998/1999



INFLUENCE DU VIEILLISSEMENT D'UNE POPULATION
DE CREPIDULES SUR L'EPIFAUNE ASSOCIEE.
INCIDENCE SUR LE RECRUTEMENT



HAUBOIS Anne-Gaëlle

Sous la direction de :
HAMON Dominique (IFREMER/Brest), tuteur.
DE MONTAUDOUIN Xavier (L.O.B. Arcachon), co-tuteur.

Remerciements

Je remercie vivement Dominique Hamon pour m'avoir donné l'opportunité de faire ce stage. Merci également pour sa disponibilité et ses conseils.

Merci à Daniel Coïc, Aline Blanchet et Jean-Dominique Gaffet sans lesquels je n'aurais pas eu assez de cinq mois pour réaliser ce travail.

Je n'oublie pas les plongeurs, Herlé Goragner, Olivier Dugornay et Christian Mingant, qui ont échantillonné pour moi lors de la mission en baie de Saint-Brieuc.

Merci à Xavier de Montaudouin pour son soutien.

Et merci à l'ensemble du personnel de la DEL pour leur accueil et leur gentillesse.

Sommaire

INTRODUCTION.....	2
1. CARACTERES GENERAUX DE LA CREPIDULE	3
1.1 CARACTERISTIQUES BIOLOGIQUES	3
1.2 CARACTERISTIQUES ECOLOGIQUES	4
2. LA BAIE DE SAINT-BRIEUC	4
2.1 CARACTERES GENERAUX.....	4
2.3 DISTRIBUTION DE LA CREPIDULE DANS LA BAIE	6
3. MATERIEL ET METHODE.....	6
3.1 CHOIX DES STATIONS	8
3.2 ECHANTILLONNAGE.....	11
3.2.1 Prélèvements en plongée	11
3.2.2 Prélèvements à la benne.....	11
3.3 ANALYSE FAUNISTIQUE.....	11
3.4 EXAMEN DE LA STRUCTURE DE POPULATION.....	12
3.5 TRAITEMENT DES DONNEES	12
3.5.1 Richesse spécifique, Indice de diversité et Equitabilité	12
3.5.2 Diagrammes rangs-fréquences.....	13
3.5.3 Analyses de variance	13
4. RESULTATS ET INTERPRETATION	13
4.1 L'EPIFAUNE ASSOCIEE AUX CREPIDULES.....	13
4.1.1 Traits généraux	13
4.1.2 Richesse et diversité spécifique du peuplement épibenthique	15
4.1.3 Structure du peuplement épibenthique	16
4.1.4 Particularités de l'épifaune sessile.....	17
4.1.5 Particularités de l'épifaune vagile	20
4.2 INCIDENCE DE L'EPIFAUNE SESSILE SUR LA STRUCTURE DE LA POPULATION DE CREPIDULE	22
4.2.1 Observation des chaînes.....	22
4.2.2 Structure de population.....	23
5. DISCUSSION	25
5.1 EVOLUTION DE L'EPIFAUNE EN FONCTION DE L'ANCIENNETE DE LA COLONISATION	25
5.2 INCIDENCE SUR LE RECRUTEMENT ET LA POPULATION DE CREPIDULE	26
CONCLUSION	28
BIBLIOGRAPHIE.....	29
ANNEXES.....	31

INTRODUCTION

La crépidule (*Crepidula fornicata*), mollusque gastéropode filtreur introduit sur le littoral français depuis une cinquantaine d'années, présente une potentialité de colonisation impressionnante (Blanchard, 1995). Elle fait l'objet d'études particulières au sein du Laboratoire "Biodiversité Benthique" du Département "Ecologie Côtière" à la Direction de l'Environnement et de l'aménagement Littoral de l'IFREMER. Ce laboratoire (DEL/EC/BB), dont l'activité essentielle est axée sur l'étude des proliférations benthiques végétales et animales, a entrepris des travaux qui visent d'une part à développer un modèle d'invasion biologique de la crépidule et d'autre part à évaluer les effets de la prolifération sur la biodiversité benthique. Ces travaux sont menés en baie de Saint-Brieuc, un des sites majeurs de prolifération avec un stock estimé à 250 000 tonnes (Hamon et Blanchard, 1994). La baie fait l'objet d'activités de pêche professionnelle importantes et variées. Le fait que la crépidule entre aujourd'hui en compétition spatiale et trophique avec les espèces d'intérêt commercial (coquille Saint-Jacques, palourde rose, amande de mer...) et constitue une gêne à l'utilisation des engins traînants a motivé ce choix, certains résultats devant conduire à envisager des moyens de lutte.

La présence massive de crépidules sur des fonds sableux modifie la texture sédimentaire par l'apport d'éléments grossiers et la production de biodépôts. Aussi, la faune évolue-t-elle vers un peuplement de fonds grossiers hétérogènes envasés où la crépidule offre des possibilités de fixation et d'abri. Elle conditionne ainsi la présence d'autres espèces (Hily, 1989) et avantage notamment celles pour lesquelles la présence d'un substratum est un facteur déterminant (Barnes *et al.*, 1973). Une étude menée dans le bassin d'Arcachon a par ailleurs montré que pour un même sédiment d'origine, la présence de la crépidule modifiait l'assemblage faunistique de la communauté macrozoobenthique (Montaudouin *et al.*, 1999).

La complexité structurale engendrée entraîne donc une diversification des niches écologiques et l'installation d'une épifaune, vagile et sessile, riche et diversifiée. De plus, l'endofaune de sables propres, initialement présente, évolue vers une endofaune de sédiments envasés. La composition du peuplement à crépidules semble varier selon deux facteurs, tous deux en relation avec l'ancienneté de la colonisation : la nature sédimentaire des fonds colonisés et le niveau de densité de crépidules.

L'objet de ce travail est d'étudier *l'influence du vieillissement d'une population de crépidules sur l'épifaune associée et son incidence sur le recrutement*. Ce n'est pas tant l'âge des individus qui composent la population de crépidules qui sera considéré, mais surtout l'ancienneté de la colonisation. Le premier objectif sera d'évaluer qualitativement et quantitativement l'épifaune associée et d'analyser son évolution en fonction de ce critère. Le second objectif sera d'examiner dans quelle mesure l'épifaune fixée peut constituer une entrave au recrutement de la crépidule, du fait de la compétition spatiale, et d'en voir la répercussion sur sa structure de population.

1. CARACTERES GENERAUX DE LA CREPIDULE

La crépidule est originaire de la côte Est des Etats-Unis et la première étape de son introduction en Europe s'est effectuée par l'importation de l'huître *Crassostrea virginica* en Grande Bretagne. Elle est observée dans la baie de Liverpool en 1872 et s'est ensuite étendue sur les côtes anglaises et dans les pays voisins, véhiculée notamment par les transferts de coquillages exploités (Blanchard, 1997). Les deux premiers sites d'observation de la crépidule en France ont été Cherbourg et Brest, contaminés lors de la seconde guerre mondiale par l'arrivée des bateaux alliés. Dans les années 70, la crépidule fait son apparition dans divers sites ostréicoles, suite à l'introduction de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*. Aujourd'hui, elle est présente sur l'ensemble du littoral français de la Manche et de l'Atlantique, ainsi qu'en certains sites de la Méditerranée (Blanchard, 1995).

1.1 CARACTERISTIQUES BIOLOGIQUES

Crepidula fornicata, mollusque gastéropode prosobranche, appartient à la famille des Calyptraeidae, caractérisée par la présence d'un septum qui protège la masse viscérale.

La crépidule vit associée en chaînes de plusieurs individus, fixées sur un substrat inerte ou vivant. Elle est hermaphrodite protandre. Les mâles se situent à l'apex de la chaîne et les femelles à la base, avec entre les deux des individus de stades intermédiaires. La forme hélicoïdale de la chaîne facilite la reproduction en rapprochant les organes sexuels. Une autre particularité de la crépidule est son mode d'alimentation suspensivore. Elle possède une branchie unique qui assure à la fois les fonctions de respiration et d'alimentation et les particules sont retenues par un filtre muqueux à l'entrée de l'ouverture inhalante.

La durée de la période de reproduction varie selon les sites. Dans le Golfe Normano-Breton elle se déroule de février à novembre, avec une ponte maximale de juin à août (Quiniou et Blanchard, 1987). Les oeufs sont incubés par les femelles puis des larves planctoniques sont libérées dans la masse d'eau où elles se maintiennent environ un mois. Ceci permet leur dispersion avant de s'installer sur le fond et de se métamorphoser. Les juvéniles restent mobiles avant de se fixer définitivement au printemps de l'année suivante (Dupouy et Latrouite, 1979).

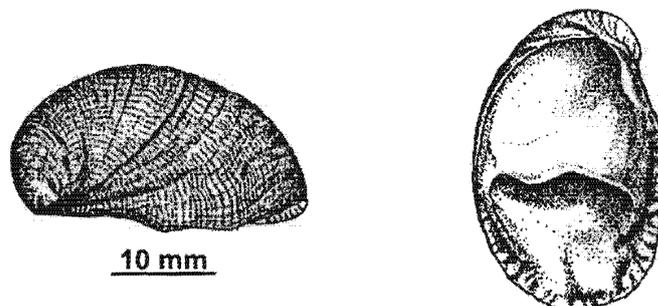


Figure 1 : coquille de crépidule (d'après Hayward et Ryland édit., 1990)

1.2 CARACTERISTIQUES ECOLOGIQUES

C'est une espèce infralittorale mais qui peut être présente dans la zone de balancement des marées (Cout, 1979 ; Sauriau *et al.*, 1998). Elle est eurytherme, euryhaline et affectionne les milieux abrités comme les baies et les estuaires. Ces faibles exigences écologiques et l'absence de prédateurs contribuent à son succès sur nos côtes.

L'installation de la crépidule nécessite la présence de supports pour la fixation des recrues. Ainsi les fonds coquilliers et les sédiments grossiers lui sont favorables ; elle a en outre la capacité d'utiliser les coquilles de son espèce comme support. Ensuite, la colonisation est liée au comportement grégaire des larves qui se fixent préférentiellement dans des secteurs où des individus adultes sont présents (McGee et Targett, 1989). Les nouveaux arrivants se fixent au sommet des chaînes déjà constituées ou sur des coquilles vides générant de nouvelles chaînes. Une fois installée, la crépidule favorise l'envasement du substrat par sa présence et son activité trophique. D'une part sa présence en forte densité entraîne des modifications des conditions hydrodynamiques au niveau du fond et d'autre part elles produisent une grande quantité de biodépôts (fèces et pseudofèces) et forment un voile muqueux qui piège les particules fines. Ainsi se forme un sédiment cohésif, difficilement érodable par les houles (Ehrold *et al.* 1998).

2. LA BAIE DE SAINT-BRIEUC

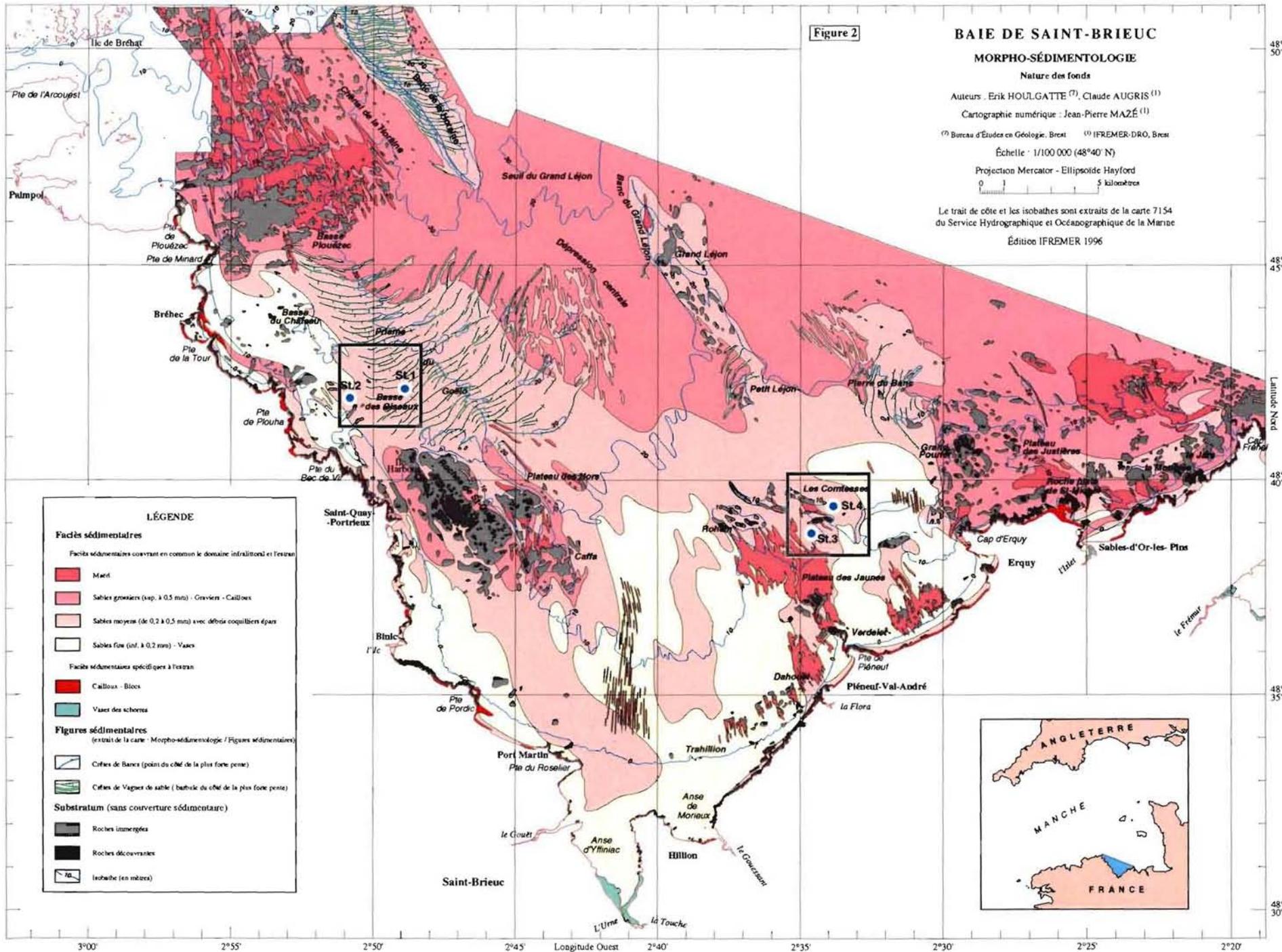
2.1 CARACTERES GENERAUX

La baie de Saint-Brieuc est particulièrement bien connue du point de vue de son environnement physique et biologique (Augris et Hamon, 1996). Elle est située sur la côte de la Manche occidentale et fait partie du Golfe Normano-Breton. D'une superficie d'environ 800 km², elle est limitée à l'ouest par l'archipel de Bréhat, par le Cap Fréhel à l'est et par l'isobathe 30 m au nord. C'est une baie peu profonde qui présente un littoral à falaises. Sa morphologie sous-marine présente des reliefs, tels des hauts fonds rocheux (les Roches de Saint-Quay, le Plateau des Jaunes, le Grand Léjon et le Grand Pourrier) et des bancs sableux (le Banc de la Horaine) qui délimitent des dépressions.

Avec un marnage moyen de 7 m, la marée constitue le facteur hydrodynamique majeur. Les courants résiduels, qui ont un rôle important dans la répartition des larves, ont un mouvement général d'est en ouest et forment un vaste tourbillon anticyclonique dans la partie nord-ouest de la baie. Elle est essentiellement soumise à des vents de secteur ouest et à des houles de secteur nord-ouest. Ainsi, la partie est de la baie se trouve plus exposée que la partie ouest, abritée par la marge littorale.

Les fonds présentent un gradient granulométrique, des sédiments les plus fins vers les plus grossiers selon deux directions (figure 2) :

- de la côte vers le large, en relation avec le renforcement des courants de marées,
- de l'ouest vers l'est, lié à la diminution de l'effet d'abri.



Le gradient côte-large détermine une distribution en ceintures de la faune benthique (Thouzeau et Hamon, 1992), localement perturbée par les zones rocheuses qui induisent des variations de la nature sédimentaire des fonds et de l'hydrodynamisme. La macrofaune benthique est dominée par les mollusques filtreurs, notamment la coquille Saint-Jacques, la palourde rose et l'amande de mer qui font l'objet d'une exploitation.

Des faciès de maërl se répartissent dans la baie. Ce sédiment est constitué principalement d'arbuscules de lithotamnion (algue calcaire) associés à des fragments bioclastiques et quelques débris lithiques. Les gisements de maërl sont soit en tache de plusieurs km² (sud-est de Bréhat, nord du plateau des jaunes) soit en rubans (sud-est de Caffa).

2.3 DISTRIBUTION DE LA CREPIDULE DANS LA BAIE

La crépidule fut signalée pour la première fois dans la baie de Saint-Brieuc en 1974 par Dupouy et Latrouite, qui ont observé la présence de jeunes individus fixés sur des coquilles Saint-Jacques. L'introduction de la crépidule s'est effectuée vraisemblablement par le biais des activités ostréicoles pratiquées dans la partie sud-ouest de la baie. Elle s'est ensuite propagée vers l'est et en 30 ans, la population de crépidules s'est considérablement développée. Ainsi, au début des années 90, le stock a été estimé à 250 000 tonnes, le gisement s'étendant sur environ 200 km², principalement sur la façade ouest de la baie (Hamon et Blanchard, 1994). Les concentrations les plus fortes ont été observées à proximité des platiers rocheux, le sédiment étant constitué d'éléments grossiers favorables à la fixation (figure 3). La crépidule colonise également de façon importante les dépressions, notamment la grande dépression occidentale au nord-ouest de la baie ainsi que les accidents morphologiques plus modestes, et s'accumule au pied des dunes sableuses. Dans certains secteurs, le recouvrement des fonds est tel que les activités de pêche aux engins traînants ont dû être abandonnées.

La crépidule est absente de certains secteurs ou présente uniquement en faible nombre :

- vers le large, au delà de l'isobathe 20 m,
- dans l'axe central nord-sud, régulièrement chaluté,
- à proximité du Cap d'Erquy où les courants sont probablement trop forts.

Les activités de pêche ont contribué fortement à son expansion. D'une part l'essaimage des chaînes a permis à la crépidule d'accéder à de nouveaux secteurs où a priori elle n'aurait pas pu s'installer du fait de l'absence de substrat favorable. D'autre part, les sillons formés par les engins traînants créent des abris dans lesquels elle se stabilise. Enfin, la casse de coquillages occasionnée par le passage des dragues alimente les fonds en débris coquilliers qui serviront de support pour l'installation des jeunes.

Une colonisation graduelle a été observée (Hamon et Blanchard, 1994). Dans un premier temps la crépidule est présente sous forme de chaînes éparses, puis les chaînes se regroupent pour former des "taches" de taille plus ou moins grandes qui s'étendent progressivement pour constituer localement un tapis qui recouvre complètement le substrat.

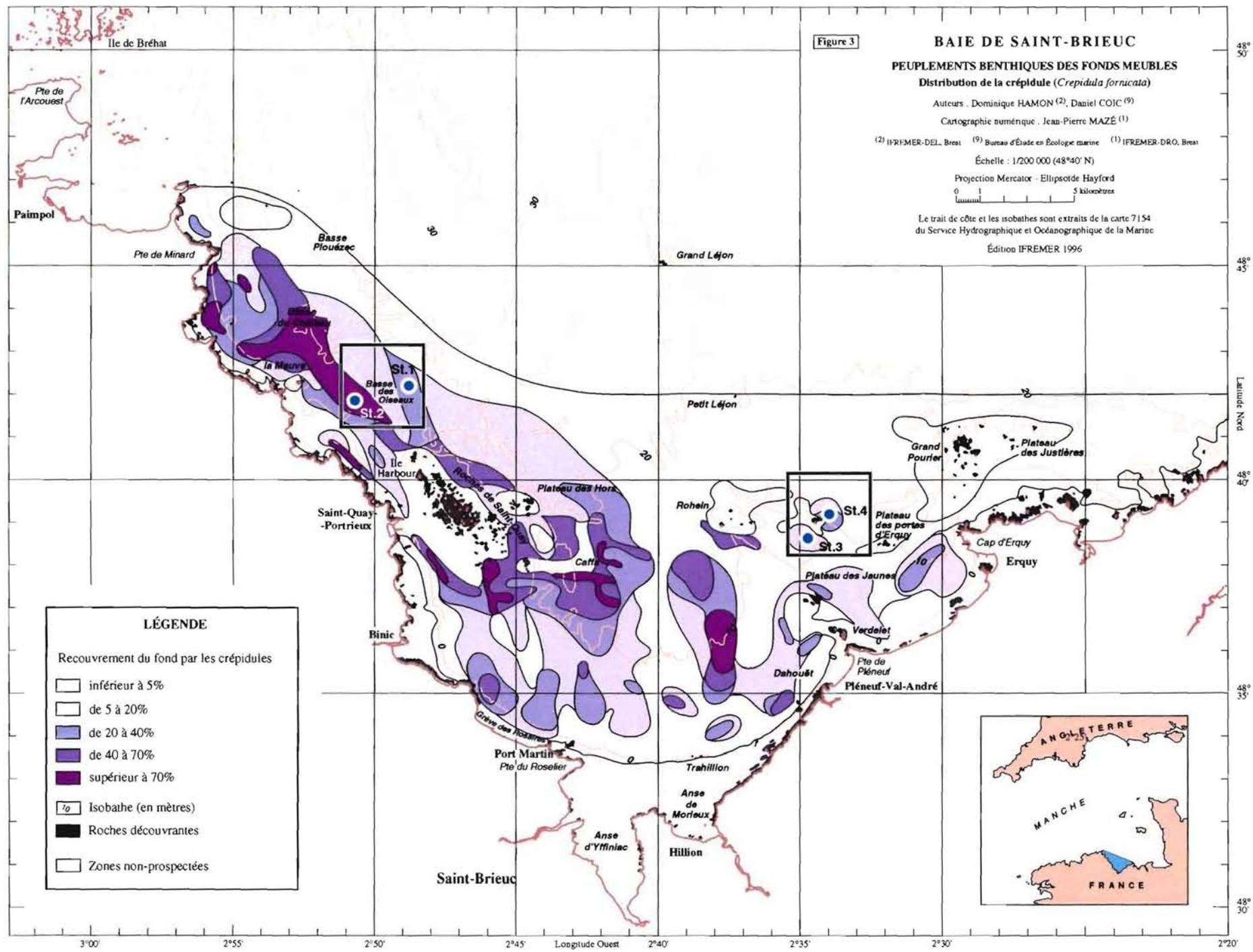


Figure 3

BAIE DE SAINT-BRIEUC
PEUPELEMENTS BENTHIQUES DES FONDS MEUBLES
Distribution de la crépidule (*Crepidula fornicata*)

Auteurs : Dominique HAMON ⁽²⁾, Daniel COIC ⁽⁹⁾
 Cartographie numérique : Jean-Pierre MAZÉ ⁽¹⁾
⁽²⁾ IFREMER-DEL, Brest ⁽⁹⁾ Bureau d'Étude en Écologie marine ⁽¹⁾ IFREMER-DRO, Brest
 Échelle : 1/200 000 (48°40' N)
 Projection Mercator - Ellipsoïde Hayford
 0 1 5 kilomètres
 Le trait de côte et les isobathes sont extraits de la carte 7154 du Service Hydrographique et Océanographique de la Marine
 Édition IFREMER 1996

LÉGENDE

Recouvrement du fond par les crépidules

- inférieur à 5%
- de 5 à 20%
- de 20 à 40%
- de 40 à 70%
- supérieur à 70%
- Isobathe (en mètres)
- Roches découvertes
- Zones non-prospectées



3. MATERIEL ET METHODE

Les prélèvements ont été effectués dans le cadre de la mission "CREPIBIO 99" qui s'est déroulée en baie de Saint-Brieuc du 14 au 18/01/99 à bord du navire "Côtes de la Manche". Cette mission avait pour objectif la récolte d'échantillons faunistiques pour les besoins du stage et plus largement pour l'étude des effets de la prolifération de la crépidule sur la biodiversité benthique. Elle a permis également l'acquisition de données en vue de compléter l'étude de la dynamique de population entreprise en 1998. Au cours de cette mission, plusieurs stations ont été échantillonnées, parmi lesquelles quatre ont été sélectionnées pour les besoins de la présente étude.

3.1 CHOIX DES STATIONS

Deux zones soumises à des conditions environnementales différentes ont été choisies, une située à l'ouest (zone du Palus) et l'autre à l'est (zone des Comtesses). Dans chacune d'elles, deux stations ont été sélectionnées de manière à avoir une station anciennement colonisée et une station plus récemment colonisée. Le choix des zones et des stations s'est effectué sur la base des connaissances de la colonisation de la baie par la crépidule (Dupouy et Latrouite, 1979 ; Hamon et Blanchard, 1994) . Le secteur du Palus est colonisé de longue date, la prolifération ayant débuté dans la partie ouest de la baie. La crépidule s'est ensuite progressivement et irrégulièrement étendue vers l'est par dispersion naturelle et anthropique.

⇒ Zone du Palus

Située au nord-ouest des Roches de Saint-Quay, cette zone est à l'abri des vents et des houles dominants. Le sédiment est constitué de sables moyens, mais la présence en abondance de la crépidule a modifié profondément la nature sédimentaire en provoquant un envasement. De fait, les eaux de cette zone, où les courants de marées sont canalisés et intensifiés par les Roches de Saint-Quay et le plateau des Hors (Augris et Hamon, 1996), sont turbides.

Station 1 : localisée dans un creux de vague de sable (figure 2) dans un secteur récemment colonisé par la crépidule qui s'infiltré progressivement dans ces dépressions.

Station 2 : située dans un secteur très anciennement colonisé où le fond est totalement recouvert et le sédiment très envasé (figure 5). Près d'1/3 à 1/2 du contenu des prélèvements était constitué de coquilles de crépidules vides.

⇒ Zone des Comtesses

Ce secteur est plus exposé aux vents et aux houles mais les courants de marées y sont relativement plus faibles. Au voisinage des roches, le renforcement local des courants agit sur la sédimentation et en conséquence, des faciès sédimentaires différents se juxtaposent. Au sud des Comtesses les fonds sont constitués de sables fins et de rubans de maërl alors qu'au nord ce sont plutôt des sables moyens. La présence de la crépidule dans l'est de la baie est plus récente et l'envasement des fonds est par conséquent moins généralisé et concerne surtout les zones fortement colonisées.

Station 3 : située au sud des Comtesses dans une zone récemment colonisée mais le recouvrement est cependant important. Le sédiment, plus grossier et constitué de maërl, est encore relativement propre (figure 6).

Station 4 : située au nord des Comtesses, cette station est plus anciennement colonisée et le sable est très envasé (figure 7).

Classement des stations, de la plus anciennement colonisée à la plus récemment colonisée, en se rapportant à l'historique de la colonisation :

☞ par secteur

Station 2 > Station 1

Station 4 > Station 3

☞ pour les deux secteurs confondus

Station 2 > Station 4 > Station 3 > Station 1



Figure 4 : prélèvement à la benne en St1



Figure 5 : prélèvement à la benne en St2



Figure 6 : prélèvement à la benne en St3



Figure 7 : prélèvement à la benne en St4

Aspects des fonds à crépidules



St1



St2



St3



St4



3.2 ECHANTILLONNAGE

Deux méthodes complémentaires ont été utilisées, de manière à échantillonner au mieux la totalité de l'épifaune :

- ↳ des prélèvements en plongée pour l'épifaune sessile
- ↳ des prélèvements à la benne pour l'épifaune vagile (et l'endofaune)

Au préalable, des enregistrements vidéos au moyen d'un bâti ponctuel ont permis la localisation des sites d'échantillonnage. Le choix s'est porté sur des zones où le substrat est totalement recouvert par les crépidules afin que les densités entre les différentes stations soient relativement proches et qu'ainsi, seul le critère ancienneté puisse être comparé.

3.2.1 Prélèvements en plongée

En chaque station, les prélèvements ont été réalisés sur quatre quadrats de $\frac{1}{4}$ de m², répartis sur un cordage de 25 m tendu au fond. Les crépidules ont été récoltées à la main et remontées à bord dans des filets à petit maillage. Les échantillons ont été fixés au formol à 5%. Les plongées ont également été l'occasion d'acquérir des images vidéos et des photographies, afin d'obtenir des informations sur la structure du peuplement en place.

3.2.2 Prélèvements à la benne

Aux mêmes stations, quatre prélèvements de $\frac{1}{4}$ de m² au moyen d'une benne Hamon ont été effectués. Ceux-ci ont été triés à bord sur un tamis de 2 mm de vide de maille, puis le refus fixé au formol.

L'échantillonnage à la benne est aléatoire et entraîne une plus grande variabilité du contenu de chaque prélèvement. Cette approche permet cependant un meilleur échantillonnage de l'épifaune vagile par rapport aux prélèvements effectués en plongée. De plus, la benne prélève le sédiment sur une vingtaine de cm et échantillonne également l'endofaune. A chaque station, des bennes supplémentaires ont permis la récolte de chaînes de crépidules, congelées en vue d'un examen de leur agencement.

3.3 ANALYSE FAUNISTIQUE

Les échantillons (bennes et plongées) ont tout d'abord été triés afin d'isoler la faune vagile, la faune sessile et l'endofaune associées aux crépidules. L'endofaune ne sera pas traitée dans le cadre de ce stage. Une analyse taxinomique a ensuite été réalisée au niveau spécifique à l'aide de faunes françaises et britanniques. Pour certains groupes zoologiques à identification délicate, comme les amphipodes, celle-ci a été limitée au genre ou à la famille. Du plus, la conservation au formol rend difficile l'identification des espèces appartenant aux groupes des anthozoaires et des nudibranches. En ce qui concerne les bryozoaires, seule une observation du recouvrement des coquilles de crépidules par les colonies a été faite. Les échantillons congelés ont été utilisés pour l'acquisition de données qualitatives : nombre d'individus par chaîne, agencement des individus, recouvrement des coquilles par l'épifaune.

3.4 EXAMEN DE LA STRUCTURE DE POPULATION

Afin d'obtenir des informations sur la structure de la population de crépidules et son évolution en fonction du niveau de colonisation, des histogrammes de fréquence de taille ont été réalisés. Compte tenu des fortes densités de crépidules, un sous-échantillonnage a été effectué afin de réduire les mesures. Pour chaque station, les crépidules récoltées sur un des quadrats réalisés en plongée ont été triées à vue en quatre classes de taille. Cinquante coquilles de chaque classe ont été prises au hasard pour une mesure moyenne de la **longueur curviligne**. Celle-ci est mesurée suivant la courbure de la coquille depuis l'apex jusqu'à la bordure. Ce paramètre représente l'intégralité de la sécrétion du manteau et augmente avec l'âge de l'animal (Coum, 1979).

En complément, l'âge des crépidules de chaque classe a été déterminé. Ceci permet de voir si pour une même classe de taille, l'âge des individus varie selon les stations, ce qui traduirait une plus ou moins bonne croissance en fonction de l'environnement. La détermination de l'âge se fait par lecture des stries de croissance formées sur la coquille lors de l'arrêt ou du ralentissement hivernal. Cependant, d'autres facteurs peuvent marquer les coquilles (variations de température ou de quantité de nourriture, stress) et ne doivent pas être assimilés à des structures périodiques (Coum, 1979). Ces marques sont d'autant plus nombreuses que les coquilles sont vieilles, ce qui rend alors difficile l'âgeage de certains individus. De plus, sur les individus âgés, la croissance étant plus faible les stries les plus récentes se resserrent et sont parfois difficiles à discerner.

3.5 TRAITEMENT DES DONNEES

3.5.1 Richesse spécifique, Indice de diversité et Equitabilité

Ces différents paramètres permettent de caractériser le peuplement des différentes stations. La **Richesses spécifique S** représente le nombre d'espèces constituant le peuplement. Mais cette mesure est insuffisante, car pour une même richesse spécifique deux peuplements peuvent présenter des structures très différentes. En complément, il faut calculer un **Indice de diversité** qui va prendre en compte l'abondance relative des espèces (Barbault, 1992). Parmi les nombreux indices, c'est l'indice de Shannon qui a été retenu.

Indice de diversité de Shannon :

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

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).

Remarque : La richesse spécifique et la diversité sont cependant biaisées car pour certains individus la détermination n'a pas été effectuée au niveau spécifique. C'est le cas des genres *Corophium* et *Ampelisca* qui ont été assimilés à une seule espèce. De plus, les bryozoaires n'ont pas été dénombrés.

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

3.5.2 Diagrammes rangs-fréquences

Les diagrammes rangs-fréquences permettent une comparaison de la structure du peuplement épibenthique dans les différentes stations. Les espèces, classées par ordre d'abondances décroissantes, sont représentées par leur rang en abscisses et leur abondance en ordonnées. Les données sont portées en logarithmes afin de faciliter la lecture du diagramme. L'allure de celui-ci varie en fonction de la diversité spécifique et de l'équitabilité : il est concave lorsque ces deux paramètres sont faibles et convexe lorsqu'ils sont élevés (Frontier et Pichod-Viale, 1991).

Un premier type de diagramme prend en compte l'ensemble du peuplement pour chaque type de prélèvement (bennes et plongées). Un deuxième type de diagramme ne considère que les espèces dominantes du peuplement, en utilisant les données acquises en plongée pour les espèces sessiles et celles acquises à la benne pour les espèces vagiles.

3.5.3 Analyses de variance

L'analyse de variance permet de vérifier s'il y a une différence significative entre deux ou plusieurs groupes d'échantillons (Frontier, 1983). Les diversités spécifiques, les abondances moyennes des principaux taxons et des espèces dominantes de l'épifaune, ont été comparées entre stations. Lorsque les différences se sont révélées significatives ($P < 0.05$), l'homogénéité des variances (test de Bartlett) et la normalité ont été vérifiées (les données ont été transformées en $\log(x+1)$ pour les cas où la normalité n'était pas respectée). L'analyse de variance a été suivie du test H.S.D de Tuckey qui considère tour à tour toutes les comparaisons possibles entre les moyennes prises deux à deux (Scherrer, 1984).

4. RESULTATS ET INTERPRETATION

4.1 L'EPIFAUNE ASSOCIEE AUX CREPIDULES

4.1.1 Traits généraux

Les fonds à crépidules présentent une épifaune, vagile et sessile, diversifiée où tous les groupes trophiques sont représentés. Au total, 75 espèces ont été identifiées et il faut ajouter à cela les individus pour lesquels la détermination s'est arrêtée à la famille. Parmi toutes ces espèces, certaines sont plus particulièrement abondantes. L'annélide polychète *Pomatoceros triqueter* domine largement les peuplements des différentes stations, notamment aux Comtesses (annexes 1 et 2). Cette espèce vit dans des tubes calcaires solides fixés sur les coquilles de crépidules ou à l'intérieur des

des coquilles vides. L'épifaune sessile est également caractérisée par différentes espèces d'ascidies appartenant notamment aux familles des Styelidés (*Styela* spp, *Polycarpa* spp) et des Pyuridés (*Pyura* spp, *Microcosmus claudicans*). Les ascidies se fixent sur les chaînes de crépidules et le plus souvent à l'intérieur des coquilles vides. La classe des bivalves est représentée, entre autre, par *Chlamys varia*, relativement abondant dans ce type de fond envasé et riche en coquilles (Hily et Le Foll, 1990). Ce pétoncle se fixe par son byssus, à l'intérieur des coquilles de crépidules vides. 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 a la capacité de perforer les organismes calcaires, puis d'installer un réseau de galeries à l'intérieur de l'organisme parasité qui se trouve alors fragilisé. Les coquilles de crépidules sont plus ou moins affectées selon les stations et ce sont notamment les individus de grande taille qui sont percés.

	St1	St2	St3	St4
% d'individus vivants percés par la clione	3%	9%	3%	2.5%

Tableau 1 : pourcentage de crépidules vivantes percées par la clione.
(Estimation faite sur un des quatre prélèvements en plongée)

L'épifaune vagile est constituée principalement de gastéropodes et de crustacés. En ce qui concerne les gastéropodes, ils sont notamment représentés par les nasses (*Hinia* spp.). Elles vivent sur les fonds de sables ou de vases où elles se nourrissent de cadavres et de matière organique en décomposition. Le peuplement de crustacés est composé de tanaïdacs (*Apeudes talpa*), d'isopodes, d'amphipodes, avec notamment les genres *Corophium* et *Ampelisca*, et de décapodes avec les galathées et les pagures



Figure 8 : ascidie sur fond de crépidules



Figure 9 : bryozoaires (*Pentapora foliacea*) et galathée



Figure 10 : *Chlamys varia* et ascidies



Figure 11 : *Pomatoceros triqueter*

4.1.2 Richesse et diversité spécifique du peuplement épibenthique

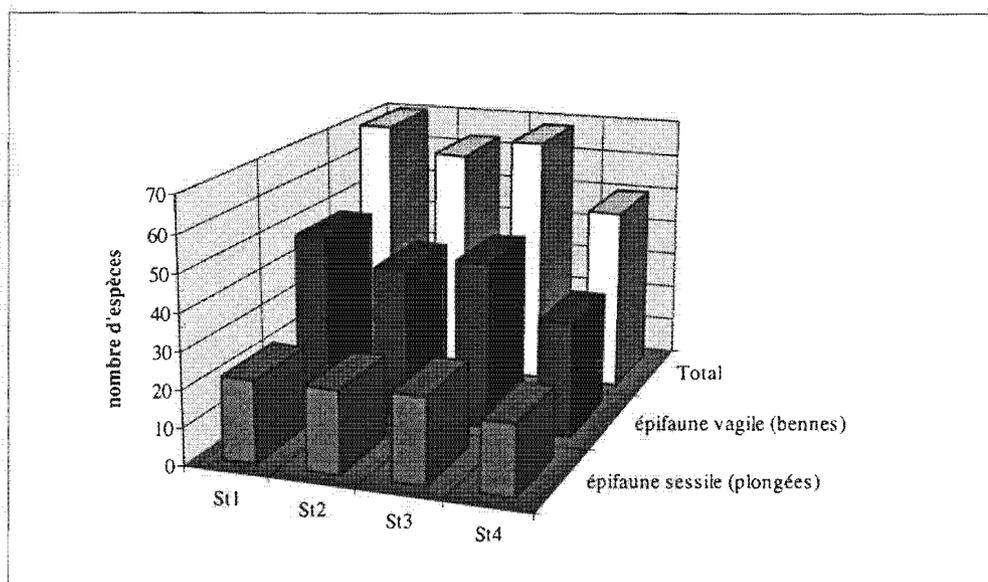


Figure 12 : richesse spécifique de l'épifaune sessile, de l'épifaune vagile et de l'épifaune totale de chaque station

En ce qui concerne la richesse spécifique, les stations St2 et St4, les plus anciennement colonisées, montrent une baisse du nombre d'espèces de l'épifaune vagile par rapport aux stations St1 et St3 respectivement (figure 12). Cette diminution est probablement liée à la disparition d'espèces sensibles à l'envasement. Pour St1 et St2 qui présentent des conditions hydrodynamiques et sédimentaires analogues mais un niveau de colonisation différent, la richesse spécifique varie peu, avec seulement 7 espèces en moins en St2. En revanche, St3 et St4 ont des caractéristiques sédimentaires différentes. En effet, le sédiment de St4 est composé de sables moyens alors que celui de St3 est constitué en partie de maërl. Or, la macrofaune des fonds de maërl comprend une épifaune vagile très diversifiée (Thouzeau et Hamon, 1992) et cette différence sédimentaire pourrait être à l'origine de la plus grande variation de richesse spécifique (68 espèces en St3 contre 50 en St4).

	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
Equitabilité moyenne	0,67	0,57	0,84	0,78	0,30	0,26	0,42	0,33

Tableau 2 : 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 2). C'est en particulier l'abondance de *Pomatoceros triqueter* qui fait chuter les valeurs des trois autres stations et notamment celles des 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 (tableau 2).

Ainsi, au Palus, l'ancienneté de la colonisation se traduit par une augmentation de la diversité spécifique et de l'équitabilité, en relation avec une meilleure répartition des effectifs entre les différentes espèces. Une tendance similaire s'observe aux Comtesses mais les valeurs moyennes ne sont pas significativement différentes selon les résultats de l'analyse de variance (annexe 6). Par ailleurs, le vieillissement entraîne une augmentation de l'envasement et cette modification de la nature sédimentaire semble jouer sur la richesse spécifique, notamment celle de l'épifaune vagile, du fait de la disparition d'espèces plus sensibles à ces nouvelles conditions du milieu.

4.1.3 Structure du peuplement épibenthique

L'annexe 5 présente les diagrammes des peuplements épibenthiques des quatre stations. Quel que soit le type de prélèvement (bennes ou plongées), l'allure des courbes reste la même. Les diagrammes des stations St1, St3 et St4 sont plutôt concaves avec une abondance toute particulière pour l'espèce de rang 1 (*Pomatoceros triqueter*) accompagnée d'espèces de moyennes abondances et d'espèces rares, ce qui se caractérise par des valeurs de diversité et d'équitabilité faibles (cf § 4.1.2). St2 se différencie des trois autres stations avec une abondance moins élevée pour *P. triqueter* et une augmentation des espèces de moyenne abondance.

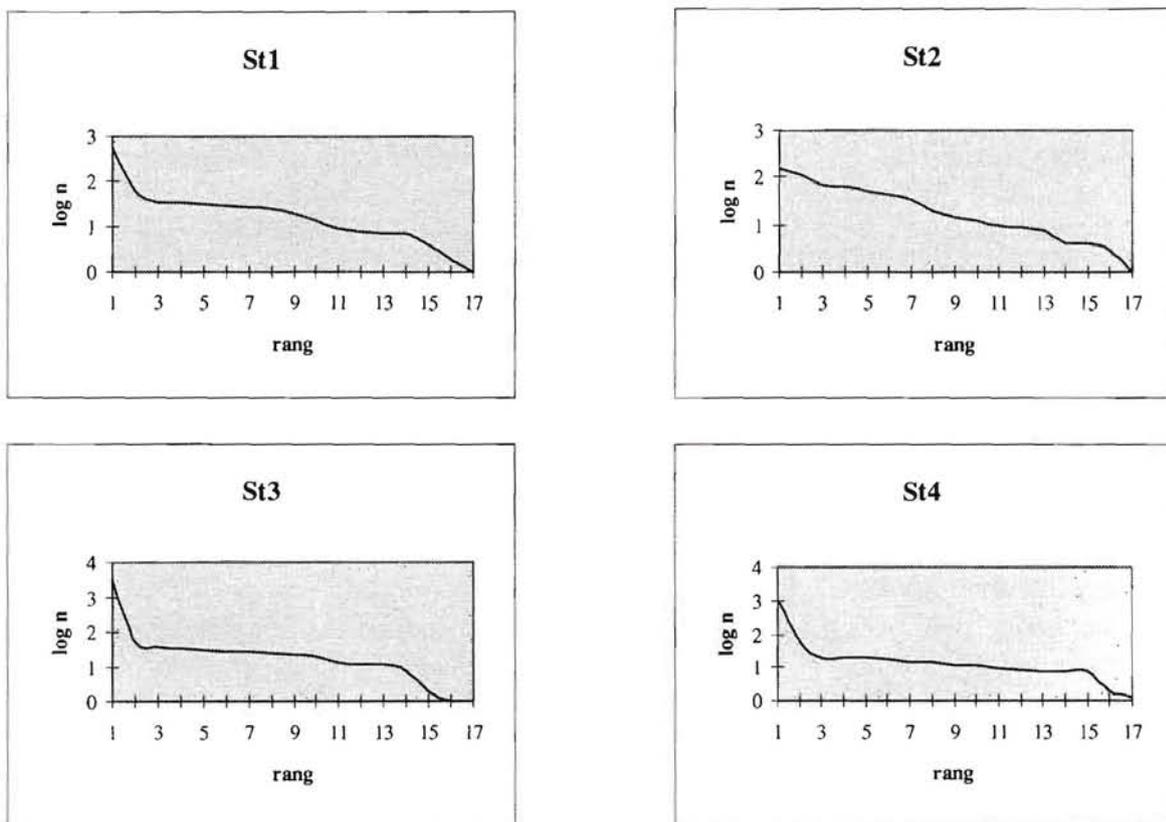


Figure 13 : diagrammes rang-fréquence des espèces dominantes du peuplement épibenthique (cf. liste annexe 4)

Les diagrammes ne considérant que les espèces dominantes (figure 13) 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 le diagramme plus convexe de St2, lié à une meilleure répartition des abondances entre les espèces, indique une plus grande maturation du peuplement (Frontier et Pichod-Viale, 1991).

Ainsi, la station 2 se distingue nettement des trois autres stations. Dans la zone du Palus, nous avons donc une station (St2) avec une épifaune associée plus mature, en relation avec l'ancienneté de la colonisation des fonds par la crépidule et une station (St1) avec un peuplement d'épifaune associée plus "jeune". Aux Comtesses, l'effet de l'ancienneté de la colonisation est moins évident, la structure du peuplement épibenthique étant relativement proche entre les deux stations.

4.1.4 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 3 : abondance (ind/m²) et écart type des principaux taxons de l'épifaune sessile

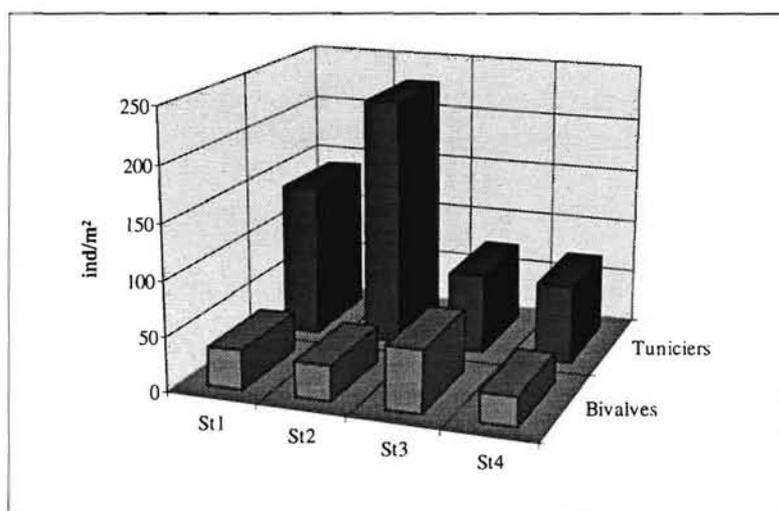


Figure 14 : abondance des tuniciers et des bivalves

D'après le tableau 3, dans chacun des secteurs étudiés, l'épifaune sessile semble plus abondante dans les stations les plus récemment colonisées (St1 pour le Palus et St3 pour les Comtesses). En fait, ceci n'est significatif que pour la zone du Palus ($P < 0.05$) et ne reste qu'une tendance pour les Comtesses.

Les tuniciers, très représentés au Palus, sont les plus abondants en St2. Ces résultats sont confirmés par les images vidéos des fonds qui ont nettement révélé une plus grande quantité d'ascidies dans cette station.

En St3 et St4, l'épifaune sessile est principalement représentée par la classe des polychètes (tableau 3) et en St4 les autres groupes montrent les abondances les plus faibles.

↳ Espèces dominantes

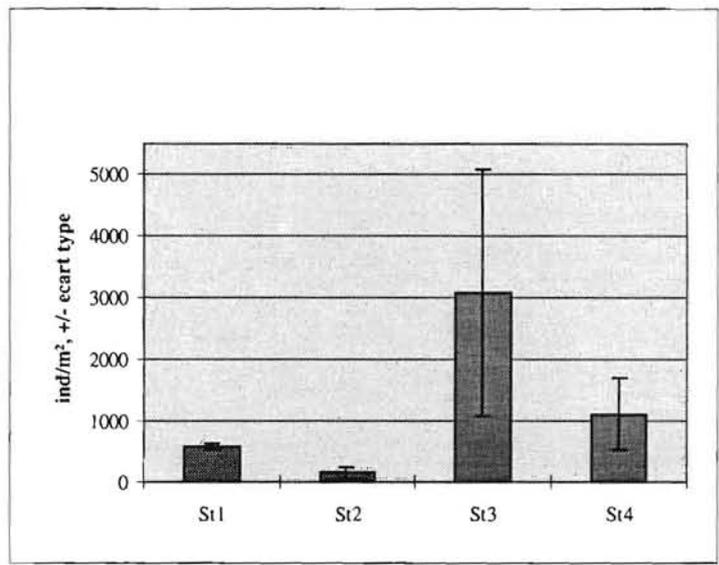


Figure 15 : abondance moyenne de *P. triqueter*

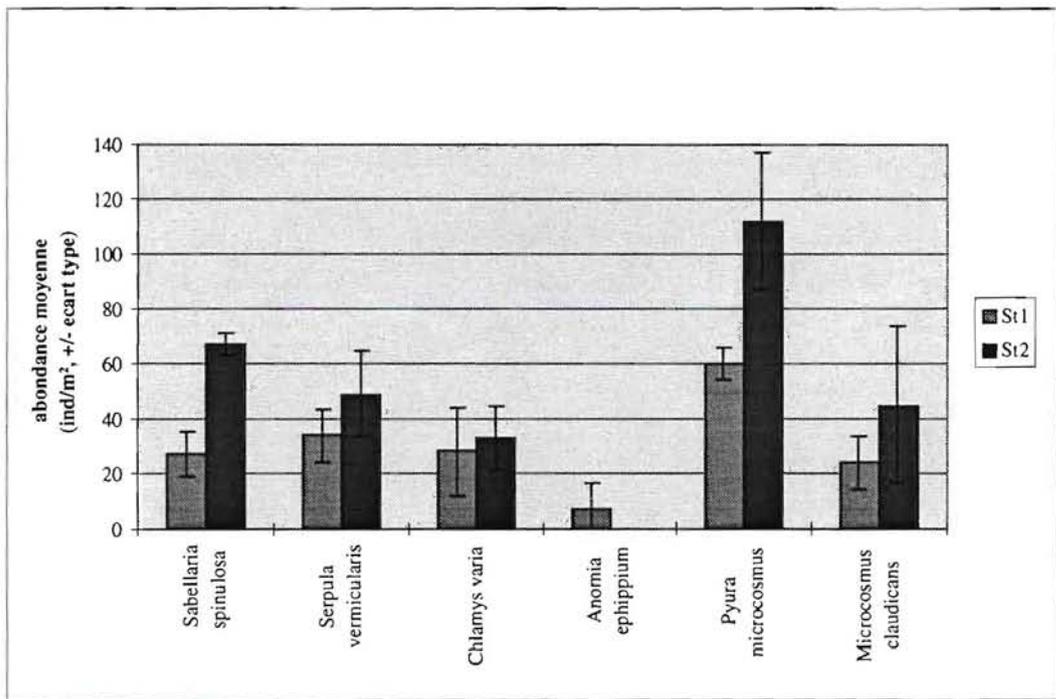


Figure 16 : abondance moyenne des espèces sessiles dominantes au Palus

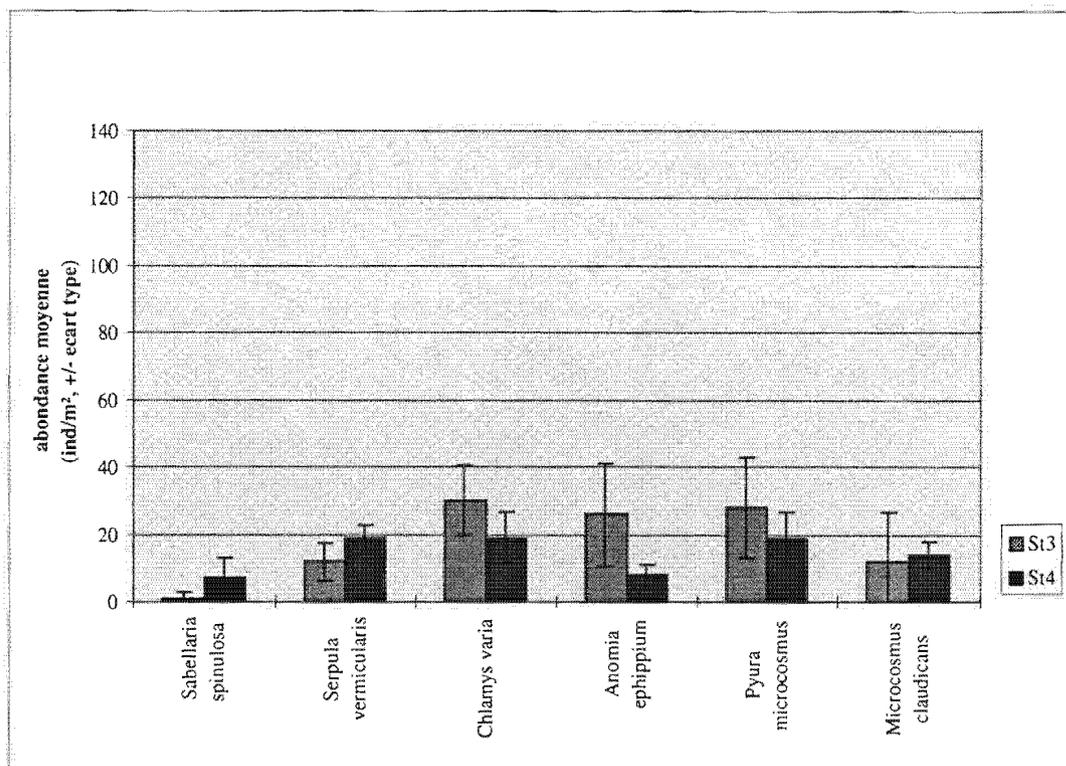


Figure 17 : abondance moyenne des espèces sessiles dominantes aux Comtesses

Pomatoceros triqueter domine largement dans toutes les stations avec des abondances plus particulièrement élevées aux Comtesses (figure 15). En revanche, si on regarde les autres espèces dominantes (figures 16 et 17), leurs abondances moyennes semblent globalement supérieures au Palus.

Au Palus, les abondances des différentes espèces tendent à être supérieures en St2 ($P < 0.05$ pour *Sabellaria spinulosa* et *Pyura microcosmus*), excepté pour *Pomatoceros triqueter*. Aux Comtesses cette espèce semble également plus abondante en St3 bien que ce ne soit pas validé par l'analyse de variance.

⇒ Interprétation

Pomatoceros triqueter est une espèce pionnière sur substrats durs vierges (Castric-Fey, 1974). Ceci explique sa plus grande abondance en St1 par rapport à St2 plus anciennement colonisée et de même, mais de manière moins significative, en St3 par rapport à St4. Les stations des Comtesses montrent des effectifs de *Pomatoceros* supérieurs à ceux des stations du Palus. Ceci est lié aux différences de conditions environnementales entre les deux zones. En effet, les conditions hydrodynamiques localement intenses aux Comtesses sont favorables à cette espèce. D'autre part, la charge en particules fines pourrait être un facteur limitant pour *P. triqueter* (Retière, 1979) au Palus où les eaux sont plus turbides.

Les autres espèces dominantes de l'épifaune sessile semblent plus abondantes dans la zone du Palus et plus particulièrement en St2. Les conditions d'agitation qui règnent aux Comtesses ne permettent pas d'expliquer les abondances plus faibles que l'on y trouve, car les espèces qui constituent l'épifaune sessile peuvent être présentes dans des milieux rocheux de mode battu. En fait, une colonisation plus importante à l'ouest pourrait s'expliquer de différentes manières :

↳ Toutes ces espèces sont suspensivores et trouvent dans ces fonds, riches en matière organique, suffisamment de nourriture. Les fonds de la partie ouest de la baie, étant plus anciennement colonisés

et présentant des densités importantes de crépidules, sont probablement plus riches en matière organique que la partie est (les Comtesses).

↳ En ce qui concerne les ascidies, la plupart des espèces sont sciaphiles (Castric-Fey, 1974) et les fonds turbides du Palus constitueraient alors un site plus favorable à leur installation.

↳ Pour le cas particulier de St2, le grand nombre de coquilles de crépidules mortes qui constituent les fonds sont autant de niches pour les ascidies et les pétoncles (*Chlamys varia*) qui se logent aux creux des coquilles vides, mais également pour les polychètes *Serpula vermicularis* et *Sabellaria spinulosa*.

4.1.5 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 4 : abondance (ind/m²) et écart type des principaux taxons de l'épifaune vagile

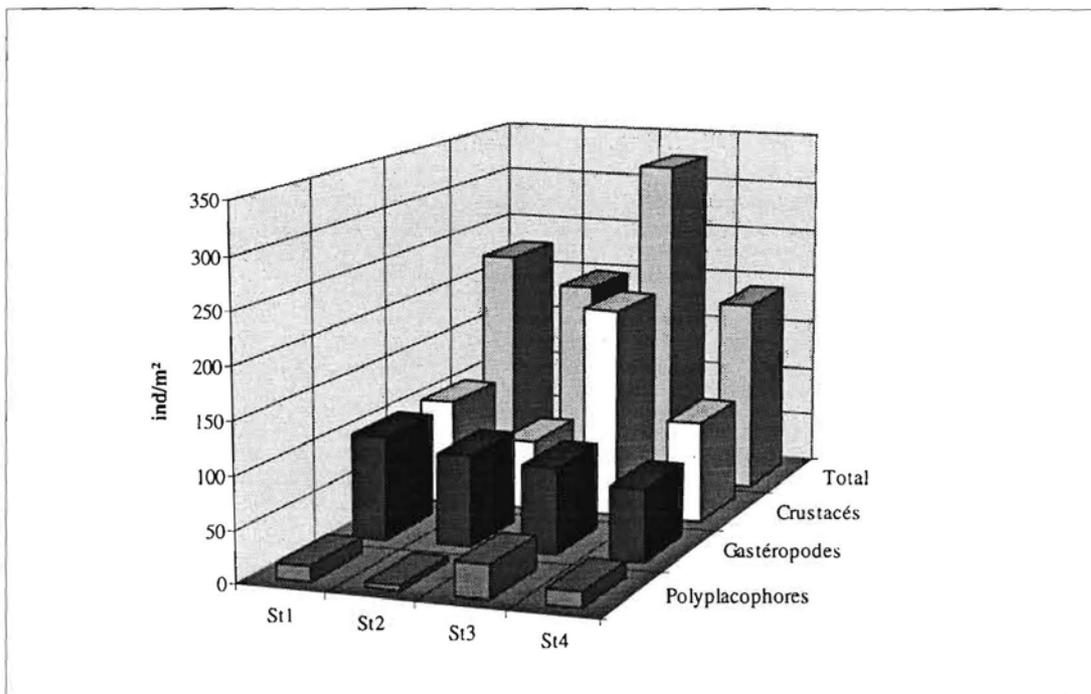


Figure 18 : abondance de l'épifaune vagile totale et de ses principaux taxons

Au Palus, les abondances de l'épifaune vagile semblent supérieures en St1 par rapport à St2 (figure 18). De même, aux Comtesses, St3 semble montrer une épifaune vagile plus abondante qu'en St4. Les polyplacophores et les crustacés tendent à dominer en St3 par rapport aux trois autres stations. Ces observations ne sont que des tendances car les abondances moyennes ne sont pas significativement différentes au vu de l'analyse de variance. Ceci est une conséquence de la variabilité spatiale importante qui caractérise l'épifaune vagile.

⇒ Espèces dominantes

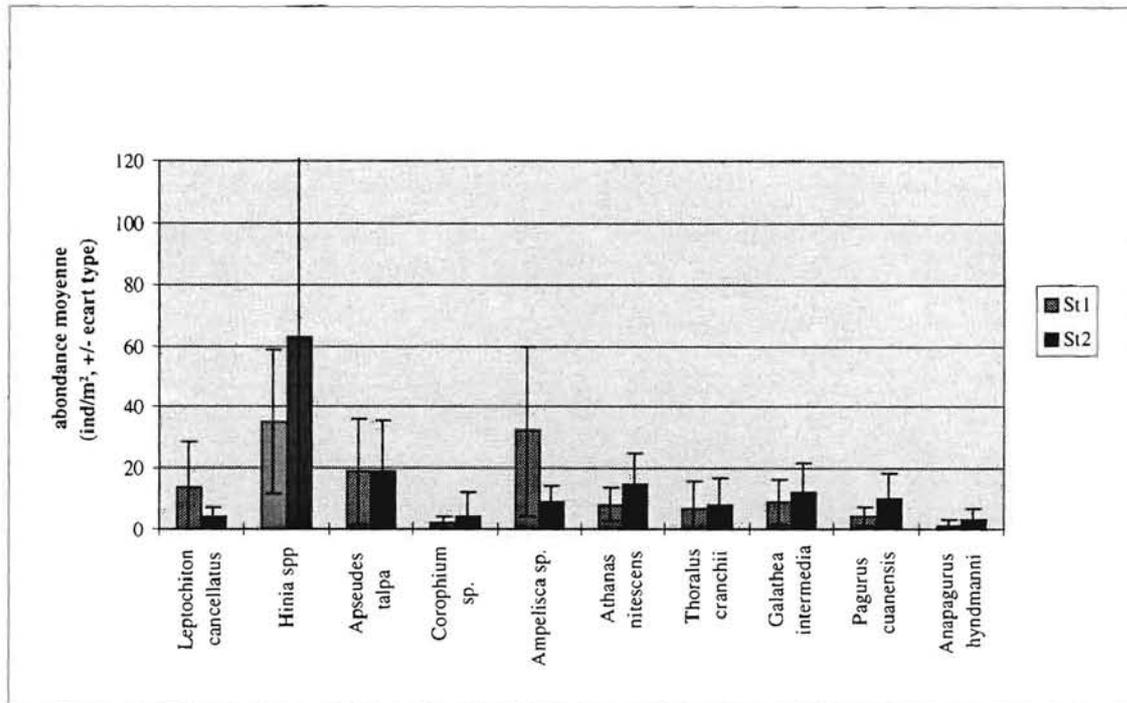


Figure 19 : abondance moyenne des espèces vagiles dominantes au Palus

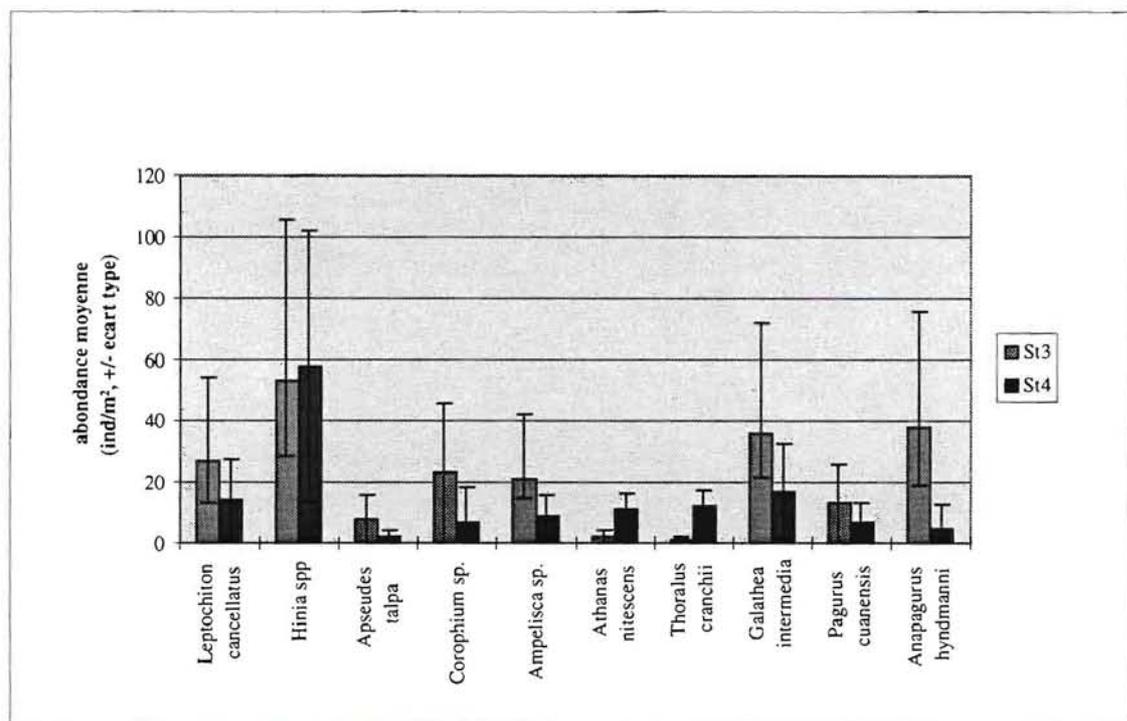


Figure 20 : abondance moyenne des espèces vagiles dominantes aux Comtesses

D'après les figures 19 et 20, les nasses dominent l'épifaune vagile dans les deux secteurs étudiés. Au Palus, St1 montre 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*.

⇨ Interprétation

L'ensemble des espèces dominantes qui constituent l'épifaune vagile sont des espèces habituelles des fonds grossiers ou à large répartition écologique, comme les nasses (*Hinia* spp) et les pagures (Cabioch, 1968). Les nasses sont des organismes nécrophages et leur abondance dans les fonds à crépidules est liée au fait que ces fonds, riches en épifaune, concentrent les proies et les prédateurs, facilitant ainsi leur quête de nourriture.

Les polyplacophores, notamment *Leptochiton cancellatus*, se trouvent plutôt sur les fonds propres et sont particulièrement abondants dans les fonds de maërl (Thouzeau, 1989). Ceci explique pourquoi ils tendent à être plus nombreux dans les stations les plus récemment colonisées, donc les moins envasées, et notamment en St3 où le sédiment est constitué de maërl. Le maërl expliquerait également une abondance toute particulière de l'épifaune vagile et surtout des crustacés en St3 (figure 18). Ces fonds ont en effet une épifaune vagile riche et diversifiée avec une dominance, entre autres, des espèces *Galathea intermedia* et *Anapagurus hyndmanni* (Thouzeau et Hamon, 1992).

Plusieurs espèces du genre *Ampelisca* sont associées aux fonds de sables fins envasés, mais la diminution de leurs effectifs en St2 est probablement liée à un envasement trop important. Plus généralement, l'épifaune vagile des stations les plus anciennement colonisées tend à montrer une abondance totale inférieure, probablement liée à une diminution des effectifs d'espèces sensibles à l'envasement.

4.2 INCIDENCE DE L'EPIFAUNE SESSILE SUR LA STRUCTURE DE LA POPULATION DE CREPIDULE

4.2.1 Observation des chaînes

	St1	St2	St3	St4
nombre d'individus par chaînes	5 à 10	≤5	une dizaine	une dizaine
% de cas de chaînes secondaires	–	–	14%	30%
% de la surface des chaînes de crépidules colonisée par l'épifaune sessile	30%	50%	70%	50%

Tableau 5 : informations issues de l'observation des chaînes sur des échantillons congelés.

Zone du Palus

La majorité des chaînes de St1 est composée d'environ 6-7 individus. Les supports sont essentiellement constitués de coquilles de crépidules vides, peu anciennes et souvent peu colonisées. Les chaînes et les supports sont colonisés par les *Pomatoceros* et recouverts de taches éparées d'algues calcaires encroûtantes. Les colonies de bryozoaires encroûtants ne dépassent pas 3-4 cm².

Les chaînes de St2 sont courtes et les coquilles utilisées comme support sont vieilles, très colonisées (notamment par les ascidies) et percées par la clione. Le recouvrement par l'épifaune de la surface disponible est souvent bien supérieur à 50% mais les tubes de *Pomatoceros* sont souvent vides et les colonies de bryozoaires ont un aspect mort. Une algue calcaire orange, encroûtante et de surface rugueuse est souvent bien développée. On trouve également quelques chaînes plus récentes, avec des individus de plus petite taille et une colonisation moins importante.

Zone des Comtesses

Ici les chaînes atteignent une dizaine d'individus avec parfois des chaînes secondaires. L'importance du recouvrement des coquilles est surtout dû à l'abondance des *Pomatoceros*. Les chaînes de St3 sont recouvertes par de nombreux tubes calcaires de petite taille et par des colonies de bryozoaires bien développées

Les *Pomatoceros* sont moins nombreux sur les chaînes et de taille légèrement supérieure en St4 où le recouvrement des coquilles par les tubes calcaires est nettement moins important qu'en St3. En dehors des *Pomatoceros*, l'épifaune sessile est peu abondante mais les crépidules sont souvent recouvertes de façon importante par une algue calcaire encroûtante, violette, peu épaisse et lisse.

4.2.2 Structure de population

↪ Histogrammes de fréquence de taille

	St1			St2			St3			St4		
	Lc (mm)	effectifs	%	Lc (mm)	effectifs	%	Lc (mm)	effectifs	%	Lc (mm)	effectifs	%
classe 1	17,1±6,7	92	12,2	17,2±6	69	17	14,7±5,6	34	10,2	17,6±6,6	99	17,7
classe 2	39,3±5,2	189	25,2	37,2±5,2	94	23	36,5±5,9	35	10,5	36,1±7	102	18,2
classe 3	58,5±6,5	297	39,6	57,4±8,16	189	46,3	60,1±7,8	167	50	60,6±9,2	267	47,7
classe 4	83±9,4	173	23	77,8±8,4	56	13,7	81,9±8	98	29,5	83,9±8,4	92	16,4

Tableau 6 : longueur curviligne moyenne, effectif (¼ de m²) et pourcentage d'individus des différentes classes
NB : pour la station 3 les tailles moyennes des classes 1 et 2 ont été mesurées sur la totalité des effectifs, ces derniers n'atteignant pas la cinquantaine d'individus.

Les densités de crépidules n'étant pas tout à fait identiques d'une station à l'autre, le calcul des pourcentages d'individus permet de voir les proportions relatives des classes les unes par rapport aux autres et de mieux comparer les stations.

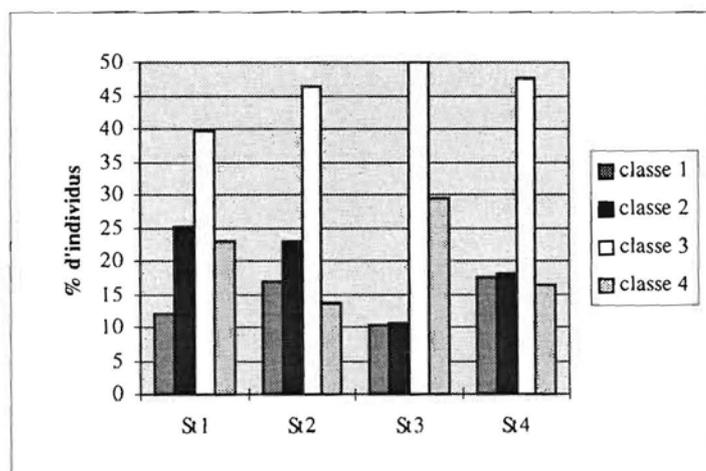


Figure 21 : comparaison des histogrammes de fréquence de taille

La structure de la population de crépidules est à peu près la même dans les quatre stations (figure 21), avec une dominance de la classe 3 (longueur curviligne d'environ 60 mm). Pour St2 et St4, où la colonisation est plus ancienne, les pourcentages d'individus de la classe 4 sont inférieurs à ceux de St1 et St3. En revanche, ce sont St2 et St4 qui ont les pourcentages les plus élevés pour la classe 1 (17% pour la station 2 et 17,7% pour la station 4).

St3 possède les pourcentages et les effectifs les plus faibles pour les classes 1 et 2 ce qui indique un mauvais recrutement des juvéniles.

⇨ Structure d'âge

	St1	St2	St3	St4
classe 1	individus de 1 an			
classe 2	2 ans	2 ans	2 ans	2 ans
classe 3	3 à 5 ans			
	majorité de 4 ans			
classe 4	4 à 7 ans	5 à plus de 8 ans	5 à plus de 8 ans	5 à plus de 8 ans
	majorité de 6 ans			

Tableau 7 : âge moyen correspondant aux différentes classes de taille

Les individus de 1 an sont issus du recrutement du printemps et de l'été 1998. Dans la classe 4, l'âge de certains individus n'a pu être déterminé du fait du grand nombre de marques sur les coquilles, liées à leur ancienneté.

➤ Aspect des coquilles dans la zone du Palus :

Pour St1 la croissance des coquilles est bonne et régulière, seulement trois coquilles de la classe 4 montrent des déformations.

Pour St2, en revanche, l'aspect des coquilles révèle de nombreuses anomalies de croissance. En ce qui concerne la classe 4, 1/5 des coquilles n'ont donc pas pu être âgées du fait de nombreuses marques et déformations.

➤ Aspect des coquilles dans la zone des Comtesses :

Les coquilles de St3 ont une croissance rapide et régulière. Elles présentent peu de déformations et l'âge peut ainsi être déterminé facilement.

En St4 la croissance est irrégulière. Pour chacune des classes 3 et 4, 1/5 des coquilles présentent des déformations importantes.

⇨ Interprétation

La structure de la population de crépidules ne change pas de façon notable avec l'ancienneté de la colonisation et le recrutement ne semble pas être affecté, mis à part en St3. Les conditions hydrodynamiques dans la baie de Saint-Brieuc sont telles que les larves, au départ des Comtesses, ont de fortes chances d'être transportées vers l'ouest selon une direction NE-SO (Thouzeau, 1989). Mais St4, soumise aux mêmes conditions que St3, ne montre pas de problème de recrutement. Etant donné que St3 est caractérisée par un recouvrement important des chaînes par les tubes de *Pomatoceros*, il y a probablement une compétition avec les jeunes crépidules pour la fixation. Ceci est d'autant plus probable que le recrutement de *P. triqueter* se déroule de février à fin décembre, avec un maximum

de juin à août (Castric-Fey, 1983), comme pour la crépidule. En baie de Saint-Brieuc, des plaques de recrutement ont été mises en place dans le secteur des Comtesses, dans le cadre de l'étude de la dynamique de population de crépidules. Les plaques remontées en août 1998 étaient recouvertes de jeunes *Pomatoceros* de quelques millimètres. Ce problème local de recrutement de crépidules et de compétition ne semble se poser que pour les 2-3 dernières années car les classes 3 et 4 qui comprennent les individus de 3 à 8 ans ont les pourcentages les plus élevés.

St2 et St4, les plus anciennement colonisées, montrent des anomalies de croissance. Ces perturbations pourraient être dues à un problème d'alimentation lié à l'envasement. La grande quantité de particules inorganiques dans ces stations pourrait entraîner une mauvaise alimentation et une dépense d'énergie plus importante pour la filtration et le tri des particules. Ces problèmes d'alimentation et de croissance pourraient également favoriser la mortalité des individus les plus vieux, ce qui expliquerait les pourcentages plus faibles des individus de la classe 4 pour ces deux mêmes stations.

5. DISCUSSION

5.1 EVOLUTION DE L'EPIFAUNE EN FONCTION DE L'ANCIENNETE DE LA COLONISATION

Dans la zone du Palus, la composition spécifique et la structure du peuplement reflète l'ancienneté des fonds à crépidules. St2, plus ancienne, possède un peuplement plus mature avec une meilleure répartition des effectifs entre les espèces, due à la diminution des effectifs de l'espèce pionnière *Pomatoceros triqueter* et une augmentation du nombre de niches. De plus, ici le vieillissement se traduit par une colonisation plus conséquente des chaînes de crépidules. Les différences observées entre les deux stations auraient été encore plus marquées si l'endofaune avait été prise en compte. En revanche, l'effet du vieillissement ne s'observe pas de manière aussi nette aux Comtesses. La colonisation par la crépidule en St4 n'est apparemment pas suffisamment ancienne par rapport à St3, pour que cela puisse se ressentir sur la structure du peuplement épibenthique associé. De plus, la différence de nature sédimentaire ajoute un paramètre supplémentaire dans la variation de la composition du peuplement et l'effet du vieillissement de la population de crépidule, sur le peuplement d'épifaune associée, est alors biaisé dans cette zone.

En ce qui concerne l'épifaune vagile, la plupart des espèces ont une large répartition écologique et peuvent se déplacer pour chercher leur nourriture, elles ne sont donc pas aussi intimement liées aux fonds que l'épifaune sessile. Cependant la nature sédimentaire influence sa répartition et certaines espèces peuvent être sensibles à l'envasement, lui-même relié au niveau de colonisation des fonds par la crépidule.

Parmi l'épifaune fixée, l'action de l'éponge perforante *Cliona celata* est importante, dans la mesure où elle se traduit par un affaiblissement des individus qu'elle parasite (Clavier, 1992). L'extension des galeries à l'intérieur de la coquille entraîne un excédent de production de nacre, au détriment des autres fonctions biologiques telles la croissance et la reproduction (Blake et Evans, 1973). St2 est la plus touchée par la clione et sur toutes les stations ce sont les individus de grande taille qui sont les plus parasités. Des observations sur l'infestation de l'ormeau *Haliotis tuberculata* par la clione, ont permis de constater que le nombre de coquilles parasitées augmentait avec l'âge des individus (Clavier, 1992). Un stade avancé d'infestation rend les coquilles plus fragiles et friables

mais il reste à savoir quel est l'impact sur la mortalité des individus parasités. Il est cependant probable que cela puisse permettre une régulation de la population lors de son vieillissement.

5.2 INCIDENCE SUR LE RECRUTEMENT ET LA POPULATION DE CREPIDULE

Il s'agissait de voir si l'épifaune fixée pouvait constituer une entrave pour le recrutement de la crépidule par compétition spatiale. Ceci va en fait dépendre de la composition de l'épifaune fixée et de la façon dont chaque espèce se répartit sur les chaînes de crépidules.

Après sa métamorphose, le juvénile peut se déplacer sur les chaînes jusqu'au terme de sa première année, où il va alors devoir se fixer définitivement. L'association en chaînes implique de la part de l'individu au sommet le "choix" d'une position précise. En effet, il doit se positionner de manière à ce que son bord antérieur droit soit contigu avec celui de l'individu situé à la base, afin que les organes de reproduction soient à proximité (Le Gall, 1980). L'épifaune fixée va constituer une entrave pour le recrutement dans la mesure où elle est susceptible d'empêcher cette association très précise. Si la chaîne est très colonisée, mais que le site où doit se placer le juvénile n'est pas recouvert alors il pourra se fixer et poursuivre la chaîne. Une fois fixée, la forme de la coquille va varier en fonction de la place disponible.

Dans la zone des Comtesses, la très forte abondance de jeunes *Pomatoceros triqueter* en St3 semble poser un problème pour le recrutement des juvéniles de crépidules. Certains individus de l'apex des chaînes sont parsemés de tubes calcaire du serpulidé, occasionnant une compétition spatiale pour la fixation des jeunes crépidules. St4 montre en revanche un bon recrutement. Le recouvrement des chaînes par les *Pomatoceros* est moins important et le risque de gêne pour le recrutement de la crépidule est diminué. De plus, cette station est la moins colonisée par le reste de l'épifaune sessile. En dehors des tubes calcaires, le recouvrement des chaînes est principalement dû à l'algue encroûtante violette qui ne semble pas occasionner de gêne. En effet, les crépidules peuvent se fixer dessus entraînant sa décoloration et sa mort.

Les stations du Palus montrent également un bon recrutement des juvéniles de crépidules, pourtant les chaînes sont plus courtes qu'aux Comtesses, notamment en St2 avec une majorité de chaînes de 3-4 individus. Or, c'est à partir du stock d'animaux isolés, c'est à dire les individus de l'année, que les chaînes se constituent et s'allongent. Le processus d'association peut continuer tant que ce stock d'isolés est renouvelé (Le Gall, 1980). En ce qui concerne St1, la colonisation de ce site par la crépidule est récente et les chaînes sont encore relativement propres. L'âge maximal déterminé sur les individus est de 7 ans et, à raison d'un allongement des chaînes d'un individu par an, on obtient bien des chaînes de 6-7 individus. En revanche, St2 est colonisée de longue date. Mais dans cette station, tout particulièrement riche en coquilles mortes, les juvéniles se reportent peut être sur ces nombreux supports potentiels plutôt que de poursuivre les chaînes. Ceci expliquerait alors la présence de chaînes plus récentes et moins colonisées à côté des chaînes anciennes. Si cette hypothèse est vraie, reste encore à savoir si cela est la conséquence d'une réelle sélection du support par les juvéniles, ou si c'est simplement le fait du hasard, qui fait que devant le grand nombre de supports potentiels disponibles, les chances pour les juvéniles de se fixer au bout d'une chaîne déjà constituée diminuent. Suite à de nombreuses expériences, Le Gall (1980) a montré que les juvéniles de crépidules sont capables de percevoir les irrégularités de surface et préfèrent les substrats lisses à ceux de même nature ayant une surface rugueuse. Or dans cette station, les chaînes sont très colonisées par l'épifaune, avec la présence de colonies de bryozoaires et d'une algue encroûtante orange et rugueuse. Cependant, les résultats de Le Gall ont été obtenus dans des conditions

expérimentales, or dans les conditions naturelles, de nombreux facteurs peuvent intervenir. En fait, pour savoir dans quelle mesure l'épifaune fixée peut constituer une entrave au recrutement et à la fixation des juvéniles, il faudrait une meilleure connaissance du comportement des juvéniles vis à vis du substrat dans les populations naturelles.

L'épifaune peut donc intervenir dans la régulation de la population par compétition spatiale avec les juvéniles de crépidules. Cette compétition va dépendre à la fois de la structure de la population de crépidules et des conditions environnementales, deux paramètres déterminant vis à vis de la composition du peuplement sessile. Cependant, même s'il y a compétition, il n'y a pas forcément échec du recrutement. C'est le cas de St2 où la quantité de supports potentiels semble contrecarrer le problème de compétition spatiale. Par contre en St3, la compétition se traduit bien par une baisse du recrutement.

Par ailleurs, l'ancienneté de la colonisation se caractérise par un envasement du substrat. Or, celui-ci semble à l'origine de perturbations de la croissance probablement engendrées par une augmentation de la dépense d'énergie pour la filtration et le tri des particules. Des études menées sur une espèce de Mytilidés, (*Dreissena polymorpha*, espèce proliférante dans les lacs nord-américains) ont montré une diminution du taux de croissance du mollusque, en relation avec une dégradation de la qualité de la nourriture. En effet, l'augmentation du taux de particules inorganiques entraîne une diminution du taux d'assimilation et une dépense énergétique importante, en relation avec une forte production de pseudofèces (Madon et al., 1998). La crépidule est sans doute mieux adaptée que les moules pour le tri des particules inorganiques, mais dans les stations anciennement colonisées, l'envasement est tel que la crépidule peut rencontrer des difficultés à s'alimenter. Si ces perturbations sont aussi susceptibles d'engendrer une augmentation de la mortalité où une diminution de la reproduction, il y aura alors une éventualité de régulation de la population avec l'ancienneté de la colonisation.

CONCLUSION

La crépidule est une espèce fortement structurante et les fonds colonisés constituent des habitats privilégiés pour l'épifaune en offrant de nombreux micros-habitats. L'environnement local joue un rôle important car il influe sur la composition initiale du peuplement associé aux crépidules.

Le pétoncle noir (*Chlamys varia*) et les ascidies, abondants dans ces fonds, se fixent dans les coquilles vides et les polychètes tubicoles disposent de suffisamment de surface pour leur installation. L'ancienneté de la colonisation des fonds se traduit par une diminution des effectifs de l'espèce pionnière *Pomatoceros triqueter* et par une augmentation de la complexité structurale et donc du nombre de niches, favorisant ainsi le développement des autres espèces. Cependant, il semble que l'envasement fasse disparaître certaines espèces sensibles à ces nouvelles conditions du milieu, entraînant ainsi une légère diminution de la richesse spécifique de l'épifaune vagile.

Il apparaît que l'épifaune fixée peut constituer une gêne pour le recrutement de la crépidule, par compétition spatiale, sans forcément entraîner son échec. En effet, les juvéniles vont pouvoir constituer de nouvelles chaînes s'ils ont à leur disposition suffisamment de supports de fixation. Une alimentation en supports potentiels se fait d'ailleurs par la population de crépidule elle-même par mortalité.

Cette étude a mis également en évidence le rôle de l'éponge perforante *Cliona celata*. En effet, il est probable que son action fragilisante entraîne la mort de l'individu lorsque l'infestation est importante. Il serait intéressant d'approfondir cette question afin de savoir dans quelle mesure elle peut intervenir dans la régulation de la population de crépidules. Il est apparu également, que dans les stations les plus anciennement colonisées, l'envasement serait probablement à l'origine d'anomalies de croissance, du fait d'une plus grande dépense d'énergie requise pour le tri des particules. Là encore, des études complémentaires seraient nécessaires afin de voir quelles seraient les éventuelles répercussions sur la reproduction et la mortalité.

Ces facteurs de régulation n'ont apparemment qu'une action limitée puisque la crépidule continue de se développer sur l'ensemble du littoral. Pour tenter d'enrayer le phénomène, il faudrait, en premier lieu, éviter la colonisation de nouveaux secteurs par l'essaimage anthropique. Les études en cours ont, entre autres, pour but de fournir des éléments nécessaires à la gestion de ce problème.

BIBLIOGRAPHIE

- Augris C, Hamon D (coordinateurs) et al., 1996.** Atlas thématique de l'environnement marin en baie de Saint-Brieuc (Côtes d'Armor). Edition Ifremer, 71 p.
- Barbault R, 1992.** Ecologie des peuplements : structure, dynamique et évolution. Masson, Paris, coll. Ecologie, 273 p.
- Barnes R S K, Coughlan J, Holmes N J, 1973.** A preliminary survey of the Solent, with particular reference to *Crepidula fornicata* and *Ostrea edulis*. Proc. Malac. Soc. Lond., 40, p. 253-275.
- Blake J A, Evans J W, 1973.** *Polydora* and other genera as borers in mollusks shells and other calcareous substrates. Veliger, 15, p. 235-249.
- Blanchard M, 1995.** Origine et état de la population de *Crepidula fornicata* (Gastropoda Prosobranchia) sur le littoral français. Haliotis, 24, p. 75-86.
- Blanchard M, 1997.** Spread of the slipper limpet *Crepidula fornicata* (L. 1758) in Europe. Current state and consequences. Sci. Mar., 61 (sup. 2), p. 109-118.
- Cabioch L, 1968.** Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. Cah. Biol. Mar. 9 (5), 720 p.
- Castric-Fey A, 1974.** Les peuplements sessiles du benthos rocheux de l'archipel de Glénan (Sud Bretagne). Ecologie descriptive et expérimentale. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, 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). Inst. océanogr., Paris, 59 (1), p. 69-91.
- Clavier J, 1992.** Infestation of *Haliotis tuberculata* shells by *Cliona celata* and *Polydora* species. Abalone of the world. Biology, Fisheries and culture. S.A Shepherd, M.J. Tegner ans S.A. Guzman del Proo (eds.). Supplementary papers. Departement of fisheries, Australia, p. 16-20.
- Coum A, 1979.** La population de crépidules *Crepidula fornicata* (L. 1758) en rade de Brest. Ecologie et dynamique. Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Bretagne Occidentale, 146 p.
- Dupouy H, Latrouite D, 1979.** Le développement de la crépidule sur le gisement de coquilles Saint-Jacques de la baie de Saint-Brieuc. Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit., 292, p. 13-19.
- Ehrhold A, Blanchard M, Auffret J P, Garlan T, 1998.** Conséquences de la prolifération de la crépidule sur l'évolution sédimentaire de la baie du Mont Saint-Michel. C. R. Acad. Sci. Paris, 327, p. 583-588.
- Frontier S, 1983.** Stratégie d'échantillonnage en écologie. Masson, Paris, coll. Ecologie, 494 p.
- Frontier S, Pichod-Viale D, 1991.** Ecosystèmes : structure, fonctionnement, évolution. Masson, Paris, coll. Ecologie, 392 p.
- Hamon D, Blanchard M, 1994.** Etat de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata*) en baie de Saint-Brieuc. Rapport Ifremer, DEL Brest 94.14, 29 p.
- Hayward P J, Ryland J S édit., 1990.** The Marine Fauna of the British Isles and North-West Europe, volume 2, Molluscs to Chordates. Oxford Sciences Publications, 996 p.

- Hily C, 1989.** La mégafaune benthique des fonds meubles de la rade de Brest : pré-échantillonnage par vidéo sous-marine. Cah. Biol. Mar., 30, p. 433-454.
- Hily C, Le Foll D, 1990.** Distribution des supports coquilliers sur les fonds meubles infralittoraux: rôle des perturbations physiques et conséquences sur l'abondance de la distribution d'une population de *Chlamys varia*. C. R. Acad. Sci. Paris, t. 311, série 3, p. 187-192.
- 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 d'Etat, Université de Caen, 251 p.
- Madon S P, Schneider D W, Stoeckel J A, Sparks R E, 1998.** Effects of inorganic sediment and food concentrations on energetic processes of zebra mussel, *Dreissena polymorpha*: implications for growth in turbid rivers. Can. Jour. Fish. Aqu. Sci., Ottawa, 55(2), p. 401-413.
- McGee B L, Targett N M, 1989.** Larval habitat selection in *Crepidula* (L.) and its effect on adult distribution patterns. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 131, p. 195-214.
- Montaudouin X de, Audemard C, Labourg P J, 1999.** Does the slipper limpet (*Crepidula fornicata*, L.) impair oyster growth and zoobenthos biodiversity? A revisited hypothesis. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 235, p. 105-124.
- Quiniou F, Blanchard M, 1987.** Etat de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata* L.) dans le secteur de Granville. Haliotis, 16, p. 513-526.
- Retière C, 1979.** Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du Golfe Normano-breton. Thèse de doctorat, Université de Rennes, 370 p.
- Sauriau P G, Pichocki-Seyfried C, Walker P, de Montaudouin X, Palud C, Héral M, 1998.** *Crepidula fornicata* (mollusque, gastéropode) en baie de Marennes-Oléron : cartographie des fonds par sonar à balayage latéral et estimation du stock. Oceanol. Act., 21 (2), p. 353-361.
- Scherrer B, 1984.** Biostatistique. Ed. Gaëtan Morin, 850 p.
- Thouzeau G, 1989.** Déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus* (L.), en baie de Saint-Brieuc. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, 545 p.
- Thouzeau G, Hamon D, 1992.** Carte des peuplements benthiques des substrats meubles de la baie de Saint Brieuc (Manche Occidentale). Carte 1/50 000 + Notice

ANNEXE 1

COMPOSITION SPECIFIQUE DES PRELEVEMENTS REALISES EN PLONGEE

Composition spécifique des prélèvements réalisés en plongée (individus/0.25m²)

	strate	T. troph	St1 P1	St1 P2	St1 P3	St1 P4	St2 P1	St2 P2	St2 P3	St2 P4	St3 P1	St3 P2	St3 P3	St3 P4	St4 P1	St4 P2	St4 P3	St4 P4
<i>Pilumnus hirtellus</i>	v	c		1	1	1	2	1	2	2			1		1		1	2
<i>Ebalia tuberosa</i>	v	c																
<i>Ebalia tumefacta</i>	v	c										1						
<i>Ebalia granulosa</i>	v	c												1				
<i>Eurynome aspersa</i>	v	c					1				2							
<i>Macropipus pusillus</i>	v	c												1				
<i>Pisidia longicornis</i>	v	s	2				5	2	2	3				2	5		2	1
<i>Inachus dorsettensis</i>	v	c	2											1				
<i>Maia squinado</i>	v	c																
Echinodermes																		
<i>Amphipholis squamata</i>	v	d						2				4			3	1		
Ophiuroidae ind.	v							1										
<i>Amphiura driaiei</i>	v	d											1					
Tuniciers																		
Pyuridae ind	s	s					3											
<i>Pyura microcosmus</i>	s	s	7	17	16	20	25	27	37	23	12	3	5	8	6	6	5	2
<i>Pyura squamulosa</i>	s	s	1		2			2	5		1					1		
<i>Pyura tessueata</i>	s	s							2		1	1					1	
<i>Microcosmus claudicans</i>	s	s	7	4	4	9	11	9	21	4		7		2	4	4	4	2
<i>Polycarpa gracilis</i>	s	s	2						2						1			1
<i>Polycarpa pomaria</i>	s	s	1	1	4	1	1		1	4	1		1	1	4			
<i>Polycarpa sp</i>	s	s																
<i>Ascidella aspersa</i>	s	s		1	6		1	1			3	2						
<i>Ascidella scabra</i>	s	s		1		2		2	2		1		1	1	1	3	1	3
<i>Ascidia mentula</i>	s	s		1					1	1		1		3				
<i>Ascidia virginea</i>	s	s		1													1	
<i>Ascidia conchilega</i>	s	s		1		2			1									
<i>Stryela clava</i>	s	s		4		4	1		3		1	1	2		1	1		
<i>Stryela partita</i>	s	s		1														
<i>Dendrodoa grossularia</i>	s	s					1		2									
<i>Stolonica socialis</i>	s	s							5									
<i>Molgula sp</i>	s	s											1				2	
<i>Ciona intestinalis</i>	s	s											1					
Ascidies ind. (petites)	s	s		8		8	4	1	7	15	2	2	1	3	7	3	1	1
Polyclinidae ind.	s	s		1		1		1	1		1	1			1	1	1	
Didemnidae ind	s	s											1					1
<i>Botryllus schlosseri</i>	s	s				1												
Poissons																		
<i>Apletodon dentatus</i>	v	c				1												
Richesse spécifique						24	28	35	35	27	34	34	29	28	27	30	26	25
Somme des effectifs			21	40	27	252	189	208	190	152	1408	1352	466	395	585	289	259	246
Diversité spécifique			1,06	1,58	1,42	1,14	1,60	2,01	2,02	1,83	0,43	0,55	0,66	0,87	0,60	0,91	0,71	0,78
Equitabilité			0,50	0,62	0,62	0,52	0,70	0,82	0,82	0,80	0,18	0,23	0,28	0,38	0,26	0,39	0,32	0,35
nb de crépidules (1/4 m²)			766	487	484	721	389	393	282	309	326	308	484	219	547	489	679	729

ANNEXE 2

COMPOSITION SPECIFIQUE DES PRELEVEMENTS REALISES A LA BENNE

Composition spécifique des prélèvements réalisés à la benne (individus/0.25m²)

	strate	T. troph	St1 B1	St1 B2	St1 B3	St1 B4	St3 B1	St3 B2	St3 B3	St3 B4	St5 B1	St5 B2	St5 B3	St5 B4	St6 B1	St6 B2	St6 B3	St6 B4
<i>Bitium reticulatum</i>	v	h		1														
<i>Natica alderi</i>	v	h				1	1							1				
<i>Ocenebrina aciculata</i>	v	c							1		1		1			1		
<i>Triphora sp</i>	v	c											1					
Opisthobranche																		
<i>Berthella plumula</i>	v	h		1														
Nudibranches																		
Nudibranche ind.	v	h												1				
Onchidoridae	v	h					1											
Bivalves																		
<i>Chlamys varia</i>	s	s	2		4	6	2	10	6	9	2	3	4	4	9	4	6	1
<i>Chlamys opercularis</i>	v	s	1							2		1					1	
<i>Monia squama</i>	s	s		1		2												
<i>Anomia ephippium</i>	s	s			1		0			1	8	3	2	3			1	3
<i>Pecten maximus</i>	v	s				1												
Crustacés																		
Cirripèdes																		
<i>Balanus crenatus</i>	s	s							1									
Tanaidacés																		
<i>Apseudes talpa</i>	v	d	9	8	1	1		10	5	4			8			1		1
Isopodes																		
<i>Eurydice affinis</i>	v	d			1									10				
<i>Euridice sp</i>	v	d												4				
<i>Cirolina cranchii</i>	v	d												3				
Gnathidae ind	v	d											1	1				
<i>Gnathia oxyuraea</i>	v	d																
Amphipodes																		
Amphipodes ind	v	d												4				
<i>Corophium sp.</i>	v	d		1	1					4	1		14	8			1	6
<i>Ampelisca sp.</i>	v	d		11	16	5	1	4	2	2	7	4	6	4	2		3	4
<i>Ampelisca diadema</i>	v	d																
<i>Iphimedia sp</i>	v	d						1										
Melitidae	v	d			1													1
Lysianassidae	v	d		2	1	1												
Decapodes																		
Natantia ind	v	c																
<i>Anthura gracilis</i>	v	c	2	3											2			4
<i>Aithanas nitescens</i>	v	c	1	4	1	2	1	7	3	4		1		1	3	4	1	3
<i>Thorulus cranchii</i>	v	c		5	1	1		5	2	1		1	1		2	2	5	3
<i>Galathea intermedia</i>	v	c	1	5	2	1		5	2	5	6	6	11	13	2	2	3	10
<i>Galathea squamifera</i>	v	c					1	1								1		
<i>Galathea strigosa</i>	v	c								2			2					
Paguridae ind	v	c									1		16	10		1		8
<i>Pagurus cuanensis</i>	v	c	1	1	2		3	2		5		1	5	7		3	1	3

Composition spécifique des prélèvements réalisés à la benne (individus/0.25m²)

	strate	T. troph	St1 B1	St1 B2	St1 B3	St1 B4	St3 B1	St3 B2	St3 B3	St3 B4	St5 B1	St5 B2	St5 B3	St5 B4	St6 B1	St6 B2	St6 B3	St6 B4
<i>Pagurus bernhardus</i>	v	c		1														
<i>Anapagurus hyndmanni</i>	v	c			1		1			2	8	4	11	15			1	4
<i>Pinnotheres pinnotheres</i>	v	c		1													1	
<i>Pilumnus hirtellus</i>	v	c		1	1	1		2		2				4	2		1	
<i>Ebalia tuberosa</i>	v	c												1				
<i>Ebalia tumefacta</i>	v	c		1							1							
<i>Eurynome aspersa</i>	v	c		1														
<i>Macropipus pusillus</i>	v	c		1						1	1							1
<i>Pisidia longicornis</i>	v	s		1						2				1	4		2	
<i>Inachus dorsettensis</i>	v	c					1											
<i>Maia squinado</i>	v	c											1					
<i>Upogebia deltaura</i>	v	c					1	1	2				1		1			
<i>Squilla desmaresti</i>	v	c						1										
Echinodernes																		
<i>Amphipholis squamata</i>	v	d		1		2	1		1	1			1	1			1	2
<i>Ophiura albida</i>	v	c						1										
Ophiuroidea ind.	v									1								
<i>Amphiura chiajei</i>	v	d				1												
Tuniciers																		
Pyuridae ind	s	s																
<i>Pyura microcosmus</i>	s	s	9	14	9	2	3	15	10	7	7			2		1	4	
<i>Pyura squamulosa</i>	s	s		1														
<i>Pyura tessuata</i>	s	s																
<i>Microcosmus claudicans</i>	s	s	5	5	3	2	2	1	1	5	1	1	1	1	1		4	1
<i>Polycarpa gracilis</i>	s	s		1	1		3	1		1						2		
<i>Polycarpa pomaria</i>	s	s	2	6	3	2	3	1	1	4		1				1	6	2
<i>Polycarpa sp</i>	s	s	1						1									
Asciidiidae sp	s	s								1								
<i>Asciidiella aspersa</i>	s	s		2				1		1							1	
<i>Asciidiella scabra</i>	s	s																
<i>Ascidia mentula</i>	s	s						1			1							
<i>Styela clava</i>	s	s	4	1		1		2									2	
<i>Dendrodoa grossularia</i>	s	s											1					
Ascidies ind. (petites)	s	s	1	17	3	19	10	7	8	32	4	1	2	2		3	5	4
Polyclinidae ind.	s	s																1
Poissons																		
<i>Apletodon dentatus</i>	v	c																
Gobiidae ind	v	c												1				
Richesse spécifique			26	43	28	32	26	34	29	35	19	18	33	36	20	20	24	29
Somme des effectifs			130	239	143	156	50	132	91	206	409	214	762	657	178	169	311	273
Diversité spécifique			1,53	1,79	1,53	1,58	2,08	2,04	1,98	1,9	0,67	0,62	0,66	0,8	0,94	0,81	0,64	1,29
Equitabilité			0,68	0,69	0,67	0,66	0,93	0,84	0,85	0,77	0,33	0,31	0,27	0,32	0,45	0,39	0,29	0,56
nb de crépidules (1/4 m²)			278	428	223	271	102	295	130	389	123	100	123	42	555	187	707	323

ANNEXE 3

	St1	St2	St3	St4
Plongées (ind/0,25m²)				
P1	766	389	326	547
P2	487	393	308	462
P3	484	282	484	679
P4	721	309	219	729
densité moyenne pour 1 m²	2458	1373	1337	2417
Ecart type	600	225	440	447
Bennes (ind/0,25m²)				
B1	278	102	123	555
B2	428	295	100	187
B3	223	130	123	707
B4	271	389	42	323
densité moyenne pour 1 m²	1200	916	388	1772
Ecart type	355	546	153	930

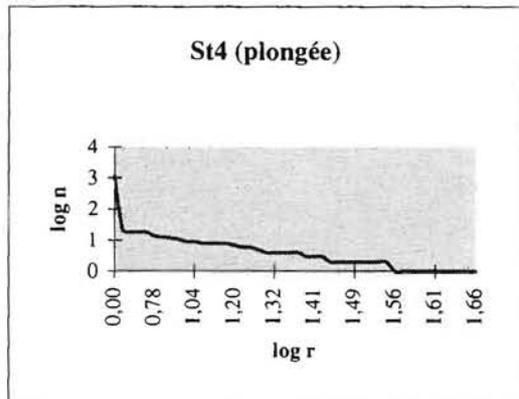
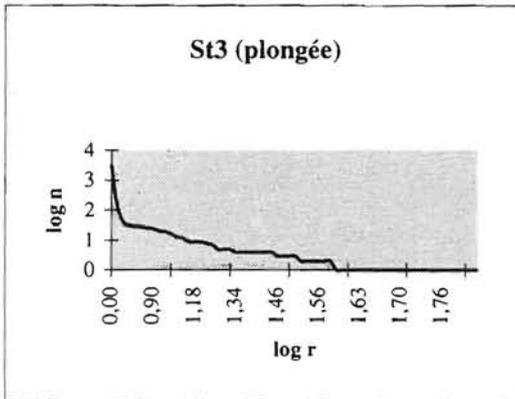
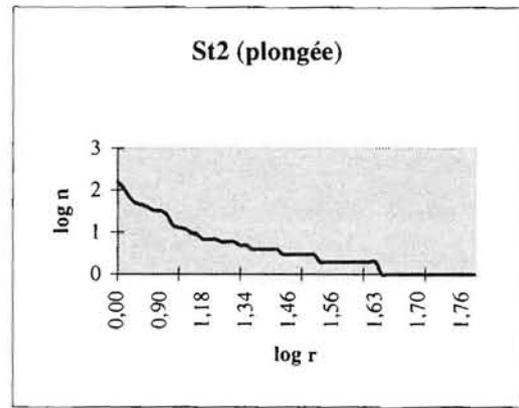
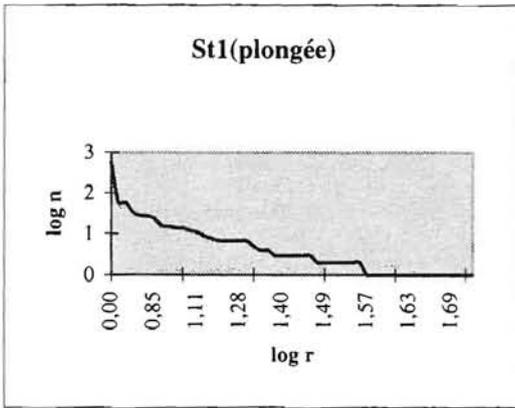
Densité de crépidules selon le mode d'échantillonnage

ANNEXE 4

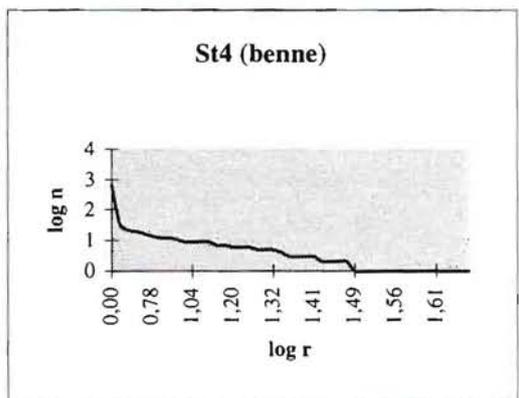
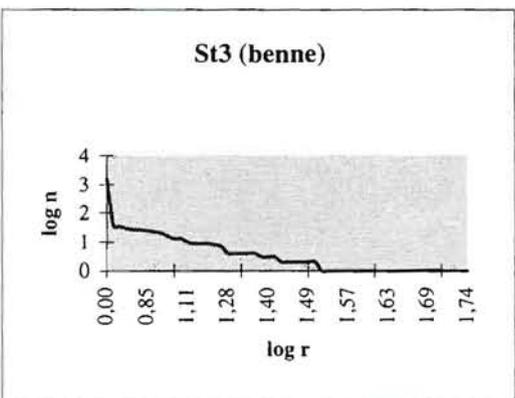
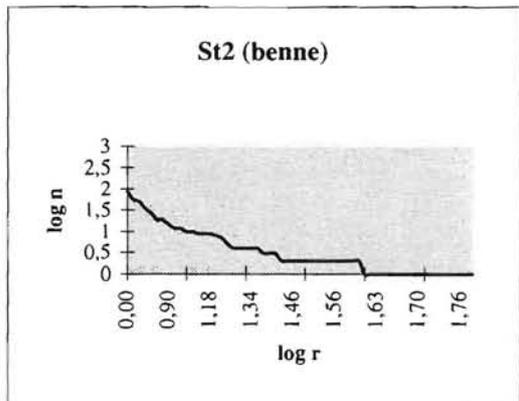
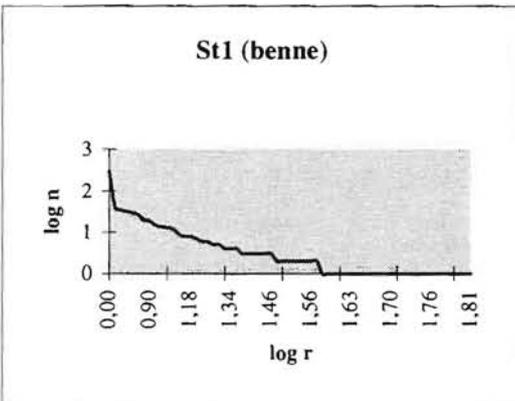
Espèces	St1		St2		St3	
	ab. moy.	écart type	ab. moy.	écart type	ab. moy.	écart type
Epifaune sessile (plongées)						
<i>Sabellaria spinulosa</i>	27	8,4	67	4	1	2
<i>Serpula vermicularis</i>	34	9,6	49	15,6	12	5,6
<i>Chlamys varia</i>	28	16,4	33	11,6	30	10,4
<i>Anomia ephippium</i>	7	9,6	0	0	26	15,2
<i>Pyura microcosmus</i>	60	5,6	112	24,8	28	14,8
<i>Microcosmus claudicans</i>	24	9,6	45	28,4	12	14,4
<i>Pomatoceros triqueter</i>	581	55,6	153	88	3084	1996,4
Epifaune vagile (bennes)						
<i>Leptochiton cancellatus</i>	14	14,8	4	3,2	27	13,6
<i>Hinia spp</i>	35	23,6	63	72	53	24,4
<i>Apseudes talpa</i>	19	17,2	19	16,4	8	16
<i>Corophium sp.</i>	2	2,4	4	8	23	26,4
<i>Ampelisca sp.</i>	32	28	9	5,2	21	6
<i>Athanas nitescens</i>	8	5,6	15	10	2	2,4
<i>Thoralus cranchii</i>	7	8,8	8	8,8	1	2,4
<i>Galathea intermedia</i>	9	7,6	12	9,6	36	14,4
<i>Pagurus cuanensis</i>	4	3,2	10	8,4	13	13,2
<i>Anapagurus hyndmanni</i>	1	2	3	4	38	18,8

Abondance moyenne (ind/m²) et écart type des espèces dominantes

ANNEXE 5



**Diagrammes rangs-fréquences des peuplements épibenthiques
à partir des prélèvements réalisés en plongée**



**Diagrammes rangs-fréquences des peuplements épibenthiques
à partir des prélèvements réalisés à la benne**

ANNEXE 6

variables	sources de variation	df	F
Diversité bennes	stations 1 et 2	1	12,48*
	erreur	5	
Diversité bennes	stations 3 et 4	1	0,04 ns
	erreur	6	
Diversité plongées	stations 1 et 2	1	13,09*
	erreur	6	
Diversité plongées	stations 3 et 4	1	0,02 ns
	erreur	6	

Résultats de la comparaison des diversités spécifiques (ANOVA)
df, degrés de liberté; ns, non significatif (P>0,05); *P<0,05

Epifaune sessile	sources de variation	df	F	Epifaune sessile	sources de variation	df	F
Total	stations 1 et 2	1	30,62*	<i>Anomia ehippium</i>	stations	3	9,71*
	erreur	6			erreur	12	
	stations 3 et 4	1	3,57 ns	<i>Pyura microcosmus</i>	stations	3	19,86*
	erreur	6			erreur	12	
Bivalves	stations	4	5,35*	<i>Microcosmus claudicans</i>	stations	3	4,59*
	erreur	11			erreur	12	
Tuniciers	stations	3	10,02*	<i>Pomatoceros triqueter</i>	stations	3	23,27*
	erreur	12			erreur	12	
Polychètes	stations	3	5,24*	<i>Serpula vermicularis</i>	stations	3	11,53*
	erreur	11			erreur	12	
<i>Chlamys varia</i>	stations	3	1,02 ns	<i>Sabellaria spinulosa</i>	stations	3	115,95*
	erreur	12			erreur	12	

Résultats de la comparaison des abondances des principaux taxons et des espèces dominantes de l'épifaune sessile (ANOVA). df, degrés de liberté; ns, non significatif (P>0,05); *P<0,05

Epifaune vagile	sources de variation	df	F	Epifaune vagile	sources de variation	df	F
Totale	stations 1 et 2	1	0,19 ns	<i>Corophium</i> sp	stations	3	1,39 ns
	erreur	5			erreur	11	
	stations 3 et 4	1	1,35 ns	<i>Ampelisca</i> sp	stations	3	7,07*
	erreur	6			erreur	11	
Polyplacophores	stations	3	2,7 ns	<i>Athanas nitescens</i>	stations	3	2,18 ns
	erreur	11			erreur	11	
Gastéropodes	stations	1	0,20 ns	<i>Tholarus cranchii</i>	stations	3	2,87 ns
	erreur	11			erreur	11	
Crustacés	stations	3	1,27 ns	<i>Galathea intermedia</i>	stations	3	3,29 ns
	erreur	11			erreur	11	
<i>Leptochiton cancellatus</i>	stations	3	2,36 ns	<i>Pagurus cuanensis</i>	stations	3	0,66 ns
	erreur	11			erreur	11	
<i>Hinia</i> sp	stations	3	0,27 ns	<i>Anapagurus Hyndmanni</i>	stations	3	7,19*
	erreur	11			erreur	11	
<i>Apseudes talpa</i>	stations	3	1,08 ns				
	erreur	11					

Résultats de la comparaison des abondances des principaux taxons et des espèces dominantes de l'épifaune vagile (ANOVA). df, degrés de liberté; ns, non significatif (P>0,05); *P<0,05

ANNEXE 7

Test de Tuckey; variable <i>Ampelisca</i> sp				
Stations	1	2	3	4
1		0,0087*	ns	0,0087*
2	0,0087*		ns	ns
3	ns	ns		ns
4	0,0087*	ns	ns	

Test de Tuckey; variable <i>A. Hyndmanni</i>				
Stations	1	2	3	4
1		ns	0,0045*	ns
2	ns		0,0036*	ns
3	0,00456*	0,0036*		0,0055*
4	ns	ns	0,0055*	

Test de Tuckey; variable <i>P. triqueter</i>				
Stations	1	2	3	4
1		0,0086*	0,0068*	ns
2	0,0086*		0,0002*	0,0007*
3	0,0064*	0,0002*		ns
4	ns	0,0007*	ns	

Test de Tuckey; variable <i>S. vermicularis</i>				
Stations	1	2	3	4
1		ns	0,033*	ns
2	ns		0,0009*	0,0044*
3	0,33*	0,0009*		ns
4	ns	0,0044*	ns	

Test de Tuckey; variable <i>A. ehippium</i>				
Stations	1	2	3	4
1		ns	0,027*	ns
2	ns		0,001*	ns
3	0,027*	0,001*		ns
4	ns	ns	ns	

Test de Tuckey; variable <i>P. microcosmus</i>				
Stations	1	2	3	4
1		0,0099*	ns	0,0417*
2	0,0099*		0,0003*	0,0002*
3	ns	0,0003*		ns
4	0,0417*	0,00026*	ns	

Test de Tuckey; variable <i>M. claudicans</i>				
Stations	1	2	3	4
1		ns	ns	ns
2	ns		0,0175*	ns
3	ns	0,0175*		ns
4	ns	ns	ns	

Test de Tuckey; variable <i>S. spinulosa</i>				
Stations	1	2	3	4
1		0,0001*	0,0003*	0,0014*
2	0,0001*		0,0001*	0,0001*
3	0,0003*	0,0001*		ns
4	0,0014*	0,0001*	ns	

Résultats du Test de Tuckey. ns, non significatif ($P > 0,05$); * $P < 0,05$

Résumé

Crepidula fornicata est un mollusque gastéropode, originaire de la côte Est des Etats-Unis. Suite à son introduction accidentelle sur les côtes françaises il y a une cinquantaine d'années, la crépidule a colonisé différents secteurs du littoral et la baie de Saint-Brieuc est l'un des sites majeurs de la prolifération. La présence de la crépidule en forte densité modifie la texture sédimentaire du fond et entraîne une hétérogénéité de structure qui permet l'installation d'une épifaune, vagile et sessile, diversifiée.

Ce travail avait pour objet d'étudier l'influence du vieillissement d'une population de crépidules sur l'épifaune associée et son incidence sur le recrutement. L'analyse qualitative et quantitative de l'épifaune suggère que, le vieillissement des fonds à crépidules induit une diminution des effectifs de l'espèce pionnière *Pomatoceros triqueter* et une augmentation de la complexité structurale, favorisant ainsi le développement des autres espèces sessiles. Cependant, l'envasement engendré par l'activité biologique de la crépidule, semble entraîner une diminution de la richesse spécifique de l'épifaune vagile. Il apparaît que lorsque la colonisation des chaînes est importante, l'épifaune fixée peut constituer une entrave au recrutement des crépidules, mais une disponibilité suffisante en supports de fixation semble contrecarrer le problème de compétition spatiale. D'autres facteurs de régulation de la population peuvent cependant intervenir, comme l'action fragilisante de l'éponge perforante *Cliona celata* et l'envasement qui, du fait d'une augmentation de la dépense d'énergie pour la filtration et le tri des particules semble à l'origine d'anomalies de croissance.

Mots clés : *Crepidula fornicata*, vieillissement, épifaune, compétition, baie de Saint-Brieuc

Abstract

Crepidula fornicata (slipper limpet) is a gastropod mollusc, coming from the North American east coast. Since its accidental introduction on french coasts, fifty years ago, *C. fornicata* invaded several coastal areas of this country and the bay of Saint Brieuc (Brittany - France) is one of the major site affected by the proliferation. Accumulation of dense mats of the slipper limpet contributes to the modification of the bottom structure and affects the substrate's heterogeneity, allowing the settlement of a diversified vagile and sessile epifauna.

In this paper, the effects of the *C. fornicata* population ageing on epifauna assemblages and recruitment are studied. Quantitative and qualitative analysis of epifauna organisms suggests that, the ageing of the *C. fornicata* population induces a decrease of the pioneer species *Pomatoceros triqueter* and an increase of the structural complexity of the substrate and therefore favors the development of others sessile species. However, a decrease of species richness of vagile epifauna is observed, probably due to the enhancement of silt and clay sedimentation related to the biological activity of *C. fornicata*. Results also show that dense colonisation of stacks by epifauna may impede the settlement of slipper limpet new recruits, but alternatively, availability of many substrates (shells) for juvenile settlement seems to offset the problem of spatial competition. Other population regulation factors such as : (i) the weakening effects of the drilling sponge *Cliona celata* on colonized individuals and (ii) the enhancement of fine particules sedimentation resulting in an increase of filtration and particules sorting activity, which leads to an increase of the energetic demand, seem to contribute to growth alterations.

Keywords : *Crepidula fornicata*, ageing, epifauna, competition, bay of Saint-Brieuc