

DETERMINATION DE L'AGE DE *CREPIDULA FORNICATA*
(MESOGASTEROPODE CALYPTRAEIDE), PAR MESURE ISOTOPIQUE

Michel BLANCHARD¹ - Colette VERGNAUD-GRAZZINI²

1= laboratoire d'écologie, Direction de l'Environnement Littoral, IFREMER . BP 70, 29280 - PLOUZANE

2= Laboratoire d'Océanographie DYnamique et de Climatologie (LODYC), Université Pierre et Marie Curie-
Jussieu, 75252 - PARIS 5e

JUIN 1995

RAPPORT INTERNE IFREMER-DEL N° 95.18

RESUME

Afin de valider la méthode traditionnelle de lecture des stries de croissance faites sur la crépidule, nous avons appliqué à un spécimen, la technique de datation de la coquille par analyse des isotopes de l'oxygène et du carbone.

Les résultats obtenus montrent que l'analyse isotopique de l'oxygène confirme la datation faite par la méthode habituelle. Les résultats obtenus par analyse du carbone n'étant plus similaires à partir de la quatrième strie, du fait de l'interférence supposée d'autres paramètres.

Mots-clés: *Crepidula fornicata*, crépidule, âge, stries de croissance, isotopes

ABSTRACT:

To valid the current method of counting the external growth bands of the shell, a new method is tested using isotopic analysis for carbon and oxygen in the shell compounds.

Our results valid the current method whith observation of oxygen isotope only. Carbon analysis gives a drift after the fourth band, because of other various parameters.

Key-words: *Crepidula fornicata*, slipper limpet, age, growth bands, isotope

Remerciements:

Les analyses de calcaire par diffraction aux rayons X ont été réalisées par Yves Fouquet (Laboratoire de chimie, Département des Géosciences Marines, Ifremer-Brest)

Les analyses isotopiques ont été réalisées au Laboratoire d'Océanographie Dynamique et de Climatologie de l'Université Pierre et Marie Curie, Paris)

PLAN

INTRODUCTION	p.1
I - MATERIEL ET METHODES	p.3
1) Lecture des stries	p.3
2) Mesure isotopique	p.3
2-1 Oxygène	p.5
2-2 Carbone	
II - RESULTATS	p.7
1) Oxygène	p.7
2) Carbone	p.7
3) Remarques	p.9
a - Matière organique	p.9
b - Métabolisme	p.9
III - DISCUSSION	p.10
Température	p.10
Stries accidentelles	p.10
IV - CONCLUSIONS	p.13
BIBLIOGRAPHIE	p.15
 ANNEXE	

INTRODUCTION

Une analyse de population dans le domaine de la biologie, peut s'envisager de deux façon. La première est statique et descriptive, dénombrant les individus globalement ou rangés le plus souvent par caractéristiques physiques (taille). La deuxième est dynamique et décrit cette population dans le temps, faisant intervenir les paramètres de mortalité, de recrutement et de croissance des individus. Dans ce cas, la connaissance la plus exacte possible de l'âge de chacun des individus suivis est indispensable.

La nécessité d'âger tous les individus présents dans l'échantillon de la population oblige parfois les observateurs, dans le cas d'un grand nombre, à employer des techniques d'ageage qui soient rapides tout en restant les plus fiables possibles.

Chez les mollusques, bivalves ou gastéropodes, et parmi les nombreuses ornementsations colorées qui apparaissent sur l'extérieur de la coquille, certaines sont concentriques, plus ou moins régulières. Chez de nombreuses familles, telles les pectinidés, ou les vénéréidés, ces ornementsations concentriques externes correspondent à une rythmicité annuelle des dépôts calcaires (Antoine 1980). La vitesse de croissance du test varie selon la température du milieu : une croissance rapide estivale alternant avec une période de ralentissement hivernal. Ce dernier se marque alors par un rapprochement des zones de dépôts calcaire, ce qui se manifeste par une bande sombre parallèle au bord de la coquille, tandis que les périodes de croissance rapide forment une bande claire due à l'écartement des stries.

Chez de nombreuses espèces, ces stries d'accroissement ne sont pas aisément visibles à la surface du test, mais dans son épaisseur, nécessitant des coupes transversales. L'amélioration des techniques de coupe et d'observation a même permis de discriminer des dépôts journaliers dans l'épaisseur de la coquille, chez des mollusques de grande taille (Antoine 1980). La détermination de l'âge d'un mollusque par lecture des stries d'accroissement de la coquille est désormais fréquemment utilisée. Il est possible également de lire les stries d'accroissement présente sur les opercules de gastéropodes (Santarelli et Gros 1985).

La crépidule (*Crepidula fornicata* L.1758) est un gastéropode marin vivant en colonies (fig.1), très répandu sur le littoral européen et notamment en France. Sa coquille calcaire est lisse, légèrement spiralée, mince, et présente extérieurement des ornementsations de couleur brune. Celles-ci masquent des bandes concentriques alternativement claires et foncées visibles dans l'épaisseur de la coquille, et que l'on ne distingue qu'après polissage. Chez les représentants de la famille des calyptreidés à laquelle appartient la crépidule, les mêmes bandes claires et sombres se marquent dans le septum, cloison calcaire séparant le pied de l'animal, de ses viscères (fig.2).

L'analyse des histogrammes de taille (longueur droite ou curviligne) chez *Crepidula fornicata* ne permet pas de connaître précisément l'âge de tous les individus et le nombre de cohortes de la population (Walne 1956, Blanchard et al. 1986). La détermination de l'âge de la crépidule à partir des stries d'accroissement est la méthode retenue dans de nombreux travaux (Orton et Rogers 1950, Coum 1979, Le Gall 1980, Deslous-Paoli et Massé 1982, Blanchard et al. 1986). Ces auteurs considèrent que cette méthode est valide. Certains pratiquent des coupes transversales de la coquille, et donc du septum, d'autres, par simple usure de la couche externe pigmentée font apparaître la couche inférieure où se marquent les stries.

Nous avons nous-mêmes étudié par cette méthode la croissance d'une population du golfe normano-breton (Blanchard et al. 1986). En comptant le nombre de stries sur 200 individus il nous a été possible de les âger et de tracer une courbe de croissance de la population. Les individus les plus âgés avaient 10 ans.

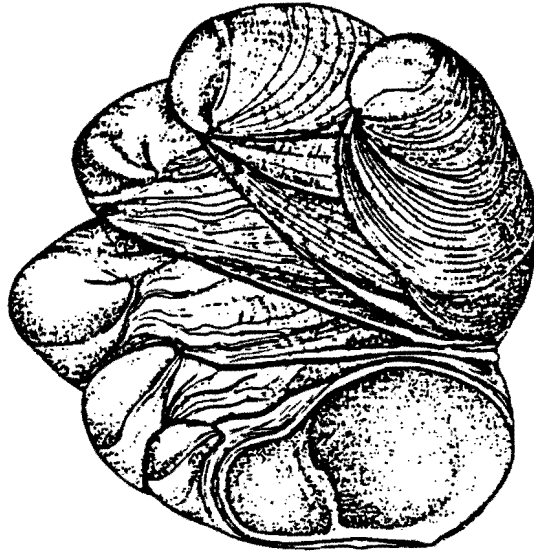


Figure 1: Empilement de plusieurs specimens de Crepidula fornicata. On observera les stries concentriques.

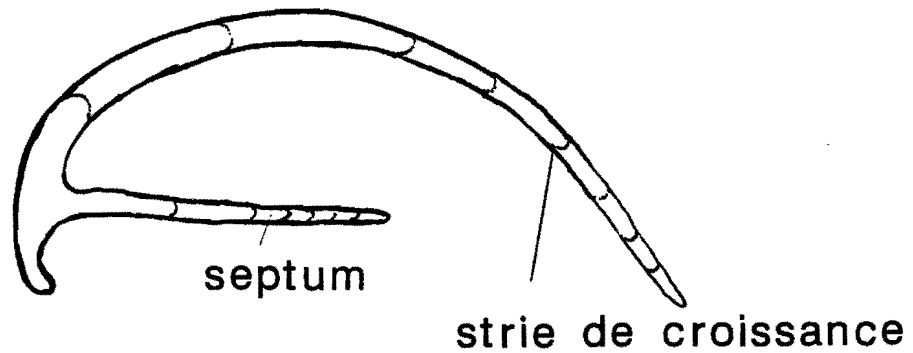


Figure 2: Coupe transversale de la coquille.

Bottom et Ropes (1988) considèrent pourtant que la méthode d'âge de la crépidule par lecture externe des stries est "imprécise". Ils reprennent à leur compte les déclarations de Coe (1942) indiquant que plusieurs d'entre elles sont dues à la mobilité ou à la sexualité, et les déclarations de Sheldon (1967) qui écrit que "le fait que les anneaux de croissance externes soient annuels n'est pas valide". Bottom et Ropes soulignent que "le comptage rapide et routinier des stries comme chez beaucoup de bivalves, ne paraît pas possible. D'autres travaux seraient nécessaires pour savoir si ces stries de croissance, chez *C. fornicata*, sont déposées annuellement, ou en réponse à des événements tels que changements de sexe ou perturbations. En général, elles semblent moins nombreuses que le nombre attendu ; une coquille de 4 cm, estimée de 5 ou 6 ans d'après sa longueur, ne montre en général que 2 ou 3 bandes distinctes". Par contre, dans le septum, ils observent des microstructures dont la périodicité est indéterminée, mais "qui pourraient être des stries journalières par comparaison avec d'autres mollusques". Même si cela était le cas, "leur lecture trop longue ne permettrait pas l'âge de vieux individus".

Les déclarations de Bottom et Ropes (1988) remettent en cause les nombreuses mesures d'âge réalisées précédemment sur cette espèce. Pour valider nos propres mesures, et trancher entre ces déclarations contradictoires, nous nous proposons de mettre en oeuvre une technique de datation par analyse isotopique de l'oxygène et du carbone de la coquille, technique que nous avons déjà utilisée sur des bivalves (Berthou et al. 1987). Le but de ce travail est donc de rechercher la confirmation que les stries superficielles sont bien des stries de ralentissement hivernal de croissance.

MATERIEL ET METHODES

1) Lecture des stries

La coquille de crépidule choisie pour l'analyse provient d'une population établie dans la baie de St Briec (Côte d'Armor), aux environs de Binic où elle a été récoltée en avril 1993 lors d'une plongée. Sa longueur droite est de 53 mm, et elle présente sur sa face dorsale la trace d'un individu congénère 35 mm. Après ponçage de la zone de plus grande croissance, il apparaît sur la coquille des bandes sombres au nombre de huit. Si l'on considère ces bandes sombres comme des ralentissements de croissance dus à la température froide, leur dénombrement correspond au nombre d'hivers. Ce specimen serait donc âgé de huit ans environ, et serait né en 1985.

2) Mesure isotopique

Cette technique a déjà été employée avec succès pour âger divers mollusques : des gastéropodes tels le buccin *Buccinum undatum* (Santarelli et Gros 1985), ou des bivalves tels la palourde rose *Tapes rhomboides*, la spisule commune *Spisula ovalis*, l'amande de mer *Glycymeris glycymeris*, la praire *Venus verrucosa* (Berthou et al. 1987). Elle a été également employée pour la grande spisule *Spisula solidissima* (Jones et al. 1984), ou le pétoncle américain *Placopecten magellanicus* (Krantz et al. 1984).

La coquille des mollusques est généralement composée de deux couches : l'une externe est organique (le périostracum), l'autre, interne, est minérale et composée de carbonate de calcium CaCO_3 , dont les cristaux de calcaire sont toutefois liés par une matrice organique appelée conchyoline. Ce calcaire se présente sous deux formes : soit sous forme de calcite, forme stable que l'on retrouve chez les fossiles, et qui est présente chez quelques escargots et unionidés d'eau douce, soit sous forme instable appelée aragonite qui est le composant calcaire

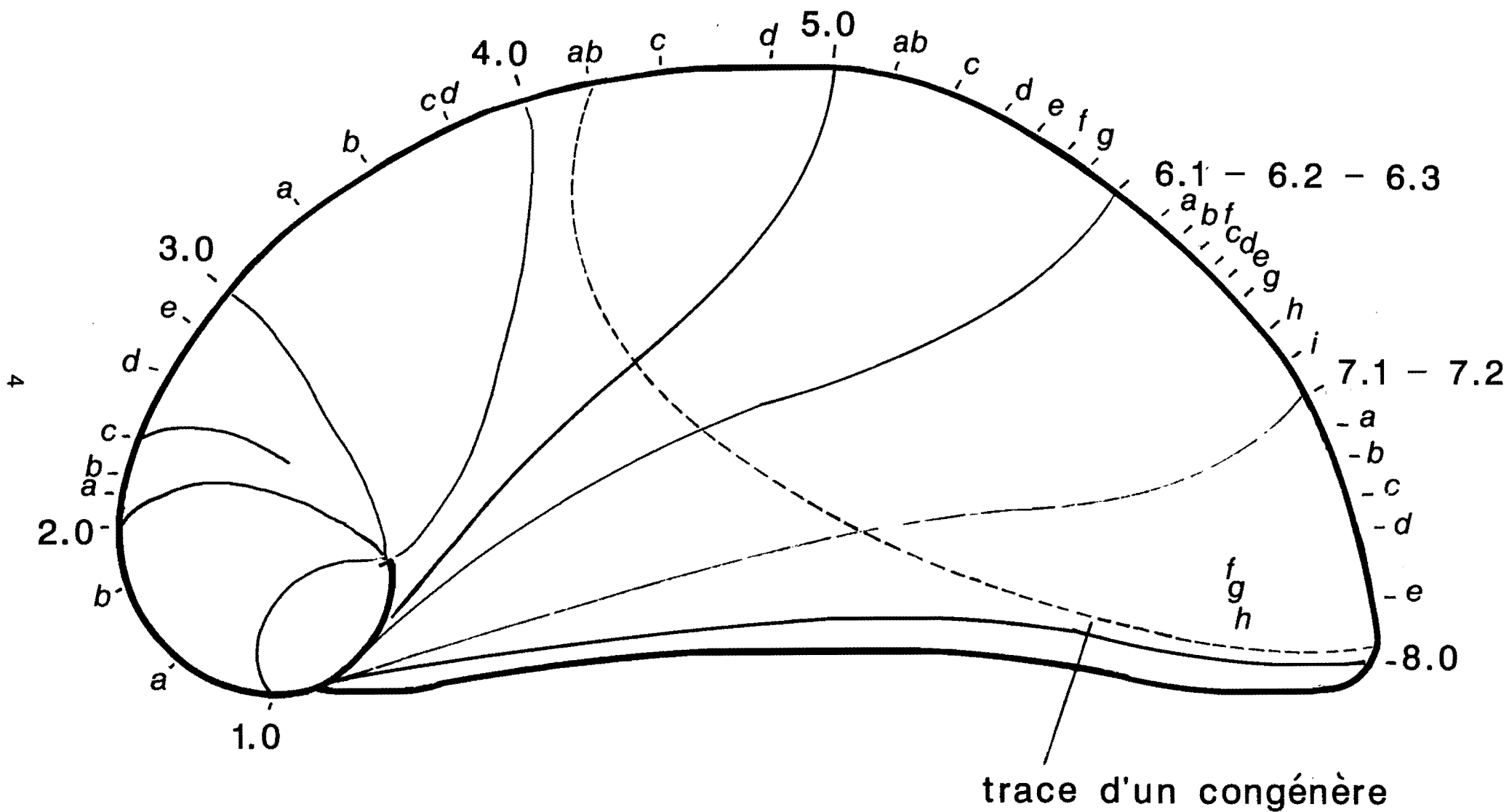


Figure 3: Localisation des stries et des microforages.

principal de la plupart des mollusques (Grassé 1968.). Certaines espèces possèdent simultanément les deux formes (patelles, ormeaux).

Lors de l'analyse isotopique, la réponse est différente suivant les deux composants calcaires, d'ou la nécessité de connaître préalablement cette composition. Une analyse du calcaire composant la coquille du mollusque, par diffraction aux rayons X, permet de distinguer les deux formes. Les résultats de cette analyse sur une coquille de crépidule montrent une proportion de 95% d'aragonite.

2-1 Oxygène

La composition isotopique de l'oxygène des carbonates ($\delta^{18}\text{O}$) est un bon enregistreur des variations de température et de salinité de l'eau. Les travaux théoriques d'Urey (1947) et de ses successeurs, ont montré que la composition isotopique de l'oxygène des coquilles de mollusques ($^{18}\text{O}_{\text{mol}}$) était fonction de la température et de la composition isotopique de l'eau ($^{18}\text{O}_{\text{H}_2\text{O}}$) où cette coquille s'est développée. Entre 5° et 30° la relation est la suivante:

$$T^\circ (\text{C}) = 16,9 - 4,2 (\delta^{18}\text{O}_{\text{mol}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{H}_2\text{O}}) + 0,13 (\delta^{18}\text{O}_{\text{mol}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{H}_2\text{O}})^2$$

$$\text{avec: } \delta^{18}\text{O} = \frac{^{18}\text{O}/^{16}\text{O} \text{ échantillon}}{^{18}\text{O}/^{16}\text{O} \text{ référence}} - 1 \times 1000$$

Les variations du rapport isotopique sont en opposition de phase avec la température.

2-2 Carbone

Les précipités carbonatés peuvent enregistrer les variations de rapports isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ du carbone inorganique total dissous (ΣCO_2), quand on admet que le composant carbonaté principal du CO_2 dissous est le bicarbonate, donc la calcite qui précipite.

La composition isotopique d'une calcite précipitée est fonction de la température T° (en degrés Celsius):

$$\delta^{13}\text{C} (\text{CaCO}_3) = \delta^{13}\text{C} (\text{Carbonate dissous}) + 1,85 + 0,035 (T^\circ - 20)$$

Après nettoyage et ponçage, des microforages de 1mm de diamètre sont pratiqués au travers de la coquille. Cette solution est la seule possible chez cette espèce, étant donnée la faible épaisseur de la coquille. Les forages sont réalisés le long des stries d'accroissement visibles, ainsi que dans la zone inter-strie. Les échantillons recueillis sur plusieurs forages proches sont cumulés lors des premiers essais; Une nouvelle série de mesures réalisées de la 5ème à la dernière strie analysera chaque forage individuellement. La position des forages ainsi que celle de chacune des ornements externes majeures est précisée sur la figure 3.

Les échantillons de poudre ainsi prélevés, sont ensuite analysés. Pour cela ils sont chauffés à 240° pendant 24 heures sous vide pour éliminer la matière organique. La fraction minérale aragonitique est oxydée par acide phosphorique à 50° et sous vide. La composition isotopique du dioxyde de carbone obtenu est déterminée au spectromètre de masse.

	n° échantillon	rapport oxygène	rapport carbone
1	1	1.32	0.52
2	1a	1.14	0.41
3	1b	1.18	0.75
4	2	1.27	0.76
5	2a	1.16	0.93
6	2b	1.12	0.20
7	2c	1.32	0.82
8	2d	1.15	-0.09
9	2e	1.35	0.31
10	3	1.59	0.68
11	3a	1.36	0.77
12	3b	1.09	0.13
13	3c	1.26	1.01
14	3d	1.43	1.01
15	4	1.74	0.49
16	4a	1.54	0.71
17	4b	1.42	0.89
18	4c	1.20	-0.21
19	4d	1.69	0.92
20	5	1.63	0.96
21	5a	0.97	1.11
22	5b	1.13	1.01
23	5c	1.62	1.46
24	5d	1.50	1.44
25	5e	1.68	-0.22
26	5f	1.14	0.11
27	5g	1.75	-0.23
28	6.1	1.30	0.96
29	6.2	1.13	1.01
30	6.3	1.46	0.83
31	6a	1.59	-0.27
32	6b	1.77	-0.75
33	6c	2.11	0.42
34	6d	1.60	1.62
35	6e	1.90	1.28
36	6f	1.45	1.32
37	6g	1.07	0.95
38	6h	1.65	1.66
39	6i	1.43	1.47
40	7.1	1.43	1.41
41	7.2	1.26	1.50
42	7a	1.07	1.95
43	7b	1.55	1.34
44	7c		1.80
45	7d	2.21	1.64
46	7e	1.15	1.78
47	7f	1.53	1.60
48	7g	0.93	1.34
49	7h	1.04	1.56
50	8	1.28	1.78

Tableau 1: Résultat des analyses isotopiques.

II - RESULTATS

Les résultats des analyses isotopiques faites sur le carbone et l'oxygène figurent dans le tableau 1. La numérotation de chaque échantillon correspond à l'ordre chronologique dans la vie de l'animal, ainsi le 1.00 correspond à la première strie externe. Les numéros intermédiaires notés a, b, c...correspondent à l'interstrie suivante. L'évolution du profil des rapports isotopiques est représenté sur la figure 4. Les valeurs correspondant aux températures les plus froides apparaissent à la partie supérieure de chaque graphe.

1) Rapport isotopique de l'oxygène

Dans le cas du rapport $\delta^{18}\text{O}/\delta^{16}\text{O}$, on observe une évolution rythmique du profil autour d'une valeur moyenne de 1.5 qui est à peu près celle de départ.

L'échantillon 1, obtenu par forage dans la première strie est bien individualisé et correspond à une valeur hivernale. Les deux échantillons suivants prélevés dans l'interstrie correspondent à des températures plus élevées. L'échantillon 2 donne une valeur moyenne de 1.27. Par contre l'échantillon noté 2c donne une valeur supérieure (1.32). Il est prélevé dans une strie, visible extérieurement mais peu marquée. On observe ainsi deux stries voisines, de période froide. Les deux stries étant néanmoins rapprochées, cette remarque ne risque pas de compromettre la datation.

Les résultats des forages dans les bandes sombres 3, 4, et 5 sont nets et on peut affirmer qu'ils ont été réalisés durant une période froide. L'échantillon 4d correspond à une forte valeur, du fait qu'il soit probablement réalisé trop près de la 5ème strie. Au delà de celle-ci, les résultats sont plus difficiles à interpréter.

Entre la 5ème et la 6ème strie, un pic apparaît (5c-5e), précédé par de très faibles minima (5a-5b), et suivi par l'échantillon 5f de valeur faible (1.14). Ce pic ne correspond pas à une strie visible en surface. Les valeurs 5e et 5g sont proches (1.68 et 1.75). On peut supposer que le pic de l'échantillon 5g correspond à la sixième strie dont il est très proche. Il y a donc doute sur l'échantillon 5f quand à la position exacte du forage.

Au delà, on observe une élévation régulière jusqu'à l'échantillon 6c, réalisé dans une strie pourtant peu visible en surface, moins brune que les précédentes. Il pourrait donc s'agir ici de la 7ème strie hivernale de ralentissement de croissance. Les valeurs suivantes montrent une décroissance en dent de scie jusqu'aux échantillons notés 7.1-7.2, au delà desquels on observe une nouvelle remontée des valeurs jusqu'à l'échantillon 7d. Il s'agirait donc ici de la huitième strie hivernale. La valeur de l'échantillon 8, prélevé au ras du bord de la coquille est faible, et du même ordre que les échantillons prélevés sur le côté de la coquille (7f, 7g, 7h). On remarque donc que pour les 6ème, 7ème et 8ème stries, la période froide se marque peu avant la marque brune visible extérieurement.

L'analyse isotopique de l'oxygène montre la présence de 8 saisons froides, ce qui correspond à la lecture des stries superficielles.

2) Rapport isotopique du carbone

L'analyse isotopique du carbone réalisée sur les mêmes échantillons donne des résultats beaucoup moins nets que ceux de l'analyse isotopiques de l'oxygène. Les stries 1, 2 et 3 sont marquées de façon identique. On peut remarquer deux pics de saison froide au niveau de la deuxième strie. La réponse des échantillons 3 et 4 n'est plus simultanée. L'échantillon 4d pouvant représenter la 5ème strie comme précédemment est ici suivi de résultats hétérogènes. L'échantillon 6d marque un maximum, mais encadré de valeurs très faibles. Les valeurs

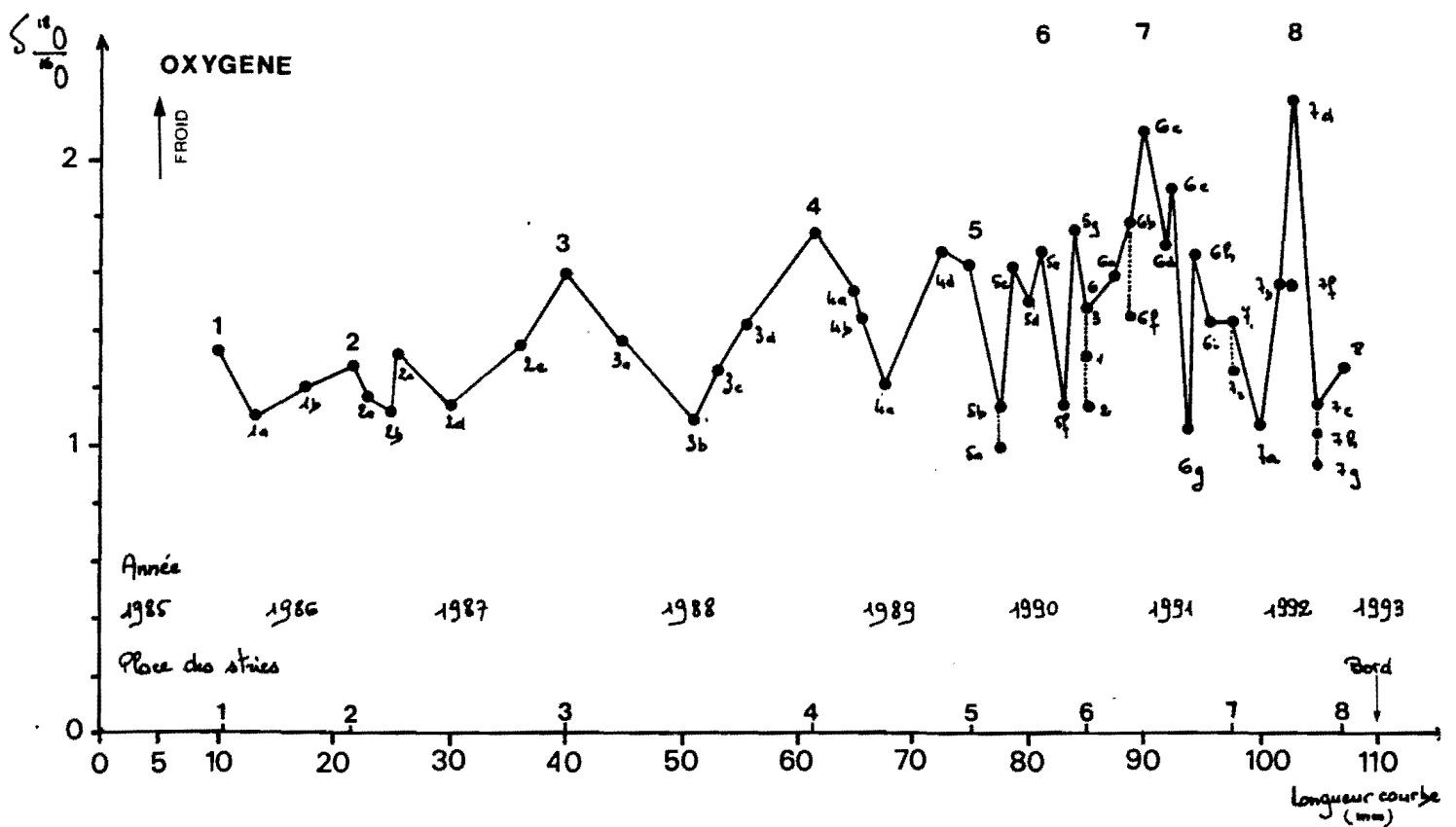
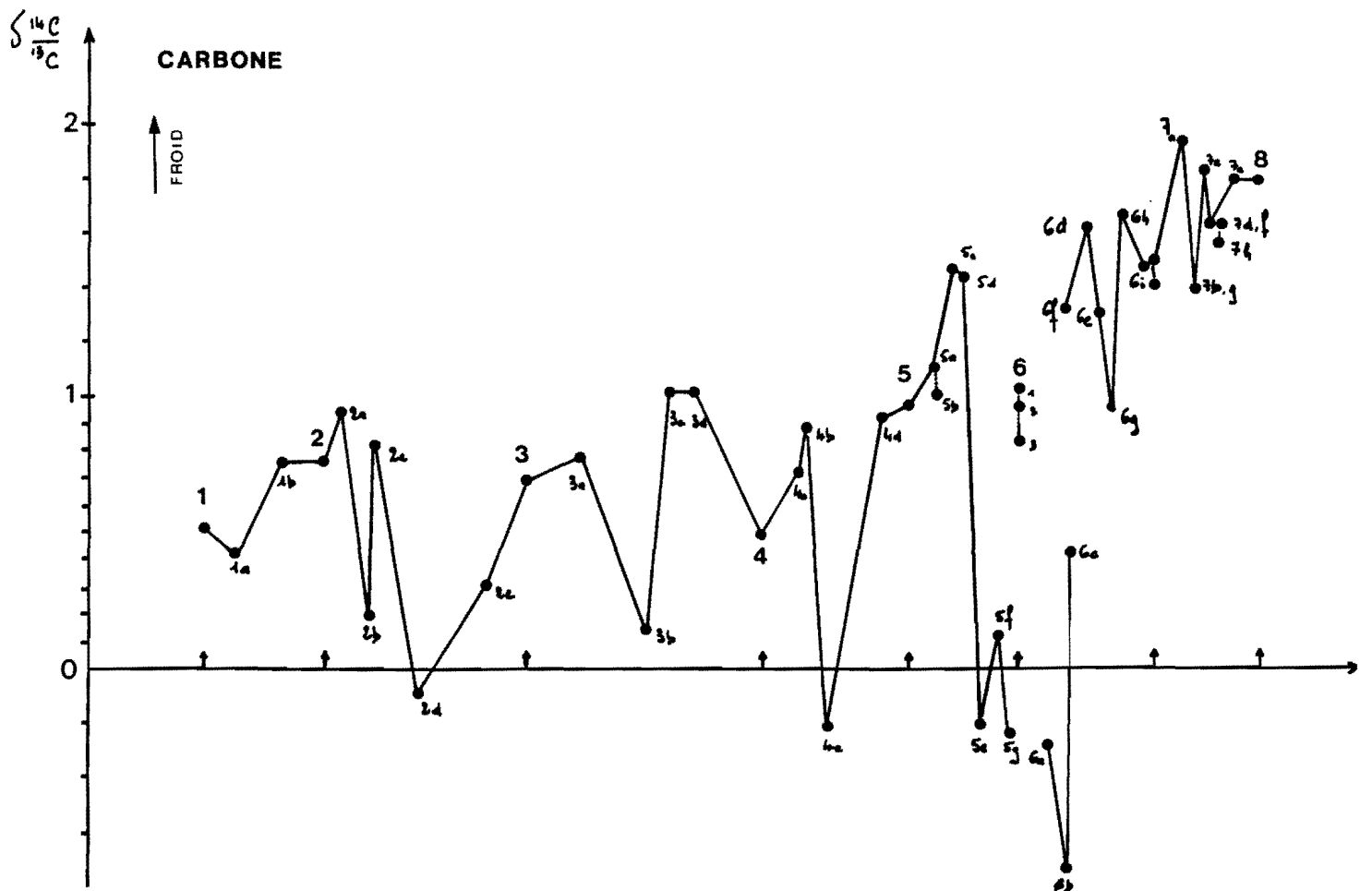


Figure 4: Profil des rapports isotopiques

suivantes marquent un décalage certain par rapport aux mesures isotopiques de l'oxygène et ne sont pas interprétables aisément.

3) Remarques

A l'évidence les mesures des rapports isotopiques du carbone et de l'oxygène ne donnent pas des résultats concordants. Autant les mesures faites avec des isotopes de l'oxygène semblent donner des résultats homogènes et satisfaisants pour la quasi totalité d'entre eux, autant les mesures faites avec des isotopes du carbone sont pour la majorité difficilement interprétables. Plusieurs remarques peuvent être faites pour tenter d'expliquer les valeurs des rapports isotopiques carbonés:

a) Matière organique: Les microforages sont réalisés au travers de la coquille. Ils traversent donc la couche de calcaire et le périostracum qui est une couche organique. Avant le forage des échantillons, le test a simplement été poncé pour mettre en évidence les bandes sombres considérées comme des stries annuelles. Il est donc possible que dans certains échantillons, des traces de periostracum soient présentes. Le passage à 240°, avant l'analyse, étant insuffisant pour éliminer totalement la matière organique, des traces pourraient entacher les résultats de la mesure du carbone inorganique dissous. Les derniers échantillons notamment, réalisés dans une coquille très peu polie du fait de sa minceur, témoigneraient de ce mélange.

b) Métabolisme: A partir de la quatrième strie, l'élévation régulière des valeurs analytiques pourrait signifier soit une modification du métabolisme, soit un changement de l'environnement (production primaire plus faible, eaux mieux oxygénées, par exemple). Si diverses raisons peuvent entraîner cette perturbation, il en est une probable, due à la sexualité hermaphrodite protandre de cette espèce. En effet vers l'âge de trois à quatre ans, l'animal change de sexe en passant de l'état de mâle à celui de femelle (Le Gall, 1980), et son métabolisme en est, à coup sûr, profondément perturbé, ce qui pourrait, notamment, expliquer ce "shift" observé sur la deuxième moitié du graphe.

Il semble donc que dans le cas présent, la seule analyse des isotopes de l'oxygène puisse être utilisée dans la datation de la crépidule.

Avec cette réserve, les résultats obtenus montrent que la datation faite à partir de la lecture des stries de croissance, visibles sur l'extérieur de la coquille, est validée par l'analyse isotopique, pour le spécimen analysé.

III - DISCUSSION

Comme chez de nombreuses espèces dont la croissance se ralentit rapidement, l'analyse des histogrammes de taille est difficile chez *Crepidula fornicata*. De plus, les différences morphologiques, dues à la forme même du support, entraînent des résultats divergents au sein d'une même population (Le Gall, 1980; Bottom et Ropes, 1988). De plus, comme chez beaucoup de mollusques, la discrimination des cohortes devient quasiment impossible pour les individus âgés, du fait de leur superposition. Chez la crépidule qui vit une dizaine d'années, cette méthode ne peut s'appliquer que jusqu'à la sixième, voire la septième dans le cas d'animaux fixés sur des supports plats, dont l'enroulement est faible et les stries très écartées (Coum, 1979).

Différentes méthodes ont été testées pour confirmer la lecture des stries superficielles: Si Le Gall (1980) lit le nombre de stries sur l'extérieur du test, Coum (1979) réalise des coupes transversales pour lire les stries dans l'épaisseur de la coquille. Cet auteur compare ces résultats à ceux obtenus sur, et dans le septum, le résultat est identique: "Les stries observées sur la coquille de *Crepidula fornicata* sont donc formées pendant l'hiver, et sont utilisées comme critère d'âge des animaux". Cet auteur a réalisé à notre connaissance de cette façon le travail le plus approfondi dans l'analyse de la croissance chez la crépidule. C'est la technique que nous utilisons actuellement. Laute (1993) par usure du bord marginal gauche de la coquille, met en évidence un regroupement local des stries, et propose ainsi une lecture rapide de leur nombre.

Dans le cas du spécimen étudié, l'intégralité de la coquille devant être préservée pour l'analyse isotopique, il ne nous a pas été possible de sectionner celle-ci pour réaliser le comptage des stries dans l'épaisseur de la coquille ou du septum, et seule la lecture superficielle avant et après le ponçage de la zone de plus forte croissance a été réalisée.

Température

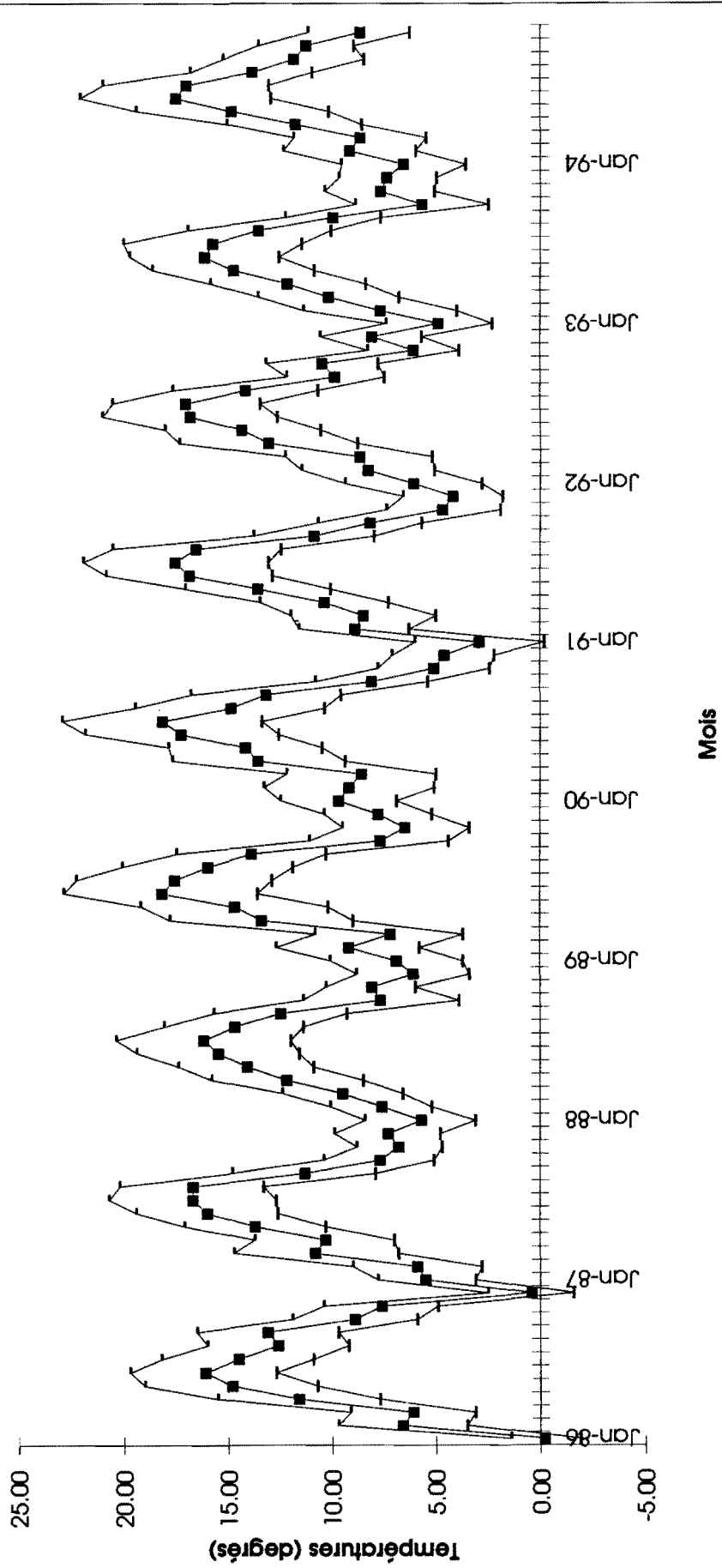
L'arrêt hivernal de croissance se produit en décembre, et la reprise est observée en mars-avril sur nos côtes (Coum, 1979). Pour Walne (1956) la croissance s'arrête en automne, quand la température tombe au dessous de 15° dans l'Essex, et reprend à 8° en mars.

Il était intéressant de rapprocher les observations de croissance de notre spécimen avec la température de l'eau du milieu, principal facteur externe de variation de croissance. Ne pouvant disposer d'une série continue de données sur la température de l'eau de mer en baie de St Brieuc, nous avons obtenu, des services des Côtes d'Armor de la Météorologie Nationale (Aéroport de Trémuson-St Brieuc) les valeurs des températures de l'air sur dix ans (annexe 1). La relation entre la température de l'air et celle de la mer n'est pas directe, et les évolutions sont asynchrones. Néanmoins, même avec retard, les variations de l'air se répercutent sur la surface marine, et nous pour notre besoin, ces valeurs peuvent être suffisantes.

Les fluctuations et les écarts de température par rapport à cette moyenne, devraient se traduire par des croissances différentes de la coquille d'une année à l'autre. Ainsi des hivers doux montrent un ralentissement moins prononcé, donc une bande moins sombre, et un été plus chaud montre une meilleure croissance, donc un intervalle interstrie plus grand.

Notre spécimen est né en 1985 (fig.4), année durant laquelle le recrutement des crépidules a été important dans le golfe normano-breton, puisque nous avons nous mêmes observé 47% de jeunes recrues (cohorte 0) dans un prélèvement (Blanchard et al. 1986).

Fig.5: Températures de l'air à Trémuson (Données Météo-France)



L'observation des températures de l'air de l'hiver 1986 (Fig.5) montre des minima négatifs en Janvier 1987, suivis par une remontée en Février puis d'un refroidissement en Mars; or l'analyse isotopique met en évidence deux périodes froides à cet emplacement sur la coquille. Les 3e, 4e et 5e années du spécimen sont celles de plus forte croissance. Les températures hivernales (années 1988 et 1989) sont effectivement élevées, d'où un démarrage plus précoce de la croissance. L'élévation régulière du niveau maxima des valeurs isotopiques ne correspond pas à celles des température de l'air. Son explication est plus vraisemblablement d'ordre technique.

Début 1990, les températures hivernales sont particulièrement élevées (entre 6,9° et 12,5° en février). Au niveau de la 5ème strie, nous observons une bande plus large, et les résultats des échantillons 4d sensiblement identiques à ceux notés 5, tant pour le carbone que pour l'oxygène. Par contre la croissance sur l'ensemble de l'année 1990 est plus réduite.

Sur notre spécimen, il apparaît que l'espace compris entre la 6ème et la 7ème strie est plus important que le précédent (fig.4), ce qui signifierait que la croissance aurait été plus forte durant l'année 1991. Pourtant les températures ne sont pas plus élevées: le mois de Mai est au contraire particulièrement froid, et Juin plus faible que la moyenne.

En Décembre 91 la moyenne mensuelle est minima, Janvier et Février 92 ont des minima faibles par rapport au reste de la décennie. Corrélativement la 7ème strie est bien marquée mais un décalage existe. Durant l'année 1992 les températures sont dans la moyenne

De ces observations on peut conclure que, à l'exception de la 7ème strie, les marques extérieures lues sur notre spécimen, correspondent effectivement à des ralentissement de croissance, et que les variations de température peuvent expliquer les variations de croissance.

Stries accidentelles

Selon Bottom et Ropes (1988), les stries accidentelles seraient plus nombreuses que l'on ne l'imagine et généralement liées au comportement de cette espèce, unique dans le règne animal. En effet, dans une population à l'état stable, les individus se superposent les uns sur les autres formant un empilement d'une dizaine d'individus appelé "chaîne" (fig.1). En plus de la chaîne principale, il peut exister une ou plusieurs chaînes secondaires, quand la population est très dense. Le fait qu'un individu s'installe sur une coquille de congénère, provoquerait chez ce dernier, un stress qui se transcrirait sur sa coquille par une strie supplémentaire. Sachant qu'en théorie, il n'y a qu'un individu par an qui s'installe de manière définitive, certains ont ainsi rapidement âgé la chaîne. Mais cette méthode n'est pas fiable (modification accidentelle de la chaîne).

De même, lors de sa métamorphose larvaire, chaque individu juvénile qui se pose sur le fond, est mobile pendant environ une année, durant laquelle il explore le support qu'il a choisi. Quand il a trouvé sa place définitive, l'animal devient dès lors immobile (Le Gall, 1980). A ce moment une strie supplémentaire pourrait être marquée.

L'apparition de stries de ralentissement de croissance, au moment de la maturation sexuelle, pourrait expliquer en partie le décalage observé entre les deux méthodes d'âgeage. Néanmoins, l'apparition de stries supplémentaires peut être liée à d'autres phénomènes, aussi bien internes (stress), qu'externes (changements des conditions d'environnement), d'autant que l'animal étudié provient d'une zone où la pression de la pêche par drague est importante. Il faut donc observer une certaine prudence quant à l'interprétation des stries supplémentaires.

Orton et Rogers (1950) s'ils admettent la présence de stries supplémentaires "dues au stress" comptent néanmoins pour la quasi totalité des individus un anneau externe par hiver.

La comparaison entre les résultats de l'analyse isotopique de l'oxygène et ceux de l'observation superficielle des bandes sombres de la coquille, montre que ces dernières se marquent après la période froide à partir de la cinquième strie. C'est le cas pour la 6ème et la 8ème. Ces décalages de quelques millimètres pourraient être en relation avec la sexualité des animaux. En effet, à partir de l'âge de trois à quatre ans, les individus deviennent femelles matures (Le Gall, 1980). Les oeufs apparaissent dès le mois de mars dans notre région (Coum 1979; Le Gall, 1980). On peut donc supposer qu'à la fin de l'hiver, au moment de la maturation ovulaire, un ralentissement du métabolisme de croissance, au profit du métabolisme de reproduction pourrait provoquer une marque superficielle, comme cela a été observé chez d'autres mollusques (Antoine et al. 1979). Les deux marques provenant de stress différents, sont néanmoins plus ou moins confondus dans une même bande sombre. Lors d'une observation externe, la lecture de l'âge de l'animal ne serait donc pas affectée puisque les phénomènes sont rapprochés dans le temps.

Le décalage important de la 7ème strie (7mm) entre l'emplacement de la période froide et celui de la strie superficielle est le seul qui ne trouve pas d'explication logique. Les températures froides de Décembre 1991 - Janvier 1992 n'ont pas provoqué de strie externe correspondante suffisamment nette. Seule une coupe dans l'épaisseur de la coquille permettrait d'apporter une explication.

Les lectures d'âge par comptage des stries d'accroissement lues au travers de la coquille de crépidule ont donné d'excellents résultats (Coum 1979); Nos propres travaux en 1987 l'ont confirmé. Rappelons que le but de ce travail était de valider la lecture d'âge des stries superficielles par une autre méthode encore plus sûre.

Ekaratne et Crisp (1982) étudiant des coupes transversales de la coquille de *C. fornicata* n'observent pas de microstries journalières, contrairement à Bottom et Ropes (1988) qui notent: "Ces bandes sont minces, indistinctes et à notre avis, ne peuvent pas être utilisées pour une lecture d'âge".

La rythmicité annuelle de croissance, mise en évidence sur des animaux de la Baie de St Briec située en zone tempérée, devrait a fortiori être plus marquée en baie de Delaware, où les températures hivernales de l'eau sont plus basses. Il est étonnant de lire de la part de Bottom et Ropes (1988), que les arrêts hivernaux de croissance sont marqués de manière aléatoire pour leur grande majorité.

IV - CONCLUSIONS

L'analyse des isotopes de l'oxygène et du carbone apporte aux mesures habituelles de lecture des stries de croissance un éclairage neuf pour la détermination de l'âge de la crépidule. Il apparaît que l'analyse du seul rapport isotopique de l'oxygène confirme les résultats obtenus par la lecture des stries quant à la datation. Les résultats de cette étude originale infirment les observations de Bottom et Ropes (1988) sur le caractère aléatoire de la position des stries observées sur le test de cette espèce, et donnent une réponse à leur recherche de validation.

Pour des raisons liées sans doute à la présence de carbone organique, ou aux modifications de métabolisme, l'analyse des isotopes carbonés ne semble pas devoir être retenue pour de prochaines études.

Cette analyse qui met en oeuvre une technique sophistiquée ne peut s'appliquer à de multiples échantillons, et ne pourra de ce fait se substituer à la lecture des stries qui reste la méthode la plus rapide et la plus fiable pour âger de nombreux individus dans le cadre d'une analyse de population par exemple. En disposant de temps, une confirmation de cette observation pourra être recherchée en coupant transversalement la coquille.

BIBLIOGRAPHIE

- Antoine L. 1980** - La croissance périodique chez les bivalves. Etat actuel des connaissances. Bulletin de la Société Zoologique de France. 105 (2): 293-299.
- Antoine L., Arzel P., Laurec A. et Morize E., 1979** - La croissance de la coquille St Jacques (*Pecten Maximus* L.) dans les divers gisements français. Rapp. p.v. réun. Cons. Int. Explo. Mer, 175: 85-90.
- Berthou P., Blanchard M., Noel P. et Vergnaud-Grazzini C., 1987** - L'analyse des isotopes stables de la coquille appliquée à la détermination de l'âge de quatre bivalves du golfe normano-breton (Manche occidentale). Rapport ICES 1986/K:16: 13 pp.
- Blanchard M., Quiniou F., Youenou G. et Coic D., 1986** - Etat actuel de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata*) dans le golfe normano-breton. in Etude régionale intégrée du Golfe Normano-Breton, T.3. Rapport Ifremer dero-el 86.27: 76-96.
- Bottom M.L. et Ropes J.W., 1988** - An indirect method for estimating longevity of the horseshoe crab (*Limulus polyphemus*) based on epifaunal slipper limpet shells (*Crepidula fornicata*). J. Shellfish Research, 7(3): 407-412.
- Coum A., 1979** - La population de crépidules en rade de Brest; écologie et dynamique. Thèse Univ. Brest 146 pp.
- Deslous-Paoli J.M. et Massé H., 1982** - Répartition géographique et structure de la population de *Crepidula fornicata* Linne, dans le bassin de Marennes-Oléron en 1981 et 1982. Rapport CIEM 1982/F.25: 14 pp.
- Ekaratne S.U.K. et Crisp D.J., 1982** - Tidal micro-growth bands in intertidal gastropods shells, with an evaluation of band-dating techniques. Proc. R. Soc. Lond. B214: 305-323.
- Grassé P.P., 1968** - Traité de Zoologie T.5: Mollusques. fasc.2 Masson ed.
- Jones D.S., Williams D.F., Arthur M.A., et Krantz D.E., 1984** - Interpreting the paleoenvironmental paleoclimatic and life history record in mollusc shells. Geobios. mem. special n°8: 333-339.
- Krantz D.E., Jones D.S., et Williams D.F., 1984** - Growth rates of the sea scallop *Placopecten magellanicus*, determined from the ¹⁸O/¹⁶O record in shell calcite. Biol. Bull. 167: 186-199.
- Laute J.B., 1993** - Détermination de l'âge et structure d'une population de *Crepidula fornicata* en baie de St Brieuc. Rapport Ifremer-del 93.18, 10 pp.
- Le Gall P., 1980** - Etude expérimentale de l'association en chaîne et de son influence sur la croissance et la sexualité chez la crépidule (*Crepidula fornicata* L.1758, mollusque mésogastéropode). Thèse Univ. Caen 251 pp.

Orton J.H., et Rogers A.H., 1950 - The recent extension in the distribution of the american slipper limpet *Crepidula fornicata*, into Lyme Bay in the english Channel. Proc. Malac. Soc. 28: 168-184.

Santarelli L. et Gros P., 1985 - Détermination de l'âge et de la croissance de *Buccinum undatum* L. (Gasteropoda: Prosobranchia) à l'aide des isotopes stables de la coquille et de l'ornementation operculaire. Oceanologica Acta 8(2):221-230.

Urey H.C., 1947 - The thermodynamic properties of isotopic substances. J.Chem.Soc. London 1947: 562-581.

Walne P.R., 1956 - The biology and distribution of the slipper limpet *Crepidula fornicata* in Essex rivers with notes on the distribution of the larger epi-benthic invertebrates. Fishery Investigations (London). Ser. II, 10(6): 1-50.

ANNEXE

Températures de l'air à Tremuson (Côtes d'Armor)					
N°	années	mois	moyenn	minima	maxima
1	1986	janvier	6,20	3,90	8,60
2	1986	février	-0,20	-1,90	1,40
3	1986	mars	6,60	3,50	9,70
4	1986	avril	6,10	3,10	9,10
5	1986	mai	11,60	7,70	15,50
6	1986	juin	14,80	10,70	19,00
7	1986	juillet	16,10	12,70	19,70
8	1986	août	14,50	10,90	18,20
9	1986	septembre	12,60	9,20	16,00
10	1986	octobre	13,10	9,70	16,50
11	1986	novembre	8,90	5,90	11,90
12	1986	décembre	7,60	4,90	10,40
13	1987	janvier	0,40	-1,60	2,50
14	1987	février	5,50	3,10	7,80
15	1987	mars	5,90	2,80	9,00
16	1987	avril	10,80	6,80	14,70
17	1987	mai	10,30	7,00	13,70
18	1987	juin	13,70	10,30	17,10
19	1987	juillet	16,00	12,60	19,40
20	1987	août	16,70	12,70	20,70
21	1987	septembre	16,70	13,30	20,20
22	1987	octobre	11,30	7,90	14,80
23	1987	novembre	7,70	5,10	10,40
24	1987	décembre	6,80	4,70	8,80
25	1988	janvier	7,30	4,80	9,90
26	1988	février	5,70	3,10	8,40
27	1988	mars	7,60	5,20	10,10
28	1988	avril	9,50	6,60	12,40
29	1988	mai	12,20	8,50	15,80
30	1988	juin	14,10	10,90	17,40
31	1988	juillet	15,50	11,60	19,40
32	1988	août	16,20	12,00	20,40
33	1988	septembre	14,70	11,40	18,10
34	1988	octobre	12,50	9,30	15,70
35	1988	novembre	7,70	3,90	11,40
36	1988	décembre	8,10	6,00	10,30
37	1989	janvier	6,10	3,40	8,80
38	1989	février	6,90	3,70	10,10
39	1989	mars	9,20	5,80	12,70
40	1989	avril	7,20	3,70	10,80
41	1989	mai	13,40	9,00	17,80
42	1989	juin	14,70	10,20	19,20
43	1989	juillet	18,20	13,60	22,90
44	1989	août	17,60	12,90	22,30
45	1989	septembre	16,00	11,90	20,10
46	1989	octobre	13,90	10,30	17,50
47	1989	novembre	7,70	4,40	11,10
48	1989	décembre	6,50	3,40	9,50
49	1990	janvier	7,80	5,20	10,40
50	1990	février	9,70	6,90	12,50
51	1990	mars	9,20	5,10	13,30
52	1990	avril	8,60	5,00	12,20
53	1990	mai	13,60	9,40	17,70
54	1990	juin	14,20	10,50	17,90
55	1990	juillet	17,30	12,60	21,90

56	1990	août	18,20	13,40	23,00
57	1990	septembre	14,90	10,40	19,50
58	1990	octobre	13,20	9,60	16,80
59	1990	novembre	8,10	5,40	10,80
60	1990	décembre	5,10	2,40	7,80
61	1991	janvier	4,60	2,20	7,10
62	1991	février	2,90	-0,20	6,00
63	1991	mars	8,90	6,30	11,60
64	1991	avril	8,50	5,00	12,00
65	1991	mai	10,40	7,30	13,50
66	1991	juin	13,60	10,10	17,10
67	1991	juillet	16,90	12,90	20,90
68	1991	août	17,60	13,10	22,00
69	1991	septembre	16,60	12,50	20,60
70	1991	octobre	10,90	8,00	13,80
71	1991	novembre	8,20	5,70	10,70
72	1991	décembre	4,70	1,90	7,40
73	1992	janvier	4,20	1,80	6,60
74	1992	février	6,10	2,80	9,40
75	1992	mars	8,30	5,10	11,50
76	1992	avril	8,70	5,20	12,30
77	1992	mai	13,10	8,80	17,40
78	1992	juin	14,40	10,60	18,10
79	1992	juillet	16,90	12,70	21,10
80	1992	août	17,10	13,50	20,60
81	1992	septembre	14,20	10,70	17,70
82	1992	octobre	9,90	7,50	12,20
83	1992	novembre	10,50	7,80	13,20
84	1992	décembre	6,10	3,90	8,30
85	1993	janvier	8,10	5,70	10,60
86	1993	février	4,90	2,30	7,40
87	1993	mars	7,70	4,00	11,40
88	1993	avril	10,20	6,80	13,60
89	1993	mai	12,20	8,40	15,90
90	1993	juin	14,80	10,90	18,70
91	1993	juillet	16,20	12,60	19,80
92	1993	août	15,80	11,50	20,10
93	1993	septembre	13,60	10,10	17,00
94	1993	octobre	10,00	7,70	12,30
95	1993	novembre	5,70	2,50	8,90
96	1993	décembre	7,70	5,10	10,40
97	1994	janvier	7,40	5,00	9,70
98	1994	février	6,60	3,60	9,60
99	1994	mars	9,20	6,00	12,40
100	1994	avril	8,70	5,50	11,90
101	1994	mai	11,80	8,60	15,10
102	1994	juin	14,90	10,20	19,50
103	1994	juillet	17,60	13,00	22,20
104	1994	août	17,10	13,10	21,10
105	1994	septembre	13,90	11,00	16,90
106	1994	octobre	11,90	8,50	15,30
107	1994	novembre	11,30	9,00	13,60
108	1994	décembre	8,70	6,30	11,20