

129958

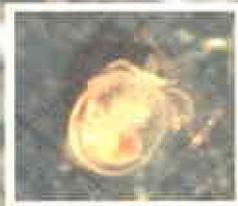
E244-011-F

**Station Marine
de Dinard**



Convention IFREMER / MNHN

**Fixation des larves de
Crepidula fornicata :
modalités de sélection de l'habitat
en couche limite benthique**



Frédéric OLIVIER et Christian RETIERE

1er Novembre 2001

IFREMER Bibliothèque de BREST



OEL11571

**Station Marine
de Dinard**



Convention IFREMER / MNHN

**Fixation des larves de
Crepidula fornicata :
modalités de sélection de l'habitat
en couche limite benthique**



Frédéric OLIVIER et Christian RETIERE

1er Novembre 2001

SOMMAIRE

Introduction	2
<u>I- Elaboration d'un protocole d'élevage des larves de <i>Crepidula fornicata</i> : production de grandes quantités de larves compétentes.</u>	
1 – Matériel et méthodes.....	3
<i>a- Récolte du matériel biologique (adultes et larves)</i>	3
<i>b- Protocole expérimental</i>	3
<i>Expérience 1 :</i>	4
<i>Expérience 2 :</i>	4
2 – Résultats.....	4
<u>II- Effet de l'agitation sur le développement larvaire de <i>Crepidula fornicata</i></u>	
1 – Matériel et méthodes.....	6
2 – Résultats.....	6
<i>Taux de survie :</i>	6
<i>Croissance :</i>	7
<u>III-Modalités de sélection de l'habitat par des larves compétentes de <i>Crepidula fornicata</i> sous conditions hydrodynamiques contrôlées (Canal HYCOBENTHOS).</u>	
1 – Matériel et méthodes.....	9
<i>a- Présentation du dispositif expérimental : le canal HYCOBENTHOS (ANNEXE 1)</i>	9
<i>b- Protocole expérimental</i>	11
<i>Expérience 1 : choix d'un sédiment naturel, sable grossier ou sable fin envasé</i>	11
<i>Expérience 2 : perception de signaux chimiques associés aux coquilles de crépidules</i>	12
2 – Résultats.....	13
<i>Expérience 1 : choix d'un sédiment naturel, sable grossier ou sable fin envasé ?</i>	13
- Surfaces dures :.....	13
- Sédiments :.....	14
<i>Expérience 2 : perception de signaux chimiques associés aux coquilles de crépidules ?</i>	14
- Surfaces dures :.....	14
- Sédiments :.....	15
Conclusion	17

Introduction

L'espèce invasive *Crepidula fornicata*, mollusque gastéropode prosobranchie originaire d'Amérique du Nord introduit en France dans les années 1930 (Le Gall 1980, Blanchard 1995), prolifère depuis quelques décennies sur les côtes de la Manche et plus particulièrement dans les zones conchylicoles. Dans le Golfe Normand-Breton, les stocks d'adultes de crépidules sont estimés à 1,6 millions de tonnes, dont plus de 160000 tonnes au sud des îles Chausey (Blanchard 1995, Noël *et al.* 1995, Blanchard et Ehrhold 1999). Présente en épais tapis, cette espèce qui induit un envasement des fonds (sédimentation accrue, production de biodépôts) et qui est susceptible d'entrer en compétition pour la ressource trophique avec les espèces élevées (moules, huîtres, palourdes...), génère aujourd'hui des problèmes économiques majeurs. D'un point de vue environnemental, les conclusions des études concernant l'influence de la crépidule sur la structure et le fonctionnement des peuplements benthiques 'sauvages' qu'elle colonise sont contradictoires. Certains auteurs soulignent sa nuisance par homogénéisation des habitats benthiques (Hamon et Blanchard 1994, Blanchard 1995, Haubois 1999) alors que pour d'autres (de Montaudouin *et al.* 1999) elle n'altère en rien la composition des peuplements macrozoobenthiques (abondance, biomasse, richesse spécifique). Tous les scientifiques sont toutefois convaincus de la nécessité de développer des programmes de recherche sur les populations de cette espèce dont le renouvellement et la dynamique sont principalement associés à la réussite ou à l'échec de la colonisation des fonds subtidiaux par les larves pélagiques ; en la matière, les mécanismes impliqués dans la sélection de l'habitat par les larves compétentes jouent assurément un rôle non négligeable dans la prolifération de l'espèce.

IFREMER coordonne depuis plusieurs années un programme intitulé « Prolifération de la crépidule » dans le cadre d'une action « Analyse des conditions environnementales favorables à la prolifération d'espèces et à l'évolution de la biodiversité ». C'est dans ce contexte et à leur demande que la Station Marine de Dinard (MNHN) a mené en 1998 une série d'études expérimentales visant à estimer les effets de la présence d'adultes de *Crepidula fornicata* ainsi que de la texture sédimentaire sur le taux de fixation des larves et individus métamorphosés conspécifiques en conditions d'eau calme et en petit volume (Marty *et al.* 1998). Le présent contrat, en totale continuité avec les travaux des auteurs précités, porte sur trois volets de recherche principaux l'un se référant aux possibilités d'élevage des larves en grands volume, l'autre aux effets de l'agitation sur le développement larvaire de la crépidule et le dernier aux capacités de sélection de l'habitat par les larves compétentes en couche limite benthique.

I- Elaboration d'un protocole d'élevage des larves de *Crepidula fornicata* : production de grandes quantités de larves compétentes.

Les études menées par Bureau (1998) et Marty *et al.* (1998) dans le cadre du précédent contrat avaient pour objectif initial d'obtenir, en grand nombre, des larves compétentes de *Crepidula fornicata* nécessaires à la réalisation d'expériences en canal hydrodynamique. Ces auteurs se sont heurtés à des problèmes de forte mortalité larvaire à l'approche de la phase d'acquisition de compétence. La première étape de notre travail consistait donc à améliorer le protocole d'élevage afin d'augmenter significativement les taux de survie larvaire.

1 – Matériel et méthodes

a- Récolte des individus adultes et obtention de larves

D'avril à juin 2000 des individus adultes de crépidule ont été récoltés à la drague en baie de Saint-Malo à l'aval immédiat du barrage marémoteur de La Rance (Ile de Bizeux). Au laboratoire les chaînes de crépidules ont été disposées en strates minces dans des bacs placés en circuit ouvert d'eau de mer non filtrée.

De nombreux auteurs ont remarqué que la couleur grise d'une ponte incubée par une femelle attestait l'imminence de la libération des larves dans le milieu. Malheureusement, l'observation directe des pontes implique très souvent le décollement de la coquille de la femelle de son support sur lequel restent fixés les sacs ovigères. Dès lors, en l'absence de soins parentaux (ventilation...), les larves ne se développent plus et meurent très rapidement. Sans examen minutieux des oothèques, la date de libération des larves est très difficile à déterminer. Bureau (1998) et Marty *et al.* (1998), travaillant sur les cinétiques d'émergence des larves, ont montré que l'éclosion s'étalait sur près d'une semaine mais qu'il existait un pic maximal de sorties, concernant la majorité des larves, qui se situait entre le premier et le cinquième jours. Sur la base de leurs travaux, il nous est apparu judicieux d'isoler dans des contenants d'un litre (eau de mer non filtrée renouvelée journalièrement) une vingtaine de chaînes composées des deux femelles placées à leur base ainsi que de leur support. Un tel dispositif nous a permis d'obtenir régulièrement au cours d'une même journée plus de 10000 larves .

b- Protocole expérimental

Les conditions d'élevage des larves de *Crepidula fornicata* sont connues depuis près de 20 ans et décrites en détail par Pechenik (1984), Pechenik & Heyman (1987) et Zimmerman et Pechenik (1991). Afin d'éviter toute compétition trophique entre les larves, ces auteurs préconisent une concentration algale de T-Iso en excès de 18.10^4 cellules.ml⁻¹ couplée à une densité de larves maintenue sous le seuil de 1000 ind.l⁻¹. Malgré le respect de ces recommandations, nous avons perdu la quasi-totalité des larves lors des premières tentatives d'élevage. Des essais complémentaires nous ont conduit à penser que la filtration sur filtre millipore 0.22 µm n'éliminait pas la cause de cette mortalité massive (contamination bactérienne ou virale?). Nous avons donc choisi de transposer la méthode de stérilisation de l'eau de mer par acidification utilisée par Robert (IFREMER DRV/RA) pour la culture en grand volume de souches phytoplanctoniques à nos élevages larvaires :

Le pH de l'eau de mer à stériliser (50 l pré-filtrés grossièrement) est tout d'abord amené à une valeur proche de 2 par ajout de 25 ml d'HCL pur. Après 24 h d'acidification, le pH est rééquilibré à une valeur de 8.3 par ajout de 25 g de base Na_2CO_3 en solution puis l'eau est oxygénée par bullage jusqu'au lendemain. Des expériences préliminaires nous ont démontré toute l'efficacité de cette méthode : nous avons en effet réussi à élever des larves véligères en eau de mer acidifiée jusqu'aux stades compétents (larves pédivéligères) sans mortalité excessive (voir ci-dessous).

Expérience 1 :

Le 10 juillet 2001, un premier lot de larves (nouvellement libérées et issues de deux pontes) dont l'effectif a été estimé par comptage du nombre d'individus présents dans trois aliquotes de 5 ml ($14576 \text{ individus} \pm 1674$) a été introduit dans un aquarium contenant 25 litres du milieu d'élevage (culture algale + eau de mer acidifiée) afin d'obtenir une concentration finale de T-Iso égale à $18.10^4 \text{ cellules.ml}^{-1}$ et une densité de larves égale à 583 ind.l^{-1} . L'enceinte d'élevage a été placée dans une salle thermostatée dont la température était maintenue à 20°C , l'éclairage artificiel simulant une photopériode de 14L :10D, et la salinité de l'eau de mer étant fixée à 35 ppm. Tous les deux jours, les larves étaient récoltées par passage sur tamis de vide de maille carrée égal à $40 \mu\text{m}$ puis directement transférées dans un nouveau milieu d'élevage.

Expérience 2 :

Le 23 juillet 2001, $18267 \text{ individus} \pm 1804$ (moyenne du dénombrement des larves dans 3 aliquotes de 10 ml) ont été introduits dans un aquarium contenant 30 litres du milieu d'élevage ce qui correspond à une densité larvaire de 609 ind.l^{-1} . Les conditions d'élevage ne différaient de la précédente expérience que par la présence d'un bullage léger destiné à homogénéiser le milieu de culture et permettre ainsi une meilleure disponibilité de la ressource trophique. En effet, en conditions d'eau stagnante, les larves de crépidules ont tendance à s'agréger sous la surface de l'eau et aux encoignures de l'aquarium où de fortes interactions inter-individuelles peuvent s'établir.

La croissance des larves a été évaluée par mesure, sous loupe binoculaire (oculaire micrométrique, grossissement x40), de la longueur de la coquille de 30 ou 90 individus, respectivement au début et à la fin des deux expériences. Des observations complémentaires (stades de développement, taille des larves) ont été réalisées à partir du 7^{ème} jour sur quelques dizaines d'individus dans le but de déterminer la date la plus favorable à la mise en expérimentation en canal hydrodynamique.

2 – Résultats

Il existe des différences significatives de la taille des larves, dès leur libération dans la colonne d'eau, entre les deux lots d'élevage (test t : $p < 0.0001$, sur les données transformées pour obtenir l'homogénéité des variances : $p_{\text{levne}} > 0.05$) : les longueurs initiales moyennes de la coquille des larves du second lot sont significativement plus grandes (Tab. 1) que celles du premier. Au terme de l'élevage, le constat s'inverse, les tailles moyennes finales des larves étant supérieures dans le lot de la première expérience (test de Kolmogorov-Smirnov : $p < 0.001$; Tab. 1). Le taux de croissance journalier moyen des larves de la première expérience, supérieur de 58% à celui des larves du second lot, est, par contre, associé à un taux de survie plus faible (de l'ordre de 21%).

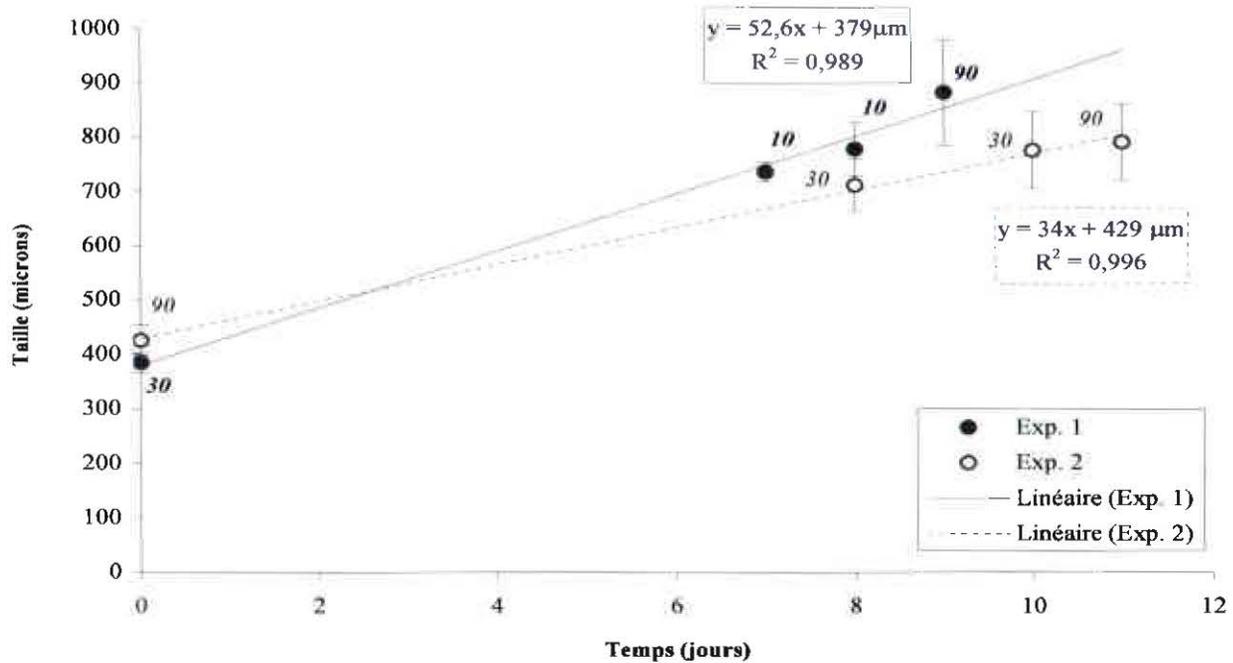


Fig. 1 : Evolution temporelle de la croissance de deux lots de larves de *Crepidula fornicata* élevées à une densité de 600 ind.m⁻², à 20°C et nourries tous les 2 jours au T-Iso (18.10⁴ cell.ml⁻¹).

Tab. 1 : Caractéristiques des larves mis en élevage en grand volume : croissance et mortalité larvaire.

Lots	Taille initiale (μm)	Taille finale (μm)	Taux de croissance journalier (μm.jour ⁻¹)	Taux de survie (%)	Effectif final (individus)
Exp. 1	384 ± 18	864 ± 97	52.6	36,7	5644 ± 539
Exp. 2	426 ± 27	790 ± 70	34.0	46,3	8467 ± 1815

II- Effet de l'agitation sur le développement larvaire de *Crepidula fornicata*

La majorité des études menées sur le déterminisme du développement larvaire de *Crepidula fornicata* ont été réalisées en conditions d'eau calme (cf. travaux de Pechenik). Qui n'intègrent évidemment pas les paramètres hydrodynamiques qui s'expriment à petite échelle d'espace et de temps (processus à haute fréquence). De nombreux auteurs ont pourtant démontré que la turbulence avait un effet majeur sur la biologie des composantes du compartiment pélagique que sont le phytoplancton et le zooplancton (voir les revues de Kiorboe 1993, Thomas *et al.* 1997, Estrada et Berdalet 1998 pour le phytoplancton et celles de Davis *et al.* 1991 et Dower *et al.* 1997 pour le zooplancton). A ce titre les larves de crépidules, éléments essentiels du méroplancton de la Baie du Mont Saint-Michel, sont soumises à l'agitation de la masse d'eau sous les effets conjugués du vent et des courants de marée. Il importe donc de chercher à savoir quelles peuvent être les conséquences de la turbulence sur le devenir planctonique de ces larves (croissance, mortalité...) ? Mais générer expérimentalement des niveaux contrôlés de turbulence n'est pas chose aisée ; il suffit pour s'en convaincre de lire la récente revue de Peters et Marrasé (2000). Toutefois, en préalable au développement de telles recherches, nous avons entrepris une série d'expérimentations au laboratoire destinée à évaluer le rôle d'une agitation modérée sur la croissance et la survie des larves de *Crepidula fornicata*.

1 – Matériel et méthodes

Le 6 juillet 2001, 8 lots de 250 larves, issues d'une ponte unique, sont introduits dans des enceintes en verre d'une contenance totale d'1 litre, préalablement remplies de 500 ml de milieu de culture (cf. §. I-1.). Les enceintes expérimentales sont alors disposées aléatoirement dans une salle thermostatée (température = 20°C ; photopériode 14L :10D), 4 d'entre elles sont placées dans un agitateur 'va-et-vient' (SALVIS, type SBK 25 D, 2000w, 100° ; course de 1,2 cm) réglé à une fréquence de 150 oscillations par minute. Les larves de crépidule sont retirées de leurs enceintes (cf. §. I-1.) tous les deux jours, juste le temps nécessaire au renouvellement des milieux d'élevage. L'expérimentation est stoppée dès l'apparition, en quantité notable, d'individus récemment métamorphosés ('postlarves') dans les enceintes, soit après 12 jours d'élevage.

La taille initiale des larves a été évaluée par mesure sous loupe binoculaire (oculaire micrométrique, grossissement x40) de la longueur de la coquille de 30 individus prélevés aléatoirement. Au terme de l'expérimentation, des mesures de taille ont été acquises sur tous les individus des enceintes témoins (larves et postlarves) et sur toutes les postlarves des « enceintes agitées ». Compte tenu des effectifs de larves élevées en milieu agité, nous avons choisi de sous-échantillonner 30 individus par réplicat pour en déterminer les tailles.. Les données relatives au premier réplicat des « enceintes témoins », soumis par inadvertance à un traitement inadapté (dessalure), n'ont pas été incluses dans l'analyse statistique.

2 – Résultats

Taux de survie :

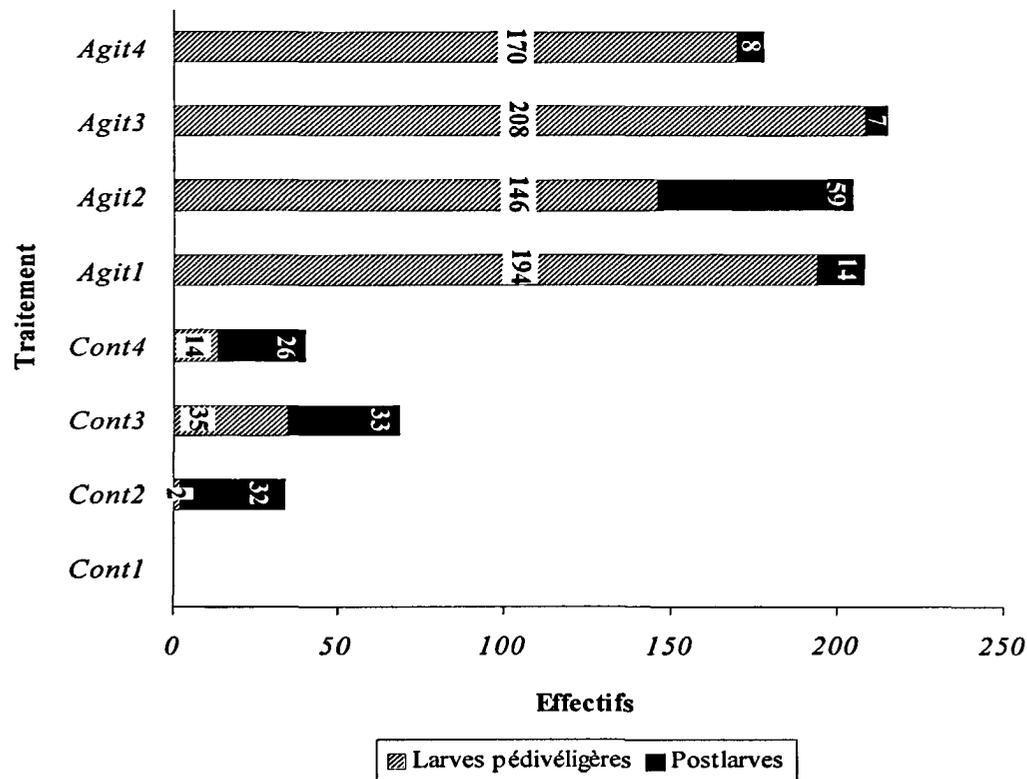


Fig. 2 : Effectifs des jeunes stades de *Crepidula fornicata* (larves pédivéligères et postlarves) élevées en eau calme (traitements contrôle : Cont1 à Cont4) ou en milieu modérément agité (Agit1 à Agit4) à une densité de 500 ind.m⁻², à 20°C et nourries tous les 2 jours au T-Iso (18.10⁴ cell.ml⁻¹) pendant 12 jours.

L'analyse des résultats par une ANOVA à 2 facteurs (Agitation : avec ou sans ; Stades de développement : larves ou postlarves) permet la mise en évidence d'une interaction significative ($p < 0.0001$) entre ces deux facteurs. En fait, l'agitation entraîne une augmentation significative des effectifs finaux de larves ($p < 0.05$) alors qu'elle ne modifie pas ceux des individus métamorphosés (Fig. 3).

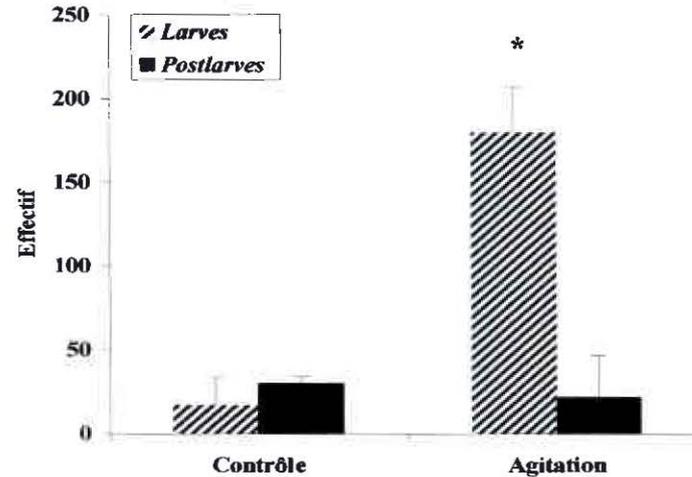


Fig. 3 : Effectifs relatifs des larves et postlarves de *Crepidula fornicata* élevées en eau calme (Contrôle) et en milieu modérément agité (Agitation) à une densité de 500 ind.m⁻², à 20°C et nourries tous les 2 jours au T-Iso (18.10⁴ cell.ml⁻¹) pendant 12 jours. Les différences significatives (comparaisons multiples par LSMéans inférieurs au seuil de $p=0.05$) entre les traitements sont marqués par une étoile.

Croissance :

Un niveau de turbulence modéré favorise la croissance des larves et postlarves de crépidules. Le Tableau 2 résume l'ensemble de leurs caractéristiques en milieu calme ou agité.

Tab. 2 : Caractéristiques des larves mises en élevage en petit volume en conditions d'eau calme ou en milieu modérément agité : croissance et mortalité larvaire.

Lots	Taille finale (µm)	Nb. d'individus (mesurés)	Taux de croissance journalier (µm.jour ⁻¹)	Taux de survie (%)	Effectif final moyen
Contrôle					
Larves	895 ± 91	50	42.9	x	17
Post-larves	925 ± 81	91	45.3	x	30
Total	914 ± 85	141	44.4	18.9 ± 7.2	47
Agitation					
Larves	968 ± 96	120	48.9	x	180
Post-larves	1231 ± 186	85	70.8	x	22
Total	997 (estimé)	205	51.3	80.6 ± 6.5	202

La croissance moyenne des survivants (larves + postlarves) est supérieure de près de 15.6% lorsque ceux-ci sont soumis à agitation. Il existe cependant une variabilité de croissance inter-stades très marquée (Fig. 4) : la taille des coquilles des larves pédivéligères et des individus nouvellement métamorphosés est supérieure en milieu agité (test t ou test U $p < 0.05$) ce qui traduit leur meilleur taux de croissance (14.2% pour les larves et 56.2% pour les postlarves). Pour leur part, les tailles des larves et postlarves sont équivalentes en conditions d'eau calme alors qu'en milieu agité, les postlarves sont significativement plus grosses que les larves (test U $p < 0.05$) et leur taux de croissance bien supérieur : (44.8%).

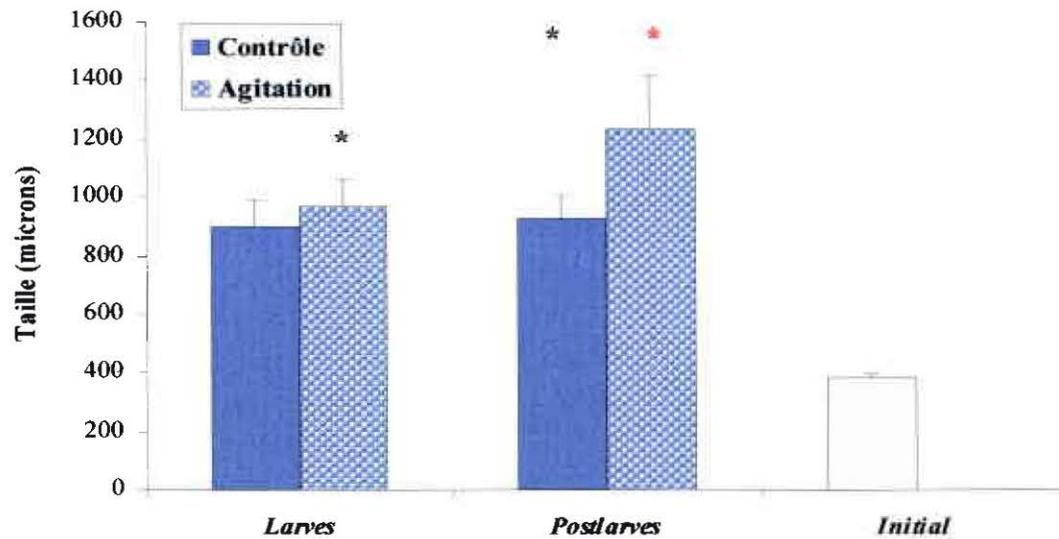


Fig. 4 : Tailles des jeunes stades de *Crepidula fornicata* (larves pédivéligères et postlarves) élevées en eau calme (Contrôle) et en milieu modérément agité (Agitation) à une densité de 500 ind.m⁻², à 20°C et nourries tous les 2 jours au T-Iso (18.10⁴ cell.ml⁻¹) pendant 12 jours. Les différences significatives (Test t ou Test U inférieur au seuil de p=0.05) entre les traitements sont marqués par une étoile noire (différences inter-traitements par stades de développement) ou par une étoile rouge (différences inter-stades par traitement).

III-Modalités de sélection de l'habitat par des larves compétentes de *Crepidula fornicata* sous conditions hydrodynamiques contrôlées (Canal HYCOBENTHOS).

La crépidule est une espèce invasive proliférante dont les stocks d'adultes, principalement distribués à proximité des élevages conchylicoles, n'ont cessé d'augmenter depuis les années 1970 dans le golfe normand-breton (Blanchard 1995, Noël *et al.* 1995) pour atteindre la valeur faramineuse de 1,6 millions de tonnes dont plus de 160000 tonnes au sud des îles Chausey (Blanchard et Ehrhold 1999). Le renouvellement et la dynamique de ces populations benthiques est principalement associé à la réussite ou à l'échec de la colonisation des fonds subtidaux par les larves pélagiques. Dans ce contexte, les mécanismes impliqués dans la sélection de l'habitat par les larves compétentes tiennent assurément un rôle non négligeable dans la prolifération de cette espèce. La littérature scientifique regorge d'articles traitant de la métamorphose de ces larves en réponse à de multiples signaux physiques, biologiques ou chimiques, en conditions d'eau calme et sur des volumes de culture très réduits (voir Pechenik 1998). Par contre la présente étude constitue la première approche intégrant le rôle des conditions hydrodynamiques en couche limite benthique sur la sélection de l'habitat par les larves de *Crepidula fornicata*. A cet égard l'utilisation d'un canal hydrodynamique de grande taille, ainsi que l'obtention massive de larves compétentes, nous ont permis de réaliser deux expériences visant à estimer les capacités de choix d'un substrat (Sable grossier *v.s.* Sable fin envasé ; Coquilles broyées d'adultes fraîches ou bouillies) par des larves pédivéligères.

1 – Matériel et méthodes

a- Présentation du dispositif expérimental : le canal HYCOBENTHOS

Le prototype est un canal à circulation fermée fonctionnant dans le plan horizontal. Les avantages de cette enceinte sans renouvellement d'eau sont multiples permettant notamment le retour d'éléments introduits (larves et postlarves) dans le canal sur la zone expérimentale et le contrôle des paramètres physiques tels que la rugosité du fond, la température, la salinité, la turbidité et la concentration d'éléments chimiques dissous dans l'eau. Cette boucle hydraulique en forme d'hippodrome, de 50 cm de section et d'une longueur développée de 13 mètres, a une surface totale de 6,5 m². Sa profondeur maximale est de 30 cm ; pour une hauteur de 25 cm, elle contient un volume d'eau égal à 1,7 m³.

Le canal se compose d'une section expérimentale utilisée pour l'observation biologique et d'une section d'entraînement où est donnée l'impulsion nécessaire à l'établissement du courant (Fig. 5). Ces deux sections sont situées en opposition l'une de l'autre afin de limiter leurs interactions et sont reliées entre elles par deux parties semi-circulaires de diamètre égal à 2,74 m. L'ensemble repose à 70 cm du sol sur 8 pieds en PVC de 70 cm de diamètre montés sur des flasques réglables en acier inoxydable et sur un socle métallique de 90 cm de diamètre soutenant le système d'entraînement. L'assemblage des différents éléments a été réalisé de manière à éviter tout relief au niveau des parois conductrices de la veine d'eau pouvant induire des perturbations de l'écoulement en couche limite de fond. Le matériel utilisé pour la construction de ce canal remplit plusieurs conditions. Il est non-toxique pour les organismes mis en expérimentation (qualité alimentaire), neutre à l'eau de mer et transparent pour permettre l'observation directe ou indirecte (photographie, vidéo...).

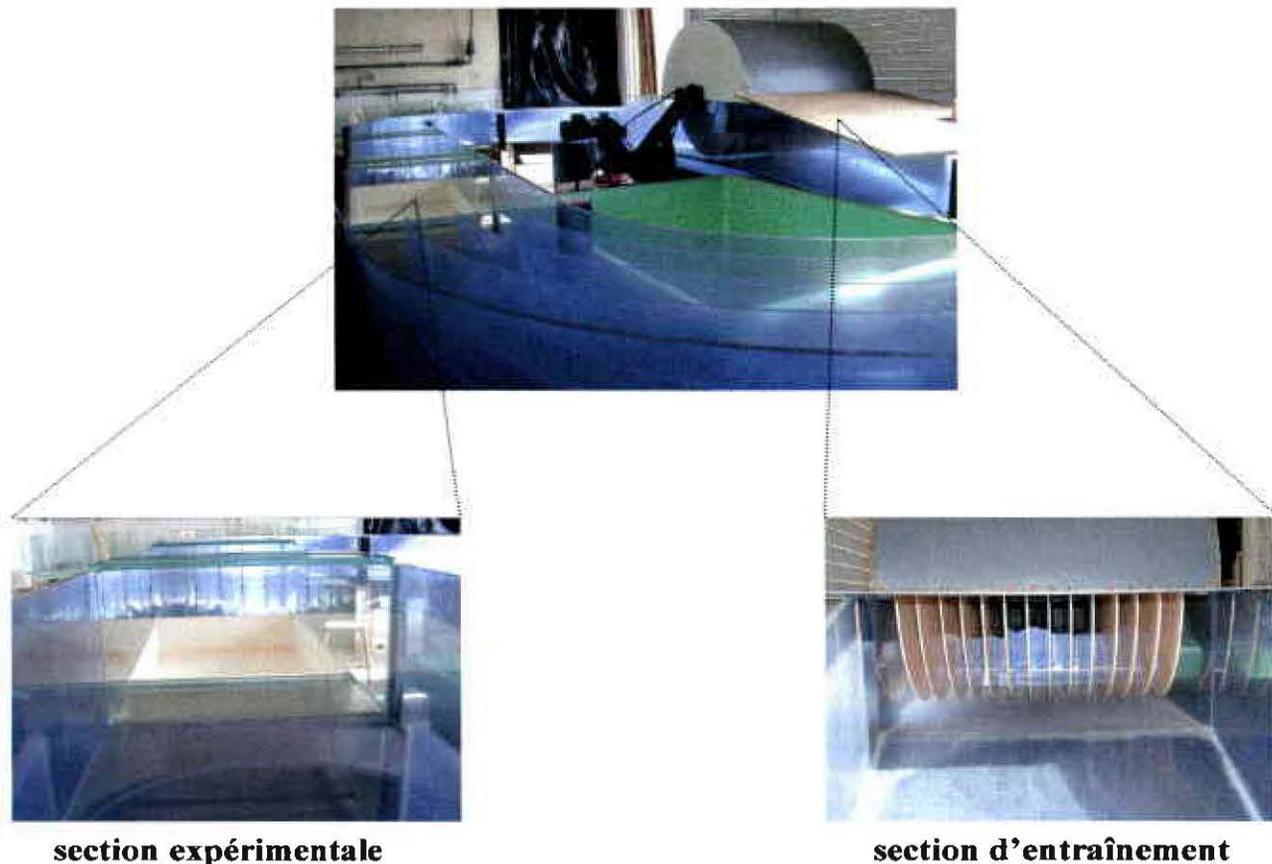


Fig. 5 : Vue d'ensemble du Canal HYCOBENTHOS ; détail des sections expérimentales et d'entraînement.

Le système d'entraînement est composé de 14 disques verticaux en PVC, de 5mm d'épaisseur et 80 cm de diamètre, centré sur un arbre horizontal en acier inoxydable porté par un ensemble mécanique et relié par une courroie à un motovariateur à courant continu. La rotation des disques immergés dans l'eau met en mouvement le fluide uniquement par friction. L'écoulement au niveau de la partie d'entraînement est contrôlé par le convergent-divergent d'une longueur de 3 m et d'une largeur maximale de 80 cm. A l'aide du variateur électrique la vitesse de l'écoulement peut être réglée en jouant sur deux jeux de poulies de 2 à plus de 50 cm.s^{-1} .

Les parties semi-circulaires sont équipées de trois directrices de 5 mm d'épaisseur qui guident l'écoulement dans les virages et limitent les écoulements transversaux secondaires (Black et Cramp 1995). La forme particulière de ce canal implique malheureusement l'action considérable de la force centrifuge qui tend à perturber l'écoulement

Le canal est rempli à l'aide d'un système d'alimentation en eau PVC « basculant », connecté au circuit d'eau de mer courante du laboratoire et muni dans sa partie interne d'un filtre amovible en perlon (fibre nylon) afin d'éviter toute introduction de particules détritiques de grande taille. Deux systèmes de vidange sont installés de façon à ne pas perturber la section expérimentale en fin d'expérience, l'un à faible débit situé en aval de la zone d'entraînement, l'autre à fort débit placé à son amont.

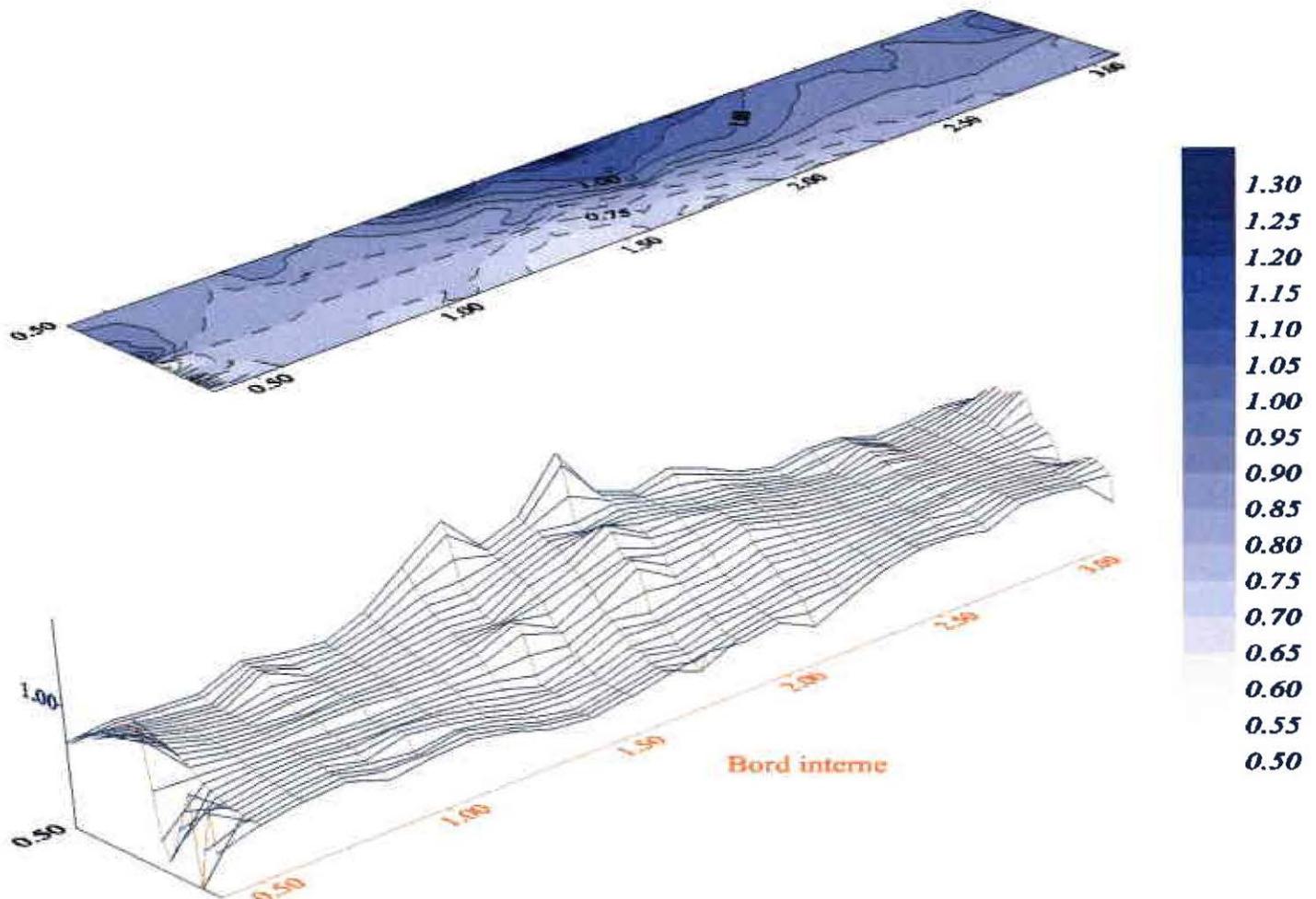


Fig. 6 : Distribution spatiale de la vitesse de cisaillement u_s sur l'ensemble de la partie rectiligne du canal HYCOBENTHOS ; interpolation par krigeage réalisée à partir de 45 valeurs de u_s .

La section centrale de la partie expérimentale du canal HYCOBENTHOS, composée d'une veine en verre de 1,7 m de long et d'un réceptacle (1m de long, 50 cm de large et 15 cm de profondeur) en fibre de verre et résine époxy, peut recevoir des lots de compartiments PVC orientés longitudinalement par rapport au canal afin de ne pas perturber l'écoulement en couche limite de fond. Lors des expériences conduites sur la crépidule, les trois compartiments subdivisés par une paroi PVC de 5 mm d'épaisseur ont été remplis de différents substrats affleurant le fond du canal en début de manipulation puis disposés dans le réceptacle au cours de ces expériences. Les interstices entre les compartiments ont été siliconés afin que les larves ne puissent pas y tomber.

L'écoulement dans le canal visualisé en trois dimensions (Fig. 6) n'est pas homogène sur l'ensemble de la partie rectiligne. Ainsi, un accroissement général de l'intensité de la vitesse de cisaillement est mis en évidence du bord interne jusqu'à la partie externe du dispositif sous la forme de trois paliers successifs d'intensité croissante ; de plus, l'écoulement devient plus homogène en aval de la section expérimentale.

b- Protocole expérimental

Expérience 1 : choix d'un sédiment naturel, sable grossier ou sable fin envasé

En condition d'eau calme, les larves de crépidules sélectionnent préférentiellement les substrats grossiers, coquilliers ou non, et rejettent les sédiments fins envasés (Bureau 1998 et Marty *et al.* 1998). Dans le but d'estimer le rôle du forçage hydrodynamique sur cette sélection de l'habitat, nous avons conduit une expérience en canal hydrodynamique. Trois compartiments subdivisés longitudinalement en deux cellules ont été disposés au sein de la section expérimentale. Afin de juger de l'effet du seul facteur hydrodynamique, les sédiments testés sont identiques en terme de nature et de texture aux substrats utilisés par Bureau (1998) et Marty *et al.* (1998), à savoir un sable grossier et un sable fin envasé préalablement passés sur un tamis de vide de maille carrée égal à 2 mm et défaunés par congélation.

La forme semi-circulaire du canal HYCOBENTHOS génère une force centrifuge responsable de l'accroissement de la contrainte hydrodynamique de la partie interne à la partie externe du dispositif. Dans le but d'étudier les interactions entre l'intensité de la force de cisaillement et la nature du substrat, nous avons groupé les deux « traitements sédimentaires » en blocs ou compartiments, chacun d'eux correspondant à une valeur de tension de cisaillement (inférieure, égale ou supérieure à la moyenne). La disposition des sédiments dans chaque bloc a été prédéterminée aléatoirement (Fig. 7). La vitesse moyenne de cisaillement estimée par régression linéaire (Olivier 1997) à 0.38 cm.s^{-1} (vitesse libre = 6 cm.s^{-1}) permet le transport des larves sur le plan horizontal tout en autorisant des déplacements verticaux par nage. Au contact du fond les larves sont tout à fait capables de résister à l'écoulement et de s'y fixer (observations personnelles). Nous avons simulé des étales artificielles de 2 heures alternant avec des périodes de « courant » de 4 heures. Au cours de l'expérience, la salinité (moyenne = $35.1 \pm 0.3\text{‰}$), qui tend à augmenter régulièrement sous l'effet de l'évaporation dans la salle du canal, a été contrôlée par des ajouts de faibles volumes d'eau de source. La température a oscillé selon un cycle jour-nuit autour d'une valeur moyenne de 21.0°C ($\sigma = 1.0^\circ\text{C}$).

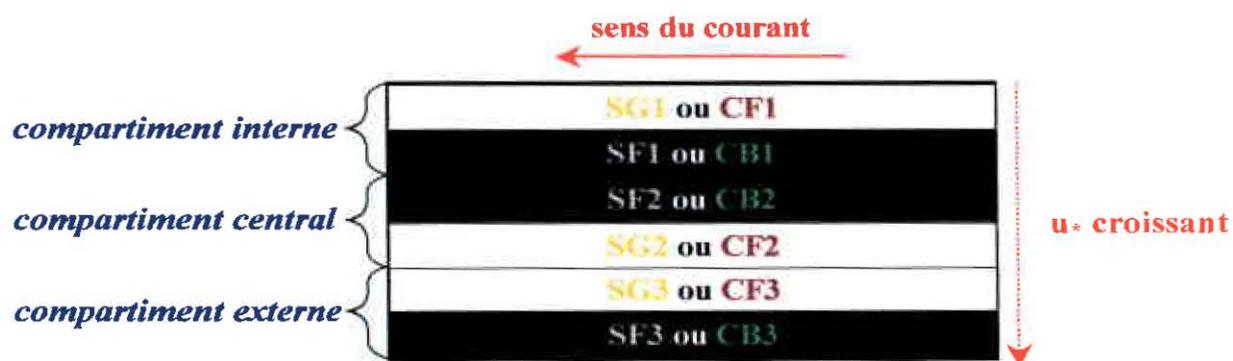


Fig. 7 : ‘Design’ expérimental des expériences de sélection de l’habitat par les larves compétentes de crépidules sous conditions hydrodynamiques contrôlées ; Expérience 1 (choix d’un sédiment naturel) : **SG** = sable grossier et **SF** = sable fin envasé ; Expérience 2 (perception de signaux chimiques associés aux coquilles d’adultes) : **CF** = coquilles de crépidule concassées fraîche et **CB** = coquilles de crépidule concassées bouillies.

Le 19 juillet 2001, un lot de 5644 larves pédivéligères (cf. §. I-1.b) a été introduit progressivement dans le canal au début d’une période de « courant ». Nous avons stoppé l’expérience dès que la majorité des larves s’étaient sédentarisées. Après 8 jours d’expérimentation, nous avons vidangé le canal et récolté les larves encore en suspension dans la veine d’eau sur une maille carrée de vide de maille égal à 500 μm . Les effectifs des recrues fixées sur le plexiglas ont été estimés par comptage des individus présents sur les parois et sur le fond du canal. Des sous-échantillonnages ont été réalisés à l’aide de quadrats de 10 cm de côté quand les effectifs étaient trop élevés au sein d’une section particulière du canal (ANNEXE 1a). Les mesures de tailles des postlarves récoltées dans chaque compartiment expérimental ont été effectuées sous loupe binoculaire (oculaire micrométrique, grossissement x40) sur la totalité des individus (effectifs < 30 individus) ou sur un lot de 30 individus prélevés aléatoirement (effectifs > 30 individus).

Expérience 2 : perception de signaux chimiques associés aux coquilles de crépidules

Des expériences menées en petit volume sans hydrodynamisme sur *Crepidula* sp. par Pechenik (1980), Pechenik et Heyman (1987), Eyster et Pechenik (1988), McGee et Targett (1989) et Pechenik et Gee (1993) ont démontré que la présence d’adultes conspécifiques, voire le simple contact avec une eau filtrée par ces derniers, suffisaient à induire la métamorphose des larves. Bureau (1998) et Marty *et al.* (1998) soulignent « qu’en aucun cas il n’a été démontré que les adultes influençaient la sédentarisation des larves ». Dans le but de mettre en évidence l’existence d’une attraction chimique en couche limite benthique, nous avons mis en œuvre une seconde expérience dont le protocole expérimental est calqué sur celui de la précédente (Fig. 7). Les « traitements sédimentaires » sont élaborés à partir d’un même ensemble de coquilles fraîches concassées de crépidules adultes (‘coquilles fraîches’), dont les individus ont été préalablement extraits. Une partie de ce mélange a été portée à ébullition pendant 30 minutes afin d’obtenir un substrat ‘inerte’ (‘coquilles bouillies’), c’est à dire dont l’activité biologique initiale (biofilms bactériens, algues etc.) a été totalement inhibée (Olivier *et al.* 2000). La comparaison des abondances de larves fixées sur chacun de ces deux substrats nous a permis d’estimer les rôles respectifs des facteurs texture et signaux chimiques dans les processus impliqués dans la fixation des larves de crépidules.

Le 3 août 2001, un lot de 8467 larves pédivéligères (cf. §. I-1.b) a été introduit progressivement dans le canal au début d'une période de « courant ». L'expérience s'est déroulée sur une période de 6 jours après que la majorité des larves en suspension dans la colonne d'eau se soient sédentarisées. Les effectifs des recrues fixées sur le plexiglas ont été estimés par comptage de tous les individus présents sur les parois et sur le fond du canal. Les mesures de tailles des postlarves récoltées dans chaque compartiment expérimental ont été réalisées sur un sous-échantillon de 30 individus prélevés aléatoirement.

2 – Résultats

Expérience 1 : choix d'un sédiment naturel, sable grossier ou sable fin envasé ?

Les larves de crépidules se sont majoritairement fixées après 8 jours d'expérience : seules 176 larves non métamorphosées (3.1% des larves introduites) ont été récoltées dans la colonne d'eau alors que 2509 postlarves (44.5% des individus introduits) ont été estimées sur les surfaces dures du canal (ANNEXE 1a). Seules 151 recrues (2.7% des individus introduits) se sont sédentarisées sur les sédiments de la section expérimentale. Le taux de survie des larves a été estimé à 50.2 %.

- Surfaces dures :

Les crépidules colonisent toutes les surfaces dures que leur offre le canal hydrodynamique. L'analyse de leur distribution au sein du canal (Tab. 3), illustrée par l'ANNEXE 1a, révèle une très forte hétérogénéité spatiale de l'abondance : les surfaces dures horizontales (surface totale = 9.78 m²) recueillent 1792 recrues alors que les parois verticales (surface totale = 14.61 m²) ne sont colonisées que par 685 individus, soit des densités associées égales à respectivement 183 et 47 ind.m⁻². A surface égale, 4 fois plus de recrues se fixent donc sur le fond du canal que sur les parois verticales.

Tab. 3 : Résultat des analyses statistiques réalisées sur les effectifs bruts ou sur les densités de recrues sédentarisées sur les surfaces dures du canal lors de la première expérience (choix d'un sédiment naturel). Les tests significatifs sont visualisés par leur couleur rouge.

Surfaces	Facteur	Abondances (effectifs bruts)		Densités (ind.m ⁻²)	
		Résultats	Test	Résultat	Test
Section rectiligne					
<i>Parois</i>	Bord (interne/externe)	Abond. _{interne} = 35 Abond. _{externe} = 10	test t sur Log(effectif) p<0.05	Dens. _{interne} = 223 Dens. _{externe} = 65	test t sur Log(densité) p<0.05
<i>Fond</i>		Abond. _{interne} = 61 Abond. _{externe} = 62	test t sur Log(effectif) NS	Dens. _{interne} = 289 Dens. _{externe} = 289	test t sur Log(densité) NS
Guideaux					
<i>Parois</i>	Bord (interne/externe) Position (amont/aval)	Abond. _{interne} = 30.7 Abond. _{externe} = 23.5 Abond. _{amont} = 19.4 Abond. _{aval} = 34.9	test t sur Log(effectif) Bord : NS Position : p<0.05	Dens. _{interne} = 42.2 Dens. _{externe} = 28.5 Dens. _{amont} = 24.0 Dens. _{aval} = 46.7	ANOVA à 2 facteurs sur Log(densité) Bord : NS Position : p<0.05
<i>Fond</i>	Position (amont/aval)	Abond. _{amont} = 29.5 Abond. _{aval} = 42.7	test t sur Log(effectif) NS	Dens. _{amont} = 39.2 Dens. _{aval} = 61.0	test t sur Log(densité) NS

- Sédiments :

Bien que les effectifs de recrues sédentarisées sur les sables grossiers de la section expérimentale ne soient que de 146 individus, les densités moyennes qui leur sont associées (de 337 à 1118 ind.m⁻²) sont bien supérieures à celles estimées sur les surfaces dures du canal (ANNEXE 2a). En couche limite de fond, les larves de crépidules sélectionnent donc préférentiellement les sables grossiers et rejettent les sables fins envasés (test t : p<0.01 sur le Log des abondances ; Fig. 8). Les tailles des recrues sont significativement plus grandes (1420 ± 162 µm) sur le compartiment interne, où la vitesse de cisaillement est la plus faible (ANOVA à un facteur et LSMeans, p<0.05). Les taux de croissance correspondant à ces tailles moyennes s'échelonnent de 61 à 79 µm.jour⁻¹ selon le compartiment considéré.

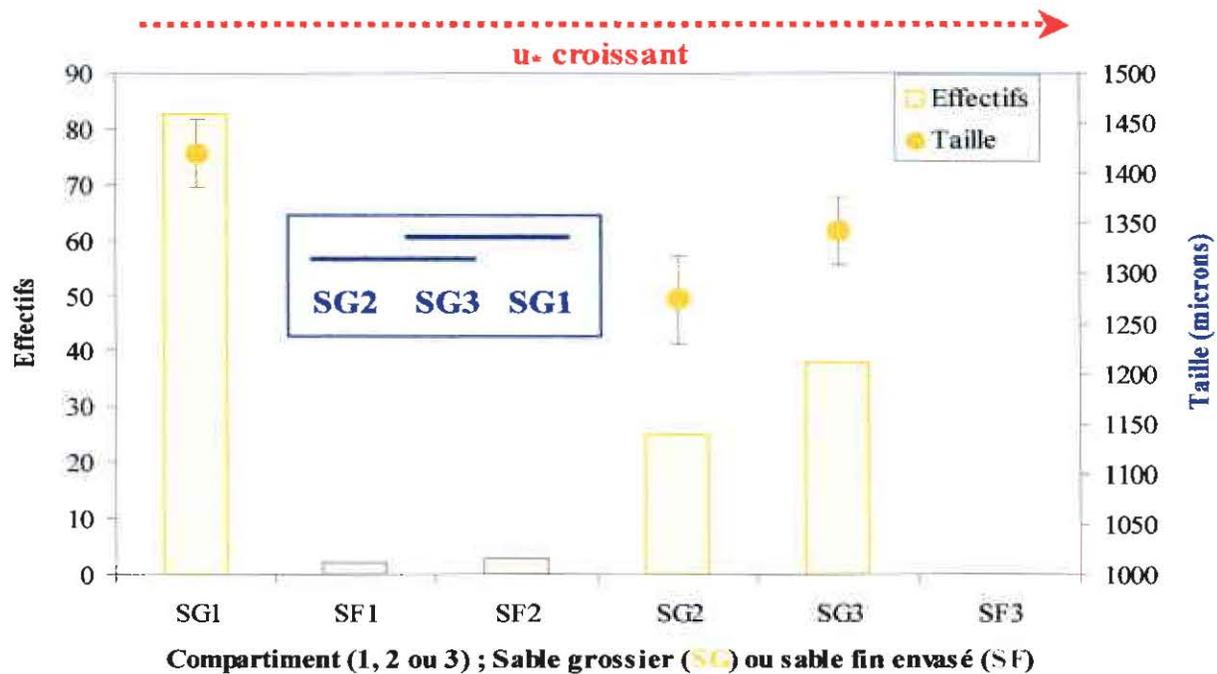


Fig. 8 : Distribution de l'abondance et de la taille moyenne des recrues de crépidules au sein de la section expérimentale du canal HYCOBENTHOS ; Expérience 1 (choix d'un sédiment naturel) : **SG** = sable grossier et **SF** = sable fin envasé ; Le cadre bleu contient les résultats des comparaisons multiples sur les tailles des crépidules.

Expérience 2 : perception de signaux chimiques associés aux coquilles de crépidules ?

Seules 147 larves non métamorphosées (1.7% des larves introduites) ont été récoltées dans la colonne d'eau alors que 3401 postlarves (40.2% des individus introduits) ont été dénombrées sur les surfaces dures du canal (ANNEXE 1b). Toutefois, contrairement à l'expérience précédente, une grande quantité de recrues se sont sédentarisées sur les substrats de la section expérimentale (2164 individus soit 25.6% des individus introduits). Le taux de survie des larves est alors estimé à 67.5 %.

- Surfaces dures :

Alors que les densités de crépidules sur les surfaces dures horizontales (184 ind.m⁻²) sont équivalentes à celles calculées lors de la première expérience, nous avons remarqué que les densités de recrues fixées sur les parois sont plus élevées (104 ind.m⁻²). Selon le type de surface considéré, il existe de forts gradients de densités de recrues suivant leur localisation dans le canal (amont ou aval de la section expérimentale ; bord interne ou bord externe des guideaux : ANNEXE 2b) et conséquemment les conditions hydrodynamiques à micro-échelle d'espace (Tab. 4).

Tab. 4 : Résultat des analyses statistiques réalisées sur les effectifs bruts ou sur les densités de recrues sédentarisées sur les surfaces dures du canal lors de la seconde expérience (perception de signaux chimiques associés aux coquilles d'adultes). Les tests significatifs sont visualisés par leur couleur rouge.

Surfaces	Facteur	Abondances (effectifs bruts)		Densités (ind.m ⁻²)	
		Résultats	Test	Résultat	Test
Section rectiligne					
<i>Parois</i>	Bord (interne/externe)	Abond. _{interne} = 163 Abond. _{externe} = 10	test t sur Log(effectif) p<0.01	Dens. _{interne} = 1071 Dens. _{externe} = 58	test t sur Log(densité) p<0.01
<i>Fond</i>		Abond. _{interne} = 141 Abond. _{externe} = 99	test t sur Log(effectif) NS	Dens. _{interne} = 877 Dens. _{externe} = 679	test t sur Log(densité) NS
Guideaux					
<i>Parois</i>	Bord (interne/externe) Position (amont/aval)	Abond. _{interne} = 83.6 Abond. _{externe} = 28.0 Abond. _{amont} = 83.6 Abond. _{aval} = 28.0	test t sur $\sqrt{\text{effectif}}$ Bord : NS Position : p<0.05	Dens. _{interne} = 119 Dens. _{externe} = 35 Dens. _{amont} = 114 Dens. _{aval} = 40	ANOVA à 2 facteurs sur Log(densité) Bord : NS ; p=0.07 Position : p<0.05
<i>Fond</i>	Position (amont/aval)	Abond. _{amont} = 50.7 Abond. _{aval} = 21.0	test t sur Log(effectif) p<0.05	Dens. _{amont} = 72.5 Dens. _{aval} = 27.5	test t sur Log(densité) NS ; p=0.077

- Sédiments :

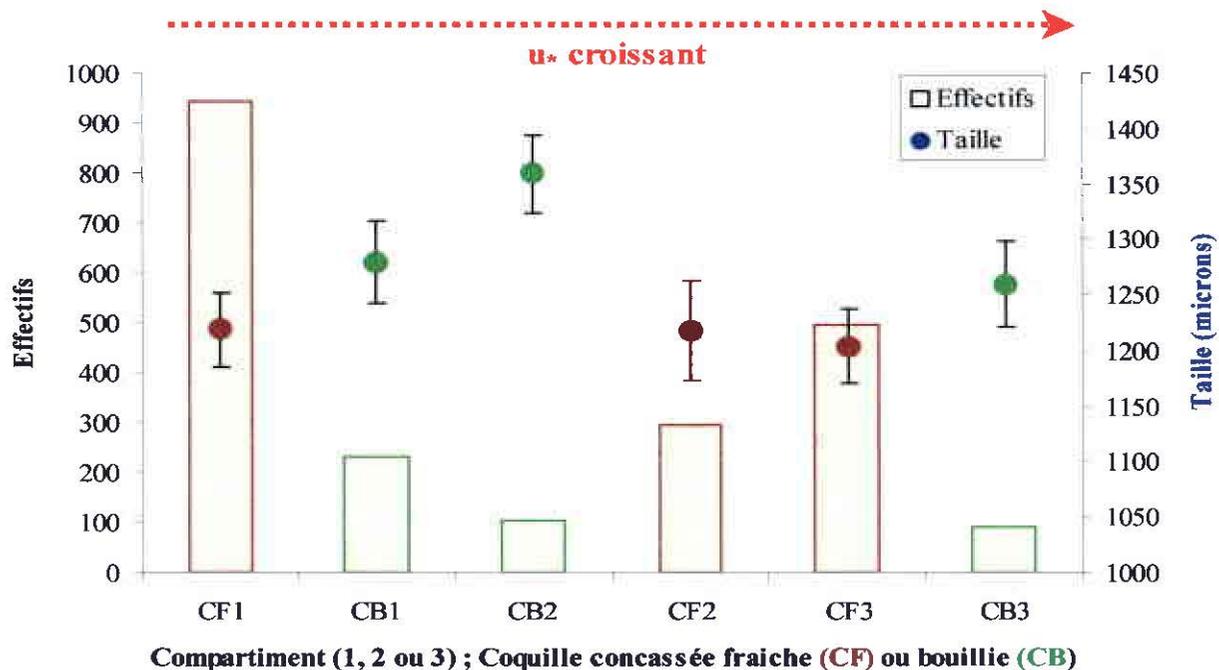


Fig. 9 : Distribution de l'abondance et de la taille moyenne des recrues de crépidules au sein de la section expérimentale du canal HYCOBENTHOS ; Expérience 2 (perception de signaux chimiques associés aux coquilles d'adultes) : **CF** = coquilles de crépidule concassées fraîches et **CB** = coquilles de crépidule concassées bouillies.

Les effectifs de recrues fixées sur les substrats coquilliers, frais ou bouillis, sont bien supérieurs à ceux dénombrés sur les sédiments naturels (2164 individus soit 4328 ind.m⁻²). Les abondances de jeunes recrues sont significativement plus élevées sur le substrat constitué de coquilles fraîches d'adultes conspécifiques (test t : p<0.05 sur le Log des abondances ; Fig. 9) que sur le mélange de coquilles concassées bouillies : les densités correspondant à ces deux « catégories sédimentaires » ont pour valeurs respectives 1921 et 7793 ind.m⁻².

Les résultats de l'ANOVA à deux facteurs (*Chimiotactisme* : coquille fraîche ou bouillie ; *Compartiment* : interne, central ou externe) sont résumés dans le tableau ci-dessous (Tab. 5) :

Tab. 5 : Résultats de l'ANOVA à 2 facteurs (chimiotactisme et bloc) réalisée sur les tailles de recrues de crépidules récoltées au sein de la section expérimentale au terme de l'expérience 2.

<i>Facteur</i>	Df	MS	Df error	MS error	F	p-level	Signif.
<i>1 :Chimiotactisme</i>	1	331555.5	174	41614.25	7,967356	0.005318	***
<i>2 :Compartiment</i>	2	51137.01	174	41614.25	1,228834	0.295160	NS
<i>Interaction 1*2</i>	2	34840.59	174	41614.25	0,837227	0.434645	NS

Les recrues de crépidules localisées sur les coquilles concassées fraîches ont une taille moyenne de 1214 ± 204 µm significativement inférieure à la taille de celles présentes sur le substrat bouilli (1300 ± 205 µm ; LSMean, p<0.05). Ces tailles correspondent à des taux de croissance moyens égaux à respectivement 71 et 85 µm.jour⁻¹. Les recrues sensibles aux signaux chimiques associés aux coquilles d'adultes conspécifiques ont donc une croissance inférieure de 17% par rapport aux autres.

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

LABORATOIRE MARITIME

17, AVENUE GEORGE V

B. P. 28

35801 DINARD - FRANCE

TÉL. : (99) 46-13-90

F. OLIVIER

MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

STATION MARITIME DE DINARD

17, AVENUE GEORGE V

B.P. 70124 - 35801 DINARD

Tél. : 02 99 46 13 90 FRANCE

Fax : 02 99 89 29 42

Cher Collègue

Je vous prie de bien vouloir
trouver ci-joint le rapport
issu de la convention IFREMER/MNHV
sur la fixation des larves de
Crépidules. Vous en souhaitez
bonne réception.

bien cordialement
~~Frédéric OLIVIER~~ Frédéric OLIVIER

Conclusion

Les recherches sur les modalités de sélection du substrat par les larves du gastéropode *Crepidula fornicata*, objet du présent rapport, se situent dans la continuité des travaux expérimentaux conduits par Marty *et al.* (1998) sur de faibles effectifs placés en conditions d'eau calme dans des enceintes de petit volume. dont les objectifs initiaux se référaient à deux questions majeures :

- 1) l'élevage des larves en grands volumes est-il possible ?
- 2) les larves compétentes sont-elles aptes à sélectionner leur habitat en couche limite benthique ?

Les résultats de notre étude autorisent à y répondre par l'affirmative en apportant les précisions suivantes .

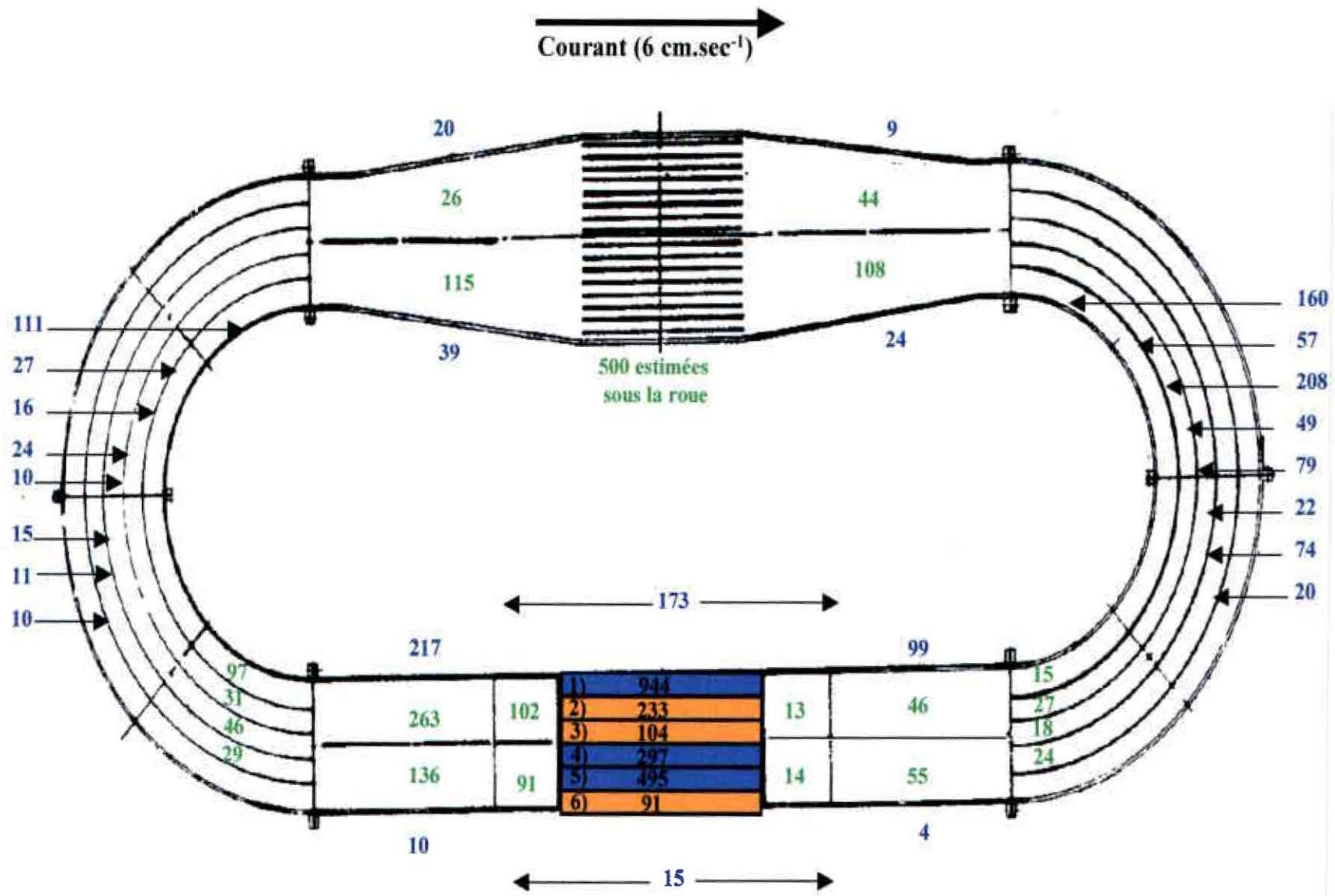
- 1) l'élevage des larves de crépidules en grand volume est désormais possible et permet d'obtenir des lots de l'ordre de 10000 individus compétents avec des taux de mortalité légèrement supérieurs à 50% ;
- 2) une agitation modérée des milieux d'élevage augmente de façon spectaculaire les taux de survie et de croissance larvaires tout en retardant le déclenchement de la métamorphose ;
- 3) les larves compétentes (cf. pédivéligères) de crépidule sont capables de sélectionner leur habitat sous conditions hydrodynamiques contrôlées :
 - elles préfèrent les substrats coquilliers aux sédiments grossiers, se fixent sur toutes les surfaces dures du canal hydrodynamique et rejettent les sables fins envasés ;
 - elles perçoivent des signaux chimiques associés aux coquilles d'adultes conspécifiques et se sédentarisent préférentiellement à leur contact ;
 - les recrues répondent aux sollicitations hydrodynamiques à micro-échelle comme en attestent les patrons de distribution.

En conclusion, nos recherches montrent bien que la fixation des larves de crépidule est dépendante de plusieurs facteurs bien identifiés (édaphisme, signaux chimiques, environnement hydrodynamique à micro-échelle, turbulence...) dont il reste à quantifier les rôles respectifs dans le déterminisme de leur recrutement. De ce point de vue, de nouvelles séries d'expérimentations en canal hydrodynamique couplées à des observations de terrain sont indispensables à mettre en œuvre, les enseignements attendus devant contribuer à une meilleure gestion des stocks de cette espèce invasive.

Références bibliographiques

- Black K. et Cramp A., 1995.** A device to examine the in situ response of an intertidal cohesive sediment deposits to fluid shear. *Cont. Shelf Res.* 15 : 1945-1954.
- Blanchard M., 1995.** Origine et état de la population de *Crepidula fornicata* (Gastropoda Prosobranchia) sur le littoral français. *Haliotis* 24 : 75-86.
- Blanchard M. et Ehrhold A., 1999.** Cartographie du stock de crépidules (*Crepidula fornicata* L.) en baie du Mont Saint-Michel. *Haliotis* 28 : 11-20.
- Bureau S., 1998.** Réponse comportementale des larves compétentes de *Crepidula fornicata* (L.) à la présence d'adultes et sélection du substrat par les juvéniles. Approche expérimentale. *DES, Université Paris 6*, 52 pp.
- Davis C. S., Flierl G. R., Wiebe P. H. et Franks P. J. S., 1991.** Micropatchiness, turbulence and recruitment in plankton. *J. Mar. Biol.* 29 : 1-72.
- Dower J. F., Miller T. J. et Leggett W. C. 1997.** The role of microscale turbulence in the feeding ecology of larval fish. *Adv. Mar. Biol.* 31 : 169-220.
- Estrada M. et Berdalet E., 1998.** Effects of turbulence on phytoplankton. In: *Anderson D. M., Cembella A. D., Hallegraeff G. M. (eds) Physiological ecology of harmful algal blooms, NATO ASI Series Vol. G41 : 601-618.*
- Eyster L. S. et Pechenik J. A., 1988.** Comparison of growth, respiration, and feeding of juvenile *Crepidula fornicata* (L.) following natural or KCL-triggered metamorphosis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 118 : 269-279.
- Hamon D. et Blanchard M., 1994.** Etat de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata*) en baie de Saint-Brieuc. *Rapport Ifremer-DEL Brest 94.14 : 29 pp.*
- Haubois A.-G., 1999.** Influence du vieillissement d'une population de crépidules sur l'épifaune associée. Incidence sur le recrutement. *DEA, Université Bordeaux 1*, 30 pp.
- Kjørboe T., 1993.** Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. *Adv. Mar. Biol.* 29 : 1-72.
- Le Gall Y., 1980.** Etude expérimentale de l'association en chaîne et de son influence sur la croissance et la sexualité chez la crépidule *Crepidula fornicata* Linné 1758 (Mollusque mésogastéropode). *Thèse, Université Caen*, 251 pp.
- Marty R. Desroy N. et Bureau S., 1998.** Recrutement de *Crepidula fornicata* : modalités de sélection du substrat - approche expérimentale-. *Convention Ifremer/MNHN*, 16 pp.
- McGee B. L. et Targett N. M., 1989.** Larval habitat selection in *Crepidula* (L.) and its effect on adult distribution patterns. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 131 : 195-214.

- de Montaudouin X., Audemard C. et Labourg P.-J., 1999.** Does the slipper limpet (*Crepidula fornicata*, L.) impair oyster growth and zoobenthos biodiversity? A revisited hypothesis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 235 : 105-124.
- Noël P., Blanchard M. et Berthou P., 1995.** Cartographie et évaluation des principaux mollusques filtreurs du Golfe Normano-Breton. *Rapport Ifremer-DEL Brest 95.11* : 31 pp.
- Olivier F., 1997.** Régulation des populations de recrues en régime mégatidal : effet du couplage physique biologie en couche limite benthique. *Thèse, Université de Rennes 1*, 135 pp.
- Olivier F., Tremblay R., Bourget E. et Rittschof D., 2000.** Barnacle settlement: field experiments on the influence of larval supply, tidal level, biofilm quality and age on *Balanus amphitrite* cyprids. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 199 : 185-204.
- Pechenik J. A., 1980.** Growth and energy balance during the larval lives of three prosobranch gastropods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 44 : 1-28.
- Pechenik J. A., 1984.** The relationship between temperature, growth rate, and duration of planktonic life for larvae of the gastropod *Crepidula fornicata* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 74 : 241-257.
- Pechenik J. A., Wendt D. E. et Jarrett J. N., 1998.** Metamorphosis is not a new beginning. *Bioscience* 48 : 901-910.
- Pechenik J. A. et Heyman W. D., 1987.** Using KCL to determine size at competence for larvae of the marine gastropod *Crepidula fornicata* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 112 : 27-38.
- Pechenik J. A. et Gee C. C., 1993.** Onset of metamorphic competence in larvae of the gastropod *Crepidula fornicata* (L.), judged by a natural and an artificial cue. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 167 : 59-72.
- Peters F. et Marrasé C., 2000.** Effect of turbulence on plankton : an overview of experimental evidence and some theoretical considerations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 205 : 291-306.
- Thomas W. H., Tynan C. T. et Gibson C. H., 1997.** Turbulence-Phytoplankton interrelationships. *Prog. Phycol. Res.* 12 : 283-324.
- Zimmerman K. M. et Pechenik J. A., 1991.** How do temperature and salinity affect relative rates of growth, morphological differentiation, and time to metamorphic competence in larvae of the marine gastropod *Crepidula plana* ?. *Biol. Bull.* 180 : 372-386.

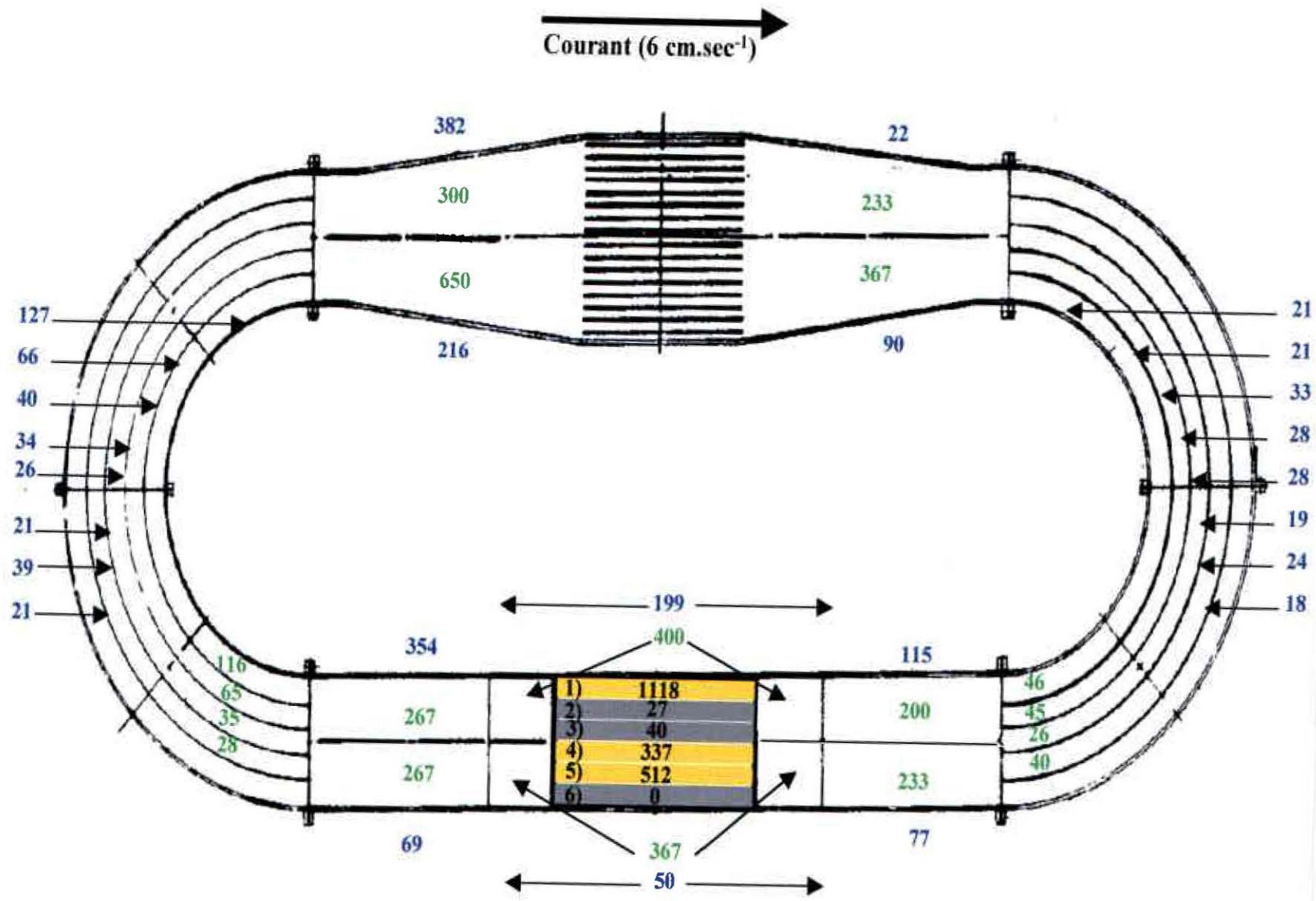


effectifs sur les parois (nombre de recrues)
 effectifs sur le fond (nombre de recrues)
 effectifs dans la zone expérimentale (nombre de recrues)

Substrats utilisés

coquilles de crépidules concassées bouillies
 coquilles de crépidules concassées fraîches

ANNEXE 1b: effectifs des recrues de *Crepidula fornicata* fixées dans le canal hydrodynamique expérience 2



densités sur les parois (recrues par m²)
 densités sur le fond (recrues par m²)
 densités dans la zone expérimentale (recrues par m²)

Substrats utilisés
 sable grossier
 sable envasé

ANNEXE 2a: densités de recrues de *Crepidula fornicata* (ind.m⁻²) fixées dans le canal hydrodynamique expérience 1

