

BILAN ENERGETIQUE D'UNE POPULATION
NATURELLE DE *CREPIDULA FORNICATA* (L.) DANS
LE BASSIN DE MARENNES-OLÉRON.

DESLOUS-PAOLI* J.M., HERAL* M., MASSE** H.

* Laboratoire cultures marines, I.S.T.P.M., B.P. 133, 17390 LA TREMBLADE.

**Station Marine d'Endoume, LA 41, 13007 MARSEILLE.

ABSTRACT : An energy budget for a natural population of *Crepidula fornicata* in Marennes-Oléron.

An energy budget has been evaluated for a natural population of *Crepidula fornicata* living at low water of spring tides in the oyster farming basin of Marennes-Oléron. This budget of production was estimated according to the position along the chain. The average biomass for an individual representative of the population was equivalent to 1.87 Kjoules, and the annual consumption C was 20.08 Kjoules/year. The energy budget expressed in percent of energy consummate was :

$$C = P_g + P_r + P_s + R + F$$

$$100 = 4.6 + 1.6 + 0.8 + 48 + 45$$

This budget is compared with literature data on other herbivorous gastropods and with those calculated for *Crassostrea gigas* in the same locality.

RESUME :

Un bilan énergétique a été calculé pour une population naturelle de *Crepidula fornicata* vivant à la limite inférieure de la zone intertidale dans le bassin de Marennes-Oléron. Le bilan de production est calculé en fonction de la position des individus dans les associations en chaîne. Pour un individu représentatif de la population de biomasse équivalente à 1,87 Kjoules, la consommation annuelle C est de 20,08 Kjoules/an. Le bilan énergétique exprimé en pourcentage de l'énergie consommée est :

$$C = P_g + P_r + P_s + R + F$$

$$100 = 4,6 + 1,6 + 0,8 + 48 + 45$$

Ce budget est comparé avec ceux d'autres gastéropodes phytophages ainsi qu'avec ceux établis pour *Crassostrea gigas* dans le même secteur.

MOTS-CLES : *Crepidula fornicata*, bilan énergétique, bassin de Marennes-Oléron.

KEY-WORDS : *Crepidula fornicata*, energy budget, basin of Marennes-Oléron.

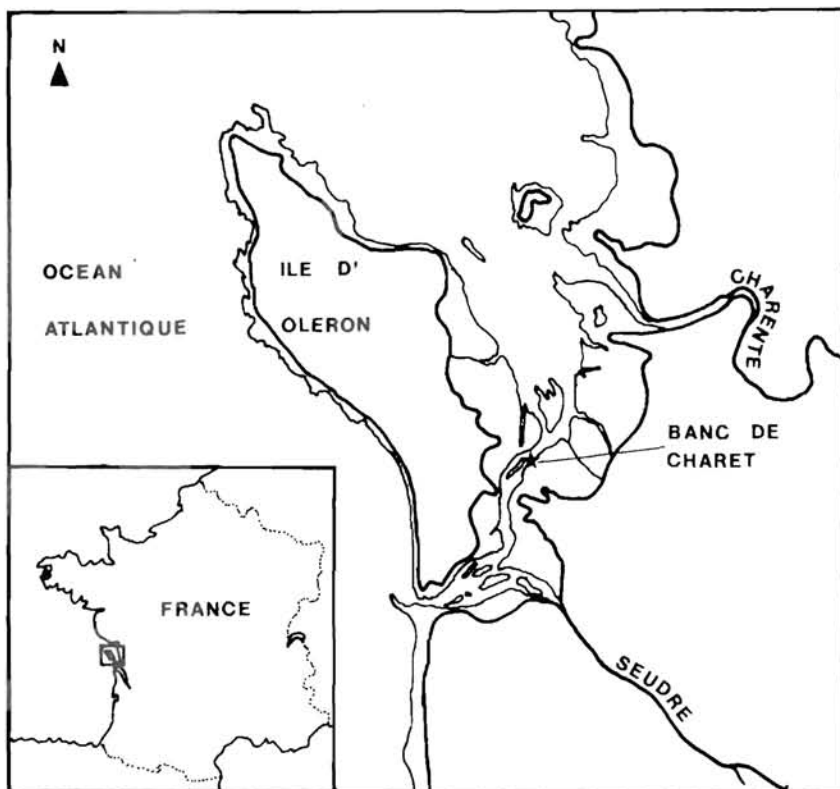


Figure 1 : Carte du bassin de Marennes-Oléron, situation des prélèvements sur le banc de Charret.

INTRODUCTION

Dans le bassin de Marennes-Oléron (fig. 1), les populations cultivées représentent un stock d'environ 100 000 tonnes de *Crassostrea gigas* (Berthomé et al., 1981), auquel il faut ajouter près de 6 000 tonnes de *Mytilus edulis* (Boromthanasrat, com. pers.). Des populations de mollusques filtreurs sauvages occupent les secteurs subtidiaux et intertidaux utilisés ou non pour l'élevage. Elles sont composées d'environ 3 700 tonnes de *Crepidula fornicata* (Deslous-Paoli, 1982), ainsi que d'une biomasse non déterminée de *Cerastoderma edule*, *Scrobicularia plana*, *Donax vittatus*, etc... (Massé et Lagardère, 1981). Ces espèces se retrouvent en compétition sur le plan trophique avec *Crassostrea gigas*.

Dans la perspective d'une gestion du bassin et d'une optimisation de la production des espèces cultivées, l'évaluation des biomasses énumérées ci-dessus reste à affiner et la dynamique de ces populations à préciser. Il convient aussi d'aborder la compétition trophique stricte entre ces différents mollusques filtreurs, et de décrire les bilans énergétiques concernant ces diverses populations *in situ*.

La détermination des flux d'énergie nécessaires pour des populations d'huîtres *Crassostrea gigas* âgées respectivement d'un et deux ans (Deslous-Paoli et Héral, 1983 ; Héral et al., 1983) a été faite à partir de l'évolution de la nourriture potentielle disponible dans le bassin de Marennes-Oléron (Héral et al., 1983). Dans le présent article, le bilan énergétique d'une population de *Crepidula fornicata* est comparé, d'une part, aux données de la littérature, d'autre part, aux résultats obtenus sur *Crassostrea gigas*.

MATERIELS ET METHODES

A partir de prélèvements, d'environ 700 individus, réalisés sur le terrain, tous les deux mois, le calcul du bilan énergétique de *Crepidula fornicata* se fera en utilisant l'équation définie par Winberg (1960) et précisée par Phillipson (1981) et Lucas (1982), $A = P + R = C - (F + U)$ soit Assimilation = Production + Respiration = Consommation - (Fèces + Urines) dans laquelle les productions peuvent être décomposées en $P = P_g + P_s + P_r + P_e$ soit Production = Croissance tissulaire + Reproduction + Sécrétion + Tissus éliminés. Ces productions seront calculées par individu en fonction de la position moyenne dans les chaînes, la numérotation des positions ayant été faite à partir de la position apicale vers les positions basales.

Les productions P_g , P_r , P_s , P_e :

Des régressions fonctionnelles ont été calculées à partir des résultats obtenus sur le terrain entre la longueur curviligne et la valeur énergétique de la chair sèche, et, entre la longueur curviligne et la valeur énergétique de la coquille. Dans le premier cas, la valeur énergétique est mesurée grâce à un microcalorimètre du type de celui décrit par Phillipson (1964), selon le protocole utilisé par Héral et Deslous-Paoli (1983). Dans le deuxième cas, la valeur énergétique de la coquille est obtenue en appliquant au poids de matière organique contenue dans la coquille, mesuré après calcination à 450°C pendant 24 heures, le coefficient 21,09 Kjoules/g défini par Hughes (1970) sur la coquille de *Scrobicularia plana*. L'effort de reproduction est défini par comptage de nombre moyen d'oeufs en fonction de la position dans la chaîne. Ce nombre est multiplié par la valeur énergétique moyenne mesurée par microcalorimétrie (22,37 joules/mg sans cendre) pour des pontes de 33 mg de chair sèche en moyenne composées de 11 725 oeufs, puis pondéré par le pourcentage d'animaux présentant des pontes en fonction de leur position dans les chaînes. Les productions sont exprimées par la différence entre la valeur énergétique au temps

considéré et celle définie au contrôle la précédant, divisées par le nombre de jours qui les sépare.

Le bilan de la population :

En pondérant les résultats obtenus pour les production en fonction de la position dans les chaînes, par le pourcentage moyen d'individus occupant les différentes positions dans la population, les productions sont calculées pour un individu moyen représentatif de la population dans son ensemble, toutes tailles confondues.

Nous calculerons de la même façon, à partir des résultats présentés par Newell et Kofoed (1977) pour *Crepidula fornicata* en fonction de la température de l'eau, la consommation d'oxygène de cet "individu moyen". Pour l'estimation de la dépense métabolique, un coefficient de 20,22 joules par ml d'oxygène (Dame, 1976) est appliqué pour la conversion. Les bancs de crépidules sont supposés immerger 24 heures sur 24, ce qui se passe pour 90 % du temps.

La quantité de fèces et pseudofèces émise par la population est déterminée *in situ* par la méthode de Sornin et al. (1982). Leur valeur énergétique est déterminée par le dosage des protéines selon la méthode de Lowry et al. (1951), le dosage des glucides selon la méthode de Dubois et al. (1956) et le dosage des lipides selon le protocole de Marsh et Weinstein (1966), auxquels seront appliqués respectivement les coefficients de conversion de 23,65 joules/mg, 17,17 joules/mg et 39,56 joules/mg (Brody, 1945).

L'énergie émise par les urines ne sera pas prise en compte dans ce travail, ainsi que celle perdue par les tissus éliminés et l'excrétion de mucus. Le bilan sera calculé par "individu moyen" et par jour, et exprimé en joules. Le rendement d'assimilation A/C sera calculé selon la définition de Mac Fadyen (1966). Le rendement net de croissance tissulaire Pg/(A-Pg) sera estimé selon la formule de Lucas et Shafee (1983).

RESULTATS

Relation âge-position :

Il existe une concordance entre l'âge et la position pour les trois années déterminées au mois de mars 1983 (tableau 1). Mais il apparaît un décalage de cette correspondance au mois de juin (tableau 2), sans doute en liaison avec la fixation de juvéniles en position apicale.

Tableau 1 : Correspondance âge (strie d'accroissement) et position dans les chaînes pour *Crepidula fornicata* en mars 1983.

POSITION STRIES	POSITION									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	1									
1	19	6	1							
2	14	17	10	4	1					
3	3	7	12	7	1					
4 et plus		5	8	15	14	9	5	3	1	1

Tableau 2 : Correspondance âge (strie d'accroissement et position dans les chaînes pour *Crepidula fornicata* en juin 1982.

POSITION STRIES	POSITION									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
0	<u>7</u>									
1	40	<u>49</u>	9							
2	37	19	<u>45</u>	15	3					
3		1	30	<u>36</u>	32	20	3			
4 et plus		1	4	20	<u>27</u>	<u>27</u>	24	14	8	1

Production de tissu : Pg

A partir des régressions fonctionnelles longueurs-valeur énergétique de la chair définies tous les deux mois (tableau 3), il est possible de calculer la valeur énergétique des individus de *Crepidula fornicata* (tableau 4) ainsi que les productions qui en découlent (tableau 5). On constate une perte d'énergie quelle que soit la position sur la chaîne aux mois d'octobre et décembre.

Tableau 3 : Régression fonctionnelle entre la longueur curviligne L_c (mm) et la valeur énergétique de la chair sèche sans cendre E_{ch} (Kjoules) pour *Crepidula fornicata*

$$E_{ch} = a L_c^b$$

Date	n	a	b	r
13.11.81	12	$4,0 \cdot 10^{-5}$	2,696	0,977
11.01.82	14	$1,54 \cdot 10^{-4}$	2,341	0,966
26.04.82	18	$5,17 \cdot 10^{-4}$	2,032	0,969
23.06.82	15	$8,79 \cdot 10^{-4}$	1,978	0,940
19.08.82	15	$2,33 \cdot 10^{-4}$	2,398	0,981
18.10.82	14	$2,03 \cdot 10^{-4}$	2,415	0,961
1.12.82	15	$3,15 \cdot 10^{-5}$	2,827	0,986

Par contre, ce phénomène ne touche que les positions les plus basales (à partir de la position 5) aux mois de janvier et avril. Le bilan annuel par position est négatif pour la position apicale, sans doute à cause des différentes fixations de juvéniles qui ont lieu surtout en juin et en septembre (Deslous-Paoli, 1982). La production annuelle de chair reste relativement stable à partir de la position 5.

Production de coquille : Ps

A partir de la régression fonctionnelle, Energie coquille = $0,13 L_c^{2,262}$ ($n = 36$, $r = 0,993$) où L_c est la longueur curviligne, l'équivalent

Tableau 4 : Quantité d'énergie moyenne de la chair sèche sans cendre de *Crepidula fornicata*, en fonction de la position dans les chaînes. Bg : biomasse énergétique moyenne par position. Valeurs exprimées en Kjoules.

POSITION	13.11.81	11.01.82	26.04.82	23.06.82	19.08.82	18.10.82	01.12.82	Bg
1	0,10	0,16	0,23	0,30	0,30	0,26	0,10	0,21
2	0,32	0,44	0,60	0,87	1,17	0,99	0,55	0,70
3	0,78	0,97	1,26	1,72	2,69	2,07	1,51	1,57
4	1,59	1,72	1,98	2,72	4,16	3,69	2,75	2,66
5	2,36	2,23	2,39	3,27	5,38	4,73	4,12	3,50
6	2,76	2,50	2,86	3,69	6,17	5,24	4,68	3,99
7	3,08	2,74	2,73	4,25	6,21	5,81	5,40	4,32
8	3,23	3,03	2,82	4,36	6,92	6,64	5,66	4,66
9	3,55	3,39	3,25	4,36	7,14	6,93	5,93	4,93

Tableau 5 : Bilan journalier de la production énergétique de la chair (Pg) de *Crepidula fornicata*, en fonction de la position dans les chaînes. Valeurs exprimées en joules.

POSITION	11.01.81	26.04.82	23.06.82	19.08.82	18.10.82	01.12.82	Annuel
1	0,98	0,70	1,21	-0,07	-0,74	-3,63	-5,4
2	2,08	1,52	4,54	5,29	-3,01	-10,04	225,3
3	3,17	2,72	7,94	16,96	-10,21	-12,86	720,5
4	2,19	2,45	12,68	25,35	-7,92	-21,37	1 151,8
5	-2,19	1,54	15,05	57,32	-10,81	-13,98	2 909,1
6	-4,40	3,38	14,40	43,46	-15,50	-12,79	1 915,3
7	-5,80	-0,16	26,31	34,49	-6,80	-9,23	2 313,7
8	-3,45	-1,98	26,56	44,90	-4,61	-22,25	2 432,8
9	-2,77	-1,37	19,11	48,89	-3,64	-22,62	2 375,0

énergétique de la biomasse représentée par la coquille peut être calculé (tableau 6), ainsi que les bilans journaliers qui en découlent (tableau 7). Les bilans négatifs calculés pour la position apicale ont sans doute les mêmes causes que celles évoquées pour la production des tissus. Ce phénomène se retrouve pour les autres positions, surtout aux mois d'octobre et de décembre.

Tableau 6 : Quantité d'énergie moyenne de la matière organique de la coquille pour *Crepidula fornicata*, en fonction de la position dans les chaînes. Bs : biomasse énergétique moyenne par position. Valeurs exprimées en Kjoules

POSITION	13.11.81	11.01.82	26.04.82	23.06.82	19.08.82	18.10.82	01.12.82	Bs
1	0,09	0,11	0,12	0,11	0,11	0,11	0,08	0,10
2	0,25	0,29	0,34	0,35	0,41	0,37	0,32	0,33
3	0,52	0,62	0,77	0,76	0,89	0,75	0,73	0,72
4	0,94	1,07	1,28	1,29	1,35	1,28	1,18	1,20
5	1,32	1,38	1,58	1,59	1,72	1,62	1,63	1,55
6	1,50	1,54	1,93	1,83	1,95	1,78	1,80	1,76
7	1,64	1,68	1,83	2,15	1,97	1,96	2,02	1,89
8	1,72	1,85	1,90	2,21	2,17	2,22	2,10	2,02
9	1,85	2,06	2,22	2,21	2,24	2,31	2,18	2,15

Tableau 7 : Bilan journalier de la production énergétique de la coquille (Ps) de *Crepidula fornicata* en fonction de la position dans les chaînes. Valeurs exprimées en joules.

POSITION	11.01.81	26.04.82	23.06.82	19.08.82	18.10.82	01.12.82	Annuel
1	0,21	0,11	-0,21	0,12	-0,12	-0,56	-13,8
2	0,72	0,49	0,16	1,02	-0,40	-1,12	87,4
3	1,61	1,49	-0,18	2,24	-2,40	-0,40	207,4
4	2,17	1,98	0,09	1,07	-1,10	-2,31	234,1
5	1,03	1,96	0,09	2,21	-1,63	0,28	312,5
6	0,65	3,71	-1,72	2,19	-2,86	0,53	305,2
7	0,60	1,42	5,50	-3,19	-0,09	1,44	379,5
8	2,26	0,47	5,38	-0,61	0,79	-2,72	387,9
9	3,54	1,52	-0,21	0,58	1,14	-2,94	328,5

Production de gamètes : Pr

L'effort de reproduction a été calculé pour les mois d'avril, de juin et d'août (tableau 8). En sachant qu'une femelle peut pondre deux fois à six semaines d'intervalle (Le Gall, 1980), les valeurs obtenues avec un intervalle de deux mois ne devraient pas prendre en compte deux fois la même ponte. A noter que le poids sec moyen de 33 mg évalué pour une ponte est proche des 36 mg mesurés par Pandian (1969). Ces estimations permettent de dresser le bilan journalier moyen pour la période considérée, en tenant compte de la position des individus dans les chaînes (tableau 9).

Tableau 8 : Nombre d'oeufs (n), valeur énergétique (E) par ponte, pourcentage de crépidules portant des pontes, et effort de reproduction moyen pour *Crepidula fornicata* en fonction de la position dans les chaînes $\bar{B}r$: biomasse énergétique moyenne par position. Valeurs exprimées en Kjoules.

POSITION	n	E	% de crépidule avec des oeufs			effort de reproduction			$\bar{B}r$
			26.4	23.6	19.8	26.4	23.6	19.8	
1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	9 720	0,61	7,2	1,7	3,1	0,04	0,01	0,02	0,02
3	9 048	0,57	18,5	13,4	6,8	0,11	0,08	0,04	0,07
4	11 774	0,74	25,0	31,8	9,3	0,19	0,24	0,07	0,16
5	9 648	0,61	34,4	52,2	20,6	0,21	0,32	0,13	0,22
6	11 700	0,74	33,3	51,1	19,6	0,25	0,38	0,14	0,26
7	11 984	0,75	31,3	63,0	33,3	0,24	0,47	0,25	0,32
8	12 824	0,81	27,3	46,2	15,8	0,22	0,37	0,13	0,24
9	12 090	0,76	57,1	100	46,2	0,43	0,76	0,35	0,52

Cette production est maximale au mois de juin, elle augmente au fur et à mesure du vieillissement des individus.

Production : P

La production journalière totale ($P = P_g + P_s + P_r$) est déficitaire pendant les mois d'octobre et décembre pour tous les individus, alors qu'elle ne l'est que pour les positions comprises entre 5 et 8 au mois de janvier (tableau 10).

Comme nous l'avons signalé le recrutement estival entraîne une valeur négative de la production annuelle de la position apicale.

Tableau 9 : Bilan journalier de la production énergétique dû à l'effort de reproduction (Pr) de *Crepidula fornicata*, en fonction de la position dans les chaînes. Valeurs exprimées en joules.

POSITION	11.01.81	26.04.82	23.06.82	19.08.82	18.10.82	01.12.82	Annuel
1	-	-	-	-	-	-	-
2	-	0,42	0,18	0,33	-	-	73,2
3	-	1,00	1,31	0,68	-	-	220,4
4	-	1,77	4,06	1,21	-	-	489,4
5	-	2,00	5,47	2,19	-	-	651,7
6	-	2,33	6,48	2,52	-	-	765,2
7	-	2,24	8,18	4,40	-	-	961,2
8	-	2,10	6,43	2,24	-	-	721,2
9	-	4,13	13,10	6,17	-	-	1545,7

Tableau 10 : Production journalière moyenne (P) pour *Crepidula fornicata*, en fonction de la position dans les chaînes. $P = Pr + Pg + Ps$ en joules.

POSITION	11.01.82	26.04.82	23.06.82	19.08.82	18.10.82	01.12.82	Annuel
1	1,19	0,81	1,00	0,05	-0,86	-4,19	-20,0
2	2,80	2,44	4,87	6,64	-3,42	-11,16	385,9
3	4,78	5,20	9,07	19,88	-12,61	-21,78	773,3
4	4,36	6,20	16,84	27,63	-9,02	-23,68	1 876,2
5	-1,16	5,50	20,60	61,72	-12,44	-13,70	3 873,2
6	-3,75	9,42	19,17	48,18	-18,36	-12,26	2 985,0
7	-5,20	3,50	39,99	35,60	-6,88	-7,80	3 653,6
8	-1,19	0,60	38,37	46,53	-3,82	-24,96	3 542,1
9	0,77	4,29	32,01	55,64	-2,51	-25,56	4 248,9

Bilan énergétique de la population

En tenant compte des pourcentages respectifs d'individus occupant en moyenne chaque position (tableau 11), il est possible de pondérer les bilans énergétiques de productions obtenus pour chaque position durant l'année. Ensuite, un bilan peut être calculé pour un "individu moyen" représentatif de l'ensemble de la population toute taille confondue (tableau 12).

Tableau 11 : Pourcentage moyen de *Crepidula fornicata* située aux différentes positions dans les chaînes, dans une population.

Position	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Pourcentage	30,9	16,9	13,9	11,7	9,5	6,9	4,9	3,2	2,0
Ecart-type	4,1	1,8	1,6	1,3	1,2	0,5	0,8	0,7	0,6

Tableau 12 : Bilan énergétique journalier et annuel pour un "individu moyen" de *Crepidula fornicata*. Valeurs exprimées en joules. Rendement net de croissance tissulaire (P/(A-Pg)) et rendement d'assimilation (A/C).

	B	Pg	Ps	Pr	R	F	A	C	P/(A-Pg)	A/C
Janvier	1 140	0,4	1,0	0	17,2	31,8	18,6	50,4	0,022	0,37
Avril	1 290	1,4	1,1	1,0	18,9	24,5	22,5	47,0	0,066	0,48
Juin	1 700	8,7	0,3	2,5	28,6	14,3	40,1	54,4	0,277	0,74
Août	2 760	18,7	0,8	1,1	34,6	21,3	55,3	76,6	0,510	0,72
Octobre	2 410	-5,7	-0,9	0	33,0	24,1	26,4	50,5	-0,02	0,52
Décembre	1 930	-10,9	-0,7	0	24,4	25,1	11,6	36,7	-0,484	0,32
Annuel	1 870	920	153	313	9 684	9 043	11 032	20 075	0,091	0,55

Pour un "individu moyen", la consommation moyenne d'oxygène calculée en fonction des températures de l'eau varie entre 0,85 et 1,71 ml d'oxygène/jour (tableau 13). La dépense métabolique R en résultant est de 9,68 Kjoules/an (tableau 12).

Les mesures *in situ* de biodéposition (tableau 14) sont vraisemblablement sous-estimées puisque les expériences avec les crépidules ont été faites à des profondeurs inférieures à celles où se trouvent les bancs naturels de *Crepidula fornicata*. La réaction par rapport au temps d'immersion n'est

donc pas prise en compte ici, bien que les valeurs aient été corrigées pour une immersion constante

Tableau 13 : Température de l'eau et consommation d'oxygène calculées par "individu moyen" de *Crepidula fornicata*. Valeurs en mg d'O₂/jour.

Mois	Janvier	Avril	Juin	Août	Octobre	Décembre
Température C°	9	12	19	21,5	15	11,5
Consommation O ₂	0,85	0,94	1,41	1,71	1,63	1,21

La biodéposition saisonnière par "individu moyen" est plus forte en hiver (janvier décembre) sans doute en relation avec les fortes turbidités du bassin de Marennes-Oléron (tableau 12).

Il apparaît ainsi que c'est au mois d'août que la consommation, l'assimilation et les productions de chair et de coquille sont maximum. La biodéposition étant la plus importante en période hivernale. Le rendement d'assimilation (A/C) peut donc atteindre 74 % en juin et chuter jusqu'à 32 % en décembre (moyenne 55 %), alors que le rendement net de croissance tissulaire (Pg/(A-Pg)) atteint son maximum en août (51 %), et devient négatif pendant l'automne. On voit ainsi qu'une *Crepidula fornicata*, représentative de la population et ayant une biomasse moyenne de 1,87 Kjoules, consomme annuellement 20,08 Kjoules. De cette énergie consommée, 45,1 pour cent sont biodéposés, 48 pour cent servent au métabolisme, 4,6 pour cent sont accumulés dans les tissus, 0,8 pour cent sont secrétés dans la coquille et 1,6 pour cent sont utilisés pour la formation des gamètes (tableau 15).

Tableau 14 : Energie contenue dans les biodépôts produits par gramme de chair sèche de *Crepidula fornicata* et par jour, estimée à partir de la somme des protéines, lipides et glucides. Valeurs exprimées en Kjoules.

Date	6.07.82	5.11.82	1.02.83	25.04.83
Kj/g/j	0,11	0,19	0,35	0,24

DISCUSSION

La relative bonne concordance observée entre les stries d'accroissement (âge) et la position des crépidules dans la chaînes (Orton, 1909 ; Coum, 1979), au mois de mars, n'existe plus dès qu'il y a fixation de juvéniles en position apicale. Les individus de la cohorte zéro étant alors en position un, le décalage est alors d'une année. Ce décalage tend à s'amoinrir jusqu'à

l'année suivante. Ainsi, nous raisonnerons ici, non en fonction de l'âge des individus, mais en fonction d'un vieillissement moyen représenté par la position des individus. Les bilans de production par position ne représenteront donc pas la croissance d'un individu, mais seulement le bilan d'une position ayant intégré, surtout la position apicale, la fixation de nouveaux individus à chaque reproduction. Cette fixation d'individus de petite taille entraîne une perte artificielle dans l'estimation de l'énergie pour ces positions, ce qui explique les chiffres négatifs obtenus pour la position apicale. Cette perte se faisant sentir de façon amortie pour les autres positions, les productions calculées sont positives mais sans doute sous-estimées par rapport à celles que l'on devrait obtenir en fonction de l'âge réel. Cependant le bilan annuel global d'un "individu moyen" et donc de la population ne devrait pas différer dans l'un et l'autre cas. Ce bilan est un bilan simplifié de la population puisque l'on considère ici le cas d'une association simple de neuf *Crepidula fornicata*, alors que dans la réalité des associations secondaires et tertiaires existent, et que parfois on peut compter jusqu'à plus de vingt individus par association.

Dans le cas d'une population supposée stable, la mortalité équilibre le recrutement, comme le signale Hughes (1971) pour *Fissurella barbadensis*. Nous considérons donc que, comme pour le recrutement, les mortalités qui touchent principalement les individus en position basale sont prises en compte dans le calcul du bilan annuel.

La mortalité et le recrutement peuvent expliquer les valeurs négatives de production touchant les positions intermédiaires et basales. En effet, comme le signale Coum (1979), c'est principalement pendant l'hiver que l'on peut constater des mortalités chez les crépidules âgées formant la base des chaînes, alors que chez les jeunes c'est pendant la période de croissance. D'autre part, il peut apparaître des cassures dans les chaînes (Le Gall, 1980) ce qui pourrait expliquer certaines valeurs négatives constatées pour les positions intermédiaires. Cependant, les différences de production observées entre les jeunes crépidules en position apicale (production positive) et les plus âgées, occupant les positions supérieures à cinq (production négative), en début d'année, correspondent à celles mises en évidence chez *Crassostrea gigas* cultivées dans la même région (Héral et al., 1983 ; Deslous-Paoli et Héral, 1983). Il semble donc que, comme pour les huîtres, à une période où les charges sestoniques sont fortes et leurs valeurs nutritives faibles (Héral et al., 1983), soit il n'y ait pas assez de nourriture sur le plan quantitatif pour des adultes, soit il se produise une utilisation différente de la nourriture disponible entre les jeunes et les adultes. Cette utilisation différente pourrait être liée soit à des critères de taille de particules filtrées, donc indirectement à des critères de qualité, soit à des besoins énergétiques différents liés à l'âge du changement de sexe. En effet, c'est lors de la 5ème année que ce changement devient effectif (Coum, 1979). C'est de même en 5ème position que l'on peut constater la maximum de production, ainsi que le rapport de production sur biomasse le plus élevé (0,73) (tableau 16).

Le rapport production sur biomasse varie, pour les autres positions entre 0,36 et 0,56 (moyenne 0,45) et correspond à ceux trouvés par Paine (1971) sur *Tegula funebris*, Hughes (1971) sur *Nerita* sp. et Wright et Hartnoll (1981) sur *Patella vulgata* (tableau 15). Il semble correspondre aux animaux dont le développement est pluri annuel. En effet, ce rapport est supérieur à 3,5 pour des organismes dont le développement s'effectue en deux ans (Richardson, 1975), et va en augmentant jusqu'à 11,5 pour des organismes présentant plus qu'une génération en un an. Cependant, la valeur de production est sans doute fortement sous-estimée, car la sécrétion du mucus n'est pas prise en compte dans ce travail. Cette sécrétion peut représenter 31 pour cent de l'énergie consommée chez *Ilyanassa obsoleta* (Edwards et Welsh, 1982), 12 pour

Tableau 15 : Bilan énergétique annuel, données bibliographiques calculées en pourcentage d'énergie consommée, et en pourcentage pour le rapport P/B. Comparaison avec *Crassostrea gigas* dans le bassin de Marennes-Oléron. * prise en compte de l'excrétion urinaire ; ** gastéropode d'eau douce ; *** Mollusques bivalves.

Espèces	A	F	R	Pg	Pr	Ps	P/B	Auteurs
<i>Crepidula fornicata</i>	55	45	48	4,6	0,8	1,6	45	Cet article
<i>Patella vulgata</i>	41	59*	31	4,0	-	6,0	47	Wright et Hartnoll, 1981
<i>Fegula funebris</i>	64	36	54	8,9	-	0,7	42	Paine, 1971
<i>Fissurella barbadensis</i>	34	66	25	8,1	-	0,9	410	Hughes, 1971a
<i>Littorina littoralis</i>	73	27	50	14,8	-	8,5	230	Wright, 1977
<i>Littorina irrorata</i>	14	86	13	1,0	-	-	-	Cammen et al., 1980
<i>Nerita tessellata</i>	40	60	35	3,4	-	1,5	78	Hughes, 1971b
<i>Nerita versicolor</i>	39	61	34	4,4	-	0,6	63	Hughes, 1971b
<i>Ilyanassa obsoleta</i>	38	62*	6	0,3	0,03	-	38	Edwards et Welsh, 1982
<i>Lymnaea palustris**</i>	43	57	40	5,6	-	11,4	-	Hunter, 1975
<i>Crassostrea gigas***</i>								
1 an	26	74	21	2,8	1,4	0,9	278	Deslous-Paoli et Héral, 1983
2 ans	28	72	23	0,2	0,8	3,5	139	Héral et al., 1983

cent de l'énergie assimilée chez *Cepaea memoralis* et de 13 à 32 pour cent chez *Ancylus fluviatilis* et *Planorbis contortus* (Calow, 1974).

Des différentes productions formant 12 pour cent de l'énergie assimilée, c'est la production de chair (66 pour cent de la production totale) qui l'emporte sur celle émise en tant que gamète (22,6 pour cent de la production totale). Ceci est caractéristique d'une population dont la plus grande part de la biomasse est due à des individus de moins de 4 ans (Wright et Hartnoll, 1981). Les 88 pour cent de l'énergie assimilée non utilisée pour les productions sont dépensés par le métabolisme. Cette valeur se situe à la limite supérieure de la gamme fixée par Wright (1977) pour les mollusques (58 à 88 %) et correspond aux chiffres décrits pour des populations dominées par des individus à croissance lente et pluri annuelle. De même, une dépense métabolique aussi importante proportionnellement semble caractéristique d'animaux colonisant un environnement fluctuant comme c'est le cas dans les estuaires.

Le rendement d'assimilation varie de 0,32 à 0,74 en fonction de la période considérée. Les valeurs minimales traduisant une mauvaise assimilation de la nourriture consommée apparaissent pendant la période hivernale (décembre, janvier) sans doute liées à l'origine détritique de la matière organique particulaire dans le bassin de Marennes-Oléron (Héral et al., 1983), ainsi qu'à la forte charge en sésion minéral qui semble avoir une action limitative sur la croissance de *Crepidula fornicata* (Johnson, 1972). A l'inverse, pendant l'été (juin-août) les crépidules assimilent plus de 70 pour cent de l'énergie consommée sans doute parce qu'il s'agit principalement de phytoplancton (Héral et al., 1983). Cette évolution du rendement d'assimilation liée à la saison, donc à la qualité de la nourriture a été démontrée par Carefoot (1967) sur *Aplysia punctata*. Le calcul du rendement d'assimilation est lié à l'estimation de l'excrétion dissoute et particulaire. Dans le cas présent, l'excrétion dissoute (U) a été négligée. Cependant elle peut représenter de 0,6 pour cent de l'énergie consommée (Edwards et Welsh, 1982) pour *Ilyanassa obsoleta*, à 3,7 pour cent (Wright et Hartnoll, 1981) pour *Patella vulgata*.

L'estimation *in situ*, par la méthode de Sornin et al. (1982), de l'excrétion particulaire (fèces + pseudofèces) permet de comparer les bilans énergétiques de *Crassostrea gigas* cultivées dans le bassin de Marennes-Oléron et de *Crepidula fornicata* (tableau 15). En effet, ces deux mollusques filtreurs différents avant tout par leur taux d'excrétion. Chez *Crassostrea gigas* il représente de 72 à 74 pour cent de l'énergie consommée alors qu'il est de 45 pour cent chez *Crepidula fornicata*. Cette différence dans l'efficacité d'assimilation peut être due soit au mode d'alimentation propre à chaque espèce (présence ou absence de radula) soit à une différence dans l'équipement enzymatique

au niveau du tractus digestif. D'autre part, pour la population de *Crepidula fornicata*, la production de chair est supérieure à la production de gamètes, pour les huîtres *Crassostrea gigas*, ceci n'est vrai que pendant la première année. Ceci semble confirmer qu'il existe chez les individus les plus jeunes, comme dans les populations où ils dominent, une orientation vers l'accroissement de biomasse. Au contraire, chez les individus plus âgés, souvent à dominance femelle dans le cas des crépidules, et dans les populations où ils dominent, on observe un renforcement de l'effort de reproduction. A biomasse égale, le rapport production sur biomasse montre des valeurs inférieures de la production pour *Crepidula fornicata* comparées à celles observées pour *Crassostrea gigas*. Ceci suggère une croissance plus lente et une longévité peut être supérieure des crépidules par rapport aux huîtres creuses.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé grâce à une convention passée entre l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes et l'Établissement Public Régional de Poitou-Charentes.

Tableau 16 : Bilan de production P et de biomasse annuel par individu de *Crepidula fornicata*, en fonction de la position dans la chaîne. Rapport production sur biomasse. Valeurs exprimées en Kjoules.

Position	1	2	3	4	5	6	7	8	9
P	-0,02	0,39	0,77	1,88	3,87	2,99	3,65	3,54	4,25
B	0,33	1,10	2,45	4,08	5,31	6,08	6,53	6,92	7,60
P/B	-0,06	0,36	0,47	0,46	0,73	0,49	0,56	0,51	0,56

- Berthomé J.P., Razet D., Garnier J., 1981 - Description, évolution et importance des différentes techniques de captage en rivière Seudre (bassin de Marennes-Oléron) : incidence sur la production d'huîtres creuses *C. gigas*. Note au C.I.E.M., CM 1981/K : 30
- Brody S., 1945 - Bioenergetics and growth. Reinhold, New-York.
- Calow P., 1974 - Some observations on locomotory strategies and their metabolic effects in two species of freshwater gastropods, *Ancylus fluviatilis* Müll. and *Planorbis contortus* Linn.. *Oecologia*, 16 : 149 - 161.
- Carefoot T.H., 1967 - Growth and nutrition of *Aplysia punctata* feeding on a variety of marine algae. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 47 : 565 - 589.
- Coum A., 1979 - La population de crépidules *Crépidula fornicata* (L. 1758) en rade de Brest : écologie et dynamique. *Thèse de 3ème cycle*, Univ. de Bretagne-occidentale : 137 p.
- Dame R.F., 1976 - Energy flow in an intertidal oyster population. *Est. Coast. Mar. Sc.*, 4 : 243 - 253.
- Deslous-Paoli J.M., 1982 - *Crépidula fornicata* dans la bassin de Marennes-Oléron rapport préliminaire. *Rapport interne*, convention I.S.T.P.M. - E.P.R. Poitou Charentes : 31 p.

- Deslous-Paoli J.M., Héral M., 1983 - Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole. 5ème congrès de la Société Française de Malacologie, Ile des Embiez, septembre 1983. *Haliotis*, 13 : sous press.
- Dubois M., Gilles K.A., Hamilton J.K., Rebecs P.A., Smith F., 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.*, 28 (3) : 350 - 356.
- Edwards S.F., Welsh B.L., 1982 - Trophic dynamics of a mud snail (*Ilyanassa obsoleta* (Say)) population on an intertidal mudflat. *Est. Coast. Shelf Sc.*, 14 : 663 - 686.
- Héral M., Deslous-Paoli J.M., 1983. Valeur énergétique de la chair de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg estimée par mesures microcalorimétriques et par dosages biochimiques. *Oceanol. Acta*, 6(2) : 193 - 199.
- Héral M., Deslous-Paoli J.M., Sornin J.M., 1983 - Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approche. *Oceanis*, 9(3) : 169 - 194.
- Héral M., Razet D., Deslous-Paoli J.M., Berthomé J.P., Garnier J., 1983 - Caractéristiques saisonnières de l'hydrologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 46(2) : sous press.
- Hughes R.N., 1970 - An energy budget for a tidal-flat population of the bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa). *J. Animal. Ecol.*, 39 : 357 - 381.
- Hughes R.N., 1971a - Ecological energetics of the keyhole limpet, *Fissurella barbadensis* Gmelin. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 6 : 167 - 178.
- Hughes R.N., 1971b - Ecological energetics of *Nerita* (Archaeogastropoda, Neritacea) populations on Barbados West Indies. *Mar. Biol.*, 11 : 12 - 22.
- Johnson J.K., 1972 - Effect of turbidity on the rate of filtration and growth of the slipper limpet *Crepidula fornicata* Lamarck 1799. *The Veliger*, 14(3) : 315 - 320.
- Le Gall P., 1980 - Etude expérimentale de l'association en chaîne et de son influence sur la croissance et la sexualité chez la crépidule *Crepidula fornicata* Linné 1758 (mollusque mésogasteropode). *Thèse de Doctorat d'état*, Univ. de Caen : 251 p. + annexe.
- Lowry O.M., Roseborough N.I., Farrand A.F., Randall R.J., 1951 - Protein measurement with the folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.*, 193 : 263 - 275.
- Lucas A., 1982. Remarques sur les rendements de production chez les bivalves marins. *Haliotis*, 12 : 47 - 60.
- Lucas A., Shafee M.S., 1983 - Les calculs du rendements net de croissance : application à une population de *Chlamys varia* (Bivalvia). 5ème congrès de la Société Française de Malacologie, Ile des Embiez, septembre 1983. *Haliotis*, 13 : sous press.

- Mac Fadyen A., 1966 - Les méthodes d'étude de la productivité des invertébrés dans les écosystèmes terrestres. *La terre et la vie*, 4 : 361 - 392.
- Marsh J.B., Weinstein D., 1966 - Simple charring method for determination of lipids. *J. lipid. Res.*, 7 : 574 - 576.
- Massé H., Lagardère J.P., 1981 - Recherches écologiques sur un écosystème estuarien à vocation aquacole, le bassin de Marennes-Oléron. *Rapport C.N.E.X.O.* n° 81/2503 : 42 - 141.
- Newell R.C., Kofoed L.H., 1977 - The energetics of suspension feeding in the gastropod *Crepidula fornicata* L.. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 51 : 161 - 180.
- Paine R.T., 1971 - Energy flow in a natural population of the herbivorous gastropod *Tegula funebris*. *Limnol. Oceanogr.*, 16(1) : 86 - 98.
- Pandian T.J., 1969. Yolk utilisation in the gastropod *Crepidula fornicata*. *Mar. Biol.*, 3 : 117 - 121.
- Phillipson J., 1964 - A miniature bomb calorimeter for small biological samples. *Oikos*, 15(1) : 130 - 139.
- Phillipson J., 1981 - Bioenergetics option and phylogeny. In "Physiological ecology an evolutionary approach to resource use". Townsend C. and Calow P. ed., Blackwell Scientific publ., Oxford-London : 20 - 45.
- Orton J.M., 1909 - On the occurrence of protandric hermaphroditism in the mollusc *Crepidula fornicata*. *Proc. Roy. Soc. B.*, 81 : 468 - 484.
- Richardson A.M.M., 1975 - Energy flux in a natural population of the land snail, *Cepaea memoralis* L.. *Oecologia*, 19 : 141 - 164.
- Sornin J.M., Feuillet M., Héral M., Deslous-Paoli J.M., 1982 - Effet des biodépôts de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron. 2ème symposium Franco-Britannique de Malacologie, London, 6-9 septembre. *J. Moll. Study* : sous press.
- Winberg G.C., 1960 - Rate of metabolism and food requirements of fishes. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, Translation Ser., 194 : 202 -
- Wright J.R., 1977 - In Wright J.R., Hartnoll R.G., 1981.
- Wright J.R., Hartnoll R.G., 1981 - An energy budget for a population of the limpet *Patella vulgata*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 61 : 627 - 646.