

Crepidula fornicata L. (gastéropode) dans le bassin de Marennes-Oléron : structure, dynamique et production d'une population

Crepidula fornicata
Dynamique de population
Production
Marennes-Oléron
Crepidula fornicata
Population dynamics
Production
Marennes-Oléron

Jean-Marc DESLOUS-PAOLI

Laboratoire d'Aquaculture, Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), Station de La Tremblade, B.P. n° 133, 17390 La Tremblade, France.

Reçu le 11/2/85, révisé le 12/6/85, accepté le 17/6/85.

RÉSUMÉ

La reproduction de *Crepidula fornicata* s'étend de la fin du mois de février jusqu'au mois d'octobre. Cette reproduction entraîne deux périodes de fixation des juvéniles, au début du mois de juin et au début du mois d'octobre.

L'absence de distinction des cohortes, et la relativement bonne correspondance entre les stries d'accroissement et la position des individus dans les associations en chaîne, ont permis d'étudier la dynamique et la production de cette population à partir des positions dans les associations en chaîne.

80% des individus constituent la chaîne primaire, alors que le reste est représenté par les associations secondaires et les individus isolés; la croissance curviligne de *Crepidula fornicata* suit, dans le bassin de Marennes-Oléron, l'équation $L_c = 81,01 (1 - e^{-0,4008(t-0,01)})$.

La production annuelle moyenne de la population de biomasse en chair sèche 583 g/m² est de 275 g/m² avec un rapport $P/\bar{B} = 0,46$.

Oceanol. Acta, 1985, 8, 4, 453-460.

ABSTRACT

Crepidula fornicata L. (Gastropods) in the bay of Marennes-Oléron : population, dynamics and production.

The reproduction of *Crepidula fornicata* occurs from the end of February to October. This reproduction determines two periods of juvenile settlement, the first early in June and the second early in October.

Because of the lack of distinct cohorts, estimation of production and population dynamics was made according to the location of individuals in the chain. This was confirmed by the agreement between the growth rings of the shells and individual location in the chain. The main chain accounted for 80 per cent of individuals, the others being isolated or in collateral chains. The curvilinear growth of *Crepidula fornicata* in the bay of Marennes-Oléron follows the equation $L_c = 81.01 (1 - e^{-0.4008(t-0.01)})$.

The average yearly production from a population of dry flesh biomass 583 g/m² is approximately 275 g/m², and the P/\bar{B} ratio is equal to 0.46.

Oceanol. Acta, 1985, 8, 4, 453-460.

INTRODUCTION

Crepidula fornicata L., importée à la fin du XIX^e siècle en Angleterre (Mac Millan, 1938), n'atteignit le bassin de Marennes-Oléron que vers 1969-1970. Cette invasion rapide, prédite par Trochon (1954), ne devint un sujet de préoccupation dans ce bassin ostréicole qu'à la fin des années 1970. En effet l'apparition des bancs compacts de crépidules vivant en dessous de la limite de la basse mer (Hoagland, 1979) crée une entrave à

la circulation des eaux dans les chenaux en favorisant le dépôt et la fixation d'énormes tonnages de vase (Korringa, 1951). Outre la compétition trophique avec les bivalves en élevage (Walne, 1956; Voogt, 1972), la compétition spatiale a été suivie par quelques études sur la structure de population et la croissance des crépidules dans les estuaires anglais et français (Orton, 1912; Walne, 1956; Coum, 1979). Mais ces travaux

d'écologie restent peu nombreux en regard de ceux portant sur la reproduction de *Crepidula fornicata* (Le Gall, 1980).

En effet leur hermaphrodisme prothandre est caractérisé par leur mode de vie en association. Les individus sont empilés les uns sur les autres, et forment ainsi des chaînes hélicoïdales. Le long de ces chaînes, on distingue, à l'apex, les juvéniles qui sont mâles et qui, au fur et à mesure de leur vieillissement, donc de la croissance, progressent vers la base des associations en chaîne en se transformant en femelles.

Dans le cadre d'une étude sur les besoins trophiques de l'ensemble des filtreurs du bassin de Marennes-Oléron, il était essentiel d'aborder l'étude de la dynamique des populations compétitrices des élevages d'huîtres. Ainsi nous estimerons, pour *Crepidula fornicata*, la biomasse qu'elles représentent et leurs productions.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Des prélèvements d'1/10 de mètre carré sont faits à pied, environ tous les mois, lors des marées de fort coefficient (94 et 112), dans le coureau d'Oléron, le long du banc de Charret (fig. 1, photo).

Le nombre de *Crepidula fornicata* et leur position dans les chaînes principales, secondaires et pour les individus isolés sont déterminés dans chaque échantillon. La longueur curviligne est mesurée pour chaque individu (Le Gall, 1980; fig. 2). De même, sont répertoriées les femelles qui ont pondu et « incubé » leurs œufs. Au mois de juin, les différentes cohortes présentes dans l'échantillon sont définies à l'aide des stries d'accroissement qui se marquent sur l'extérieur de la coquille à chaque ralentissement hivernal de croissance (Coom, 1979; Le Gall, 1980).

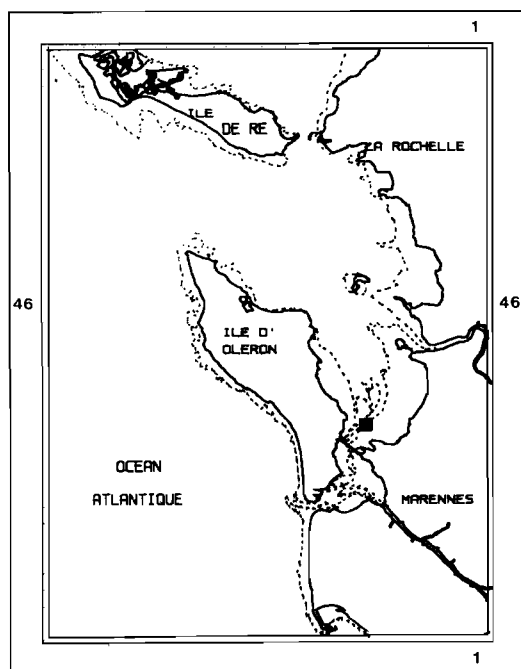


Figure 1
Le bassin de Marennes-Oléron, situation géographique et lieu de prélèvements (■).
Marennes-Oléron area, geographical localization and sampling station (■).



Photographie

Banc de *Crepidula fornicata* le long de Charret (Bassin de Marennes-Oléron) à marée basse de fort coefficient.

Crepidula fornicata shoal along Charret site (Marennes-Oléron area) at mean low spring waters.

La relation « taille-poids » sera définie sur 150 individus récoltés tout au long de l'année, la chair étant séchée à 60°C pendant 48 heures. Ceci permet d'intégrer les variations saisonnières de poids de tissus pour une taille donnée, dues essentiellement aux degrés de maturité des gonades (Rachor, 1976). Cette relation « taille de coquille-poids sec de chair » est de la forme $W = bL_c^a$ où W est le poids de chair sec en milligrammes, L_c la longueur curviligne en millimètres a la constance d'équilibre et b l'indice origine.

La croissance est décrite par la fonction de von Bertalanffy selon la méthode de Schnute (1982) par l'équation $L_t = L_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)})$ où L_∞ est la longueur curviligne à l'asymptote de la courbe, k le taux de croissance et t_0 l'âge théorique pour $L_t = 0$. La croissance calculée sera la moyenne des croissances observées pour chaque échantillon à partir des positions dans les associations en chaînes. Du fait de la difficulté de séparer les cohortes par une méthode mathématique, cette approche de la croissance sera comparée à celle calculée à partir des stries d'accroissement définies à la surface de la coquille.

Le manque de précision et l'absence de stries facilement reconnaissables pour les individus âgés, nous ont amenés à appliquer les calculs de production, non pas en fonction de l'âge, mais en fonction de la position des individus dans l'association en chaîne. La production sera calculée pour 9 positions, la position 1 correspondant au dernier individu fixé à l'apex.

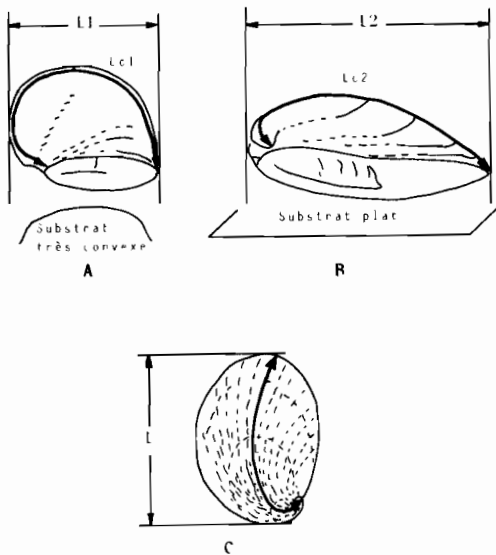


Figure 2
 Mesure de la longueur. A-B : action de la forme du substrat sur la forme de la coquille. C : L longueur droite, L_c longueur curviligne (d'après Le Gall, 1980).
 Length measurements. A-B : influence of substrate shape on shell shape. C : L length (steight line), L_c curvilinear length (after Le Gall, 1980).

La production sera définie à l'aide de deux conceptions (Menesguen *et al.*, 1975, in Coum, 1979; Chardy *et al.*, 1984). L'une estime la quantité totale de matière organique produite par un stock donné vivant sur une unité de surface pendant une période donnée (Massé, 1968). Cette production P1 est calculée par la formule (Allen, 1971) :

$$P1_i = \int_{t_1}^{t_2} N_t \frac{dW_t}{dt} \cdot dt = \frac{N_i W_i G_i}{G_i - Z_i} (e^{G_i - Z_i} - 1),$$

où N_i est l'effectif observé, W_i le poids moyen de chair sèche, G_i le taux instantané de croissance pondérale (G_i = Log (W_{i+1}/W_i), Z_i le coefficient instantané de mortalité (Z_i = Log N_i/(N_{i+1})) pour une population de *C. fornicata* sur une surface de 1 m². L'autre estime la quantité totale de tissus cédée par une population, pendant un interval de temps considéré, à l'écosystème, ce que Boysen-Jensen (1919) appelle la « consommation » et qui recouvre la mortalité et la prédation (Masse, 1968). Cette quantité est calculée par la formule :

$$P2_i = \int_{t_1}^{t_2} W_t \frac{dN_t}{dt} \cdot dt = \frac{N_i W_i Z_i}{G_i - Z_i} (e^{G_i - Z_i} - 1).$$

Du fait de l'irrégularité de certains prélèvements, et, pour avoir un écart constant entre les prélèvements pendant toute l'année, les calculs seront faits à partir de la moyenne des N_i et W_i obtenue tous les deux mois, en fonction des positions dans les associations en chaînes. La biomasse B de la population est l'intégrale de la différence entre la production brut

$$P = \sum_1^i P1_i \text{ et éliminée } P_e = \sum_1^i P2_i.$$

RÉSULTATS

Reproduction

En 1982, la période de reproduction s'arrête le 18 novembre, date à laquelle on ne trouve plus que 0,2% des crépidules avec des œufs (fig. 3). Le début de la période de reproduction n'ayant pas pu être déterminé en 1982, un prélèvement supplémentaire effectué le 1^{er} mars 1983 montre que 3% des crépidules ont déjà

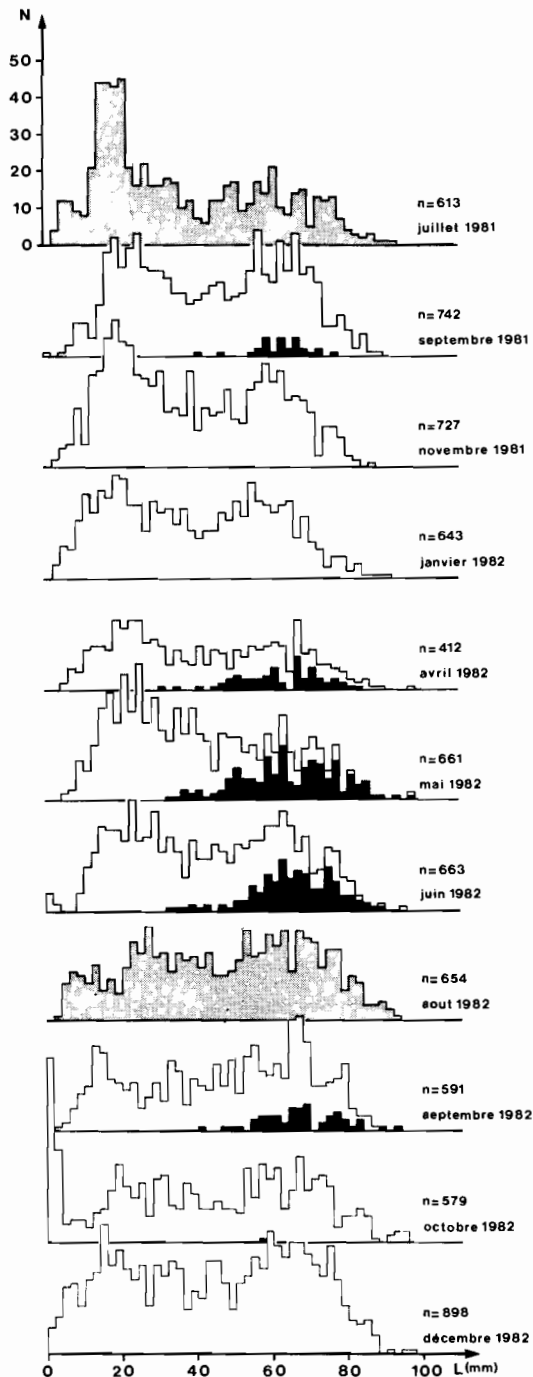


Figure 3
 Évolution des polygones de fréquence des longueurs curvilignes de *Crepidula fornicata*. En noir, individus portant des œufs; en gris, les individus portant les œufs et n'ayant pas été recensés.
 Change in histograms of curvilinear length in *Crepidula fornicata*. In black, ovigerous individuals, in grey, the ovigerous individuals were not listed.

Tableau 1

Pourcentage de *Crepidula fornicata* dans chaque prélèvement dont les œufs sont pondus et « incubés ».
 Percentage of *Crepidula fornicata* with laid and hatched eggs in each sample.

Jour	13	15	13	11	26	24	23	19	20	18	01	01
Mois	07	09	11	01	04	05	06	08	09	10	12	03
Année	1981	1981	1981	1982	1982	1982	1982	1982	1982	1982	1982	1983
%	20,6	3,6	0	0	15,5	24,1	21,0	16,8	10,0	0,2	0	3,0

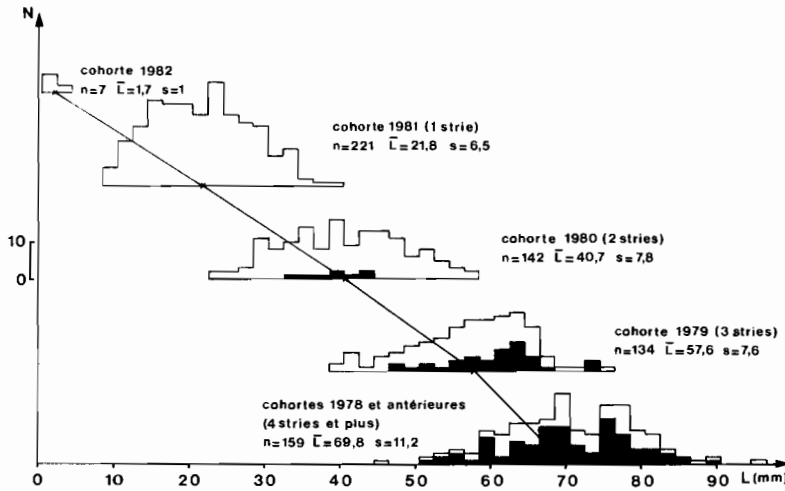


Figure 4

Polygone de fréquence des longueurs curvilignes dans les différentes cohortes définies par les stries d'accroissement, de la population de *Crepidula fornicata* en juin 1982.

Histograms of curvilinear length for the various cohorts, as defined by their growth rings, in *Crepidula fornicata* (June 1982).

pondu des œufs. C'est au mois de mai que l'on trouve le plus de crépidules avec des œufs (24% : fig. 3; tab. 1).

Or les crépidules ne pondent des œufs qu'à partir de l'âge de 2 ans (fig. 4) et le taux d'individus présentant des œufs augmente avec l'âge. En effet, il n'est que de 6,3% pour des crépidules de 2 ans, de 28,4% pour celles de 3 ans et de 56% pour celles de 4 ans et plus, au mois de juin 1982. Si l'on calcule le pourcentage de crépidules présentant des œufs en fonction de leur position dans les chaînes (tab. 2), on constate que des pontes apparaissent des la position 2 et atteignent plus de 50% pour les crépidules de la position 5, et 100% pour les positions basales aux mois de mai et juin.

Tableau 2

Pourcentage de *Crepidula fornicata* portant des œufs en fonction de leur position dans les associations en chaînes primaires.
 Percentage of ovigerous *Crepidula fornicata*, as a function of their place in primary chain associations.

Position	2	3	4	5	6	7	8	9	10
26.04.82	7,9	18,5	25,0	34,4	33,3	31,3	27,3	57,1	60
24.05.82	6,2	20,0	33,8	53,6	57,9	83,3	77,8	83,3	100
23.06.82	1,7	13,4	31,8	52,2	51,1	63,0	46,2	100	100
20.09.82	3,1	6,8	9,3	20,6	19,6	33,3	15,8	46,2	40

Structure de population et croissance de *Crepidula fornicata*

Il n'apparaît pas de pic distinct (fig. 3) déterminant les différentes cohortes dans chaque échantillon. On peut cependant noter l'apparition des juvéniles aux mois de septembre 1981, de juin 1982 et surtout d'octobre 1982. Il est possible de suivre leur mode pendant 2 à 3 mois avant qu'il ne soit englobé dans l'ensemble.

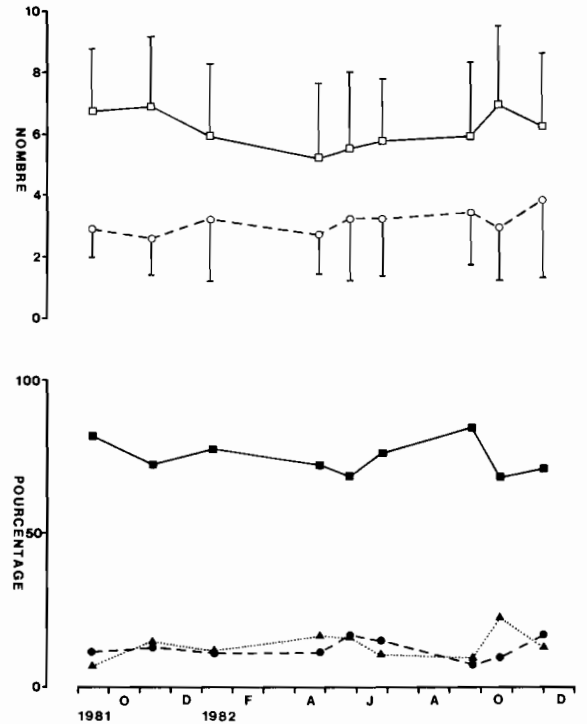


Figure 5

Évolution du nombre moyen (signe ouvert) et du pourcentage (signe plein) de *Crepidula fornicata* par chaîne primaire (carré), secondaire (rond) et pour les individus isolés (triangle). Barres verticales : \pm écart-type.

Change in average number (open sign) and in percentage (full sign) in *Crepidula fornicata*. Square = primary chain, circle = secondary chain, triangle = lone individuals. Vertical bars: standard deviation.

Crepidula fornicata se répartit en chaînes primaires ou principales directement fixé sur un support (ici des coquilles de crépidules mortes), en chaînes secondaires s'appuyant sur la chaîne principale et en individus isolés fixés indifféremment sur l'une ou l'autre chaîne. Il n'est apparu que six chaînes tertiaires de deux individus dans

les prélèvements analysés. Au cours de l'année, 81,7 à 68,8% des crépidules se trouvent en position dans les chaînes primaires (fig. 5). Le pourcentage de crépidules se trouvant dans les chaînes secondaires (6,7 à 16,8%) est proche de celui des individus isolés (7,0 à 22,3% : fig. 5). Les chaînes principales sont composées, en moyenne de 5,2 à 7 crépidules, alors que les chaînes secondaires ne sont constituées que de 2,6 à 3,6 individus (fig. 5). Or le déplacement du mode de répartition des crépidules dans les chaînes primaires (fig. 6) vers la gauche du mois de janvier au mois de mai, traduit un raccourcissement de ces chaînes, donc une mortalité hivernale marquée. A partir du mois de mai et jusqu'au mois de décembre, la tendance s'inverse, sans doute liée à la fixation des juvéniles. Cette tendance est moins nette pour les chaînes secondaires. La taille moyenne des individus constituant les chaînes primaires varie entre 46,5 et 53,1 mm de longueur curviligne, et va en augmentant du mois de janvier au mois d'octobre, et en diminuant pendant l'hiver. Ceci traduit, dans le premier cas, une augmentation de la taille des crépidules due à la croissance et, dans le deuxième cas, une diminution de la taille moyenne due, soit à une mortalité des adultes de bases des chaînes, soit à la fixation définitive de jeunes pendant l'hiver au sommet des chaînes primaires (tab. 3). On ne retrouve pas ce schéma dans les chaînes secondaires, où les longueurs curvilignes varient entre 28,1 et 41,4 mm, ainsi que chez les crépidules isolées dont la taille moyenne est comprise entre 13,2 et 22,0 mm. Ces valeurs plus fluctuantes sont sans doute à relier aux différentes fixations de juvéniles qui ont lieu en octobre 1982. Dans la chaîne primaire, l'augmentation de la taille moyenne, pour chaque échantillon, en fonction de la position, à

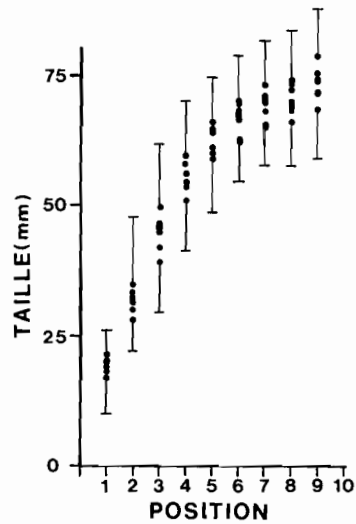


Figure 7
Moyennes des longueurs curvilignes en fonction de la position de *Crepidula fornicata* dans les associations en chaînes primaires pour tout les prélèvements. Barres verticales : ± écart-type.

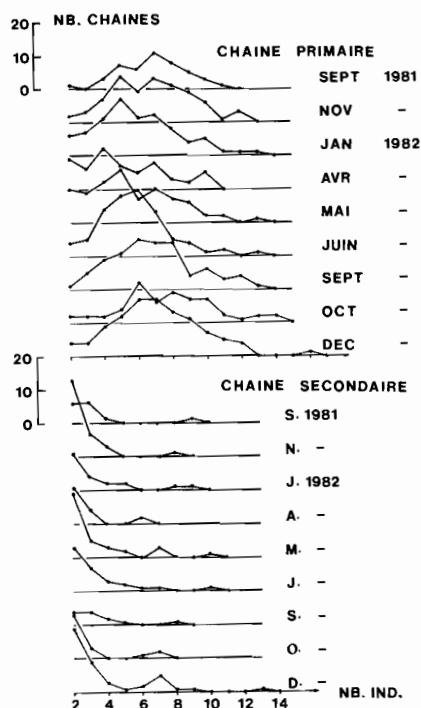
Means of curvilinear lengths related to the place of *Crepidula fornicata* in primary chain associations, for all samples. Vertical bars : ± standard deviation.

Tableau 3

Évolution de la taille moyenne de *Crepidula fornicata* dans les associations en chaînes primaires et secondaires d'au moins deux individus et pour les individus isolés. n : nombre de crépidules, s : écart-type.

Changes in the average size of *Crepidula fornicata* in primary and secondary chain associations (at least two individuals) and in lone individuals.

Date	Chaîne I			Chaîne II			Individus isolés		
	\bar{m}	s	n	\bar{m}	s	n	\bar{m}	s	n
15.09.81	49,8	19,0	312	29,0	11,2	43	18,6	6,7	27
13.11.81	46,9	19,2	525	28,1	12,7	91	17,3	6,4	107
11.01.82	46,5	19,7	494	35,1	18,4	69	18,9	12,1	73
26.04.82	48,3	20,7	297	32,3	15,1	46	22,0	12,8	65
24.05.82	47,9	20,0	453	34,5	14,5	106	18,6	7,4	99
23.06.82	49,1	20,3	500	38,4	17,6	92	20,0	11,4	66
20.09.82	52,1	20,6	510	37,5	16,9	41	21,3	12,0	57
18.10.82	53,1	21,3	394	29,5	20,0	55	13,2	13,7	129
1.12.82	50,9	21,4	620	41,4	21,6	148	16,0	11,1	113



Distribution de *Crepidula fornicata* dans les chaînes primaires et secondaires en fonction du temps.

Distribution of *Crepidula fornicata* along primary and secondary chains as a function of time.

partir des individus apicaux (fig. 7) met en évidence la croissance rapide de *Crepidula fornicata* jusqu'à la quatrième position, puis le tassement progressif de l'accroissement pour les positions suivantes. La crépidule apicale ayant en moyenne 19 mm, tout au long de l'année, l'accroissement entre deux individus successifs est de 11 à 13 mm jusqu'à la 4^e position, puis il va en décroissant. Le calcul des paramètres de la loi de von Bertalanffy sur les moyennes de la taille en fonction de la position dans les chaînes primaires, en considérant que la position 1 correspond en moyenne à un âge de 1 an et ainsi de suite, permet de définir un modèle moyen : $L_c = 78,41 (1 - e^{-0,313(t-0,172)})$.

La décomposition du prélèvement du mois de juin 1982 en cohortes (fig. 4) montre l'étalement des polygones de fréquence des longueurs curvilignes pour chaque âge. La dispersion autour de la longueur moyenne est très importante dès la première année, et n'augmente

que peu les années suivantes. Dans ce cas, l'accroissement moyen annuel est, pour les animaux de 1 an de 20,1 mm, puis il diminue progressivement avec l'âge : 18,9 mm, 16,9 mm, 12,2 mm respectivement pour ceux de 2 ans, 3 ans et 4 ans et plus. Si l'on considère que le mois de juin est caractérisé par le début de fixation des juvéniles, donc comme le point zéro, et que, du fait du fort ralentissement de la croissance, observé très rapidement, la moyenne des tailles obtenues à 4 ans et plus peut être fixée artificiellement à 5 ans, les paramètres de la loi de von Bertalanffy ($L_t = 78,9 (1 - e^{-0,349(t-0,347)})$) correspondent à ceux décrits plus haut pour la croissance en fonction de la position dans la chaîne.

La difficulté de définir les stries d'accroissement et la correspondance observés pour les courbes de croissance obtenues selon les deux précédentes méthodes, nous amène à ne considérer que les positions dans les associations en chaînes pour le calcul des productions et des rapports P/\bar{B} . De même, par simplification, nous ne considérerons que la chaîne principale.

Relation « taille-poids »

La relation entre la longueur curviligne de la coquille et le poids sec de chair établie sur un lot issu de tous les prélèvements effectués dans l'année se définit $W = 3,2 \cdot 10^{-5} L_c^{2,174}$ avec un coefficient de corrélation de 0,905, W étant exprimé en milligrammes et L_c en millimètres. 82% de la variance sont extraits par la régression, en effet cette relation tient compte des variations saisonnières de poids de tissus pour une même taille.

Production

Le calcul des taux instantanés de croissance G_i et des indices de mortalité Z_i , à partir des valeurs moyennes des effectifs N_i/m^2 et des poids de chair sèche moyens \bar{W}_i individuels (tab. 4) permet d'obtenir la production annuelle brute d'une population constituée d'association en chaîne de 9 individus ($P = \sum P1_i = 263,8 \text{ g. m}^{-2}$), et la quantité de matière sèche perdue par mortalité et prédation ou production éliminée ($P_e = \sum P2_i = 274,9 \text{ g. m}^{-2}$). La différence de ces productions permet d'extrapoler la biomasse totale de la population soit 582,7 g de chair sèche par mètre carré (fig. 8). Les rapports P/B sont pour la production

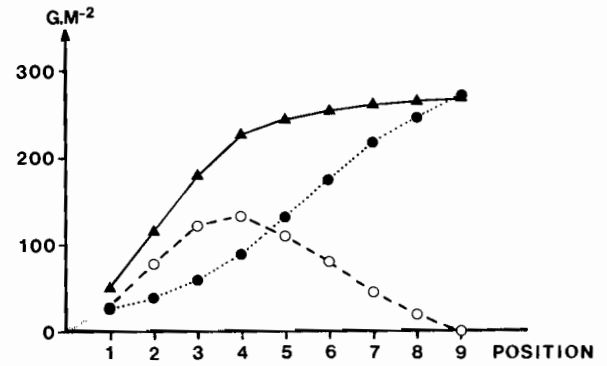


Figure 8 Variation de la biomasse (○), de la production cumulée (▲) et de la quantité éliminée cumulée (●) en fonction des positions dans les associations en chaînes.

Changes in biomass (○), in cumulated production (▲) and in cumulated loss tissues (●), as a function of the places in primary chains associations.

accumulée de 0,453 et pour celle cédée de 0,472, soit, pour une biomasse de 582,7 g/m², une production éliminée de 274,9 g de chair sèche/an. La valeur négative obtenue pour la position 9 est sans doute due au fait que, non seulement il ne reste que peu d'individus vivants à cette position, mais aussi que le calcul à partir de position est vraisemblablement beaucoup moins précis qu'à partir de l'âge réel.

DISCUSSION

La période de reproduction ne commence que fin avril, début mai, en rivière Crouch et en rivière Blackwater, lorsque la température de l'eau atteint 10°C et se termine en septembre (Chipperfield, 1951; Walne, 1956). Il en est de même chez *Crepidula convexa* (Marsh, 1976). A Marennes-Oléron, cette période de reproduction s'étale depuis la fin de février jusqu'au mois d'octobre. Ceci correspond aux résultats de Lubet et Le Gall (1972) et de Coum (1979), respectivement dans le Calvados et en rade de Brest. Cependant le maximum de crépidules présentant des œufs apparaît 1 mois plus tôt, soit en mai au lieu de juin, sans doute en relation avec des eaux plus chaudes à Marennes-Oléron que dans les deux secteurs précédemment cités. 56% des crépidules les plus âgées (4 ans et plus) « incubent » des œufs, ceci correspond aux résultats de

Tableau 4

Effectif moyen (\bar{N}_i), poids moyen par individu (\bar{W}_i), taux instantané de croissance (G_i), taux de mortalité (Z_i), production ($P1_i$), quantité éliminée ($P2_i$) et biomasse (B) par position i . () : écart-type.

Average number (\bar{N}_i), average individual weight (\bar{W}_i), instantaneous growth rate (G_i), mortality rate (Z_i), production ($P1_i$), loss production ($P2_i$) and biomass (B) at point (i) along the chains. () : standard deviation.

Position	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
\bar{N}_i	1898 (485)	1057 (326)	875 (295)	735 (212)	593 (162)	445 (138)	310 (101)	197 (72)	123 (50)	45 (12)
\bar{W}_i (mg)	15,6 (6,0)	54,4 (18,7)	121,8 (35,0)	205,4 (52,5)	267,4 (66,7)	305,1 (71,2)	329,9 (82,8)	357,1 (96,9)	378,1 (89,0)	399,0 (108,2)
G_i	1,25	0,81	0,52	0,26	0,13	0,08	0,08	0,06	0,05	-
Z_i	0,59	0,19	0,17	0,21	0,29	0,36	0,45	0,47	1,01	-
$P1_i$ (g)	52,4	64,5	66,4	40,2	19,0	9,5	6,8	3,5	1,5	-
$P2_i$ (g)	24,7	15,1	21,7	32,5	42,5	42,6	38,5	27,1	30,2	-
B	27,7	77,1	121,8	129,5	106	72,9	41,2	17,6	-3,1	-

le Gall (1978) qui signale que pour des animaux à partir de la 4^e année, le pourcentage de femelles ne dépasse que d'assez peu 50% de l'effectif de la cohorte. Cependant, le fait que 100% des individus en position basale présentent des œufs aux mois de mai et de juin, laisse supposer que tous les animaux les plus âgés sont femelles et se reproduisent. Or, comme le souligne Le Gall (1980), ces animaux de base de chaînes relativement longue (8 à 9 individus) auraient une potentialité femelle beaucoup plus forte du fait de leur âge, accentué par le cumul des facteurs féminisant émis par les individus apicaux. Les crépidules « pondent » et « incubent » des œufs dès la 2^e année ou la 2^e position dans les associations. Or Le Gall (1978) signale que dès la 1^{re} année, il peut y avoir jusqu'à 36% de femelles dans la cohorte. Cependant les changements de sexe sont liés à l'association en chaînes (Le Gall, 1980), des individus formant des chaînes courtes changeant plus rapidement de sexe que des animaux associés en chaînes longues. Or dans le cas présent, cette association en chaîne relativement longue peut expliquer cette fécondité plus tardive.

Coum (1979), en rade de Brest, décrit deux périodes de fixation des juvéniles de *Crepidula fornicata*, l'une de la mi-avril au début du mois de juin et l'autre, très intense, de la mi-août à la mi-septembre. Ces résultats sont en concordance avec ceux de Chipperfield (1951). Cependant Polk (1962), Lubet et Le Gall (1972) remarquent une période de fixation s'étendant du mois de mai au mois d'octobre-novembre. Le Gall (1980) constate expérimentalement qu'une même femelle peut pondre deux fois à 6 semaines d'intervalle. Il en déduit qu'en baie de Seine, une femelle peut pondre plus de deux fois au cours de la saison de reproduction. A Marennes-Oléron, nous constatons deux périodes de fixation des juvéniles, l'une au début du mois de juin et l'autre, très importante, à la fin septembre et au début octobre. Ces pics de juvéniles correspondent à des crépidules isolées, qui ne trouveraient de place définitive dans les chaînes que durant l'hiver et le début du printemps suivant (Coum, 1979), entraînant une diminution de la taille moyenne des crépidules dans les chaînes primaires entre les mois de septembre, octobre et le mois de janvier. Cependant ces juvéniles présentent une forte mortalité (Hoagland, 1979) qui, associée à celle des femelles âgées, se traduit par une diminution du nombre moyen d'individus par chaîne primaire entre les mois de novembre (6,9) et d'avril (5,2). Coum (1979) signale cette diminution pour les crépidules de la rade de Brest entre les mois de février (7,6) et de juin (4,6).

Comme Coum (1979) et Le Gall (1980) l'ont constaté en rade de Brest et en Normandie, il n'apparaît pas véritablement de pics correspondant aux différentes cohortes présentes dans la population. Ceci est dû à une importante variabilité de la croissance à l'intérieur de chaque classe d'âge. Cependant, Orton (1912) dans les rivières Blackwater et Roach, montre, par cette méthode, que, durant leur première année, les crépidules peuvent croître de 15-20 mm. De même, Walne (1956) trouve dans l'estuaire de la rivière Crouch, une croissance comprise entre 10 et 22 mm. Par la lecture des stries d'accroissement, Le Gall (1980) signale une

croissance de 10,8 mm pendant les 6 premiers mois de vie de *Crepidula fornicata*, puis une augmentation de la taille de 18,1 mm, 13,2 mm, 9,4 mm pour les années suivantes. De même, si l'on excepte la première année, les résultats obtenus par Coum, 1979 (18,4 mm, 14,5 mm et 12,1 mm pour respectivement la 2^e, 3^e et 4^e année) sont peu différents de ceux décrits dans ce travail (20,1 mm la 1^{re} année, 18,9 mm, 16,9 mm et 12,2 mm pour respectivement la 2^e, 3^e, 4^e et plus).

Cependant, la concordance entre les courbes de von Bertalanffy obtenue en fonction de l'âge et en fonction de la situation dans les associations en chaîne tend à corroborer les observations d'Orton (1912) et de Walne (1956), et laisse supposer qu'en moyenne un seul individu se fixe et survit au sommet des chaînes par année.

Malgré le fait que la biomasse en tissu sec de la population de *Crepidula fornicata* sur le banc de Charret à Marennes-Oléron (582,7 g/m²), soit très supérieure à celle mesurée par Coum (1979) en rade de Brest (81,3 g/m²) et à celle décrite par Wolff *et al.* (1975) dans le lac de Grevelingen (6,5 g/m²), les rapports P/B calculés (0,46) restent sensiblement voisins de ceux décrits par ces auteurs (P/B=0,33). Ils sont par ailleurs identiques à ceux calculés à travers le bilan énergétique de cette même population (Deslous-Paoli *et al.*, 1985). En se basant sur la relation définie par Robertson (1979) entre la production et la durée de vie d'une cohorte, *Crepidula fornicata* correspond à une espèce caractérisée par une vie longue, une croissance lente. Cependant, comme le constate Coum (1979), ce sont les individus de 1 à 5 ans qui accumulent la majeure partie de la matière organique. Il ne faut toutefois considérer ces résultats que comme issus d'une simplification de la population de *Crepidula fornicata*. En effet, nous nous sommes limités à l'étude d'une population composée exclusivement d'association en chaînes simples soit 82 à 69% de la population selon l'époque, négligeant toutes les associations colatérales fixées sur ces chaînes simples.

De même, l'impossibilité d'assimiler l'évolution, au cours d'une année, d'une position, à celle d'une cohorte, nous a conduits à appliquer le calcul à partir des individus présents aux différentes positions des chaînes à un instant donné, et non à intégrer l'évolution fine de la production aux différentes positions tout au long d'une année.

Remerciements

Cette étude a été réalisée grâce à une convention passée entre l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes de l'Établissement Public Régional de Poitou-Charentes. Je tiens à remercier particulièrement MM. Chardy (IFREMER, Centre de Brest), Héral (IFREMER, Station de La Tremblade) et Massé (Station Marine d'Endoume, Marseille) pour leurs conseils et corrections tant au niveau biologique que mathématique, ainsi que M. Prou pour son aide.

RÉFÉRENCES

- Allen F. R., 1971. Relation between production and biomass, *J. Fish. Res. Can.*, **28**, 1575-1582.
- Boysen-Jensen P., 1919. Valuation of the Limfjord, I : Studies on the fish food in the Limfjord 1909-1917, *Rep. Dan. Biol. Stn.*, **26**, 1-44.
- Chardy P., Guillaumont B., Hamon D., 1984. Étude dynamique de la population de *Nucula nucleus* (bivalve prosobranchie) du cap de Flamanville (Manche), *Oceanol. Acta.*, **7**, 1, 103-112.
- Chipperfield P. N. J., 1951. The breeding of *Crepidula fornicata* (L.) in the river Blackwater, Essex, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **30**, 49-71.
- Coum A., 1979. La population de crépidules *Crepidula fornicata* (L. 1758) en rade de Brest : écologie et dynamique, *Thèse de 3^e cycle, Univ. Bretagne Occidentale*, 134 p.
- Deslous-Paoli J.-M., Héral M., Massé H., 1985. Bilan énergétique d'une population naturelle de *Crepidula fornicata* (L.) dans le bassin de Marennes-Oléron, in: *Bases biologiques de l'aquaculture*, Montpellier, 1983, IFREMER, Actes de Colloques n° 1, 109-124.
- Hoagland K. E., 1979. The behavior of three sympatric species of *Crepidula* (Gastropoda: Prosobranchia) from the Atlantic, with implications for evolution ecology, *The Nautilus*, **94**, 4, 143-149.
- Korringa P., 1951. *Crepidula fornicata* as an oyster-pest. Rapports et procès-verbaux des réunions, *Cons. Perm. Inter. Explor. Mer.*, **2**, 128, 55-59.
- Le Gall P., 1978. Sexe-ratio et déterminisme sexuel chez *Crepidula fornicata* (Phil), *Haliotis*, **9**, 1, 31-34.
- Le Gall P., 1980. Étude expérimentale de l'association en chaîne et de son influence sur la croissance et le sexualité chez la crépidule *Crepidula fornicata* Linné 1758 (mollusques mésogastéropodes), *Thèse Doct. État, Univ. Caen*, 251 p.
- Lubet P., Le Gall P., 1972. Recherches préliminaires sur la structure des populations de *Crepidula fornicata* Phil., mollusques mésogastéropodes, *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **97**, 211-222.
- MacMillan N. F., 1938. Early records of *Crepidula* in English waters, *Proc. Malac. Soc. London*, **23**, 236.
- Marsh G. A., 1976. Ecology of the gastropod epifauna of Eelgrass in a Virginia estuary, *Chesapeake Sci.*, **17**, 3, 182-187.
- Massé H., 1968. Sur la productivité des peuplements marins benthiques, *Cah. Biol. Mar.*, **9**, 363-372.
- Orton J. M., 1912. An account of the natural of the slipper-limpet (*Crepidula fornicata*) with some remarks on its occurrence on the oyster grounds on the Essex coast, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **9**, 437-443.
- Polk P., 1962. Waarnemingen aangaande het woorkomen. De voorplanting, de settling en de groei van *Crepidula fornicata*, *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, **1**, 47-80.
- Rachor E., 1976. Structure, dynamics and productivity of a population of *Nucula nitidosa* (Bivalvia, Prosobranchiata) in Germain Bight, *Ber. Dtsch. Wiss. Korm. Meeresforsch.*, **24**, 296-331.
- Robertson A. I., 1979. The relationship between annual production: biomass ratios and life spans for marine macrobenthos, *Oecologia*, **38**, 193-202.
- Schnute J., 1982. A manual for easy nonlinear parameter estimation in fishery research, *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, **1140**, 115 p.
- Trochon P., 1954. Le « *Crepidula* » coquillage parasite, *Sciences et Pêches, Bull. Info. Doc. ISTPM*, **20**, 5.
- Voogt P. A., 1972. Lipid and sterol: components and metabolism in mollusca, *Chem. Zool.*, **7**, 245-300.
- 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, *Fish. Invest.*, Ser. 2, **20**, 6, 1-50.
- Wolff W. J., Vegter F., Mulder H. G., Meijts T., 1975. The production of benthic animals in relation to phytoplankton production. Observation in the saline lake Grevelinger. The Netherlands, *Proc. 10th Europ. Symp. Mar. Biol., Ostand, September 17-23, 1975*, **2**, 263-672.