

Crepidula fornicata
Composition biochimique
Valeur énergétique
Marennes-Oléron

Crepidula fornicata
Biochemical composition
Energy value
Marennes-Oléron

Crepidula fornicata L. (Gastéropode, Calyptraeidae) dans le bassin de Marennes-Oléron : composition et valeur énergétique des individus et des pontes

J.-M. DESLOUS-PAOLI, M. HÉRAL

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

Reçu le 11/2/85, révisé le 12/6/85, accepté le 13/6/85.

RÉSUMÉ

Dans le bassin de Marennes-Oléron, *Crepidula fornicata* est constituée en moyenne de 60% de coquille et de 3 à 8,5% de poids de chair sèche par rapport au poids frais total. L'évolution de la composition biochimique indique, d'une part deux périodes de ponte chez les femelles et une période de reproduction pour les mâles, et, d'autre part que le constituant principal de la réserve énergétique est le glycogène. La valeur énergétique globale de la chair sèche sans cendre de *Crepidula fornicata* varie entre 15,1 et 19,3 joules/mg (moyenne 17,7) et est supérieure chez les mâles par rapport aux femelles pendant toute la période de reproduction. Les femelles sont fécondes à partir de la 3^e année et pondent en moyenne 56 oothèques contenant environ 11 725 œufs par ponte dont la valeur énergétique moyenne est de 22,4 joules/mg sans cendre.

Oceanol. Acta, 1986, 9, 3, 305-311.

ABSTRACT

Crepidula fornicata L. (Gastropods, Calyptraeidae) in the bay of Marennes-Oléron: Biochemical composition and energy value of individuals and spawning

In the bay of Marennes-Oléron, the shell represents 60% and the dry flesh from 3 to 8.5% of the total weight of *Crepidula fornicata*. Seasonal changes in the biochemical composition of the dry flesh show two periods of spawning for the females and a single period of reproduction for the males, and that the main component of the energy reserve is glycogen. The mean energy value of *Crepidula fornicata* varies between 15.1 and 19.3 joules/mg of ash-free dry weight of flesh (average 17.7) and this value is higher in the males than the females, during all the periods of reproduction. The females lay, as early as their third year, about 56 egg capsules at each spawning, containing a total of 11 725 eggs with an energy value of 22.4 joules/mg ash free dry weight.

Oceanol. Acta, 1986, 9, 3, 305-311.

INTRODUCTION

Les études sur la biologie et l'écologie de *Crepidula fornicata* sont encore très fragmentaires. En France, la crépidule n'a été étudiée dans son milieu naturel que par Labet et Le Gall (1972) sur les côtes du Calvados et par Coum (1979) en rade de Brest. Or ce mésogastéropode (fig. 1) de la famille des Calyptraeidae (Hoagland, 1977) s'est installé dans tous les grands centres

conchylicoles de l'Europe du Nord depuis son implantation, vers la fin du XIX^e siècle, en Angleterre, à l'occasion d'un transfert d'huîtres *Crassostrea virginica* (Walne, 1956).

L'infestation du bassin de Marennes-Oléron a débuté au début des années 1970 et devint préoccupante dès les années 1980. En effet, dans un bassin d'élevage, où les concentrations en mollusques filtreurs, qu'ils soient cultivés ou sauvages, et la quantité mais aussi la qualité

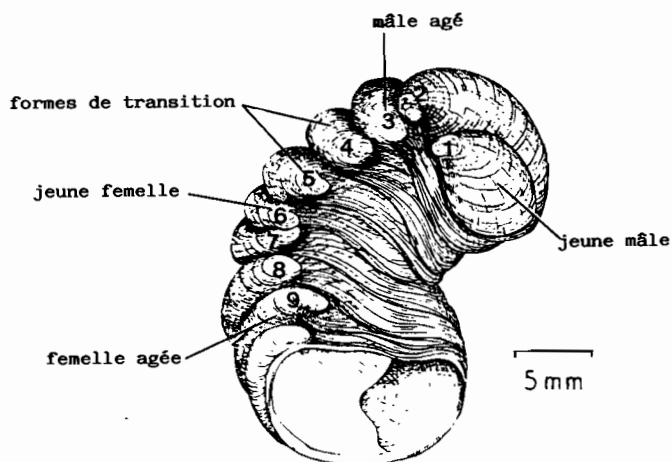


Figure 1
Association en chaîne de *Crepidula fornicata* (d'après Fretter, Graham, 1962), et numérotation des positions de chaque individu.
Chain association of *Crepidula fornicata* (from Fretter, Graham, 1962).

de la nourriture qui y transite, doivent être en équilibre, l'expansion d'une nouvelle population compétitrice (Voogt, 1972; Calabrese, Rhodes, 1974) peut induire à plus ou moins long terme une réduction du niveau et de la qualité des stocks cultivés.

Afin d'établir un bilan des besoins en énergie de la population de *Crepidula fornicata* et de la comparer à celle des mollusques en élevage (Deslous-Paoli *et al.*, 1985), il a été nécessaire de définir, en plus de la dynamique de cette population (Deslous-Paoli, 1985) l'évolution de la composition biochimique et de la valeur énergétique de la chair et des pontes des individus *Crepidula fornicata*.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Les poids des animaux entiers, de leurs coquilles et de leurs chairs fraîches et séchées à l'étuve à 60°C sont mesurés sur une quinzaine d'individus constituant deux associations en chaîne simple issues d'échantillons prélevés mensuellement aux abords du banc de Charret (fig. 2).

Sur la chair séchée et broyée de chacun de ces individus, les protéines sont extraites par une solution de soude normale et dosées par la méthode de Lowry *et al.* (1951). Les sucres réducteurs sont extraits à froid dans du T.C.A. à 15%, le glycogène est précipité par de l'éthanol absolu, les dosages sont faits par la méthode de Dubois *et al.* (1956). Les lipides extraits par la méthode de Bligh et Dyer (1959) sont dosés par la méthode de Marsh et Weinstein (1966) et les poids de cendres sont estimés après calcination pendant 24 heures à 450°C. La valeur énergétique est déterminée par microcalorimétrie grâce à un appareil du type de celui mis au point par Phillipson (1964) selon le protocole décrit par Héral et Deslous-Paoli (1983).

La teneur en matière organique de la coquille est déterminée par pesée après broyage et calcination à 450°C pendant 1 heure. Les résultats correspondent à une valeur moyenne représentative de 2 à 3 individus

d'une chaîne (fig. 1) placés respectivement en position apicale pour les mâles, en position basale pour les femelles et intermédiaire pour les autres.

Le nombre d'oothèques constituant les pontes incubées par 70 femelles ovigères prélevées sur le banc de Charret le 10 juin 1983, est déterminé. Dans cinq des oothèques constituant chacune de ces pontes, le nombre d'embryons est compté et les stades d'évolution sont définis selon l'échelle proposée par Coum (1979) à partir de celle de Chipperfield (1951): stade A: morula, de couleur jaune montrant un clivage spiral et la formation de quartettes; stade B: morula à velum de couleur jaune orangé; stade C: embryons, enveloppés d'une coquille portant ou non un point d'ornementation, de couleur gris orangé; stade D: la coquille porte une ornementation identique à celle de la véligère, les embryons sont alors gris ou bruns. Les estimations pondérales et les analyses biochimiques ont été réalisées sur trente pontes classées selon les différents stades d'évolution, en fonction de leur couleur, et selon les méthodes utilisées pour l'étude des tissus.

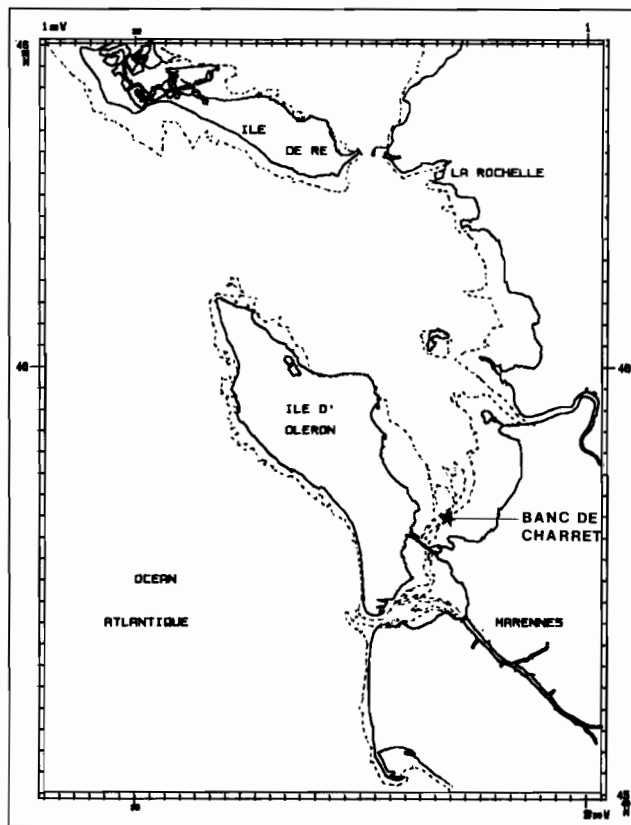


Figure 2
Carte du bassin de Marennes-Oléron, situation des prélèvements sur le banc de Charret.
Map of the area, showing sampling site.

RÉSULTATS

La coquille représente entre 56,5 et 66,5% du poids total des individus (fig. 3). Cependant ces valeurs sont toujours plus fortes chez les femelles que chez les mâles. Ceci est à relier au fait que les crépidules femelles sont les individus les plus âgés de la population, alors que

les mâles sont les plus jeunes. La teneur de la coquille en matière organique décroît de 5% pour des individus jeunes de 9 mm à environ 2% pour les crépidules d'au moins 25 mm. Une relation $W = 0,00855 L_c^{2,1848}$ lie le poids de matière organique de la coquille (W en mg) avec la longueur curviligne (L_c en mm) avec un coefficient de corrélation $r = 0,993$. Inversement, le pourcentage de chair sèche par rapport au poids total est toujours inférieur chez les crépidules femelles par rapport aux mâles pour les mêmes raisons que plus haut (fig. 3). Ce pourcentage reste faible de novembre à avril (de 3,0 à 4,6% quel que soit le sexe), puis présente, chez les femelles deux pics, l'un en mai (4,3%) et l'autre en août (6,2%), chacun de ces pics étant suivis d'une chute brutale. Chez les individus intermédiaires et surtout chez les crépidules mâles, ce pourcentage présente un pic important au mois de mai (6,5% pour les intermédiaires et 8,5% pour les mâles) puis un maximum peu marqué en septembre.

Le pourcentage d'eau varie entre 70,6 et 84,7% du poids de la chair fraîche (fig. 3). Pendant l'hiver, il est plus important chez les crépidules mâles que chez les autres individus composant une chaîne, puis il représente la même évolution chez les mâles et les femelles du mois d'avril au mois de juillet; en octobre l'évolution est inverse.

La valeur énergétique de la chair sèche sans cendre (ADW) a fait l'objet de 55 mesures (fig. 4). Elle varie entre 15,1 et 19,3 joules/mg ADW (moyenne annuelle

$17,7 \pm 1,06$ joules/mg ADW). Dans l'ensemble, les valeurs énergétiques des tissus des mâles (19,2 joules/mg ADW) ont été supérieures à celles des femelles (16,7 joules/mg ADW) excepté en automne. On peut penser que ceci est dû au fait que 63% des femelles analysées avaient pondu car les gamètes des femelles, riches en lipides ont en général une forte valeur énergétique.

Les teneurs en protéines évoluent conjointement chez tous les individus (fig. 5; de 21,8 à 40,6% du poids de chair sèche). On ne constate que peu de différence significative entre les mâles et les femelles sauf au

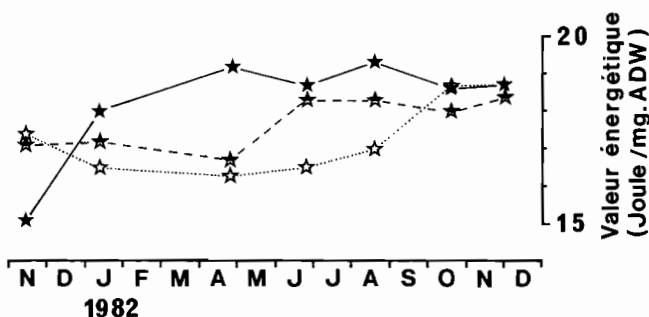


Figure 4
Évolution de la valeur énergétique de la chair sèche sans cendre (ADW) pour les mâles (signes pleins), les femelles (signes ouverts) et les individus intermédiaires (signes à moitié pleins) de *Crepidula fornicata*.

Evolution of the energy value of ash free dry weight for males (closed marks), females (open marks) and individuals in the middle of the chain (half open marks) of *Crepidula fornicata*.

Tableau 1
Comparaison statistique, par un test de Mann-Whitney des moyennes de pourcentages de protéines, lipides, sucres réducteurs non glyco-gène et glycogène dans les tissus secs des mâles et des femelles de *Crepidula fornicata*.
 n_A et n_B = nombre de mesures dans chaque échantillon;
 U_{th} = valeur théorique pour $P=0,05$ (*).
Statistic comparison (Mann-Whitney-test) of proteins, lipids, free carbohydrates and glycogen contents (% of dry tissues) for males and females of *Crepidula fornicata*.
 n_A and n_B = number of values in each samples;
 U_{th} = theoretical value for $P=0,05$ (*).

Date	n_A	n_B	U_{th}	U calculé			
				Sucres réducteurs libres	Glycogène	Lipides	Protéines
13.11.81	4	4	0	8	8	6	8
11.01.82	4	4	0	4	1	3	2
26.04.82	6	6	5	6	6	4*	12
24.05.82	4	6	2	7	4	17	12
23.06.82	4	5	1	10	10	11	8
21.07.82	4	4	0	7	7	1	3
19.08.82	5	5	2	8	8	7	1*
20.09.82	5	6	3	8	9	11	8
18.10.82	4	4	0	0*	0*	6	3
1.12.82	5	5	2	0*	0*	3	4

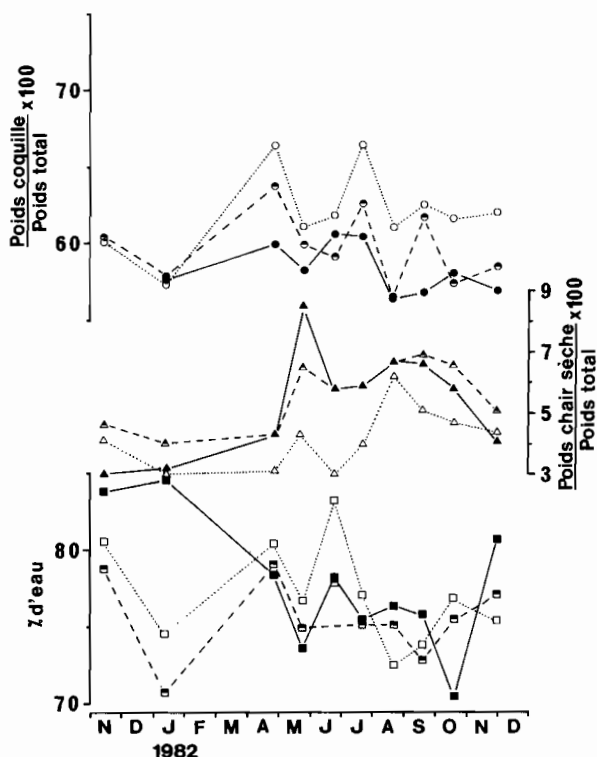


Figure 3
Évolution des pourcentages de coquille et de chair sèche par rapport au poids total, et, du pourcentage d'eau dans les tissus pour les mâles (signes pleins), les femelles (signes ouverts) et les individus intermédiaires (signes à moitié pleins) de *Crepidula fornicata*.
Evolution of shell and dry meat contents as percentage of total weight, and percentage of water in the tissues for males (closed marks), females (open marks) and individuals in the middle of the chain (half open marks) of *Crepidula fornicata*.

mois d'août (tab. 1). L'évolution de la teneur en lipides comprise entre 2,5 et 4,9% du poids de chair sèche (fig. 5) ne montre pas de différence significative entre les mâles et les femelles sauf au mois d'avril 1982 (tab. 1). Les sucres réducteurs non glyco-gène ne composent que de 0,2 à 1,9% du poids de chair sèche et ne présentent que peu de fluctuation pendant l'année (fig. 5). Par contre le glycogène, s'il reste à des valeurs

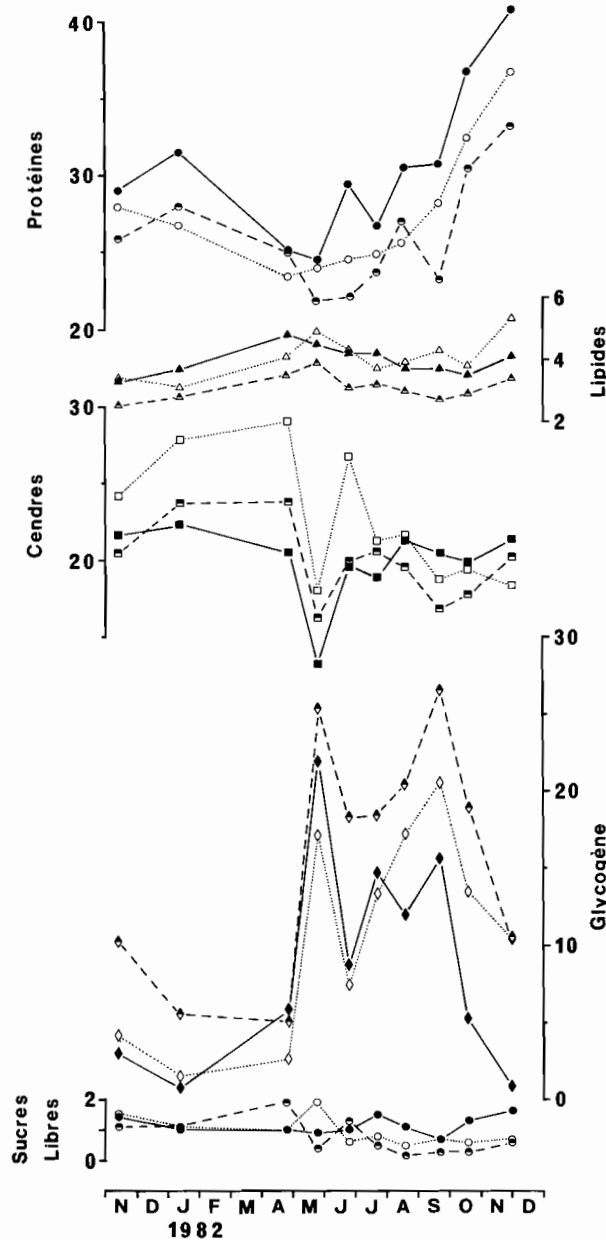


Figure 5
Évolution des pourcentages de protéines, lipides, glycogène, sucres réducteurs non glycogène et cendres pour la chair sèche des mâles (signes pleins) des femelles (signes ouverts) et des individus intermédiaires (signes à moitié pleins) de *Crepidula fornicata*.
Evolution of proteins, lipids, glycogen, free carbohydrates and ash as percentage of tissue dry weight for males (closed marks), females (open marks) and individuals in the middle of the chain (half open marks) of *Crepidula fornicata*.

comprises entre 0,7 et 10,2% du poids de chair sèche pendant l'hiver et le début du printemps, atteint rapidement de fortes valeurs (17,1 à 25,4% du poids de chair sèche) dès le mois de mai (fig. 5). Les crépidules femelles et mâles contiennent alors toujours moins de glycogène que les individus intermédiaires. Il existe par ailleurs des différences significatives entre les mâles et les femelles pour les sucres réducteurs non glycogène et le glycogène aux mois d'octobre et de décembre 1982 (tab. 1). Le pourcentage de cendre (fig. 5) reste à peu près constant autour de 20% chez les crépidules mâles sauf à la fin du mois de mai où il tombe à 14,2% du poids de chair sèche. Les crépidules femelles, quant à

elles, contiennent plus de cendre que les mâles particulièrement pendant la période printanière (tab. 1), et présentent deux chutes successives en mai et juillet, puis la teneur en cendre diminue progressivement depuis le mois de septembre jusqu'au mois de décembre. La somme de ces constituants n'explique que de 60 à 70% de la chair sèche. Ceci est principalement dû à l'utilisation de la méthode de Lowry *et al.* (1951) qui ne dose pas les protéines de structure (Héral, Deslous-Paoli, 1983). Les constituants ainsi dosés ne constitueraient que les éléments facilement mobilisables.

Quels que soient les stades de développement des embryons, les pontes de *Crepidula fornicata* sont constituées en moyennes de 56 ± 13 oothèques, avec un maximum de 94 et un minimum de 18. La séparation des stades (tab. 2) ne met pas en évidence de différence significative du nombre d'oothèques par ponte ainsi que du nombre d'œufs par oothèque. Le nombre moyen d'œufs incubés par femelles lors de chaque ponte est de 11 247.

Tableau 2
Nombre d'oothèques par ponte, nombre d'œufs par oothèque et par ponte de *Crepidula fornicata*.
() : écart-type;
n = nombre de valeurs.
Number of egg capsules by laying, number of eggs by capsule and by laying of *Crepidula fornicata*.
() : standard deviation;
n = number of values.

Stade	A	B	C	D
n	32	17	7	12
Nombre d'oothèques	60 (14)	62 (12)	57 (13)	50 (11)
Nombre d'œufs par oothèques	215 (57)	204 (44)	192 (50)	195 (43)
Nombre d'œufs par ponte	11 725 (4 891)	12 498 (3 161)	10 874 (3 662)	9 892 (3 729)

La comparaison du nombre d'œufs émis par ponte en fonction de l'âge, déterminé par les stries d'accroissement, et en fonction de la position dans les chaînes montre une évolution similaire (tab. 3 et 4). Seul le nombre d'œufs incubés par les animaux de trois ans est faible (4 134 œufs), alors qu'il est déjà relativement fort (9 720 œufs) dès la deuxième position dans les chaînes.

Les pontes prises en totalité, juste après leur émission, contiennent en moyenne 78,5% d'eau et 13% de cendres. Les protéines, sucres réducteurs non glycogène, glycogène et lipides représentent respectivement 39,4, 3, 3,8 et 9,1% du poids sec. Leur valeur énergétique est de 21,7 joules par mg de poids sec sans cendre. Au fur et à mesure du développement embryonnaire, on constate une augmentation des pourcentages en eau et en cendre. Pour tous les autres constituants des réserves énergétiques des embryons, on constate, au contraire, une diminution, particulièrement sensible pour le glycogène et les lipides. Corrélativement la valeur énergétique diminue de 22,4 joules mg^{-1} de poids sec sans cendre à 20,7 en fin d'incubation (tab. 5).

DISCUSSION

La coquille représente en moyenne 60% du poids total des crépidules ce qui est légèrement supérieur aux 50% mesurés par Le Gall (1980). De même, cet auteur signale, que les pourcentages des poids de la coquille diminue avec l'augmentation de taille. A Marennes-Oléron, ce pourcentage chez les femelles est régulièrement supérieur à celui des mâles, la calcification de la coquille augmentant avec l'âge. A noter que les observations de Le Gall (1980) ne portent pas sur un cycle complet comme les nôtres.

Walne (1956) mesure 86% d'eau dans la chair des crépidules et Le Gall (1980) 92% en moyenne au mois de janvier. A la même période, la chair des crépidules de Marennes-Oléron contient 76% d'eau en moyenne mais cette teneur varie entre 70,6 et 84,7% selon l'épo-

que et le sexe. Comme le signale Giese (1969), la teneur en eau diminue fortement dans l'ovaire avant la ponte et remonte brutalement après, ceci correspond à de nombreuses observations chez les bivalves (Slabyj *et al.*, 1978; Ansell *et al.*, 1980; Deslous-Paoli, 1982). Dans le cas présent, on constate deux périodes où se produit ce phénomène chez les crépidules femelles (mai et août-septembre) et seulement une en mai pour les crépidules mâles. La bonne concordance que l'on observe entre l'évolution opposée des pourcentages de chair sèche par rapport au poids total des crépidules et de la teneur en eau de la chair laisse supposer deux périodes marquées de ponte pour les femelles et une seule pour les mâles. L'évolution larvaire de *Crepidula fornicata* après une incubation d'un mois, peut varier entre 3 semaines et 2 mois car les larves peuvent repousser leur métamorphose (Chipperfield, 1951; Calabrese, Rhodes, 1974; Pechenick, 1980), les

Tableau 3
Fécondité en fonction de l'âge.
() : écart-type;
n = nombre de valeurs.
Fecundity as a function of age.
() : standard deviation;
n = number of values.

Age	3	4	5	6	7	8
n	2	6	14	11	16	8
Nombre d'oothèques	39	52 (11)	51 (16)	56 (11)	62 (10)	60 (10)
Nombre d'œufs par oothèques	106 (10)	178 (47)	208 (62)	218 (46)	220 (43)	200 (44)
Nombre d'œufs par ponte	4 134	9 256	10 608	12 208	13 640	12 000

Tableau 4
Fécondité en fonction de la position dans les chaînes.
() : écart-type;
n = nombre de valeurs.
Fecundity as a function of the position along the chain.
() : standard deviation;
n = number of values.

Position	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
N	2	4	9	14	11	8	6	6	5	2	2
Nombre d'oothèques	54 (27)	52 (6)	58 (12)	48 (12)	60 (9)	56 (8)	56 (21)	62 (20)	61 (7)	64 (10)	69 (11)
Nombre d'œufs par oothèques	180 (81)	174 (56)	203 (54)	201 (60)	195 (42)	214 (54)	229 (47)	195 (62)	241 (62)	214 (39)	260 (57)
Nombre d'œufs par ponte	9 720	9 048	11 774	9 648	11 700	11 984	12 824	12 090	14 701	13 696	17 940

Tableau 5
Évolution des pourcentages d'eau, du poids sec, de la composition biochimique et de la valeur énergétique des pontes de *Crepidula fornicata*.
n = nombre de valeurs;
s = écart-type.
Evolution of dry weight, biochemical and energy value composition in the laying of *Crepidula fornicata*.
s = standard deviation;
n = number of values.

Couleurs (stades)	Jaune (A) n = 5 (s)	Orange (B) n = 14 (s)	Gris (C) orangé n = 5 (s)	Gris (D) n = 6 (s)
% eau	78,5 (4,4)	75,5 (4,2)	79,3 (3,0)	81,6 (2,3)
Poids de ponte sèche (mg)	32,9 (9,0)	53,0 (18,4)	62,4 (28,1)	52,0 (16,6)
% cendre	13,1 (2,2)	9,3 (2,3)	19,9 (4,0)	28,1 (5,5)
% protéines	39,4 (3,8)	43,8 (3,1)	38,3 (2,5)	32,5 (3,6)
% sucres réducteurs libres	3,0 (0,4)	3,8 (1,5)	2,7 (0,7)	1,5 (0,6)
% glycogènes	3,8 (1,9)	5,5 (1,2)	1,4 (0,7)	0,5 (0,2)
% lipides	9,1 (1,2)	9,3 (1,1)	7,3 (0,9)	5,3 (1,4)
Teneur énergétique (joules/mg ADW)	22,37	22,18	21,69	20,72

périodes de pontes définies ainsi correspondent donc bien aux fixations larvaires des mois de juin et début octobre (Deslous-Paoli, 1985). En revanche chez les crépidules mâles, la présence d'une seule période marquée, laisse supposer une seule période d'accouplement pendant la période de reproduction. En effet, Le Gall (1980) signale qu'un seul accouplement semble permettre la réalisation de plusieurs pontes successives au cours de l'année.

L'analyse des constituants de la chair sèche met en évidence la faible teneur en protéines mobilisables ainsi qu'en lipides. Walne (1956) trouve 57,4% de protéines et Giese (1969) observe des valeurs supérieures à 50% chez *Haliotis cracherodii* et *Megathura crenulata*. Ces différences viennent des méthodes de dosages utilisées (Héral et Deslous-Paoli, 1983). La teneur en lipides correspond aux 2,6% décrits par Walne (1956). Cette teneur augmente pendant la période de reproduction à partir du mois d'avril et de mai, et semble légèrement supérieure chez les individus sexués. L'élément de réserve le plus important stocké chez *Crepidula fornicata* est le glycogène. Les teneurs en glycogène que nous mesurons chez *Crepidula fornicata* sont les plus faibles pendant l'hiver et jusqu'au mois d'avril, date à laquelle débiterait la ponte. Ceci est sans doute dû à une utilisation simultanée des réserves glucidiques pour d'une part, passer la mauvaise saison hivernale et d'autre part constituer les gamètes.

La gamétogenèse débute vraisemblablement à la fin de l'automne précédant la période de reproduction puisque c'est à cette époque que l'on constate une diminution de la teneur en glycogène corrélative à une augmentation de la valeur énergétique des femelles. En effet, Giese (1969) et Hayashi (1983) suggèrent que les éléments stockés dans le muscle (principalement le glycogène et les protéines) chez les gastéropodes sont transportés aux gonades, pour y être convertis en protéines et lipides, ces deux éléments étant prédominants dans la gonade développée et particulièrement dans l'ovaire. Cette transformation est sans doute identique à celle décrite chez les bivalves (Gabbott, 1975; Zaba, 1981; Deslous-Paoli *et al.*, 1982). Cette teneur en glycogène augmente à nouveau rapidement au mois de mai traduisant une reconstitution rapide des réserves énergétiques, sans doute en relation avec le développement des populations phytoplanctoniques du bassin de Marennes-Oléron à cette époque (Héral *et al.*, 1983b; 1984).

Dans le bassin de Marennes-Oléron, il semble que les femelles ne deviennent réellement fécondes qu'à partir de la 3^e année ou de la deuxième position dans les chaînes. Or Le Gall (1978) signale que dès la première année il peut y avoir jusqu'à 36% de femelles dans la cohorte. Mais ces changements de sexe sont liés à l'association en chaîne (Le Gall, 1980), les individus associés en chaîne courte, changeant plus rapidement de sexe que des animaux associés en chaîne longue. L'association en chaîne, relativement longue dans le cas présent, peut expliquer cette maturité plus tardive

(Coum, 1979). Hoagland (1978) remarque également que le nombre d'œufs produits par saison augmente avec la taille des animaux et Coum (1979) calcule la relation $y = 519x - 11913$ où y est le nombre d'œufs moyens par ponte et x la longueur des animaux (en projection rectiligne). Ceci concorde avec l'augmentation du nombre d'œufs incubés par ponte constatée en fonction de l'âge dans cette étude. Le fait que cette augmentation soit moins nette en fonction de la position est à relier à la dispersion des animaux du même âge autour de la position moyenne qu'ils devraient occuper (Deslous-Paoli *et al.*, 1985).

Le nombre d'œufs incubés par ponte est d'environ 11247. Ces résultats restent proches de ceux décrits par Coum (1979). Tout au long de cette évolution embryonnaire, l'apparition de la coquille des larves véligères entraîne une augmentation de la teneur en cendre comme le décrivent Holland et Spencer (1973) pour *Ostrea edulis*. De même, l'augmentation de la teneur en eau des pontes est vraisemblablement liée aux activités cataboliques.

L'utilisation de 43% des lipides, 91% du glycogène, 60% des glucides libres et 26% des protéines solubles, explique la diminution de la teneur énergétique des pontes de 22,4 à 20,7 joules.mg⁻¹. Pandian (1969) constate une diminution de 13,4% des lipides durant le développement embryonnaire. C'est donc en grande partie sur les réserves lipidiques et protéiques que pourra se poursuivre le développement larvaire planctonique de *Crepidula fornicata* comme c'est le cas pour les larves d'*Ostrea edulis* (Millar, Scott, 1967; Holland, Spencer, 1973) et de *Mytilus edulis* (Bayne *et al.*, 1975), les réserves en hydrate de carbone étant épuisées. Cette étude couplée à une étude de la dynamique de population de *Crepidula fornicata* dans le bassin de Marennes-Oléron (Deslous-Paoli, 1985) a permis d'établir un bilan des flux d'énergie à travers cette population (Deslous-Paoli *et al.*, 1985). Ce bilan comparé avec ceux réalisés dans le même bassin pour les cultures de *Crassostrea gigas* (Héral *et al.*, 1983a; Deslous-Paoli, Héral, 1984) et de *Mytilus edulis* (Boromthanasat, 1986) permettront d'aboutir à une gestion plus rationnelle des populations cultivées et sauvages compétitrices sur le plan trophique par rapport aux potentialités nutritives de ce bassin.

Remerciements

Cette étude a été réalisée grâce à une convention passée entre l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes et l'Établissement Public Régional de Poitou-Charentes. Nous tenons à remercier M. H. Massé (Station Marine d'Endoume, Marseille) pour ses conseils et la correction de ce manuscrit.

RÉFÉRENCES

- Ansell A.D., Frenkiel L., Moueza M., 1980. Seasonal changes in tissue weight and biochemical composition for the bivalve *Donax trunculus* L. on the Algerian coast, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **45**, 105-116.
- Bayne B.L., Gabbott P.A., Widdows J., 1975. Some effects of stress in the adult on the eggs and larvae of *Mytilus edulis* L., *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **55**, 675-689.
- Bligh G., Dyer W.F., 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification, *Can. J. Biochem. Physiol.*, **37**, 911-917.
- Boromthananat S., 1986. Les bouchots à *Mytilus edulis* Linnaeus dans l'écosystème estuarien du bassin de Marennes-Oléron (France) : Aspects biologiques et bioénergétiques, Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille II, 150 p.
- Calabrèse A., Rhodes E.W., 1974. Culture of *Mulinia lateralis* and *Crepidula fornicata* embryos and larvae for studies of pollution effects, *Thalassia Jugosl.*, **10**, 1/2, 89-102.
- Chipperfield P.N.J., 1951. The breeding of *Crepidula fornicata* (L.) in the river Black-Water. Essex, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **30**, 49-71.
- Coum A., 1979. La population de crépidules *Crepidula fornicata* (1758) en rade de Brest : écologie et dynamique, Thèse 3^e cycle, Univ. Bretagne Occidentale, 134 p.
- Deslous-Paoli J.-M., 1982. Croissance et qualité de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg en élevage dans le bassin de Marennes-Oléron, *Tethys*, **10**, 4, 365-371.
- Deslous-Paoli J.-M., 1985. *Crepidula fornicata* L. (gastéropodes) dans le bassin de Marennes-Oléron : structure, dynamique et production d'une population, *Oceanol. Acta* (sous presse).
- Deslous-Paoli J.-M., Héral M., 1984. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole, *Haliotis*, **14**, 79-90.
- Deslous-Paoli J.-M., Zanette Y., Héral M., Massé H., Garnier J., 1982. Amélioration de la forme et de la qualité de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg dans les claires de Marennes-Oléron, *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, **45**, 3, 181-194.
- Deslous-Paoli J.-M., Héral M., Massé H., 1985. Bilan énergétique d'une population de *Crepidula fornicata* dans le bassin de Marennes-Oléron, in : *Bases biologiques de l'aquaculture*, Montpellier 1983, IFREMER, Actes Colloq. n° 1, 109-124.
- 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.
- Fretter V., Graham A., 1962. *British prosobranch molluscs, their functional anatomy and ecology*, The Ray Society, Adland and Son Ed., Bartholomew Press, London, 775 p.
- Gabbott P.A., 1975. Storage cycles in marine molluscs: a hypothesis concerning the relationship between glycogen metabolism and gametogenesis, in : *Proc. 9th Europ. Mar. Biol. Symp.*, edited by H. Barnes, Aberdeen University Press, 191-211.
- Giese A.C., 1969. A new approach to biochemical composition of the mollusc body, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **7**, 175-229.
- Hayashi I., 1983. Seasonal changes in condition factors and in the C:N ratio of the foot of the ormer, *Haliotis tuberculata*, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **63**, 83-95.
- Héral M., Deslous-Paoli J.-M., 1983. Valeur énergétique de la chair de l'huître *Crassostrea gigas* estimée par mesures microcalorimétriques et par dosages biochimiques, *Oceanol. Acta*, **6**, 2, 193-199.
- Héral M., Deslous-Paoli J.-M., Sornin J.M., 1983a. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches, *Océanis*, **9**, 3, 169-194.
- Héral M., Razet D., Deslous-Paoli J.-M., Berthomé J.-P., Garnier J., 1983b. Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France), *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, **46**, 8, 97-119.
- Héral M., Razet D., Deslous-Paoli J.-M., Manaud F., Truquet J., Garnier J., 1984. Hydrobiologie du bassin de Marennes-Oléron, résultats du réseau national d'observation : 1977 à 1981, *Ann. Soc. Sci. Nat. Charente-Maritime*, **7**, 2, 259-277.
- Hoagland K.E., 1977. Systematic review of fossil and recent *Crepidula* and discussion of evolution of the Calyptraeidae, *Malacologia*, **16**, 2, 353-420.
- Hoagland K.E., 1978. Protandry and the evolution of environmentally mediated sex-change of the molluscs, *Malacologia*, **17**, 2, 365-391.
- Holland D.L., Spencer B.E., 1973. Biochemical changes in fed and starved oysters *Ostrea edulis* L. during larval development, metamorphosis and early spat growth, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **53**, 287-298.
- Le Gall P., 1978. Sex 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 la sexualité chez la crépidule *Crepidula fornicata* Linné 1758 (mollusque gastéropode), Thèse État, Univ. Caen, 251 p.
- Lowry O.M., Roseborough N.I., Farrand A.L., Randall R.T., 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent, *J. Biol. Chem.*, **193**, 263-275.
- Lubet P., Le Gall P., 1972. Recherches préliminaires sur la structure des populations de *Crepidula fornicata* Phil., mollusques mésogastéropodes, *Bull. Soc. Zool.*, **97**, 211-222.
- Marsh J.B., Weinstein D.B., 1966. Simple charring method for determination of lipid, *J. Lip. Res.*, **7**, 574-576.
- Millar R.H., Scott J.M., 1967. The larvae of the oysters *Ostrea edulis* during starvation, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **47**, 475-484.
- Pandian T.J., 1969. Yolk utilization in the gastropod *Crepidula fornicata*, *Mar. Biol.*, **3**, 117-121.
- Pechenick J.A., 1980. Growth and energy balance during the larval lives of three prosobranch gastropods, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **44**, 1-28.
- Phillipson J., 1964. A miniature bomb calorimeter for small biological samples, *Oikos*, **15**, 1, 130-139.
- Slaby B.M., Creamer D.L., True R.M., 1978. Seasonal effect on yield proximate composition and quality of blue mussel *Mytilus edulis*, meats obtained from cultivated and natural stock, *Mar. Fish. Rev.*, **40**, 8, 18-23.
- Voogt P.A., 1972. Lipid and sterol components and metabolism in Mollusca, in : *Chemical zoology, VII, mollusca*, edited by M. Florkin and B.T. Scheer, Academic Press, 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 epibenthic invertebrates, *Fish. Invest. Ser. 2*, **20**, 6, 1-50.
- Zaba B.M., 1981. Glycogenolytic pathways in the mantle tissue of *Mytilus edulis* L., *Mar. Biol. Lett.*, **2**, 67-74.