

DYNAMIQUE DE LA POPULATION DE CREPIDULE *(Crepidula fornicata)*

EN BAIE DU MONT SAINT-MICHEL

Michel Blanchard

Ifremer Centre de Brest

Département Dynamiques de l'Environnement Côtier (DYNECO)

Laboratoire Ecologie Benthique (EB)

Avec la collaboration de :

- **Jean-Dominique Gaffet et Chantal Abernot-Le Gac (DYNECO/EB),**
- pour le dépouillement des échantillons benthiques,
- **Jérémy Bily (stagiaire),** pour le dépouillement des échantillons larvaires,
- **Xavier Caisey (BE-Ecotoxicologie)** pour l'organisation et la responsabilité des plongées,
- et des autres plongeurs qui ont participé aux travaux en mer.

**Rapport de travaux réalisés dans le cadre du « Chantier Baie du Mont-Saint-Michel »
du Programme National d'Environnement Côtier, 2002-2006**

FICHE DOCUMENTAIRE

Numéro d'identification du rapport : DYNECO/EB/05-01 Diffusion : libre (x) restreinte () interdite () Validé par : Yann-Hervé de Roeck, (responsable du département DYNECO) Version du document : définitive	date de publication Septembre 2005 nombre de pages 33 bibliographie : Oui illustration(s) : Oui langue du rapport : Français
Titre et sous-titre du rapport : Dynamique de la population de crépidule (<i>Crepidula fornicata</i>) en Baie du Mont Saint-Michel Titre traduit : Population dynamics for the slipper limpet (<i>Crepidula fornicata</i>) in the bay of Mont Saint-Michel (Brittany, France)	
Auteur principal : Blanchard Michel	Organisme / Direction / Service, laboratoire Ifremer / Brest / DYNECO/EB
Collaborateur(s) : nom, prénom Gaffet Jean-Dominique Bily Jérémy Caisey Xavier	Organisme / Direction / Service, laboratoire Ifremer / Brest / DYNECO/EB “ “ Ifremer / Brest / BE/LBEX
Travaux universitaires : diplôme : _____ discipline : _____ établissement de soutenance : _____ année de soutenance : _____	
Titre du contrat de recherche :	n° de contrat IFREMER
Organisme commanditaire : nom développé, sigle, adresse Organisme(s) réalisateur(s) : nom(s) développé(s), sigle(s), adresse(s) IFREMER Centre de Brest, BP 70, 29280 Plouzané	
Responsable scientifique : Cadre de la recherche : Programme : DYnamique et Santé des écosystèmes COTiers et estuariens (DYSCO) Projet : Programme National d'Environnement Côtier (PNEC), chantier Baie du Mont Saint-Michel Campagne océanographique : (nom de campagne, année, nom du navire)	

Résumé :

Une étude de dynamique de la population de crépidules *Crepidula fornicata* a été réalisée dans le cadre du Programme National d'Environnement Côtier, en baie du Mont Saint-Michel, à partir de prélèvements obtenus de février à octobre 2002. Les paramètres de sexualité, reproduction, croissance, production, ont été analysés. Dans cette population, il y a deux fois plus de mâles que de femelles, conséquence d'une reproduction active et signe d'une prolifération toujours actuelle. Nos résultats montrent que la ponte s'étend de février à octobre avec deux ou trois pics majeurs de ponte dont l'apparition est corrélée avec une hausse sensible de température. Toutes les femelles pondent en mai, mais nous mettons en évidence que les femelles les plus âgées pondent également en automne, pour la seconde fois au moins. La croissance larvaire est mesurée pour la première fois in-situ. En 2002 le premier recrutement notable débute à la mi-juin. Ces juvéniles peuvent devenir matures dès l'âge de 6 mois. Nous calculons une longueur infinie de 54.5 mm à l'âge de dix ans. La biomasse de cette population se renouvelle en un peu plus de trois ans, d'où la nécessité d'enrayer cette prolifération par une récolte régulière.

Ces résultats sont comparés aux résultats obtenus sur une population analysée récemment en baie de Saint-Brieuc et la comparaison montre que ces deux populations, toutes deux localisées dans le sud du golfe normano-breton, sont identiques.

Abstract :

*A population dynamic study has been carried out on slipper-limpet *Crepidula fornicata*, in the bay of Mont-Saint-Michel (Brittany, France), for the National Program for Coastal Environment (Programme National d'Environnement Côtier - P.N.E.C.), from samples collected between February and October 2002. Analysis were done on sexuality, reproduction, growth and production. In this population, we observe twice more males than females, which is the consequence of an active reproduction and a sign of a continuous spread. Our results show that the laying period runs from February to October, with two or three main peaks corresponding to a significant rise in water temperature. All females lay eggs in May, but the results demonstrate that the oldest females also lay in autumn, at least for the second time. An in-situ measurement of larval growth rate has been carried out for the first time.*

In 2002, the first main recruitment period observed began in mid-June. These juveniles start to mature six months later. The maximal calculated length is 54,5 mm after 10 years. This population biomass has a turn-over of around 3 years. It is thus necessary to limit this spread by a continuous harvest.

These results have been compared to those obtained four years ago, in the bay of Saint-Brieuc, and showed that these two populations, both situated in the south of the Norman Gulf, are similar.

Mots-clés :**Keywords :****Commentaire :**

SOMMAIRE

1	Introduction	page 5
2	Méthodes	5
3	Résultats	9
3.1	Paramètres du milieu	9
3.2	Densités et biomasses	10
3.3	Allométries	10
3.4	Sexualité	10
3.5	Reproduction	12
3.5.1	Période de maturation et de ponte	12
3.5.2	Longueur des femelles ovigères	13
3.5.3	Etude des pontes	15
3.5.4	Recrutement des juvéniles	16
3.5.5	Croissance juvénile	17
3.5.6	Croissance larvaire	17
3.6	Croissance de l'adulte	17
3.6.1	Histogrammes de longueur	17
3.6.2	Stries de croissance	20
3.6.3	Taux de croissance	20
3.7	Production	21
3.7.1	Biomasse, production	21
3.7.2	Mortalité	21
4	Discussion	22
	Bibliographie	25
	Annexes	26

1. Introduction

Dans le cadre des travaux réalisés en baie du Mont Saint-Michel, pour le Programme National d'Ecologie Côtière, diverses études sont menées sur les stocks et la dynamique des principales espèces suspensivores, qu'elles soient cultivées (huîtres et moules) ou sauvages. Parmi ces dernières, la crépidule (*Crepidula fornicata*) est une espèce introduite sur ce littoral voilà une trentaine d'année (Blanchard, 1995) et qui s'est développée rapidement depuis, de telle façon qu'elle est désormais celle qui présente la plus forte biomasse dans la zone sud-Chausey, avec près de 150 000 tonnes, dont environ 100 000 tonnes en baie de Cancale (Blanchard et Youenou, 1993 ; Blanchard et Ehrhold, 1999). Dans le golfe normano-breton, la crépidule fait l'objet d'un suivi régulier du fait de sa prolifération continue et des fortes densités observées depuis une vingtaine d'années (Hamon et Blanchard, 1994 ; Blanchard, 1997). Cette espèce est potentiellement compétitrice avec les autres filtreurs pour l'espace et la nourriture, d'où l'intérêt qui lui est porté à l'occasion du programme en cours. En plus de cette étude portant sur sa dynamique, une mise à jour de l'évaluation du stock sera réalisée ainsi que des travaux complémentaires sur sa physiologie alimentaire.

Le but du présent travail était d'acquérir les principaux paramètres de dynamique de population de la crépidule en Baie du Mont Saint-Michel (reproduction, croissance, production) et de les comparer à ceux de la baie de Saint-Brieuc, où des données similaires ont été acquises récemment (Blanchard et al., 2000). Les fortes densités rencontrées en baie du Mont Saint-Michel nous ont incité à approfondir les observations sur la fertilité de cette population, dans un objectif de suivi de la prolifération. Ce rapport fait le bilan des travaux réalisés sur la population adulte, ainsi que sur la croissance larvaire.

2. Méthodes

Après un échantillonnage prospectif réalisé le 21 février 2002, 8 sorties ont été effectuées dans la période allant d'avril à octobre 2002 : les 16 mai, 29 mai, 13 juin, 1^{er} juillet, 15 juillet, 30 juillet, 2 septembre et 18 octobre. (¹)

Le site d'échantillonnage se situe en limite des parcs d'huîtres plates de la baie de Cancale, devant le Vivier-sur-mer (fig. 2), dans une zone colonisée par la crépidule (Blanchard et al, 1995). Pour un positionnement sécurisé, la station est située au pied d'une bouée de balisage ; sa position géographique est 48° 39,540 N / 1° 43,965 W. La profondeur est à -3 m par rapport au niveau 0 (c.m.), et le sédiment y est composé de sable grossier légèrement coquillier.

Les prélèvements benthiques ont été réalisés en plongée ; à chaque sortie, 3 échantillons sont prélevés au hasard avec l'aide de quadrats de 0,25 m² et ramenés au laboratoire où ils sont stockés au congélateur avant analyse.

Une sonde (Micrel[®]), mesurant en continu la température, la salinité et la profondeur, est installée sur le site le 16/05 et relevée le 18/10. Le 29/05, un support plan métallique spécialement réalisé et portant des plaques de carrelage de 30 cm x 30 cm est fixé au fond (fig. 1) ; ce matériel est destiné à fixer les larves métamorphosées pour l'évaluation du recrutement. Ces plaques sont renouvelées à chaque sortie ; les fixations sont observées sitôt le retour au laboratoire.

A chaque sortie, la biomasse (poids frais) de chacun des 3 quadrats est mesurée et sur un échantillon de 200 individus pris au hasard (soit une quarantaine de chaînes), les paramètres suivants sont mesurés systématiquement :

¹ La périodicité bi-hebdomadaire des sorties pendant l'été est choisie pour étudier également la croissance in-situ de la larve de crépidule dont la durée de vie est d'une quinzaine de jours minimum. Le résultat détaillé de ce travail figure dans un rapport séparé (Bily, 2004) qui est résumé ici en annexe 6.

- 1) **Position dans la chaîne** : chaque individu est numéroté ; l'animal de base est le plus ancien, et le plus élevé est le plus jeune ; sachant qu'un seul animal s'ajoute théoriquement chaque année (Le Gall, 1980), la position de l'individu renseigne sur son âge théorique, dans une première approche.
- 2) **Poids sec de chair** : le poids sec de chair est obtenu après passage 48 heures à l'étuve 60°, le poids sec sans cendres (pssc) est la différence après passage au four 2 heures à 500°C.
- 3) **Poids frais** : La biomasse d'un individu (ou d'une chaîne) est systématiquement mesurée comme étant le poids frais total (coquille + chair égouttés), sans prendre en compte le poids de la coquille vide qui sert de support.
- 4) **La longueur droite** est la plus grande dimension obtenue au pied à coulisse, au mm près ; la longueur curviligne est celle de l'axe de plus grande croissance de la coquille, prise de l'umbo au bord de la coquille.
- 5) **Sexe et stade de maturité.**
Le sexe est déterminé selon les critères externes de Le Gall (1980) en 6 catégories :

Catégorie	Critère
0	Sexe indéterminé
1	Mâle immature
2	Mâle mature
3	Animal hermaphrodite
4	Femelle vide ou immature
5	Femelle mature
6	Femelle ovigère

Pour vérifier la période et l'intensité des pontes, l'échantillonnage couvre la période supposée de ponte, de février à octobre (Blanchard et al., 2000). Pour chaque femelle ovigère le nombre de sacs contenant les œufs (oothèques) est compté. Le nombre d'œufs par sac est également compté chez 3 femelles, sachant que chaque oothèque d'une même femelle possède le même nombre d'œuf. Le stade de maturation des œufs est noté de 1 à 6, adapté des critères de Chipperfield (1951) :

Stade 0	Pas de division	Absence de structure
Stade 1	Début de division des cellules	Aspect pâteux
Stade 2	Morula 8 cellules, à Gastrula	Aspect granuleux
Stade 3	Pré-véligère : organes développés	Structure interne apparente
Stade 4	Ebauche de coquille ; vélum développé	Œufs (larves) distinct(e)s
Stade 5	Véligères murs, coquille formée, vélum cilié	Couleur brune des larves pigmentées
Stade 6	Eclosion, les larves se libèrent	Les sacs sont déchirés ou vides, certains manquent

- D'autres paramètres individuels tels le **poids de coquille** sont mesurés ponctuellement pour des relations allométriques.
- **L'âge** a été mesuré sur deux sous-échantillons de 100 individus, récoltés l'un en juin, l'autre en septembre. Pour cela, une analyse des stries annuelles est réalisée selon une méthode déjà décrite (Blanchard et al., 2000) : sur chaque individu, chacune des stries correspondant à un ralentissement hivernal est positionnée et sa longueur curviligne est mesurée grâce à un curvimètre (Run-Mate®) ; les individus sont classés par cohortes, en fonction du nombre de stries, ce qui permet le calcul de la production.
- **La production** est calculée avec ces deux sous-échantillons, par la méthode d'Allen (1974) : $P = \sum_i N_i \frac{dW_i}{dt} = \sum_i [(N_i W_i G_i) / (G_i - Z_i)] (e^{G_i - Z_i} - 1)$.
avec P en grammes de chair sèche par mètre carré, N_i = effectif moyen par cohorte, W_i = poids moyen de chair individuel (g sec) par cohorte, G_i = taux instantané de croissance pondérale = $\text{Log}(W_{i+1} / W_i)$, Z_i = coefficient instantané de mortalité = $\text{Log}(N_i / N_{i+1})$.

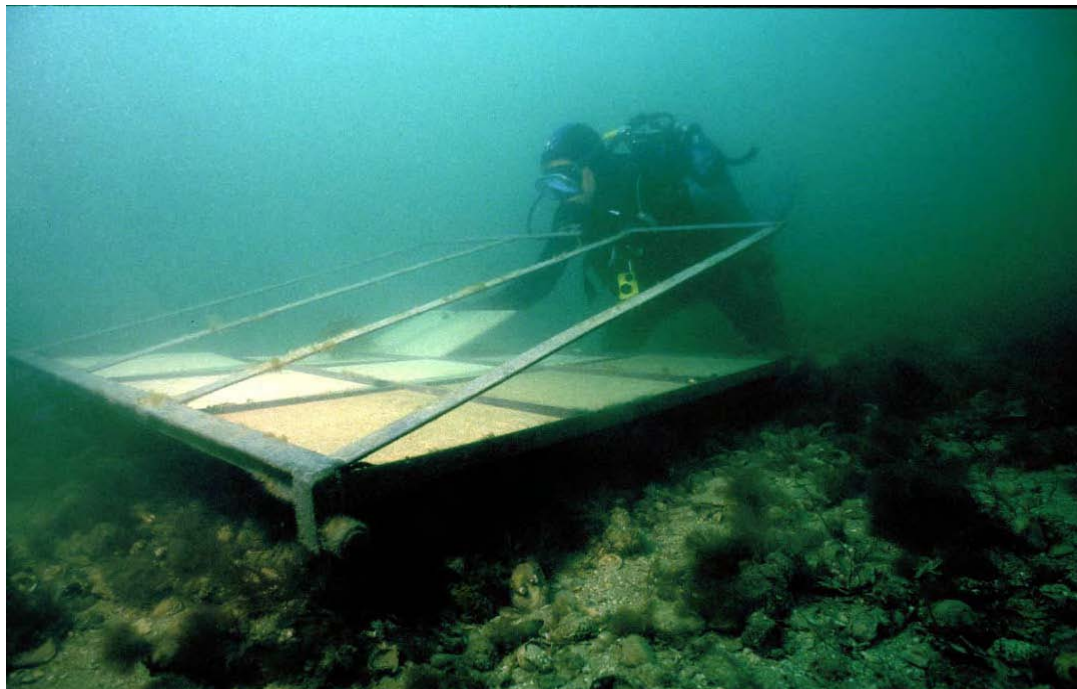
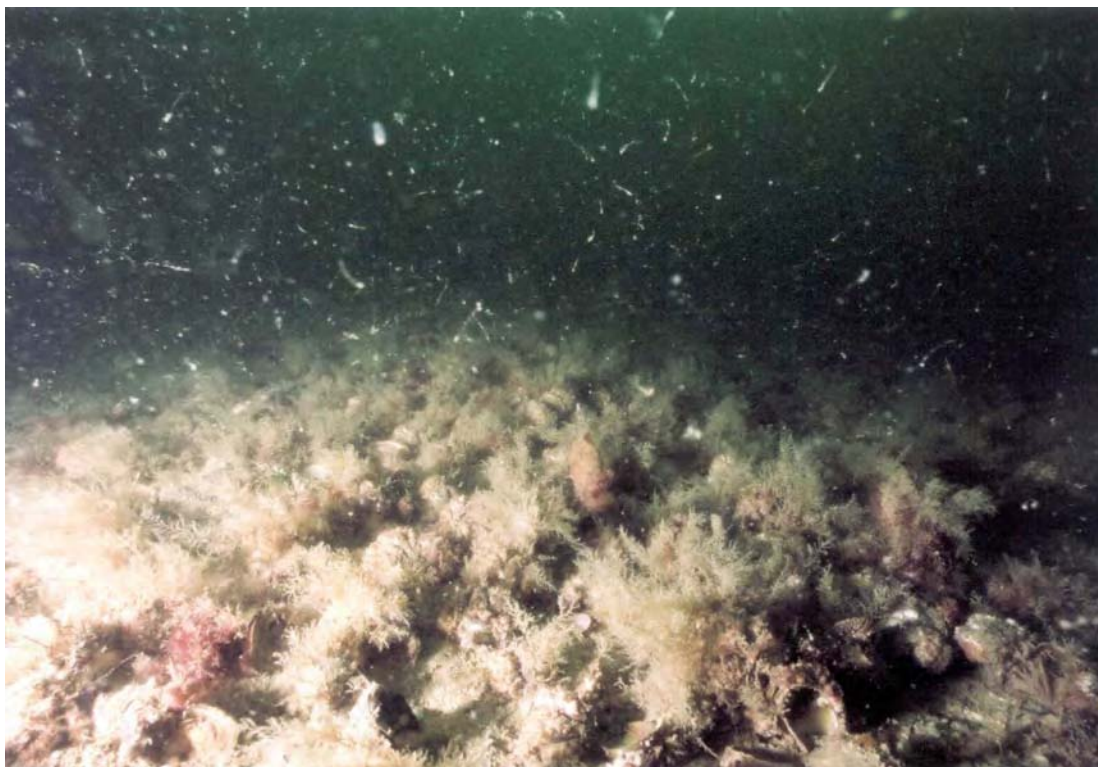


Figure 1 : Vues de la station de prélèvement (photographe X. Caisey) :
a) aspect du peuplement,
b) structure mise place pour l'étude du recrutement

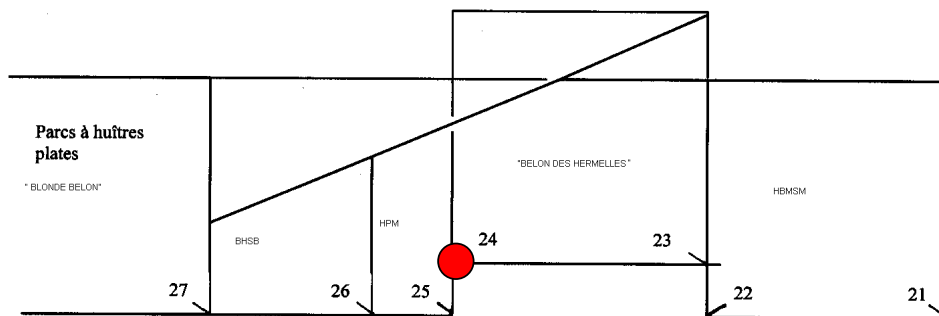
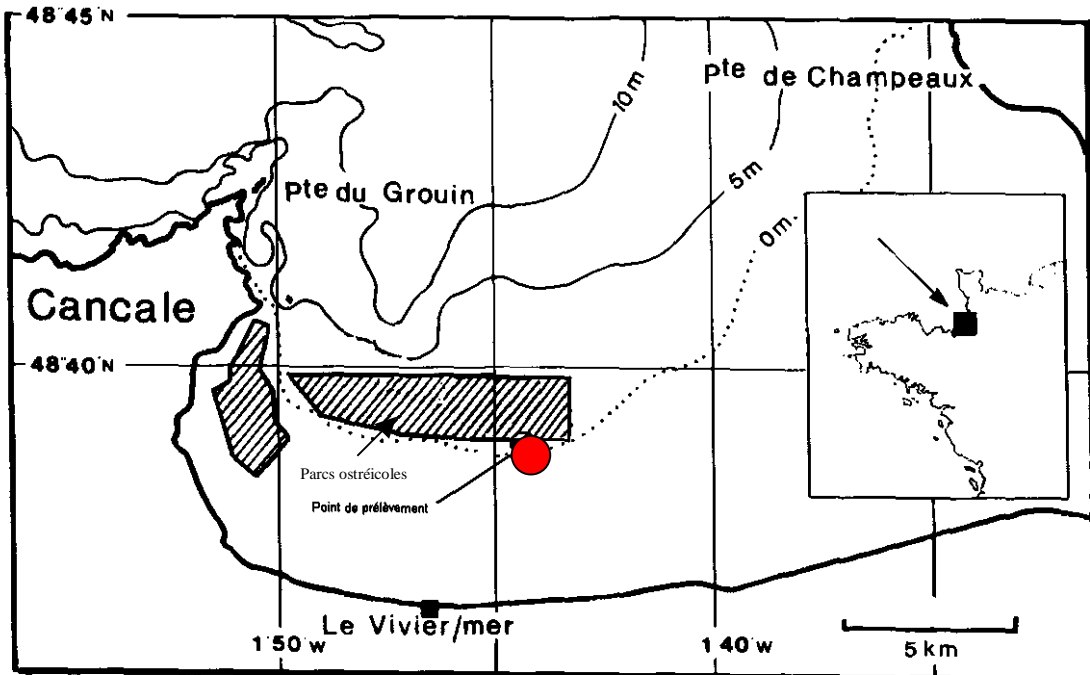


Fig. 2 : Situation géographique de la station de prélèvements et de mesures :

- En haut : carte générale montrant, en hachuré, la localisation des parcs ostréicoles
- En bas : détail de l'implantation par rapport aux limites des mêmes parcs ostréicoles

3. Résultats

3.1. Paramètres du milieu

Grâce à la sonde posée au fond, l'enregistrement en continu des paramètres hydrologiques (salinité, pression, température), est obtenu toutes les heures du 15/05 jusqu'au 6/09/2002 (fig.3).

- La hauteur d'eau varie de 3 à 16 m au-dessus du fond, en fonction de la marée, d'où cette succession bimensuelle de variations d'amplitude. Le courant de marée est le principal facteur de distribution des larves pélagiques sur l'ensemble de la baie.
- L'enregistrement de la salinité a été perturbé par la présence de fouling à partir de la mi-juillet ; néanmoins on observe jusqu'à cette période une stabilité des valeurs autour de 33.5 mg l⁻¹.
- La température augmente régulièrement durant la période de mesure ; de 13,5°C à la mi-mai, elle dépasse 21°C le 25 août. Les valeurs moyennes augmentent par vagues successives, chacune d'elles correspondant à des périodes de mortes-eaux durant lesquelles les eaux, étant moins brassées, se réchauffent plus rapidement. Nous verrons que ces augmentations rapides de température déclenchent des réactions physiologiques chez les animaux.

Les données issues du Réseau National d'Observation de l'Ifremer montrent qu'en janvier 2002 la température de l'eau est à son minimum, avec une moyenne se situant autour de 8°C, et des valeurs ponctuelles voisines de 5°C, à Cancale. Cette température ne dépasse 10°C qu'à partir d'avril 2002.

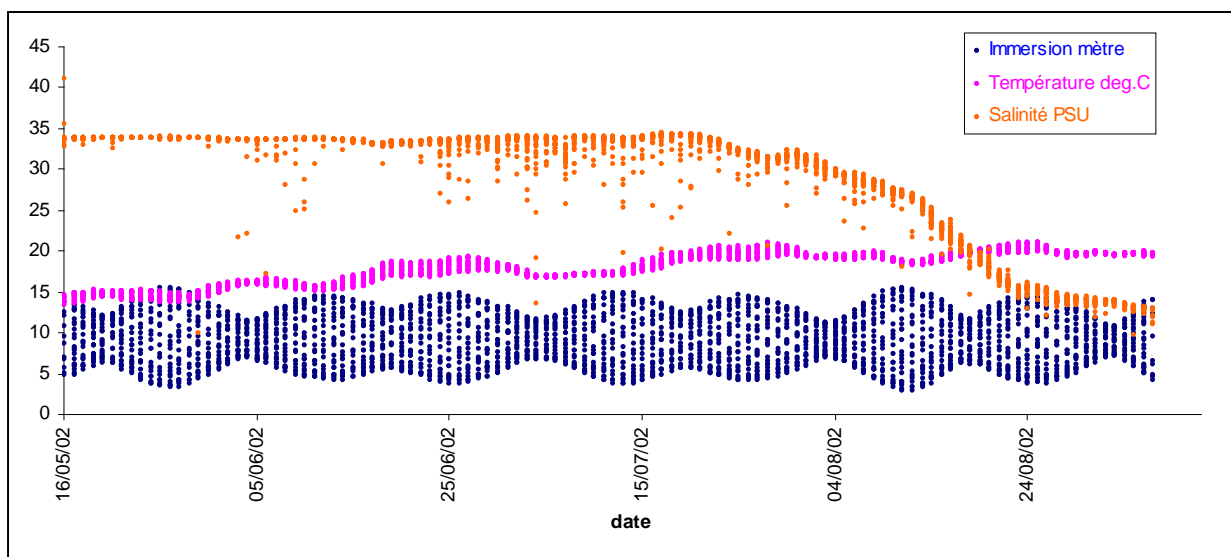


Figure 3 : Résultat des enregistrements de température, salinité et pression, au point de mesure, de mai à septembre 2002.

Les prélèvements sont réalisés en limite des parcs ostréicoles. Au niveau de la station, le fond est plat et le sédiment est constitué de sable coquillier envasé dont la fraction pélitique est d'environ 10 %. La population de crépidules recouvre le sédiment à 50 % en moyenne, mais la répartition n'est pas homogène (cf. fig.1). L'épaisseur du peuplement de crépidules au-dessus du niveau sédimentaire est d'environ 10 cm au maximum.

La faune associée à la population de crépidules est représentée essentiellement par une forte fraction épigée, fixée sur les coquilles (bryozoaires, mollusques bivalves, ascidies, crustacés cirripèdes, polychètes sédentaires...). Autour des chaînes de crépidules circulent des carnivores vagiles (crustacés, gastéropodes...). L'analyse du peuplement benthique fera l'objet d'une étude particulière, dans le cadre du programme PNEC – Baie du Mont Saint-Michel.

3.2. Densités et Biomasses

Les résultats de biomasses et de densités de crépidules obtenues lors de chaque sortie, figurent en annexe 1. La distribution des animaux au niveau de la station de prélèvement n'est pas homogène puisque de grands écarts sont observés dans les résultats de chacun des trois prélèvements intra-station, à chaque sortie. Ainsi, la biomasse moyenne est de 7304 g m⁻² en poids frais, dans une gamme allant de 1 à 19 kg m⁻² ; Cette dernière valeur n'est plus exceptionnelle dans la baie de Cancale et peut être mesurée notamment en limite nord des parcs ostréicoles. La densité moyenne est de 1410 individus m⁻² (de 400 à 4100). Le rapport densité / biomasse est de 0,193.

Les supports des chaînes sont constitués quasi exclusivement de coquilles de crépidules, signe à la fois d'une population ancienne et dense. Une chaîne type se compose de 5 à 6 individus, soit de haut en bas : un juvénile immature, un ou deux mâles matures, parfois un hermaphrodite puis deux à trois femelles dont la plus basse (la plus âgée) porte des œufs.

3.3. Allométries

Sur un sous-échantillon de 100 individus de septembre, certaines allométries ont été réalisées entre poids et longueurs:

Paramètres	Effectif	Coeff.	Equation
Poids frais de chair (PFC) / Longueur droite (Ld)	N = 100	R2=0.93	PFC (g) = 0.00002 Ld ^{3.1261}
Longueur droite (Ld) / longueur curviligne (Lc)	N = 163	R2=0.98	Lc (mm) = 0.5926 Ld ^{1.2758}
Poids sec de chair (PS) / poids sec sans cendres (PSSC)	N = 100	R2=0.91	PSSC (g) = 0.2432 PS + 0.005
Poids sec de chair (PS) / longueur droite (Ld)	N = 100	R2=0.97	PS (g) = 0.000004 Ld ^{3.1195}
Poids sec de coquille (PSC) / Longueur droite (Ld)	N = 100	R2=0.98	PSC = 0.00002 Ld ^{3.4077}

Le poids sec de chair (PS) représente environ 5% de la biomasse fraîche (coquille + chair) tandis que le poids sec de coquille représente 52,8% de cette biomasse totale fraîche. La longueur maximale de coquille, mesurée le 16/05, est de 58 mm (longueur droite).

3.4. Sexualité

Comme beaucoup de gastéropodes, la crépidule est un hermaphrodite protandre. Après une brève période asexuée, le juvénile devient mâle et nous observons dans nos échantillons, des organes mâles dès la taille de 10 mm, soit vers 6 mois environ. Leur maturité, visible par l'aspect des gonades, apparaît ici à 12 mm (cf. annexe 5). Les mâles peuvent atteindre la taille de 51 mm quand ils sont isolés ; sinon, nous observons l'apparition d'une inversion sexuelle à 22 mm, et la plus jeune femelle ovigère observée à une taille de 25 mm.

Cette inversion sexuelle passe par un stade hermaphrodite temporaire de quelques semaines durant lequel les organes sexuels des deux sexes sont présents simultanément (les organes mâles régressent tandis que les organes femelles se développent), d'où parfois une certaine difficulté pour évaluer le stade de maturation.

Le sex-ratio est déséquilibré entre mâles et femelles : le pourcentage de femelles varie de 25 à 40% de la population, par contre, celui des mâles est élevé, de 60 à 75 %, signe d'une population en pleine expansion, puisque ce sont ses plus jeunes individus. Ce sex-ratio varie peu durant la période d'étude, sauf qu'en fin d'été le pourcentage de mâles atteint un maximum dû à l'arrivée de nouveaux mâles matures. La proportion des hermaphrodites est de l'ordre de 3-4 %, et ne dépasse pas 8 %.

	Mâles stades 0-1-2	Femelles stades 4-5-6	Hermaphrodites stade 3
21-févr	52,3	39,7	8
16-mai	68,3	30,2	1,5
25-mai	60,9	35,7	3,4
13-juin	59,4	36,8	3,8
01-juil	65,3	28,7	6
15-juil	75,2	23,2	1,6
30-juil	73,6	25,9	0,5
02-sept	66,4	32,3	1,3
18-oct	55,9	37,1	7
moyenne	64	32	4

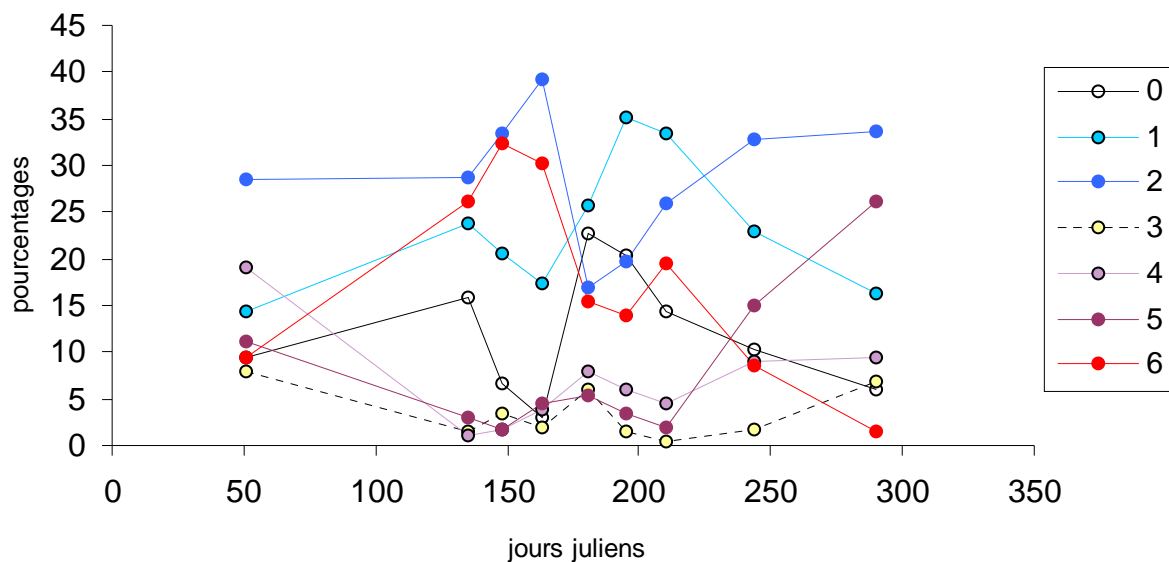


Figure 4 : Evolution du pourcentage de chaque catégorie sexuelle au sein de la population totale : Immatures (0), Mâles (1 et 2), Hermaphrodites (3) et Femelles (4-5-6)

Une analyse détaillée des composants de chaque catégorie mâle et femelle montre une évolution temporelle expliquant le cycle sexuel : la proportion des individus de stade 0 qui représentent les recrues benthiques augmente en mai, décroît puis augmente de nouveau avec un maximum en juillet, suivi d'une décroissance automnale. La proportion des mâles immatures au stade 1 augmente également jusqu'en mai, époque à laquelle ils mûrissent et passent au stade 2, d'où le pic observé ensuite, formé de jeunes mâles nés l'année précédente et qui arrivent à maturité au bout d'un an ; le nouveau pic de juillet du stade 1 fait suite à celui du stade 0, montrant que les nouvelles recrues évoluent très rapidement vers le stade mâle immature, en quelques semaines.

Les stades 3 et 4 sont proches du minimum notamment en été. La proportion des femelles matures (stade 5) augmente fortement en fin d'été.

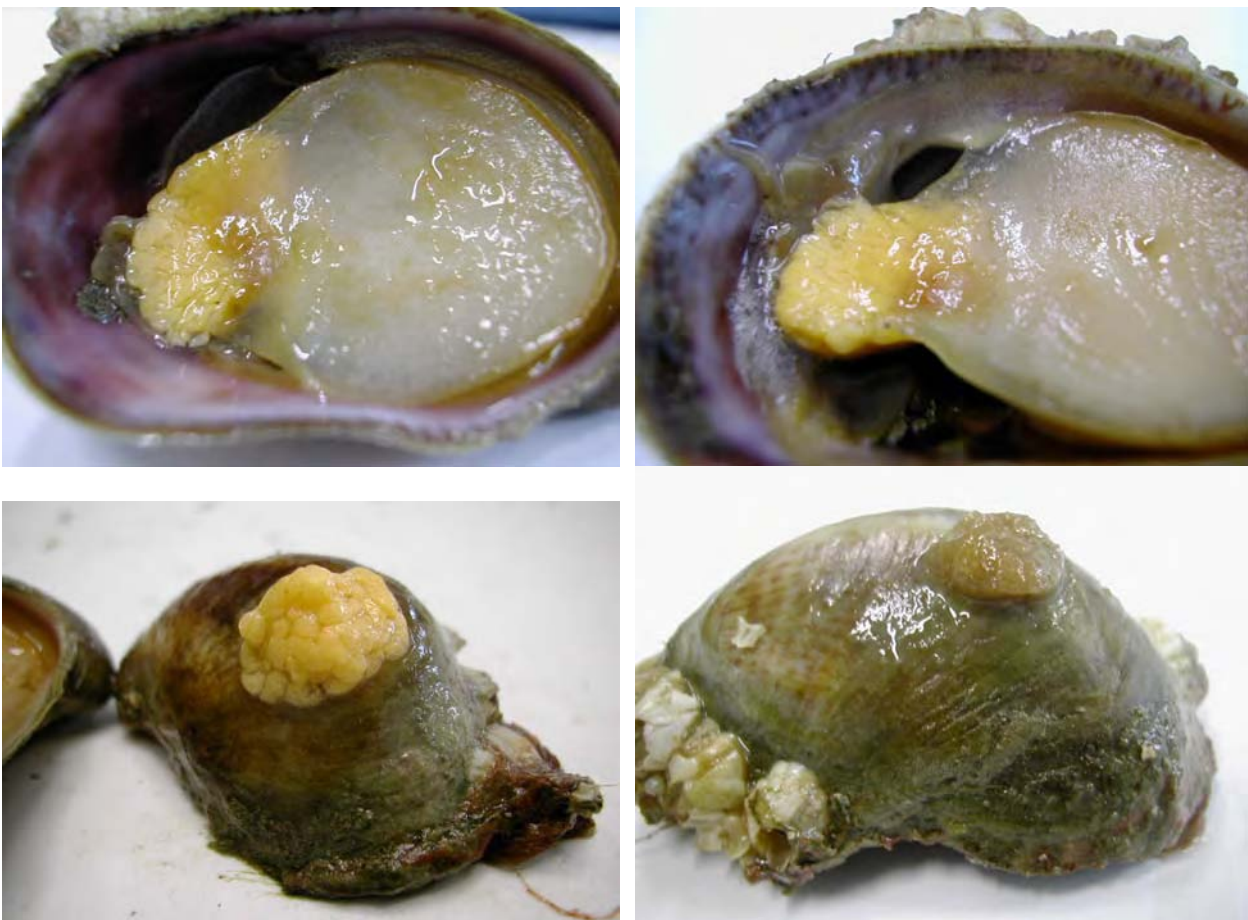
La proportion des femelles ovigères (stade 6), quasi nulle en octobre, montre dès février une valeur de 10 % qui va augmenter jusqu'à la mi-mai où il présente un maximum avant de décroître rapidement ; un second pic apparaît en fin juillet suivi d'une forte décroissance.

3.5. Reproduction

3.5.1. Période de maturation et de ponte

La maturation gonadique dure plusieurs semaines chez la femelle. Elle est principalement observée au printemps, lors du réchauffement des eaux, mais on observe parfois la présence d'oeufs en fin d'hiver, lors des températures les plus froides. Cette maturation est annuelle chez les jeunes femelles et pluriannuelle chez les plus âgées (cf. infra).

Quand les gonades sont mûres, la femelle pond mais ce ne sont encore que des sacs ne contenant qu'une masse non divisée. 20 à 30 sacs sont ainsi regroupés dans la chambre inhalante, entre la tête et le pied, formant une masse jaune facilement repérable (photos du haut). C'est là que se déroule l'ovogenèse et la transformation larvaire. L'ensemble de ces oothèques pédonculées va être ensuite collé, en un unique point, sur la coquille sous-jacente servant de support (photos du bas). Après une quinzaine de jours, ces oothèques se déchirent, libérant les larves viables.



Photographies des pontes : En haut, les oothèques sont en place dans la cavité palléale ; En bas l'ensemble des oothèques, est désormais fixé à la coquille servant de support. On notera à droite leur couleur brune, signe d'une éclosion proche et de la libération des larves dans le milieu.

Les pontes ont donc lieu presque tout au long de l'année : nous avons ainsi pu observer des œufs dès le 21 février, où déjà 6 femelles sont ovigères sur 25 (soit 24%), et jusqu'au 18 octobre, date limite de nos prélèvements. Il apparaît néanmoins des pics d'intensité de ponte. Pour les observer, le pourcentage des femelles ovigères dans la population totale de femelles a été calculé, et les résultats sont reportés dans la figure 5 ci-dessous.

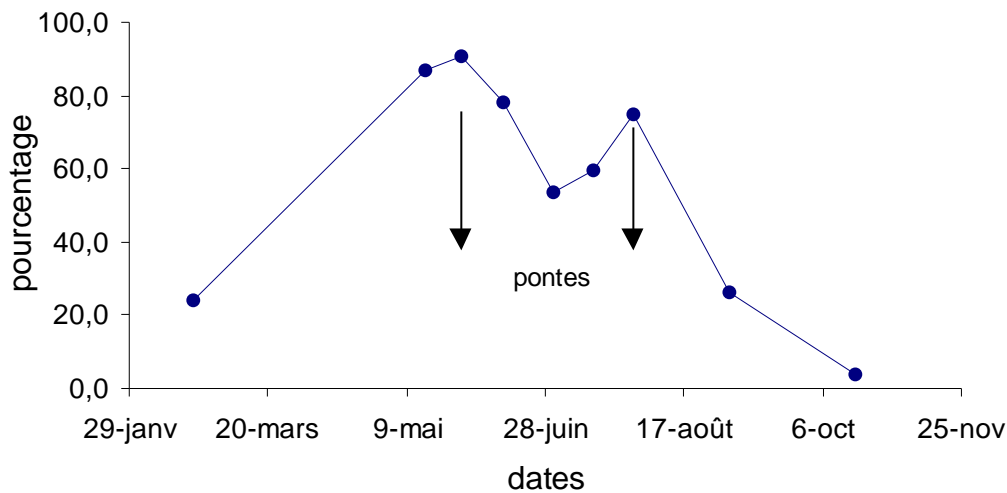


Figure 5 : Pourcentage de femelles ovigères parmi l'ensemble des individus femelles.

On remarque aisément deux pics d'abondance des femelles ovigères : le pic maximum apparaît dans les prélèvements du 29 mai où 90,6 % des femelles portent des œufs ; le pourcentage décroît aussitôt, signe que cette période est celle de la ponte principale. Le 1^{er} juillet, seulement la moitié des femelles est ovigère. Un deuxième pic, plus faible (75%), est observé le 30 juillet, signe d'une deuxième ponte majeure.

Si l'on observe de nouveau la courbe des températures relevées au fond, ainsi que les coefficients de marée (fig.3), on notera que fin mai, lors d'une période de diminution des coefficients, la température s'élève de 2 degrés en une semaine, passant de 14,5 à 16,5°C. D'autre part, à la fin juillet, la température dépasse quotidiennement 20°C aux heures de basses mers, du 20 au 31/07. Ces deux périodes correspondent à des pics de ponte. On peut donc émettre l'hypothèse que dans le premier cas, **c'est une rapide élévation de température liée à une eau calme (morte eau) qui est le facteur de déclenchement de la ponte alors que dans le deuxième cas c'est l'accumulation d'une longue période de forte chaleur qui en est la cause.**

Les larves issues des pontes de février arrivent dans une eau à la température moyenne de 8°C (cf. paragraphe III-1) ce qui n'est pas une température favorable à leur métabolisme (Pechenik, 1984) et il est vraisemblable qu'elles meurent rapidement. Il faut attendre avril (>10°C) pour voir les larves se maintenir dans le plancton, puis observer mi-mai les toutes premières recrues benthiques.

3.5.2. Longueur des femelles ovigères

En analysant les histogrammes de taille des femelles ovigères (figure 6) on note qu'en mai, la gamme de taille est très large, mais avec une forte proportion de femelles dont la taille varie de 30 à 40mm ; les plus petites mesurant 24mm. Par contre, en fin d'année, ce sont plutôt les grands individus qui portent les pontes : en septembre, seules deux femelles ovigères ont une taille inférieure à 40 mm et en octobre aucune.

On peut en déduire que les plus jeunes femelles ne pondent qu'une seule fois dans l'année, lors de la ponte principale de mai, tandis que les individus plus âgés, d'une taille égale ou supérieure à 40 mm, sont susceptibles de pondre à plusieurs reprises durant l'année, dont une fois en mai et une fois en fin de saison de ponte. Il y a eu re-maturation entre-temps.



Figure 6 : Longueur droite (mm) des femelles ovigères

La ponte principale ayant eu lieu fin mai et la vie larvaire durant au minimum 15 jours selon les conditions de milieu (Pechenik, 1984), **la chute des larves et leur métamorphose benthique a lieu à partir de la mi-juin 2002, pour la majorité des crépidules de la baie de Cancale.**

Chez la crépidule, la gonade est étroitement liée aux viscères et une pesée distincte de ces deux masses est délicate pour l'évaluation d'un rapport gonado-somatique (RGS). Afin d'évaluer la part pondérale que l'animal consacre à la reproduction, nous avons comparé, sur l'ensemble des prélèvements, le poids sec de chair de l'ensemble des femelles de longueur comprise entre 41 et 50 mm : celles au stade 6 qui portent des œufs et dont les gonades sont théoriquement vides, et celles au stade 5 dont les gonades sont pleines. La différence pondérale moyenne sur l'ensemble de ces individus est de **15,3%** ce qui est donc l'allocation moyenne que l'animal consacre à la reproduction.

3.5.3. Etude des pontes

L'analyse précise des stades de maturation de l'œuf, de la ponte (stade 0) jusqu'à leur éclosion sous forme de larves (stade 6) a été réalisée pour toutes les oothèques observées.

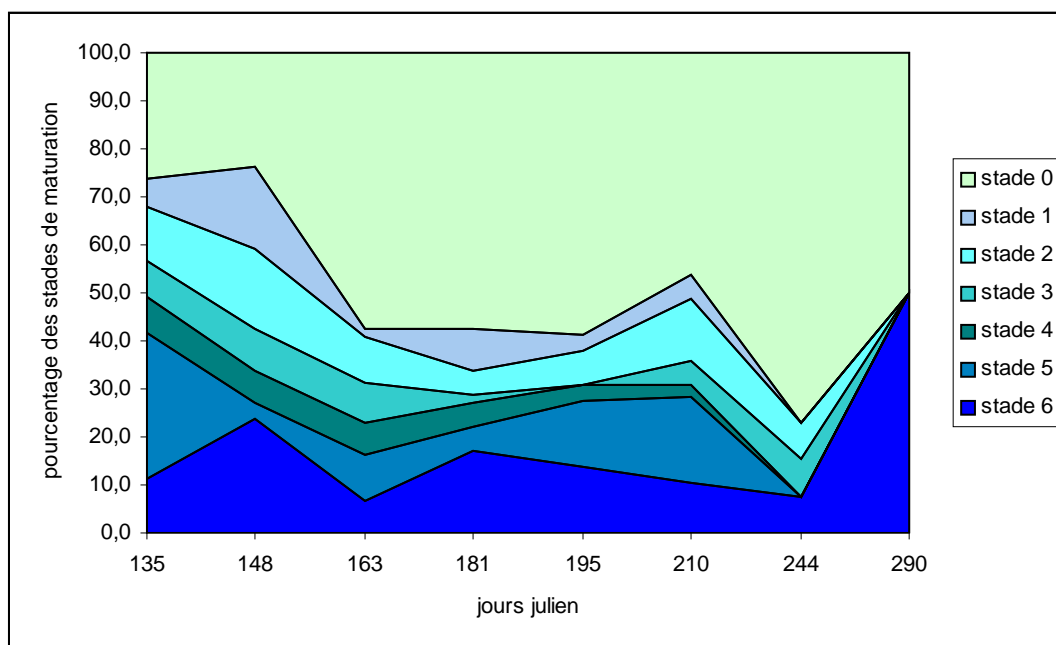


Figure 7 : Evolution de la maturation des œufs chez *Crepidula fornicata* en baie.

Si l'on ignore les valeurs d'octobre basées sur un trop faible effectif, le pourcentage de stade 6 est maximum le 29 mai et le 1er juillet (148^{ème} et 181^{ème} jour). Cette observation confirme donc les dates de ponte principales déjà mises en évidence. De plus, il montre qu'au 30 juillet (210^{ème} jour), la proportion de stade 5 augmente, laissant supposer une ponte en août, non observée par les analyses précédentes.

Pour chaque échantillon, nous avons dénombré les sacs d'œufs (ou oothèques) présents chez toutes les femelles ovigères. Si l'on ne tient pas compte des valeurs inférieures à 20, qui correspondent à des pontes incomplètes, où une partie des sacs a disparu accidentellement, les moyennes sont les suivantes :

Dates	19/05	29/05	13/06	01/07	15/07	30/07	02/09	18/10
Nb. moyen de sacs	55.5	60.7	44.0	48.2	43.1	47.5	41.7	38.5
Effectif considéré	43	46	52	8	24	37	12	2

On remarque que ce nombre moyen d'oothèques varie selon les dates ; il est plus élevé en mai, au moment des plus fortes pontes que pendant le reste de l'année. Ceci n'avait pas été observé jusqu'à présent. Si l'on écarte le résultat du 18/10, basé sur 2 femelles seulement, la différence des moyennes extrêmes des 29/05 et 2/09 est significative à 95% (test t de Student avec $\lambda=56$)

Le nombre de sacs portés par les femelles ovigères n'est pas réellement corrélé à la longueur de celles-ci ainsi qu'on peut le remarquer par exemple pour les 43 individus observés le 16/05 (coefficient $R^2 = 3,5\%$).

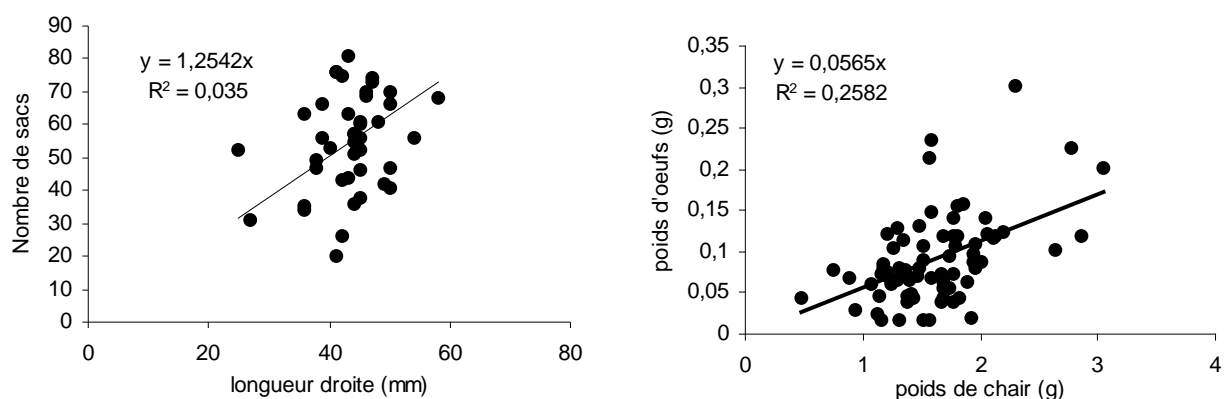


Figure 8 : Corrélations entre la longueur de la coquille et le nombre de sacs ovigères, et entre le poids de chair et celui de la ponte.

Si le nombre de sacs n'est pas corrélé à la longueur de la femelle, la taille des sacs semble par contre être corrélée et l'on peut observer que les plus grands sacs sont observés chez les plus grands animaux. On note également, dans la figure 8b ci-dessus, une relation pondérale entre le poids de chair fraîche des femelles ovigères et le poids de la ponte. Ce dernier représente en moyenne environ 5,3% du poids œufs + chair fraîche.

Le comptage du 29 mai, date de ponte principale, montre que le nombre moyen d'oothèques par femelle est de 60,7. Un comptage sur 5 sacs pris au hasard donne une moyenne de 238 (+/- 34) œufs par sacs, d'où une ponte moyenne de $60.7 \times 238 = 14447$ œufs par femelle pour cette date. Sachant que le 29 mai, il a été compté 32,40% de femelles au stade 6 dans l'échantillon analysé, le nombre de femelles ovigères, pour un effectif de 514 individus par m^2 est de 167. Rapporté à l'unité de surface, le nombre d'œufs potentiel ou fertilité, à cette date, est de $167 \times 14447 = 2,4$ millions d'œufs par mètre carré.

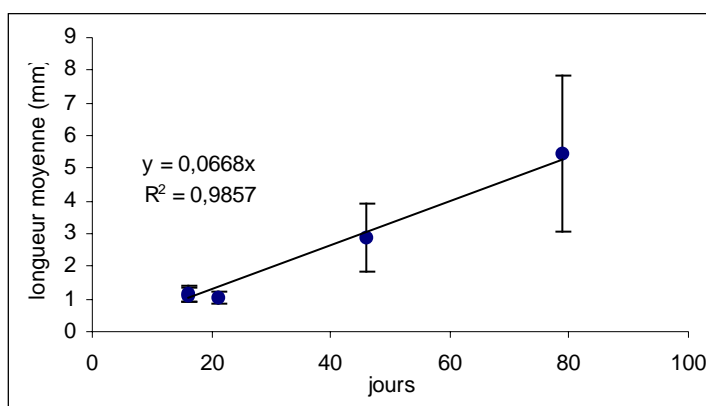
3.5.4. - Recrutement des juvéniles

En dépit des aléas (déplacement, écrasement) dus à mise en place de la structure de recrutement dans une zone très proche de celle fréquentée par les engins de pêche (chaluts et dragues), nous avons pu obtenir quelques résultats. Le recrutement maximum est observé le 13 juin, date qui correspond au début de la période supposée de fort recrutement, d'après les résultats ci-dessus relatifs aux pontes. La densité de recrues à cette date est de 67 individus m^{-2} . Cette valeur est vraisemblablement sous-estimée, sans que la cause de cette sous-estimation soit réellement connue (ensablement, balayage par le courant...).

3.5.5. Croissance juvénile

La longueur de chacune des recrues est mesurée à la loupe binoculaire ; leur longueur moyenne (Ld) est reportée ci-dessous ainsi que la durée maximum d'immersion des plaques :

Date	13/06	01/07	15/07	30/07	02/09	18/10
Durée max. (j)	16	21	-	16		46 et 79
Ld moy. (mm)	1.12	1.05	-	1.18		2.88 et 5.45
Nb. / m ²	67	15	-	10,5	0	35



Malgré le faible recrutement apparent, il est intéressant de souligner la croissance obtenue à partir des tailles moyennes observées : au bout d'1,5 mois les juvéniles atteignent 2.9 mm, et 5.5 mm au bout de 2.5 mois en moyenne, soit une **croissance moyenne d'environ 60 microns par jour**. (A ce rythme, le juvénile atteint en théorie 12 mm en 6 mois, ce qui est vérifié).

Figure 9 : Croissance moyenne des recrues, en longueur

3.5.6. Croissance larvaire

Une série de mesures de croissance larvaire in-situ a été réalisée durant l'été, lors de quatre sorties (annexe 6). Malgré de nombreux problèmes techniques de diverses natures, nous avons pu obtenir suffisamment de larves vivantes à mesurer, notamment les 13 juin et 1^{er} juillet, au moment où les densités larvaires sont les plus élevées et les températures voisines de 18°C. Le résultat de ces analyses tout à fait originales (Bily, 2004) montre que le meilleur taux de croissance obtenu in-situ est de **9,05 µm/j**.

A 18°C, mais en laboratoire, sous conditions contrôlées, Pechenik (1984) mesure des taux de croissance variant de 15 à 45 µm/j selon les individus. Il est donc tout à fait vraisemblable que, dans le milieu (nourriture variable en qualité et en quantité, turbidité forte...), les larves grandissent 2 à 4 fois moins vite.

3.6. Croissance de l'adulte

3.6.1. Histogrammes de longueurs

Les histogrammes de longueur droite obtenus sur chaque échantillon d'adultes montrent plusieurs modes (figure 10), dont un centré sur 40 mm, plus visible en hiver (février et octobre), qui regroupe

plusieurs cohortes d'âges différents dont la distinction n'est pas possible par la seule analyse de l'histogramme. D'autres modes distincts sont observés régulièrement sur les plus petites tailles dont il est plus aisé d'en déterminer la moyenne.

Les échantillons du 21 février ont été analysés par classes de 2 mm, contrairement aux autres échantillons qui sont analysés par classes d'1 mm.

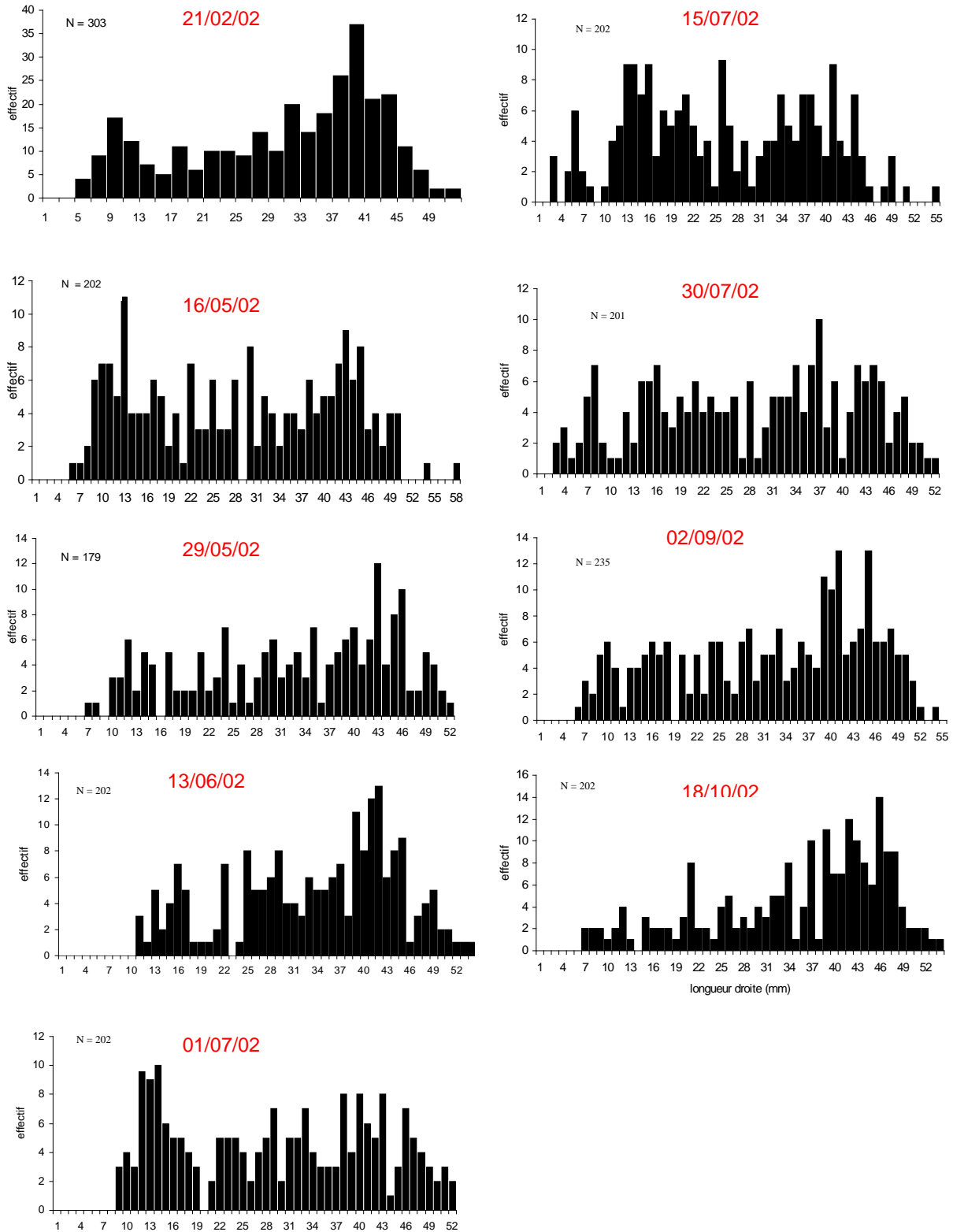


Figure10 : Histogramme de taille des individus échantillonnés

N'ayant pas de lecture des stries à chaque mois pour déterminer l'âge de chaque individu, l'analyse modale par la méthode de Bhattacharya (1967) (programme Fisat, FAO) (cf. Blanchard et al., 2000) nous a permis de déterminer, pour chaque date de sortie, la taille des modes des deux premières cohortes, jusqu'à 25 mm de longueur droite (annexe 4). En reliant l'ensemble de ces valeurs moyennes, on visualise l'évolution de chaque cohorte (fig.11a). Si l'on considère le 15 juin, date du principal recrutement estival (cf. ci-dessus) comme temps T_0 , la courbe qui relie ces valeurs moyennes figure la courbe de croissance de ces premières cohortes (fig. 11b). On remarque que cette courbe de croissance montre une nette périodicité due à la croissance estivale plus rapide. On notera que durant les 6 premiers mois, le taux de croissance moyen est de 2mm/mois environ, et que l'année suivante (de 6 à 18 mois) l'animal grandit de 7mm en 12 mois, soit un taux de 0.58 mm par mois.

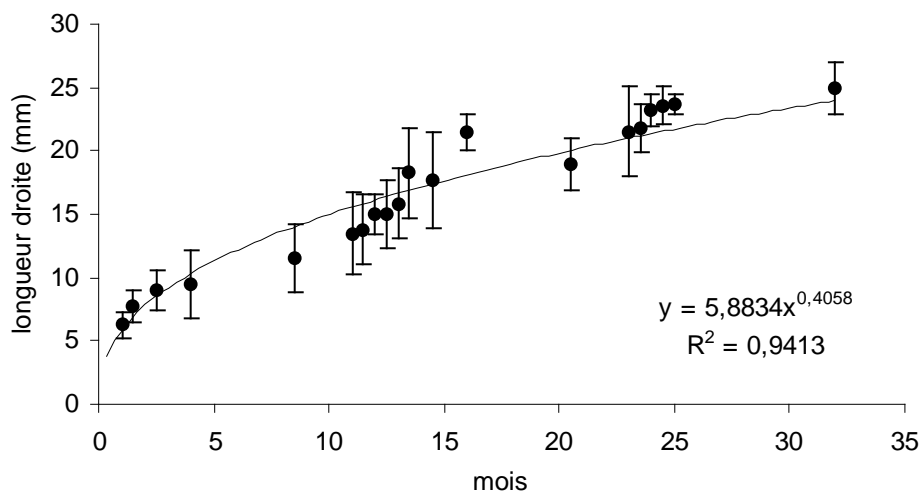
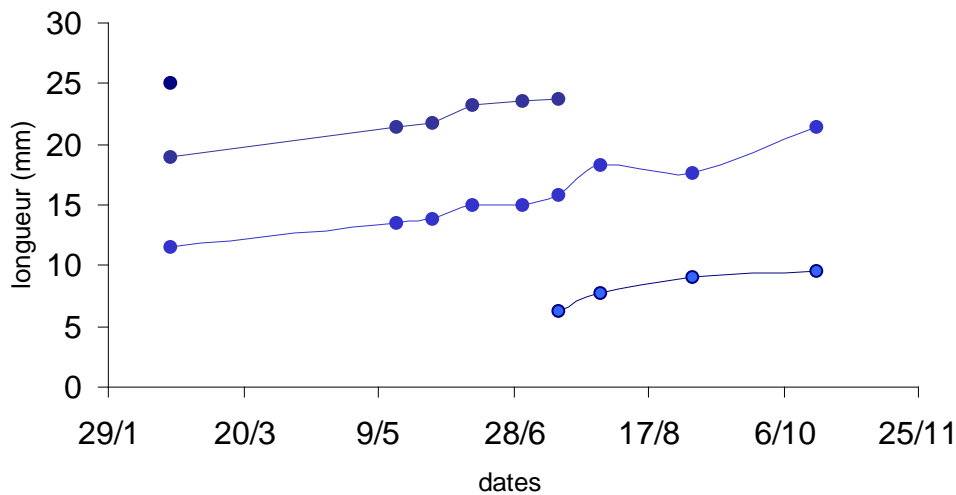


Figure 11: Mesure de longueur droite à chaque prélèvement (a) et croissance résultante (b) des deux premières cohortes d'après l'analyse modale de Bhattacharya (moyenne et déviation standard).

06 mois = 12.17 mm L. droite, (soit 14.60 mm L. courbe)
12 mois = 16.12 mm Ld, (20.74 mm Lc)
18 mois = 19.00 mm Ld, (25.47 mm Lc)
24 mois = 21.35 mm Ld, (29.46 mm Lc)

Croissance théorique
des premières cohortes

3.6.2. Analyse des stries de croissance

Pour chaque individu, la position de chaque strie hivernale lue sur la coquille est notée en longueur curviligne, selon la méthode déjà utilisée (Blanchard et al., 2000). La moyenne des valeurs de chaque position et l'écart-type, obtenus sur les 100 individus de septembre figurent ci-dessous, ainsi que le nombre de valeurs prises en compte. La transformation en longueur droite est obtenue par allométrie. Les lectures de stries faites en février correspondent à la période d'arrêt de croissance et ne sont pas prises en compte ici.

Nombre de stries	1	2	3	4	5	6	7	8
Nombre de mesures	89	70	59	49	36	24	10	1
Longueur droite (mm)	10.80	18.18	28.65	34.78	39.44	43.57	46.08	51.68
Longueur curviligne moy.	12.11	28.73	42.85	55.08	64.83	73.75	79.30	92
Ecart-type	(2.48)	(4.11)	(4.81)	(5.40)	(6.85)	(5.63)	(6.25)	

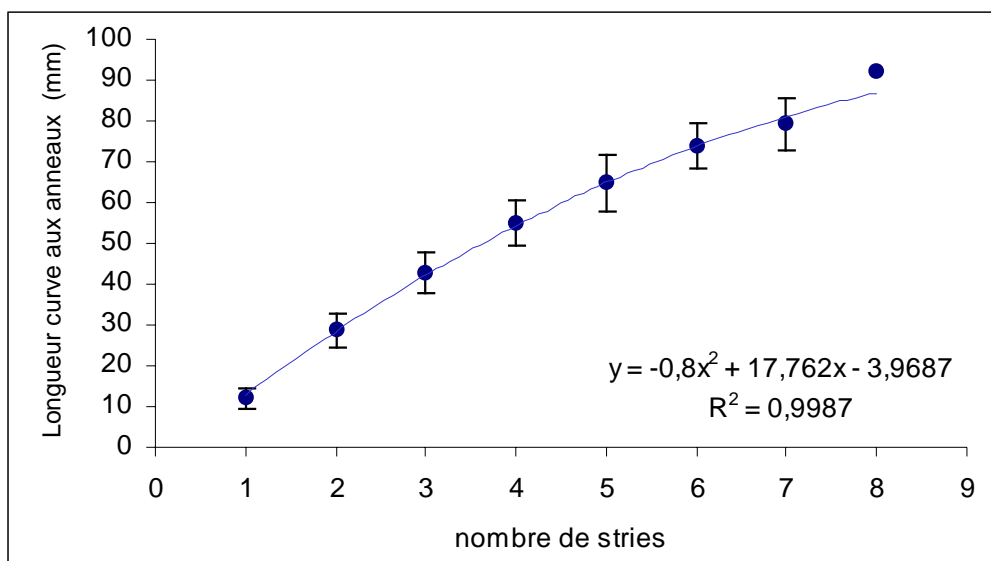


Figure 12 : Croissance de *Crepidula fornicata* en baie du Mont Saint-Michel

La comparaison des mesures obtenues par lecture des histogrammes de longueur et celle obtenue par lecture des stries hivernales montre que les résultats sont proches : si l'on tient compte que cette strie hivernale se marque en février-mars, les deux premières stries marquées en moyenne à 10,80 et 18,18 mm (tableau ci-dessus), correspondent aux pics de 11,50 +/- 2.70 mm et de 18.91 +/- 2.05 mm, lus sur les individus de février dans l'histogramme de taille.

3.6.3. Taux de croissance

Avec un t_0 en juin et un marquage des stries en février, une analyse de régression non linéaire, par la méthode de Marquardt (logiciel Statistica) permet de connaître les paramètres de croissance de la formule de Von Bertalanffy : $L = L_{\infty} (1 - e^{-K(t-t_0)})$. On obtient une longueur droite infinie théorique de 60.54 mm (**111.24 mm de longueur curviligne**) pour une erreur standard de 9.9, et une constante $K = 0.019$.

3.7. Production

3.7.1. Biomasse, production, P/B

Calculée entre le 13 juin et le 2 septembre, soit sur 81 jours, la production est calculée par la méthode d'Allen. La biomasse totale moyenne B est la somme des $N_i W_i$ de chaque cohorte (cf. annexe 3) où N_i est l'effectif et W_i est la masse de chair sèche ; elle est égale à 478,435 grammes de poids sec par mètre carré. La production est égale à 140,193 grammes de poids sec par mètre carré.

$$\boxed{P/B = 0.293}$$

3.7.2. Mortalité

L'estimation de la mortalité Z, avec $N_t = N_0 * e^{z(t-t_0)}$ où $Z(t-t_0) = \text{Log}_e N_0 - \text{Log}_e N_t$, ne peut s'appliquer ici, du fait des faibles effectifs. Nous utilisons la droite de régression de l'effectif N en fonction de l'âge $Y = \log N$; droite de la forme $ax+b$, avec $x = \text{année}$ (correspond aux cohortes), $y = ax + b$, $a = \text{pente de la droite} = \text{mortalité}$ et $b = \log N$ avec $N = \text{densité de la cohorte}$

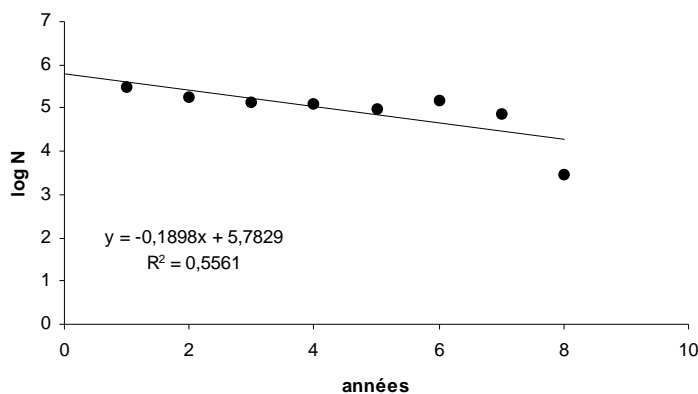


Figure 13 : Droite de régression de l'effectif en fonction de l'âge

Le calcul donne $b = \log N_0 = 5.78$, d'où $N_0 = 324.7$ qui est l'effectif théorique par mètre carré au recrutement t_0 et un coefficient de mortalité $Z = -0.19$ qui est relativement faible.

$$\boxed{Z = -0.19}$$

Le calcul de fertilité donne plus de 2,4 millions d'œufs émis par mètre-carré lors de la seule principale ponte fin mai. Les résultats de recrutement sur les plaques sont au maximum de 67 individus par mètre-carré, et la proportion des individus recrutés dans l'année (cohorte 0, de 4 à 15mm) représente sur les histogrammes de septembre et octobre respectivement 12,7 et 8,4%, soient entre 242 et 117 individus par mètre carré. On en déduit que la mortalité est très élevée lors de la période larvaire et post larvaire mobile. Par contre dès que l'individu est fixé à un support, sa survie est garantie si les conditions du milieu lui sont favorables.

On remarque sur la figure 13 qu'à partir de l'âge de 7 ans, la mortalité s'accroît fortement ($Z = -1.4$) et que le prolongement de cette pente couperait l'abscisse à 10.5 années ce qui correspond au maximum de durée de vie réelle de l'espèce.

4. Discussion

Les résultats obtenus dans cette étude, sur la dynamique de l'espèce en baie du Mont Saint-Michel, peuvent être comparés aux résultats obtenus en 1998-99 sur le site des Comtesses, en baie de Saint-Brieuc (Blanchard et al, 2000) :

Densités : La station choisie ici, présente une population moyennement dense (1410 ind.m⁻² contre 2795 à Saint-Brieuc), mais les rapports densités / biomasses sont identiques à ceux de St Brieuc (0.193 contre 0.201), ce qui montre que la composition des chaînes et les tailles d'individus de ces deux populations est identique. Les chaînes sont régulières, composées de 5 à 6 individus en moyenne, avec parfois seulement des agglomérats d'une quinzaine d'individus. On ne rencontre que très peu d'animaux solitaires. Les supports sont ici presque tous constitués de coquilles de crépidules. Cette population est âgée d'une trentaine d'années environ (Blanchard, 1995).

Recrutement : L'évaluation du recrutement, comme en baie de Saint-Brieuc, est sans doute sous-estimée malgré la structure mise en place, puisque le maximum de recrues, enregistré par ce moyen est de 67 m⁻² (contre 232 m⁻² fixés sur les chaînes d'adultes). Plusieurs raisons peuvent être invoquées : le type de matériau utilisé pour les plaques, la force du courant et le balayage des particules en suspension...etc. L'une de ces raisons est d'ordre spécifique ; en effet, la structure de recrutement était posée au milieu de cette population dense, or il a été noté (Pechenik et al., 1987) que, comme chez d'autres espèces, les crépidules adultes provoquent une attraction chimique sur leurs larves, induisant leur métamorphose et leur installation préférentielle sur les coquilles d'adultes, et ce, d'autant plus efficacement que la population est dense. C'est peut-être une des raisons pour laquelle ce support artificiel est moins colonisé par les recrues, que les chaînes d'adultes situées autour.

Croissance : Malgré la faible densité de recrues, nous avons toutefois pu estimer leur taux de croissance in-situ à 2mm par mois, à environ 20°C (température enregistrée du 15/07 au 2/09), soit un taux moyen d'environ 66,6 microns par jour. Pechenik et al, (1996), estiment que le taux de croissance du juvénile durant les premiers jours de post-métamorphose, en laboratoire à 20°C et avec nourriture, varie entre 15 et 225 $\mu\text{m j}^{-1}$ avec une moyenne située à 150 $\mu\text{m j}^{-1}$. Nos résultats montrent donc que le taux de croissance est sensiblement deux fois moindre in-situ, par rapport à des résultats obtenus en conditions contrôlées. Notre mesure originale de croissance larvaire in-situ montre que, là aussi, le taux de croissance in-situ de 9,05 $\mu\text{m/j}$. est 2 à 4 fois moindre qu'au laboratoire, à température égale.

Les paramètres de croissance, comparés à ceux de la population de Saint-Brieuc, montrent des résultats différents dans les premiers mois, car compte-tenu de l'utilisation des moyennes et du nombre différent de valeurs utilisées (8 ici contre 99), la valeur obtenue à 6 mois est surestimée ; les valeurs se rapprochent dès la deuxième année.

	Baie du Mt Saint-Michel	Baie de Saint-Brieuc
Taux de croissance cohorte 0	2 mm/mois environ	1.7 à 1.9 mm/mois
Longueur curviligne à 6 mois	14.03 mm	8.7 mm
12 mois	21.99 mm	16.9 mm
18 mois	28.61 mm	24.8 mm
24 mois	34.48 mm	32.2 mm

Comme en 2000, on retrouve dans les histogrammes de longueur analysés sensiblement les mêmes modes aux mêmes périodes. Ainsi les premiers juvéniles apparaissent en mai et en juillet sur ces histogrammes, avec pour ce même mois, 3 modes distincts : le mode des recrues (cohorte 0), celui de la génération précédente (cohorte 1) et celui des autres cohortes regroupées en un seul mode centré à environ 40 mm (longueur droite).

Le calcul de la longueur maximale théorique par la méthode de Von Bertalanffy, donne un L_{∞} de 54.52 mm, (entre 47.75 et 61.29 mm) soit 97.33mm en longueur curviligne, contre 100 et 103 mm (L_c) en baie de Saint-Brieuc. La croissance des deux populations étudiées est identique.

Concernant la sexualité, on observe qu'en baie du Mont Saint-Michel, le sex-ratio est deux fois plus élevé pour les mâles (64/32), signe d'une population jeune et très prolifique, un peu plus qu'à Saint-Brieuc, où ce sex-ratio était de 60/30. La plus petite femelle ovigère a une longueur droite de 24 mm (34 mm L_c), contre 30 mm à Saint-Brieuc. Comme dans cette baie, on peut vérifier ici que ce sont essentiellement les femelles ovigères les plus âgées qui pondent en fin d'été et en automne, vraisemblablement pour la seconde fois de l'année (au moins). La période de maturité maximum est située, comme en baie de Saint-Brieuc à la fin mai, où l'on note le maximum de pourcentage de femelles ovigères et d'œufs au stade maximum de maturité précédant l'émission de larves.

Si la saison de ponte s'étale de février à octobre, deux périodes de pontes principales sont mises en évidence : fin mai et début juillet ; une troisième est suggérée en début août par l'analyse des stades de maturation des œufs. En rade de Brest, les résultats sont similaires (Richard, 2000).

Nous pouvons vérifier, comme en baie de Saint-Brieuc, que la température de l'eau, en deçà de 10°C n'est pas optimale pour la survie larvaire et que les larves émises entre février et avril ne donnent pas lieu à un recrutement notable durant cette période. Il y a correspondance entre la ponte de fin-mai et le recrutement observé dans la population et sur les plaques à partir de la mi-juin ce qui confirme la durée minimale de vie larvaire de 15 jours .

Nous avons mis en évidence une baisse notable du nombre moyen d'oothèques par femelle, au fur et à mesure que la saison de ponte avance, ce qui n'avait pas été signalé jusqu'ici. La ponte de mai concerne donc non seulement plus de femelles, mais ce sont des femelles plus fertiles que lors des mois suivants. En moyenne annuelle, le nombre d'oothèques par femelle est sensiblement plus élevé qu'en baie de Saint-Brieuc (47.5 contre 40). La production annuelle d'œufs serait au maximum de 12 fois celle du mois de mai, soit 29 millions d'œufs $m^{-2} an^{-1}$, contre 51 millions en baie de Saint-Brieuc ; la densité de population étant moitié moindre, ce résultat de fécondité semble logique.

Les prélèvements n'étant pas réalisés de façon régulière au long de l'année, la production est calculée à partir de la seule période estivale, et étendue à l'année entière, ce qui peut amener une surestimation puisque cette période est supposée être la plus productive. Néanmoins le P/B calculé de 0,293 est très voisin du 0,30 calculé en baie de Saint-Brieuc. La biomasse de cette population se renouvelle donc en un peu plus de 3 ans.

Cette rapide prolifération n'est pas sans conséquences sur les élevages conchylicoles, avec les risques de compétition spatiale et trophique entre les mollusques cultivés (huîtres et moules) et les crépidules. C'est la raison pour laquelle la crépidule est récoltée depuis trois ans, près des concessions en eau profonde d'huître plate. Cette récolte industrielle par suceuse, suivie d'une transformation en amendement calcaire, est encadrée par l'association AREVAL. La récolte en 2002 et 2003 s'est élevée respectivement à 10 062 et 8653 tonnes, celle de 2004 se monte à 13587 tonnes. Si les prélèvements ainsi effectués régulièrement doivent permettre de freiner l'expansion de l'espèce dans la baie, ils s'avèrent insuffisants pour en abaisser significativement le stock. En effet, avec une **biomasse estimée à 100 000 tonnes en baie de Cancale (Blanchard et Ehrhold, 1999) et un rapport P/B de 0.293 (cf. ci-dessus), la production serait de 29300 tonnes, soit plus de deux fois la récolte de 2004, pourtant la plus élevée.**

En conclusion nous pouvons souligner que les différents résultats de cette étude sur la dynamique de population de la crépidule, en baie du Mont Saint-Michel, sont très proches, sinon identiques à ceux que nous avons obtenus en baie de Saint-Brieuc sur le site des Comtesses (Blanchard et al., 2000). Certains domaines (ex. reproduction, croissance larvaire) ont été plus approfondis ici et complètent

donc l'étude précédente, plus détaillée dans d'autres domaines (ex. peuplement, croissance). Au vu de ces résultats, nous pouvons dire que les populations étudiées dans ces deux sites du golfe normano-breton distants d'environ 60 km, ont des caractéristiques très voisines comme le vérifient les analyses génétiques (Dupont et Viard, 2003).

Productions calcaires dans un peuplement de crépidules

Le poids sec de coquille représente 52,8 % du poids total frais (cf. III.3) soit, pour une biomasse totale d'environ 100 000 tonnes en baie de Cancale, 52800 tonnes de coquilles de crépidules formées de calcaire pur.

Le support d'une chaîne de crépidules est de nature variée (inerte ou vivante), mais, même s'il s'agit d'une coquille vide de crépidule, il ne fait pas partie intégrante de la colonie. C'est la raison pour laquelle, systématiquement, nous avons distingué dans nos pesées, les individus composant la colonie et qui forment la biomasse vraie, du support, qui est un matériau extérieur. Ce support est souvent rempli lui-même de vase ou garni d'épibiontes calcaires. Nous avons pu mesurer au mois de juin (annexe 1) que le poids de ces supports seuls représentait 23% du poids total frais des chaînes. Cette donnée est à prendre en compte dans l'évaluation pondérale de la population totale.

D'autre part, le taux de colonisation des coquilles de crépidules par des épibiontes calcaires peut être important ; dans nos prélèvements ce sont principalement des polychètes tubicoles du genre *Pomatoceros sp.*, *Spirorbe sp.*, ou des crustacés cirripèdes du genre *Balanus balanoides*. Ces derniers atteignent une telle densité à la station de mesure qu'ils recouvrent parfois entièrement l'ensemble de la coquille de la crépidule, empêchant tout recrutement. Une mesure faite en juin montre que le poids des cirripèdes représente en moyenne 14% du poids sec total coquille + épibiontes, allant jusqu'à 44% quand toute la surface de la crépidule est recouverte (photo ci-dessous).

Exemple de recouvrement d'une coquille de crépidule vivante par une colonie de cirripèdes (*Balanus balanoides*)



Les coquilles mortes de crépidules qui, dans une population dense, sont bloquées au sein du peuplement, restent sur place et sont progressivement intégrées au sédiment. Lors des prélèvements réalisés, certaines de ces coquilles mortes sont récupérées ainsi que des débris calcaires. Ainsi, lors de l'échantillonnage de septembre, nous avons mesuré une moyenne de 4.3 kg m⁻² de débris calcaires et coquilles mortes, soit presque la moitié de la valeur de biomasse de crépidules (cf. annexe 1).

Lors de l'évaluation de la biomasse (coquille + chair) de la population, il faut donc éviter de tenir compte de la masse des supports, de celle des épibiontes et à fortiori des coquilles mortes. Par contre, dans un contexte d'exploitation de matériaux calcaires, comme le réalise actuellement l'association AREVAL, en récoltant les crépidules extraites des parcs à huîtres plates de Cancale, ces données sont intéressantes, et c'est la raison pour laquelle nous les faisons figurer en annexe 1.

Bibliographie

- Bhattacharya C.G., 1967 – A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics* 23 : 115-135
- Bily J. 2004 – Croissance in-situ des larves de crépidules (*Crepidula fornicata*). Rapport de stage maîtrise, Ifremer - UBO, 18p.
- Blanchard M. et G. Youenou, 1993 - Estimation quantitative de la crépidule (*Crepidula fornicata*) en baie de Cancale. Rapport Ifremer-del 93.20: 13p.+ annexes.
- Blanchard M., 1995 - Origine et état de la population de crépidule (*Crepidula fornicata*) sur le littoral français. *Haliotis* 24: 75-86.
- Blanchard M., 1999 – Cartographie et évaluation quantitative de la crépidule (*Crepidula fornicata*) entre le cap Fréhel et le Mont Saint-Michel (Manche Ouest). Rapport Ifremer rst.del/99/05, 44p + annexes.
- Blanchard M. et A. Ehrhold, 1999 - Cartographie et évaluation du stock de crépidules (*Crepidula fornicata*) en baie du Mont Saint-Michel. *Haliotis* 28 : 11-20.
- Blanchard M., Blanchet A., Gaffet J.D. et D. Hamon, 2000 - Dynamique de population de la crépidule en baie de Saint-Brieuc (Manche-Ouest). Rapport Ifremer-del 00-08, 50 p.+ annexes
- Blanchard M., Sanchez C., Cariguel M. et S. Le Troadec, 2002. Mesure du taux de filtration de la crépidule ; influence de divers facteurs. 126^e Congrès de la Société Française de Zoologie, Brest 16-18/09/2002.
- Chipperfield D., 1951 – The breeding of *Crepidula fornicata* in the Blackwater river, Essex. *J. Mar. Biol. Ass. UK* 30 : 49-71.
- Dupont L. et F. Viard, 2003 – Dispersion larvaire et flux de gènes chez le mollusque exotique *Crepidula fornicata*. Colloque génétique Toulouse, Juin 2003
- Hamon D. et M. Blanchard, 1994 - Etat de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata*) en baie de Saint Brieuc. Rapport Ifremer del 94.14: 29 p.+ annexes
- Haubois A.G., 1999 – Influence du vieillissement d'une population de crépidule sur l'épifaune associée ; incidence sur le recrutement. Mémoire DEA Bordeaux1, 30p.
- Le Gall P., 1980 – Etude expérimentale d'association en chaîne et son influence sur la sexualité chez la crépidule (*Crepidula fornicata* L. 1758). Thèse Etat, Univ. Caen : 251p.
- Montaudouin de X. et P.J. Sauriau, 1999 – The proliferating gastropod *Crepidula fornicata* may stimulate macrozoobenthic diversity. *J. Mar. Biol. Ass. UK* 79 (6) : 1069-1077
- Pechenik J.A., 1984 – The relationship between temperature, growth rate and duration of planktonic life for larvae of the gastropod *Crepidula fornicata* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 74 : 241-257
- Pechenik J.A. et W.D. Heyman, 1987 - Using KCl to determine size at competence for larvae of the marine gastropod *Crepidula fornicata* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 112 : 27-28
- Pechenik J.A., Hilbish T.J., Eyster L.S. et Marshall D., 1996 – Relationship between larval and juvenile growth rates in two marine gastropods *Crepidula plana* and *C. fornicata*. *Marine Biology* 125 : 119-127.
- Richard J. 2000 – Reproduction de la crépidule (*Crepidula fornicata*) en rade de Brest. Mémoire de diplôme UBO-Brest / Univ. Neuchatel 72p.

http://www.ifremer.fr/envlit/pdf/surveillancepdf/bull2002/bul_sur.pdf

ANNEXES

Annexe 1 : Densités et biomasses relevées à chaque sortie

Annexe 2 : Calcul de la croissance

Annexe 3 : Calcul de la production

Annexe 4 : Longueur des premières cohortes par méthode de Bhattacharya

Annexe 5 : Longueurs minimales et maximales de chaque catégorie sexuelle

Annexe 6 : Croissance larvaire in-situ (extrait du rapport de J. Bily, 2004)

Dates	Densités N/m2	Biomasse g/m2	Supports g/m2	Débris calc. g/m2
16-mai	658	3584	1524	408
29-mai	514	3400	1545	224
13-juin	1252	9220	3789	824
01-juil	4170	19056	4876	
15-juil	980	4004	2696	784
30-juil	401	1028	276	
02-sept	1908	9600	3844	4340
18-oct	1400	8542	4240	
moyenne	1410	7304	2849	1316

Annexe 1 : Densités moyennes, biomasses et poids des supports, mesurés à chaque sortie

Dates	Mois	Longueur droite (mm)
15/07	1	6.24
30/07	1.5	7.74
02/09	2.5	9
18/10	4	9.50
15/02	8	10.80
21/02	8.5	11.50
16/05	11	13.5
29/05	11.5	13.79
13/06	12	15
01/07	12.5	15
15/07	13	15.84
30/07	13.5	18.26
02/09	14.5	17.69
18/10	16	21.5
15/02	20	18.18
21/02	20.5	18.91
16/05	23	21.49
29/05	23.5	21.79
13/06	24	23.16
01/07	24.5	23.59
15/07	25	23.68
15/02	32	25
21/02	32.5	28.65
15/02	44	34.78
15/02	56	39.44
15/02	68	43.57
15/12	80	46.08
15/02	92	51.68

Annexe 2 : Données de longueur droite utilisées pour le calcul des paramètres de la courbe de croissance de Von Bertalanffy : en clair celles obtenues sur les juvéniles par analyse modale de Bhattacharya (fig.11), en gras celles obtenues par lecture des stries de croissance (fig.12).

cohortes	0	1	2	3	4	5	6	7	8	total
N1 (juin)	0	209	221	196	135	147	160	135	49	1252
N2(sept.)	169	268	155	141	197	141	197	127	14	1409
Ni moyen	84,5	238,5	188	168,5	166	144	178,5	131	31,5	1330,5
W1	0	0,03	0,15	0,25	0,39	0,53	0,52	0,59	0,77	
W2	0,01	0,07	0,19	0,29	0,43	0,57	0,78	0,85	1,2	
Wi moyen	0,005	0,05	0,17	0,27	0,41	0,55	0,65	0,72	0,985	
Wi+1/Wi	10	3,4	1,58824	1,51852	1,34146	1,18182	1,10769	1,36806		
Gi	2,30259	1,22378	0,46262	0,41774	0,29376	0,16705	0,10228	0,31339		
Ni/N _{i+1}	0,3543	1,26862	1,11573	1,01506	1,15278	0,80672	1,3626	4,15873		
Zi	-1,0376	0,23793	0,10951	0,01495	0,14217	-0,2148	0,30939	1,42521		
Gi-Zi	3,3402	0,98585	0,35312	0,40279	0,15159	0,38183	-0,2071	-1,1118		
e ^{Gi-Zi}	28,2249	2,68008	1,4235	1,49599	1,16368	1,46496	0,81293	0,32896		
e ^{Gi-Zi} -1	27,2249	1,68008	0,4235	0,49599	0,16368	0,46496	-0,1871	-0,671		
Pi	7,9293	24,8703	17,7324	23,4024	21,5883	16,1113	10,7186	17,8404		140,19301
B=Ni.Wi	0,4225	11,925	31,96	45,495	68,06	79,2	116,025	94,32	31,0275	478,435
P/B										0,2930241

Annexe 3 : Calcul de la production, d'après Allen (1974)

dates	Longueur (mm)	Déviatiion standard	% nb d'individus
21/02	11.50	2.70	51
	18.91	2.05	16.97
	25.00	2.05	28.17
16/05	13.50	3.26	70.72
	21.49	3.56	25.97
29/05	13.79	2.80	49.96
	21.79	1.91	39.09
13/06	15.00	1.55	52.05
	23.16	1.26	20.81
01/07	15.00	2.76	66.21
	23.59	1.54	24.28
15/07	6.24	1.05	11.22
	15.84	2.73	59.16
	23.68	0.76	8.01
30/07	7.74	1.23	26.02
	18.26	3.59	58.89
02/09	9.00	1.63	28.18
	17.69	3.83	51.17
18/10	9.50	2.68	27.25
	21.50	1.47	38.60

Annexe 4 : Résultat de l'analyse modale de Bhattacharya faite sur les premières cohortes (<25 mm) de chaque échantillon.

	stades	0	1	2	3	4	5	6
21-févr	mini	7	13	18	35	30	40	35
	maxi	11	25	40	44	45	48	43
16-mai	mini	6	10	13	32	43	28	25
	maxi	14	37	49	38	43	49	58
29-mai	mini	7	10	12	28	35	41	28
	maxi	15	44	50	46	44	46	52
13-juin	mini	11	11	19	22	22	35	28
	maxi	14	41	47	45	52	51	54
01-juil	mini	9	11	15	28	31	34	31
	maxi	24	39	47	48	52	49	52
15-juil	mini	3	12	15	34	27	38	27
	maxi	20	44	51	49	46	55	48
30-juil	mini	3	12	12	31	37	34	28
	maxi	15	41	48	31	52	51	50
02-sept	mini	6	11	14	41	30	28	37
	maxi	15	40	51	49	48	50	54
18-oct	mini	7	11	16	32	28	37	43
	maxi	15	39	51	49	50	54	46

Annexe 5 : Longueurs minima et maxima (mm) de chaque catégorie sexuelle

Annexe 6 : Croissance larvaire in-situ

Une expérience a été réalisée durant l'été 2002, en profitant des sorties bihebdomadaires faites sur le même site, pendant la période de ponte maximale, afin d'appréhender le taux de croissance larvaire in-situ, jusqu'ici inconnu. En effet, les seules données existantes sont des résultats de mesures in-vitro obtenues en conditions contrôlées de laboratoire. Deux paniers métalliques ont été réalisés pour la circonstance (photos). Ils sont fixés à un mouillage, l'un au fond l'autre en surface ; une fois installés, leurs manipulations se font en plongée.



Panier de surface, fixé à la ligne de mouillage.



Panier de fond, avec ses bidons

Chaque panier contient 8 flacons plastiques de 500 ml, qui sont percés de fenêtres, recouvertes de mailles de 200 μm permettant le passage de l'eau. Cent larves, obtenues en laboratoire, sont mesurées dès leur apparition, placées dans ces bidons et transportées aussitôt in-situ où elles séjournent durant quinze jours. A la sortie suivante, elles sont récupérées et conservées dans l'alcool avant une nouvelle mesure de leur longueur sous binoculaire. L'échantillon du 30 juillet ne sera pas analysé du fait de son temps d'immersion trop long et du fort dépôt vaseux interne.

Date d'immersion	Longueur moy. initiale (μm)	Date de récupération	Longueur moy. finale (μm)	Durée d'immersion
29 mai	420 +/- 20	13 juin	535	15 jours
13 juin	401 +/- 29	1 juillet	459	18 jours
1 juillet	403 +/- 18	15 juillet	438	14 jours
15 juillet	373 +/- 22	30 juillet	412	14 jours
30 Juillet		2 septembre		30 jours

De nombreux aléas sont intervenus durant l'immersion de ces conteneurs (déplacements accidentels, dégradations de bidons, décollement de fenêtres et donc fuite de larves, entrée de prédateurs et de matières en suspension...). La mortalité a été élevée dans certains échantillons. Nous avons pu cependant, avec les autres, obtenir une bonne information. Seules les larves pleines, donc vivantes au moment de la fixation, en fin de séjour in-situ, seront retenues pour le calcul du taux de croissance.

Date du début de séjour	29/05	13/06	1/07	15/07
Taux de croissance moyen ($\mu\text{m}/\text{j}$)	2.35	9.05	6.14	3.03
Nombre de larves retenues pour la mesure	4	46	41	5

Si l'on tient compte du faible effectif des larves vivantes récupérées dans les prélèvements du 29/05 et du 15/07, les taux de croissance des 13 juin et 1 juillet sont les plus fiables, et le meilleur taux moyen est de **9,05 microns par jour**, obtenu le 13 juin.

Les paramètres du milieu que nous avons mesurés (température, chlorophylle...) ne permettent pas de corréliser leur variation aux variations du taux de croissance observées aux différentes dates. Ainsi la température est de 15°C env. le 13 juin et de 18°C env. le 1^{er} juillet. La quantité de chlorophylle mesurée le 13/06 est de 0.36 $\mu\text{g}/\text{l}$., mais elle est proche de 0, le 1^{er} juillet. En mai, la présence de nombreux prédateurs zooplanctoniques (larves de crustacés) dans certains prélèvements est une cause principale de disparition des larves, de même que la forte concentration en MES qui cause directement ou indirectement une mortalité ou au mieux un affaiblissement des performances de croissance.

Plusieurs taux de croissance larvaire, résultats de mesures in-vitro, figurent dans la littérature. Le taux maximal mesuré est donné par Pechenik et al. (1996), sous conditions contrôlées et optimales de quantité et de qualité de nourriture et de densité larvaire : A la température optimale de 25°C, le meilleur taux de croissance est de 75 $\mu\text{m}/\text{j}$. Selon que la nourriture phytoplanctonique fournie est composée de diatomées ou de flagellés, nous avons nous-mêmes obtenu en laboratoire à 23°C (non publié) des valeurs comprises entre 28 et 41 $\mu\text{m}/\text{j}$. En 1984, Pechenik montre que le taux de croissance à 18°C varie de 15 à 45 $\mu\text{m}/\text{j}$. Il n'est donc pas inconcevable qu'à cette même température de 18°C, avec une concentration très faible de nourriture et une forte turbidité, le taux de croissance in-situ apparaisse 3 à 5 fois plus faible qu'en laboratoire.