

**LA BIODEPOSITION
DE LA CREPIDULE
(*CREPIDULA FORNICATA*).
IMPACT SUR L'ECOSYSTEME
DE LA RADE DE BREST.**

**MANAC'H Nathalie
Maîtrise d'Océanographie
U.B.O.-Brest**

Juillet 1995

Rapport IFREMER-DEL n° 95-15

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier M^r Michel BLANCHARD de m'avoir guidée et conseillée, ainsi que pour la grande patience dont il a su faire preuve tout au long de ce stage.

J'exprime également toute ma reconnaissance à M^r Pierre CHARDY, responsable du laboratoire d'Ecologie de la Direction de l'Environnement Littoral qui m'a accueillie dans son laboratoire.

Sans pouvoir tous les citer, je remercie sincèrement toutes les personnes que j'ai pu rencontrer au cours de mon séjour au Centre IFREMER de Brest pour leur aide précieuse et leur sympathie.

J'adresse également mes remerciements à M^{rs} Laurent CHAUVAUD et Christian HILY qui m'ont fourni certaines informations.

Enfin, je remercie particulièrement M^r Le Professeur GLEMAREC sans qui je n'aurais pu effectuer ce stage.

PLAN

Introduction

1. La crépidule: description, particularités.....	p 1
1.1. Systématique.....	p 1
1.2. Morphologie.....	p 1
1.3. Particularités anatomiques et écologiques.....	p 1
1.4. Répartition géographique.....	p 2
2. La rade de Brest: biotope des animaux étudiés.....	p 3
2.1. Localisation.....	p 3
2.2. Caractéristiques hydrologiques.....	p 3
2.3. Biosédimentologie.....	p 3
2.4. La crépidule dans la rade.....	p 5
3. L'alimentation suspensivore et la biodéposition.....	p 8
3.1. Le système de filtration.....	p 8
3.2. Le mécanisme de filtration.....	p 8
3.3. Les biodépôts.....	p 10

4. Les biodépôts de la crépidule: caractérisation et quantification	
<i>in vitro</i>	p 12
4.1. Méthodologie	p 12
4.1.1. Les animaux: provenance et acclimatation.....	p 12
4.1.2. L'algue- fourrage: <i>Pavlova lutheri</i>	p 12
4.1.3. Obtention et récolte des biodépôts.....	p 12
4.1.4. Mesure du pourcentage de matière organique.....	p 13
4.1.5. Analyse CHN.....	p 13
4.1.6. Dosage de la chlorophylle.....	p 13
4.1.7. Etude de la dégradation des biodépôts.....	p 14
4.2. Résultats	p 14
4.2.1. Distinction fécès/pseudofécès.....	p 14
4.2.2. Etude quantitative.....	p 16
4.2.3. Etude qualitative.....	p 19
4.2.3.1. Pourcentage de matière organique.....	p 19
4.2.3.2. Analyse CHN.....	p 19
4.2.3.3. Mesure de la chlorophylle dans les biodépôts.....	p 20
4.2.3.4. Vitesse de dégradation des biodépôts.....	p 21
4.3. Conclusions	p 22
5. Discussion: la biodéposition chez <i>Crepidula fornicata</i>, son	
impact sur l'écosystème de la rade de Brest	p 23
5.1. La biodéposition de la crépidule	p 23
5.1.1. Quantification des biodépôts.....	p 23
5.1.2. Evolution de la biodéposition en fonction de la turbidité.....	p 24
5.1.3. Régulation du taux de matière organique dans les biodépôts.....	p 27
5.2. Impact sur l'écosystème	p 27
5.2.1. L'envasement.....	p 27
5.2.2. La prolifération.....	p 28

Conclusion

Bibliographie

Annexes

INTRODUCTION

Suite au Sommet de Rio en 1992, des réflexions ont abouti à la mise en place de nombreux programmes (nationaux et internationaux) concernant l'étude des milieux modifiés par les actions anthropiques.

Parmi eux, le programme national "Dynamique de la Biodiversité et Environnement", auquel participe le laboratoire DEL/Ecologie du Centre IFREMER de Brest, se penche sur le problème des espèces proliférantes en milieu terrestre et marin. Dans ce deuxième cas, les exemples sont peu nombreux mais on citera tout de même les proliférations provoquées par un déséquilibre du milieu (marées vertes (ulves)) et celles dues à l'introduction volontaire ou accidentelle d'espèces (sargasses, caulerpes, crépidules).

Crepidula fornicata fait ainsi l'objet d'études particulières de la part du laboratoire d'écologie benthique.

Cette espèce présente en effet des potentialités impressionnantes de colonisation de toutes sortes de milieux (baies, estuaires, secteurs conchylicoles) provoquant des déséquilibres dans les écosystèmes envahis.

Le programme a donc pour objectifs l'identification du processus de colonisation (incluant l'évaluation de la responsabilité de l'Homme), l'étude des effets sur les populations voisines, et la caractérisation des interactions entre la crépidule et les mollusques filtreurs exploités.

Des observations *in situ* permettront de mesurer les effets de la prolifération sur la diversité biologique et sur le réseau trophique.

Des travaux réalisés en laboratoire sur la physiologie de nutrition de *Crepidula fornicata* se limitent à la mesure des taux de consommation et de la biodéposition du mollusque en fonction de différents paramètres biotiques (taille, poids, sexe) et abiotiques (température, nourriture). En particulier, l'émission de biodépôts sera détaillée dans ce rapport de manière quantitative et qualitative; une estimation des flux sera proposée, et l'on définira l'impact de ce processus sur l'écosystème de la rade de Brest (lieu de prélèvement des animaux utilisés pour les expérimentations).

1. La crépidule: description, particularités

1.1. Systématique

La crépidule est un gastéropode marin de la sous-classe des prosobranches. Elle est caractérisée par une coquille formée d'une seule pièce, un corps asymétrique, un pied aplati et une branchie antérieure.

La classification est la suivante:

Embranchement	: Mollusques
Classe	: Gastéropodes
Sous-classe	: Prosobranches
Ordre	: Mésogastéropodes
Super-famille	: Calyptraeidae
Famille	: Calyptraeidae
Genre	: <i>Crepidula</i>
Espèce	: <i>fornicata</i>

1.2. Morphologie

En dépit de sa coquille de forme ovale et à l'apex postérieur, on pourrait, d'un point de vue morphologique, rapprocher la crépidule de la patelle. L'extérieur de la coquille est de couleur plus ou moins brune, l'intérieur, généralement blanc, est lisse et nacré.

La masse viscérale de l'animal est protégée par un septum, ce qui permet au pied de ressortir et de jouer le rôle de ventouse pour la fixation.

Sa longueur droite est au maximum de 6 cm environ.

1.3. Particularités anatomiques et écologiques

La crépidule est un mollusque benthique ayant une préférence pour les substrats durs et lisses. En l'absence d'un support adéquat, elle se fixe sur des coquilles vides.

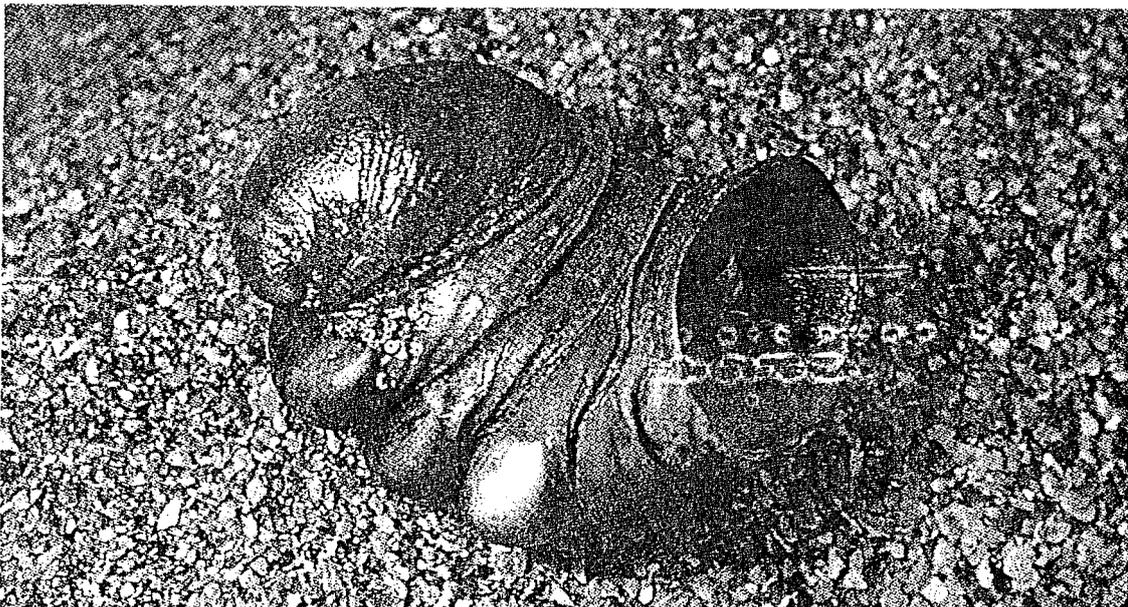


Figure 1: Association en chaîne de plusieurs individus chez *Crepidula fornicata* (d'après WEINBERG, 1994).

La disposition originale aboutit à des associations en chaînes de plusieurs individus particulièrement nombreux chez *Crepidula fornicata* (Figure 1). On observe parfois des chaînes secondaires qui viennent se greffer sur les chaînes principales. D'autre part, hermaphrodite protandre, la crépidule passe successivement par un stade mâle, puis par une phase indifférenciée, et enfin, un stade femelle. Ainsi, les jeunes mâles fécondent les femelles de la génération précédente. Du sommet à la base de ces associations, on rencontre successivement (Figure 2):

mâle jeune → mâle âgé → individu indifférencié → femelle jeune → femelle âgée → support

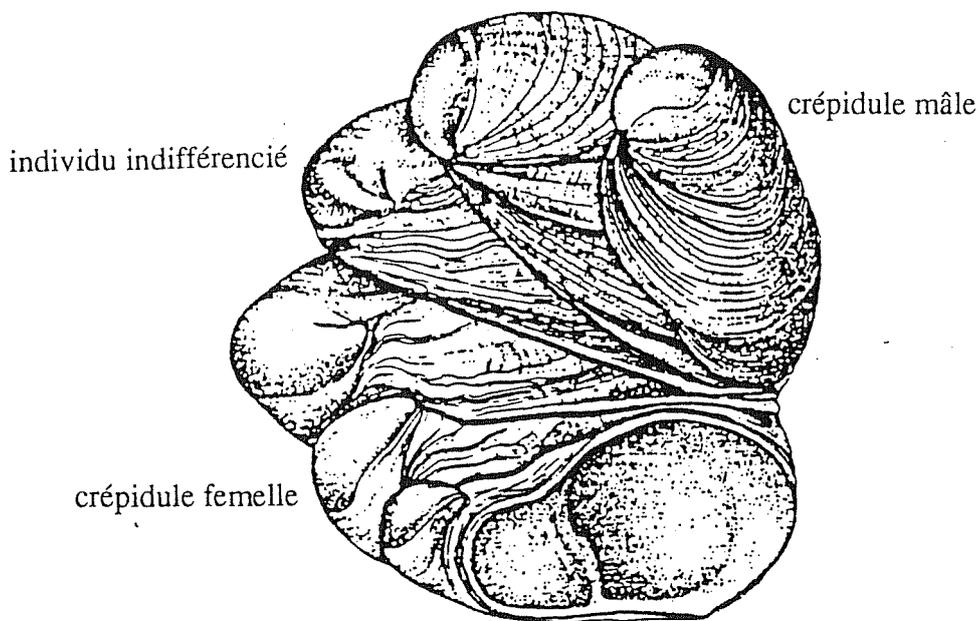


Figure 2: Disposition des individus dans une chaîne (d'après HOAGLAND, 1979).

Cet arrangement a pour conséquence de faciliter la reproduction.

De plus, en considérant une moyenne de 2 pontes par an libérant chacune environ 8 000 oeufs (COUM, 1979), et sachant qu'une crépidule vit environ 10 ans, on envisage assez facilement que cette sexualité favorise la prolifération.

1.4. Répartition géographique

En moins d'un siècle, la crépidule a colonisé les côtes européennes.

Introduite en Angleterre vers 1870, suite à l'importation (depuis la côte est des Etats-Unis) d'huîtres (*Crassostrea virginica*) sur lesquelles elle était fixée, *Crepidula fornicata* s'est ensuite étendue à l'ensemble des pays riverains de la Mer du Nord et aux côtes françaises, véhiculée par les huîtres ou les coques des navires (BLANCHARD, 1995).

Actuellement, les crépidules colonisent des baies et des estuaires, de Wimereux (Pas-de-Calais) à Arcachon (Gironde), ainsi que certaines zones de la Méditerranée.

Leur présence, également signalée sur la côte ouest des Etats-Unis, au Japon, dans les Caraïbes et jusqu'en Uruguay, souligne d'importantes capacités d'adaptation.

2. La rade de Brest: biotope des animaux étudiés

2.1. Localisation

Située à la pointe de la Bretagne, la rade de Brest est un bassin de 180 km², d'une profondeur moyenne de 25 m. Deux rivières, l'Aulne et l'Elorn, se déversent dans la rade qui communique également avec l'Océan Atlantique par l'intermédiaire d'un goulet de 1,8 km de large (MONBET et BASSOULET, 1989).

2.2. Caractéristiques hydrologiques

La température de l'eau dans la rade varie en moyenne entre 7-8°C en hiver et 19°C en été.

La salinité moyenne des eaux est de 35‰ mais cette valeur peut descendre jusqu'à 30‰ au moment des crues (COUM, 1979). Un gradient de salinité se développe entre l'estuaire de l'Aulne (S=13‰) et le goulet (S=34-35‰).

Le centre de la rade, sous l'influence d'un mouvement tourbillonnaire, est caractérisé par des vitesses de courant élevées (supérieures à 0,30 m.s⁻¹) et homogènes de la surface jusqu'au fond. Les bassins nord et sud présentent au contraire des courants relativement faibles dont les vitesses sont de l'ordre de 0,10-0,20 m.s⁻¹. Quatre-vingt-sept jours sont nécessaires au renouvellement de la totalité des eaux de la rade.

La turbidité n'est pas très élevée, les concentrations de matières en suspension n'atteignant jamais plus de 15 mg.l⁻¹. Elles peuvent par contre descendre en dessous de 5 mg.l⁻¹ (MONBET et BASSOULET, 1989).

Les concentrations en phytoplancton dans la rade varient entre 4.10³ cellules.l⁻¹ et 10⁴ cellules.l⁻¹ d'octobre à mars; les valeurs montent jusqu'à 10⁷ cellules.l⁻¹ début juin puis redescendent pour atteindre 5.10⁵ cellules.l⁻¹ au mois de novembre. Ceci représente une quantité de chlorophylle de 0,22 mg.m⁻³ en hiver et 23 mg.m⁻³ au printemps. Quant à la production primaire, elle est estimée à 0,04 à 3,2 g C.m⁻².j⁻¹, soit une production annuelle de 280 g C.m⁻² (QUEGUINER et TREGUER, 1984 in MONBET et BASSOULET, 1989).

2.3. Biosédimentologie

La crépidule étant un mollusque suspensivore, nous avons étudié la répartition des filtreurs dans la rade d'après les résultats de HILY (1991). Celui-ci distingue, en fonction de la nature sédimentaire des fonds, 3 secteurs dans la rade de Brest (Figure 3).

1) Les baies et les banquettes (de la surface à -10 m), traversées par des courants faibles, sont occupées par des sédiments vaseux. La présence de bancs de maërl favorise les populations de cirripèdes (*Balanus crenatus*) ou d'éponges (*Ficulina ficus*), l'essentiel de l'endofaune étant constituée de *Venus verrucosa*. En l'absence de *Lithothamnium*, on rencontre surtout des bivalves: *Lutraria lutraria*, *Venerupis pullastra*, et toujours *Venus verrucosa*, ainsi que des polychaetes filtreurs à proximité de la zone portuaire (sujette à pollution).

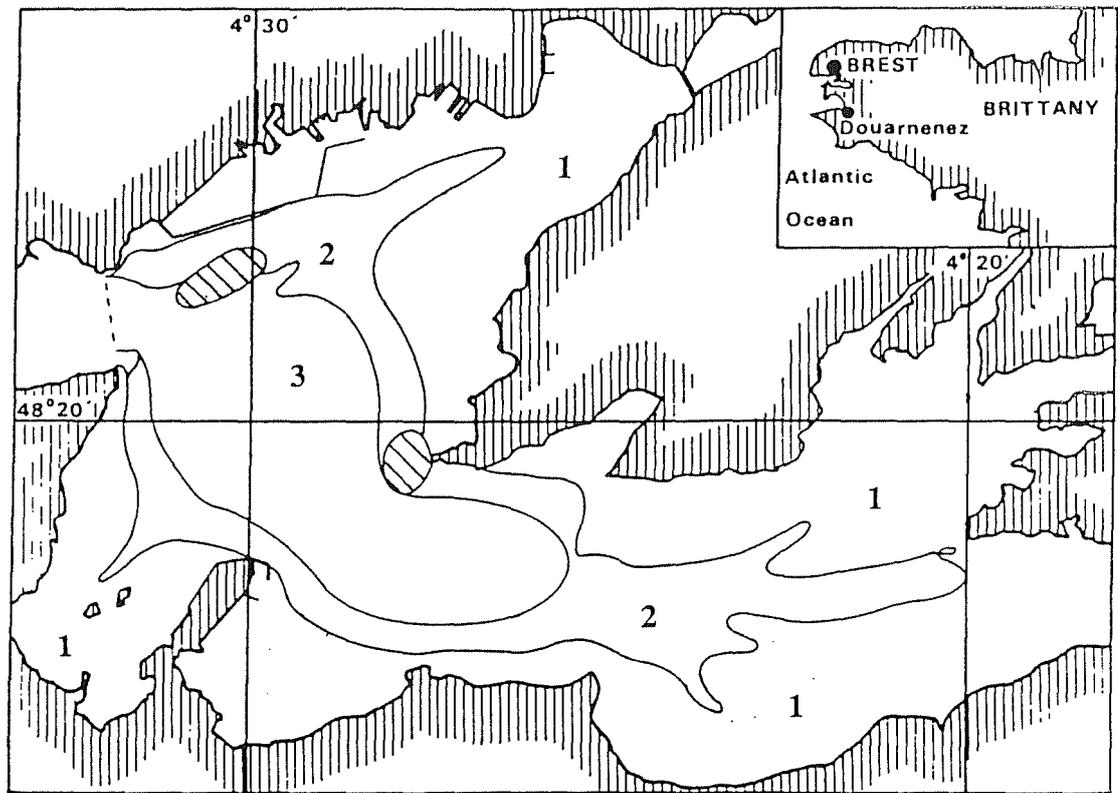


Figure 3: Principales zones biosédimentaires dans la rade de Brest
 (1). baies et banquettes envasées
 (2). chenaux et pentes avec tapis de crépidules
 (3). centre rade à sédiments grossiers
 (d'après HILY, 1991).

2) Entre 10 et 20 m de profondeur, des zones de chenaux et de pentes, où les courants de flot dominant, sont couvertes de sédiments sableux. *Crepidula fornicata* y est l'espèce prépondérante: elle contribue à plus de 80% de la biomasse. D'autres filtreurs tels que *Chlamys opercularis*, *Glycymeris glycymeris*, *Venerupis rhomboïdes* ou *Venus fasciata* y sont néanmoins présents.

3) Le centre de la rade (-20 à -40 m) est tapissé de sédiments grossiers: cailloutis et graviers, et balayé par de violents courants. Des bivalves suspensivores (*Chlamys opercularis*, *Pecten maximus*) mais aussi des échinodermes (*Ophiothryx fragilis*) y trouvent des conditions favorables à leur développement. La majeure partie de l'endofaune est représentée par *Glycymeris glycymeris*. Toutefois, le sédiment abrite d'autres bivalves tels que des Veneridae, mais aussi *Gari fervensis*, ou *Cardium norvegicum* (HILY, 1984, 1991; S.A.U.M., 1977).

2.4. La crépidule dans la rade

Les premières observations de *Crepidula fornicata* dans la rade de Brest remontent à 1949 (BLANCHARD, 1995).

En 1979, COUM présente la répartition du gastéropode dans la rade (Figure 4). Cet auteur montre la localisation de la crépidule dans les bassins et les estuaires, ainsi que dans quelques îlots du bassin sud entre les isobathes -10 et -20 m, les plus fortes densités étant de l'ordre de 200 à 500 individus.m².

Dans le cadre d'une étude sur la Coquille Saint-Jacques, CHAUVAUD (com. pers.) propose, en 1994, une cartographie des compétiteurs du pectinidé, parmi lesquels la crépidule. Cette carte ne concerne donc que la zone de coquilles et non l'ensemble du sublittoral; De plus, les imprécisions liées à l'inadéquation des méthodes de prélèvement des animaux ne permettent pas de quantifier précisément le stock de crépidules dans la rade.

La figure 5 illustre ainsi un aperçu de la colonisation de la rade par la crépidule depuis 1979. Actuellement, le mollusque est présent sur la quasi-totalité du bassin sud et atteint de très fortes densités dans le chenal de l'Aulne. La population s'étend également à partir d'îlots qui se sont développés dans le centre ouest de la rade et le bassin nord. Enfin, on n'oubliera pas qu'elle occupe toujours les baies et les estuaires.

La crépidule semble donc bien installée dans la rade de Brest, supportant des écarts de salinités d'environ 15‰, des variations de température d'une dizaine de degrés, un hydrodynamisme variable, et occupant des fonds de nature sédimentaire diverse: graveleux, sableux, et plus ou moins envasés. Il est cependant possible de définir un milieu de prédilection pour la crépidule, l'espèce étant particulièrement abondante sur les fonds de sables envasés du chenal de l'Aulne. Il est important de noter que la crépidule, produisant des biodépôts, participe elle-même à l'envasement des secteurs qu'elle colonise dans la rade, affectant les populations voisines de filtreurs.

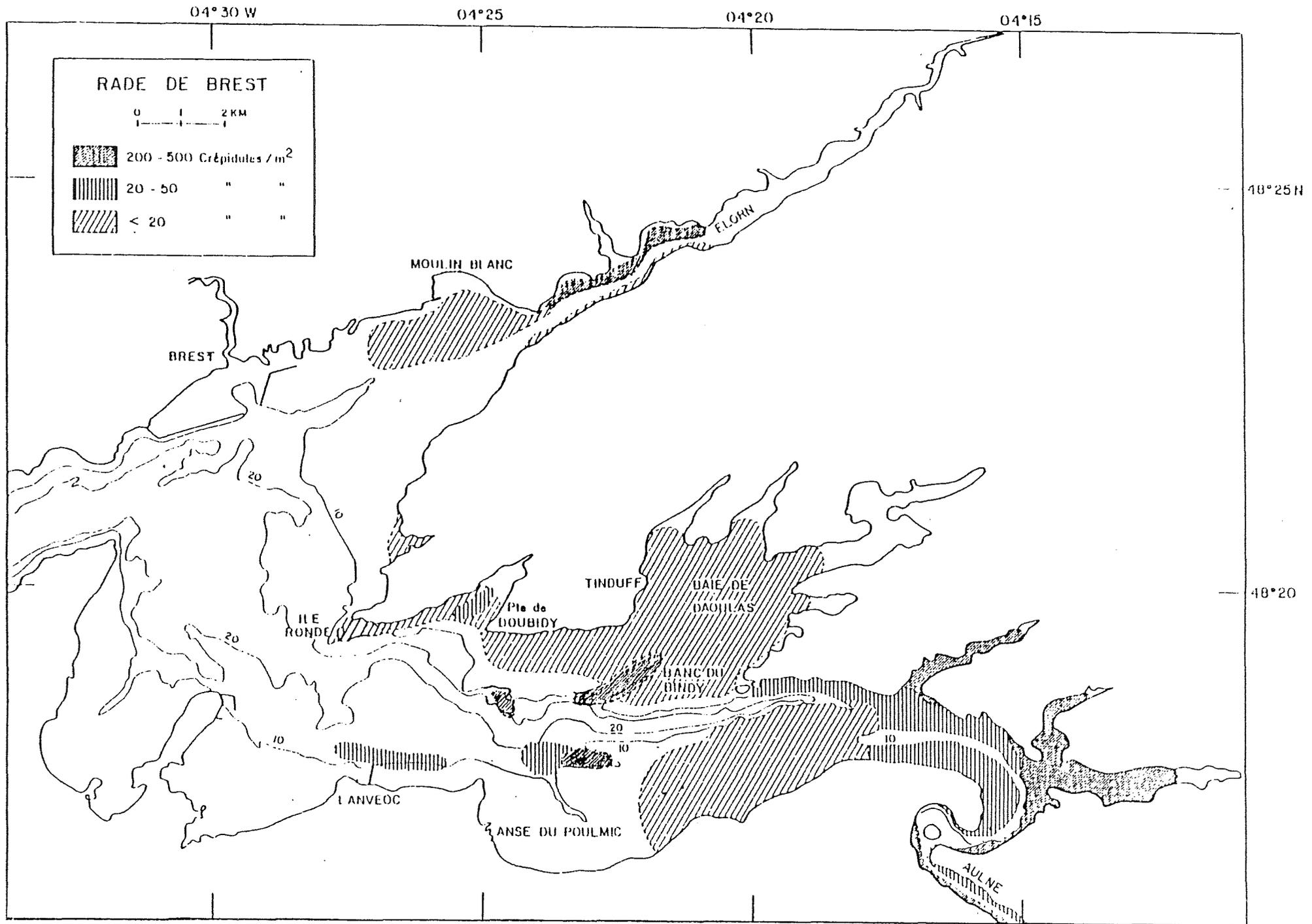
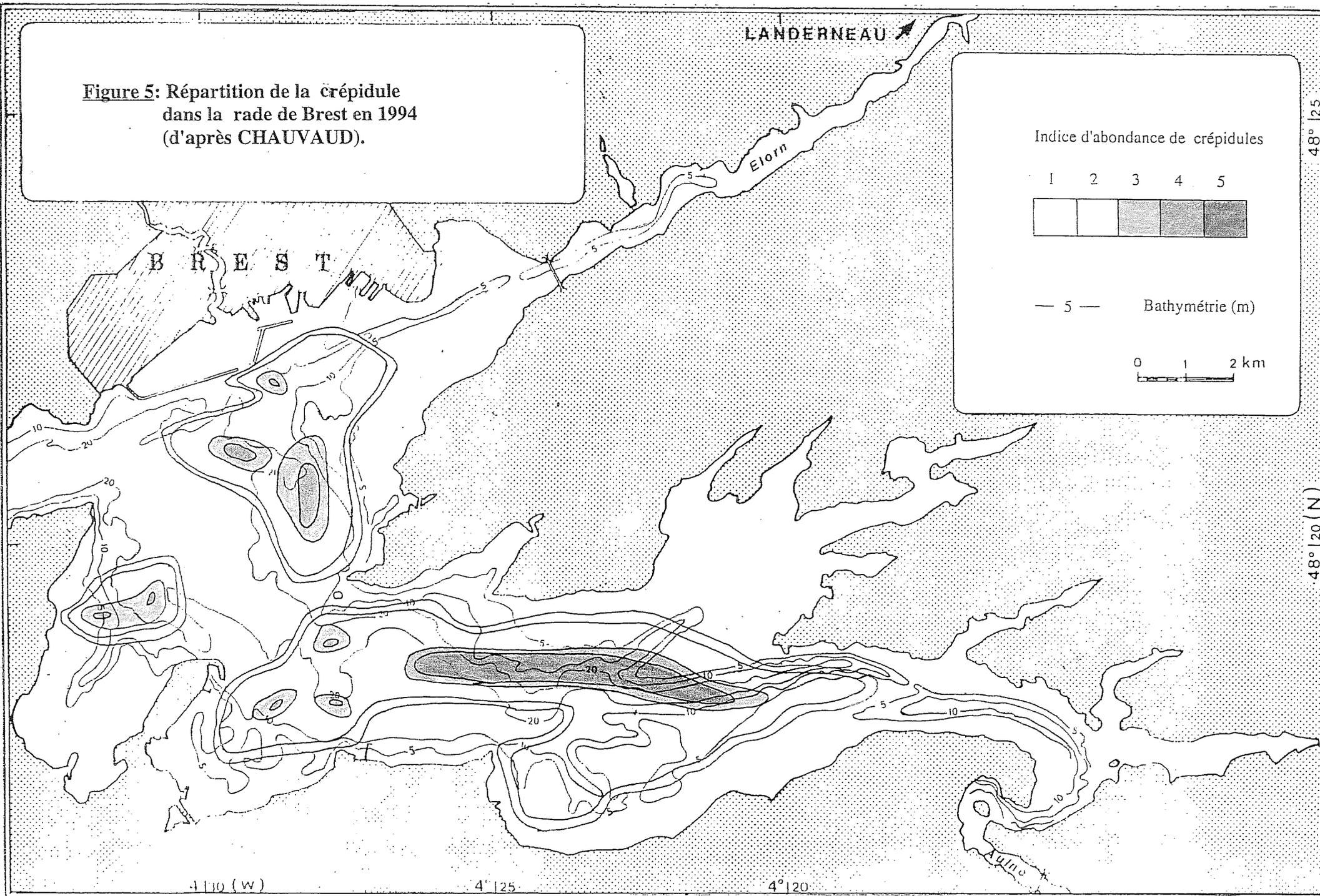


Figure 4. Répartition de la densité de Crépîdules dans le Rade de Brest.

Figure 5: Répartition de la crépidule dans la rade de Brest en 1994 (d'après CHAUVAUD).



3. L'alimentation suspensivore et la biodéposition

YONGE (1966) et NEWELL (1979) ont décrit l'alimentation suspensivore chez les prosobranches et en particulier chez la crépidule.

3.1. Le système de filtration

Chez *Crepidula fornicata*, une branchie unique (la cténidie) assure à la fois les fonctions de respiration et d'alimentation.

Le courant d'eau formé par les mouvements des filaments branchiaux parcourt la cavité palléale sur toute la surface dorsale (Figure 7). Il entre tout d'abord par une ouverture inhalante sur la gauche de l'animal en position basse, puis pénètre dans la chambre inhalante. Il gagne ensuite une chambre exhalante séparée de la précédente par la branchie qui joue son rôle d'organe de filtration. Enfin, l'eau est évacuée par un orifice exhalant, situé plus haut sur le côté droit.

3.2. Le mécanisme de filtration

YONGE (1966) et NEWELL (1979) distinguent 3 courants ciliaires dans le mécanisme de filtration des gastéropodes prosobranches (Figure 7). Ces 3 courants correspondent à un tri des particules en fonction de leur taille.

A l'entrée de la chambre inhalante, un filtre muqueux collecte les plus grandes particules. Si certaines parviennent à franchir ce filtre, elles retombent sur le plancher de la cavité palléale et sont entraînées vers une poche alimentaire sur la gauche de la tête (Figure 8). En temps normal, les particules sont directement rejetées sur le côté droit. Cette poche alimentaire, située en bordure du manteau un peu avant la bouche, recupère également le matériel enrobé de mucus au niveau du filtre. Ainsi, chez la crépidule, s'opère une modification du courant A tel qu'il est habituellement décrit chez les prosobranches.

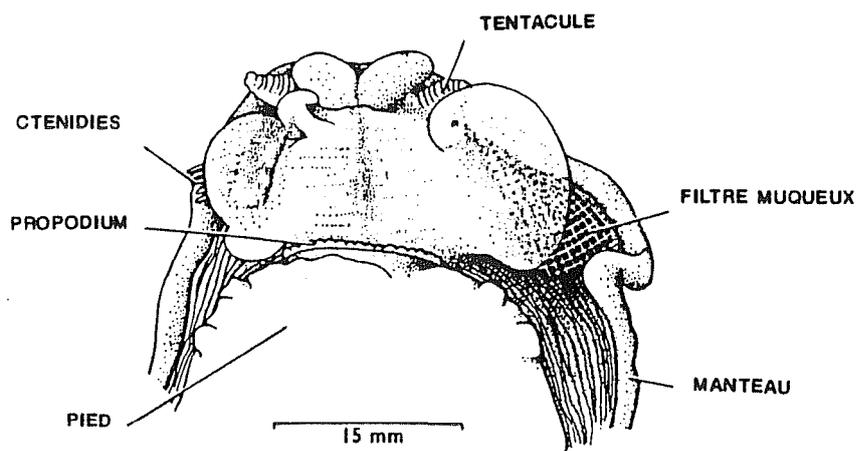


Figure 6: Le filtre muqueux à l'entrée de la cavité palléale chez la crépidule (d'après FRETTER et GRAHAM, 1962).

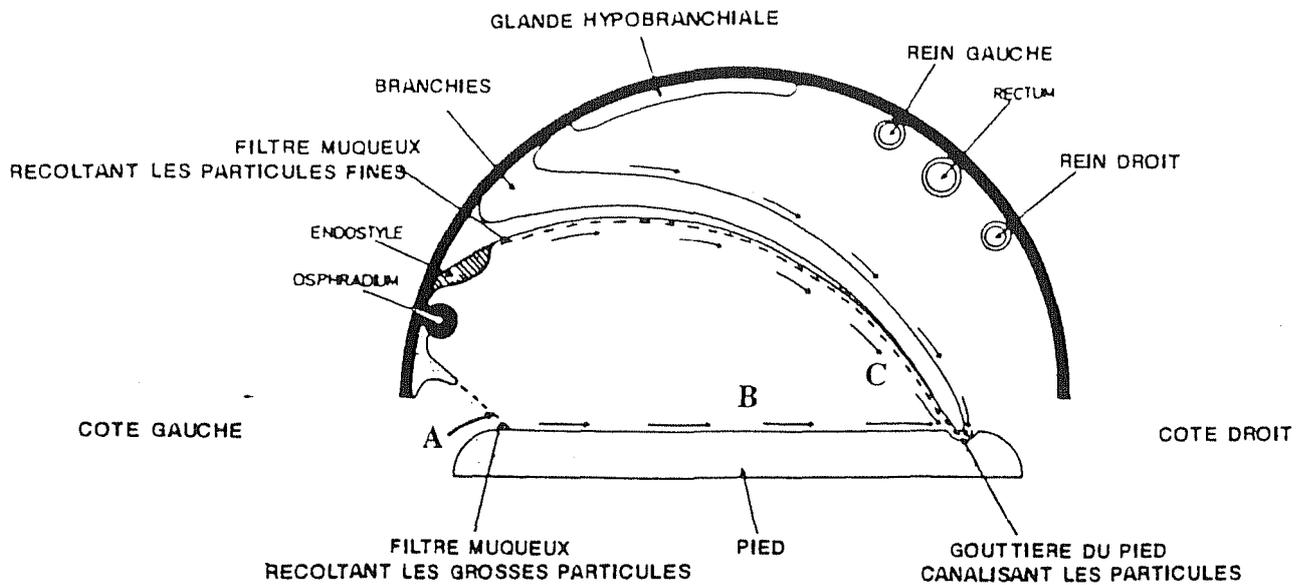


Figure 7: Le courant d'eau et les trois courants ciliaires (A, B et C) chez la crépidule (d'après NEWELL, 1979).

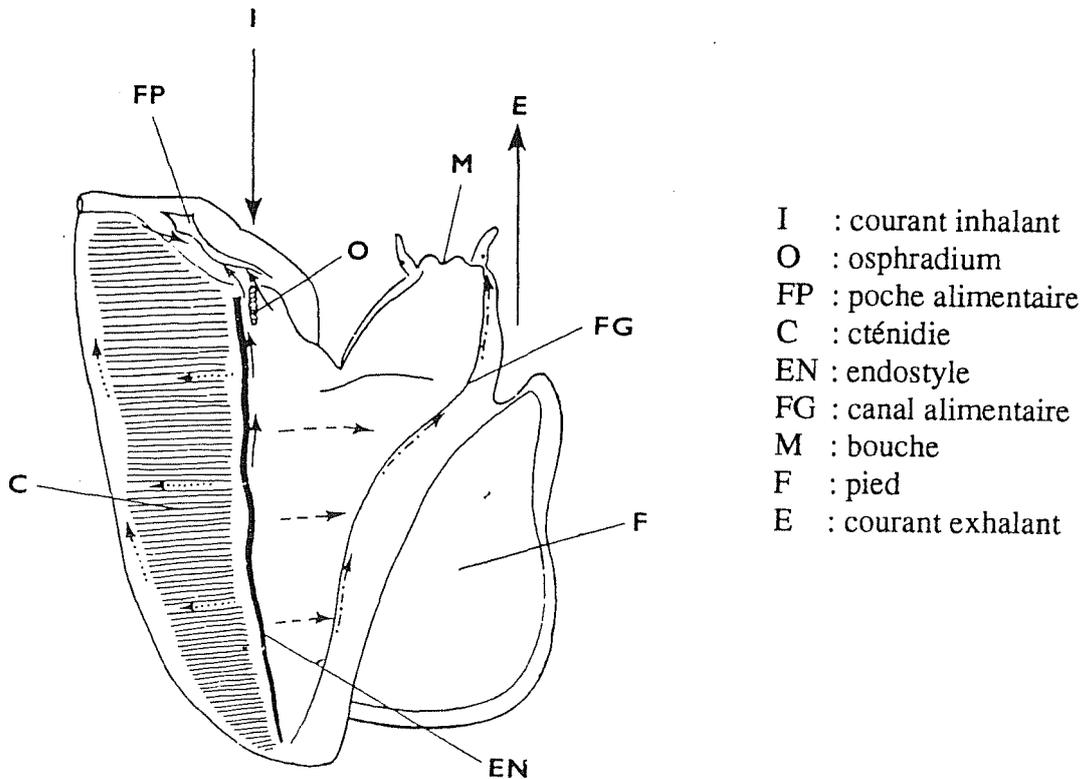


Figure 8: Les différents organes impliqués dans le mécanisme de filtration chez *Crepidula fornicata*

(Vue dorsale: une incision longitudinale sur la droite de l'animal permet de rejeter la branchie du côté gauche):

(d'après PURCHON, 1968).

Les particules de taille moyenne, entraînées par le courant B, avancent dans la cavité palléale avant de retomber elles aussi sur le plancher. Elles poursuivent leur parcours vers le côté droit pour aboutir dans un canal alimentaire cilié longitudinal.

Le reste des particules (les plus fines) est porté par un courant C sur la branchie dont la surface est munie de cils et couverte d'un second filtre muqueux sécrété par une glande hypobranchiale située sur le toit de la cavité palléale. Les particules sont alors transportées vers l'extrémité des filaments branchiaux jusqu'au canal alimentaire.

L'ensemble du matériel ainsi collecté est amené à la bouche sous forme d'un cordon muqueux chargé de particules. Saisi par la radula garnie de dents latérales, celui-ci est retenu par les mandibules et avalé progressivement. Selon NEWELL et JORDAN (1983), les palpes labiaux exerceraient également une sélection biochimique en triant les particules en fonction de leur valeur nutritive; ce qu'ils ont observé chez un bivalve filtreur (*Crassostrea gigas*) n'a pas jusqu'à présent été démontré chez *Crepidula fornicata*.

Les particularités du système de filtration de la crépidule la distinguent des autres gastéropodes prosobranches:

- une modification du courant A entraînant les particules vers une poche alimentaire

- la présence d'un endostyle (glande hypobranchiale) remplaçant quasiment les glandes à mucus des filaments branchiaux

- une élongation des filaments branchiaux (26 fois plus longs que larges) qui augmente le flux d'eau dans la cavité palléale.

On aboutit finalement à un perfectionnement du mécanisme de filtration qui compense l'absence de mobilité chez cet organisme benthique (NEWELL, 1979).

3.3. Les biodépôts

Le tri des particules aboutit à la formation de 2 types de biodépôts chez la crépidule:

- les particules alimentaires qui sont ingérées parcourent le tube digestif. Après récupération des éléments nutritifs, les produits de la digestion, ou fécès, sont rejetés par l'ouverture exhalante sur la droite de l'animal.

- les particules stockées dans la poche alimentaire n'entrent pas dans la bouche. Enrobées de mucus, elles sont directement évacuées par l'ouverture exhalante sous forme de pseudofécès.

Ces biodépôts ont parfois été retrouvés du côté gauche de l'animal (Figure 9). Ceci pourrait éventuellement être causé par un courant d'évacuation plus ou moins fort.

HOAGLAND (1979) souligne que ces pseudofécès peuvent occasionnellement être reingérés par les animaux lorsque la nourriture est peu disponible; ce qui a effectivement pu être constaté en aquarium lors de nos expérimentations.

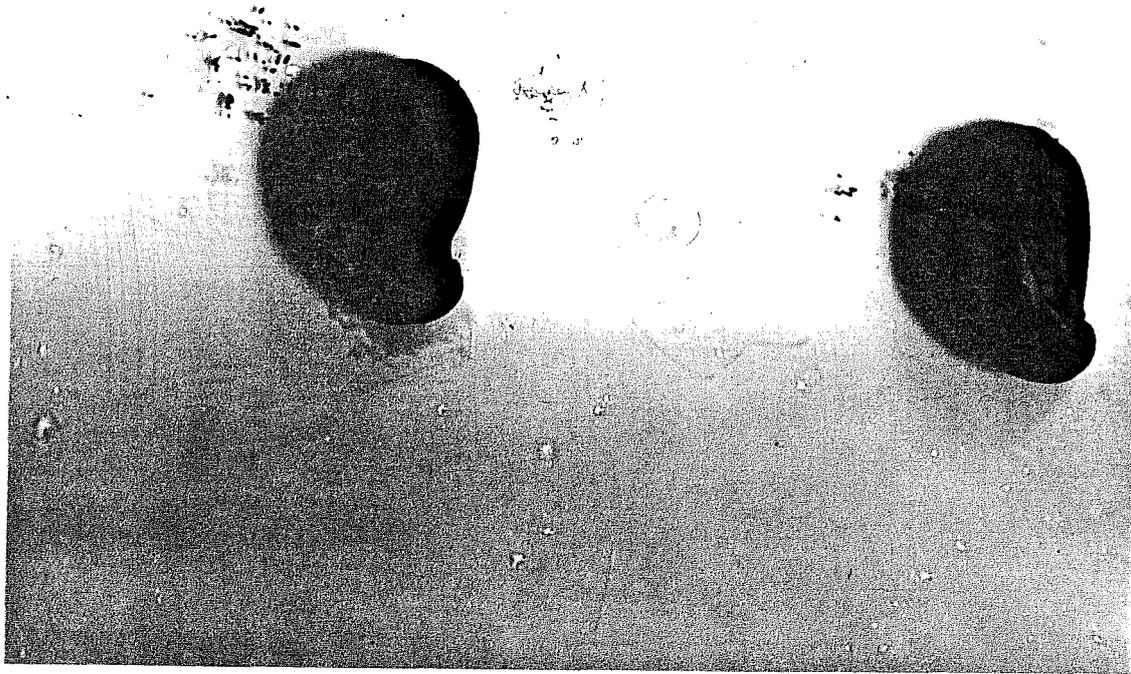


Figure 9: Emission de biodépôts chez la crépidule:
les fécès sont rejetés sur la droite, tandis que
les pseudofécès peuvent être observés du côté gauche.

4. Les biodépôts de la crépidule: caractérisation et quantification *in vitro*

L'émission de fécès et de pseudofécès s'effectuant normalement du même côté (droit) chez la crépidule, une séparation des 2 types de biodépôts est réalisée en laboratoire. On procédera ensuite à une étude quantitative et qualitative du matériel rejeté.

4.1. Méthodologie

4.1.1. Les animaux: provenance et acclimatation

Les travaux portent sur des crépidules originaires de la rade de Brest.

Les animaux, prélevés au niveau du banc du Bindy (cf. Figure 4), le 26 avril 1995, disposent d'une période d'acclimatation de plusieurs jours au laboratoire, en eau de mer naturelle. Des individus de taille moyenne (d'une longueur de 3 à 4 cm) sont ensuite placés dans l'eau de mer filtrée (1,2 μm) quelques jours avant le début des expérimentations qui seront réalisées à une température de $15 \pm 3^\circ\text{C}$.

4.1.2. L'algue fourrage: *Pavlova lutheri*

Pavlova lutheri ou *Monochrysis lutheri* est une algue unicellulaire de la famille des Prymnesiophyceae, dont la taille varie en moyenne entre 5 et 9 μm (Annexe 1).

Du fait de ses dimensions, elle est facilement retenue par une majorité de suspensivores d'où une utilisation en aquaculture très répandue. Celle-ci, plutôt délicate, est réalisée au centre IFREMER de Brest.

Les mesures de biodéposition seront effectuées pour des suspensions d'algues dans une gamme de concentrations de 0,005 à $6,5 \cdot 10^9$ cellules.l⁻¹.

4.1.3. Obtention et récolte des biodépôts

Les crépidules sont immergées durant 30 minutes à 1 heure, par groupe de 2 individus, dans des aquariums contenant 1 litre d'eau de mer filtrée additionnée:

- de solution d'argile (silicate d'aluminium, de fer et de magnésium) dans l'eau de mer filtrée à 1,2 μm
- ou de suspension d'algue fourrage: *Pavlova lutheri*.

Dans chaque milieu, la turbidité est connue: concentration en argile (mg.l⁻¹) ou en algues (cellules.l⁻¹). Un bullage d'air assure l'aération et l'agitation dans chaque aquarium.

Les animaux sont ensuite transférés dans des béchers individuels contenant 500 ml d'eau de mer filtrée (1,2 μm) et laissés au repos.

Au bout de 5-6 h, les biodépôts émis sont prélevés à la pipette Pasteur. Fécès et pseudofécès sont séparés sous la loupe binoculaire selon des critères morphologiques et récupérés sur des filtres Whatman GF/F préalablement brûlés au four à 450°C pendant 2 h et prépesés. Les échantillons sont ensuite séchés à l'étuve 24 h à 60°C .

La pesée des filtres à la sortie de l'étuve permet d'obtenir, par différence avec le poids des filtres vides, la biomasse (en poids sec) des fécès et pseudofécès récoltés.

4.1.4. Mesure du pourcentage de matière organique

Le pourcentage de matière organique dans les échantillons est mesuré par calcination.

Les filtres portant les biodépôts sont passés au four à 450°C pendant 2 h afin d'éliminer la totalité de la matière organique.

On pèse de nouveau les filtres. La différence par rapport au poids avant passage au four donne la quantité de matière organique de chaque échantillon.

4.1.5. Analyse CHN

L'analyseur CHN mesure le contenu en carbone, hydrogène et azote de l'échantillon sec.

Le principe de la mesure est détaillé en annexe 2.

4.1.6. Dosage de la chlorophylle

La quantité de chlorophylle est dosée dans les fécès et les pseudofécès par la méthode de LORENZEN.

Du matériel humide est pesé, broyé à l'aide d'une baguette de verre dans 5 ml d'acétone à 90% et placé 1 h au froid. Après centrifugation à la vitesse de 3 000 tr.min⁻¹ pendant 5 minutes, le surnageant est récupéré et conservé au froid.

On compense en ajoutant 5 ml d'acétone à l'échantillon qui sera à nouveau centrifugé après passage d'1 h au réfrigérateur.

L'extraction est répétée jusqu'à complète décoloration du surnageant acétonique.

La mesure de la densité optique à 665 nm est effectuée

- sur le surnageant directement: D_{665^0}

- sur le surnageant 30 sec à 1 min. après addition de quelques gouttes d'HCl 1 N: D_{665^A} .

On détermine ensuite les quantités de chlorophylle a et de phéopigment a (en $\mu\text{g.g d'échantillon}^{-1}$):

$$\text{chl.a} = \frac{1/90,8 \times 1000 \times 2,43 (D_{665^0} - D_{665^A}) \times v}{P \times l}$$

$$\text{pheo.a} = \frac{1/90,8 \times 1000 \times 2,43 (1,7 D_{665^A} - D_{665^0}) \times v}{P \times l}$$

avec P = poids sec de l'échantillon (g)

l = longueur de la cuve (1 cm)

v = volume de l'extrait acétonique (ml).

4.1.7. Etude de la dégradation des biodépôts

Afin de comparer la dégradation des fécès et pseudofécès par les bactéries, une grande quantité de biodépôts est prélevée et divisée en 3 aliquotes:

-le 1^{er} lot de fécès et de pseudofécès est recueilli sur des filtres Whatman GF/F prépesés, puis il est séché à l'étuve 24 h à 60°C (échantillons témoins)

-le 2^e lot est laissé à la lumière artificielle (néon) pendant 24 h puis recueilli sur filtre et séché à l'étuve comme le précédent

-le 3^e lot est placé à l'obscurité pendant 24 h, puis subit le même traitement que les 2 autres lots.

Le pourcentage de matière organique dans chaque échantillon est ensuite déterminé par crémation. L'influence du développement bactérien en fonction de la lumière est ainsi vérifiée sur chaque type de biodépôt.

4.2. Résultats

4.2.1. Distinction fécès/pseudofécès

L'observation à la loupe binoculaire des biodépôts permet de les classer en 2 catégories en fonction de leur taille, de leur forme et de la quantité de mucus qu'ils renferment.

-la taille:

Elle est mesurée à l'aide d'un micromètre à la loupe binoculaire (Tableau 1).

	diamètre moyen (mm)		longueur moyenne (mm)	
	minimal	maximal	minimale	maximale
fécès	0,110±0,045	0,245±0,181	0,283±0,087	0,695±0,207
pseudofécès	0,318±0,101	0,504±0,176	0,491±0,162	1,159±0,472

Tableau 1: Taille des fécès et des pseudofécès: les valeurs, exprimées en mm sont accompagnées de leurs écarts-types.

Les dimensions des pseudofécès sont en général 2 fois celles des fécès.

-la forme:

Les fécès, plus ou moins fuselés, se présentent souvent en chapelets.

Les pseudofécès, de forme ovoïde, plus arrondis, sont plutôt individualisés. (Figure 10).

-l'importance du mucus:

Les pseudofécès contiennent vraisemblablement plus de mucus qui forme une sorte d'emballage autour des particules (Figure 10).

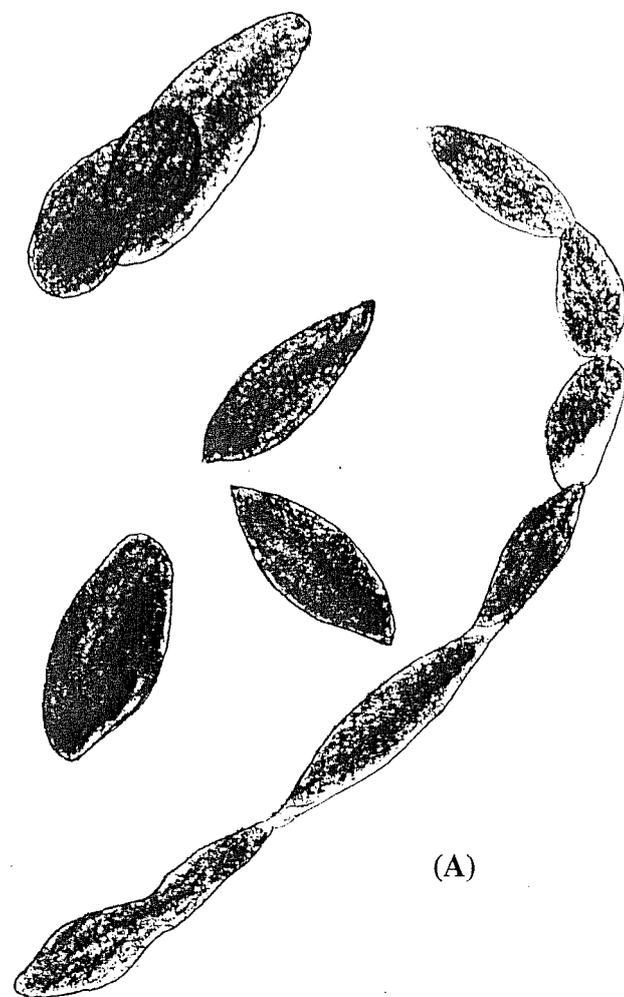
Des pseudofécès d'aspect cotonneux, beaucoup moins dense, peuvent être observés; ce qui serait dû à une plus forte proportion de mucus.

Les 2 types de pseudofécès seront considérés séparément pour les résultats de l'analyse CHN (Tableaux 3 et 4).

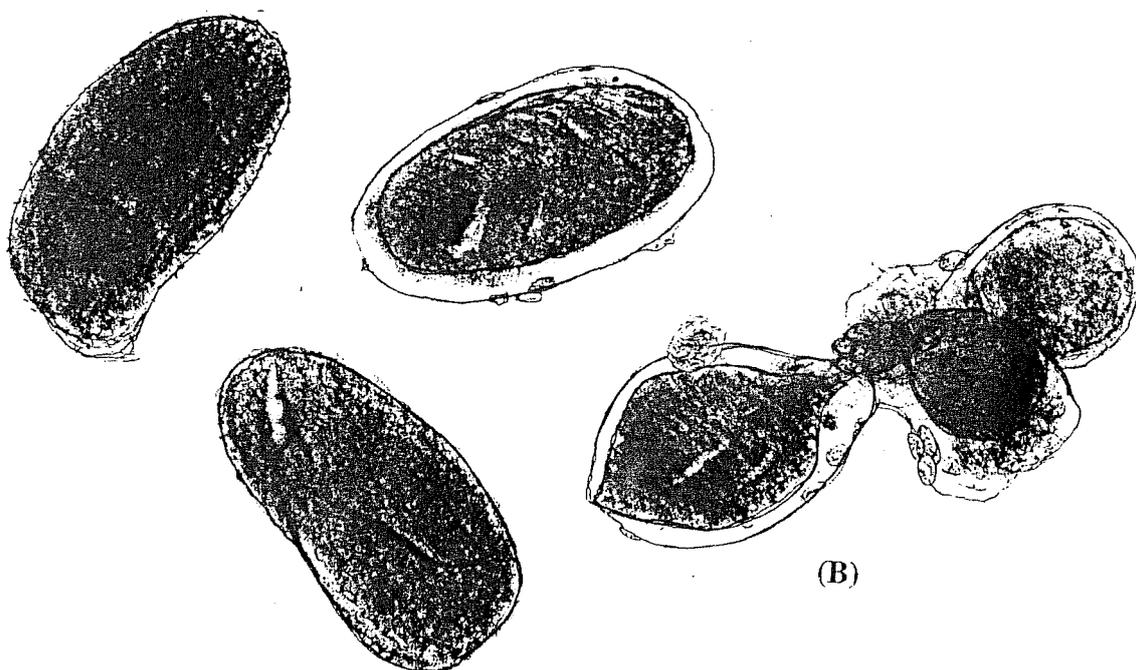
Figure 10: Structure et forme des biodépôts
de *Crepidula fornicata*.

(A): Fécès.

(B): Pseudofécès.



(A)



(B)

4.2.2. Etude quantitative

Les séries de mesures sont réalisées dans des gammes de concentrations allant de 10 à 1 000 mg.l⁻¹ pour l'argile ou de 0,005 à 6,5 milliards de cellules.l⁻¹ pour les algues (Annexes 3 et 4).

-en présence d'argile:

La figure 11 traduit l'évolution des biomasses de fécès et de pseudofécès (en mg de poids sec.individu⁻¹.h⁻¹) lorsque la turbidité augmente.

On observe que la quantité de fécès rejetés ne subit pas de variation importante. Elle semble diminuer légèrement lorsque la concentration en argile s'élève dans le milieu.

L'évolution pour les pseudofécès est cependant plus nette: les quantités émises sont inférieures à celles de fécès pour de faibles concentrations en argile (jusqu'à 200 mg.l⁻¹).

Les 2 courbes se chevauchent ensuite, fécès et pseudofécès s'équilibrant plus ou moins.

A partir de 400-500 mg.l⁻¹ d'argile, le phénomène s'inverse, conduisant à une production plus importante de pseudofécès (par rapport aux fécès).

Ainsi, quelle que soit la concentration en argile dans le milieu, l'émission de fécès prouve que la crépidule continue à ingérer des particules minérales. Elle est malgré tout un peu perturbée par des turbidités élevées: la quantité rejetée diminue alors. Dans ce cas, la plus grande partie des biodépôts est sous forme de pseudofécès; ce qui permet au suspensivore d'éliminer l'excès de particules apportées par le courant d'eau.

En définitive, la biomasse totale des biodépôts rejetés, calculée d'après l'annexe 3, se maintient dans l'ensemble à une valeur de **1,6 mg de poids sec.individu⁻¹.h⁻¹**.

-en présence d'algues:

La figure 12 illustre la variation de la biomasse des 2 catégories de biodépôts en fonction de concentrations cellulaires croissantes de *Pavlova lutheri*.

Concernant les pseudofécès, l'évolution semble plus nette que dans le cas précédent: ils peuvent être absents lorsque le milieu est peu turbide: la totalité du matériel filtré passerait donc dans le tube digestif. Leur biomasse augmente ensuite, parallèlement à la concentration du milieu en algues pour atteindre de fortes valeurs en présence de turbidités élevées.

Par contre, dans le cas des fécès, les quantités rejetées restent relativement constantes, signifiant que la crépidule, indépendamment de la concentration dans le milieu, ingère toujours la même quantité de matériel organique. On peut en déduire une **adaptation du gastéropode à la turbidité**. Cela signifie aussi que l'augmentation de la biomasse des biodépôts totaux pour des milieux plus turbides est principalement le fait d'une **émission accrue de pseudofécès**.

Enfin, le calcul à partir de l'annexe 4 de la production moyenne de biodépôts totaux donne une valeur identique à celle obtenue en présence d'argile soit **1,6 mg de poids sec.individu⁻¹.h⁻¹**. On met donc ainsi en évidence la **stabilité de la biomasse totale de biodépôts rejetés** par la crépidule.

Figure 11: Emission de biodépôts en présence d'argile (données expérimentales).

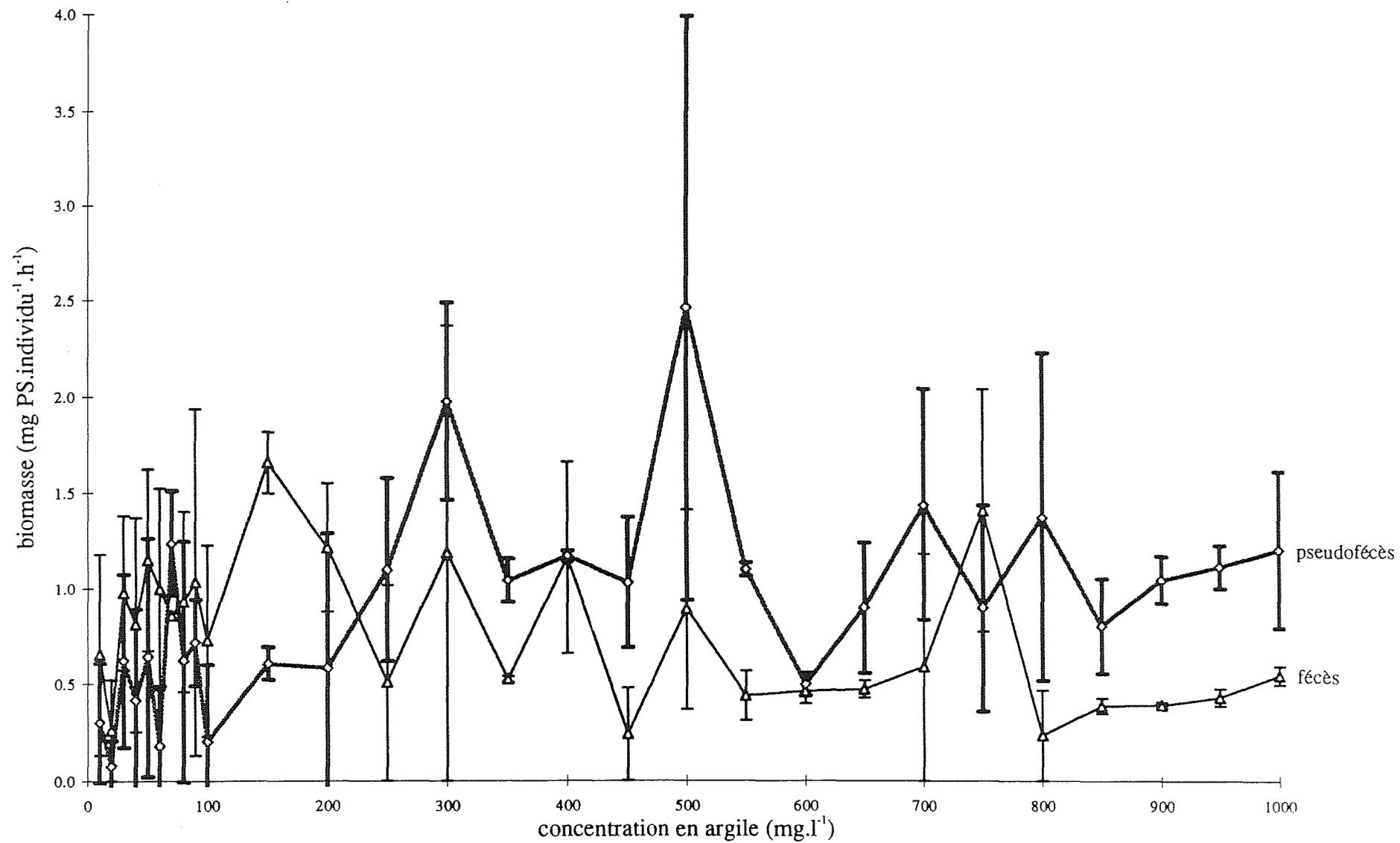
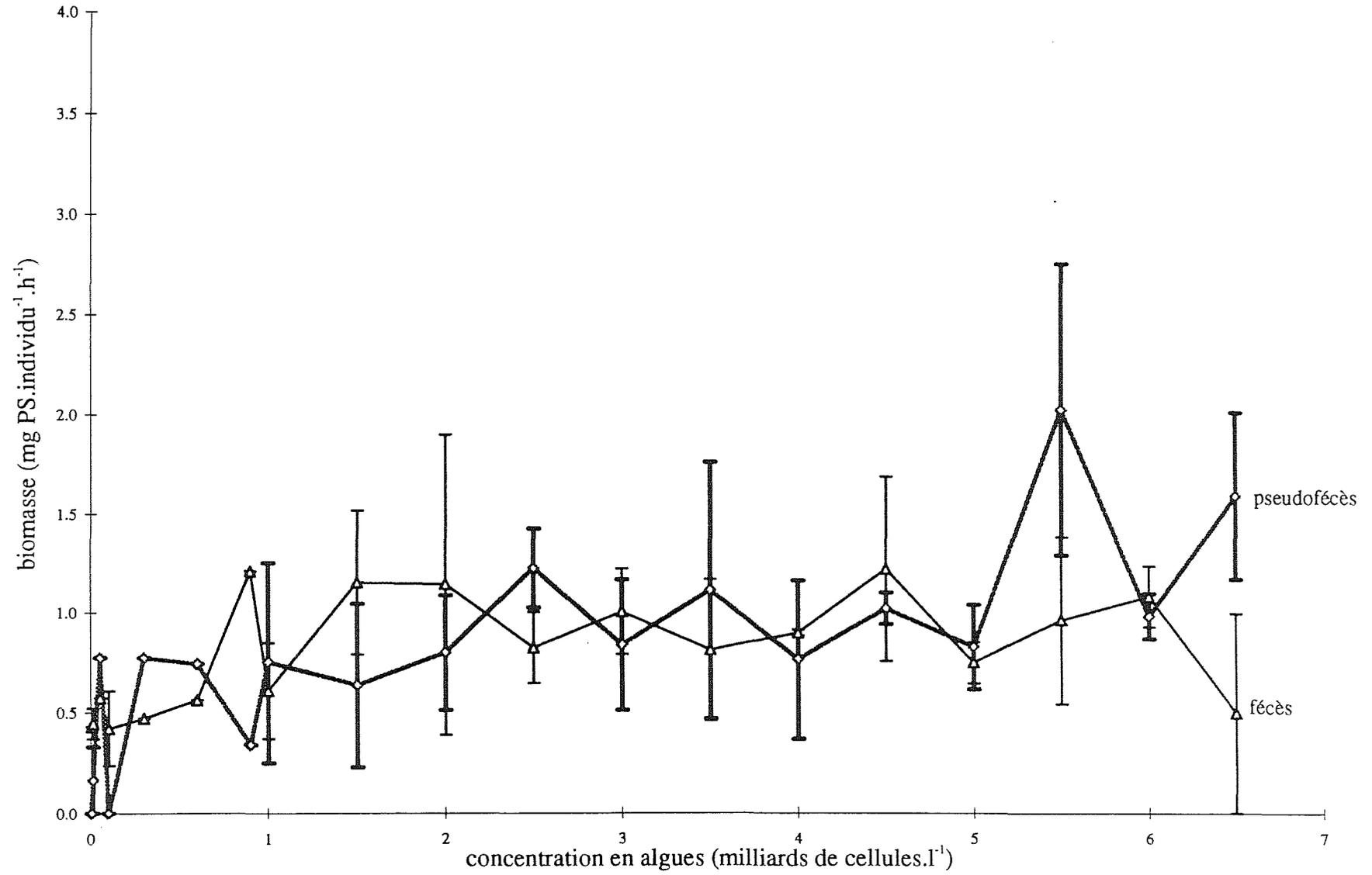


Figure 12: Emission de biodépôts en présence d'algues (données expérimentales).



4.2.3. Etude qualitative

4.2.3.1. Pourcentage de matière organique

Le pourcentage de matière organique a été déterminé dans les fécès et les pseudofécès, ainsi que dans l'argile et les algues. Les résultats figurent dans le tableau 2.

	milieu enrichi en				argile	<i>Pavlova lutheri</i>
	argile		algues			
	fécès	pseudofécès	fécès	pseudofécès		
% de matière organique	22,1 ±13,9	26,2 ±12,6	26,7 ±4,8	26,2 ±5,5	20,6	82,9

Tableau 2: Matière organique (en %) dans les biodépôts, l'argile et l'algue fourrage.

Lorsque les crépidules sont "nourries" avec de l'argile, on observe un enrichissement en matière organique des biodépôts par rapport au milieu qui pourrait être expliqué par l'apport du mucus. Or cela ne se produit pas lorsqu'elles consomment des algues.

Dans ce dernier cas les biodépôts, fécès comme pseudofécès, renferment 3 fois moins de matière organique que l'algue fourrage.

On remarquera que dans l'ensemble des cas les quantités de matière organique dans les biodépôts sont relativement homogènes (entre 22 et 26% du poids sec), ce qui laisse supposer un tri de la part des animaux soit en augmentant la teneur en matière organique par rapport au milieu, soit en l'abaissant.

4.2.3.2. Analyse CHN

Les pourcentages en carbone, hydrogène et azote sont calculés dans les biodépôts après consommation d'argile ou d'algues par les crépidules. Ils seront également mesurés dans l'argile et *Pavlova lutheri* (Tableau 3).

	blancs	milieu enrichi en					argile	<i>Pavlova lutheri</i>
		argile			algues			
		fécès	pseudofécès	pseudofécès*	fécès	pseudofécès		
% C	0,050	0,970 ±0,441	1,617 ±0,738	1,036 ±0,540	4,133 ±3,179	4,443 ±2,445	1,891	8,420
% H	0,100	1,514 ±0,286	1,567 ±0,202	1,561 ±0,266	2,172 ±0,421	1,823 ±0,394	1,364	2,697
% N	0,230	0,186 ±0,249	0,149 ±0,107	0,052 ±0,052	0,573 ±0,421	0,475 ±0,462	0,036	1,303

Tableau 3: Pourcentages (en poids sec) de C, H, et N dans les biodépôts, l'argile et l'algue fourrage.

Comme le suggéraient les résultats précédents, les pourcentages de carbone, plus faibles dans les fécès que dans le milieu, démontrent une consommation par l'animal de la matière organique contenue dans les algues.

Lorsque le milieu est enrichi en argile, les quantités de carbone sont plus importantes dans les **pseudofécès** que dans les fécès: les biodépôts n'ayant pas transité dans le tube digestif sont **plus riches en matière organique**.

Le mucus ne semble pas jouer de rôle prépondérant dans l'apport de substances carbonées. En effet, le carbone n'est pas plus abondant dans les pseudofécès les plus chargés en mucus (*). La substance mucilagineuse, décrite comme un complexe de protéines et d'hydrates de carbone par GRENON et WALKER (1980), contient en fait 90% d'eau.

Les crépidules nourries d'une suspension de *Pavlova lutheri* émettent des biodépôts (fécès et pseudofécès) dont les teneurs en carbone sont à peu près équivalentes et représentent environ la moitié de celle mesurée dans l'algue. En ce qui concerne les fécès, une consommation du carbone par le mollusque justifierait de telles valeurs. Cependant, dans le cas des pseudofécès, il s'agirait plutôt d'un **tri des substances carbonées** allant dans le sens des résultats obtenus pour les mesures du pourcentage de matière organique dans les biodépôts.

Les valeurs du blanc pour l'azote, comparées aux résultats obtenus, remettent en cause la validité de ces derniers, qu'il faut donc considérer avec prudence;

-Rapport C/N:

A partir des résultats expérimentaux de l'analyse CHN, les rapports C/N sont calculés pour les biodépôts, pour l'argile et pour l'algue *Pavlova lutheri* (Tableau 4).

	milieu enrichi en					argile	<i>Pavlova lutheri</i>
	argile			algues			
	fécès	pseudofécès	pseudofécès*	fécès	pseudofécès		
C/N	21,06	15,44	25,70	7,96	10,09	52	6,46
	±13,14	±7,02	±22,25	±1,24	±1,92		

Tableau 4: Rapports C/N calculés pour les biodépôts, l'argile et l'algue fourrage.

Placées dans un milieu enrichi en argile, les crépidules produisent des biodépôts dont le rapport C/N est au moins 2 fois inférieur à celui du milieu, indiquant une diminution de la matière carbonée; celle-ci est consommée par les animaux.

Si le milieu contient des algues, cette différence n'apparaît pas, et les rapports C/N se maintiennent dans une gamme de valeurs de 6 à 10. SORNIN (1981) obtient les mêmes valeurs pour des biodépôts d'huîtres. On retrouve aussi dans les résultats de NEWELL et JORDAN (1983), pour des travaux réalisés sur les biodépôts de *Crassostrea virginica*, des rapports assez proches (entre 4,5 et 7).

4.2.3.3. Mesure de la chlorophylle dans les biodépôts

La chlorophylle a et les phéopigments a sont dosés dans les fécès et les pseudofécès (Tableau 5).

	fécès	pseudofécès
chlorophylle a (mg.g ⁻¹)	3,55 ± 1,12	4,71 ± 2,40
phéopigment a (mg.g ⁻¹)	1,78 ± 0,004	0,00
pourcentage de chl. a	65,1 %	100 %

Tableau 5: Quantités de chlorophylle a et pourcentages par rapport aux pigments totaux dans les biodépôts.

Les phéopigments sont des produits de dégradation de la chlorophylle a. Ils sont présents dans les fécès mais totalement absents dans les **pseudofécès**, ce qui témoigne d'un **défait de dégradation du pigment chlorophyllien** dans ces biodépôts.

On pourra noter que les résultats obtenus sont très éloignés des teneurs mesurées sur des sédiments "classiques" qui sont de l'ordre du µg.g⁻¹ (BOUCHER, 1975; RIAUX, 1977; BODIN et al., 1989).

4.2.3.4. Vitesse de dégradation des biodépôts

L'étude de la vitesse de dégradation des biodépôts à la lumière et à l'obscurité est faite au travers des teneurs en matière organique:

	échantillons témoins	échantillons placés 24 h à la lumière	échantillons placés 24 h à l'obscurité
fécès	10,6 %	20,6 %	32,5 %
pseudofécès	18,6 %	39,7 %	31,3 %

Tableau 6: Pourcentages de matière organique dans les biodépôts, traduisant leurs vitesses de dégradation à la lumière ou à l'obscurité.

-Liaison avec le matériel dissous:

On constate que la quantité de matière organique double dans les biodépôts placés 24 h à la lumière. Cette augmentation résulte du développement de bactéries autotrophes qui consomment le matériel organique dissous dans les biodépôts en présence de lumière. ce matériel dissous semble plus abondant dans les pseudofécès à partir desquels la colonisation bactérienne autotrophe sera donc plus importante (NEWELL, 1979) donc la dégradation.

A l'obscurité, se développent plutôt des bactéries hétérotrophes qui fabriquent de la matière organique, d'où une augmentation des pourcentages par rapport aux échantillons témoins. Toutefois, la quantité de matière organique mesurée dans les pseudofécès après un séjour de 24 h à l'obscurité est moins élevée que lorsque les biodépôts restent à la lumière. ceci traduit une perte du matériel dissous à l'obscurité décrite par NEWELL en 1979 pour des pelotes fécales de crevettes (*Palaemonetes pugio*) conservées à l'abri de la lumière.

-Origine des biodépôts:

Les **populations bactériennes colonisant les fécès** se développent beaucoup mieux à l'obscurité qu'à la lumière. Il s'agit de bactéries du tube digestif continuant à

dégrader le matériel rejeté dans le milieu extérieur. Or ces micro-organismes **hétérotrophes** supportent assez mal l'énergie lumineuse d'où une croissance ralentie en conditions éclairées.

Les **souches autotrophes plus abondantes sur les pseudofécès** ont un métabolisme nécessitant au contraire la présence de lumière (photolithotrophes). Leur développement à l'obscurité est donc limité.

4.3. Conclusions

La crépidule rejette dans le milieu des biodépôts dont la biomasse totale atteint une valeur moyenne de 1,6 mg de poids sec.individu⁻¹.h⁻¹ quelle que soit la turbidité et la qualité alimentaire.

Ces dépôts sont de 2 types: fécès et pseudofécès.

Pour des turbidités croissantes, les quantités de fécès émises restent constantes ou diminuent légèrement, tandis que la production de pseudofécès est augmentée. Ces derniers renferment plus de matière organique dissoute donc plus de carbone que les fécès et, si le milieu contient de la chlorophylle (algues), on la retrouve intacte et en quantité plus abondante dans les pseudofécès.

Enfin, la dégradation des 2 types de biodépôts est réalisée par des souches bactériennes différentes: hétérotrophes pour les fécès et autotrophes pour les pseudofécès.

5. Discussion: la biodéposition chez *Crepidula fornicata*, son impact sur l'écosystème de la rade de Brest

La compréhension du mécanisme de production des biodépôts chez la crépidule, la mesure des quantités émises, leur évolution en fonction de la turbidité, de la qualité du milieu, l'étude de la composition des fécès et des pseudofécès, nous mènent à considérer l'impact de cette biodéposition sur l'écosystème de la rade de Brest.

5.1. La biodéposition de la crépidule

5.1.1. Quantification des biodépôts

Des individus de taille moyenne ($3,44 \pm 0,16$ cm) rejettent en 1 h environ 1,6 mg de poids sec de biodépôts, ce qui correspond à près de **0,019 g PS de biodépôts.g pssc⁻¹.h⁻¹**, soit plus de **0,013 g PS de biodépôts.g de chair sèche⁻¹.h⁻¹**.

A titre comparatif, le tableau de l'annexe 5 donne un aperçu des mesures de biodéposition déjà effectuées par différents auteurs pour divers mollusques filtreurs.

Ce tableau peut suggérer une certaine dispersion des résultats.

Les valeurs mesurées sont, bien entendu, fonction des conditions d'expérimentation (température, turbidité du milieu, taille des animaux,...) et, par conséquent, la comparaison entre ces différents résultats reste délicate. Déjà, en effet, les écarts entre des mesures effectuées sur des espèces identiques sont loin d'être négligeables. On note par exemple que pour *Crassostrea gigas*, DESLOUS-PAOLI (1984) obtient une moyenne annuelle de 188 mg de biodépôts rejetés par g de poids sec et par heure en milieu naturel, tandis que JØRGENSEN (1990) donne des valeurs maximales de 55 à 75 mg.g PS⁻¹.h⁻¹ pour une concentration de seston de 9 mg.l⁻¹.

La comparaison de nos résultats aux valeurs de ce tableau montre que les crépidules ont un taux de biodéposition supérieur à celui de petits bivalves tels qu'*Abra alba* (0,05-0,9 mg.g chair sèche⁻¹.h⁻¹) ou *Venus verrucosa* (0,05-0,3 mg.g PS⁻¹.h⁻¹). Les quantités de matériel biodéposé restent cependant inférieures aux moyennes annuelles mesurées pour des huîtres (*Crassostrea gigas*): 188 mg. g PS⁻¹. h⁻¹ ou des moules (*Mytilus edulis*): 281 mg. g PS⁻¹.h⁻¹.

Concernant uniquement la crépidule, l'émission de 1,6 mg PS de biodépôts.individu⁻¹.h⁻¹ estimée lors de nos expérimentations s'éloigne complètement des résultats de CARIGUEL (1994) qui obtient des valeurs moyennes de production de biodépôts de 0,002 g.g de poids sec sans cendres⁻¹.h⁻¹ soit 10 fois inférieures. Nos observations se rapprochent plutôt des valeurs obtenues par LE TROADEC (1992) qui sont de l'ordre de 1 à 1,6 mg PS.individu⁻¹.h⁻¹.

Nous avons mesuré en laboratoire une production de **0,016 g de biodépôts.g PS⁻¹.h⁻¹**. DESLOUS-PAOLI (1984) trouve plus du double en milieu naturel en utilisant des pièges à sédiment. On retrouve donc un décalage entre les résultats obtenu *in vitro* et les estimations *in situ*, rappelant que les mesures réalisées en laboratoire sont à considérer avec réserve.

5.1.2. Evolution de la biodéposition en fonction de la turbidité

Les figures 13 et 14 proposent, à partir des valeurs expérimentales, un modèle théorique d'augmentation exponentielle des biomasses de biodépôts en fonction de la turbidité.

Les régressions exponentielles donnent les équations suivantes:

-en présence d'argile:

-courbe des fécès : $y = 0,898 e^{0,999 x}$, ($r = 0,207$)

-courbe des pseudofécès : $y = 0,287 e^{1,002 x}$, ($r = 0,310$)

-courbe des biodépôts totaux : $y = 1,287 e^x$, ($r = 0,081$)

-en présence d'algues:

-courbe des fécès : $y = 0,609 e^{1,008 x}$, ($r = 0,214$)

-courbe des pseudofécès : $y = 0,451 e^{1,212 x}$, ($r = 0,519$)

-courbe des biodépôts totaux : $y = 0,916 e^{1,018 x}$, ($r = 0,534$)

La grande dispersion des données expérimentales (Figures 11 et 12) est sans doute à l'origine des faibles valeurs calculées pour les coefficients de corrélation.

D'après nos résultats, des turbidités croissantes conduisent à une production accrue de biodépôts. Cette évolution a également été constatée par SORNIN en 1981. Celui-ci trouvait une corrélation positive entre les quantités de biodépôts et la turbidité, lors de travaux portant sur des bivalves dans le bassin de Marennes-Oléron. TENORE et DUNSTAN (1973, a) observent, quant à eux, une augmentation exponentielle de la biodéposition en fonction de la turbidité.

Plus précisément, un maintien ou une légère diminution des quantités de fécès est observée, tandis qu'une production accrue de pseudofécès dans le milieu est déclenchée par l'élévation de la turbidité, cette dernière constatation ayant aussi été effectuée par TENORE et DUNSTAN (1973, b).

Que le milieu soit enrichi en argile ou en algues, les courbes des figures 13 et 14 montrent une évolution inversée des fécès et des pseudofécès. Ceci apparaît plus clairement dans le cas de l'argile (Figure 13) mais la pente accentuée de la courbe des pseudofécès est probablement due à des résultats expérimentaux hors normes obtenus par exemple pour des concentrations de 500 mg.l⁻¹ (Figure 11).

Figure 13 : Emission théorique de biodépôts en présence d'argile.

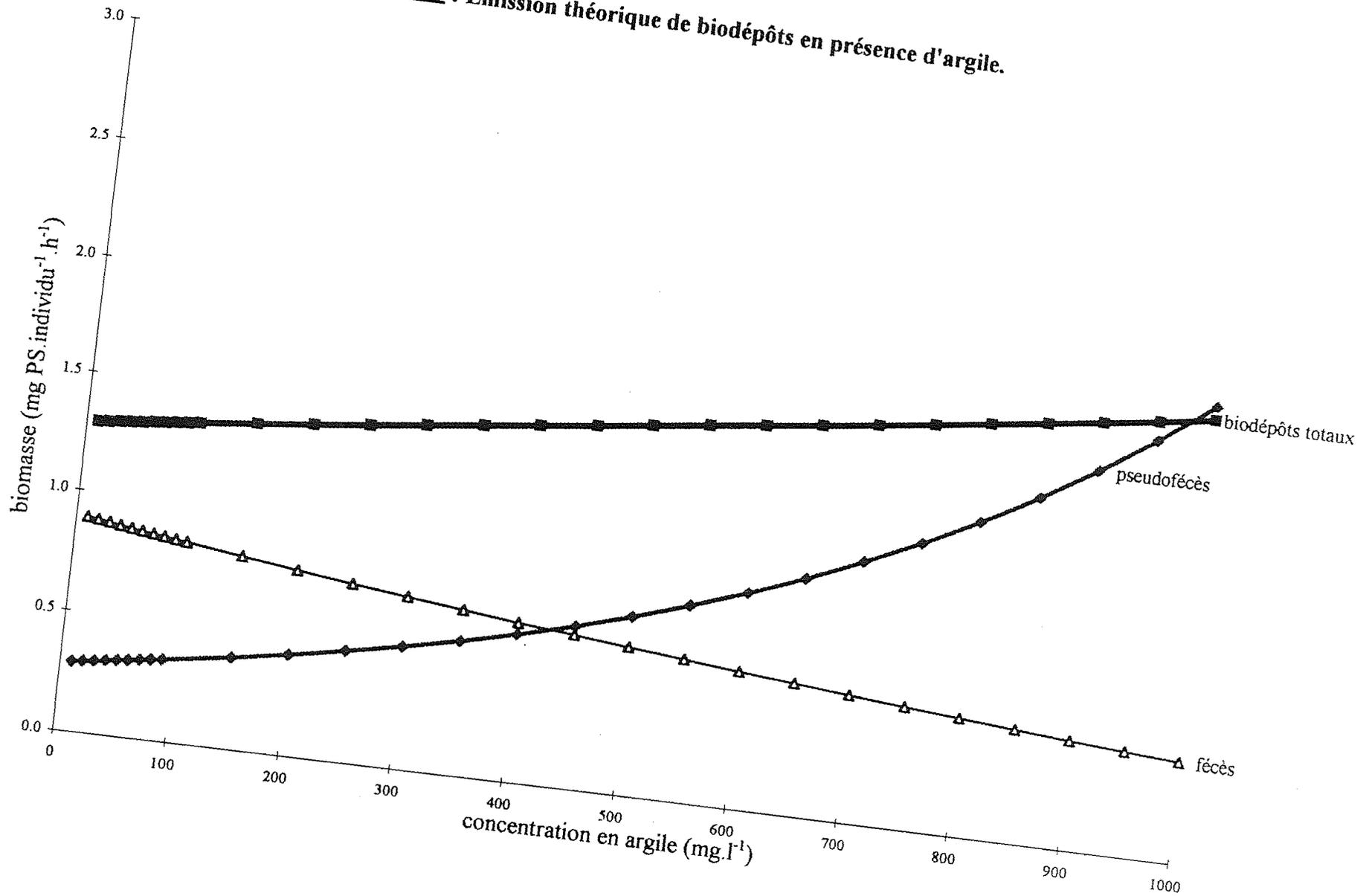
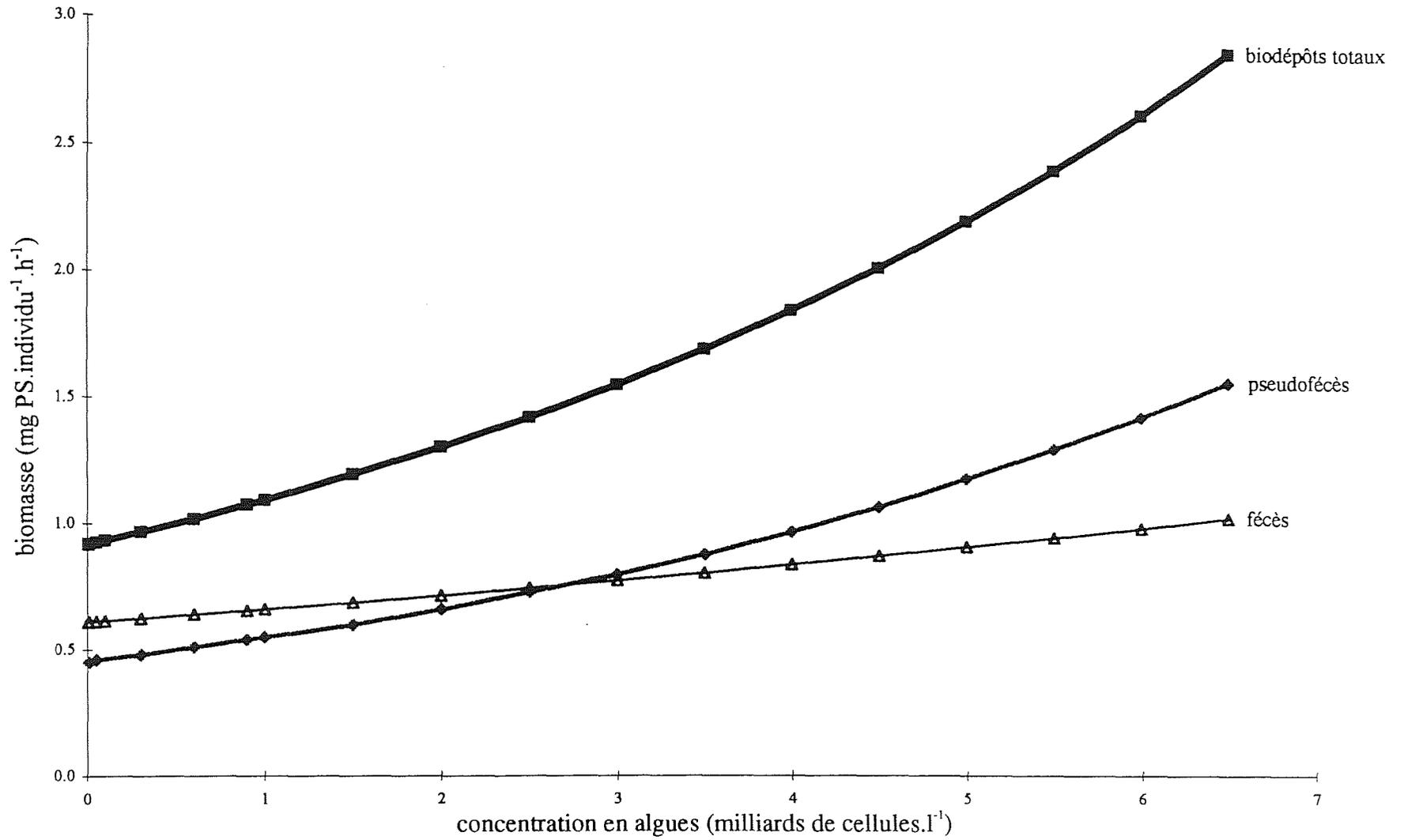


Figure 14 : Emission théorique de biodépôts en présence d'algues.



5.1.3. Régulation du taux de matière organique dans les biodépôts

On note une certaine homogénéité des quantités de matière organique dans les biodépôts quelle que soit la composition du milieu, sa teneur en matière organique (algues ou argile) et la concentration en nourriture (*Pavlova lutheri*).

DESLOUS-PAOLI (1984) souligne par contre une augmentation des pourcentages de matière organique dans les biodépôts (de 6,6 % en février à 11,1 % en juin) lorsque la teneur s'élève dans le milieu (9,5 à 18 % de matière organique dans le seston).

Les proportions de carbone dans les fécès et les pseudofécès suivent la même évolution que la matière organique. L'hypothèse d'un **tri du matériel filtré au niveau des palpes labiaux** est donc envisageable; cette sélection existant chez un autre suspensivore: l'huître *Crassostrea virginica* (NEWELL et JORDAN, 1983). Une grande part des substances minérales (non utilisées) serait ainsi éliminée dans les pseudofécès tandis que la crépidule ingérerait les substances carbonées nutritives (part organique). Ce système induit une certaine stabilité de la quantité de matière organique rejetée dans le milieu.

5.2. Impact sur l'écosystème

La prolifération des crépidules et l'envasement résultant de l'émission de biodépôts a une influence sur l'évolution du milieu et de la faune.

5.2.1. L'envasement

Les biodépôts émis viennent augmenter la fraction fine des sédiments dans les secteurs colonisés par les crépidules. De plus, leur vitesse de sédimentation est supérieure à celle des matières inertes en suspension (HAVEN, et al., 1968; SORNIN, 1980). Il en résulte un envasement des fonds dont l'importance varie en fonction du degré de colonisation.

Nous avons estimé la biodéposition de *Crepidula fornicata* à moins de 2 mg PS.h⁻¹ pour un individu de taille standard (3,44 ± 0,16 cm).

En considérant, pour la rade de Brest, les estimations de COUM (1979) qui cite des densités maximales de 500 individus.m⁻², la biodéposition représente au maximum 0,8 g PS de matériel.m⁻².h⁻¹ dans la rade.

A titre de comparaison, QUINIOU et BLANCHARD (1985) dénombrent au plus 9 000 individus.m⁻² dans le golfe normano-breton: les quantités de biodépôts rejetées dans ces zones de fortes densités seraient donc de l'ordre de 14,4 g PS.m⁻².h⁻¹.

Actuellement, le stock de crépidules dans l'ensemble de la rade de Brest atteindrait vraisemblablement les 10 000 tonnes (BLANCHARD, 1995). D'après nos résultats, le poids frais d'un individu moyen est de 5,79 g. Par conséquent, la biodéposition représenterait 2,76 t PS.h⁻¹ soit **une production annuelle de biodépôts de près de 242 00 t (en poids sec) dans la rade de Brest.**

Les quantités considérables de matériel biodéposé vont conduire à un exhaussement des fonds, particulièrement important dans les zones abritées où la remise en

suspension des sédiments est quasi-inexistante (zones de chenaux). De plus, l'installation des chaînes de crépidules favorisera cet envasement en retenant les sédiments fins.

Ce phénomène aboutit finalement assez rapidement à une modification du substrat (NEWELL, 1979; HAVEN et MORALES-ALAMO, 1968).

Les biodépôts contribuent à former un substrat de texture différente beaucoup plus mobile, impropre à la fixation des larves partageant le même biotope que les crépidules. Progressivement, ces espèces privées de leur substrat sont éliminées au profit de ces dernières. On assiste ainsi à un changement de la faune dans les milieux colonisés par le gastéropode. Une endofaune de dépositivores importante et diversifiée peut alors se développer (HILY, 1991). NEWELL (1979) note que dans de tels milieux, riches en biodépôts les espèces les plus fréquemment rencontrées sont des polychaetes: *Amphitrite johnstoni*, *Nereis virens*, *Capitella capitata* ou de petits arthropodes (*Corophium volutator*) qui vont retravailler le sédiment.

5.2.2. La prolifération

Les densités impressionnantes de crépidules dans certains secteurs ne sont pas sans influencer l'équilibre écologique de la rade de Brest.

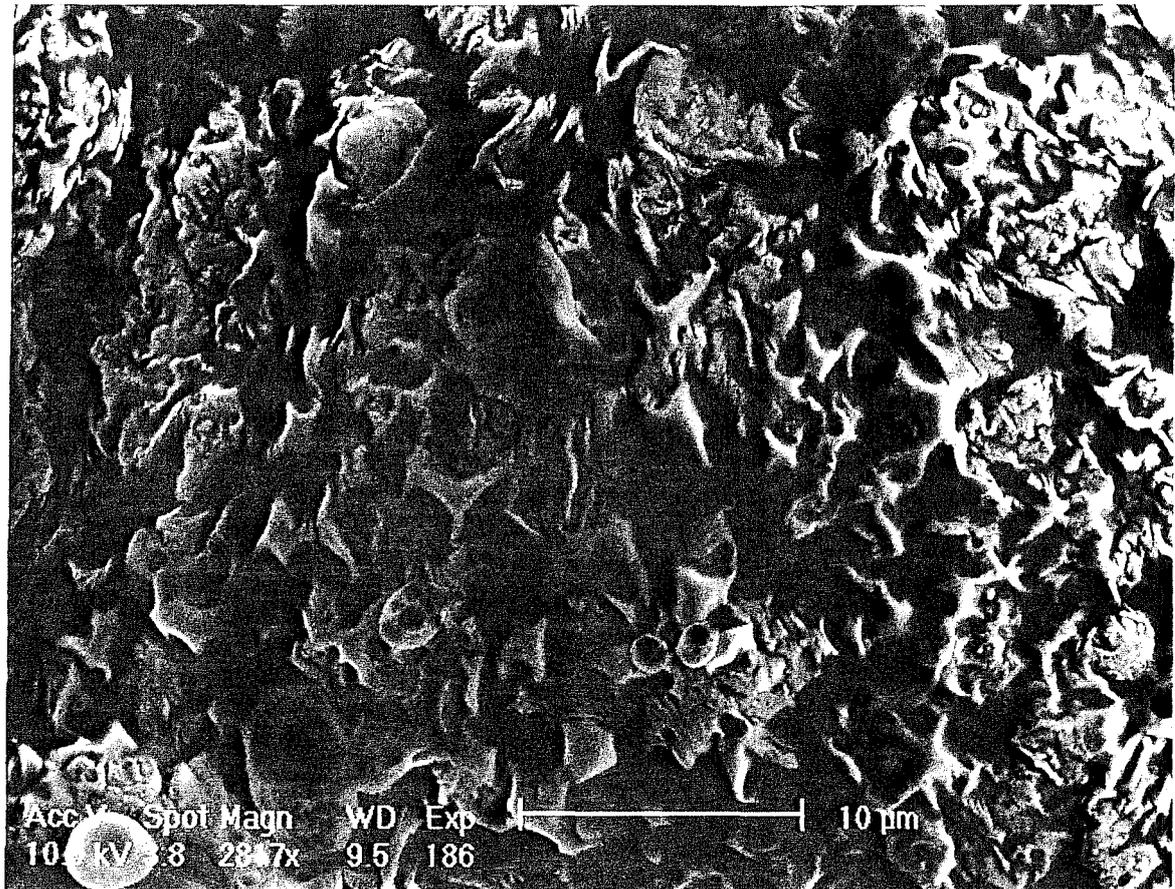
La colonisation débute par l'installation de quelques individus dans un milieu favorable à leur développement. La population croît très rapidement et finit par modifier le sédiment (biodéposition). La place n'est alors plus disponible pour les espèces initialement présentes (telles que la Coquille Saint-Jacques); ces dernières seront par conséquent progressivement éliminées. Par ailleurs, le dragage fréquent des secteurs de la rade où vivent les coquillages exploités (Coquilles Saint-Jacques, pétoncles, praires,...) entretient les populations de crépidules en les essaimant et favorise l'expansion de l'espèce (CHAUVAUD, com. pers.).

Au niveau trophique, on remarque que les suspensivores désertent les zones colonisées par le gastéropode. Le milieu, rendu pauvre du fait du détournement de la nourriture disponible et de l'importante émission de biodépôts, ne permet plus un bon développement de ces populations de filtreurs.

Quant aux crépidules, nous avons vu qu'elles faisaient preuve d'une capacité d'adaptation à la turbidité considérable liée sans aucun doute à leur mode de vie en associations de plusieurs individus empilés. En effet, si les individus les plus jeunes au sommet de la chaîne ont accès à un milieu peu turbide, les plus âgés à la base doivent filtrer le sédiment vaseux pour en extraire les substances nutritives nécessaires à leur alimentation.

Un tel substrat abrite également de petits dépositivores et limivores qui se nourriront de la matière organique apportée par les biodépôts des crépidules. On peut effectivement considérer que ces biodépôts renferment en moyenne 25 % (du poids sec) de matière organique. Ils représentent une source de nourriture pour tous ces organismes. Le recyclage des dépôts existe donc réellement. Les pseudofécès en particulier emprisonnent même des cellules phytoplanctoniques intactes (Figure 15). On a d'ailleurs constaté que la chlorophylle n'était pas dégradée dans ces biodépôts alors que la décomposition avait bien lieu dans les fécès.

Les eaux peu turbides de la rade de Brest (5 à 15 mg de M.E.S. .l⁻¹ correspondant environ à 1,6-4,8 millions de cellules.l⁻¹ de l'algue fourrage utilisée) n'occasionnent en principe qu'une faible production de biodépôts (annexes 3 et 4).

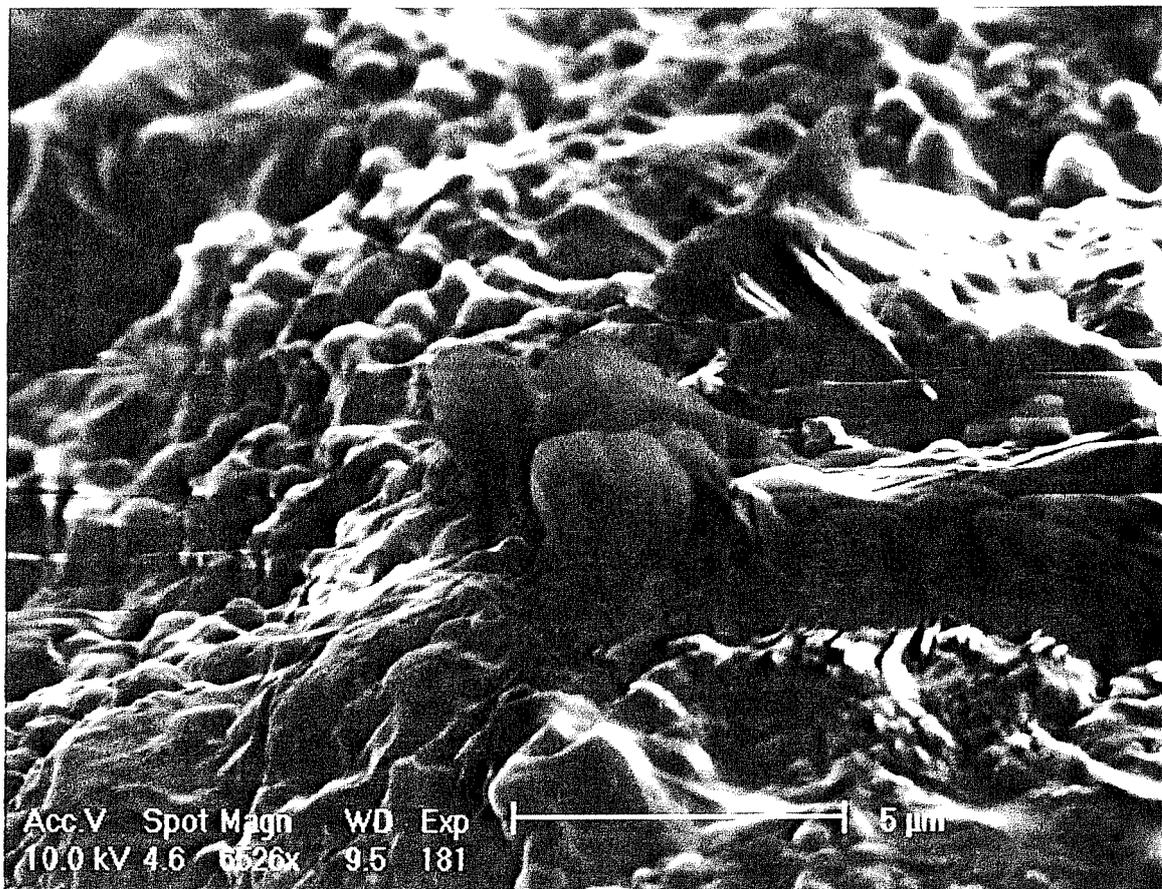


(A)

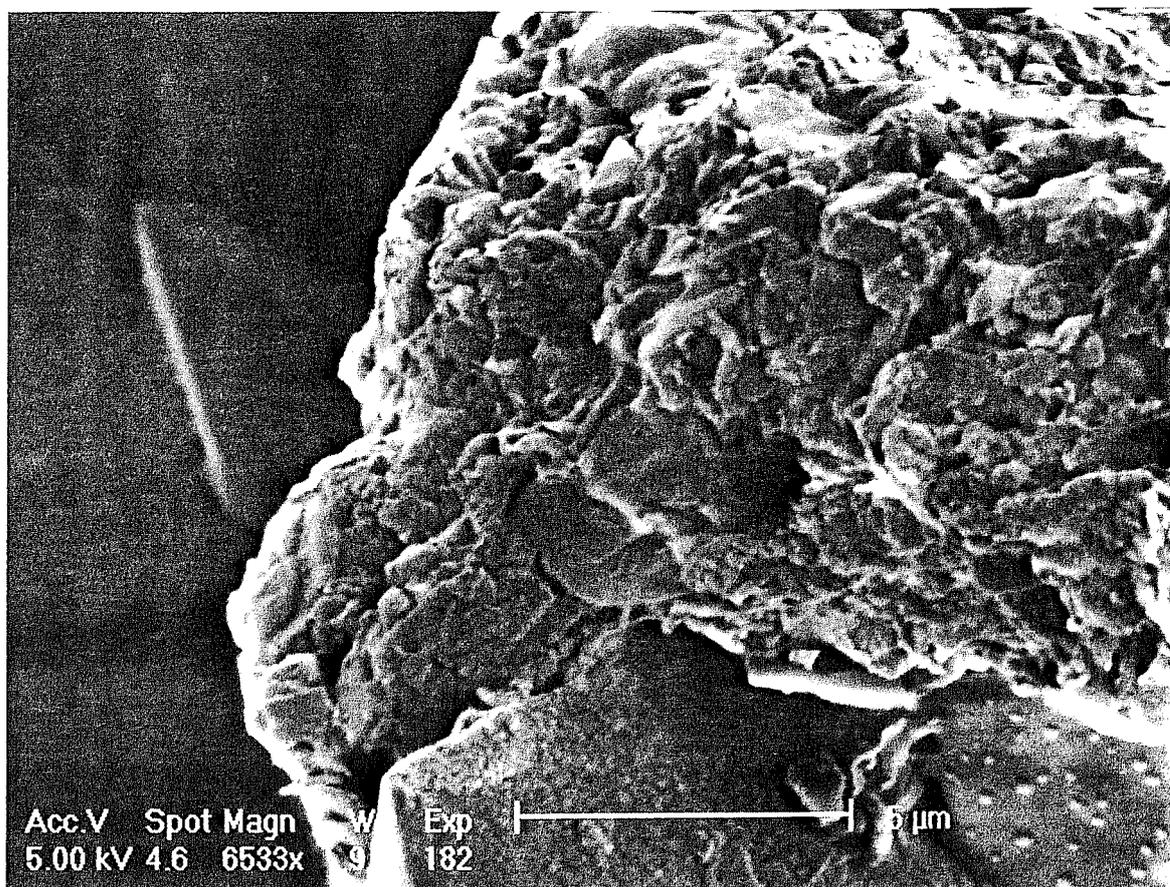
Figure 15: Biodépôts de *Crepidula fornicata* en microscopie électronique à balayage.

(A). Fécès: les algues apparaissent flétries, vidées de leur contenu.

(B) et (C) .Pseudofécès: on distingue des cellules intactes de *Pavlova lutheri*.



(B)



(C)

En considérant toujours une production moyenne de biodépôts de 1,6 mg de poids sec.individu⁻¹.h⁻¹ sur lesquels on comptera 0,66 mg de fécès et 0,94 mg de pseudofécès, on pourra estimer que chaque individu rejette dans le milieu environ 0,006 mg de chlorophylle a en 1 heure (0,002 mg dans les fécès et 0,004 mg dans les pseudofécès).

Les populations bactériennes colonisant les biodépôts (et surtout les pseudofécès) représentent elles-aussi une source de nourriture pour de nombreux organismes.

Un enrichissement du sédiment en matière organique nutritive est donc une des conséquences principales de l'émission de biodépôts par les crépidules. Ceci peut représenter un avantage étant donné que cette matière organique peut ensuite être réutilisée dans la chaîne trophique.

D'autre part, un autre aspect intéressant, dans une certaine mesure, de la prolifération de *Crepidula fornicata* dans la rade est l'accumulation sur le fond de coquilles vides procurant à de petites espèces une nouvelle niche écologique.

CONCLUSION

Comme dans d'autres secteurs du littoral, on constate que **la crépidule se développe dans la rade de Brest** où elle entre en compétition vis à vis des populations en place. Cette compétition, qui prend un caractère à la fois spatial et trophique, s'exerce pour ainsi dire de façon indirecte. En **produisant d'importantes quantités de biodépôts** (environ 66,2 tonnes par jour dans l'ensemble de la rade), **le gastéropode modifie son environnement**. La fluidité du milieu, enrichi en matière organique, augmente de telle sorte que l'écosystème s'en trouve complètement transformé: un groupe trophique (les dépositivores) prenant le pas sur un autre (les suspensivores).

Les populations de *Crepidula fornicata* étant installées sur la quasi-totalité du littoral français, de nombreuses études ont permis d'évaluer les stocks dans divers secteurs colonisés (BLANCHARD, 1995).

Nos mesures ont montré qu'un individu moyen (5,79 g de poids frais) produit environ 1,6 mg de poids sec de biodépôts par heure dont 0,66 mg sous forme de fécès et 0,94 mg sous forme de pseudofécès. Sachant (toujours d'après nos résultats) que ces 2 types de biodépôts représentent respectivement pour 1 g de poids sec 30,30 et 10,53 g de poids humide, il paraît intéressant de proposer une évaluation de la biodéposition de la crépidule dans les principaux secteurs touchés.

Ainsi, dans le golfe normano-breton, où la biomasse atteint les 1 750 000 t de poids frais (BLANCHARD, com. pers.), sont rejetés en un an plus de 79 155 000 t de biodépôts (en poids humide).

La baie de Cancale abritant une population de 170 000 t reçoit donc 4 805 000 t de poids frais de biodépôts par an.

Le stock de la baie de St-Brieuc, estimé à 250 000 t, produit annuellement une quantité de biodépôts de 11 305 000 t en poids humide.

Enfin, les 10 000 t de crépidules de la rade de Brest seraient à l'origine de 452 000 t de poids frais de biodépôts par an.

Dans le bassin de Marennes-Oléron, une étude récente a permis d'évaluer le stock à plus de 11 500 t (poids frais) soit 4 500 t d'animaux vivants et 7 000 t morts (DE MONTAUDOUIN, com. pers.); ce qui représenterait une production de biodépôts de l'ordre de 203 000 t de poids humide par an.

Cette approche souligne **l'importance considérable du phénomène dans les secteurs les plus peuplés**, et montre que la biodéposition a des conséquences néfastes sur le milieu. On pourra ici insister sur le problème de **l'envasement des sédiments sous-jacents**.

De nombreux suspensivores, l'huître en particulier, produisent également des biodépôts en quantités non négligeables. Toutefois, la crépidule se distingue par ses **empilements de plusieurs individus**. Dans le cas de populations nombreuses, de tels arrangements forment des **pièges pour les dépôts rejetés**, freinant considérablement leur remise en suspension. Par conséquent, ces particules sédimentent très rapidement et le substrat s'en trouve ainsi très vite modifié: il devient de plus en plus fluide. Les individus situés à la base des empilements filtrent donc cette "vase", participant ainsi au recyclage des biodépôts.

En ce qui concerne la nutrition de la crépidule et les mécanismes impliqués dans cette fonction, cette étude a en outre permis d'émettre l'hypothèse d'un **tri des substances nutritives de la nourriture** chez ce filtreur, probablement au niveau des palpes labiaux comme cela a pu être observé chez *Crassostrea virginica* (NEWELL et JORDAN, 1983). RAZET et al. (1990) ont démontré que ce tri existait également chez *Crassostrea gigas* et qu'il était fonction de la charge sestonique, soulignant qu'il n'était efficace qu'au-dessous d'une certaine concentration en seston. Le mécanisme permet à l'animal de réguler la quantité de matière organique ingérée, les substances minérales étant éliminées dans les pseudofécès.

Ceci a pour conséquence le **maintien à un même niveau des teneurs en matière organique dans les fécès et les pseudofécès** (ces derniers ne refléteront donc pas la composition du milieu extérieur). L'émission de biodépôts sous 2 formes différentes participe vraisemblablement à cette **sélection entre les parts organiques et minérales du matériel filtré**, optimisant ainsi la filtration.

Etant donnée l'originalité du phénomène chez *Crepidula fornicata*, une étude approfondie serait néanmoins nécessaire à la validation de ce résultat.

De même, on pourra regretter que dans les limites de cette étude les mesures effectuées sur les biodépôts n'aient porté que sur des individus de même taille, pour une température donnée. La réalisation de travaux complémentaires, faisant varier ces paramètres, serait souhaitable.

Enfin, l'étude du comportement de chaînes entières d'individus pourrait se révéler intéressante.

BIBLIOGRAPHIE

AMOUREUX J.M. (1982)

Utilisation d'une suspension monospécifique d'algues par *Venus verrucosa* (Bivalves) en milieu confiné. Proc. 7th International Malacological Congress, Malacologia, 22 (1-2): 659-666.

AMOUREUX J.M. (1986)

Comparative study of the carbon cycle in *Venus verrucosa* fed on bacteria and phytoplankton. Mar. Biol., 92: 349-354.

AMOUREUX J.M., GREMARE A., AMOUREUX J. (1989)

Modelling of consumption and assimilation in *Abra alba* (Mollusca, Bivalvia). Mar. Ecol. Progr. Ser., 51: 87-97.

BAYNE B.L., HAWKINS A.J.S., NAVARRO E., IGLESIAS J.I.P. (1989)

Effects of seston concentration on feeding, digestion and growth in the mussel *Mytilus edulis*. Mar. Ecol. Progr. Ser., 55: 47-54.

BLANCHARD M. (1995)

Origine et état de la population de *Crepidula fornicata* (Gastropoda Prosobranchia) sur le littoral français. Haliotis, 24: 75-86.

BODIN P., BOUCHER D., LE GUELLEC C. (1989)

Estimation des biomasses du microphytobenthos et du méiobenthos en Baie de St Brieuc. Contrat IFREMER/U.B.O. 88.2.43.0426.

BOUCHER D. (1975)

Production primaire saisonnière du microphytobenthos des sables envasés en Baie de Concarneau. Thèse de 3^e Cycle, Univ. Bret. Occid., Brest.

CARIGUEL M. (1994)

Cartographie, évaluation et bilan trophique de la population de crépidules (*Crepidula fornicata*) en baie de Cancale. Rapport interne Ifremer DEL/Brest, 52 p.

CHRETIENNOT-DINET M.J., ROBERT R., HIS E. (1986)

Utilisation des "algues-fourrage" en aquaculture. Ann. Biol., 25 (22): 97-115.

COUM A. (1979)

La population de crépidules (*Crepidula fornicata* L. 1758) en Rade de Brest. Ecologie et dynamique. Thèse de 3^e Cycle, Univ. Bret. Occid., Brest.

DESLOUS-PAOLI J.M., SORNIN J.M., HERAL M. (1987)

Variations saisonnières *in situ* de la production et de la composition des biodépôts de 3 mollusques estuariens (*Mytilus edulis*, *Crassostrea gigas*, *Crepidula fornicata*). Haliotis, 16: 233-245.

DESLOUS-PAOLI J.M. (1984)

Crepidula fornicata dans le bassin de Marennes-Oléron. Rapport de contrat ISTPM/EPR Poitou-Charente, 80 p.

FIALA-MEDIONI A. (1981)

Synthèse sur la nutrition d'invertébrés benthiques filtreurs. Rôle écologique et utilisation des données dans les bilans énergétiques. Océanis, 7 (7): 787-802.

FIALA-MEDIONI A., COPELLO M., COLOMINES J.C. (1983)

Relations trophiques entre huître et milieu marin: influence de la concentration et de la taille des particules. Bases biologiques de l'aquaculture, Montpellier. Ifremer, Actes de Colloques 1: 63-74.

FOSTER-SMITH R.L. (1975)

The rôle of mucus in the mechanism of feeding in the filter-feeding bivalves. Proc. Malac. Soc. Lond., 41: 571-588.

FRETTER V., GRAHAM A. (1962)

British prosobranch molluscs, their functional anatomy and ecology. Ray Society, London, 775p.

FRIEDRICH H. (1969)

Marine Biology (An introduction to its problems and results). Biology Series, Ed. R. Phillips Dales, Sidwick and Jackson, London, 269 p.

GRENON J. F., WALKER J. (1980)

Biochemical and rheological properties of the pedal mucus of the limpet, *Patella vulgata*, L. Comp. Biochem. Physiol., 66 B: 451-458.

HAVEN D.S., MORALES-ALAMO R. (1968)

Occurrence and transport of faecal pellets in suspension in a tidal estuary. Sediment. geol., 2 (2): 144-151.

HILY C. (1984)

Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la Rade de Brest. Thèse de Doctorat ès sciences, Univ. Bret. Occid., Brest.

HILY C. (1991)

Is the activity of benthic suspension feeders a factor controlling water quality in the Bay of Brest? Mar. Ecol. Progr. Ser., 69: 179-188.

HOAGLAND K.E. (1979)

The behaviour of three sympatric species of *Crepidula* (Gastropoda: Prosobranchia) from the Atlantic, with implications for evolutionary ecology. The Nautilus, 94 (4): 143-149.

IGLESIAS J.I.P., NAVARRO E., ALVAREZ JORNA P., ARMENTIA I. (1992)

Feeding, particles selection and absorption in cockles *Cerastoderma edule* (L.) exposed to variable conditions of food concentration and quality. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 162: 177-198.

JØRGENSEN C.B. (1990)

Bivalve filter feeding: hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology. Ed. Olsen and Olsen, 140 p.

LE TROADEC S. (1992)

Estimation de la consommation chez la crépidule (*Crepidula fornicata*). Influence de divers facteurs. Rapport interne Ifremer/DEL Brest, 24 p.

MONBET Y., BASSOULET P. (1989)

Bilan des connaissances océanographiques en Rade de Brest. Rapport Ifremer DERO/EL 89-23. Brest.

NEWELL R.E. (1979)

Biology of intertidal animals. Marine Ecological Surveys Ltd, 781 p.

NEWELL R.E., JORDAN S.J. (1983)

Preferential ingestion of organic material by the american oyster *Crassostrea virginica*. Mar. Ecol. Progr. Ser., 13: 47-53.

PURCHON R.D. (1968)

The biology of the mollusca. International Series of Monographs in Pure and Applied Biology/Zoology Division. Vol. 40. Pergamon Press, 560 p.

QUINIOU F., BLANCHARD M. (1985)

Etat de la prolifération de la crépidule (*Crepidula fornicata* L.) dans le secteur de Granville (Golfe Normano-Breton-1985). Haliotis, 16: 513-526.

RAZET D., HERAL M., PROU J., LEGRAND J., SORNIN J.M. (1990)

Variation des productions de biodépôts (fécès et pseudofécès) de l'huître *Crassostrea gigas* dans un estuaire macrotidal: Baie de Marennes-Oléron. Haliotis, 10: 143-161.

RIAUX C. (1977)

Contribution à l'étude de facteurs déterminants l'évolution de la biomasse phytoplanctonique dans l'estuaire de la Penze (Nord Finistère). Evolution comparée des phénomènes dans l'eau et les sédiments sous-jacents. Thèse de Doctorat 3^e Cycle Univ. Paris VI.

RUBIO-RINCON E.A. (1983)

Comparaison biochimique de trois espèces d'algues monocellulaires issues de cultures en blooms ou en semi-continu. D.E.A. d'Océanographie Biologique, Univ. Bret. Occid., Brest.

SAKSHAUG E., HOLM-HANSEN O. (1977)

Chemical composition of *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve and *Pavlova* (*Monochrysis*) *lutheri* (Droop) Green, as a function of nitrate- phosphate- and iron-limited growth. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 29: 1-34.

S.A.U.M. (Schéma d'Aménagement et d'Utilisation de la Mer) de la Rade de Brest (1977)

Etude analytique et méthodologique. Département du Finistère-D.D.E. 169 p.

SMAAL A.C., VERHAGEN J.H.G., COOSEN J., HORAS H.A. (1986)

Interaction between seston quantity and quality and benthic suspension feeders in the Oosterschelde, the Netherlands. Ophelia, 26: 385-399.

SORNIN J.M. (1981)

Processus sédimentaires et biodéposition liés à différents types de conchyliculture. Thèse de 3^e Cycle, Univ. Sci. Nantes, 188 p.

SORNIN J.M., FEUILLET M., HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M. (1983)

Effet des biodépôts de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron. Proceedings 2nd franco-british symposium on molluscs. J. Moll. Stud., Suppt 12A: 185-197.

TENORE K.R., DUNSTAN W.M. (1973, a)

Comparison of feeding and biodeposition of three bivalves at different food levels. Mar. Biol., 21: 190-195.

TENORE K.R., DUNSTAN W.M. (1973, b)

Comparison of rates of feeding and biodeposition of the american oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin), fed different species of phytoplankton. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 12: 19-26.

VAHL O. (1980)

Volume of water pumped and particulate matter deposited by the iceland scallop (*Chlamys islandica*) in Bals Fjord, Northern Norway. Fjord Oceanography, vol. 4 of NATO Conference Series, pp. 639-643.

WEINBERG S. (1994)

Découvrir l'Atlantique, la Manche et la Mer du Nord. Ed. Nathan, 383 p.

WIDDOWS J., FIETH P., WORRAL C.M. (1979)

Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. Mar. Biol., 50: 195-207.

YONGE C.M. (1966)

Physiology of the mollusca, Vol. II. Ed. Academic Press New-York, San Francisco, London, 645 p.

ANNEXES

Annexe 1: L'algue fourrage: *Pavlova lutheri*.

Pavlova lutheri ou *Monochrysis lutheri* est une algue phytoplanctonique de la famille des Prymnesiophyceae.

Les cellules, isolées, de forme ovale, portent deux flagelles implantés au milieu de la face ventrale (Figure A). Les dimensions cellulaires sont de $7-9 \times 5-7 \times 3-4 \mu\text{m}$. Chez cette espèce, on ne trouve pas de paroi cellulaire épaisse. Les cellules renferment un noyau antérieur entouré par un plaste, un stigma latéral, deux corpuscules stockant des substances de réserve, ainsi que de nombreuses gouttelettes lipidiques (CHRETIENNOT-DINET et al., 1986).

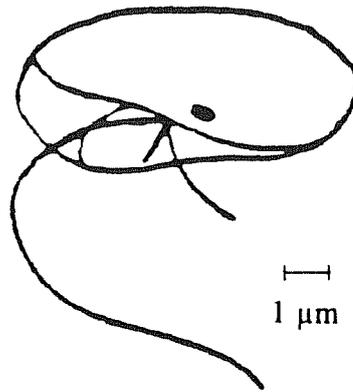


Figure A: Représentation schématique de *Pavlova lutheri* (d'après CHRETIENNOT-DINET et al., 1986).

Le poids sec par cellule a été déterminé après filtration d'une suspension de concentration cellulaire connue: il est de $31,13 \cdot 10^{-10} \pm 21,04 \cdot 10^{-10} \text{ g.cellule}^{-1}$. AMOUROUX, en 1986, proposait $15,15 \cdot 10^{-10} \text{ g.cellule}^{-1}$.

Pavlova lutheri est une algue très riche en protéines: 36 à 46% du poids sec (RUBIO-RINCON, 1983). Elle est composée de 22 à 26% de glucides et environ 13% de lipides. Les cendres représentent 15 à 18% du poids sec.

Cultivées en milieu "normal", les cellules ont un rapport C/N compris entre 7 et 11 (SAKSHAUG et HOLM-HANSEN, 1977). Nos résultats donnent une valeur de 6,46.

Sa taille idéale pour la filtration chez de nombreux suspensivores et son potentiel nutritif élevé en font une des algues fourrages les plus utilisées en aquaculture.

Annexe 2: Principe de fonctionnement de l'analyseur CHN

L'analyseur CHN mesure les quantités de CO_2 , H_2O et N_2 dégagées lors d'une combustion.

Les filtres portant les échantillons à traiter sont placés dans une petite cuve en étain (catalyseur) et introduits dans l'appareil.

On procède tout d'abord à une calibration. Le blanc des cuves est obtenu par introduction de capsules vides. L'étalonnage est réalisé en prenant comme référence l'EDTA dont on connaît la composition en carbone, hydrogène et oxygène. Enfin, des mesures sur filtres vierges donnent le blanc des filtres.

Les échantillons subissent une combustion à 950°C . Dans un premier temps, elle produit du dioxyde de carbone (CO_2), de l'eau (H_2O) ainsi que des oxydes d'azote et de soufre. Ceux-ci sont entraînés par un flux d'hélium enrichi en oxygène. A ce stade a lieu une première mesure de CO_2 et H_2O dégagés.

30 ml du mélange gazeux sont ensuite récupérés. L'oxydation de cuivre réduit élimine l'oxygène: les oxydes d'azote sont transformés en N_2 qui est alors mesuré.

Les valeurs sont déterminées par mesure de conductivité thermique. L'ensemble du circuit baigne dans l'hélium (qui est un excellent conducteur thermique). L'arrivée des produits sur un pont de Wheatstone provoque une élévation de température entraînant une modification de la conductivité électrique. Par référence à l'étalon (EDTA), on retrouve les quantités de C, H et N correspondantes.

Les résultats sont obtenus en mg en fonction d'une masse théorique de 10 mg imposée à l'appareil. Connaissant la masse réelle de l'échantillon, on en déduit les quantités et les pourcentages de C, H et N correspondants.

Annexe 3: Biodépôts recueillis après consommation d'argile.

Concentration en argile (mg.l ⁻¹)	Nombre de réplicats	Fécès		Pseudofécès		Biodépôts totaux
		Biomasse (mg PS. individu ⁻¹ .h ⁻¹)	Ecart-types	Biomasse (mg PS. individu ⁻¹ .h ⁻¹)	Ecart-types	Biomasse (mg PS. individu ⁻¹ .h ⁻¹)
10	4	0,65	±0,52	0,30	±0,31	0,95
20	4	0,26	±0,26	0,08	±0,13	0,34
30	3	0,98	±0,40	0,62	±0,45	1,60
40	4	0,81	±0,56	0,42	±0,47	1,23
50	3	1,15	±0,48	0,64	±0,62	1,79
60	4	1,00	±0,53	0,18	±0,31	1,17
70	2	0,86	±0,02	1,24	±0,28	2,09
80	3	0,93	±0,47	0,62	±0,63	1,55
90	2	1,04	±0,91	0,72	±0,23	1,75
100	5	0,73	±0,50	0,20	±0,40	0,93
150	2	1,66	±0,16	0,61	±0,08	2,27
200	4	1,22	±0,34	0,59	±0,71	1,80
250	2	0,51	±0,51	1,10	±0,48	1,61
300	2	1,19	±1,19	1,99	±0,52	3,18
350	2	0,53	±0,02	1,05	±0,12	1,57
400	2	1,17	±0,51	1,18	±0,03	2,34
450	2	0,24	±0,24	1,04	±0,35	1,28
500	2	0,90	±0,53	2,48	±1,54	3,38
550	2	0,44	±0,13	1,11	±0,03	1,55
600	2	0,47	±0,07	0,50	±0,06	0,97
650	2	0,48	±0,05	0,91	±0,35	1,38
700	2	0,60	±0,60	1,45	±0,61	2,05
750	2	1,42	±0,64	0,91	±0,55	2,33
800	2	0,24	±0,24	1,39	±0,87	1,62
850	2	0,39	±0,04	0,81	±0,25	1,20
900	2	0,40	±0,01	1,06	±0,13	1,45
950	2	0,44	±0,05	1,13	±0,12	1,56
1000	2	0,55	±0,05	1,22	±0,42	1,77

Biomasse moyenne des biodépôts totaux: 1,66 ± 0,64 mg PS.individu⁻¹.h⁻¹

Annexe 4: Biodépôts recueillis après consommation d'algues.

Concentration en algues (milliards de cellules.l ⁻¹)	Nombre de réplicats	Fécès		Pseudofécès		Biodépôts totaux
		Biomasse (mg PS. individu ⁻¹ .h ⁻¹)	Ecart-types	Biomasse (mg PS. individu ⁻¹ .h ⁻¹)	Ecart-types	Biomasse (mg PS. individu ⁻¹ .h ⁻¹)
0,005	1	0,43	±0,00	0,00	±0,00	0,43
0,01	2	0,37	±0,07	0,17	±0,17	0,61
0,05	1	0,57	±0,00	0,77	±0,00	1,34
0,1	3	0,24	±0,18	0,00	±0,00	0,42
0,3	1	0,47	±0,00	0,77	±0,00	1,24
0,6	1	0,56	±0,00	0,74	±0,00	1,30
0,9	1	1,21	±0,00	0,34	±0,00	1,55
1	6	0,37	±0,24	0,75	±0,50	1,36
1,5	5	0,79	±0,37	0,64	±0,41	1,79
2	3	0,39	±0,76	0,80	±0,29	1,95
2,5	3	0,65	±0,18	1,23	±0,20	2,06
3	4	0,79	±0,22	0,84	±0,33	1,85
3,5	3	0,46	±0,36	1,12	±0,65	1,94
4	2	0,89	±0,02	0,77	±0,40	1,68
4,5	2	0,76	±0,47	1,03	±0,08	2,26
5	2	0,65	±0,11	0,84	±0,22	1,59
5,5	3	0,55	±0,43	2,04	±0,74	3,02
6	2	0,94	±0,16	1,00	±0,11	2,09
6,5	2	0,00	±0,51	1,63	±0,43	2,13

Biomasse moyenne des biodépôts totaux: 1,61 ± 0,65 mg PS.individu⁻¹.h⁻¹

Annexe 5: Tableau récapitulatif sur la biodéposition des suspensivores.

Espèce	Biodépôts		Conditions	Auteur
	Fécès	Pseudofécès		
<i>Abra alba</i>		0,009 g/g ch. s./h 0,009 g/g ch. s./h 0,005 g/g ch. s./h	T= 15°C Concentration en algues: 0,066 g/l <i>Navicula incerta</i> <i>Nitzchia acicularis</i> <i>Nitzchia sp</i>	AMOUROUX J.M., GREMARE A., AMOUROUX J., 1989
<i>Artica islandica</i>	0,0006 g/h 0,0022 g/h 0,0004 g/h		T= 12°C Algue fourrage: <i>Chlamydomonas</i> <i>sp</i> 10 cellules/l = 0,8 mg PS/l 20 cellules/l = 1,7 mg PS/l 40 cellules/l = 3,4 mg PS/l	NEWELL R.E., 1979
<i>Cerastoderma edule</i>	0,217 g/g PS/h		T=10 -18°C [seston] =15-35 mg/l	SMAAL A.C., VERHAGEN J.H.G., COOSEN J., HORAS H.A., 1986

Espèce	Biodépôts				Conditions	Auteur
	Fécès		Pseudofécès			
	valeurs en g/g PS/h		valeurs en g/g PS/h			
	orga.	inorga.	orga.	inorga.		
<i>Cerastoderma edule</i>	0,0013	0,0082	0,0000	0,0000	T=18 +/-1 °C Algue fourrage: <i>Tetraselmis suecica</i> 1,5 mm ³ /l	IGLESIAS J.I.P., NAVARRO E., ALVAREZ-JORNA P., ARMENTARIA I., 1992
	0,0015	0,0012	0,0012	0,0095	3 mm ³ /l	
	0,0022	0,0151	0,0038	0,0349	6mm ³ /l	
<i>Chlamys islandica</i>	0,0178 g/ g PS/h				valeur annuelle moyenne	VAHL O., 1980
<i>Crassostrea gigas</i>	0,0036 g/g PS/h 0,0065 g/g PS/h 0,0095 g/g PS/h 0,0142g/g PS/h				T= 15°C Algue fourrage: <i>Phaeodactylum tricornutum</i> 0,1 millions cel./l = 0,007 mg PS/l 1 millions cel./l = 0,07 mg PS/l 10 millions cel./l = 0,7 mg PS/l 20 millions cel./l = 1,4 mg PS/l	FIALA-MEDIONI A., COPELLO M., COLOMINES J.C., 1983
<i>Crassostrea gigas</i>	0,021 g/g ch. s./h 0,0019-0,0101 g/g ch. s./h 0,0003-0,0019 g/g ch. s./h				-valeur moyenne annuelle -moyenne mois d'hiv.(oct-mars) -moyenne mois d'été (avril-sept)	SORNIN J.M., FEUILLET M., HERAL M., DESLOUS-PAOLI, JM, 1983

Espèce	Biodépôts		Conditions	Auteur
	Fécès	Pseudofécès		
<i>Crassostrea gigas</i>	0,022 g/g PS/h		-turbidité = 25-170 mg/l	RAZET D., HERAL PROU, LEGRAND, SORNIN , 1990
		< 0,1 g/g PS/h	-turbidité = > 100 mg/l	
	0,020 g/g PS/h	0,085 g g PS/h	-turbidité = 50 mg/l	
<i>Crassostrea gigas</i>		0,188 g/g PS/h	-valeur moyenne annuelle pr des pièges à sédim. en mil. naturel	DESLOUS-PAOLI JM, 1984
<i>Crassostrea gigas</i>		0,0125-0,0139 g/g PS/h valeur max = 0,0555-0,0750 g/g PS/h	[seston] = 9 mg/l	JORGENSEN C.B., 1990
<i>Crassostrea virginica</i>		0,00033 g pssc/g ch. s./h	T=19 -21°C -turbidité = 3,33 cellules/ml -pds moyen /indiv. 0,586 g ch. s.	TENORE K.R., DUNSTAN W.M., 1973, a

Espèce	Biodépôts		Conditions	Auteur
	Fécès	Pseudofécès		
<i>Crassostrea virginica</i>	0,068 mg pssc/g ch. s./h 0,234 mg pssc/g ch. s./h 0,123 mg pssc/g ch. s./h 0,195 mg pssc/g ch. s./h		T=19 -21°C -Concentr. en algues: 300 µg - Algue fourrage: <i>Thalassiosira pseudonana</i> <i>Skeletonema costatum</i> <i>Nitzschia closterium</i> <i>Dunalliella tertiolecta</i>	TENORE K.R., DUNSTAN W.M., 1973, b
<i>Crassostrea virginica</i>	valeur moy. = 0,0022 g/g PS/h		T = 22 +/-1°C Algues : mélange à 4,61 mg/l de <i>Tetraselmis suecica</i> <i>Isochrysis aff. galbana</i> <i>Thalassiosira pseudonana</i>	NEWELL R.E., JORDAN S.J., 1983
<i>Crassostrea virginica</i>	0,0055-0,0125 g/g PS/h		[seston] = 9 mg/l	JORGENSEN C., 1990
Huître	0,0017 g/individu/h 0,0024 g/individu/h		-milieu naturel -moyenne annuelle pour un individu de 9 cm -moyenne sur 6 mois (hiver) pour un individu de 7 cm	SORNIN J.M., 1981
<i>Crepidula fornicata</i>	0,032 g/g PS/h		-valeur moyenne annuelle pr des pièges à sédiment en milieu naturel	DESLOUS-PAOLI JM, 1984

Espèce	Biodépôts		Conditions	Auteur
	Fécès	Pseudofécès		
<i>Crepidula fornicata</i>	0,0010 g/individu/h 0,0011 g/individu/h 0,0016 g/individu/h		-Concentr. en algues: 100000 cellules/ml 50000 cellules/ml 150000 cellules/ml	LE TROADEC S., 1992
<i>Crepidula fornicata</i>	0,0014 g/g pssc/h -val. moy. : 0,002 g/g nssc/h -val. max : 0,008 g/g nssc/h		T = 20°C -Concentration en algues: 100 millions de cellules/l -[M.E.S.] moyenne = 0,01- 0,03 g/l	CARIGUEL M., 1994
Lamelli- branches	de 0,0021 g PS d'alg./g PS/h à 0,0083 g PS d'alg./g PS/h		-	FIALA-MEDIONI A., 1981
<i>Mercenaria mercenaria</i>	0,00021 g pssc/g ch. s./h		T=19 -21°C -turbidité = 3,33 cellules/ml (500 µg C/l) -pds moy. /indiv. = 0,850 g ch. s.	TENORE K.R., DUNSTAN W.M., 1973,a
<i>Mytilus edulis</i>	0,00037 g pssc/g ch. s./h		T=19 -21°C -turbidité = 3,33 cellules/ml (500 µg C/l) -pds moy. /indiv. = 0,475 g ch. s.	TENORE K.R., DUNSTAN W.M., 1973,a

Espèce	Biodépôts		Conditions	Auteur
	Fécès	Pseudofécès		
<i>Mytilus edulis</i>	0,174 g/individu/h 0,216 g/individu/h		-individu de 7 cm -turbidité = 100 mg MES/l -turbidité = 200 mg MES/l	WIDDOWS J.,FIETH WORRALL C.M., 1979
<i>Mytilus edulis</i>		0,281 g/g PS/h	-valeur moyenne annuelle pr des pièges à sédiment en milieu naturel	DESLOUS-PAOLI JM, 1984
<i>Mytilus edulis</i>	0,373 g/g PS/h		T=10 -18°C [seston] =15-35 mg/l	SMAAL A. C., VERHAGEN J.H.G., COOSEN J., HORAS H.A., 1986
<i>Mytilus edulis</i>		0,0028 mg/individu/h	T = 14°C Algues : mélange à 7,43+/-1,27 mg/l <i>Isochrysis galbana</i> + <i>Phaeodactylum tricornutum</i>	BAYNE B.L., HAWKINS, NAVARRO, IGLESIAS, 1989
Moule		0,00004 g/g PS/h	-milieu naturel -moyenne sur 6 mois (hiver)	SORNIN, J.M., 1981
<i>Venus verrucosa</i>		0,0003 g/g PS/h	T= 15°C Algue fourrage: <i>Pavlova lutheri</i> Concentration : 15000 cellules/l	AMOUREUX, J.M., 1982
<i>Venus verrucosa</i>		0,00005 g/g PS/h	T= 18°C Algue fourrage: <i>Pavlova lutheri</i> Concentration : 15000 cellules/l	AMOUREUX, J.M., 1982