



Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR)
UMR CNRS 6539, Institut Universitaire Européen de la Mer
Technopôle Brest-Iroise, Place Nicolas Copernic, 29280 Plouzané (FRANCE)
☎: 33 (0)2 98 49 86 39 Fax: 33 (0)2 98 49 86 45

Programme LITEAU

La crépidule : identifier les mécanismes de sa prolifération et caractériser ses effets sur le milieu pour envisager sa gestion

Chantier : Rade de Brest



Rapport final Liteau 1^{ère} tranche
Août 2002

**G. Thouzeau, L. Chauvaud, J. Clavier, A. Donval, L. Guérin,
F. Jean, M. Le Hir, A. Lorrain, R. Marc, Y.-M. Paulet, C. Raffin,
J. Richard & M. Richard**

UMR CNRS 6539
Laboratoire des sciences de l'Environnement MARin
Institut Universitaire Européen de la Mer
Place Nicolas Copernic
Technopôle Brest-Iroise
29280 Plouzané

PROGRAMME LITEAU

Titre du projet : *La crépidule : identifier les mécanismes de sa prolifération et caractériser ses effets sur le milieu pour envisager sa gestion.*

**Rapport Final – Contrat 002431406 DEL
(coordinateur : G. Thouzeau)**

années 1999-2002

I- Rappel des objectifs

En 1999, le risque écologique encouru par les écosystèmes côtiers soumis à la prolifération de la crépidule, *Crepidula fornicata*, a été pleinement reconnu par la communauté scientifique nationale et internationale. Au niveau national, le Programme National Environnement Côtier (PNEC) et le programme national LITEAU ont tous deux identifié des actions thématiques prioritaires sur la dynamique de prolifération de la crépidule et les interactions crépidule/bivalves exploités. Les actions du LEMAR (UMR 6539 CNRS) sur cette thématique s'inscrivent dans deux projets : (1) « *La crépidule : identifier les mécanismes de sa prolifération et caractériser ses effets sur le milieu pour envisager sa gestion.* » (LITEAU), et (2) « *Recrutement, milieu physique et interactions d'espèces en environnement côtier : cas des mollusques* » (PNEC ART2). Depuis 1999, les actions engagées sur la compréhension des mécanismes de prolifération de la crépidule regroupent, dans ces deux projets fédérateurs, 4 partenaires principaux (IFREMER Brest, Université de Bordeaux I, CREMA L'Houmeau et IUEM), avec 4 zones ateliers réparties le long de la façade Manche-Atlantique : baie de Saint-Brieuc, rade de Brest, bassin de Marennes-Oléron et bassin d'Arcachon. *In fine*, l'objectif est de fournir aux pouvoirs publics les connaissances utiles à l'identification et à la gestion des dysfonctionnements induits par cette espèce. Pour chacune des zones, les interactions avec des espèces exploitées commercialement (stocks naturels ou aquaculture) sont ciblées, au regard des implications socio-économiques associées au risque écologique. En rade de Brest, l'accent est mis sur l'interaction des cycles biologiques de la crépidule et de la coquille Saint-Jacques.

Les objectifs poursuivis en rade de Brest s'articulent en 4 points, dans le cadre de LITEAU :

- 1- *Dynamique de colonisation de la crépidule en rade de Brest* : acquisition des paramètres de dynamique de population (caractéristiques du cycle reproducteur, déterminisme du recrutement, dispersion, croissance, sensibilité aux efflorescences toxiques...);
- 2- *Impact de cette prolifération sur l'évolution de la nature sédimentaire des zones colonisées et l'enrichissement en matière organique* (par le biais de l'activité alimentaire et de la production de biodépôts);
- 3- *Modifications engendrées sur les peuplements benthiques dans leur globalité* (sites ateliers). La strate à crépidules, au sens biosédimentaire et écologique, verra sa définition affinée et sa

dynamique analysée en vue d'obtenir un modèle prévisionnel des évolutions possibles en matière de biodiversité ;

- 4- *Rôle de la crépidule dans le contrôle de la production primaire phytoplanctonique* (par le biais des activités de filtration et de production de biodépôts).

Le volet interactions biotiques crépidule/coquille Saint-Jacques aux stades post-larvaire, juvénile et adulte est traité dans l'ART2 du PNEC.

II- Etat de l'art : les enjeux de la prolifération de la crépidule en rade de Brest

Les recherches actuellement entreprises en rade de Brest par l'UMR 6539 CNRS relèvent d'une question scientifique majeure : mieux comprendre la dynamique de colonisation de la crépidule en rade (place de l'espèce dans l'écosystème, dynamique reproductrice, croissance, facteurs de prolifération) et ses impacts sur les autres compartiments du réseau trophique pélagobenthique (e.g. interactions avec les cycles biologiques d'espèces commerciales, telle que la coquille Saint-Jacques) et sur le fonctionnement de l'écosystème dans sa globalité (envasement du sédiment, contrôle de la production primaire phytoplanctonique...). Le « *risque écologique* » que court aujourd'hui la rade de Brest, à savoir la prolifération d'un filtreur benthique introduit à la fin des années 40 et en phase de colonisation active depuis quelques années, est avéré (cf. Chauvaud, 1998 ; Chauvaud *et al.*, 2000 ; Thouzeau *et al.*, 2000).

La prolifération de la crépidule en rade se traduisait en 1995 par un stock de 18 000 tonnes (poids frais), une surface colonisée de 90 km² (contre 45 km² en 1978) et une production de biodépôts (matière organique rejetée par les individus) atteignant 850 000 tonnes (poids frais) par an (Chauvaud *et al.*, 2000). Les raisons de l'accélération récente du processus de prolifération sont inconnues ; par contre, les impacts sur les fonds de la rade, sur les autres espèces benthiques, et sur le fonctionnement de l'écosystème dans sa globalité commencent à être identifiés : (1) envasement du sédiment, (2) baisse de la richesse spécifique de la macrofaune : *70 espèces sont menacées de disparition en rade à court terme*, en raison de l'homogénéisation des fonds (envasement ; Chauvaud, 1998), (3) réduction de la taille du gisement de coquille Saint-Jacques (Thouzeau *et al.*, 2000), et (4) contrôle (limitation) de la production primaire phytoplanctonique (biomasse et succession d'espèces ; Chauvaud *et al.*, 2000 ; Ragueneau *et al.*, 2002). Les actions menées par l'IFREMER en baie de Saint-Brieuc, par le CREMA dans le bassin de Marennes-Oléron, et par l'université de Bordeaux I dans le bassin d'Arcachon conduisent à des observations *pro parte* convergentes, bien que les dynamiques d'envahissement présentent des caractères locaux évidents.

L'étude du contrôle de la production primaire phytoplanctonique par la crépidule, spécifique au chantier rade de Brest, constitue le préalable indispensable à tout projet de nettoyage des fonds. En particulier, la pertinence des mesures d'éradication de la crépidule envisagées par le Comité Local des Pêches Maritimes en rade de Brest est actuellement contestée : l'une des hypothèses fortes des travaux menés en rade depuis 7 ans est que les activités trophiques (filtration + biodéposition) de la crépidule permettraient de piéger la silice biogénique (constituant des frustules de diatomées) à l'interface eau-sédiment, au lieu qu'elle soit exportée en mer d'Iroise par la circulation de marées (Chauvaud *et al.*, 2000). Après dissolution, les silicates régénérés dans la couche superficielle du sédiment seraient remis à disposition dans les eaux de surface (grâce au mélange turbulent) et soutiendraient des floraisons estivales *de diatomées*, alors que les conditions dystrophiques régnant en rade devraient conduire à une recrudescence des blooms toxiques de dinoflagellés. *En d'autres termes, mener une opération de dragage à grande échelle de la crépidule en rade conduirait à supprimer le rôle de filtre joué par la crépidule et pourrait avoir des conséquences désastreuses au niveau du fonctionnement de l'écosystème et de la survie d'espèces exploitées commercialement (mollusques, crustacés, poissons...)*. En 1995, les blooms estivaux de *Gymnodinium cf. nagasakiense* ont conduit à la *mortalité totale* des post-larves de coquille Saint-Jacques produites à l'écloserie du Tinduff, à une forte diminution de la croissance coquillière journalière des juvéniles et des adultes de coquille Saint-Jacques (Chauvaud *et al.*, 1998), et à une mortalité importante des truites de mer élevées en cages à

Camaret. Le risque de voir se multiplier les floraisons estivales de phytoplancton toxique (*Gymnodinium*, *Dinophysis*) ne peut être négligé, en raison de l'excès des apports en nitrates par les bassins versants de la rade et du déficit en silicates associé.

III- Résultats des opérations engagées depuis 1999

3.1. Cycle reproducteur de la crépidule

L'étude de la reproduction de *Crepidula fornicata* en rade de Brest, débutée en septembre 1999, a été poursuivie jusqu'en mai 2002. Le protocole développé à Brest a été transposé aux sites de Marennes-Oléron et Arcachon, offrant maintenant la possibilité d'une approche comparative des traits reproductifs de cette espèce.

3.1.1. Matériel et Méthodes

• *Site d'étude*

Les populations de crépidules et de coquilles Saint-Jacques étudiées se situent dans l'anse de Roscanvel entre 20 et 30 m de profondeur. Ce site, caractérisé par un sédiment hétérogène, a été choisi pour sa forte densité à la fois en coquilles Saint-Jacques et en crépidules (Grall *et al.*, 1996), dans la mesure où ces travaux devaient également permettre d'évaluer l'impact de la phorésie des crépidules sur la biologie des coquilles saint-Jacques.

• *Echantillonnage du matériel biologique*

Pour l'étude de la phénologie de la reproduction de *Crepidula fornicata* en rade de Brest, l'ensemble des crépidules présentes sur 10 coquilles Saint-Jacques (classes III) sont récoltées à chaque prélèvement. L'échantillonnage est effectué avec un pas de temps variable en fonction de l'activité sexuelle des animaux au cours d'un cycle annuel. Il est mensuel pendant la période de faible activité gonadique décrite par Coum (1979 ; entre septembre et février), contre 2 à 3 fois par mois pendant la période d'activité sexuelle, de mars à septembre. Les animaux sont récoltés avec une drague de maillage 50 mm.

• *Traitement des échantillons*

Les crépidules en phorésie sur les deux valves des dix coquilles Saint-Jacques sont détachées et plusieurs paramètres sont mesurés :

Sexe (Fig. 1) :

Le sexe de chaque individu est relevé selon des critères macroscopiques :

- *Juveniles (j)* : ni pénis, ni papille génitale femelle
- *Début du stade mâle ou début de transition entre mâle et femelle (p)* : présence d'un pénis de petite taille par rapport à la taille du pied
- *Mâle (M)* : présence d'un pénis
- *Stade intermédiaire (INT)* : présence d'un pénis et d'un vagin proéminent ou absence des deux
- *Début de stade femelle (Fp)* : présence d'un vagin proéminent et d'un pénis résiduel
- *Femelle (F)* : présence d'un vagin proéminent

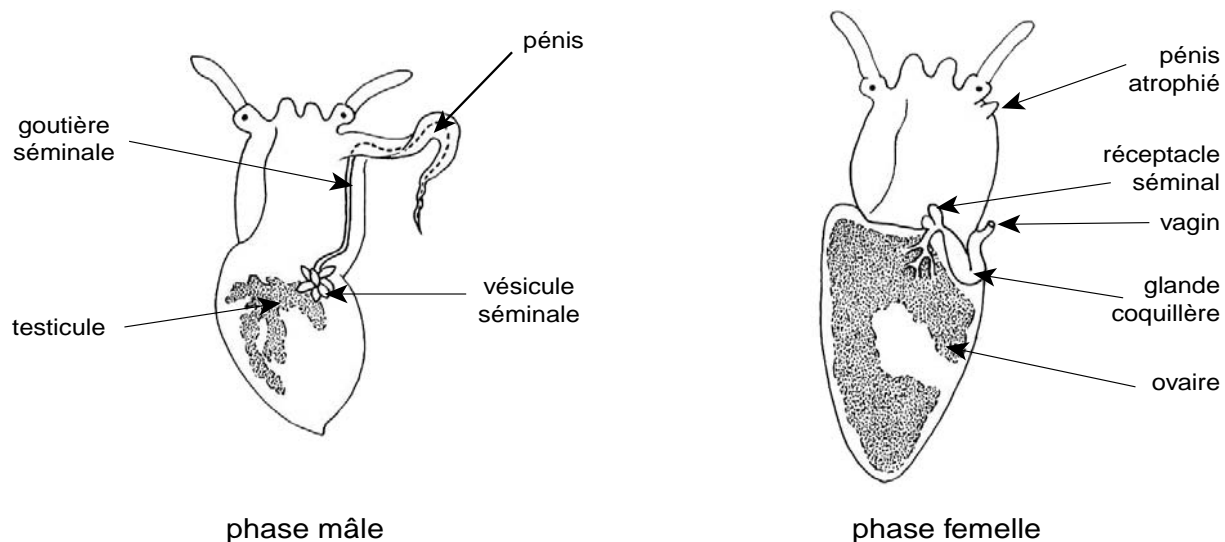


Fig. 1. Anatomie de la phase mâle et de la phase femelle du genre *Crepidula* (Martoja, 1995)

Coquille :

Le poids sec de chaque coquille est mesuré ainsi que sa longueur droite (Ld).

Œufs :

En cas de présence d'œufs sous une femelle, plusieurs mesures sont effectuées :

- Nombre de capsules
- Nombre d'embryons dans quatre des capsules
- Stade de développement de l'embryon selon Chipperfield (1951) (Fig.2) :

- **Stade 1** : stade 1 à 8 cellules. Couleur habituellement orange ou jaune.

- **Stade 2** : stade 8 cellules jusqu'à la fin de la gastrulation. La couleur des embryons à ce stade est habituellement jaune mais quelques fois crème. En raison de la quantité de fluide albumineux contenu dans les capsules, les embryons sont normalement difficiles à séparer à l'examen.

- **Stade 3** : stade "pré-véligère" : la gastrulation est complète et l'archenteron et le stomodeum sont bien formés, ce dernier étant habituellement proéminent. La glande coquillière peut habituellement être observée. L'embryon est bien cilié. La couleur est habituellement jaune à jaune clair et les embryons sont habituellement plus séparés que dans le stade précédent.

- **Stade 4** : début de stade véligère, avec vélum bien développé et coquille, mais avec une organisation interne moins structurée que le stade suivant. La couleur est habituellement jaune clair à jaune-brun. Les embryons sont bien séparés dans l'eau de mer.

- **Stade 5** : stade véligère tardif, prêt à l'éclosion. La coquille est bien formée, d'apparence bombée prononcée. Le vélum est légèrement quadrilobé et très fortement cilié. Le bord du vélum est habituellement pigmenté de couleur foncée. Le pied est bien développé et cilié avec une tache antérieure de pigment foncé. L'intestin est rempli de granules et est pigmenté de couleur foncée. A ce stade, les embryons apparaissent brun ou gris foncé à l'œil nu.

- **Stade 6** : stade éclos représenté par des capsules vides.

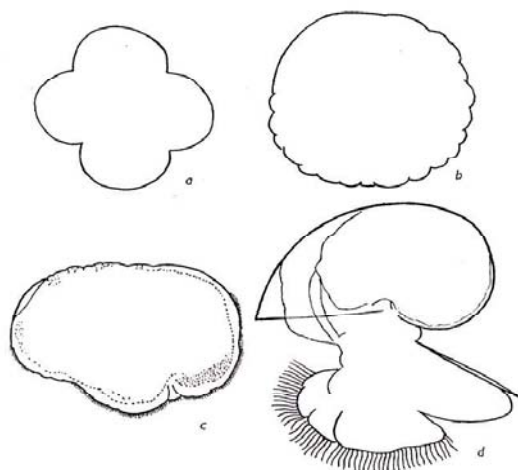


Fig. 2. Stade de développement des embryons (a) stade 1, (b) stade 2, (c) stade 3, (d) stade 5 (d'après Chipperfield, 1951).

Indices de condition :

Les crépidules sont disséquées afin de séparer le pied de la masse viscérale. Ceci est valable pour tous les individus sauf pour les juvéniles qui sont de trop petite taille pour se prêter à la dissection. Pour chaque partie, le poids humide est mesuré ainsi que le poids sec après passage à l'étuve à 100°C pendant 48H.

Plusieurs indices de condition sont calculés :

- Indice de condition total :

$$ICQ = \frac{\text{Poids sec des tissus (viscères + pied)}}{\text{Poids sec de la coquille}} \times 100$$

- Indice des viscères :

$$IVQ = \frac{\text{Poids sec des viscères}}{\text{Poids sec de la coquille}} \times 100$$

- Indice du pied :

$$IPQ = \frac{\text{Poids sec du pied}}{\text{Poids sec de la coquille}} \times 100$$

Etudes histologiques :

Histologie classique

Pour chaque date d'échantillonnage, la masse viscérale de dix femelles positionnées en bas de chaîne, est prélevée et fixée individuellement par le liquide de Bouin. Chaque échantillon est inclus dans un bloc de paraffine et des coupes de 5 µm d'épaisseur sont alors effectuées et montées sur lames. Les coupes sont ensuite colorées selon la technique du trichrome de Masson (Gabe, 1968) et montées entre lames et lamelles avec de l'Eukitt (résine synthétique).

Historésine

Des coupes semi-fines sont effectuées dans la masse viscérale des femelles afin de réaliser une approche plus fine de la mise en place de la gonade.

A chaque date d'échantillonnage, un petit morceau (environ 3 mm par 2 mm) de la gonade de cinq femelles en bas de chaîne est prélevé et fixé par du liquide de Karnovsky pendant 12H. Les échantillons sont ensuite fixés sur des blocs par polymérisation d'une solution de résine + durcisseur. La polymérisation se fait à température ambiante pendant environ 2H. Des coupes de 1 µm

d'épaisseur sont effectuées à l'aide d'un microtome (Jung RM 2055) muni d'un couteau en tungstène. Les coupes ainsi obtenues sont montées sur lames et colorées au bleu de toluidine.

Microscopie électronique :

Des coupes de 50 nm d'épaisseur sont réalisées avec un ultramicrotome (Reichert ultracuts) muni d'un couteau en diamant. Les coupes sont ensuite contrastées au citrate de plomb et à l'acétate d'uranyl.

3.1.2. Principaux Résultats

• *Indices de Conditions*

La figure 3 illustre les variations saisonnières des indices de conditions durant les années 1999-2000. La masse tissulaire chez les crépidules adultes montre une forte saisonnalité de ses variations. L'hiver est marqué par une diminution générale des indices tandis que le printemps et le début de l'été correspondent à une période d'active accumulation. Les différences significatives observées entre mâles et femelles indiquent un effet très marqué de la production germinale sur les variations de ces indices.

• *Histologie*

En hiver (Planche 1.1), la lumière des acini est remplie par de gros ovocytes matures (300-400 µm) dont le cytoplasme est rempli de granules de réserve. Au printemps (Planche 1.2 & 3), la paroi des acini s'épaissit avec l'apparition de cellules épithéliales. Ces cellules se développent pour entourer les jeunes ovocytes formant ainsi un follicule. La taille des acini est plus petite qu'en hiver et des ovocytes à divers stades de vitellogenèse sont observés selon l'état de maturité de la femelle. Les acini d'une femelle venant de pondre (Planche 1.2) sont quasiment vides ; seuls quelques jeunes ovocytes apparaissent dans la lumière. Au contraire, les acini d'une femelle prête à pondre (Planche 1.3) sont remplis d'ovocytes à maturité. En été (Planche 1.4), les acini gonadiques ressemblent à ceux du printemps mais ils remplissent de moins en moins l'espace et sont remplacés par un tissu lacunaire (Planche 1.5). Au milieu de l'été, des masses de jeunes ovocytes apparaissent dans certains acini, ce qui n'est jamais observé auparavant. Les parois des acini commencent à se modifier et à devenir plus minces.

• *Pontes et éclosions*

La reproduction a été suivie en 2000 pour des crépidules en phorésie sur des coquilles Saint-Jacques de classe III et en 2001-2002 pour des crépidules en chaînes libres (fixées sur des coquilles mortes de crépidules). La comparaison des deux années de suivi peut ainsi être réalisée sous réserve toutefois de cette précision (Fig. 4).

La courbe 2000 des embryons au stade 1 décrit quatre périodes de ponte : la première entre le 18 février et le 1^{er} avril, la deuxième entre le 19 avril et le 17 mai, la troisième du 24 mai au 24 juillet et la dernière, qui ne concerne que peu d'individus, entre le 11 août et le 14 septembre. La deuxième ponte est la plus importante en nombre de femelles concernées. Le développement des embryons issus de chaque ponte peut être suivi à travers l'évolution des courbes des stades 1 à 6, le stade 6 étant celui auquel les larves véligères sont libérées dans la masse d'eau. Les larves issues de la première ponte sont ainsi émises entre le 17 mars et le 4 mai, celles de la deuxième entre le 17 mai et le 26 juin, celles de la troisième entre le 24 juillet et le 24 août et celles de la quatrième après le 24 août. Le temps de développement des embryons est ainsi différent selon la période de l'année pendant laquelle la ponte est réalisée. Il est respectivement de un mois et demi, un peu plus d'un mois, un mois et un peu moins d'un mois pour chaque ponte.

Pour chacune des pontes, le nombre de femelles concernées varie : pour la première, environ 30%, la deuxième 90%, la troisième 70% et la quatrième moins de 10%.

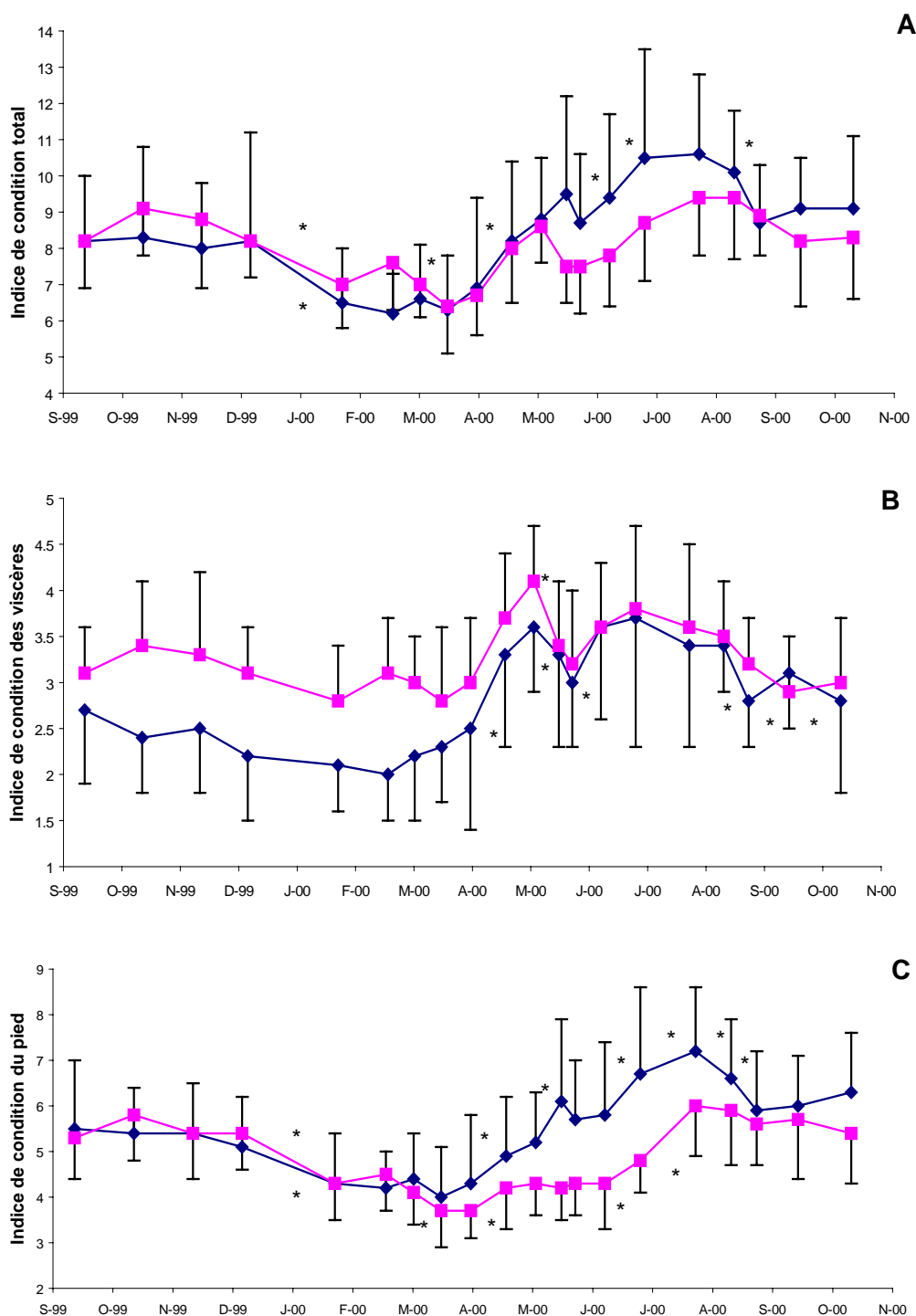


Fig. 3. Evolution : (A) de l'indice de condition total (ICQ), (B) de l'indice de condition des viscères (IVQ), (C) de l'indice de condition du pied (IPQ) et des écarts-type correspondants (bleu : mâles, rose : femelles ; * : différence significative).

En ce qui concerne l'année 2001, bien que ce soit dans ce cas des chaînes libres et non plus des crépidules en phorésie, les périodes de ponte sont assez similaires ainsi que le pourcentage de femelles impliquées dans chaque ponte. Les deux pics maximaux se produisent, tous les deux, au mois de juin.

Pour l'année 2002, la reproduction débute à la même période que pour 2000 et 2001, mais le pourcentage de femelles incubantes augmente beaucoup plus rapidement : 36% en mars 2000 et mars 2001, 57% en mars 2002.

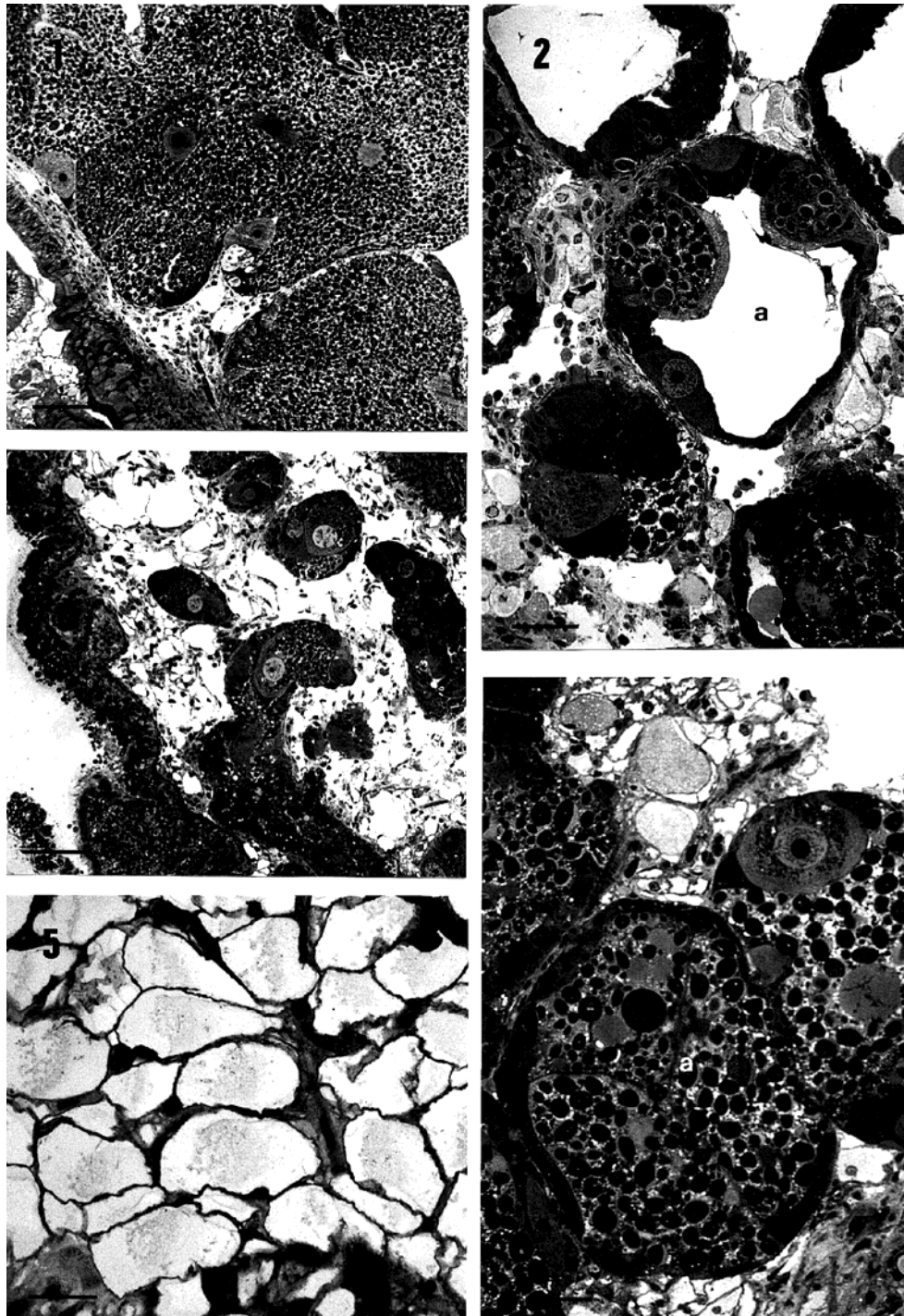


Planche 1 : Principales étapes de la gamétogénèse au cours d'un cycle annuel chez *Crepidula fornicata* femelle (coupes semi-fines; épaisseur : 1 μm)

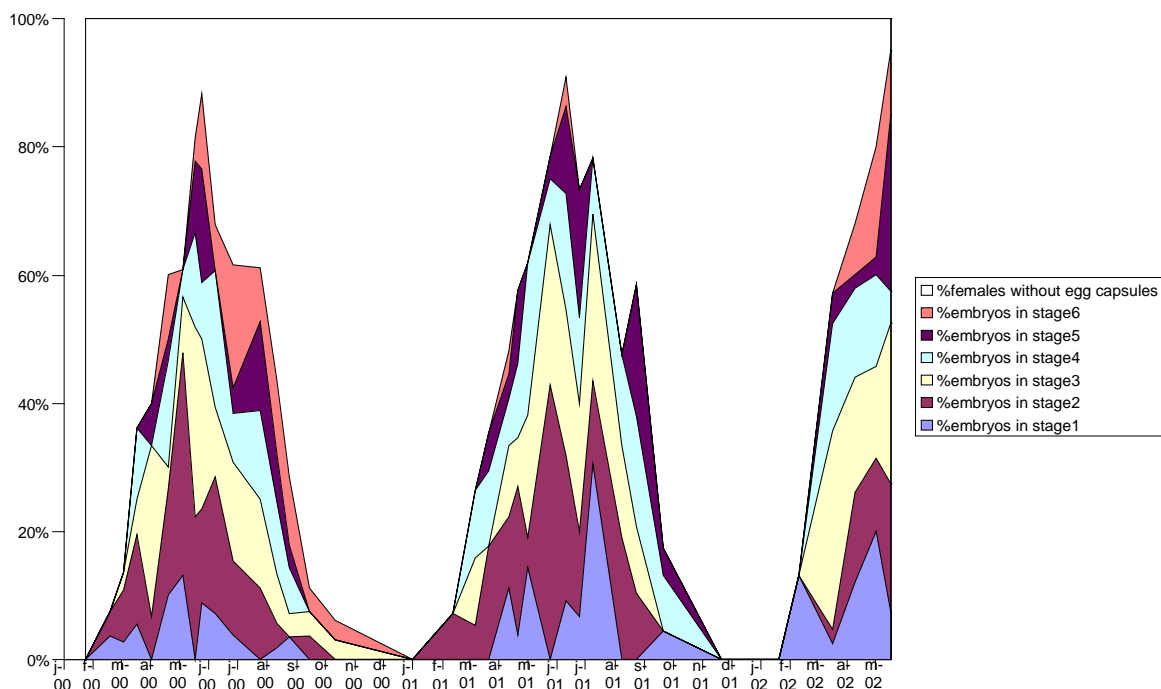


Fig. 4. Evolution du pourcentage des femelles incubantes ainsi que des différents stades des œufs de crépidule en rade de Brest, de février 2000 à mai 2002.

La fécondité des femelles est déterminée pour chaque période et chaque stade embryonnaire. En ce qui concerne la 1^{ère} période de ponte en 2000, une forte mortalité des embryons est observée entre le stade morula et le stade véligère, ce qui n'est pas le cas pour l'année 2001. Pour les 2^{ème} et 3^{ème} périodes de ponte, aucune mortalité n'est observée, mais la fécondité est moindre par rapport à la 1^{ère} période. Si le nombre de sacs ovigères par femelle est le même en 2000 et 2001, par contre le nombre d'œufs par sac est significativement plus élevé en 2001. Ceci est explicable par une taille supérieure des femelles lors des échantillons réalisés en 2001, paramètre qui influe directement sur le nombre d'œufs observé par sac ($Nb \text{ œufs par sac} = 9,801 * \text{Longueur Droite} - 171,585$; $r = 0,70$). La fécondité observée dans une même classe de taille est en fait équivalente pour les deux années. En résumé, le nombre de sacs ovigères apparaît indépendant de la longueur, pour la gamme de taille étudiée, alors que le nombre d'œufs par sac en est très dépendant.

3.1.3. Discussion - conclusion

L'étude du cycle reproducteur de *Crepidula fornicata* en rade de Brest basée sur plusieurs méthodes a permis de déterminer les périodes de ponte ainsi que les organes participants au processus de mise en réserve pré-hivernal.

Les meilleurs résultats concernant les périodes de ponte sont obtenus par la détermination du stade des œufs présents sous les crépidules femelles. En effet, la biologie de la crépidule nous permet de suivre le développement de ses embryons pendant environ un mois et ainsi de pouvoir établir les périodes de ponte, le temps de développement des embryons suivant les périodes, et la mortalité de ceux-ci à l'intérieur des sacs ovigères. Les indices de condition, au contraire, ne montrent pas de relation stricte avec les périodes de ponte, la gonade et la glande digestive étant entremêlées, les variations gonadiques sont masquées par les variations somatiques à certaines périodes notamment en période de prolifération phytoplanctonique. Le calcul de l'indice de condition du pied a quant à lui permis de mettre en évidence le rôle du pied comme organe de stockage ; cet indice permet de mettre en évidence les périodes d'accumulation de réserves.

A partir du mois de janvier 2001, le protocole de travail validé en rade de Brest, a été appliqué aux sites de Marennes-Oléron (action CREMA L' Houmeau) et d'Arcachon (LOB, Bordeaux I). Ainsi en 2001, les trois sites ont fait l'objet d'une analyse comparée, ce qui permettra à la fois d'affiner les paramètres bio-démographiques utiles à la modélisation de la dynamique de cette espèce, et de déceler dans les processus de mise en place des stades initiaux des facteurs explicatifs de sa prolifération.

3.2. Estimation du stock de crépidules en 2000

L'estimation du stock de crépidules (distribution, abondance, biomasse, structure de taille) en rade de Brest a été réalisée lors de la campagne CREPIRAD d'octobre 2000 (N.O. Côtes de la Manche ; 20 octobre - 1^{er} novembre). L'échantillonnage quantitatif de l'ensemble des individus de la mégafaune (taille > 10 mm) a été réalisé à l'aide du traîneau-drague AQUAREVE : 187 traits ont été réalisés pendant cette campagne selon un plan d'échantillonnage adapté à un traitement géostatistique (coll. J-M Guarini, CREMA L' Houmeau ; Fig. 5) ; le dépouillement des données est actuellement en cours (thèse L. Guérin). Ces données permettront de comparer l'évolution du stock de crépidules et celles de ses principaux compétiteurs et prédateurs, 5 ans après la première estimation réalisée en rade de Brest, *i.e.* en 1995 (Chauvaud, 1998 ; Thouzeau *et al.*, 2000). Les premiers résultats semblent confirmer l'augmentation de la biomasse de crépidules, dans le bassin sud (au niveau des pentes et chenaux) et dans la baie de Roscanvel (Fig. 6).

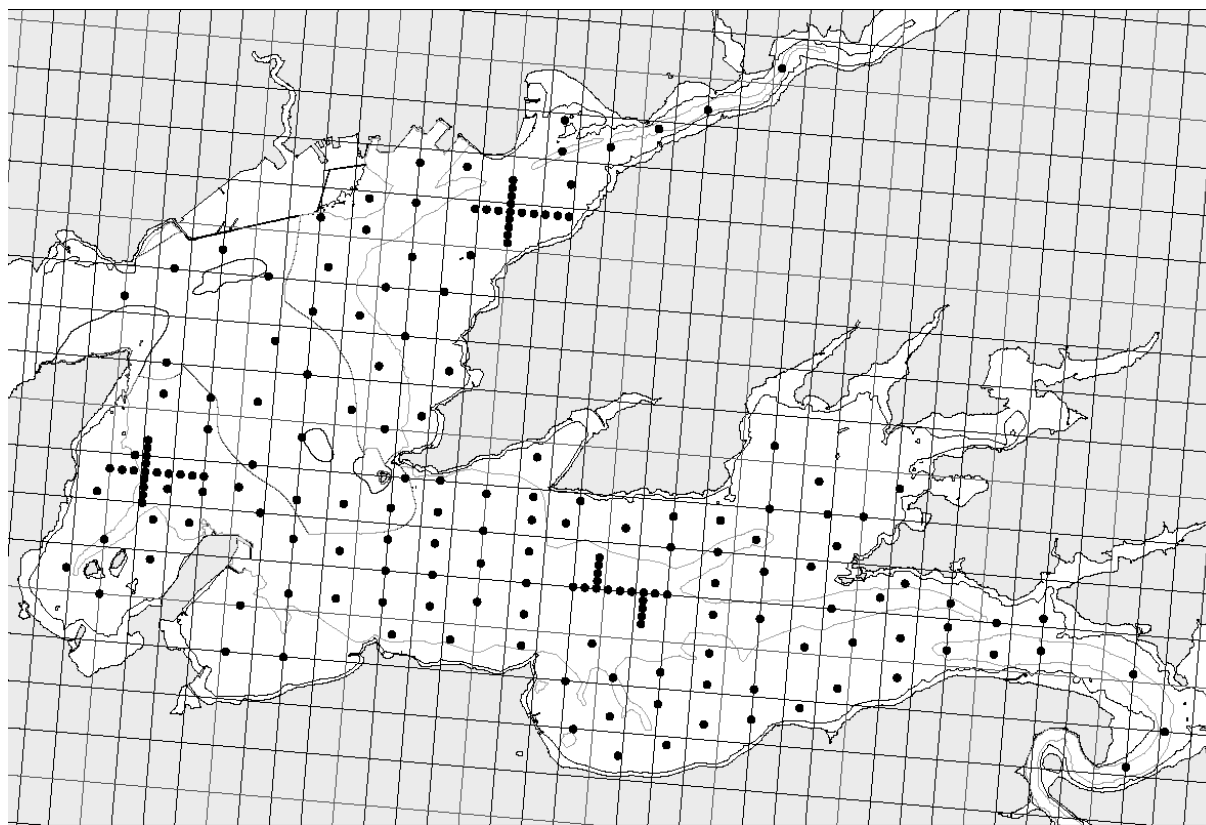


Fig. 5. Plan d'échantillonnage des traits d'AQUAREVE réalisés lors de la campagne CREPIRAD d'octobre 2000 en rade de Brest.

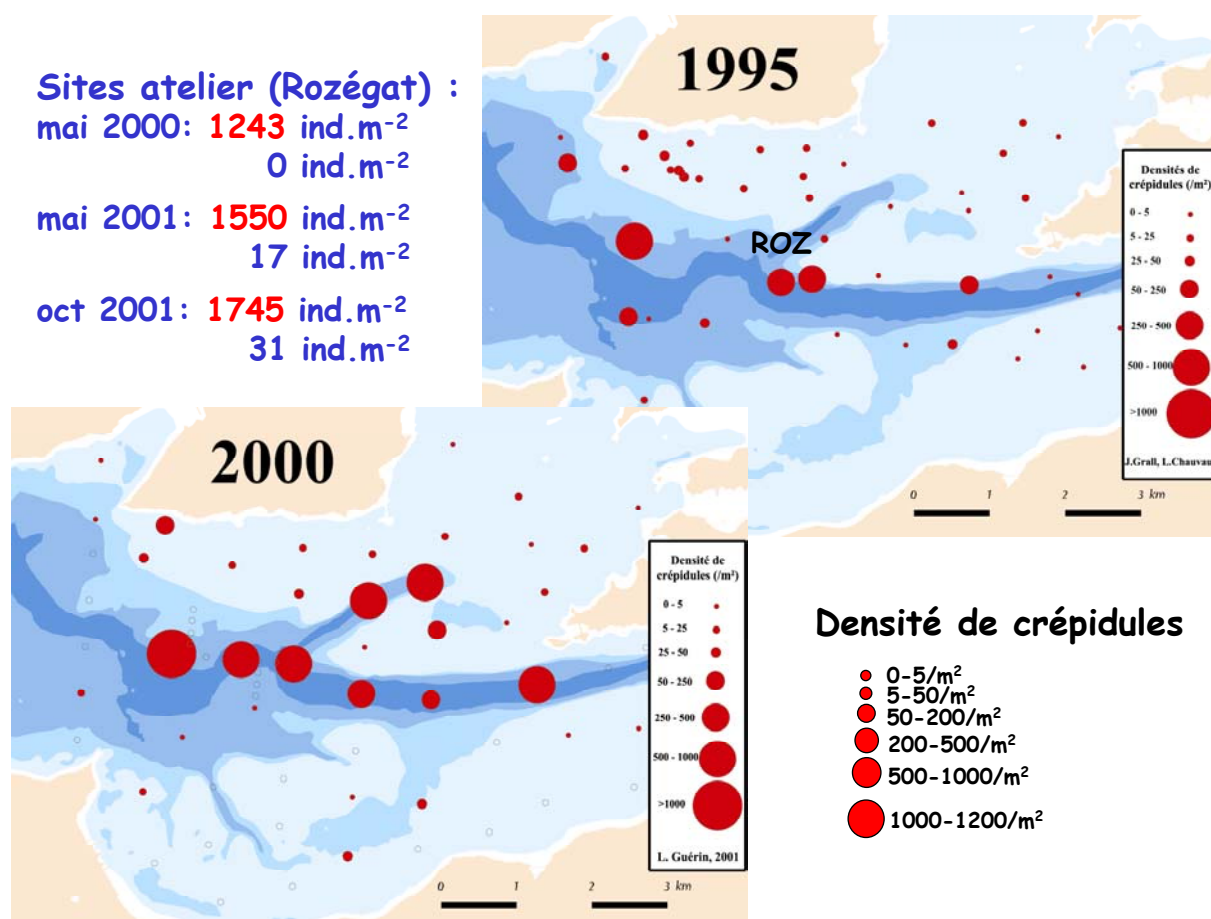


Fig. 6. Cartographies de la distribution de *Crepidula fornicata* dans le bassin sud de la rade de Brest en 1995 et 2000 (échantillonnage AQUAREVE ; N.O. Côtes de la Manche, 20 octobre-1^{er} novembre 2000).

3.3. Modification de la nature des fonds et des communautés benthiques

L'évolution de la nature sédimentaire et l'enrichissement en matière organique des zones colonisées par la crépidule (par le biais de l'activité alimentaire et de la production de biodépôts) sont étudiés en des sites ateliers représentatifs des conditions environnementales rencontrées dans les différentes parties de la rade (bassin sud, centre rade, bassin nord, goulet de Brest). L'envasement actuel des fonds sera comparé à celui observé il y a 10 (Hily, 1989) et 20 ans (Coum, 1979) ; les expérimentations mises en œuvre entre mars 1999 et novembre 2000 (suivi mensuel) pour quantifier l'enrichissement en matière organique à l'interface eau-sédiment, au sein des bancs de crépidules, constituent les premières mesures de ce type réalisées en rade de Brest. L'échantillonnage a été réalisé en plongée par carottages de sédiment et des organismes associés, dont la crépidule (prélèvements peu perturbants). Le dépouillement de ces données est actuellement en cours.

L'étude de l'évolution de la composition spécifique des communautés benthiques en rade intègre différentes échelles d'observation spatio-temporelles et 3 catégories dimensionnelles (taille des organismes) : la méiofaune temporaire (post-larves d'organismes de la macrofaune et de la mégafaune benthique), la macrofaune (1mm < taille ≤ 10mm), et la mégafaune (taille > 10mm) :

- (i) La dynamique des stades post-larvaires de la macrofaune et de la mégafaune benthique a été étudiée grâce aux techniques de captage mises au point en 1994 et 1995 en rade de Brest, *i.e.* des collecteurs artificiels plans disposés près de l'interface eau-sédiment (Chauvaud *et al.*, 1996 ; Chauvaud & Thouzeau, soumis). Les rotations de collecteurs ont été effectuées en plongée toutes les 3 à 7 semaines, entre mars 1999 et novembre 2000. Trois sites de captage ont été expérimentés en 1999 (Roscanvel, Rozégat et Kéraliou), contre le seul site de Roscanvel en 2000. L'objectif est de comparer

les données de captage obtenues en 1999-2000 avec celles des années 1994-95 pour voir s'il y a une évolution de la composition spécifique des organismes benthiques pré-recrutés.

- (ii) Parallèlement aux rotations de collecteurs, la macrofaune présente à proximité des tables de collecteurs a été échantillonnée à la suceuse à air comprimé en plongée (3 quadrats par site à chaque date d'échantillonnage). Les prélèvements ont été fixés au formol à 5% avant stockage.

- (iii) La mégafaune benthique, souvent caractérisée par une distribution surdispersée, a été échantillonnée lors de la campagne CREPIRAD 2000 (20 octobre – 1^{er} novembre) à l'aide du traîneau-drague SQUAREVE. Les prélèvements ont également été fixés au formol à 5% avant stockage.

Le dépouillement des données de la faune benthique est actuellement en cours (thèse Laurent Guérin).

3.4. Flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment

Les études portant sur le rôle des flux benthiques dans la demande des producteurs primaires pélagiques sont nombreuses (*e.g.* Hartwig, 1976 ; Billen, 1977 ; Zeitzschel, 1980 ; Fisher *et al.*, 1982 ; Nilson & Pilson, 1983 ; Hopkinson, 1987 ; Paasche, 1988, Grenz *et al.*, 1991a). Cependant, le benthos y est généralement mentionné comme facteur de bioturbation du sédiment (endofaune), et rarement à cause des activités de filtration et de production de biodépôts de l'épifaune suspensivore. Grenz *et al.* (1991b) ont pourtant montré que, dans le golfe de Fos, la biodéposition due aux moules se traduisait par une augmentation des flux de nutriments du sédiment vers la colonne d'eau. Dans le cadre de la modélisation des flux biogéochimiques (N, C, Si) au sein de la colonne d'eau et à l'interface eau-sédiment en rade de Brest, les suspensivores benthiques (et notamment la crépidule) semblent jouer un rôle déterminant, notamment (i) en termes de limitation de la production primaire lors des blooms printaniers (consommation), (ii) de piègeage de la silice biogénique à l'interface eau-sédiment (accélération du flux détritique vertical) favorisant une production primaire régénérée de nature siliceuse, et (iii) d'enrichissement en matière organique du sédiment (production de biodépôts) favorisant le développement d'un film microbien dont le rôle en matière de dégradation de la MO reste à quantifier. En particulier, l'hypothèse de fonctionnement de l'écosystème rade de Brest formulée par Chauvaud *et al.* (2000) attribuée à la nouvelle communauté benthique constitutive du peuplement à crépidules (caractérisée à la fois par une forte richesse spécifique et une forte biomasse de microphytophages) un rôle prépondérant dans le broutage de la production primaire et *de facto* dans le devenir (temps de résidence) de la matière particulaire produite dans la baie. Ce maillon du réseau trophique benthique expliquerait *pro parte* les différences observées entre les mesures de terrain et les simulations numériques des floraisons planctoniques estivales effectuées par les modélisateurs de l'IFREMER Brest et de l'UMR 6539 (Le Pape *et al.*, 1999).

L'objectif est donc de quantifier, à l'interface eau-sédiment, la modification des flux biogéochimiques globaux (carbone, azote, silicium, phosphore) engendrée par une augmentation du broutage par les suspensivores benthiques (crépidule). Cette partie concerne à la fois l'accélération du flux détritique engendrée par les activités de filtration¹, et l'étude de l'incidence du broutage sur le piègeage de la matière organique dans les biodépôts et sur la reminéralisation benthique. La technique de mesure *in situ* retenue comprend le déploiement d'enceintes (ou chambres) benthiques posées à la surface du sédiment (Fig. 7). Cette technique est préférée à l'emploi de 'peepers' ou à des dosages en laboratoire sur des carottes de sédiment, Grenz *et al.* (1991a, b) ayant montré les biais inhérents à l'emploi de ces dernières techniques. En particulier, les 'peepers' sont plus adaptés à l'étude de l'aspect dynamique du devenir de la matière organique dans les sédiments, alors que la technique des chambres benthiques est plus appropriée à l'étude des conséquences de l'activité du sédiment en termes d'échanges à l'interface eau-sédiment. La mesure des flux dans les chambres benthiques prend également en compte l'activité chimique et biologique du microfilm bactérien de surface (important

¹ Dans la zone de panache du Rhône, Gontier *et al.* (1992) ont montré comment la production de biodépôts par *Mytilus* sp engendrait une augmentation des transferts verticaux de radionucléides (³H, ¹³⁷Cs, ¹⁰⁶Ru) entre la colonne d'eau et le sédiment.

dans les mattes de crépidules) qui est le résultat de processus non discernables par la méthode des 'peepers'. *In fine*, Grenz *et al.* (1991b) ont montré que la technique des chambres benthiques était appropriée à l'étude du rôle de la biodéposition par les moules d'élevage sur la modification des flux à l'interface eau-sédiment. En l'occurrence, il s'agit bien de mesurer des flux de nutriments dans des zones à fortes concentrations de crépidules dans lesquelles d'importantes quantités de matière organique sont prélevées de la colonne d'eau par filtration alors que d'importantes quantités de biodépôts (fécès et pseudo-fécès) y sont également produits.

Les enceintes benthiques de l'UMR 6539 sont une adaptation de celles utilisées par de nombreux auteurs (Propp *et al.*, 1980 ; Hall, 1984 ; Boucher & Boucher-Rodoni, 1988 ; Grenz *et al.*, 1991a, b ; Boucher *et al.*, 1994 ; Clavier *et al.*, 1994 ; Plante-Cuny *et al.*, 1998). Elles comprennent une base PVC (sans ou avec un fond) individualisable et des globes hémisphériques en polyacrylate transparent (diamètre : 60 cm). L'existence d'un courant d'eau au sein des enceintes (circuit fermé alimentant les capteurs) permet d'homogénéiser les concentrations et de recréer des conditions de mélange turbulent. La mesure de la concentration en oxygène dissous à l'intérieur des enceintes (production / consommation) est réalisée à l'aide de sondes à oxygène de type YSI 6600 et 600 XLM, avec correction automatique pour la salinité et la température. Le pH et l'alcalinité totale sont déterminés, depuis 2002, à l'aide d'un pHmètre BPL Inolab 3 et d'un titrateur Titroline *alpha*. Les prélèvements d'eau à l'intérieur des enceintes sont réalisés à l'aide de seringues (système de clampage sur les globes). Les enceintes sont équipées d'un système de compensation automatique des volumes, afin d'éviter toute contamination par l'eau intersticielle du sédiment.



Fig. 7. Exemple d'enceinte benthique utilisée pour les mesures de métabolisme du benthos (*dans le cadre de LITEAU, les dômes utilisés sont opaques afin de ne mesurer que la respiration des organismes*).

Quatre séries d'expérimentations ont été réalisées en mai-juin 2000, mai 2001, octobre 2001 et mai 2002 dans le bassin sud de la rade de Brest. Ces missions ont permis de valider le protocole de mesures et de redéfinir les besoins en capteurs, en plus de fournir les premiers résultats de mesures *in situ* de flux à l'interface eau-sédiment. La mise en place des enceintes, du système de circulation d'eau (circuit fermé passant au niveau des capteurs des sondes YSI) et des sondes YSI, ainsi que les prélèvements d'eau (seringues) ont été effectués par les plongeurs scientifiques de l'UMR. Trois sites de mesures ont été choisis le long d'un gradient de densité de crépidules (Fig. 8) : un site à forte densité de crépidules (1200 à 2000 ind./m²), un site à densité intermédiaire (600 ind./m²), et un site témoin avec très peu de crépidules (< 35 ind./m²). Trois enceintes ont été installées lors de chaque expérience ; des durées d'incubation courtes (*ca.* 3 h) ont été retenues après la première série d'expérimentation, l'objectif étant d'éviter toute modification du métabolisme individuel liée à un problème de confinement (sous-saturation en oxygène ; Propp *et al.*, 1980). Les prélèvements d'eau dans les enceintes ont été réalisés en début, au milieu et en fin d'incubation, alors que les mesures des

capteurs des sondes YSI étaient programmées toutes les 3 à 5 min. Afin de doser les sels nutritifs, les prélèvements d'eau ont été congelés après filtration sur 0,45 μm , excepté les échantillons de NH_4^+ qui ont été traités selon Solorzano & Koroleff (1969) et Koroleff (1976). Les dosages de sels nutritifs ($\mu\text{mol.l}^{-1}$) sont réalisés sur un auto-analyseur Technicon II selon Tréguer & Le Corre (1975). A la fin de chaque incubation, le sédiment et les organismes présents dans les enceintes ont été collectés afin d'effectuer des analyses complémentaires (*sédiment* : % de particules fines, teneur en MO afin de quantifier l'enrichissement associé à la production de biodépôts, teneur en pigments chlorophylliens, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$... ; *crépidules* : détermination de l'abondance totale, de la biomasse totale, du poids individuel moyen et de la structure de taille).

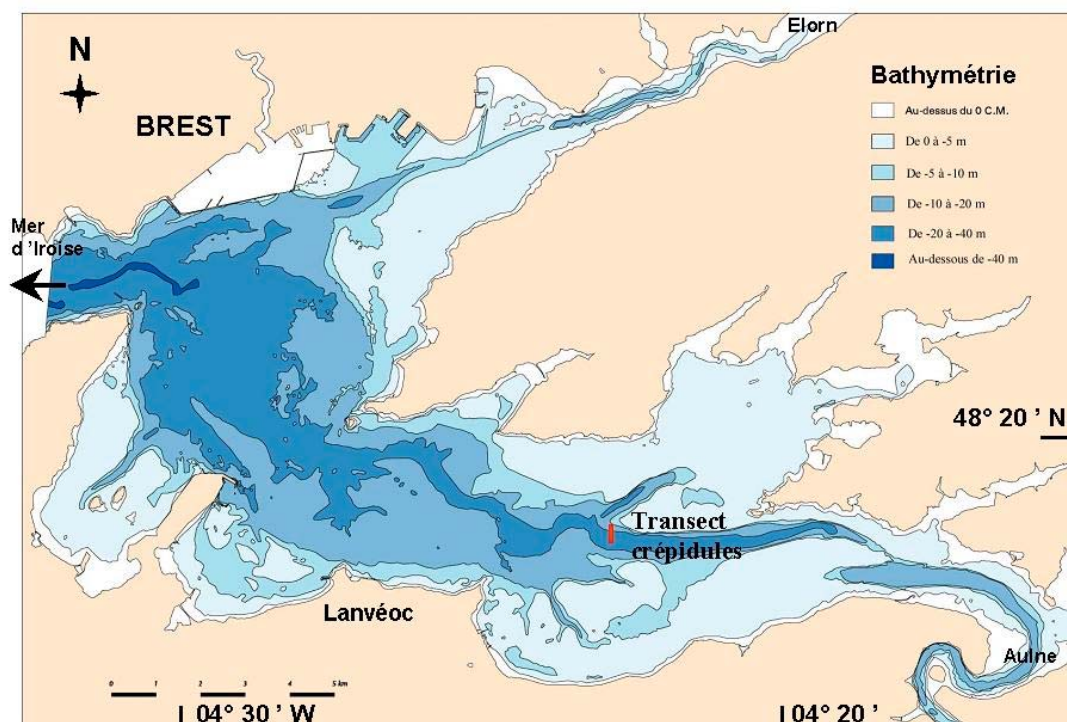


Fig. 8. Localisation de la radiale sur laquelle ont été effectuées les mesures de flux benthique en mai-juin 2000, mai et octobre 2001 (Rozégat ; transect nord-sud établi le long d'un gradient de densité de crépidules).

La méthodologie retenue pour les mesures de flux *in situ* fournit des valeurs instantanées ($\mu\text{mol.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$ et $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) constituant la résultante d'un certain nombre de processus physiques, chimiques et biologiques (respiration de la communauté benthique dans son ensemble, excrétion animale, production ou consommation de nutriments par les bactéries, diffusion biochimique ou purement physique ; cf. Grenz *et al.*, 1991b ; Mazouni, 1995). Elle intègre la demande chimique en oxygène (DCO) et la demande biologique en oxygène (DBO) du sédiment à l'obscurité (Rizzo *et al.*, 1992), ainsi que l'impact des processus de bioturbation par les organismes benthiques. L'emploi de chambres claires fournit une mesure de la production nette en oxygène de la communauté benthique, alors que l'utilisation de chambres opaques sert à calculer la respiration (consommation d' O_2) de cette communauté ainsi que la DCO du sédiment à l'obscurité (Rizzo *et al.*, 1992). La différence entre production nette et respiration constitue la production brute d'oxygène par les microphytes, les fonds à crépidules étant dépourvus de macrophytes (Davis & McIntyre, 1983 ; Murray & Wetzel, 1987). La production brute d'oxygène peut être convertie en une estimation grossière du CO_2 absorbé ou du carbone assimilé en utilisant un quotient photosynthétique de 1 (Hargrave *et al.*, 1983 ; Plante-Cuny & Bodoy, 1987 ; Charpy-Roubaud, 1988 ; Clavier *et al.*, 1994). L'estimation du carbone assimilé ($\text{mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) est obtenue en utilisant un facteur de conversion de 0,375 entre l'oxygène et le carbone (Plante-Cuny *et al.*, 1998).

Les volumes d'eau contenue dans les cloches ont varié de 57 à 63 litres (en fonction de l'enfoncement des cloches dans le sédiment) sur le site à crépidules, contre 56 à 62 litres sur le site sans crépidules. Seuls les résultats les plus significatifs concernant la consommation d'oxygène, les flux d'ammonium et les flux de silicates à l'intérieur des enceintes sont mentionnés dans ce rapport.

Abondance et biomasse de crépidules. Sur le site à crépidules (S1), une augmentation de l'abondance et de la biomasse (poids sec sans cendre : PSSC) moyennes de crépidules dans les enceintes a été observée entre mai 2000 (1155 ind.m⁻² et 190 g PSSC m⁻²) et octobre 2001 (1719 ind.m⁻² et 219 g PSSC m⁻²; tab. 1). Cette tendance est confirmée pour le site témoin (S2, sans crépidule en mai 2000) sur lequel les crépidules sont apparues progressivement au cours de l'année 2001 (tab. 1). Le site à densité intermédiaire de crépidules (S3) a été échantillonné uniquement à l'automne 2001 (tab. 1). La crépidule semble donc en phase de prolifération dans la zone atelier, avec une colonisation progressive de la périphérie des bancs (effet de bord).

Station	Abondance (ind.m ⁻²)		Biomasse (g PSSC.m ⁻²)		O ₂ (mmol.m ⁻² .h ⁻¹)		NH ₄ (μmol.m ⁻² .h ⁻¹)		Si(OH) ₄ (μmol.m ⁻² .h ⁻¹)		
	Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart-type	
S1	mai-00	1155	73	190.35	14.38	3.23	0.28	314.52	55.28	374.08	148.65
	mai-01	1544	103	203.63	14.22	4.41	0.47	134.03	11.44	369.31	51.81
	oct-01	1719	241	218.59	28.48	4.09	0.57	247.73	20.78	312.39	18.42
S2	juin-00	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	0.85	0.03	0.62	0.20	66.45	19.92
	mai-01	13	8	2.57	1.56	0.95	0.24	21.87	9.16	163.15	40.24
	oct-01	26	5	7.54	0.12	0.97	0.13	35.19	10.36	111.74	18.05
S3	oct-01	608	73	103.32	14.37	2.00	0.02	102.78	18.98	108.58	5.82

Tableau 1. Valeurs des paramètres mesurés à Rozegat dans les enceintes benthiques en mai-juin 2000, mai 2001, et octobre 2001 (abondance et biomasse de crépidules ; flux d'oxygène, d'ammonium et de silicates). S1 : site à forte densité de crépidules, S2 : site témoin, S3 : site à densité intermédiaire de crépidules.

Consommation d'oxygène. La diminution des teneurs en oxygène à l'interface eau-sédiment est fortement corrélée à la biomasse (PSSC) des crépidules d'après le coefficient de corrélation de Spearman (toutes dates cumulées : $R_s = 0,91$ avec $n = 21$; $p = 0$) ; la consommation d'oxygène traduit donc bien la respiration de ces organismes (Fig. 9). Globalement, un facteur 4 de différence est observé pour la respiration benthique entre S1 et S2 (tab. 1). *La consommation en oxygène par gramme de matière organique de crépidule (17 à 22 μmol h⁻¹ g⁻¹PSSC) n'est pas significativement différente d'une année sur l'autre, et d'une saison à l'autre (test U de Mann et Withney, seuil de 0,05 %).*

Flux d'ammonium. Le flux d'ammonium à l'interface eau-sédiment présente une variabilité spatiale (inter-sites) et temporelle (intra-site) forte (tab. 1), traduisant à la fois le rôle joué par l'excrétion ammoniacale des crépidules sur ce flux et la variabilité saisonnière des flux de nutriments et du métabolisme benthique. En 2001, un facteur 6-7 de différence a été observé pour le flux moyen d'ammonium dans les enceintes entre S1 et S2. Pour ces deux sites et pour S3, les concentrations croissantes en NH₄⁺ au cours des incubations traduisent un flux d'ammonium dirigé du sédiment vers l'eau de fond. Les flux d'ammonium (Fig. 9) sont également étroitement corrélés à la biomasse des crépidules dans les enceintes pour les 2 années (toutes dates cumulées : $R_s = 0,88$ avec $n = 24$; $p = 0$) ; ils correspondraient donc en grande partie à l'excrétion ammoniacale des crépidules lors des expérimentations. *Les flux d'ammonium et la consommation en oxygène sont corrélés significativement au seuil de 5 % en mai 2001 ($R_s = 0,964$ avec $n = 7$) et octobre 2001 ($R_s = 0,944$ avec $n = 12$), contrairement à mai 2000 ($R_s = 0,90$ avec $n = 5$), traduisant ainsi le lien entre la dépense énergétique (respiration) des organismes benthiques et l'excrétion ammoniacale en 2001.*

Flux de silicates. Le flux moyen de silicates relargués par le sédiment dans les enceintes était supérieur d'un facteur 2,3 (mai 2001) à 5,6 (mai 2000) sur le site à forte densité de crépidules (tab. 1). Les valeurs de flux mesurées *in situ* sont supérieures à celles obtenues lors des incubations de carottes de sédiment en laboratoire (*e.g. ca.* 150 et 30-35 μmol.m⁻² h⁻¹ pour les sites avec et sans crépidules en moyenne en 2000). *Les flux de silicates et la biomasse de crépidules sont corrélés significativement au seuil de 5 % en mai 2001 ($R_s = 0,71$ avec $n = 11$; $p = 0,025$; Fig. 9) et octobre 2001 ($R_s = 0,70$ avec $n = 14$; $p = 0,012$; Fig. 4). Le trop petit nombre de mesures en mai 2000 ne permet pas de tester cette relation. Ces résultats confirment de manière probante l'hypothèse d'un rôle majeur joué par les*

suspensivores benthiques dans le recyclage du silicium à l'interface eau-sédiment (Chauvaud *et al.*, 2000).

L'origine des différences observées dans les valeurs de flux entre mai 2000 et mai 2001 est à rechercher dans la variabilité inter-annuelle du climat et des paramètres environnementaux, et dans une fenêtre temporelle d'expérimentation située après la sédimentation du bloom printanier en 2000, mais lors du développement d'une efflorescence majeure en mai 2001 (teneur en Chl $a > 10 \mu\text{g l}^{-1}$ sur toute la colonne d'eau le 19 mai). Cette variabilité inter-annuelle de la période du bloom se manifeste par un % initial de saturation en oxygène des eaux de fond également très fluctuant entre les 2 années d'expérimentations ($87,5 \pm 5,2\%$ en mai 2000 sur le site à crépidules, contre $115,8 \pm 5,1\%$ en mai 2001 ; $102,7 \pm 5,8\%$ en juin 2000 sur le site sans crépidules, contre $121 \pm 4,3\%$ en mai 2001).

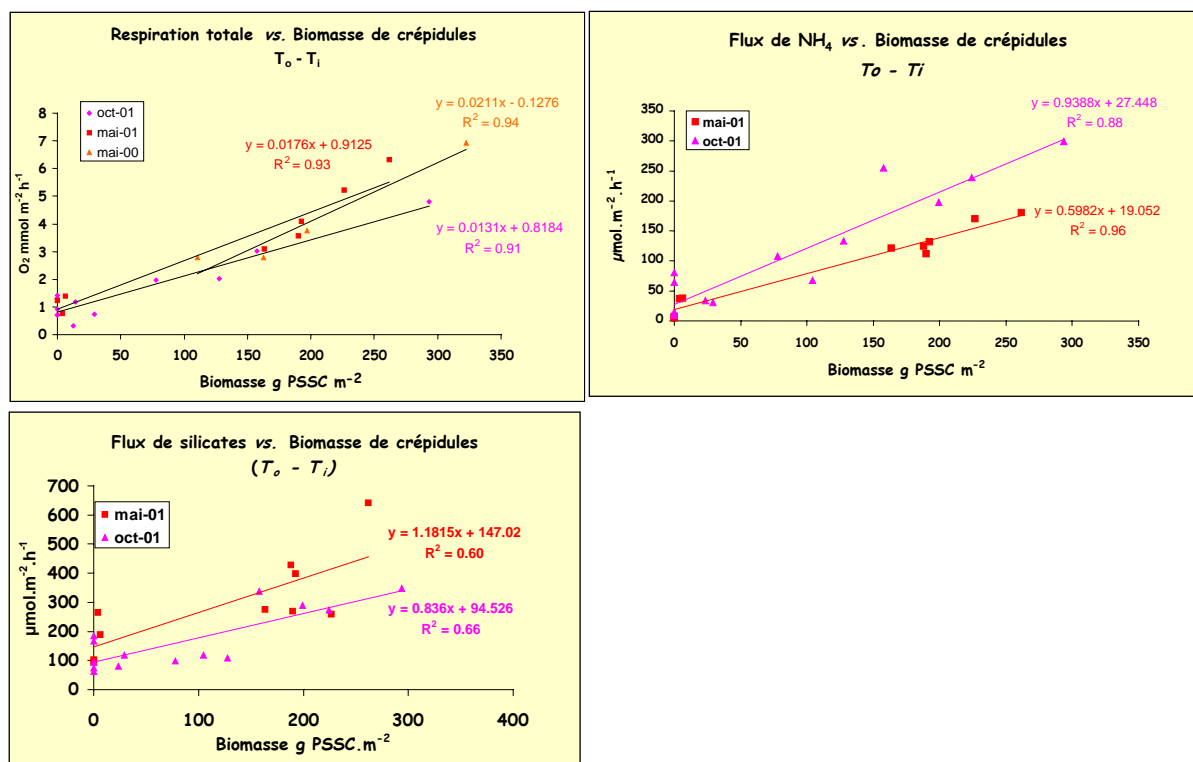


Fig. 9. Consommation en oxygène du benthos et flux d'ammonium et de silicates à l'interface eau-sédiment en fonction de la biomasse (g PSSC.m^{-2}) de crépidules dans les enceintes benthiques.

IV- Participants au programme

Gérard THOUZEAU
 Laurent CHAUVAUD
 Jacques CLAVIER
 Anne DONVAL
 Laurent GUERIN
 Fred JEAN
 Maryvonne LE HIR
 Anne LORRAIN
 Robert MARC
 Yves-Marie PAULET
 Coralie RAFFIN
 Joëlle RICHARD
 Marion RICHARD

CR1 CNRS, coordinateur du programme
 CR2 CNRS
 PR2 UBO
 IE (IATOS)
 thésard UBO
 MC1 UBO
 thésarde UBO (plongée)
 thésarde UBO (plongée)
 IATOSS (plongée)
 MC1 UBO
 thésarde UBO (plongée)
 thésarde UBO - université de Neuchatel
 DEA

V- Perspectives

La transposition des résultats obtenus à Rozegat à l'ensemble de la rade de Brest doit permettre, après inter-calibration avec les valeurs de flux obtenues en laboratoire, de revisiter les bilans de flux de silice réalisés par Ragueneau *et al.* (1996) en rade de Brest, et de quantifier le rôle joué par les suspensivores benthiques sur le piégeage et la reminéralisation benthique de la silice biogénique.

La caractérisation du microfilm bactérien associé aux mattes de crépidules, et son impact ainsi que celui des processus de biodéposition, bioturbation et bioirrigation par les organismes benthiques sur la dissolution de la silice biogénique, constituent des voies de recherche à développer dans les années à venir.

D'autre part, la quantification du broutage de la production primaire pélagique par la crépidule reste à estimer. La quantité de pigments chlorophylliens totaux dans le sédiment a varié, en octobre 2001, de 4,96 $\mu\text{g.g}^{-1}$ de sédiment sec sur le site sans crépidule à 42,27 $\mu\text{g.g}^{-1}$ sur le site à forte densité de crépidules (S3 étant intermédiaire avec 8,11 $\mu\text{g.g}^{-1}$). Ce résultat est d'autant plus significatif que 87 à 100% des pigments étaient présents sous forme dégradée (phéopigments).

VI- Publications de l'équipe sur la thématique

- Chauvaud L. & G. Thouzeau. Changes in benthic biodiversity due to environmental forcing: impact of toxic blooms and invasive species in a coastal eutrophic ecosystem: the Bay of Brest (France). *J. Shellfish Res.* (soumis).
- Chauvaud L., Thompson J.K., Cloern J.E., Thouzeau G. Invasive mollusks alter the CO₂ balance of estuaries and rivers. *Limnology and Oceanography* (accepté après révision).
- Chauvaud L., Jean F., Ragueneau O. & G. Thouzeau, 2000. Long-term variation of the Bay of Brest ecosystem : benthic-pelagic coupling revisited. *Mar. Ecol. Prog. series* 200, p. 35-48.
- Chauvaud L., Donval A., Thouzeau G., Paulet Y.-M. & E. Nézan, 2001. Variations in food intake of *Pecten maximus* (L.) from the Bay of Brest (France): influence of environmental factors and phytoplankton species composition. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life sciences* 324, p. 743-755.
- Chauvaud L., Thouzeau G. & Y.-M. Paulet, 2002. La crépidule en rade de Brest : un paradoxe pour le devenir de la coquille Saint-Jacques. *In* : Académie des Sciences, actes du colloque RST Ingénierie des Territoires, atelier « La surexploitation des ressources marines vivantes », Institut de France, Paris, 3 octobre 2001, sous presse.
- Chauvaud L., Thouzeau G. & J. Grall, 2002. La coquille Saint-Jacques et la crépidule, deux modèles biologiques d'étude des réponses de la faune benthique aux fluctuations de l'environnement en rade de Brest. Acquis scientifiques du Contrat de Baie. *In* : Académie des Sciences, actes du colloque RST Ingénierie des Territoires, atelier « Science et aménagement des zones côtières, réflexions méthodologiques », Institut de France, Paris, 23 novembre 2001, *Océanis* (sous presse).
- Le Pape O., Jean F. & A Ménesguen, 1999. Pelagic and benthic trophic chain coupling in a semi-enclosed coastal system, the Bay of Brest (France): a modelling approach. *Mar. Ecol. Prog. series* 189, p. 135-147.
- Ragueneau O., Chauvaud L., Leynaert A., Thouzeau G., Paulet Y.-M., Bonnet S., Lorrain A., Grall J., Corvaisier R., Le Hir M., Jean F. & J. Clavier, 2002. Direct evidence of a biologically active coastal silicate pump: ecological implications. *Limnology and Oceanography* (sous presse).
- Richard J., 2000. Reproduction de la crépidule, *Crepidula fornicata* (L.) en rade de Brest. Mémoire de diplôme, UBO/univ. Neuchatel, 72 p.
- Richard M., 2000. Rôle de la crépidule sur les flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment dans la rade de Brest. Rapp. Maîtrise des Populations et des Ecosystèmes option Ecologie Marine, UPMC

Paris VI / UBO Brest, 25 p. *Soutenance en juillet 2000.*

- Thouzeau G., Chauvaud L., Grall J. & L. Guérin, 2000. Rôle des interactions biotiques sur le devenir du pré-recrutement et la croissance de *Pecten maximus* (L.) en rade de Brest. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life sciences* 323, p. 815-825.
- Thouzeau G., Chauvaud L., Guérin L. & J. Grall. Remarkable invasion of the Bay of Brest (France) by *Crepidula fornicata* : spread, stock assessment and potential impact on the megabenthos. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* (en révision).
- Thouzeau G., Chauvaud L., Auffret M., Durand G., Glémarec M., Grall J., Guillou J., Guillou M., Haug E., Huet M., Melikechi H. & D. Moraga, 2002. Impact des polluants d'origine anthropique sur les organismes benthiques marins : notion d'indicateurs biologiques de perturbation et réseaux de surveillance. In : Académie des Sciences, actes du colloque RST Ingénierie des Territoires, atelier « Science et aménagement des zones côtières, réflexions méthodologiques », Institut de France, Paris, 23 novembre 2001, *Océanis* (sous presse).
- Thouzeau G., Avendaño M., Chauvaud L., Cantillanez M. & Ø Strand, 2001. Environmental monitoring: an absolute necessity for scallop aquaculture in coastal ecosystems facing anthropogenic perturbations. In : 2001 Scallop Odyssey, 13th International Pectinid Workshop: Extended Abstracts, Coquimbo (Chili), 18-24 avril 2001, Universidad Catolica del Norte (Ed.), p. 66-68.

VII- Participation à colloque (auteur de la communication en gras)

- Chauvaud L., Jean F., Ragueneau O. & **G. Thouzeau**, 1999. Do benthic suspension feeders modify Si cycle ? 1999 ASLO Conference, Santa Fe (USA), 1-5 février 1999 (comm. orale).
- Thouzeau G.**, Avendaño M., Chauvaud L., Cantillanez M. & Ø Strand, 2000. Environmental monitoring: an absolute necessity for pectinid cultivation. « *Responsible aquaculture for the new millennium* », AQUA 2000 International Conference, Nice, 2-6 mai 2000 (comm. orale).
- Thouzeau G., Paulet Y.-M., 2000. *Journées PNEC*, Arcachon, 4-6 janvier 2000.
- Chauvaud L.**, Thouzeau G., Grall J., Jean F., Lorrain A., Guarini J.-M. & Y.-M. Paulet, 2000 Benthic fauna: witnesses and actors of chronic changes in an N-enriched coastal ecosystem. « *Managing Eutrophication of estuaries and nearshore waters: a challenge for the new millennium* », 31st Annual Symposium of the Estuarine and Coastal Sciences Association (ECSA 31), Bilbao (Espagne), 3-7 juillet 2000 (comm. orale).
- Thouzeau G., 2000. *Actions Thématiques Innovantes SDU : bilan des actions financées en 1998*, Paris, 20-21 décembre 2000. *Invité.*
- Thouzeau G.**, Avendaño M., Chauvaud L., Cantillanez M. & Ø Strand, 2001. Environmental monitoring: an absolute necessity for scallop aquaculture in coastal ecosystems facing anthropogenic perturbations. 13th International Pectinid Workshop, Coquimbo (Chili), 18-24 avril 2001 (comm. orale).
- Thouzeau G.** & L. Chauvaud, 2001. Impact des polluants d'origine anthropique sur les organismes benthiques marins : notion d'indicateurs biologiques de perturbation et réseaux de surveillance. Académie des Sciences, Séminaire RST Ingénierie des Territoires, atelier « Science et aménagement des zones côtières, réflexions méthodologiques », Institut de France, Paris, 23 novembre 2001 ; conférencier invité (comm. orale).
- Chauvaud L.** & G. Thouzeau, 2001. La coquille Saint-Jacques et la crépidule, deux modèles biologiques d'étude des réponses de la faune benthique aux fluctuations de l'environnement en rade de Brest. Acquis scientifiques du Contrat de Baie. Académie des Sciences, Séminaire RST Ingénierie des Territoires, atelier « Science et aménagement des zones côtières, réflexions

méthodologiques », Institut de France, Paris, 23 novembre 2001 ; conférencier invité (comm. orale présentée par L. Chauvaud).

Richard J., Paulet Y.-M., Donval A., Thouzeau G., Chauvaud L. & M. Huet, 2001. Reproduction d'une espèce invasive, la crépidule, en rade de Brest. Workshop PNEC – GLOBEC France, Paris, 5-7 décembre 2001 (poster).

Thouzeau G., Paulet Y.-M., Chauvaud L., Donval A., Ragueneau O., Richard J., Richard M., Guérin L., Jean F. & A. Leynaert, 2001. La crépidule, un modèle biologique d'étude des réponses de la faune benthique aux fluctuations de l'environnement en rade de Brest. Workshop PNEC – GLOBEC France, Paris, 5-7 décembre 2001 (comm. orale).

Thouzeau G., Chauvaud L., Clavier J., Donval A., Guérin L., Huet M., Jean F., Le Hir M., Leynaert A., Marc R., Paulet Y.-M., Ragueneau O., Richard J., Richard M., 2001. Impact d'une espèce proliférante, la crépidule, sur le fonctionnement d'un écosystème côtier anthropisé : la rade de Brest. Colloque du CIRMAT, Brest, 12-13 décembre 2001 (comm. orale).

VIII- Autres références bibliographiques citées

Billen G. (1977). Etudes écologiques des transformations de l'azote dans les sédiments marins. Thèse doc. Sci., Univ. Libre Bruxelles, 266 p.

Boucher G, Boucher-Rodoni R (1988). In situ measurement of respiratory metabolism and nitrogen fluxes at the interface of oyster beds. *Mar. Ecol. Prog. Series* 44 : 229-238

Boucher G, Clavier J, Garrigue C (1994). Oxygen and carbon dioxide fluxes at the water-sediment interface of a tropical lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Series* 107 : 185-193

Charpy-Roubaud C.J. (1988). Production primaire des fonds meubles du lagon de Tikehau (atoll des Tuamotu, Polynésie française). *Oceanol. Acta* 11 (3) : 241-248.

Chauvaud L. (1998). La coquille Saint-Jacques en rade de Brest : un modèle biologique d'étude des réponses de la faune benthique aux fluctuations de l'environnement. Thèse de doctorat de l'Université de Bretagne Occidentale, spécialité Océanologie Biologique, Brest, 266 p. + annexes.

Chauvaud L., Thouzeau G. & Grall J. (1996). Experimental collection of great scallop postlarvae and other benthic species in the Bay of Brest : settlement patterns in relation to spatio-temporal variability of environmental factors. *Aquaculture International*, 4, p. 263-288.

Chauvaud L., Thouzeau G. & Y.-M. Paulet (1998). Effects of environmental factors on the daily growth rate of *Pecten maximus* juveniles in the Bay of Brest. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 227/1 : 83-111.

Chipperfield P.N.J. (1951). The breeding of *Crepidula fornicata* (L.) in the river Blackwater, Essex. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 30 : 49-70

Clavier J, Boucher G, Garrigue C (1994). Estimation of benthic metabolic quotients in the SW lagoon of New Caledonia. *C. R. Acad. Sci. Paris* 317 série III : 937-942

Coum A. (1979). La population de crépidules *Crepidula fornicata* (L.) en rade de Brest : écologie et dynamique. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France, 134 pp.

Davis M.W., McIntyre A. (1983). Effects of physical gradients on the production dynamics of sediment-associated algae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 13 : 103-114.

Fisher T.R., Carlson P.R., Barber R.T. (1982). *Est. Coast. Shelf Sci.* 14 : 101-116.

Gabe M. (1968). Techniques histologiques. Masson & Cie (Eds.). Paris, 1133 pp.

Gontier G., Grenz C., Calmet D., Sacher M. (1992). The contribution of *Mytilus* sp in radionuclide transfert between water column and sediments in the estuarine and delta systems of the Rhône

- river. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 34 : 593-601.
- Grall J., Chauvaud L., Thouzeau G., Fifas S., Glémarec M., Paulet Y.-M. (1996). Distribution de *Pecten maximus* (L.) et de ses principaux compétiteurs et prédateurs potentiels en rade de Brest. *C. R. Acad. Sci. Paris Sciences de la vie/Life sciences* 319 : 931-937
- Grenz C, Moutin T, Picot B, Massé H (1991a). Comparaison de deux méthodes de mesure de flux de nutriments à l'interface eau-sédiment : méthode des peepers et méthode des chambres benthiques. *C. R. Acad. Sci. Paris* 313 série III : 239-244
- Grenz C, Plante-Cuny M-R, Plante R, Alliot E, Baudinet D, Berland B (1991b). Measurement of benthic nutrient fluxes in Mediterranean shellfish farms : a methodological approach. *Oceanol. Acta* 14 (2) : 195-201
- Hall P O J (1984). Chemical fluxes at the sediment-seawater interface : in situ investigations with benthic chambers. Ph.D Thesis, Univ. Göteborg, 183 p
- Hargrave B.T., Prouse N.J., Philips G.A., Neame P.A. (1983). Primary production and respiration in pelagic and benthic communities at two intertidal sites in the upper Bay of Fundy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, Suppl. 1, 40 : 229-243.
- Hartwig E.O. (1976). The impact of nitrogen and phosphorus release from a siliceous sediment on the overlying water. In : *Estuarine Processes*, Wiley M. (ed.), p. 103-117.
- Hily C. (1989). La mégafaune benthique des fonds meubles de la rade de Brest : pré-échantillonnage par vidéo sous-marine. *Cah. Biol. Mar.* 30 : 433-454.
- Hopkinson C.S. Jr (1987). Nutrient regeneration in shallow water sediment of the estuarine plume region of the nearshore Georgia Bight, USA. *Mar. Biol.* 94 : 127-142.
- Koroleff F. (1976). Determination of ammonia. In : *Methods of seawater analysis*, Grasshoff K. (ed.), Verlag Chemie, Weinheim, p. 126-133.
- Mazouni N. (1995). Influence des élevages ostréicoles sur le fonctionnement d'un écosystème lagunaire méditerranéen. Etude *in situ* de l'influence des filtreurs (coquillages et épibiontes) sur les flux de matières particulaire et dissoute. Thèse Océanologie, Univ. Aix-Marseille II, 168 p.
- Murray L., Wetzel R.L. (1987). Oxygen production and consumption associated with the major autotrophic components in two temperate seagrass communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 38 : 231-239.
- Nilson S.W., Pilson M.E.Q. (1983). In : *Nitrogen in the marine environment*, Carpenter E.J. & Capone D.G. (ed.), Academic press, NY, p. 565-648.
- Paasche E. (1988). In : *Nitrogen cycling in coastal marine environment*, Blackburn T.H. & Sorensen J. (ed.), SCOPE 33, Wiley and sons, p. 34-57.
- Plante-Cuny M-R, Bodoy A. (1987). Biomasse et production primaire du phytoplancton et du microphytobenthos de deux biotopes sableux (Golfe de Fos, France). *Oceanol. Acta* 10 (2) : 223-237.
- Plante-Cuny M-R, Plante R, Mazouni N, Fontaine M-F, Souchu P, Deslous-Paoli J-M, Grenz C (1998). Oxygen fluxes involving the benthic micro- and macrophytic components in the Thau lagoon under pre-anoxic conditions. *Oceanol. Acta* 21 (6), (sous presse)
- Propp MV, Tarasoff VG, Cherbadgi II, Lootzik NV (1980). Benthic pelagic oxygen and nutrient exchange in a coastal region of the sea of Japan. In : Tenore K R & Coull B C (eds.), *Marine benthic dynamics*, Univ. South Carolina Press, p. 265-284
- Rizzo W.M., Lackey G.J., Christian R.R. (1992). Significance of euphotic subtidal sediments to oxygen and nutrient cycling in a temperate estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 86 : 51-61.
- Solorzano, Koroleff F (1969). Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. *Int. Counc. Explor. Sea, C.M.* 9 : 19-22

Tréguer P, Le Corre P. (1975). Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer. LOC-UBO, Av. Le Gorgeu, 29283 Brest cedex, 110 p.

Zeitschel B.F. (1980). Sediment water interactions in nutrient dynamics. In : *Marine benthic dynamics*, Tenore K.N. & Coull B.C. (ed.), Univ. South Carolina Press, Columbia, South Carolina, p. 195-212.