Bulletin de la Société Linnéenne de Normandie, Volume ***120*** *(2007-2008-2009), 2010, p. : 98-104*

Les crépidules *Crepidula fornicata* (Linnaeus 1758) peuvent temporairement redevenir brouteuses à l'âge adulte.

Adult slipper-limpets *Crepidula fornicata* (Linnaeus 1758) are temporarily able to become again grazers.

par : Gérard BRETON(1), Ludovic HURIEZ(2)

(1) Association Port Vivant, et 6 rue des Réservoirs. F-76600 Le Havre. gerardbreton@free.fr
(2) Artemia Environnement, 1 A rue de Chuignes, F-80340 Herleville. l.huriez@artemia-environnement.com.

Résumé.-
L'observation en plongée, dans le même plan d'eau du port du Havre (Manche orientale) 1) de crépidules classiquement associées en chaînes et suspensivores et 2) de crépidules généralement isolées au centre de zones dénudées interprétées comme des territoires de broutage, sur un substrat vertical, nous a conduits à montrer qu'en cas de ressources trophiques insuffisantes, les crépidules adultes étaient capables de se remettre à brouter.

Abstract.-
The observation by scuba-diving, in one basin of the port of Le Havre (Eastern English Channel) of 1) slipper limpets classically associated in chains and suspension-feeding and 2) slipper limpets isolated in the centre of naked areas of a vertical substrate here interpreted as grazing fields shows that, when food supply from suspended matter is not sufficient, the adult slipper limpets are able to become again grazers.

Mots-clés : Crépidule, *Crepidula fornicata*, suspensivore, brouteur, stratégie trophique, radula, contenu du tractus digestif.

Key words – Slipper limpet, *Crepidula fornicata*, suspension feeder, grazer, trophic strategy, radula, gut content.

Introduction.

L'exploration biologique des bassins du port du Havre (Manche orientale, France) en plongée subaquatique en scaphandre autonome depuis 1979 par l'équipe du Muséum d'Histoire Naturelle du Havre relayée en 2005 par l'équipe de l'association « Port Vivant » a conduit à un inventaire (Breton, 2005) mettant en relief la bonne biodiversité de ces bassins. La distribution des organismes, à l'échelle des plans d'eau du port, y est interprétée en termes de zonation d'un domaine paralique *sensu* Guélorget & Perthuisot (1983). Parmi les 357 taxons animaux et végétaux recensés alors (397 aujourd'hui), on note l'introduction d'espèces étrangères à la flore et à la faune locales et la présence d'espèces invasives. Si certaines introductions sont récentes, certaines espèces allochtones sont des hôtes anciens de nos eaux. Parmi elles, la crépidule *Crepidula fornicata* (Linnaeus, 1758), espèce allochtone ancienne des côtes européennes (Blanchard, 1995, 1997) est un hôte modérément fréquent de tous les types de plans d'eau du port du Havre, dans lesquels elle ne

prolifère jamais cependant au point d'y constituer une espèce invasive.(Figures 1 – 8).
Ailleurs, sa prolifération est souvent soulignée, et la question de son éventuelle concurrence avec des mollusques filtreurs cultivés comme les huitres est régulièrement posée (Blanchard, 1995, 1997 ; Blanchard *et al.*, 2000 ; Decottignies, 2008 ; de Montaudouin *et al.*, 1999).
Le bassin Vauban est un bassin à flot ancien allongé est-ouest. Des travaux en 2003–2004 ont amputé sa surface pour constituer, à la place de l'ancienne partie orientale de ce plan d'eau, un terre-plein, l'esplanade de l'Europe, sur lequel a été construit un immeuble. Aux quais anciens, au nord (quai Colbert) et au sud (quai Frissard), construits en brique rouge et pierre calcaire, s'oppose le nouveau quai oriental, de l'esplanade de l'Europe, fait de palplanches métalliques peintes en blanc. Les palplanches ont un pas de 1,2m. Au droit des palplanches, la profondeur est de 4 à 5 mètres en dessous du plus bas niveau de l'eau, le marnage dans ce bassin à flot étant habituellement de 1,5m, n'atteignant qu'exceptionnellement 3,5m. Les coordonnées GPS de ce site sont 31U 0292257 et UTM 5486087. Ce bassin est classé par Breton (2005) en zone III du domaine paralique dans la zonation proposée par Guélorget & Perthuisot (1983).
Au cours d'une plongée organisée par Port Vivant le 8 octobre 2006, l'un de nous (LH) repère, sur les palplanches, des crépidules au centre de zones dénudées, dépourvues d'épibiose, dont la couleur blanche attire l'attention. L'observation est confirmée, sur le même site les 11 et 27 octobre 2006.

1 – La crépidule : activité et stratégie alimentaire.

Les crépidules sont habituellement associées en chaînes constituées d'individus empilés par ordre de taille décroissante (Figures 1, 4), les plus gros (les plus vieux) étant femelles, les plus petits (les plus récemment fixés) étant mâles (p. ex. Orton, 1913, 1950 ; Le Gall, 1980). Ainsi associées, elles sont immobiles donc nécessairement suspensivores.
Le mode d'acquisition de la nourriture a été mis en évidence par Orton (1913). Les courants produits en particulier par la ciliature de la branchie amènent les matières en suspension (plancton, mais aussi la vase remise en suspension) à un cordon muqueux qui est saisi et poussé dans la bouche par la radula (Figures 2, 3).
Le Gall (1980) étudie le positionnement, lors de leur sédentarisation, des jeunes crépidules sur divers substrats artificiels ou naturels, par exemple la coquille du Pétoncle blanc *Aequipecten opercularis* (Linnaeus, 1758) et de la Moule *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758. Il montre qu'elles se positionnent avec une forte préférence sur les bords de la coquille, là où les ruptures de continuité du substrat, par les turbulences qu'elles engendrent, favorisent l'apport de matières en suspension. Les juvéniles mesurant un centimètre sont extrêmement actifs, leur activité se tarit lorsqu'ils se sédentarisent, par exemple en se fixant au sommet d'une chaîne. Pendant leur période de grande activité et de grande mobilité, les jeunes crépidules broutent activement les micro-algues du substrat (Le Gall, 1980, et comm. pers. ; M. Blanchard, *in litt.* 09/11/2006). A la sédentarisation, la radula change de fonction en même temps que change le régime alimentaire : d'organe de broutage, elle devient un organe de préhension du cordon muqueux. « The radula is used for grasping the food masses and conveying them into the mouth; its function has therefore changed from a rasping to a grasping organ » (Orton, 1913 : p. 476, qui envisageait plus, dans cette affirmation, l'aspect phylogénique que l'aspect ontogénique).

2 – Les crépidules du bassin Vauban (octobre et novembre 2006) : les observations.

Dans l'angle sud-est du bassin Vauban, sur un substrat sédimentaire de vase silteuse à débris coquilliers, riche en matière organique, peu compacte, les crépidules forment des chaînes de 3 à 17 individus (Figures 1, 4 ; dans le dernier cas extrême, observé par l'un de nous (L.H.) le 25/11/2006, la chaîne principale comporte 10 individus, elle supporte 4 ramifications : Figure 1). Les chaînes les plus longues sont en effet parfois rami-

fiées. La densité de population reste modeste. Elle est évaluée à 1 à 4 chaînes/m² dans la partie la plus dense du peuplement. La présence de ramifications, et de jeunes mâles aux sommets des chaînes indiquent un bon recrutement. Les coquilles sont recouvertes d'une pellicule de vase. Elles n'hébergent que peu ou pas d'épibiontes (quelques balanes). Toutes semblent avoir une forme « normalement », voire fortement arquée. Compte tenu du caractère meuble du substrat, donc de l'immobilité des chaînes, leur stratégie alimentaire est celle classiquement reconnue aux crépidules adultes : elles sont suspensivores. La nature du sédiment et la profondeur laissent supposer que ces crépidules se nourrissent des sédiments remis en suspension lors des épisodes d'agitation de l'eau.

A moins de 100m de cette population « classique », les crépidules fixées sur les palplanches sont différentes (Figures 5 – 8). Le profil de leur coquille va de « normalement » arqué à surbaissé. La forme surbaissée, très plate, est fréquente. Les individus sont de grande taille, comparables aux plus gros individus des chaînes. Les coquilles sont pour la plupart recouvertes d'épibiontes parmi lesquels on recense d'abondantes balanes, le polychète *Hydroides ezoensis* Okuda,1934, l'hydraire *Obelia longissima* (Pallas, 1766) et le bryozoaire *Cryptosula pallasiana* (Moll, 1803). Les crépidules sont réparties sur toute la partie explorée des palplanches entre 0 et -5m. Leur densité varie de 0 à 20 individus/m². Elles ont situées au centre d'une aire dénudée de forme irrégulière et d'une surface variant de 1 à 5 dm² (Figures 5 – 8). Dans la quasi-totalité des cas, on trouve une seule crépidule au centre de la zone dénudée. Une fois deux individus coexistaient dans la même aire dénudée (Figure 8), et deux fois nous avons observé une chaîne de deux individus, sur une soixantaine d'observations en tout. Dans deux cas, la zone dénudée s'est trouvée en grande partie colonisée par une éponge revêtante *Prosuberites epiphytum* Lamarck, 1815 qui a largement encerclé la crépidule ou par un autre spongiaire indéterminé (Figure 6). Enfin, dans deux cas, nous avons observé sur une zone dénudée, les restes d'un biofilm de microalgues qui portait des griffures interprétées plus bas comme des « coups de radula », c'est-à-dire des traces de broutage attribuées à la crépidule (Figures 7, 8).

3 – Examen des contenus stomacaux et intestinaux des deux catégories de crépidules du bassin Vauban.

L'un de nous (LH) a recherché les frustules de diatomées présents :

1)- dans le tube digestif de deux crépidules recueillies au centre d'une zone dénudée (bas des palplanches),

2)- dans un frottis de la zone dénudée à proximité de ces crépidules,

3)- dans le tube digestif des crépidules d'une chaîne se trouvant sur le fond,

4)- dans la couche superficielle de la vase à proximité immédiate de la chaîne recueillie.

Tous ces prélèvements ont été faits le 25 novembre 2006. Le mode opératoire de la préparation des diatomées est décrit en annexe.

1)- Le tractus digestif des crépidules situées au centre de cette zone dénudée est presque vide. La densité est de 6 à 10 diatomées par lame de 1 cm², valeur ramenée à 100 ml de suspension au départ. On observe de nombreux fragments de frustules. Les quelques taxons identifiés sont tous présents sur le territoire de broutage.

2)- Le prélèvement effectué sur la zone dénudée montre une flore peu dense de diatomées benthiques (100 valves par lame de 1 cm² pour 100 ml de suspension au départ). Les Centrophycidées sont absentes.

3)- Le tractus digestif des crépidules vivant associées en chaînes sur le fond vaseux est bien rempli, et son contenu montre une forte concentration en diatomées (plus de 1000 valves par lame de 1 cm² pour 100 ml de suspension au départ. Les genres identifiés sont ceux présents dans la vase alentour. Les valves des frustules sont intactes, même les plus grandes ou les plus fragile (*Fragilaria* sp., *Gyrosigma* sp., *Pleurosigma* sp.).

4)- Le prélèvement de vase montre une très forte concentration en diatomées (plus de 4000 valves par lame de 1 cm² pour 100 ml

de suspension au départ). La diversité est élevée : les genres de diatomées communs en Manche y ont presque tous été identifiés.

4 – Discussion.

Les crépidules vivant associées en chaînes sur le fond du bassin ont conservé la stratégie trophique habituelle : elles sont suspensivores et, à la date du prélèvement, bénéficient d'une ressource alimentaire importante. Au contraire, celles vivant sur les palplanches ont été amenées dans les semaines ou les mois précédant nos observations à retrouver un comportement alimentaire de brouteur (ou bien un comportement alimentaire mixte, aucun argument ne nous permettant d'éliminer ou au contraire de confirmer cette dernière hypothèse). Elles ont ainsi exploité et « nettoyé » une surface limitée, au centre de laquelle elles sont restées. Ce comportement de brouteur peut être provisoire et s'arrêter, ainsi que le démontre la colonisation du territoire de broutage par un spongiaire encerclant la crépidule. De plus, à la date du prélèvement, les crépidules étudiées avaient probablement abandonné leur stratégie alimentaire temporaire de brouteurs (quelques résidus des broutages précédents dans le tractus digestif presque vide) mais n'avaient pas pour autant trouvé un approvisionnement alimentaire important en filtrant les matières en suspension.

Nous avançons l'hypothèse, suggérée par P. Le Gall (comm. pers.), que ces crépidules n'ont pas trouvé sur les palplanches planes et verticales les ruptures de continuité du substrat génératrices de turbulences favorisant leur stratégie suspensivore et que l'insuffisance de l'approvisionnement en matières en suspension a dû être compensée par l'adoption d'un comportement de brouteur abandonné depuis leur prime jeunesse. Même en cas de baisse des ressources alimentaires, les crépidules associées en chaînes et vivant sur le fond ne peuvent pas recourir à l'adoption d'un comportement temporaire de broutage faute d'un territoire à brouter… et sous peine de dissocier les chaînes. Du point de vue de l'exploitation des ressources trophiques, *Crepidula fornicata* apparaît très opportuniste, même si Decottignies (2008), comparant le régime trophique de *C. fornicata* à celui de *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793), affirme qu'il évolue peu dans le temps. Dans des circonstances exceptionnelles, *C. fornicata* est capable d'adopter de nouvelles stratégies alimentaires.

Le tableau 1 résume les différences entre les deux populations de crépidules observées en octobre 2006 dans le bassin Vauban du port du Havre.

caractères	au fond	sur les palplanches
coquille	arquée	surbaissée à arquée
épibiose	faible ou nulle	forte
nombre d'individus par « chaîne »	3 à 9 Exception : 17	1, rarement 2
mobilité	non	oui
tractus digestif lors du prélèvement	plein	presque vide
contenu du tractus	diatomées abondantes, diverses, intactes	diatomées rares, cassées
diatomées	les mêmes taxons que ceux des substrats respectifs	
stratégie alimentaire de l'adulte	classique : suspensivore	temporairement brouteur

Tableau 1 : les deux populations de *Crepidula fornicata*du bassin Vauban, au Havre

Conclusion

Dans ce plan d'eau du sud-est du bassin Vauban du port du Havre (Manche Orientale, France) il y a donc deux populations distinctes de *Crepidula fornicata*. Au fond, des individus associés en chaînes présentant la structure habituelle se comportent en suspensivores immobiles. Au contraire, les crépidules vivant sur les palplanches, isolées, plus fréquemment surbaissées, peuvent acquérir, de manière opportuniste, au moins temporairement un comportement de brouteur mobile. Ce phénomène n'avait jamais été, à notre connaissance, signalé.

Remerciements

Les auteurs remercient tous leurs compagnons de plongée, membres de l'Association Port Vivant, et en particulier Denis Corthésy et tous ceux qui se sont impliqués dans cette enquête sur les crépidules brouteuses. Pour leur aide bibliographique et les fructueuses discussions au début de notre travail, les auteurs remercient en particulier Pierre Le Gall et Michel Blanchard, ainsi que Jean-Philippe Rioult pour la veille bibliographique.

Bibliographie

- BLANCHARD M. (1995).- Origine et état de la population de Crepidula fornicata (Gastropoda Prosobranchia), sur le littoral français. *Haliotis* (Paris), 24 : 75 - 86.

- BLANCHARD M. (1997).- Spread of the slipper-limpet Crepidula fornicata (L. 1758) in Europe. Current state and consequences. *Scientia marina* (Barcelone), 61, suppl. 2: 109 - 118.

- BLANCHARD M., BLANCHET A., GAFFET J.D. & HAMON D. (2000).- Dynamique de population de la crépidule en baie de Saint-Brieuc (Manche-Ouest). Rapport IFREMER-del 00-08 (Brest) : 50 + 32p.

- BRETON G. (2005).- Le port du Havre (Manche Orientale, France) et ses peuplements : un exemple de domaine paralique en climat tempéré. *Bulletin de la Société Zoologique de France* (Paris), 130, 4 : 382 – 423.

- BRETON G. (2008).- Les folles aventures de Dudule la Crépidule. *La chronique de Gérard Breton* [en ligne], Science Action Haute Normandie Rouen, [visité le 6 septembre 2008]. Consultables à partir de : <http://www.scienceaction.asso.fr/Videos-Aventures-extraordinaires-de-Dudule-la-Crepidule--Les--244.htm.

- DECOTTIGNIES P. (2008).- Mécanisme d'alimentation et régimes trophiques de deux mollusques suspensivores invasifs en baie de Bourgneuf, *Crassostrea gigas* et *Crepidula fornicata* : comparaison et implications. *Bulletin de la Société des Sciences naturelles de l'Ouest de la France* (Nantes), n. s., 30, 1 : 53 – 58.

- GUÉLORGET O. & PERTHUISOT J.-P. (1983). - Le domaine paralique : expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Travaux du laboratoire de Géologie*, Presses de l'École Normale Supérieure (Paris), 16, 136 p.

- LE GALL P. (1980).- Etude expérimentale de l'association en chaîne et de son influence sur la croissance et la sexualité chez la crépidule *Crepidula fornicata* Linné 1758 (Mollusque mésogastéropode). Thèse, Université de Caen, 251 p., 73 fig., XVIII pl.

- MONTAUDOUIN X. de, AUDEMARD C. & LABOURG J.-P. (1999).- Does the slipper limpet (*Crepidula fornicata*, L.) impair oyster growth ans zoobenthos biodiversity ? A revisited hypothesis. °*Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* (Amsterdam), 235 : 105 - 124.

- ORTON J. H. (1913).- The mode of feeding of Crepidula, with an account of the current-producing mechanism in the mantle cavity and some remarks on the mode of feeding in Gastropods and Lamellibranchs. *Journal of the marine Biological' Association of United Kingdom* (Londres), 9, 4, 1912 (1913): 444 - 478.

- ORTON J. H. (1950).- Recent breeding phenomena in the American slipper-limpet, *Crepidula fornicata*. *Nature* (Londres), 4194, 18/03/1950: 433 - 434.

- RAYMENT W.J. (2008).- *Crepidula fornicata*. Slipper limpet. *Marine Life Information Network: Biology and Sensitivity Key Information Sub-programme* [on-line]. Plymouth: Marine Biological Association of the United Kingdom. [visité le : 09/05/2008]. Available from: http://www.marlin.ac.uk/species/Crepidulafornicata.htm

Figure 1 : *Crepidula fornicata* (Linnaeus 1758). Chaîne ramifiée de 17 individus. -6m, sur le sédiment. Réc. Ludovic Huriez, 25 novembre 2006. Bassin Vauban – Est. Port du Havre (Manche orientale, France).
. Cliché G. Breton.

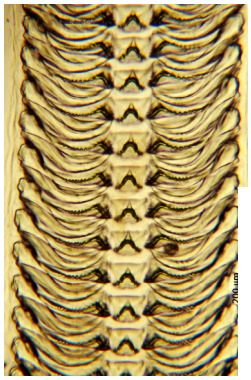


Fig. 2

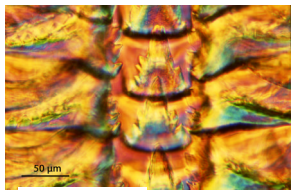
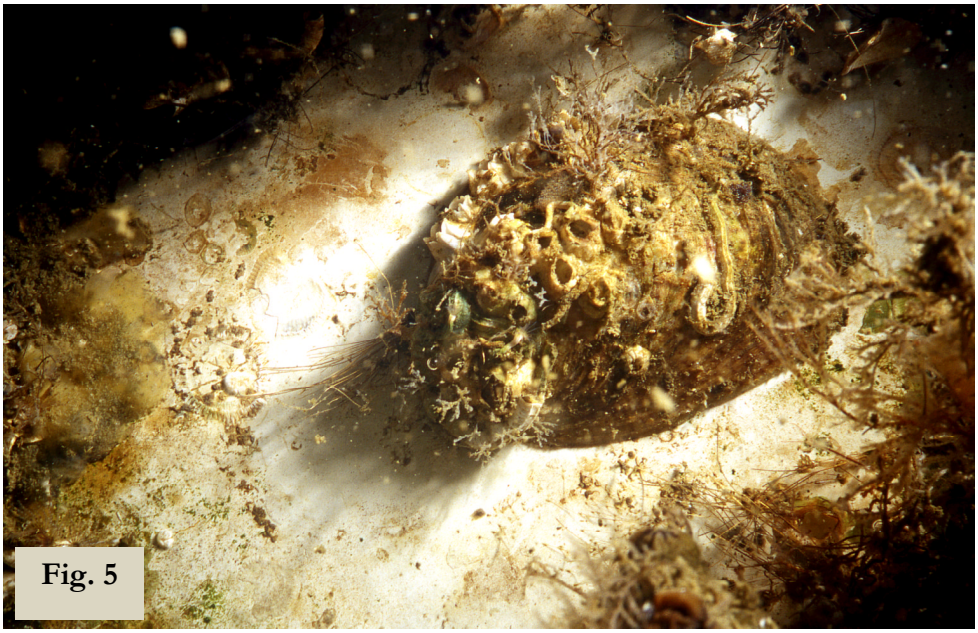


Fig. 3

Figures 2,3 : *Crepidula fornicata* (Linnaeus 1758). Radula, microscopie optique. 25 novembre 2006. Bassin Vauban – Est. Port du Havre (Manche orientale, France) Figure 2 : fond clair, barre d'échelle 200 µm. Figure 3 détail de la région médiane ; contraste interférentiel, barre d'échelle 50 µm.
Clichés G. Breton.

F

Figure 4 : *Crepidula fornicata* (Linnaeus 1758). Chaîne ramifiée de 7 individus. -4m, sur le sédiment. 8 octobre 2006. Bassin Vauban – Est. Port du Havre (Manche orientale, France). Cliché G. Breton – Port Vivant.



Figures 5 – 8 : *Crepidula fornicata* (Linnaeus 1758). Sur les palplanches du quai oriental, entre -1 et -5m. 25 novembre 2006. Bassin Vauban – Est. Port du Havre (Manche orientale, France). Clichés G. Breton – Port Vivant.

Figure 5 : épibiose de balanes, serpules, bryozoaires sur la coquille de la crépidule au centre de la zone dénudée.

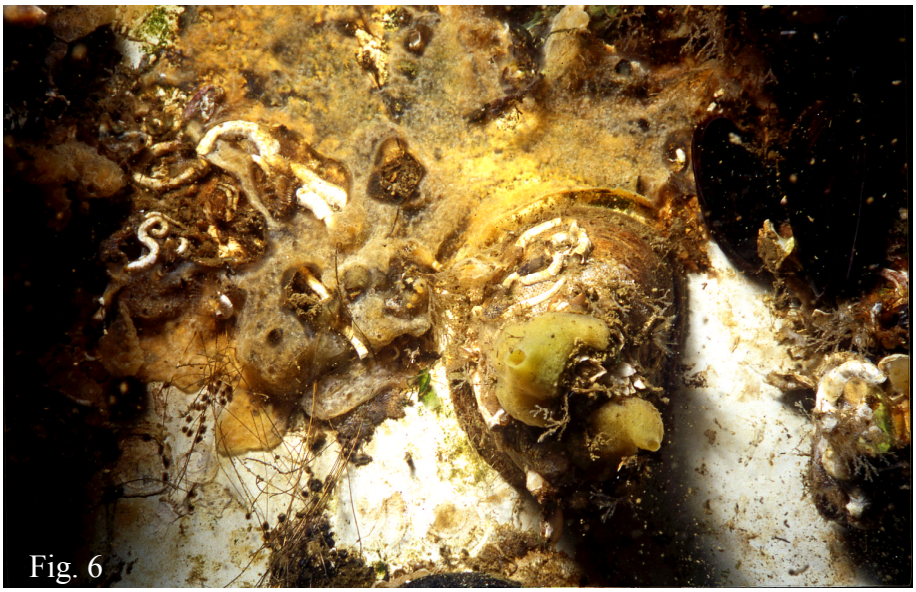


Figure 6 : recolonisation par un spongiaire indéterminé de la zone dénudée.

Figure 7 : traces de broutage sur les biofilms algaires (flèches rouges).

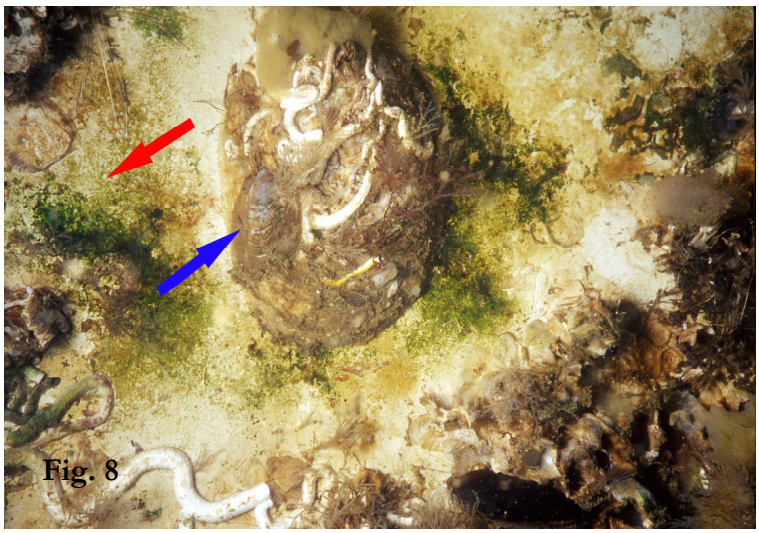


Figure 8 : chaîne de deux individus au centre de la zone dénudée. La flèche bleue désigne le plus petit individu.

Annexe : Préparation et comptage des diatomées : protocole opératoire

1. Extraction des frustules de diatomées.

1ere étape - Elimination des carbonates en traitant l'échantillon avec HCl dilué aux 2/3. Chauffage modéré pendant quelques heures. Décantation, rinçages jusqu'à élimination complète de l'acide.

2ème étape - Elimination de la matière organique en traitant l'échantillon avec H_2O_2 à 30 volumes (100 ml d'H_2O_2 pour 1 g d'échantillon de départ). Chauffage à 80°C pendant plusieurs heures. Décantation, rinçages à l'eau distillée jusqu'à élimination complète de l' H_2O_2.

3ème étape – La suspension ajustée à 200 ml d'eau distillée est passée aux ultrasons (puissance 500 W, fréquence 25 000 Hz) pendant 20 secondes, afin de décoller les particules adhérant aux frustules *(opération non réalisée ici du fait de l'indisponibilité du matériel).*

4ème étape - Elimination des argiles par centrifugation en présence d'un tensioactif (détergent ménager). Rinçages abondants. On ramène la suspension à un volume de 200 ml, 100 ml voire 50 ml en fonction de la densité des valves.

5ème étape - Prélèvement à la micropipette de 0,2 ml de suspension déposée sur une lamelle préalablement lavée et dégraissée, mesurant 1 cm². Etalement de la goutte de façon à ce qu'elle recouvre complètement la lamelle. Séchage à la température ambiante. Montage dans le Baume du Canada, sur platine chauffante.

2. Etude au microscope et comptage.

Inventaire taxinomique des diatomées dans un échantillon à partir d'ouvrages de références et de banques de données sur Internet. L'objectif n'étant pas de faire une détermination spécifique précise des espèces présentes mais de rechercher une corrélation entre le contenu stomacal des crépidules prélevées et leur substrat, nous nous sommes limités à une détermination générique. Le comptage, fait pour 1 cm², taille de la lamelle, est ramené à 100 ml de suspension.